HAL
open science

Prise en compte des interactions interspécifiques dans l'étude de la dynamique des populations d'oiseaux grâce aux modèles intégrés multispécifiques

Maud Queroue

To cite this version:

Maud Queroue. Prise en compte des interactions interspécifiques dans l'étude de la dynamique des populations d'oiseaux grâce aux modèles intégrés multispécifiques. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2021. Français. NNT : 2021MONTG061 . tel-03558187

HAL Id: tel-03558187

https://theses.hal.science/tel-03558187v1

Submitted on 4 Feb 2022

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

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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biologie des Populations et Ecologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche CEFE – UMR 5175

Prise en compte des interactions interspécifiques dans l'étude de la dynamique des populations d'oiseaux grâce aux modèles intégrés multispécifiques

Présentée par Maud QUEROUE
Le 7 Décembre 2021

Sous la direction d'Olivier GIMENEZ
Pierre-Yves HENRY et Christophe BARBRAUD

Devant le jury composé de

Emmanuelle CAM, Professeure, Université de Bretagne Occidentale	Rapportrice
Michael SCHAUB, Directeur de recherche, Swiss Ornithological Institute	Rapporteur
Marlène GAMELON, Chargée de recherche CNRS, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive	Examinatrice
Anne CHARMANTIER, Directrice de recherches CNRS, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive	Présidente
Olivier GIMENEZ, Directeur de recherche, CNRS, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive	Directeur de thèse
Pierre-Yves HENRY, Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle	Co-directeur de thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Prise en compte des interactions interspécifiques dans l'étude de la dynamique des populations d'oiseaux grâce aux modèles intégrés multispécifiques

MAUD QUEROUE

Manuscrit de Doctorat

Biologie des Populations et Ecologie

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

Sous la direction de Olivier Gimenez, Pierre-Yves Henry et Christophe Barbraud

Avant-propos

Cette thèse a été financée grâce au projet ANR DEMOCOM, un projet s'articulant autour du développement de méthodes de démographie à l'échelle des communautés. Ce projet regroupe de nombreux partenaires, et plus particulièrement, pour cette thèse, le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175 CEFE, Montpellier) avec Olivier Gimenez (directeur de thèse), l'unité Mécanismes adaptatifs & Evolution (UMR 7179 MECADEV, Brunoy) avec Pierre-Yves Henry (co-directeur de thèse) et le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (UMR 7372 CEBC, Villiers-en-Bois) avec Christophe Barbraud (co-directeur de thèse). Cette thèse bénéficie aussi d'importants collaborateurs qui ont largement contribué à la réalisation des travaux dans le cadre de cette thèse : Frédéric Barraquand (Institut de Mathématiques de Bordeaux) et Daniel Turek (Williams College).

Dans le cadre de cet ANR, ce travail avait pour objectif de développer l'utilisation des modèles de population intégrés multispécifiques pour analyser les dynamiques à l'échelle de la communauté. Ainsi au cours de cette thèse, ces modèles ont été mis en place sur des cas d'étude simples pour s'exercer et avoir une première idée des intérêts et possibilités de cette méthode pour améliorer notre compréhension de la dynamique d'espèces en interaction.

Les différentes études menées dans ce travail de thèse sont basées sur des programmes de suivis terrain qui existent depuis de nombreuses années provenant du suivi démographique des oiseaux nicheurs de Kerguelen (Projet 109 ORNITHOECO, Institut Polaire Français Paul Emile Victor) et du suivi temporel des oiseaux communs par capture (Centre De Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux) et par point d'écoute (Muséum National d'Histoire Naturelle). Grâce à la très grande implication de nombreuses personnes, ces différents suivis de long terme permettent d'obtenir des jeux de données précieux offrant la possibilité de mettre en place les différentes études de ce travail.

Ainsi, cette thèse est à l'interface entre la modélisation et l'écologie. Cette spécificité peut paraitre frustrante car elle ne permet pas d'explorer en profondeur l'un ou l'autre domaine (développement pur de méthode *versus* description détaillée des mécanismes écologiques). Cependant, la force de ce travail, mélangeant modélisation et écologie, est de pouvoir créer de vrais liens entre l'utilisation de méthodes complexes pour comprendre comment elles peuvent permettre d'appréhender des processus écologiques tout aussi complexes. J'espère modestement que ce travail pourra contribuer aux grands domaines de l'écologie des populations et des communautés, ainsi qu'à la modélisation statistique.

Cette thèse se compose de cinq parties principales, une première partie introduisant le sujet aussi bien d'un point de vue écologique que méthodologique, suivie de trois différents cas d'étude sous forme d'articles composant les chapitres de cette thèse et enfin une discussion générale permettant de faire le point sur les intérêts de cette méthode et sur ses développements futurs.

Remerciements

Il y a maintenant trois ans, je quittais la Bretagne pour commencer ma thèse dans une ville que je ne connaissais pas, loin de ma famille et mes amis. Il y a trois ans, j'avais entendu dire que le CEFE était un endroit sympa, mon sujet de thèse me plaisait particulièrement mais pour le reste c'était l'inconnu. Trois ans plus tard, je peux dire que partir à Montpellier fut une opportunité incroyable qui a changé énormément de choses dans ma vie. Si ces trois dernières années furent fabuleuses, c'est grâce aux personnes que cette thèse m'a permis de rencontrer et qu'il faut absolument que je remercie :

Tout d'abord, je tiens à remercier **Emmanuelle Cam**, **Michael Schaub**, **Marlène Gamelon** et **Anne Charmantier** d'avoir accepté de consacrer du temps à l'évaluation de mon travail et de me faire bénéficier de leur expertise et de leurs conseils. J'espère que vous trouverez de l'intérêt dans ce manuscrit et qu'il correspondra à vos attentes.

Olivier, merci de m'avoir offert l'opportunité de faire cette thèse. Tu as été un encadrant incroyable qui a toujours fait passer le bien-être au travail avant tout le reste. Merci pour ton écoute et ton soutien. Ça n'a pas toujours été facile, surtout cette dernière année. J'ai vraiment de la chance d'avoir eu quelqu'un comme toi pour m'enlever de la pression (ou la boire ?). Merci pour ta grande disponibilité, ta réactivité et tes conseils. Merci aussi pour la super ambiance que tu as instaurée dans cette équipe. Je suis très heureuse de t'avoir eu comme directeur de thèse.

Merci **Pierre-Yves** et **Christophe** mes deux autres co-directeurs à distance. J'ai d'abord commencé à travailler avec toi Christophe, merci pour ton accueil à Chizé, merci pour ton aide et tes conseils. Ce fut un plaisir. Un énorme merci de m'avoir offert la possibilité de découvrir l'un des endroits les plus extraordinaires qui existent : les îles Australes et plus particulièrement Kerguelen. Pierre-Yves, nous avons commencé a échangé beaucoup plus à partir de ma deuxième année de thèse. Merci pour ces discussions souvent longues mais toujours très enrichissantes, pour ton regard critique et tes commentaires constructifs. J'ai beaucoup apprécié travailler avec toi et ce n'est pas encore fini !

Un grand merci à **Frédéric Barraquand** qui collaboré avec moi pendant l'ensemble de cette thèse. Merci pour ta disponibilité, tes relectures précises et tes conseils. Merci à **Daniel Turek** pour son aide sur Nimble. J'aurais vraiment aimé être plus à l'aise en anglais pour discuter avec toi plus facilement ! Merci à **Karine Delord** de m'avoir aidé avec les données de pétrels et de skuas et à **Nathan Pacoureau** de m'avoir transmis son travail de thèse. Merci **Chloé Nater** pour nos échanges et tes conseils toujours très gentils.

Merci **Matthieu Guillemain** d'avoir été mon référent pendant ces années de doctorat et pour tes conseils durant mes différents comités de thèse. **Etienne Rivot**, merci d'avoir accepté de participer à

mon comité de thèse. Et plus particulièrement merci de m'avoir pris en stage, il y a maintenant 5 ans. C'est toi qui m'a donné le goût pour la recherche et c'est grâce à toi et à toutes les compétences que tu m'as apportées que je suis ici aujourd'hui. Un grand merci.

Lise je suis super contente d'avoir pu co-encadrer ton stage. Ce fut très formateur pour moi. J'espère que tu en garderas un bon souvenir ! Je suis ravie de te voir arriver dans l'équipe pour les années qui viennent.

Un immense merci au **bureau 202** !!!!! Vous êtes les collègues les plus géniaux que je pouvais espérer avoir. **Oksana**, ma jumelle de thèse, on a démarré ensemble, de bureau en bureau on se suit toujours et je crois que ce n'est pas encore fini. Merci d'avoir été là pour des discussions très intéressantes (« BLA BLA BLA ») et pour m'aider jusqu'à la fin. **Valentin**, merci d'avoir été là, tu as vraiment assuré ma vie sociale sur Montpellier pendant ces trois ans. Je suis super contente de t'avoir rencontré et comme avec Oksana, je crois que ce n'est pas encore fini ! **Gilles** toujours là, toujours à fond (sauf après manger), un sens de l'humour à tomber par terre, une créativité sans pareille, merci d'avoir été là, de m'avoir encouragée pendant tous mes moments de doutes et toujours avec humour ! Je suis super heureuse de pouvoir encore passer du temps avec vous ces prochaines années. Enfin **Seb**, je sais que t'aimes pas les remerciements alors je ne m'étalerai pas mais merci je te dois énormément.

Merci à l'ensemble de l'équipe HAIR de faire que le quotidien au labo soit toujours chouette. Merci aux membres toujours présents **Sarah C.**, **Sarah B.**, **Jan**, **Maëlis**, **Nicolas**, **Alix**, **Marwan**, **Thibaut**, **Soumaya**, **Coline**, **Thierry**, **Rémi**, **Arzhela**, **Patricia**, **Monia**, les anciens, **Lucile**, **Julie**, **Loreleï**, **Nina**, ceux qui ont été de passage **Fred**, **Emilie**, **Nono**, **Tatiana**, **Alexandre**, **Mellina** et tous les autres ! **Aurélien**, merci de me faire confiance pour la suite, je suis très contente de pouvoir travailler avec toi.

Merci à tous les autres temporaires du CEFE avec qui j'ai pu partager des pauses ou pu aller boire des bières. Merci **Ben** d'avoir pu parler de nos angoisses ensemble. C'est bon, on a enfin réussi à aller au bout de nos thèses !

Un grand merci à tous ceux avec qui j'ai pu partir à Kerguelen. **Maïwenn**, on vit dans la même ville depuis qu'on est petite mais il faut attendre qu'on parte à Kerguelen pour se découvrir ! Je suis super heureuse d'avoir fait ce voyage avec toi et je crois qu'on a un tas de souvenirs communs qu'on ne risque pas d'oublier. Merci aux ornithos de Chizé et notamment **Aude** et **Théo.** Merci de m'avoir initié à la manipulation des oiseaux. Vous m'avez appris beaucoup. Ces jours sur Mayes ont été incroyables. **Adrien**, mon collègue ornitho de campagne d'été, merci pour tous ces moments passés à observer les oiseaux depuis le pont du Marion Dufresne. Merci à l'ensemble des personnes des **missions 69** et **70** avec qui j'ai pu passer du temps. Ce voyage était incroyable ! Et bravo à tous pour les performances en fléchettes sur houle !

Merci à tous les copains de la **coloc chizéenne**. Mes quelques semaines à Chizé ont vraiment été chouettes grâce à vous. L'ambiance était top !

Merci aux anciens de l'équipe EH de Rennes, **Pierre-Yves**, **Louise**, **Amélie**, **Hubert**, **Marine**, **Max** et tous les autres. Vous avez beaucoup joué dans le fait que j'ai voulu continuer en thèse après mes stages. Merci de m'avoir montré qu'on pouvait travailler dans une si bonne ambiance et d'avoir cru en ma capacité à faire une thèse.

Je tiens aussi à remercier mes amis, les **anciens de Rennes**, éparpillés partout en France et les **Concarnois** surtout mes **grosses**. Je suis désolée d'avoir été moins présente ces dernières années, la distance n'a pas aidé. Merci d'avoir égayé mes week-end ou mes vacances. Je suis pressée de refaire la fête avec vous !

Brigitte, **Patricia** et **Julien**, merci pour votre soutien, pour avoir assuré ma consommation de fromage et un grand merci de nous avoir permis de vivre les périodes de confinement à Leucate, ça a clairement beaucoup aidé ! Merci aux **spotteurs Leucatois** avec qui j'ai pu passer des moments de bonne rigolade. Merci **Sylvain** et **Cécile** pour les instants de détente en mer ou autour d'un repas durant les derniers instants de rédaction.

Je terminerai par dire merci à toute ma **famille**. Merci pour votre intérêt pour mon travail même si tout ça doit sembler assez flou pour vous. Merci **Maman** pour le soutien psychologique dans les moments difficiles. Promis je finirai vraiment par me mettre au yoga !

Merci à tous !

Résumé

Pour comprendre et prédire la trajectoire des espèces dans le temps, il faut pouvoir appréhender les différents facteurs façonnant leur dynamique. Au sein des communautés, les espèces interagissent entre elles à travers de nombreuses relations interspécifiques (e.g. compétition, prédation), mais aussi avec les individus de leur propre espèce, ainsi qu'avec leur environnement (e.g. conditions climatiques, habitat). La complexité des analyses réside dans la nécessité de travailler à différents niveaux biologiques, de l'individu jusqu'à la communauté. Les modèles de population intégrés (IPM) permettent, dans leur forme la plus simple, de combiner des données à l'échelle individuelle (e.g. capture-recapture) ou à la l'échelle de la population (e.g. comptages) dans une même analyse et offrent ainsi la possibilité d'estimer des paramètres démographiques et des tailles de population. Leur extension à l'échelle multispécifique permet d'analyser l'effet de la taille de population d'une espèce sur les paramètres démographiques d'une autre espèce tout en tenant compte de covariables environnementales et en propageant toutes les sources d'incertitudes. Ainsi, ces modèles pourraient permettre de mieux appréhender le rôle des interactions interspécifiques dans la dynamique des espèces. L'objectif de cette thèse, à l'interface entre la modélisation et l'écologie, est de mettre en avant le potentiel des IPM multispécifiques en les appliquant à des cas d'étude pertinents.

A travers trois cas d'étude, les effets de différentes interactions interspécifiques (prédation, compétition) ainsi que plusieurs autres facteurs (covariables climatiques, qualité de l'habitat, phénologie) ont été analysés pour appréhender les mécanismes sous-jacents à la dynamique des espèces. Un premier cas d'étude consiste en un système prédateur-proie d'oiseaux marins (le pétrel bleu *Halobaena caerulea* et le labbe subantarctique *Catharacta lonnbergi*). Les effets des relations de prédation ont été analysés tout en tenant compte des conditions climatiques en mer pour mettre en évidence leurs rôles respectifs sur la dynamique des espèces. Une deuxième analyse se focalise sur un système de mésanges (la mésange charbonnière *Parus major* et la mésange bleue *Cyanistes caeruleus*) pour analyser les effets des relations de compétition. Dans cette analyse, l'effet de l'habitat est pris en compte pour déterminer son influence sur les relations interspécifiques. Enfin, un dernier cas d'étude s'intéresse à la compétition entre deux espèces de fauvettes aux stratégies de migration différentes (la fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* et la fauvette des jardins *Sylvia borin*). Dans ce système, la phénologie de la reproduction est étudiée pour comprendre comment elle peut moduler les interactions interspécifiques.

Globalement, les IPM multispécifiques se sont bien adaptés aux différents cas d'étude et ont permis une meilleure compréhension du rôle des interactions interspécifiques dans la dynamique des espèces. Dans le système labbe-pétrel, ces modèles ont mis en évidence l'effet majeur de la disponibilité en proies dans la dynamique des espèces. Chez les mésanges, ils ont généralisé des processus de compétition connus à l'échelle de quelques sites, à l'ensemble de la population française, tout en les nuançant selon la qualité de l'habitat. Enfin, pour les fauvettes, ils ont montré l'importance de la phénologie de reproduction dans l'intensité des interactions interspécifiques. De nombreuses perspectives de travail restent à explorer pour exploiter au mieux ces modèles. Parmi elles, il sera intéressant de développer les IPM multispécifiques, non plus avec des systèmes à deux espèces, mais en utilisant un grand nombre d'espèces pour étudier les dynamiques à l'échelle de la communauté. Ces modèles pourraient aussi permettre de projeter la dynamique des espèces selon différents scénarios climatiques et/ou de gestion et ainsi pouvoir être utilisés à des fins de conservation.

Mots clés : Démographie, Ecologie statistique, Modèle de population intégré, Oiseaux marins, Passereaux, Relations interspécifique

Abstract

To understand and predict the fate of species over time, it is necessary to understand the different factors shaping their dynamics. Within communities, species interact with each other, through numerous interspecific interactions (e.g. competition, predation), but also with individuals of their own species, as well as with their environment (e.g. climatic conditions, habitat). The complexity of the analyses lies in the need to work at different biological levels, from the individual to the community. It is therefore necessary to develop methods that could accommodate different data sources. Integrated population models (IPM) allow, in their simplest form, to combine data at the individual scale (e.g. capture-recapture) and at the population scale (e.g. counts) into a single analysis and thus offer the possibility to estimate demographic parameters and population sizes. Their extension to the multispecies scale allows the analysis of the effect of the estimated population size of one species on the demographic parameters of another species while taking into account other factors such as environmental covariates and propagating all sources of uncertainty. Therefore, these models could allow a better understanding of the role of interspecific interactions in species dynamics. Thus, the aim of this PhD thesis, at the interface between modelling and ecology, is to highlight the potential of multispecies IPMs by applying them to relevant systems of interacting species.

Through three case studies, different interspecific interactions (predation, competition) as well as different factors (climatic covariates, habitat quality, phenology) have been analysed to understand the mechanisms underlying the dynamics of these species. A first case study consisted in a predator-prey system of seabirds (the blue petrel *Halobaena caerulea* and the Brown skua *Catharacta lonnbergi*). The effects of predation relationships were analysed while taking into account the climatic conditions at sea to highlight their respective roles on the species dynamics. A second analysis focused on a tit system (the great tit *Parus major* and the blue tit *Cyanistes caeruleus*) to analyse the effects of competitive relationships. In this analysis, the effect of habitat was also taken into account to determine its influence on interspecific relationships. Finally, a last case study focused on the competition between two warbler species with different migration strategies (the blackcap *Sylvia atricapilla* and the garden warbler *Sylvia borin*). In this system, breeding phenology was taken into account to understand how it can modulate interspecific interactions.

Overall, the multispecies IPMs were well adapted to the different case studies and provided a better understanding of the role of interspecific interactions in species dynamics. In the skua-petrel system, the model highlighted the major effect of prey availability in species dynamics. In the tit system, they generalized competition processes known at the scale of a few sites to the whole French population, while nuancing them according to the habitat quality. Finally, for warblers, they showed the effect of breeding phenology on the intensity of interspecific interactions. Numerous work perspectives remain to be explored in order to exploit further the potential of these models. Among them, it will be interesting to extent these models to more than two-species systems by using a large number of species to study the dynamic of communities. These models could also allow the projection of species dynamics under different climatic and/or management scenarios and thus be used for conservation purposes.

Keywords: Demography, Integrated population model, Interspecific relationship, Passerines, Seabirds, Statistical ecology

Table des matières

Introduction **12**
1. La dynamique des communautés **12**
1.1. La structure des communautés 12
1.2. Pourquoi s'intéresser à la dynamique des communautés ? 19
1.3. Comment analyser la dynamique des communautés ? 21
2. Utilisation des IPM multispécifiques pour analyser les interactions entre espèces **23**
2.1. Présentation des IPM 23
2.2. Construction d'un IPM 24
2.3. Extension à l'échelle multispécifique 28
2.4. Prise en compte de covariables temporelles 30
3. Présentation des cas d'étude **31**
3.1. Les oiseaux comme modèle d'étude pour analyser la dynamique des communautés 31
3.2. Les données utilisées 35
3.3. Description des cas d'étude 38
Chapitre 1. Interactions prédateur-proie chez des oiseaux marins **44**
Introduction **47**
Materials and Methods **49**
Study site and Species 49
Count and capture-recapture data 50
Integrated Population Model 52
Interspecific relationships, intraspecific density dependence, and environmental covariates 59
Model implementation 64
Results **65**
Predator-prey relationships 66
Intraspecific density-dependence 66
Environmental covariates 68
Discussion **68**
Effects of predator-prey relationships 69
Effects of intraspecific density dependence 70
Effects of environmental conditions 71
Bottom-up predator-prey dynamics 73
Conclusion 73
Chapitre 2. Relations interspécifiques et effet de l'habitat chez les mésanges **80**

Introduction **83**
Materials and Methods **85**
Great tits and blue tits 85
Count data 86
Capture-recapture data 86
Habitat characterization 87
Population abundance indexes 89
Integrated population model 90
Effect of intraspecific and interspecific interactions 92
Model implementation 94
Results **95**
Population abundance indexes 95
Model selection 95
Demographic parameters estimates 96
Effects of intraspecific and interspecific interactions 97
Discussion **99**
Contrasting effects of competition on demographic parameters 99
A stronger intraspecific than interspecific competition 100
The influence of habitat on competition 101
Benefits of multispecies IPMs to analyze species competition 102
Chapitre 3. Interactions interspécifiques et phénologie chez les fauvettes **107**
Introduction **110**
Materials and Methods **112**
Garden warbler and blackcap 112
Count data 113
Capture-recapture data 113
Phenology 114
Population abundance indexes 116
Integrated population model 117
Effect of breeding timing and competition 119
Model implementation 121
Results **122**
Population abundance indexes 122
Phenological indicators 123
Effect of phenological shifts on demographic parameters 124
Intraspecific and interspecific interactions 125
Interaction between interspecific phenological shifts and interspecific relationships 126
Discussion **127**
Using multispecies IPM to understand interaction between warblers 127

Phenological shifts of breeding timing 128
Effect of phenological shifts on species interactions 129
Discussion 135
1. Les IPM multispécifiques pour comprendre la dynamique des espèces en interaction. 136
1.1. Apports écologiques 136
1.2. Intérêts méthodologiques 138
1.3. Contraintes 141
2. Quel futur pour les IPM multispécifiques ? 145
2.1. Un outil pour prédire la dynamique d'espèces en interaction 145
2.2. Vers des systèmes plus complexes 147
2.3. Applications pour la gestion 149
Conclusion 151
Références 152
Appendix 161
Appendix S1. Interactions prédateur-proie chez les oiseaux marins 161
S1.1. Description of state variables, demographic parameters and notations. 161
S1.2. Logit-linear regression equations to estimate the effects of covariates and state variables on demographic parameters 165
S1.3. Within-year ordering of state variables, parameters and covariates 171
S1.4. Demographic parameters and population size estimates 172
Appendix S2. Relations interspécifiques et effet de l'habitat chez les mésanges 178
S2.1. Demographic parameters and population size estimates 178
Appendix S3. Relations interspécifiques et phénologie chez les fauvettes 181
S3.1. Intraspecific phenological shifts 181
S3.2. Demographic parameters and population size estimates 182

Introduction

1. La dynamique des communautés

1.1. La structure des communautés

La plupart des définitions du terme de communauté en écologie inclue l'idée d'un ensemble d'espèces que l'on peut retrouver dans un même endroit. Ensuite, selon d'autres caractéristiques distinctes comme les interactions, la phylogénie, les caractéristiques trophiques ou fonctionnelles, les définitions se séparent (Fauth et al. 1996, Stroud et al. 2015). Dans le cadre de ce travail et à la manière de Morin (2009), nous considérerons qu'une communauté inclue plusieurs espèces (au moins deux) qui interagissent ensemble à travers des relations directes et indirectes à un endroit donné. Ainsi, une communauté est une composante arbitraire de l'écosystème qui est aussi composé de l'environnement abiotique. Cette définition large d'une communauté nous permet de nous focaliser sur des interactions qui structurent les relations entre espèces (e.g. relations de compétition interspécifiques, relations prédateur-proie) tout en laissant les effets d'autres interactions dans le bruit environnemental (abiotique et biotique).

Les communautés écologiques sont ainsi considérées ici comme des assemblages d'espèces qui interagissent les unes avec les autres dans le temps et dans l'espace (Götzenberger et al. 2012, Ovaskainen et al. 2017). En théorie, à l'équilibre, chaque espèce présente dans une communauté occupe une place qui lui est propre, définie par sa niche écologique, c'est-à-dire selon ses exigences environnementales et ses relations avec les autres espèces de la communauté (Grinnell 1917, Hutchinson 1957, Polechová and Storch 2008). Comprendre les règles d'assemblage qui façonnent la structure d'une communauté, mais aussi les facteurs exogènes avec lesquels ces règles agissent pour créer, maintenir et faire évoluer une communauté au cours du temps, est un objectif fondamental en écologie (Mutshinda et al. 2009, Götzenberger et al. 2012).

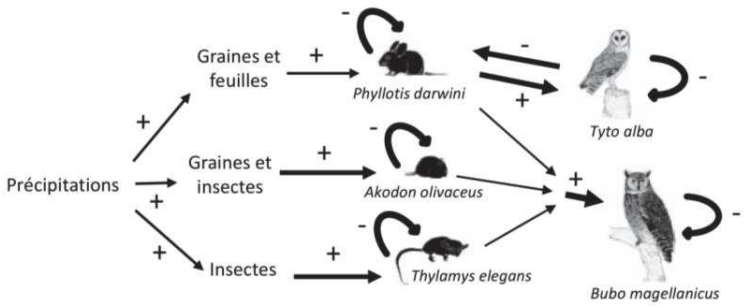

Figure I.1. Schéma des interactions mises en évidence à l'intérieur d'une communauté notamment composée de deux espèces de rapaces nocturnes et trois micromammifères. L'importance relative des interactions intraspécifiques, interspécifiques, et des facteurs abiotiques est représentée par le signe et l'épaisseur des flèches. Figure modifiée et traduite de Lima et al. (2002).

Les communautés sont structurées par des interactions multiples, les rendant particulièrement complexes à étudier (Godfray and May 2014). Les interactions se produisent sur l'ensemble des niveaux biologiques : à l'échelle de l'individu, de l'espèce (ou population) mais aussi avec des facteurs physiques de l'environnement occupé par la communauté, appelés facteurs abiotiques. La Figure I.1 présente un exemple d'interactions mises en évidence entre des espèces d'une communauté notamment composée de rapaces nocturnes et de micromammifères (Lima et al. 2002). Les interactions peuvent avoir lieu entre les individus d'une même espèce, ce que l'on nomme les interactions intraspécifiques ou bien entre les espèces, on parle alors d'interactions interspécifiques. Au-delà de ces interactions biotiques, les facteurs abiotiques ont aussi un effet sur les individus et espèces composant la communauté, comme l'effet du niveau de précipitation sur la production primaire et secondaire dans la Figure I.1. Les interactions peuvent avoir différents effets sur les individus et plus largement sur les populations. Un effet négatif va réduire la capacité d'un individu à se reproduire ou à survivre, ou inversement un effet positif va l'augmenter. Ces effets à l'échelle individuelle se répercutent sur la population car la variation de la taille de population est la résultante des processus démographiques (survie, fécondité, immigration, émigration). Pour que le taux de croissance d'une population soit positif, il faut que les flux entrants (immigration, naissance) soient supérieurs aux flux sortants (émigration, décès). Les variations de la taille d'une population impactent, à une échelle plus large, l'ensemble des espèces avec lesquelles cette population est en interaction, et en conséquence modifient la structure de la communauté. Ainsi, pour comprendre comment une

communauté se maintient et peut être modifiée au cours du temps, il est nécessaire de bien caractériser les principales interactions entre les espèces qui la composent (Mutshinda et al. 2009).

Les interactions intraspécifiques

Lorsque des individus d'une même population exploitent des ressources communes qui sont limitées dans l'espace ou dans le temps, les individus se retrouvent en compétition pour ces ressources, ce que l'on nomme la compétition intraspécifique (Keddy 1989). Dans la plupart des cas de compétition intraspécifique, les individus sont en compétition pour les ressources en nourriture (Lewis et al. 2001, Amundsen et al. 2007, Votier et al. 2007), pour les territoires (Chanchani et al. 2018, Darolová et al. 2020), ou encore pour les partenaires (Davies et al. 1995). Lorsque les ressources sont limitantes, on observe un phénomène de densité dépendance négative. La présence d'un grand nombre d'individus dépendant d'une ressource commune va limiter l'accès à cette ressource en la réduisant, entrainant des effets négatifs sur les individus (reproduction et/ou survie réduite) et plus largement sur la population (décroissance). Par exemple, la présence d'un grand nombre de congénères peut négativement impacter la survie (Gamelon et al. 2016) ou le succès reproducteur (Sillett et al. 2004) à l'échelle de l'individu et se refléter sur le taux de croissance de la population. A l'inverse, lorsque les effectifs sont faibles, la compétition intraspécifique est réduite induisant un relâchement de la contrainte sur les performances démographiques individuelles, et la trajectoire de population tend vers la croissance exponentielle. Cette régulation permet notamment que, dans des environnements stables, les tailles des populations de la plupart des espèces restent généralement constantes à long terme (Sibly et al. 2005, Brook and Bradshaw 2006).

Dans de plus rares cas, la présence de conspécifiques peut aussi avoir un effet positif. Par exemple, l'augmentation du nombre d'individus au sein d'une population permet une coopération pour la recherche de nourriture (e.g. chasse en groupe ; Courchamp and Macdonald 2001, Pitman and Durban 2012) ou la protection contre les prédateurs (e.g. augmentation de la vigilance ; Clutton-Brock et al. 1999, Jungwirth et al. 2015), une facilitation dans la recherche de partenaire (Wells et al. 1998, Sarnelle and Knapp 2004), ou encore une résistance aux conditions abiotiques (e.g. thermorégulation par regroupement ; Gilbert et al. 2010). Lorsque la présence de congénères impacte positivement le taux de croissance, on parle d'effet Allee (Allee 1931, Courchamp et al. 1999). Cet effet est généralement valable pour les espèces grégaires et pour de faibles densités d'individus car à forte densité il est contrebalancé par des interactions intraspécifiques négatives comme la compétition.

Les interactions interspécifiques

Au sein d'une communauté, les espèces interagissent entre elles, ce qui est regroupé sous le terme d'interactions interspécifiques. Ces interactions diffèrent dans leur nature selon qu'elles impactent positivement ou négativement la dynamique respective des espèces considérées. On distinguera ici trois principaux types d'interactions. Cette classification est simpliste par rapport à la grande variabilité d'interactions qu'il est possible d'observer et qui peuvent être classées selon des gradients d'intensité.

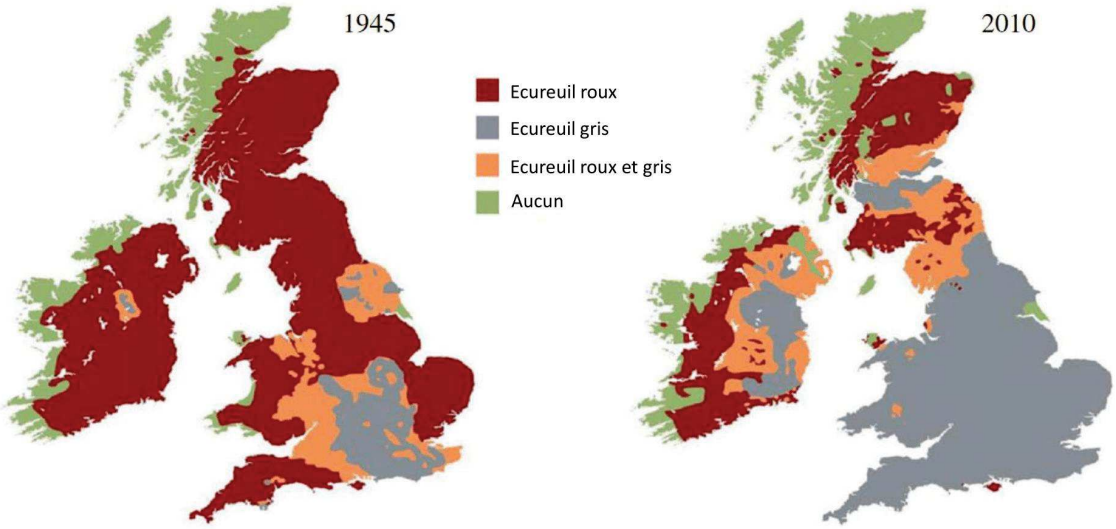

Figure I.2. Distribution de l'écureuil roux (Sciurus vulgaris) et de l'écureuil gris (Sciurus carolinensis) sur les Îles Britanniques en 1945 et 2010. Figure récupérée et traduite de (Millins et al. 2017) © Red Squirrel Survival Trust.

Premièrement, l'interaction entre deux espèces peut avoir un effet négatif sur les deux espèces en intéractions, ce que l'on va définir comme de la compétition. Les deux espèces vont être en compétition pour une même ressource qui est limitée (Keddy 1989). Généralement, les espèces sont en compétition pour les territoires de reproduction (Mikami and Kawata 2004) ou pour les ressources en nourriture (Dhondt 2012). L'intensité de la compétition est d'autant plus forte que les espèces en compétition ont des niches écologiques similaires, c'est-à-dire plus elles sont dépendantes de ressources communes (Polechová and Storch 2008). Lorsque deux espèces ont un recouvrement important de niche, cela peut conduire à l'exclusion d'une des espèces. Dans les Îles Britanniques, l'introduction de l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) a conduit à la réduction de la distribution et de l'abondance des populations d'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) (Fig. I.2). Au-delà des causes parasitaires qui ont d'autant plus entrainé le déclin de l'écureuil roux, la compétition interspécifique pour les

habitats et la nourriture est un processus majeur de la modification de la distribution de l'écureuil roux. En effet, ces deux espèces ont des niches écologiques particulièrement similaires et l'écureuil gris, plus grand et robuste, est avantagé dans les relations de compétition entrainant l'exclusion de l'écureuil roux de certains territoires (Wauters 2005). La théorie prédit que pour que deux espèces en compétition pour une même ressource soient syntopiques (c'est-à-dire que les deux espèces soient présentent dans un même biotope), il faut que la ressource exploitée ne soit pas limitante ou que la compétition intraspécifique soit plus forte que la compétition interspécifique de manière à éviter l'exclusion d'une espèce (Chesson 2000).

Deuxièmement, des espèces en interaction peuvent s'influencer positivement, c'est-à-dire que la présence d'une espèce est bénéfique à l'autre et inversement (Connor 1995). Les exemples de mutualismes sont présents dans les habitats du monde entier, et un grand nombre d'espèces sont impliquées directement ou indirectement dans ces interactions (Holland and Bronstein 2008). Les exemples incluent la pollinisation et la dispersion des graines par les animaux. Les plantes bénéficient du transport du pollen ou des graines par les animaux, tandis que les animaux sont généralement attirés et récompensés par la nourriture (nectar et fruits).

Enfin, une espèce peut tirer profit de son interaction avec une autre espèce alors que cette dernière est négativement impactée. C'est notamment le cas dans les interactions de prédation ou d'exploitation (e.g. parasitisme). L'une des espèces est avantagée par la présence d'une autre espèce qui sert de ressource alimentaire ou d'hôte. Un exemple célèbre d'interaction prédateur-proie mis en évidence sur des données réelles est celui entre les lynx (*Lynx canadensis*) et les lièvres (*Lepus americanus*) au Canada (Elton and Nicholson 1942, Krebs et al. 1995 ; Fig. I.3a). Les interactions prédateur-proie induisent une dynamique cyclique de l'abondance des espèces au cours du temps. C'est ce qui a été mis en évidence par les modèles prédateur-proie de Lotka-Volterra (Lotka 1926, Volterra 1927). Lorsque que les proies augmentent en nombre, la ressource devient plus importante pour les prédateurs qui vont augmenter en abondance. Plus l'abondance du prédateur est grande, plus le nombre de proies consommées est important. Ainsi le nombre de proies diminue et il n'y a plus assez de proies pour les prédateurs qui diminuent à leur tour. En théorie, tant que le nombre de prédateurs ou de proies ne tombe pas à zéro, ce cycle peut se répéter indéfiniment (Fig. I.3b).

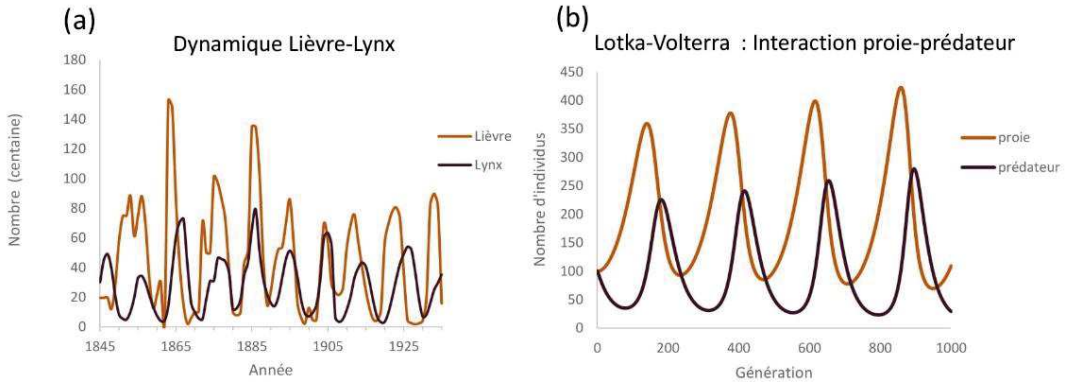

Figure I.3. (a) Dynamique de l'abondance du prédateur le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et de la proie le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) dans la baie d'Hudson au Canada entre 1845 et 1935 (b) Dynamique des abondances prédateur-proie selon les équations de Lotka-Volterra.

Les effets des facteurs abiotiques

Les facteurs abiotiques ont une importance majeure dans la place qu'occupe une espèce à l'intérieur d'une communauté. En effet, l'ensemble des conditions abiotiques dans lesquelles une population peut se développer forment la niche fondamentale de l'espèce (Hutchinson 1957). Les changements des conditions abiotiques vont affecter un individu selon l'étendue de sa niche et sa plasticité individuelle et peuvent ainsi se répercuter sur les paramètres démographiques locaux de l'espèce (diminution de la survie ou du succès reproducteur). Par exemple, un réchauffement des températures affecte négativement les taux de reproduction chez le Lézard de Schreiber (*Lacerta schreiberi* ; Monasterio et al. 2013). Chez l'Ours polaire (U*rsus maritimus*), la débâcle de la banquise de plus en plus précoce entraine une chute de la survie (Regehr et al. 2007). La niche réalisée se distingue de la niche fondamentale en tenant aussi compte des interactions biotiques c'est-à-dire des interactions entre les espèces de la communauté. Pour comprendre les mécanismes sous-jacents aux interactions entre espèces, il est donc fondamental de comprendre comment les conditions abiotiques peuvent affecter les espèces. La causalité d'une composante abiotique est souvent difficile à établir puisque que des fluctuations de l'environnement peuvent à la fois modifier directement les performances d'un individu (e.g. thermodépendance) mais peuvent aussi simultanément impacter d'autres organismes du système tels que les ressources en proie qui vont à leur tour impacter la performance d'un individu. Ainsi, il est important de distinguer si les effets des différents facteurs affectant la dynamique des populations sont des effets directs ou indirects.

Les interactions directes et indirectes

Les interactions au sein des communautés sont d'autant plus complexes qu'elles peuvent être établies directement entre deux individus/espèces ou indirectement à travers un facteur environnemental ou une autre espèce (Wooton 1994). Un effet direct de la météorologie est par exemple l'effet de la température sur le succès reproducteur des lézards (Monasterio et al. 2013). Dans le cas de l'exemple sur le système rapaces-micromammifères (Fig. I.1, Lima et al. 2002), il y a un effet direct négatif de la prédation de la chouette effraie (*Tyto alba*) sur le micromammifère *Phyllotis darwinii* et inversement un effet positif pour la chouette. Dans ce même exemple, le niveau de précipitations module l'abondance d'insectes. C'est l'ensemble des espèces qui dépendent de cette ressource, au sein du réseau trophique, qui peuvent ainsi subir de manière indirecte l'effet d'une modification du niveau de précipitation. Ainsi dans le cadre de ce travail, les interactions abiotiques peuvent être considérées comme toutes cascades d'interactions directes ou indirectes initiées par une fluctuation de l'environnement abiotique (climat, habitat) alors que les interactions biotiques sont considérées comme des cascades d'interactions directes ou indirectes résultant uniquement des régulations différentielles entre espèces mais à environnement abiotique constant.

Interactions structurées en taille, stades ontogéniques et âge

Les effets des interactions intraspécifiques ou interspécifiques n'ont pas nécessairement un impact identique sur les individus en interaction (Miller and Rudolf 2011). En effet, dans la nature, aucune population n'est homogène. De nombreux facteurs apportent de l'hétérogénéité au sein des populations. On considère qu'il existe une structuration en stades des populations, c'est-à-dire qu'il existe des différences en âge, stade ontogénique ou taille. Par exemple, au sein d'une même population, on peut trouver des jeunes et des adultes. Ces différences entre individus vont engendrer des différences dans les interactions. Par exemple, dans les systèmes carnivores-ongulés les jeunes individus sont des proies principales par rapport aux adultes (Gervasi et al. 2015). Aussi, pour la plupart des poissons, la taille des proies consommées augmente généralement avec la taille du prédateur (Scharf et al. 2000). La prise en compte de la structure en stade (taille, âge) est donc nécessaire pour comprendre en détails comment sont structurées les interactions dans les communautés (Oken and Essington 2015). Par ailleurs, au sein des populations, il existe des differences génétiques et comportementales (comme la personnalité) qui contribuent à l'hétérogénéité des performances des individus. Bien que ces sources d'hétérogénéité puissent avoir un rôle dans la structuration de différentes interactions, elles ne seront pas considérées dans la suite de ce travail.

1.2. Pourquoi s'intéresser à la dynamique des communautés ?

Nous pouvons résumer la structure de la communauté par les différentes espèces qui la composent (les nœuds) avec un certains effectifs (les poids ou *N*) qui sont reliées par des relations d'interdépendance entre espèces ou individus (les liens). La dynamique de la communauté est la résultante de la modification du poids des nœuds du fait des liens (Mutshinda et al. 2009). Cette structuration est d'autant plus complexe qu'elle évolue dans le temps notamment du fait de facteurs exogènes. Par exemple, les fluctuations environnementales, qu'elles soient liées à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine, peuvent modifier la structure de la communauté (noeuds et liens) et ainsi sa dynamique (Walther et al. 2002). En lien avec les changements de l'environnement, on observe des modifications de la distribution (Parmesan et al. 1999, Chen et al. 2011) ou de la phénologie (Visser and Both 2005, Singer and Parmesan 2010) des espèces. Les espèces étant interconnectées entre elles, la modification de la dynamique d'une espèce peut se répercuter sur les espèces avec lesquelles elle est en interaction (Singer et al. 2013). Si le changement climatique impacte différemment les espèces d'une communauté, les interactions interspécifiques existantes peuvent être perturbées, tant dans leur intensité que dans leur nature, tandis que d'autres peuvent être nouvellement établies (Gilman et al. 2010, Walther 2010). Ces modifications entrainent des non-concordances (ou « mismatch ») dans les interactions entre espèces. La figure I.4 présente des exemples simplifiés des effets d'un réchauffement du climat sur la phénologie temporelle, la distribution spatiale, ou encore la taille des individus dans différents systèmes d'espèces en interaction (Boukal et al. 2019). Par exemple, dans le cadre de la non-concordance temporelle, le pollinisateur et la fleur vont tous les deux être impactés par la modification de la phénologie de la fleur, l'un par l'absence de nourriture et l'autre par l'absence de pollinisation (Fig. I.4a). Dans l'exemple de non-concordance spatiale, le prédateur aura moins de disponibilité en proies, et les densités de proies vont largement augmenter dans les zones où elles n'auront plus de prédateur (Fig. I.4b). Le dernier exemple de la non-concordance des tailles montre que le prédateur avec une taille diminuée va reporter sa prédation sur une proie de plus petite taille, entrainant une sur-prédation de cette proie de taille inférieure (Fig. I.4c). Chacun de ces changements intervenant à l'échelle de l'espèce, entraine des conséquences sur les espèces avec lesquelles elles sont directement ou indirectement en interaction et plus largement à l'échelle de la communauté.

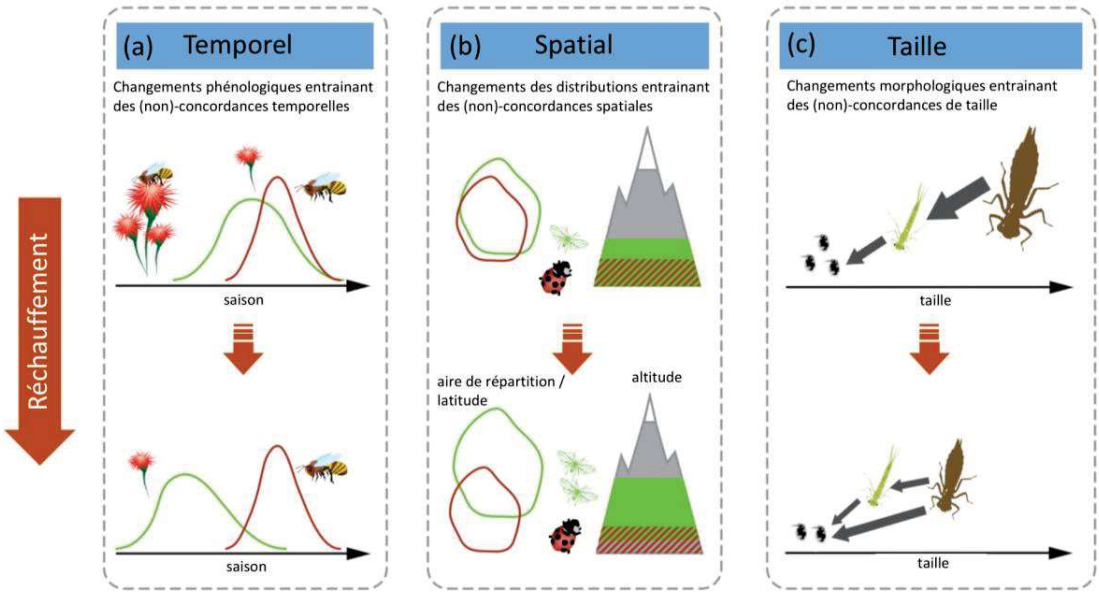

Figure I.4. Exemples des conséquences d'une modification de la biologie d'une espèce liée au réchauffement climatique sur les interactions entre espèces : changements dans la phénologie (gauche), la distribution spatiale (milieu) et la taille (droite). Extraite et traduite de Boukal et al. (2019).

Pour éclairer les processus qui sous-tendent les changements observés à l'échelle de la communauté, il est nécessaire de savoir dans quelles mesures chaque espèce contribue aux changements, ainsi que la direction et l'ampleur de ces contributions. En effet, les espèces ne réagissent pas toutes de la même manière aux perturbations. A la suite d'une perturbation de l'environnement, les espèces dites généralistes, c'est-à-dire possédant une niche fondamentale large, sont plus résilientes que les espèces spécialistes (Devictor et al. 2008). Par ailleurs, la modification de la biologie de certaines espèces peut avoir un effet majeur dans la dynamique d'une communauté. C'est le cas des espèces clé de voute qui peuvent être notamment caractérisées par le nombre et l'importance des liens directs et indirects qu'elles entretiennent avec les autres espèces de la communauté (Mills et al. 1969). Un changement de leur dynamique peut profondément modifier la structure de la communauté par rapport à des espèces qui ont moins de connexions avec les autres. Un exemple d'espèce clé de voute est la loutre de mer (*Enhydra lutris nereis*) (Jessup et al. 2004). La disparition des loutres a entrainé une augmentation d'abondance des oursins, l'une de leur proie principale. Les oursins, sans prédateurs, ont largement consommé les forêts d'algues brunes (*Macrocystis pyrifera*) modifiant l'ensemble de la communauté dépendante des algues brunes (Fig. I.5). Aussi, selon le rôle fonctionnel d'une espèce dans la communauté, la présence ou l'absence de cette dernière peut impacter différemment l'équilibre de la communauté. En effet, certaines espèces ont un rôle fonctionnel redondant avec d'autres espèces de

la communauté (Rosenfeld 2002). Ainsi, leur absence impacte faiblement le fonctionnement global de la communauté, contrairement à certaines espèces qui ont un rôle fonctionnel unique et pour lesquelles l'absence conduit à un changement de composition de la communauté, comme dans l'exemple de la loutre de mer (Fig I.5). Il est ainsi important de comprendre quelles espèces sont les plus susceptibles de modifier la structure et la dynamique de la communauté. Par exemple, les implications en matière de conservation et de gestion sont très différentes si seulement une ou deux espèces sont responsables d'un changement observé à l'échelle de la communauté.

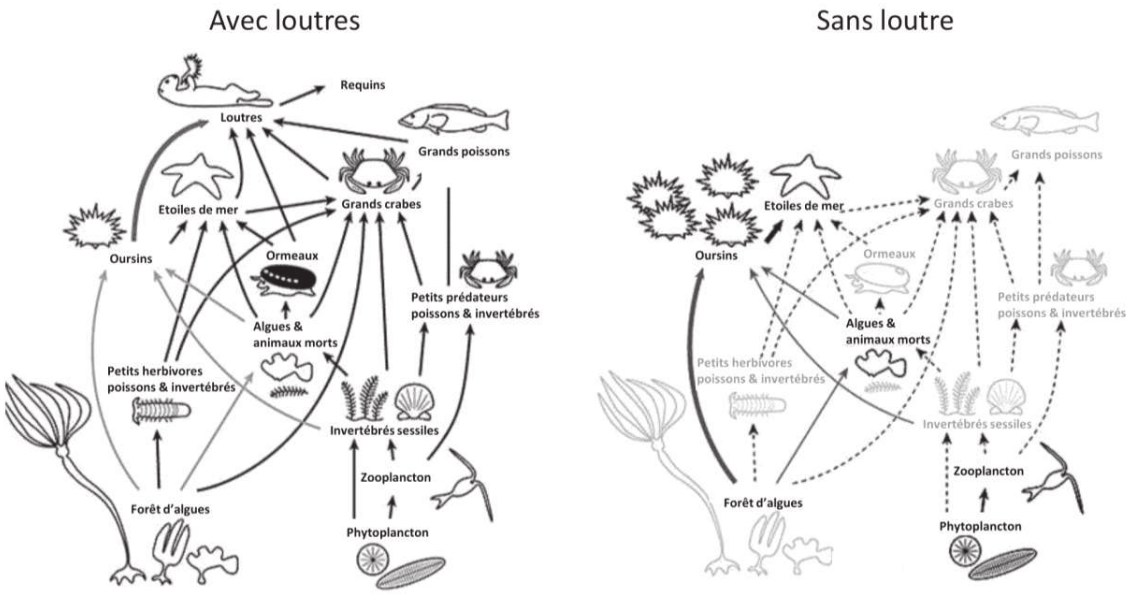

Figure I.5. Schéma simplifié des changements dans la structure de la communauté avant et après la disparition des loutres. Les flèches représentent les flux d'énergies. Les couleurs grises et les pointillés représentent des flux et des tailles de populations réduits. Schéma traduit de Brumbaugh et al. (page web).

1.3. Comment analyser la dynamique des communautés ?

La difficulté de lier les changements observés à l'échelle de la communauté à la dynamique individuelle des espèces a contribué à diviser les études empiriques et conceptuelles sur différentes échelles biologiques. Les approches à l'échelle de la communauté se concentrent sur la caractérisation quantitative et qualitative de la diversité et de la composition des communautés dans l'espace et le temps. Dans ce cas, les indices de richesse ou de diversité des espèces sont souvent utilisés comme descripteurs de la communauté pour analyser des tendances spatiales et temporelles (Mackey and Currie 2001, Legendre and Gauthier 2014). Cependant, ces approches ignorent les processus démographiques à l'échelle des espèces individuelles et, en conséquence, la manière dont ces

fluctuations peuvent être anticipées à partir de la dynamique des différentes populations n'est pas claire. Bien que les approches à l'échelle des espèces ont permis d'analyser en détails les effets des perturbations environnementale sur la dynamique individuelle des espèces (Grosbois et al. 2008, Frederiksen et al. 2014), elles ne permettent pas de comprendre comment les modifications à l'échelle d'une espèce peuvent se répercuter sur l'ensemble de la communauté. Par ailleurs, l'étude monospécifique passe à côté du rôle joué par les interactions interspécifiques dans les réponses aux changements environnementaux (Singer et al. 2013). Globalement, si ces deux niveaux d'étude (espèce et communauté) ont contribué indépendamment à mieux décrire les réponses de la biodiversité aux changements environnementaux, il reste néanmoins difficile de relier les dynamiques aux niveaux des populations et des communautés (Walther et al. 2002).

Des modèles de dynamique des populations à l'échelle multispécifique ont été utilisés pour comprendre les effets des interactions interspécifiques et des variables environnementales sur la démographie des espèces. Cependant, ces modèles ne sont souvent pas structurés démographiquement (Stenseth et al. 2015, Pacoureau et al. 2019a, Stoessel et al. 2019) ou seulement partiellement (Millon et al. 2014, Saunders et al. 2018, Pacoureau et al. 2019b). Les approches non structurées considèrent que les individus au sein d'une espèce sont équivalents alors que des différences de taille, d'âge et de stades ontogéniques existent au sein d'une population et peuvent avoir une importance dans le contexte des interactions interspécifiques. Comme le soutiennent Miller et Rudolf (2011), la prise en compte de la structure en stade des populations peut conduire à une meilleure compréhension de la structure et de la dynamique des communautés. Par conséquent, pour détecter et comprendre les interactions entre espèces, il faut être capable de considérer conjointement la démographie des populations structurées en plusieurs stades (Oken and Essington 2015).

Bien que largement développée pour l'étude de la dynamique monospécifique (Tuljapurkar and Caswell 1997, Caswell 2001), la démographie a reçu peu d'attention en écologie des communautés (e.g. Chu and Adler 2015). La démographie permet d'obtenir de l'information sur des paramètres démographiques variant au cours du temps, comme la survie ou le succès reproducteur, mais aussi d'avoir accès à des indicateurs de l'état de la population comme le taux de croissance. L'utilisation de modèles structurés en classes permet aussi de tenir compte des variations en âge ou en taille pour mieux comprendre leurs rôles dans la structuration des dynamiques (Caswell 2001). La difficulté est qu'une analyse démographique multispécifique nécessite l'intégration d'informations à plusieurs

niveaux biologiques (individu - population - communauté), ce qui, à son tour, exige d'unifier toutes les sources de données disponibles dans un cadre d'analyse cohérent.

Les modèles de population intégrés (IPM) sont de plus en plus utilisés en dynamique des populations (Schaub and Abadi 2011, Zipkin and Saunders 2018). Cette méthode permet d'analyser la démographie des populations en utilisant les différentes sources d'informations disponibles. Dans leur forme la plus simple, ces modèles combinent des données de capture-recapture et de comptages dans une même analyse, ce qui permet d'estimer avec précision des paramètres démographiques et des tailles de population tout en tenant compte des diverses sources d'incertitude dans chacune des données (Besbeas et al. 2002). A ce jour, ces modèles ont été très peu appliqués à l'échelle multispécifique (voir Péron and Koons 2012, Barraquand and Gimenez 2019), alors qu'ils semblent offrir un grand potentiel pour l'analyse de la dynamique des communautés.

Ainsi, ces modèles pourraient mettre en évidence les liens entre la composition de la communauté et les processus démographiques à l'échelle des espèces. Par exemple, un appauvrissement de la diversité de la communauté pourrait s'expliquer par la dominance numérique croissante d'une espèce au cours du temps, entretenant des relations de compétition avec d'autres espèces. Dans le cadre de ce projet, le premier défi à relever consistait à mettre en avant le potentiel des IPM multispécifiques sur des systèmes à deux espèces avant de pouvoir travailler sur des systèmes complexes d'espèces en interaction. Mon travail permet ainsi d'avoir un premier aperçu de l'intérêt de ces modèles pour identifier et quantifier les différents mécanismes sous-jacents à la dynamique d'espèces en interaction.

2. Utilisation des IPM multispécifiques pour analyser les interactions entre espèces

2.1. Présentation des IPM

Un modèle de population intégré (IPM) est un modèle qui intègre différentes sources de données. La caractéristique principale d'un IPM est qu'il possède une vraisemblance jointe formée du produit des vraisemblances pour chaque jeu de données, et que certains paramètres sont partagés entre les différentes vraisemblances (Schaub and Abadi 2011). Ces paramètres sont généralement des taux démographiques comme la survie ou la productivité. Ainsi, les IPM permettent d'analyser

conjointement plusieurs jeux de données, tant au niveau de l'individu, comme des données de capture-recapture (CR), que de la population, comme des données de comptages. Si le lien entre taille de population et taux démographiques est évident, ces différents jeux de données sont traditionnellement analysés séparément, chacun avec une vraisemblance propre (e.g. Jenouvrier et al. 2003, Schaub et al. 2004). En utilisant conjointement différents jeux de données dans un IPM, on obtient une estimation plus précise des paramètres (Abadi et al. 2010a), ce qui permet par exemple, d'augmenter la puissance de détection de variations temporelles de paramètres démographiques. L'intégration permet également de réduire les biais pouvant être associés à un seul ensemble de données (Abadi et al. 2010a). Enfin, ces modèles permettent d'estimer certains paramètres particulièrement difficiles à évaluer ou impossible à analyser à partir d'une analyse séparée de chaque source d'information (Abadi et al. 2010b). C'est le cas, par exemple, de paramètres démographiques comme la fécondité ou le taux d'immigration.

2.2. Construction d'un IPM

Dans l'ensemble de la thèse, j'ai construit les modèles dans un cadre bayésien bien qu'une analyse fréquentiste utilisant le maximum de vraisemblance soit aussi possible (Besbeas et al. 2002). La distribution *a posteriori* de l'ensemble des inconnues (variables et paramètres estimés), noté θ, s'obtient par la mise à jour de leur distribution *a priori* $(P(\theta))$ en utilisant l'information des données $(Data)$ au travers de la fonction de vraisemblance $(P(Data|\theta))$ par la formule de Bayes (Gelman et al. 2014) :

$$P(\theta|Data) = \frac{P(\theta)*P(Data|\theta)}{P(Data)} \quad (1)$$

La construction d'un IPM s'articule autour de trois étapes : (1) la définition du modèle de population qui va relier la taille de la population et les paramètres démographiques que l'on souhaite estimer, (2) la formulation de la vraisemblance propre à chaque jeu de données, et (3) l'inférence bayésienne à partir de la vraisemblance jointe. Nous allons présenter un modèle simple inspiré de l'exemple utilisé dans Schaub & Abadi (2011).

Etape 1. Il faut tout d'abord définir le modèle reliant les tailles des populations aux paramètres démographiques. La définition des modèles dépend du type et de la quantité de données disponibles et de l'objectif de l'étude. Il est possible de créer une grande variété de modèles plus ou moins complexes, selon ces éléments. Classiquement, des modèles matriciels de population sont utilisés, par

exemple des modèles structurés en âge (matrice de Leslie) ou des modèles structurés en classes (matrice de Lefkovich) (Caswell 2001).

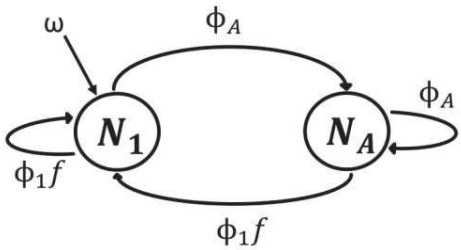

Figure I.6. Graphe du cycle de vie d'une population ouverte avec deux classes d'individus, les juvéniles N_1 et les adultes N_A âgés de plus d'un an. Les différents paramètres démographiques sont la survie selon la classe (ϕ_1 et ϕ_A), la productivité (f) et le taux d'immigration (ω). Schéma inspiré de Schaub & Abadi (2011).

Dans notre exemple, nous utilisons un modèle inspiré du cycle de vie d'un passereau avec deux classes : les jeunes N_1 et les individus de plus d'un an considérés comme adultes N_A (Fig. I.6). Les données disponibles sont, un comptage du nombre d'individus observés chaque année (y), des données de capture-recapture (CR) renseignant sur l'âge des individus, et des données de productivité renseignant sur le nombre de poussins à l'envol (J) dans les nids surveillés (R). Le nombre d'individus de chaque classe d'âge est calculé en fonction du nombre d'individus l'année précédente et des paramètres démographiques. Pour représenter au mieux la stochasticité démographique, nous utilisons des distributions statistiques comme dans notre exemple avec une distribution de Poisson pour le nombre de jeunes et une distribution binomiale pour le nombre d'adultes :

$$N_{1,t+1} \sim \mathrm{Pois}(N_{1,t} f_t \phi_{1,t} + N_{a,t} f_t \phi_{1,t} + N_{1,t}\omega_t + N_{a,t}\omega_t) \quad (2)$$

$$N_{A,t+1} \sim \mathrm{Bin}(N_{1,t} + N_{A,t}, \phi_{a,t}) \quad (3)$$

avec ϕ_1 la survie des jeunes, ϕ_A la survie des adultes entre l'année *t* et *t*+1, *f* le nombre de jeunes par individus, ω le taux d'immigration.

Etape 2. Ensuite, il faut définir la vraisemblance associée à chaque jeu de données. Dans cet exemple, il y a trois jeux de données différents : des données de comptage, des données de capture–recapture et des données de productivité collectées pour chaque année *t* (Fig I.7).

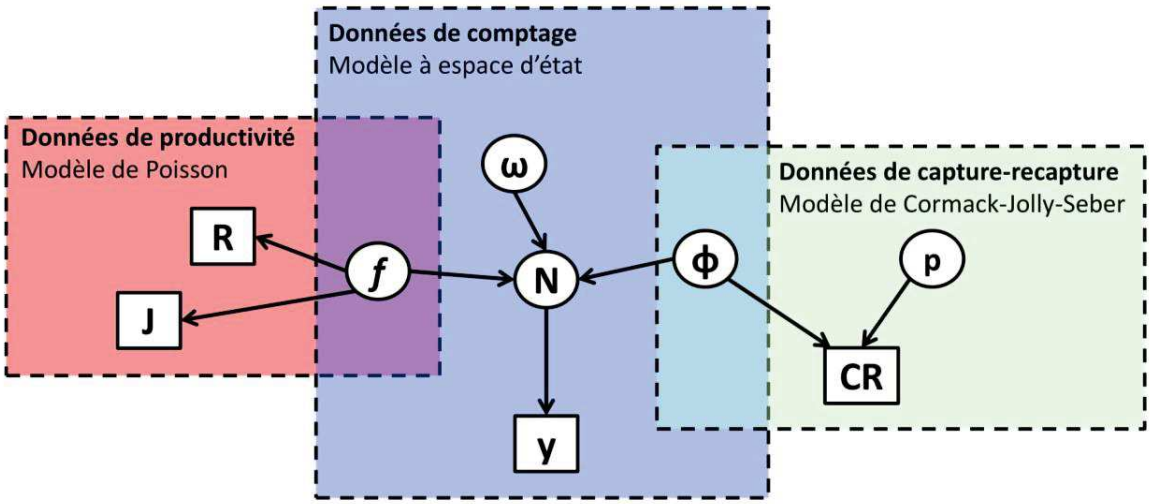

Figure I.7. Graphe acyclique orienté du modèle de population intégré présenté. Les ronds représentent les paramètres estimés et les rectangles représentent les données. Notations : CR données de capture-recapture, y données de comptage, J nombre de poussins, *f* la productivité, ϕ la survie, ω le taux d'immigration, N le nombre d'individus. Schéma inspiré de Schaub & Abadi (2011).

Pour les données de comptage, l'équation d'observation liant les données, c'est-à-dire le nombre d'individus observés sans distinction d'âge (y) avec le nombre d'individus estimés (*N*) est écrite selon une distribution normale avec une erreur d'observation (σ_y^2) :

$$y_t \sim N(\mathrm{N}_{1,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{A},t}, \sigma_y^2) \quad \textbf{(4)}$$

La vraisemblance pour les données de comptage (L_{CO}) correspond à : $L_{CO}(y|\phi_1, \phi_A, f, \omega, N)$.

Pour les données de capture-recapture, on utilise un modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS ; encadré 1 ; Lebreton et al. 1992). On utilise une vraisemblance à espace d'état pour relier les données avec les paramètres de survie apparente (ϕ), c'est-à-dire le produit de la « vraie » survie et de la fidélité au site de reproduction car on ne peut distinguer la mortalité et l'émigration, et de probabilité de recapture (*p*). La vraisemblance pour les données de capture-recapture (L_{CR}) s'écrit : $L_{CR}(CR|\phi_1, \phi_A, p)$.

Encadré 1. Principe de la modélisation des données de capture-recapture. Inspiré de Cubaynes 2011.

Un protocole de **capture-recapture** consiste en plusieurs occasions d'échantillonnage au cours desquelles les individus sont **capturés** puis **relâchés**. A chaque intervalle de temps, les individus capturés pour la première fois sont marqués, c'est-à-dire qu'on leur attribue une marque distinctive unique permettant de les **identifier** à l'échelle individuelle, et l'identité des individus recapturés est récupérée.

Les données collectées forment des **histoires de capture** sous la forme de « 1 » et « 0 » correspondant respectivement à la détection / non détection de chaque individu à chaque occasion de capture. Par exemple, pour 3 occasions de capture, l'individu *i* avec l'histoire h_i = (1, 0, 1) a été capturé pour la première fois à la première occasion, a été marqué et relâché, non capturé à la deuxième occasion puis capturé à la troisième et dernière occasion.

Le **modèle CJS** (Lebreton et al. 1992) fait l'hypothèse d'une variation temporelle des probabilités de survie et de détection. L'estimation des paramètres démographiques s'appuie sur le **modèle probabiliste** suivant : notons ϕ_t la probabilité de survie entre *t* et *t*+1 et p_t la probabilité de détection au temps *t*. La probabilité de l'histoire h_i, ci-dessus, est $\phi_1(1-p_2)\phi_2 p_3$.

Sous l'hypothèse d'homogénéité et d'indépendance des individus, la vraisemblance des données est obtenue comme le produit des probabilités de chaque histoire de capture h_i :

$$Pr(h \mid \phi, p) \propto \prod Pr(h_i \mid \phi, p)$$

Les données de productivité sont composées du nombre de jeunes à l'envol (J) et du nombre de couvées étudiées (R). L'utilisation d'un modèle de Poisson permet d'estimer la productivité (*f*) avec :

$$J_t \sim Pois(R_t f_t) \tag{5}$$

La vraisemblance pour les données de productivité (L_{PR}) s'écrit ainsi $L_{PR}(J, R|f)$

Etape 3. La vraisemblance jointe des différents jeux de données correspond au produit des vraisemblances :

$$L_{IPM}\left(y, CR, J, R \middle| N, \phi_1, \phi_a, f, \omega, p, \sigma_y^2\right) \tag{6}$$

$$= L_{CO}(y|\phi_1, \phi_A, f, \omega, N) \times L_{CR}(CR|\phi_1, \phi_a, p,) \times L_{PR}(J, R|f)$$

Ensuite, grâce à l'inférence bayésienne, les distributions *a posteriori* des différents paramètres de la vraisemblance peuvent être estimées. Dans l'ensemble de cette thèse, les distributions *a posteriori* sont

estimées via la méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC ; encadré 2) en utilisant le package Nimble (de Valpine et al. 2017 ; version 0.9.1) du logiciel R (R Core Team 2020 ; R version 4.0.3).

Encadré 2. Estimation des paramètres par les méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov.

La combinaison des méthodes de **Monte Carlo avec des chaînes de Markov** (MCMC) permet de générer un échantillon de valeurs dont la distribution converge vers la distribution postérieure des paramètres à estimer.

Il existe plusieurs façons de construire des chaînes de Markov pour **l'inférence bayésienne**, et l'une particulièrement utilisée est **l'algorithme de Metropolis**. Cet algorithme fonctionne par acceptation-rejet, c'est-à-dire qu'il propose une valeur « candidate » différente de la valeur « actuelle » pour un paramètre à estimer. Pour proposer cette valeur candidate, il est possible d'ajouter, par exemple, une valeur aléatoire provenant d'une distribution normale appelée distribution de proposition. Il faut ensuite calculer le ratio des probabilités à travers la formule de Bayes :

$$R = \frac{\Pr(valeur\ candidate|data)}{\Pr(valeur\ actuelle|data)}$$

Si la probabilité de la valeur candidate est plus plausible que la valeur actuelle, alors la valeur candidate est acceptée. Autrement, la valeur candidate est acceptée avec une probabilité R et est rejetée avec une probabilité 1-R. En faisant plusieurs itérations, c'est-à-dire en répétant plusieurs fois cette opération, différentes propositions de valeurs sont générées construisant une distribution de probabilité pour le paramètre.

Une fois qu'une distribution stationnaire est atteinte, les réalisations de la chaîne de Markov peuvent être considérées comme un échantillon de la **distribution postérieure** des paramètres à estimer.

2.3. Extension à l'échelle multispécifique

Les modèles de population intégrés peuvent être étendus à l'échelle multispécifique (Péron and Koons 2012, Barraquand and Gimenez 2019) en introduisant, par exemple, des liens entre les paramètres démographiques d'une espèce et la taille de population de l'autre espèce (Fig I.8). Cette méthode permet de quantifier l'effet de l'abondance d'une espèce sur un taux démographique de l'autre espèce, c'est-à-dire de mesurer l'effet densité-dépendant interspécifique.

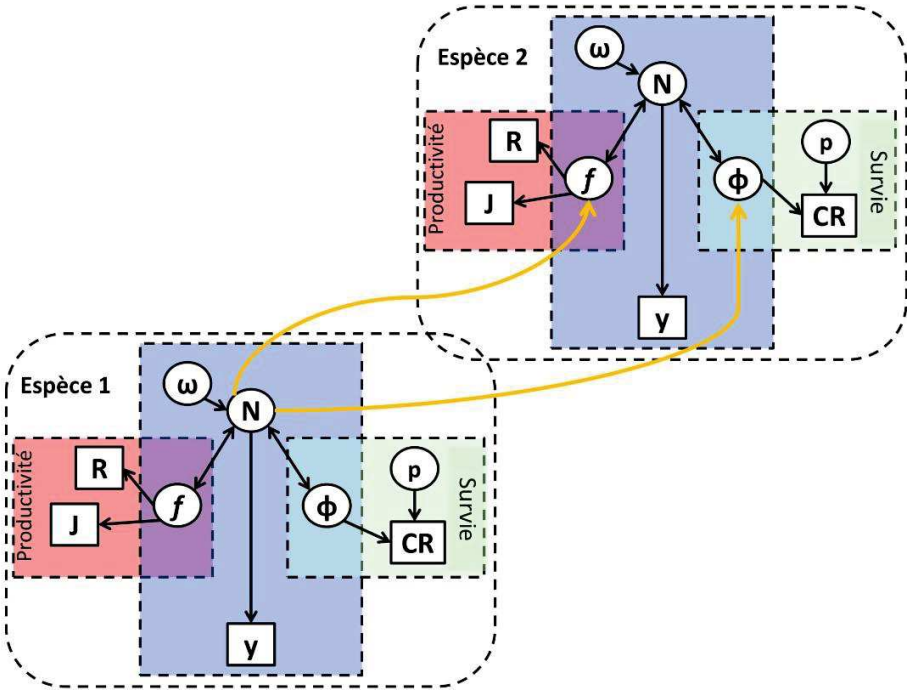

Figure I.8. Graphe d'un modèle de population intégré à deux espèces. Les ronds représentent les paramètres estimés, les rectangles représentent les données et les flèches jaunes représentent les interactions interspécifiques. Notations : CR données de capture-recapture, y données de comptage, J nombre de poussins, *f* la productivité, ϕ la survie, ω le taux d'immigration, N le nombre d'individus.

Selon les relations interspécifiques à tester, le paramètre démographique d'une espèce s'exprime en fonction du nombre d'individus de l'autre espèce :

$$g(\eta_t) = \alpha + \beta N_t + \varepsilon_t \tag{7}$$

$$\varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2) \tag{8}$$

avec g une fonction de lien appropriée au paramètre démographique η testé de l'espèce 2, α l'ordonnée à l'origine, β la pente mesurant la force de la densité dépendance interspécifique, N_t le nombre d'individus estimés à l'année *t* de l'espèce 1 et ε_t un effet aléatoire annuel capturant la variabilité temporelle non expliquée par les effectifs dans η avec σ^2 sa variance. En analysant la distribution *a posteriori* de β, on peut juger de la direction et de la force de la densité dépendance interspécifique. D'une part, pour connaitre la direction de la densité dépendance, c'est-à-dire positive ou négative, il faut analyser le signe de la distribution *a posteriori*. Une distribution avec une majorité de valeurs inférieures à 0 indique un effet négatif de la densité dépendance. Au contraire, des valeurs

majoritairement supérieures à 0 indiquent un effet positif de la densité dépendance. Si la distribution englobe largement 0 avec un grand nombre de valeurs positives et négatives, cela indique qu'il n'y a pas d'effet clair de la densité dépendance. Ensuite, pour analyser l'intensité de la densité dépendance, on peut récupérer, par exemple, la moyenne de la distribution *a posteriori* de β.

De la même manière, on peut ajouter les effets de la densité dépendance intraspécifique en utilisant le nombre d'individus *N* et le paramètre démographique η pour une même espèce (Schaub and Kéry 2021). En dynamique des populations et notamment dans le cas des IPM multispécifiques l'ajout de la densité dépendance intraspécifique est préférable pour produire un modèle stable, c'est-à-dire pour que le modèle converge vers un point fixe stable (Barraquand and Gimenez 2019). En effet, tenir uniquement compte de la densité dépendance interspécifique peut mener à un modèle instable avec des trajectoires de populations qui pourraient se diriger soit vers 0 ou vers l'infini.

2.4. Prise en compte de covariables temporelles

Les IPM permettent aussi de prendre en compte une large gamme de covariables pouvant affecter les paramètres démographiques estimés (Abadi et al. 2017, Weegman et al. 2017). Comme on étudie des paramètres démographiques qui évoluent au cours du temps, il est intéressant de pouvoir prendre en compte des covariables temporelles pouvant expliquer les fluctuations. Par exemple, il peut s'agir de conditions climatiques, de variations d'abondances de ressources ou encore d'indices phénologiques. De la même manière que pour les effets densité-dépendants, il s'agit de modéliser un paramètre démographique (η) en fonction d'une covariable temporelle (x) :

$$g(\eta_t) = \alpha + \beta x_t + \varepsilon_t \tag{9}$$

$$\varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2) \tag{10}$$

avec g une fonction de lien appropriée au paramètre démographique η, α l'ordonnée à l'origine, β la pente mesurant l'effet de la covariable temporelle testée et ε_t un effet aléatoire annuel capturant la variabilité temporelle de η non expliquée par la covariable environnementale avec σ^2 sa variance. Dans cet exemple, nous utilisons une relation linéaire mais d'autres relations peuvent être envisagées comme des relations quadratiques pour correspondre au mieux aux hypothèses écologiques à tester.

Ainsi, les IPM multispécifiques nous permettent de tester les effets de la densité dépendance intraspécifique, interspécifique et de covariables temporelles simultanément dans une même analyse. De cette manière, les IPM offrent la possibilité d'analyser les contributions relatives de l'environnement et des interactions entre espèces sur les fluctuations des différents paramètres, et leurs résultantes sur la trajectoire de la communauté.

3. Présentation des cas d'étude

3.1. Les oiseaux comme modèle d'étude pour analyser la dynamique des communautés

L'objectif de cette thèse est de définir **le potentiel des IPM multispécifiques pour améliorer la compréhension de la dynamique d'espèces en interaction**. En adaptant des IPM multispécifiques à différents cas d'étude, j'ai examiné comment ces modèles pouvaient aider à mettre en évidence différents processus (effets des interactions intraspécifiques, interspécifiques et de l'environnement) affectant la dynamique des communautés encore difficilement appréciés jusqu'alors. Les cas d'étude ont été choisis de manière à diversifier les types de relations fonctionnelles interspécifiques qui structurent les communautés (prédation, compétition). Bien entendu, une condition complémentaire était que la nature et la quantité de données soient adaptées pour mettre en place de tels modèles (cf. section 2.2). Je me suis concentrée sur des systèmes limités à deux espèces en interaction, en utilisant comme modèles d'étude les oiseaux. Les oiseaux forment un groupe relativement bien connu sur le plan taxonomique et facile à recenser par rapport à d'autres taxons. L'attrait des oiseaux par le grand public permet notamment le développement de suivis participatifs et donc le développement de protocoles à large échelle spatiale (Schmeller et al. 2012). Les oiseaux sont ainsi particulièrement bien étudiés faisant d'eux l'un des groupes les mieux connus du point de vue de la biologie. Les oiseaux sont, pour la plupart, fidèles à leurs sites de reproduction (Schlossberg 2009), ce qui permet d'assurer leur suivi à l'échelle individuelle et populationnelle au fil des années. Ces suivis permettent ainsi d'obtenir des informations sur les fluctuations des abondances et des paramètres démographiques importants comme la survie et le succès reproducteur qui sont des informations essentielles pour la mise en œuvre d'IPM multispécifiques. Au-delà de l'aspect pratique, les oiseaux permettent d'étudier différentes relations interspécifiques. En effet, les oiseaux sont situés soit en position intermédiaire ou en position supérieure dans les réseaux trophiques. Cette caractéristique permet, d'une part, d'étudier

les effets des relations interspécifiques comme les relations prédateur-proie (Both et al. 2009) et d'autre part, d'étudier les effets de changements environnementaux car les oiseaux intègrent, au travers des réseaux trophiques *via* des effets ascendants, les conséquences des perturbations de l'écosystème. Par ailleurs, des groupes d'espèces d'oiseaux partagent des habitats et ressources communes, ce qui fait des oiseaux un modèle de choix pour étudier les effets de la compétition interspécifique. Ainsi **l'utilisation des oiseaux comme modèles d'étude** satisfait les deux conditions nécessaires (questionnements écologiques fondamentaux et disponibilité des données) pour **l'évaluation empirique du potentiel en écologie des IPM multispécifiques.** Nous avons ainsi pu travailler sur différents cas d'étude pour lesquels il existait des attendus théoriques, notamment sur les relations interspécifiques, de manière vérifier la capacité des IPM multispécifique à identifier les processus écologiques régulant la dynamique d'espèces en interactions.

Interactions prédateur-proie chez les oiseaux marins

Un premier type d'interaction que j'ai analysé à travers l'utilisation d'IPM multispécifiques sont les relations prédateur-proie. Les oiseaux marins occupent des niveaux trophiques élevés et sont connus pour répondre à des processus ascendants « bottom-up », c'est-à-dire qu'ils sont régulés par la disponibilité en ressources des niveaux inférieurs de la chaine trophique (Aebischer et al. 1990, Frederiksen et al. 2006, Lauria et al. 2013). Des pressions descendantes « top-down » c'est-à-dire exercées par la prédation ont aussi été mises évidence dans les colonies d'oiseaux pendant la période de reproduction (Hipfner et al. 2012). Il est de plus en plus évident que les pressions ascendantes et descendantes agissent de concert et affectent les taux démographiques des oiseaux marins comme la survie ou le succès reproducteur (Suryan et al. 2006, Horswill et al. 2014, 2016). Par exemple, les effets de la prédation et de la limitation des ressources conduisent à l'échec de la reproduction chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) (Regehr and Montevecchi 1997) et un déclin de la population des labbes parasites (*Stercorarius parasiticus*) (Perkins et al. 2018). Par conséquent, la quantification de la force relative des effets de la prédation est essentielle pour mieux comprendre les moteurs de la dynamique des populations chez les oiseaux marins. La majorité des études s'intéressant aux effets des interactions prédateur-proie ne sont pas structurées démographiquement ou seulement partiellement, ne permettant pas de comprendre en détail les mécanismes sous-jacents aux relations interspécifiques. C'est pourquoi l'utilisation des IPM multispécifiques pourrait s'avérer particulièrement utile pour analyser de manière simultanée la démographie de différentes espèces en interaction tout en intégrant la structuration en stade des populations.

La compétition chez les passereaux

Le second type d'interaction que j'ai analysé sont les relations de compétition chez les passereaux. La compétition est une relation interspécifique largement répandue chez les espèces d'oiseaux fréquentant les mêmes habitats (Dhondt 2012). Les passereaux sont généralement en compétition pour les ressources et/ou pour les territoires de reproduction (Dhondt 2012). Les effets de la compétition interspécifique et intraspécifique ont largement été étudiée chez certaines espèces de passereaux comme la mésange charbonnière (*Parus major*), la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) (Dhondt 2010, Møller et al. 2018, Gamelon et al. 2019) ou encore les gobemouches noirs (*Ficedula hypoleuca)* (Ahola et al. 2007, Samplonius and Both 2019). La caractéristique favorisant le suivi de ces espèces est qu'elles nichent dans des cavités et acceptent largement les nichoirs artificiels mis à disposition dans leur environnement. Grâce aux suivis en nichoirs, les scientifiques ont accès à de nombreuses informations comme les paramètres reproducteurs (date de ponte, taille de ponte, nombre de poussins à l'envol) et ont la possibilité de gérer la disponibilité en nichoirs dans l'environnement. Cependant l'utilisation de nichoirs produit un environnement artificialisé qui peut impacter des paramètres démographiques (e.g. la taille de ponte ; Møller et al. 2014) ou entrainer des biais liés à une présence accrue ou moindre de prédateurs et de parasites (Møller 1989). Par ailleurs, les études des effets de la compétition interspécifique sur les paramètres démographiques tels que la survie ou le succès reproducteur chez d'autres espèces de passereaux ne nichant pas en nichoir sont limitées (Dhondt 2012). L'avantage attendu de l'utilisation des IPM dans le cadre de l'étude de la compétition chez les passereaux est qu'ils pourraient permettre d'étudier ces espèces sans nécessairement se baser sur des suivis en nichoirs et sans artificialisation de leur habitat de reproduction. L'analyse conjointe de données de CR et de comptage permet également d'accéder à des paramètres démographiques qui ne sont pas forcément mesurés comme l'immigration (Abadi et al. 2010b), voire la fécondité lorsque les évènements de reproduction individuels ne peuvent pas être suivis (Ahrestani et al. 2017). Dans ce contexte, j'ai voulu évaluer empiriquement la capacité des IPM multispécifiques à identifier et estimer les processus démographiques régulant la cohabitation d'espèces syntopiques en les appliquant à un système d'oiseaux bien connu (comme les mésanges) et montrer leur capacité à s'adapter à d'autres systèmes d'oiseaux ne pouvant pas être suivis en nichoirs (comme les fauvettes).

Prise en compte des conditions environnementales

Tenir uniquement compte des effets des interactions interspécifiques dans la dynamique des espèces laisse échapper le rôle d'autres facteurs comme les effets de l'environnement. En effet, les fluctuations

des populations sont la résultante de différents processus dont la densité dépendance ainsi que la stochasticité environnementale (Sæther et al. 2016). Pouvoir prendre en compte les facteurs environnementaux dans l'analyse de la dynamique des espèces est d'autant plus important que les conditions de l'environnement évoluent rapidement et que les écosystèmes marins et terrestres sont particulièrement sensibles à ces changements (Stenseth et al. 2002, Walther et al. 2002, Parmesan and Yohe 2003, Parmesan 2006). Les IPM multispécifiques permettent justement de prendre en compte différents types de covariables reflétant les conditions de l'environnement. Premièrement, on peut directement tenir compte de séries temporelles de variables climatiques comme les précipitations, la température, l'humidité ou des indices climatiques (Frederiksen et al. 2008, Skagen and Adams 2012). Ces variables renseignent sur les conditions climatiques auxquelles font face les espèces et qui peuvent avoir des effets directs et indirects sur leur démographie. Par exemple, chez le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*), les épisodes de vents et de fortes pluies sont associés à une mortalité massive chez les poussins. Ces conditions météorologiques impactent directement la mortalité en provoquant des hypothermies et plus indirectement entrainent un arrêt des recherches de nourriture à cause de la turbidité de la mer (Frederiksen et al. 2008). Aussi, les conditions climatiques peuvent avoir des conséquences indirectes en modifiant la disponibilité des ressources alimentaires, et ces modifications peuvent se répercuter sur l'ensemble du réseau trophique (Both et al. 2009). Par exemple, les conditions climatiques vont influencer les dates d'émergence des insectes et donc la disponibilité temporelle des ressources pour les passereaux insectivores (Both et al. 2009, Visser and Gienapp 2019). Dans le milieu marin, les scientifiques ont souvent recours à des proxies, c'est-à-dire que l'abondance de ressources dans l'océan est approximée à travers d'autres variables environnementales. Par exemple, on peut utiliser des indices climatiques comme l'oscillation nord-atlantique (NAO) (Thompson and Ollason 2001) à large échelle spatiale ou à une échelle plus locale en utilisant la température de surface de mer (Frederiksen et al. 2007), ou la concentration en chlorophylle *a* (Suryan et al. 2012) comme indicateurs des fluctuations temporelles ou spatiales des conditions environnementales. Deuxièmement, on peut tenir compte de la qualité de l'habitat. En effet, les relations de compétition sont dépendantes des ressources disponibles dans un milieu (Dhondt 2010). Un habitat de bonne qualité est défini comme un habitat apportant davantage de ressources (qualité des territoires, ressources en nourriture) par rapport à un habitat de mauvaise qualité. Ainsi la prise en compte de la qualité de l'habitat permet de comprendre plus finement les conditions dans lesquelles les effets des compétitions interspécifique et intraspécifique peuvent être observés. Enfin, on peut prendre en compte des covariables indirectement liées à l'environnement, comme la phénologie des

espèces. Bien qu'il soit possible d'utiliser des mesures objectives des conditions climatiques comme la température ou les précipitations, ces variables peuvent présenter un pouvoir explicatif faible de la variabilité des processus écologiques car la régulation de ces derniers est par nature multifactorielle. En effet, des successions de conditions météorologiques vont initier la production primaire et secondaire, avec notamment la floraison et l'émergence d'insectes, mais restent difficiles à maitriser. Certaines espèces d'oiseaux, plus généralistes, ont une phénologie de reproduction flexible leur permettant d'ajuster leur période de reproduction de manière à bénéficier des meilleures conditions de disponibilité en ressources (Both et al. 2009, Moussus et al. 2011). En conséquence, prendre en compte la phénologie des espèces peut permettre de capturer des variations des conditions environnementales entre années.

La prise en compte de covariables environnementales dans les IPM multispécifiques offre la possibilité, d'une part, d'analyser la contribution relative des effets de l'environnement par rapport aux relations biotiques sur la variation temporelle d'un paramètre démographique. De cette manière, il est possible de mettre en évidence quels sont les facteurs les plus influents sur la dynamique d'une espèce. Par exemple, une espèce peut ne pas sembler affectée par des changements climatiques mais pourrait subir des effets indirects liés à la diminution d'une espèce qui est importante pour sa dynamique (comme une proie) ou au contraire à l'augmentation d'une espèce qui l'impacte négativement (comme un prédateur, une espèce compétitrice). D'autre part, la prise en compte des covariables environnementales dans un IPM pourrait aussi permettre de comprendre comment l'environnement module les relations interspécifiques. Par exemple, lorsque que les conditions environnementales sont détériorées, la compétition entre espèces peut augmenter (Dhondt 2010).

3.2. Les données utilisées

Pour créer les différents IPM multispécifiques permettant de comprendre la dynamique d'espèces en interactions, j'ai utilisé des jeux de données de capture-marquage-recapture (CMR) et de comptages provenant de suivis à long terme. Les premiers jeux de données utilisés dans ce travail proviennent du suivi démographique des oiseaux marins à Kerguelen. Dans ces jeux de données, nous nous sommes focalisés sur deux espèces d'oiseaux marins : le pétrel bleu (*Halobaena caerulea*) et le labbe subantarctique (*Catharacta lönnbergi*). Les autres jeux de données proviennent du suivi temporel des oiseaux communs (STOC) qui se décline en deux jeux de données : le premier est un suivi d'abondance par points d'écoute et le second est un programme de CMR. Ces deux jeux de données nous ont permis d'analyser

la dynamique de quatre espèces de passereaux : la mésange charbonnière (*Parus major*), la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) et la fauvette des jardins (*Sylvia borin*).

Le suivi démographique des oiseaux marins de Kerguelen

Un suivi démographique des oiseaux nicheurs sur l'île de Mayes a débuté en 1985. Ce suivi est effectué dans le cadre du projet 109 ORNITHOECO soutenu par l'Institut polaire français Paul-Emile-Victor (IPEV). Mayes (49°28 S, 69°57 E) est une île inhabitée de 2.8 km² située dans le golfe du Morbihan de l'archipel des Kerguelen. Une partie des espèces d'oiseaux marins nichant sur cette île (pétrels, prions, labbes) sont suivis chaque année, principalement durant l'été austral. Dans notre étude, nous allons nous intéresser à deux espèces suivies sur cette île : le pétrel bleu et le labbe subantarctique. Le suivi du pétrel bleu se fait par manipulation des oiseaux dans leurs terriers. Environ 200 terriers de pétrels sont identifiés et sont inspectés chaque année (Barbraud and Weimerskirch 2005). Concernant les labbes, ils se reproduisent dans des nids à même le sol, au centre de territoires qu'ils défendent avec ardeur face à leurs congénères, rendant les territoires facilement identifiables. L'objectif de ces suivis démographiques est double. D'une part, ils permettent de quantifier les fluctuations d'abondances au cours du temps. En analysant l'occupation des différents terriers suivis et le nombre de territoires occupés chaque année, ce suivi fourni des comptages de la population au cours du temps. D'autre part, ils permettent d'obtenir de l'information à l'échelle individuelle par CMR. Au cours de la saison de reproduction, les terriers et territoires sont inspectés plusieurs fois pour récupérer l'indentification des adultes et associer à chaque couple un bilan reproducteur. L'identification des individus déjà bagués est récupérée et un identifiant unique est attribué, grâce à une bague, aux individus capturés pour la première fois dans la zone surveillée. Au cours des différentes vérifications, la présence d'un œuf confirme que le couple se reproduit et la présence d'un poussin proche de l'envol confirme le succès de la reproduction. Les poussins sont aussi bagués juste avant l'envol. Ainsi, les données du suivi démographique nous permettent de suivre les oiseaux à l'échelle individuelle avec notamment de l'information sur leur survie et sur leur reproduction au cours du temps, et d'obtenir des variations d'abondances à l'échelle de la population.

Dans le cadre de cette thèse, j'ai pu participer à la campagne d'été de Novembre à Décembre 2019 à Kerguelen me permettant de prendre part aux suivis démographiques des pétrels bleus et des labbes subantarctiques sur l'île de Mayes durant la période de reproduction.

Le STOC point d'écoute

Le STOC point d'écoute (Julliard and Jiguet 2002, Jiguet et al. 2016) est un protocole de suivi d'abondance par point d'écoute (Echantillonnage Ponctuel Simple ou EPS) coordonné par le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN). Des ornithologues volontaires se rendent deux fois par an durant le printemps sur les mêmes points d'écoute où ils relèvent l'ensemble des oiseaux vus ou entendus durant une session de cinq minutes. Les sites de points d'écoute sont des carrés de 2 km par 2 km sélectionnés aléatoirement sur le territoire Français, dans un rayon de dix kilomètres autour du lieu déclaré par le participant (Fig. I.9b). Dans chacun de ces sites, dix points d'écoute sont déterminés par le participant de manière à représenter de manière homogène les différents habitats du carré. Le premier point d'écoute a lieu pendant la période du 1er Avril au 8 Mai et le second pendant la période du 9 Mai au 30 Juin de manière à détecter les reproducteurs précoces et tardifs. Le nombre maximum d'oiseaux comptés entre les deux points d'écoute est conservé. Les localisations et les dates des points d'écoutes sont fixes au cours des années. Ce suivi permet de mettre en évidence des fluctuations d'abondances de nombreuses espèces au fil du temps (Julliard and Jiguet 2002). Dans ma thèse, ces données sont exploitées pour créer des indices d'abondance de population au cours du temps (ter Braak et al. 1994, King et al. 2008) utilisés comme données de comptage renseignant sur les tailles de population dans les IPM.

Le STOC capture

Le STOC capture est un suivi par CMR des oiseaux communs nicheurs en France (Julliard and Jiguet 2002) coordonné par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) du MNHN et a débuté en 1989. Ce suivi suit un protocole standardisé robuste permettant de documenter au mieux l'évolution de la démographie des oiseaux nicheurs sur le long terme. Les bagueurs, formés à la manipulation et à l'identification des oiseaux, capturent les oiseaux à l'aide de filets, dans des stations réparties sur l'ensemble du territoire Français (Fig. I.9a). Les localisations des stations de capture ne sont pas déterminées au hasard car certains habitats sont privilégiés pour capturer plus facilement et en plus grand nombre des oiseaux comme les zones de forêts ouvertes, les buissons ou les roselières (Robinson et al. 2009). Entre trois et cinq sessions de capture ont lieu chaque année, sur chaque site, entre mai et juillet de manière à capturer un échantillon des oiseaux adultes reproducteurs et des jeunes produits localement. Elles se déroulent de l'aube à midi. Les filets de capture (12 mètres de longueur) sont placés régulièrement avec une densité de 5 filets par hectare. Le nombre et la localisation des filets sont fixes entre les sessions et les années, mais varient entre sites. Chaque oiseau

capturé est identifié à l'échelle de l'espèce, âgé et sexé en fonction de critères de plumage (Demongin 2016), et est marqué à l'aide d'une bague métallique portant un numéro unique. Tout nouvel oiseau capturé est bagué et les oiseaux recapturés sont identifiés grâce à leur bague. Ainsi les données du STOC Capture permettent de suivre des oiseaux à l'échelle individuelle. Dans le cadre de notre étude, les données du STOC capture serviront principalement à documenter la survie selon des classes d'âge (adulte ou juvénile) et à créer des indices phénologiques de la reproduction (Moussus et al. 2011).

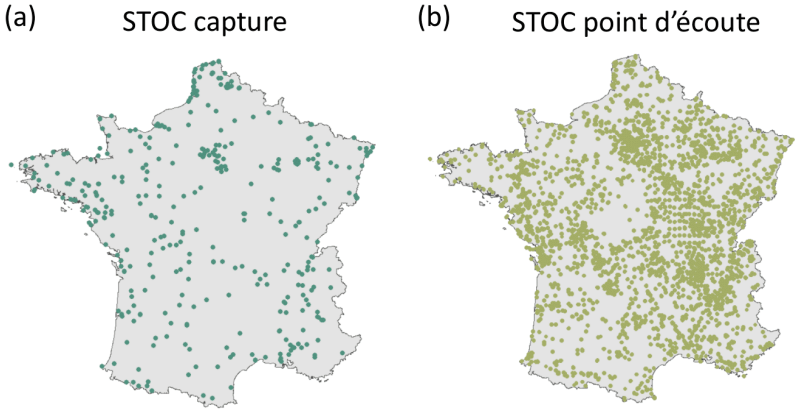

Figure I.9. Répartition (a) des sites de capture (*n = 418*) et (b) des sites de point d'écoute (*n = 25189*) du STOC en France (hors Corse) pendant la période 2001-2019.

3.3. Description des cas d'étude

Le **chapitre 1** se focalise sur les interactions prédateur-proie avec deux espèces d'oiseaux marins : le pétrel bleu et le labbe subantarctique, deux oiseaux sympatriques durant la saison de reproduction sur les îles Kerguelen (Fiche descriptive 1). Le pétrel bleu (adulte et juvénile) est la principale proie des labbes subantarctiques sur l'île de Mayes (Pacoureau et al. 2019c). Cette prédation a principalement lieu la nuit quand les pétrels arrivent ou repartent de leurs terriers (Mougeot and Bretagnolle 2000). Les labbes sont particulièrement spécialisés dans la prédation des pétrels durant la saison de reproduction (Pacoureau et al. 2019c) suggérant un fort effet de la relation prédateur-proie chez ces espèces. A l'inverse durant leur hivernage, les labbes adoptent un régime plus diversifié et dépendant des conditions environnementales (Delord et al. 2018). Contrairement aux labbes adultes reproducteurs qui restent sur leurs territoires en continu durant l'ensemble de la saison de reproduction, les membres d'un couple reproducteur de pétrels bleus alternent leur présence au nid, l'un assurant l'incubation de l'œuf pendant que l'autre s'alimente en mer. La disponibilité des

ressources en mer influence la synchronisation des partenaires, c'est-à-dire que si le partenaire en mer ne revient pas à temps pour incuber en cas de mauvaises conditions, le partenaire incubant peut déserter le nid (Chaurand and Weimerskirch 1994). Ainsi les conditions environnementales peuvent fortement influencer le succès de la reproduction. L'utilisation d'un IPM multispécifique combinant des données de CR et de comptage et tenant compte de covariables environnementales permet de comprendre les contributions relatives des effets des interactions interspécifiques prédateur-proie et des effets de l'environnement sur différents paramètres démographiques comme la survie et le succès reproducteur. A ma connaissance, ce travail constitue la première utilisation d'un IPM multispécifique intégrant des relations prédateur-proie appliqué à des données réelles.

Le **chapitre 2** se concentre sur deux espèces de passereaux connus pour être en compétition intraspécifique et interspécifique, la mésange charbonnière et la mésange bleue (Fiche descriptive 2 ; Dhondt 2012, Møller et al. 2018, Gamelon et al. 2019). En liant les deux jeux de données de suivis d'oiseaux à long terme et à large échelle spatiale (STOC capture et STOC point d'écoute) dans un IPM multispécifique, nous avons analysé les interactions de compétition intraspécifique et interspécifique sur la survie juvénile et le nombre de poussins à l'envol. Les mésanges bleues et les mésanges charbonnières sont des espèces syntopiques, en compétition pour les cavités dans lesquelles elles nichent, et pour les ressources en nourriture, notamment les chenilles qui constituent leur ressource principale pendant l'élevage des jeunes. Comme la disponibilité en ressources varie selon l'habitat, l'intensité de la compétition peut être variable selon l'habitat considéré (Dhondt 2010). J'ai ainsi classé les habitats selon les préférences d'habitat de la mésange bleue qui est plus spécialiste que la mésange charbonnière. J'ai considéré comme habitats particulièrement favorables à la mésange bleue, les habitats riches en ressources alimentaires comme les forêts de feuillus (Lambrechts et al. 2004, Amininasab et al. 2016) et les autres habitats sont considérés comme moins favorables à la mésange bleue. Ainsi, nous supposons que l'intensité de la compétition pour la mésange bleue devrait être plus forte dans les habitats moins favorables. L'avantage des suivis utilisés dans cette étude (décrits en partie 3.2) est qu'ils ne se focalisent pas seulement sur une espèce en particulier mais concernent l'ensemble des passereaux communs nicheurs de France. Ainsi, notre analyse appliquée aux mésanges peut servir de modèle réutilisable pour étudier la compétition entre de nombreuses autres espèces.

Dans le **chapitre 3**, nous nous intéressons aux relations de compétition intraspécifique et interspécifique dans un système de fauvettes : la fauvette à tête noire et la fauvette des jardins (Fiche descriptive 3). Ces deux espèces sœurs entrent en compétition interspécifique pour les territoires de

reproduction (Garcia 1983). La compétition interspécifique est supposément unidirectionnelle avec un avantage pour la fauvette à tête noire. La fauvette à tête noire est dominante numériquement et se reproduit plus tôt en saison, ce qui lui permet localement d'exclure les fauvettes des jardins des territoires de meilleure qualité. En revanche, il n'existe aucune étude analysant les effets de la compétition sur les paramètres démographiques tels que la survie ou le nombre de poussins à l'envol. En France, ces deux espèces ont des stratégies de migration différentes : la fauvette à tête noire est une migratrice partielle, c'est-à-dire qu'une partie des individus ne migre pas et l'autre partie migre, principalement vers le bassin méditerranéen. La fauvette des jardins, quant à elle, est une migratrice transsaharienne. Les espèces résidentes (ainsi que les espèces migrant sur de courtes distances) ont une phénologie plus plastique que les espèces migratrices longue distance, c'est-à-dire qu'elles peuvent modifier leur phénologie de reproduction selon les conditions environnementales pour se synchroniser notamment avec l'abondance de nourriture (Both and Visser 2001, Kluen et al. 2017, Samplonius and Both 2019). Ainsi, la phénologie de reproduction des fauvettes à tête noire est variable d'une année à l'autre alors que celle des fauvettes des jardins est relativement stable. Les périodes de reproduction des fauvettes sont donc plus ou moins chevauchantes selon les années, ce qui peut moduler l'intensité de la compétition interspécifique. L'IPM multispécifique développé dans le chapitre 2 est réutilisé et adapté à l'étude du système de fauvettes. Il permet d'analyser les effets de la compétition sur les paramètres démographiques en fonction de l'intensité du chevauchement des périodes de reproduction des deux espèces, afin de mettre en évidence le rôle de la phénologie dans les interactions interspécifiques.

Fiche descriptive 1

Système Labbe-Pétrel

Objectif

Quantifier les effets des interactions prédateur-proie et des conditions environnementales sur la dynamique d'un système d'oiseaux marins.

Espèces étudiées

Labbe subantarctique
Catharacta lönnbergi
Famille : Charadriiformes
Genre : Stercorarius
Poids : 1.2-2.6 kg
Envergure : 125-160 cm
Nid : au sol
Reproduction : Oct-Fev
Ponte : 2 œufs

Pétrel bleu
Halobaena caerulea
Famille : Procellariiformes
Genre : Halobaena
Poids : 150-250 g
Envergure : 60 - 75 cm
Nid : en terrier
Reproduction : Sep-Fev
Ponte : 1 œuf

Interactions testées

• **Interactions prédateur-proie** : Prédation des labbes sur les adultes et les juvéniles de pétrels durant la saison de reproduction

• **Interactions intraspécifiques** : Compétition pour les territoires et les proies, attaques des œufs et poussins entre congénères chez les labbes, compétition pour les terriers et les ressources en mer pour les pétrels

• **Effets de l'environnement** : Proxies des conditions environnementales en mer (Mode annulaire de l'hémisphère sud (SAM), température de surface de la mer, concentration en chlorophylle a)

Données utilisées

Période : 1996-2018 | **Localisation** : Mayes (Archipel des Kerguelen)

• CMR et comptages du suivi démographique des oiseaux marins de Mayes

• Séries temporelles des covariables climatiques

Modélisation

• IPM multispécifique

• Paramètres démographiques estimés : survie apparente, succès reproducteur (probabilité de reproduction, succès éclosion, succès envol)

• Prise en compte du statut reproducteur de l'année précédente pour l'estimation des paramètres démographiques

Fiche descriptive 2

Système Mésanges

Objectif

Quantifier les effets de la compétition intraspécifique et interspécifique en tenant compte de la qualité de l'habitat dans un système mésange.

Espèces étudiées

Mésange Charbonnière
Parus major
Famille : Paridés
Genre : Parus
Poids : 16-21 g
Envergure : 21-23 cm
Nid : cavité
Reproduction : Avr-Jui
Ponte : 6-12 œufs

Mésange bleue
Cyanistes caeruleus
Famille : Paridés
Genre : Cyanistes
Poids : 9-12 g
Envergure : 18-20 cm
Nid : cavité
Reproduction : Avr-Jui
Ponte : 6-15 œufs

Interactions testées

• **Compétition interspécifique** : Compétition pour les cavités et les ressources en nourriture
• **Compétition intraspécifique** : Compétition pour les cavités et les ressources en nourriture
• **Effets de l'habitat** : Effets de la compétition dépendant de la qualité de l'habitat (forêt de feuillus 'haute qualité' *versus* autres habitats 'basse qualité')

Données utilisées

Période : 2001 – 2019 | **Localisation** : France métropolitaine
• CMR STOC capture et Comptages STOC point d'écoute
• Description de l'habitat avec Corine Land Cover 2012.

Modélisation

• IPM multispécifique
• Paramètres démographiques estimés : survie apparente selon l'âge (adulte, juvénile), nombre de poussins à l'envol
• Prise en compte de l'habitat dans l'estimation des paramètres démographiques

Fiche descriptive 3

Système Fauvettes

Objectif

Quantifier les effets de la compétition interspécifique en tenant compte des effets des décalages phénologiques entre espèce et entre année.

Espèces étudiées

Fauvette à tête noire
Sylvia atricapilla
Famille : Sylviidées
Genre : Sylvia
Poids : 14-20 g
Envergure : 22-24 cm
Nid : buisson
Reproduction : Avr-Aout
Nb poussins : 3-6 œufs

Fauvette des jardins
Sylvia borin
Famille : Sylviidées
Genre : Sylvia
Poids : 16-23 g
Envergure : 20-24 cm
Nid : buisson
Reproduction : Mai-Juin
Ponte : 4-6 œufs

Interactions testées

• **Compétition interspécifique** : Compétition unidirectionnelle de la fauvette à tête noire sur la fauvette des jardins pour les territoires et les ressources en nourriture
• **Compétition intraspécifique** : Compétition pour les territoires et les ressources en nourriture
• **Effets de la phénologie** : Prise en compte de la phénologie de la reproduction. Phénologie plastique de la fauvette à tête noire : selon les années et les conditions environnementales, sa reproduction est plus ou moins précoce induisant des différences de chevauchement de période de reproduction entre les deux espèces. Analyse de l'impact sur la compétition interspécifique. Utilisation de la phénologie comme un reflet des conditions climatiques.

Données utilisées

Période : 2001 – 2019 | **Localisation** : moitié Nord France métropolitaine (> 45°N)
• CMR STOC capture et Comptages STOC point d'écoute
• Indices phénologiques intraspécifique et interspécifique

Modélisation

• IPM multispécifique
• Paramètres démographiques estimés : survie apparente selon l'âge (adulte, juvénile), nombre de poussins à l'envol
• Prise en compte des effets de la phénologie dans les interactions de compétition

1

Interactions prédateur-proie chez des oiseaux marins

Article : Un modèle de population intégré met en évidence une dynamique ascendante dans un système d'oiseaux marins.

Statut de l'article : Ce travail est publié dans *Ecological Monographs* **2021** 91(3) e01459

Conférence : Ce travail a été présenté à l'occasion de la conférence internationale d'écologie statistique (**ISEC 2020**)

Dans ce premier chapitre, nous avons exploré comment les modèles de population intégrés (IPM) multispécifiques permettent d'analyser des relations prédateur-proie. Nous avons appliqué ce modèle à un système d'oiseaux marins sympatriques durant la saison de reproduction dans les îles Kerguelen, le pétrel bleu (*Halobaena caerulea*) la principale proie du labbe subantarctique (*Catharacta lönnbergi*). En combinant 22 années de données de capture-recapture et de comptage, nous avons construit un modèle structuré en stade permettant d'estimer différents paramètres démographiques tels que la survie ou le succès reproducteur ainsi que des tailles de population. Pour quantifier les effets des relations interspécifiques, la taille de population estimée pour une espèce est liée aux paramètres démographiques de l'autre espèce. Dans cette même analyse, nous avons aussi pris en compte des covariables climatiques pour quantifier la contribution relative de l'environnement par rapport aux interactions interspécifiques sur les paramètres démographiques. Nos résultats montrent que le climat

et les interactions prédateur-proie influencent la démographie des labbes et des pétrels de manière différente. Le succès de la reproduction des labbes semble être majoritairement déterminé par le nombre de pétrels et, dans une moindre mesure, par la densité dépendance intraspécifique. En revanche, il n'y a pas d'évidence d'effets de la prédation sur les paramètres démographiques des pétrels, qui semblent principalement affectés par des facteurs océanographiques. Ces résultats montrent que les mécanismes ascendants sont les principaux moteurs de ce système labbe-pétrel. L'utilisation d'un IPM multispécifique nous a ainsi permis d'améliorer notre compréhension des mécanismes qui façonnent la dynamique de ce système. Cette première application semble prometteuse pour comprendre les relations interspécifiques dans d'autres systèmes d'espèces en interaction.

Mots clés : Démographie, Fluctuations environnementales, Inférence bayésienne, Modèles de population intégrés, Nimble, Oiseaux marins, Relations prédateur-proie

Multispecies integrated population model reveals bottom-up dynamics in a seabird predator-prey system

Maud Quéroué[1], Christophe Barbraud[2], Frédéric Barraquand[3], Daniel Turek[4], Karine Delord[2], Nathan Pacoureau[5], Olivier Gimenez[1]

[1]CEFE UMR 5175, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372, CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

[3]Institute of Mathematics of Bordeaux, CNRS, Talence, France

[4]Department of Mathematics and Statistics, Williams College, Williamstown, MA, USA

[5]Department of Biological Sciences, Earth to Ocean Research Group, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada

Abstract

Assessing the effects of climate and interspecific relationships on communities is challenging because of the complex interplay between species population dynamics, their interactions, and the need to integrate information across several biological levels (individuals – populations – communities). Usually used to quantify single-species demography, integrated population models (IPMs) have recently been extended to communities. These models allow fitting multispecies matrix models to data from multiple sources while simultaneously accounting for uncertainty in each data source. We used multispecies IPMs accommodating climatic variables to quantify the relative contribution of climate vs. interspecific interactions on demographic parameters, such as survival and breeding success, in the dynamics of a predator-prey system. We considered a stage-structured predator–prey system combining 22 years of capture–recapture data and population counts of two seabirds, the Brown Skua (*Catharacta lönnbergi*) and its main prey the Blue Petrel (*Halobaena caerulea*), both breeding on the Kerguelen Islands in the Southern Ocean. Our results showed that climate and predator-prey interactions drive the demography of skuas and petrels in different ways. The breeding success of skuas appeared to be largely driven by the number of petrels and to a lesser extent by intraspecific density dependence. In contrast, there was no evidence of predation effects on the demographic parameters of petrels, which were affected by oceanographic factors. We conclude that bottom-up mechanisms are the main drivers of this skua-petrel system.

Keywords: Bayesian inference, Demography, Environmental variations, Integrated Population Model, Nimble, Predator-Prey interactions, Seabirds

Introduction

The effects of climate change on the diversity and the structure of communities have been reported repeatedly (Walther et al. 2002, Parmesan 2006, Hoegh-Guldberg and Bruno 2010, Miller et al. 2018). However, the underlying mechanisms remain poorly understood due to the complex community dynamics of interacting species: interactions occur within species, between species and between species and the environment (Godfray and May 2014). Following disturbance, the abundance and distribution of species are expected to be modified according to the position and extent of the species' niche (Thomas et al. 2004). Because the effects of environmental variability on mortality, fecundity and dispersal may differ between species (Grosbois et al. 2008, Jenouvrier 2013), changes in structure and diversity appear at the community level. However, studying species-by-species responses to environmental changes may overlook the role played by species interactions on those responses, and contribute to a lesser extent to the broader understanding of species interactions that is required by community ecology.

Models for population dynamics have been used to understand the effect of interspecific interactions and environmental variables on species demography. However, these models are often not demographically structured (Stenseth et al. 2015, Pacoureau et al. 2019a, Stoessel et al. 2019) or only partially (Millon et al. 2014, Saunders et al. 2018, Pacoureau et al. 2019b). Unstructured approaches consider individuals as being equivalent but differences in size, age and ontogenic stages exist within a population and may be of importance in the context of interspecific interactions. As argued by Miller and Rudolf (2011), the consideration of the stage structure of populations can lead to a better understanding of community structure and dynamics. Interactions between species such as predation or competition do not necessarily have a homogeneous impact on the different stages of the interacting species. For example, young individuals might be predominantly preyed upon in carnivore–ungulate systems (Gervasi et al. 2015). Therefore, to detect and understand species interactions, we need to consider jointly the demography of several stage-structured populations (Oken and Essington 2015).

Although well developed for single-species dynamics (Tuljapurkar and Caswell 1997, Caswell 2001), demographic stage-structured models have received little attention in community ecology (but see Chu

and Adler (2015) on a plant system). The difficulty is that a multispecies demographic analysis requires integrating information across several biological levels (individual – population – community) which, in turn, requires unifying all available data sources into a single framework. Integrated population models (IPMs) have been recently developed to infer population demography by making complete use of all available sources of information (see Schaub and Abadi 2011, and Zipkin and Saunders 2018 for reviews). In their simplest form, these models combine population counts and demographic data into a single framework, which allows the estimation of demographic parameters while simultaneously accounting for various sources of uncertainty in each data sources (Besbeas et al. 2002). The IPM framework has been extended to multiple species for competition/parasitism (Péron and Koons 2012), and for predator-prey interactions (Barraquand and Gimenez 2019).

Here, our main objective was to quantify the relative contribution of environmental changes and species interactions on demographic parameters of a predator and its prey. Therefore, we used a multispecies IPM framework accommodating the effects of local and global climatic conditions on demographic parameters, such as survival and breeding, while explicitly considering species interactions. We applied our approach on a stage-structured predator-prey system combining 22 years of capture-recapture data and population counts on two seabirds, the Brown Skua (*Catharacta lönnbergi*) and its main prey the Blue Petrel (*Halobaena caerulea*) ('skua' and 'petrel' hereafter) breeding on the Kerguelen Islands in the Southern Ocean.

Because seabirds often occupy high trophic levels in food webs, bottom-up forcing, which implies population regulation through climate-driven limitation in food availability, has long been featured as the dominant paradigm to understand their dynamics (Lack 1967, Aebischer et al. 1990, Stenseth et al. 2002). Seabird foraging behavior and demography reflect the influences of climate variability which directly impacts biological processes in marine ecosystems and cascade through food webs up to seabirds (Barbraud and Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2003). However, top-down pressures from predation at breeding colonies are also known to affect the vital rates of seabirds (Hipfner et al. 2012). There is increasing evidence that bottom-up and top-down processes often act in concert and differently affect demographic parameters (Suryan et al. 2006, Horswill et al. 2014, 2016). For example, the effects of predation and resource limitation caused breeding failure of Black-legged Kittiwakes (*Rissa tridactyla*) (Regehr and Montevecchi 1997) and population declines of Arctic Skuas (*Stercorarius parasiticus*) (Perkins et al. 2018). Therefore, quantifying the relative strength of environmental

conditions and predator-prey effects is essential for a better understanding of the drivers of population dynamics in seabirds. This is all the more important as climate changes impact the physical properties of the oceans, including the Southern Ocean (Gille 2002, Han et al. 2014) and, through the trophic food web, affect demography and population dynamics of seabirds (Barbraud et al. 2012, Sydeman et al. 2015), including some of the species studied here (Barbraud and Weimerskirch 2003).

Using a multispecies IPM, we assessed the relative contribution of environment and predator-prey interactions on seabirds' demographic parameters. We estimated survival and adult breeding success for the two interacting species, and assessed the impacts of climatic conditions on these demographic parameters to understand the contribution of predator-prey interactions in shaping population dynamics.

Materials and Methods

Study site and Species

Skuas and petrels were studied on Mayes Island (49°28'S, 69°57'E), a 2.8 km² uninhabited island of the Kerguelen Islands in the Southern Ocean where the two species breed during the austral summer (October-February).

The petrel is a small (150–250g) long-lived seabird belonging to the family of *Procellariiformes*. At Kerguelen Islands, petrels feed on macrozooplankton and micronekton, mainly crustaceans and fishes (Cherel et al. 2002, 2014). Individuals from Mayes Island spend the nonbreeding season (from mid-February to September) between the polar front and the northern limit of the pack-ice (57-62°S) between longitudes 20°W and 90°E (Cherel et al. 2016). Birds return to breeding colonies in early September (Quillfeldt et al. 2020). Mayes Island is covered with dry soils and dense vegetation, providing suitable breeding sites for approximately 142,000 breeding pairs of these burrowing petrels (Barbraud and Delord 2006). In late October, a single egg is laid in a burrow dug in peat soil under tall and dense vegetation. The incubation lasts 45-49 days and the chick rearing period 43-60 days (Jouventin et al. 1985). The chick fledges in early February. Both sexes participate in parental care by alternating foraging trips during the incubation and fledging periods.

The skua is a medium sized (1.1 – 2.2 kg) long-lived seabird belonging to the family of *Charadriiformes*. On Mayes Island between 80 and 120 pairs breed annually (Mougeot et al. 1998). Breeding pairs form in October with a high mate fidelity, and generally establish themselves in the same territory each year (Parmelee and Pietz 1987), which they tenaciously defend throughout the breeding season. Generally, two eggs are laid between October and December. The incubation lasts 28-32 days and the chicks rearing period 40-50 days (Higgins and Davied 1996). Skuas are extremely plastic in their foraging techniques and adapt their diet depending on the local availability of prey (Carneiro et al. 2015). On Mayes Island, during the breeding season, Blue Petrels represent 95% of the skua diet (Pacoureau et al. 2019c). Skuas from Mayes Island overwinter in the southern hemisphere between 10°E and 150°E (Delord et al. 2018).

During the breeding period on Mayes Island, the predation of petrels by skuas takes place mainly at night, when petrels come out or arrive at their burrows (Mougeot and Bretagnolle 2000a). Skuas mostly prey on petrels on the ground, but they can also catch petrels in flight (Mougeot et al. 1998, Pacoureau et al. 2019c). Vocalizing petrels, especially those without partners, are more easily detected by skuas during the courtship period (Mougeot and Bretagnolle 2000b). Skuas may also prey on chicks during the fledging period.

Count and capture-recapture data

Data of both skuas and petrels were collected during the breeding seasons from 1996/1997 to 2017/2018. For convenience, breeding seasons are named from 1996 to 2017 hereafter. The time interval used in our model starts before the wintering of species and ends at the end of the breeding period. Two types of data were used: count data corresponding to the number of burrows or territories occupied by seabirds and capture-recapture (CR) data of adult seabirds found on the monitored area. Each year, adult individuals of both species were checked at specific times following the species phenology to determine the breeding status of each bird. The breeding status of marked birds was determined at the end of the breeding period. Count data are considered in a post breeding census. In the following we describe how the data were collected for the two species. For clarity, all parameters for skuas are indicated by *S* and for petrels by *P*.

Around 200 individually marked burrows of petrels were inspected each year from early-to-mid November just after egg-laying, to check for eggs and to identify marked adults, and then in late

January, just before fledging of the chicks. Each year since 1985 (see Barbraud and Weimerskirch 2005), all fledglings as well as unknown individuals found in burrows were marked with a stainless steel band (captured by hand, marked, and replaced in their burrow). Petrels never observed with an egg or a chick during a given breeding season were considered as nonbreeders (NB). Individuals were identified as breeders if they laid a single egg or raised a chick and as successful breeders if their chick fledged (SB). Two categories of failed breeders were used depending on the stage of failure: egg stage (FBE) or chick stage (FBC). Given that the first sampling period occurred just after laying, it is very unlikely that nonbreeders were failed breeders. These breeding statuses allowed the construction of the individual capture histories (Ch_P) and constituted our CR data. The annual number of adult petrels (Y_P), *i.e.* count data, was estimated as the number of occupied burrows. Each occupied burrow was considered as being frequented by a pair of petrels. We considered that this count included all adult individuals, both breeders and non-breeders.

For skuas, each year since 1991, the eastern side of Mayes Island was inspected to identify territories of skuas. A territory was considered established when a pair strongly defended an area against other skuas (Mougeot et al. 1998). Around 50 nesting territories were visited four to eight times from mid-October (after egg-laying) to late-February (just before fledging of the chicks) each year. Chicks just before fledging, as well as new adult individuals, were marked with a metal ring and a plastic ring to facilitate individual identification using binoculars. Breeding status was determined by checking the nest contents for the presence of eggs or young chicks. Skuas never observed with an egg or a chick were considered as nonbreeders (NB). Individuals were identified as breeders if they laid at least one egg or raised a chick. If the eggs did not hatch or the chicks died, both members of the pair were considered failed breeders (FB). Given that the first sampling period occurred just after laying, it is very unlikely that nonbreeders represented failed breeders. Successful breeders were defined as individuals that fledged one or two chicks, and were denoted as SB1 or SB2, respectively. These breeding statuses allowed the construction of the individual capture histories (Ch_S) and constituted our CR data. The annual number of skuas (Y_S), *i.e.* count data, was estimated as the number of territories and each territory was considered occupied by a pair of skuas. We considered that this count included all adult individuals, both breeders and non-breeders.

For both species, individual breeding status could be considered as "uncertain" (C) in case of difficulties to ascertain their breeding status (lack of information, missed checks, individuals never re-

observed). Only adult individuals that have bred at least once between the 1996 and the 2017 breeding seasons were kept in the data set for analysis to eliminate potential transient individuals (n = 318 for skuas and n = 1210 for petrels). Individual capture histories (Ch) started at the first breeding attempt recorded. Based on the high probability of observing breeders in the study site, we assumed that the first breeding attempt was correctly detected. Unknown individuals found in monitored burrows or territories are considered as immigrants to the study site ($\mathrm{N_{im}}$).

The presence of chicks was used to assign a breeding status to adult individuals captured in the breeding area. In order to maintain the independence of the data, we did not include information on chicks in the model. Therefore, the fecundity was a fixed value. We considered one chick for each pair of seabird, considered as successful breeders ($\mathrm{N}_{\mathrm{SB},P}$) for petrels or successful breeders with one chick ($\mathrm{N}_{\mathrm{SB1},S}$) for skuas ($f_{\mathrm{SB},P}$ and $f_{\mathrm{SB1},S}$ are equal to 1, respectively). For skuas that successfully fledged two chicks ($\mathrm{N}_{\mathrm{SB2},S}$), we considered two chicks per pair of skuas ($f_{\mathrm{SB2},S}$ is equal to 2). Since juveniles only return to the breeding sites as adults to attempt to breed for the first time (from four years old or older), we did not have data on juvenile states.

Integrated Population Model

We built a two-species IPM that combines count and CR data and allows estimating abundances and demographic rates (Besbeas et al. 2002, Schaub and Abadi 2011). More specifically, we connected two IPMs, one for predatory skuas and one for petrels, their main prey, through explicit predator-prey relationships (Barraquand and Gimenez 2019). We incorporated the effects of predation within species-specific vital rates such as survival and breeding parameters. This IPM is structured by life history states (Fig. 1.1). We built two likelihoods, one for the CR data and the other for the count data which we combined into a joint likelihood.

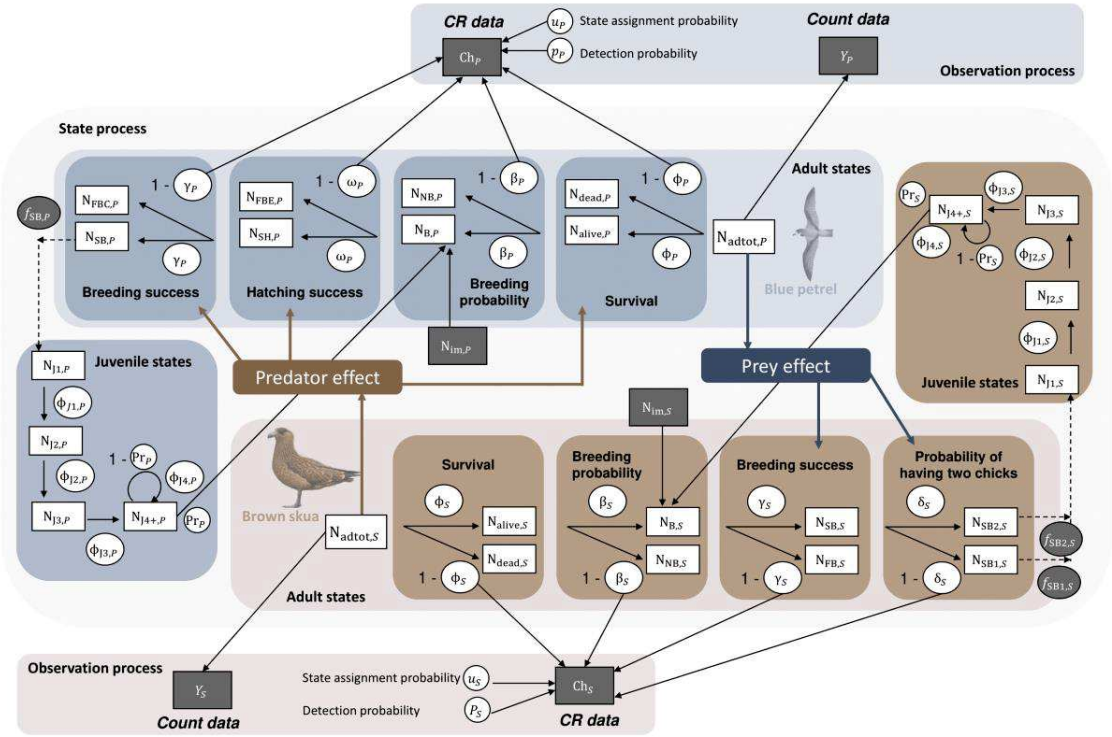

Figure 1.1. Structure of the multispecies Integrated Population Model. Squares represent the state variables, circles represent the parameters. Data and fixed values are represented with a dark background, estimated state variables and parameters with a white background. Two types of data are used, capture histories (Ch) from capture-recapture data and count data (Y). Adult apparent survival (ϕ), breeding probability (β), hatching success (ω), breeding success (γ), probability of having two chicks rather than one (δ), juvenile apparent survival for one to four years old and older (ϕ_{J1} to ϕ_{J4}), probability of first breeding attempt (Pr), state assignment probability (u) and detection probability (p) are parameters estimated in the model. Fecundity (f) is fixed. The number of adults (N_{adtot}), dead (N_{dead}), alive (N_{alive}), breeders (N_B), nonbreeders (N_{NB}), failed breeders (N_{FB}), failed breeders at the egg stage (N_{FBE}), breeders with an egg hatched (N_{SH}), failed breeders at the chick stage (N_{FBC}), successful breeders (N_{SB}), successful breeders with one chick (N_{SB1}) or with two chicks (N_{SB2}) and the number of juveniles of one year old to four years old and older (N_{J1} to N_{J4+}) are state variables estimated by the model. The number of immigrants (N_{im}) is a fixed vector. The blue part is for Blue Petrels and the brown part is for Brown Skuas. Interspecific relationships are represented with thick arrows.

State process

Offspring production

The estimated numbers of skuas and petrels in their first year *i.e.* between 0 and 1 year old ($N_{J1,S,t}$) at year *t,* are modelled with a Poisson distribution:

$$N_{J1,S,t} \sim Po(0.5 \times f_{SB1,S} \times N_{SB1,S,t-1} + 0.5 \times f_{SB2,S} \times N_{SB2,S,t-1}) \quad (1)$$

$$N_{J1,P,t} \sim Po(0.5 \times f_{SB,P} \times N_{SB,P,t-1}) \quad (2)$$

with $N_{J1,S}$ the number of chicks produced by all successful skua breeders ($N_{SB1,S}$ and $N_{SB2,S}$) according to their fecundity ($f_{SB1,S}$: 1 chick and $f_{SB2,S}$: 2 chicks per female skua, sex ratio: 0.5). For petrels, $N_{J1,P}$ is also Poisson distributed but with only one chick ($f_{SB,P}$) per estimated successful female breeder ($N_{SB,P}$ with a sex ratio of 0.5).

Juvenile survival

The numbers of juveniles in their second year (N_{J2}), in their third year (N_{J3}), in their fourth year and older (N_{J4+}) are modelled with binomial distributions:

$$N_{J2,X,t} \sim Bin(\phi_{J1,X}\ ,\ N_{J1,X,t-1}) \quad (3)$$

$$N_{J3,X,t} \sim Bin(\phi_{J2,X}\ ,\ N_{J2,X,t-1}) \quad (4)$$

$$N_{J4+,X,t} \sim Bin\left(\phi_{J3,X}\ ,\ N_{J3,X,t-1}\right) + Bin(\phi_{J4,X}\ ,\ N_{J4NB,X,t-1}) \quad (5)$$

with apparent survival probabilities between one and two years (ϕ_{J1}), between two and three years (ϕ_{J2}), between three and four years (ϕ_{J3}) and for four years old individuals and older that did not attempt to breed during the previous breeding season (ϕ_{J4}), respectively. The N_{J4+} count includes individuals in their fourth year and four years old individuals and older that did not attempt to breed during the previous breeding season (N_{J4NB}).

As we observed only adult breeding birds, we had no information on the juvenile phase. We assumed that juvenile apparent survival increased with age (Greig et al. 1983, Grande et al. 2009, Fay et al. 2015), as experienced birds are on average more effective in foraging (Daunt et al. 2007), in competing with conspecifics or in avoiding predators:

$$logit\left(\phi_{Jage_i,X}\right) = \lambda_{1,X} + \lambda_{2,X} \times age_i \quad (6)$$

where ϕ_J is the juvenile apparent survival probability, age_i the age of the juvenile state (from N_{J1} to N_{J4+}), λ_1 the intercept and λ_2 the slope which is constrained to be positive.

Juvenile first breeding attempt

The first breeding attempt in skuas and petrels could start from age four. The individuals that attempted to breed for the first time, with a probability Pr, are in the state $\mathrm{N_{J4B}}$ and the individuals that did not attempt to breed are in the state $\mathrm{N_{J4NB}}$:

$$\mathrm{N}_{\mathrm{J4B},X,t} \sim \mathrm{Bin}\left(\mathrm{Pr}_{X,t}\ ,\ \mathrm{N}_{\mathrm{J4+},X,t}\right) \tag{7}$$

$$\mathrm{N}_{\mathrm{J4NB},X,t} = \mathrm{N}_{\mathrm{J4+},X,t} - \mathrm{N}_{\mathrm{J4B},X,t} \tag{8}$$

Adult survival

For the two species, we modelled the number of surviving adults ($\mathrm{N_{alive}}$) at year *t* among the total number of adult individuals ($\mathrm{N_{adtot}}$) at year *t*-1 with a binomial distribution, with ϕ the adult apparent survival probability:

$$\mathrm{N}_{\mathrm{alive},X,t} \sim \mathrm{Bin}\left(\phi_{X,t-1}, \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},X,t-1}\right) \tag{9}$$

Breeding probability

The number of adult individuals that have bred or not bred among those that survived ($\mathrm{N_{alive}}$) is modelled as:

$$\mathrm{N}_{\mathrm{Balive},X,t} \sim \mathrm{Bin}\left(\beta_{X,t-1}\ , \mathrm{N}_{\mathrm{alive},X,t}\right) \tag{10}$$

$$\mathrm{N}_{\mathrm{NB},X,t} = \mathrm{N}_{\mathrm{alive},X,t} - \mathrm{N}_{\mathrm{Balive},X,t} \tag{11}$$

with β the probability of breeding, $\mathrm{N_{Balive}}$ the number of adult breeders that survived and $\mathrm{N_{NB}}$ the number of adult nonbreeders. As capture histories started at their first breeding attempt recorded, the immigrants, *i.e.* newly marked individuals ($\mathrm{N_{im}}$) coming for the first time in the colony, were considered as breeders. Then, the total number of breeders ($\mathrm{N_B}$) corresponds to the sum of the number of adult breeders that survived ($\mathrm{N_{Balive}}$), the number of immigrants ($\mathrm{N_{im}}$) and the number of juveniles attempting to breed for the first time ($\mathrm{N_{J4B}}$):

$$\mathrm{N}_{\mathrm{B},X,t} = \mathrm{N}_{\mathrm{Balive},X,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{J4B},X,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{im},X,t} \tag{12}$$

Breeding success

Breeding success and failure are modelled differently for skuas and petrels. For skuas, the numbers of failed breeders ($N_{FB,S}$) and successful breeders ($N_{SB,S}$) are modelled using a binomial distribution:

$$N_{SB,S,t} \sim Bin(\gamma_{S,t-1}, N_{B,S,t}) \quad (13)$$

$$N_{FB,S,t} = N_{B,S,t} - N_{SB,S,t} \quad (14)$$

with γ_S the probability of a successful breeding. A successful breeder can then have one or two chicks, respectively $N_{SB1,S}$ and $N_{SB2,S}$ and this is modelled using a binomial distribution:

$$N_{SB2,S,t} \sim Bin(\delta_{S,t-1}, N_{SB,S,t}) \quad (15)$$

$$N_{SB1,S,t} = N_{SB,S,t} - N_{SB2,S,t} \quad (16)$$

with δ_s the probability of producing two chicks rather than one among the successful breeders.

For petrels, there are two states for failed breeders: one with petrels that failed to hatch their egg (named failed breeder at the egg stage $N_{FBE,P}$) and the second with petrels that failed to fledge their chick (named failed breeder at the chick stage $N_{FBC,P}$). Hence, there is a parameter of successful hatching (ω_P). The numbers of petrels with an egg that successfully hatched ($N_{SH,P}$) and the failed breeders at the egg stage ($N_{FBE,P}$) were modelled using a binomial distribution:

$$N_{SH,P,t} \sim Bin(\omega_{P,t-1}, N_{B,P,t}) \quad (17)$$

$$N_{FBE,P,t} = N_{B,P,t} - N_{SH,P,t} \quad (18)$$

with ω_P the probability of successful hatching. Successful breeder numbers ($N_{SB,P}$) and numbers of failed breeders at the chick stage ($N_{FBC,P}$) follow a binomial distribution:

$$N_{SB,P,t} \sim Bin(\gamma_{P,t-1}, N_{SH,P,t}) \quad (19)$$

$$N_{FBC,P,t} = N_{SH,P,t} - N_{SB,P,t} \quad (20)$$

with γ_P the probability of successful breeding.

Total number of adults

For skuas, the total number of adults ($\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S}$) corresponds to the sum of adult nonbreeders ($\mathrm{N}_{\mathrm{NB},S}$), failed breeders ($\mathrm{N}_{\mathrm{FB},S}$), successful breeders with one chick ($\mathrm{N}_{\mathrm{SB1},S}$) and successful breeders with two chicks ($N_{SB2,S}$):

$$\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S,t} = \mathrm{N}_{\mathrm{NB},S,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{FB},S,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{SB1},S,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{SB2},S,t} \tag{21}$$

For petrels, the total number of adults ($\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P}$) corresponds to the sum of adults nonbreeders ($\mathrm{N}_{\mathrm{NB},P}$), failed breeders at the egg stage ($\mathrm{N}_{\mathrm{FBE},P}$), failed breeders at the chick stage ($\mathrm{N}_{\mathrm{FBC},P}$) and successful breeders ($\mathrm{N}_{\mathrm{SB},P}$):

$$\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P,t} = \mathrm{N}_{\mathrm{NB},P,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{FBE},P,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{FBC},P,t} + \mathrm{N}_{\mathrm{SB},P,t} \tag{22}$$

Count data

As only the adult states were observed on the field, we excluded the juvenile states from the observation equation. The observation equation links the observed adult population count (*Y*) (*i.e.* the number of territories/burrows multiplied by two for a pair of seabird) with the true adult population size ($\mathrm{N}_{\mathrm{adtot}}$), with an additional term for observation error:

$$Y_{X,t} \sim \mathrm{N}(\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},X,t}\,, \varepsilon_X) \tag{23}$$

$$\varepsilon_X \sim \mathrm{N}(0, \sigma^2_{Y,X}) \tag{24}$$

where ε is the error term and σ^2_Y its variance. The likelihood for the population count data is denoted as $\mathrm{L}_{\mathrm{co},S}(Y_S|\phi_{\mathrm{J1},S}, \phi_{\mathrm{J2},S}, \phi_{\mathrm{J3},S}, \phi_{\mathrm{J4},S}, \mathrm{Pr}_S, \phi_S, \beta_S, \gamma_S, \delta_S, \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S}, \sigma^2_{Y,S})$ for skuas and as $\mathrm{L}_{\mathrm{co},P}(Y_P|\phi_{\mathrm{J1},P}, \phi_{\mathrm{J2},P}, \phi_{\mathrm{J3},P}, \phi_{\mathrm{J4},P}, \mathrm{Pr}_P, \phi_P, \beta_P, \omega_P, \gamma_P, \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P}, \sigma^2_{Y,P})$ for petrels.

Capture-recapture data

For adult CR data, we used multievent capture–recapture models to estimate the demographic parameters (Pradel 2005). These models take into account the imperfect detectability of the individuals as well as the uncertainty in the assignment of states to individuals (Gimenez et al. 2012).

Table 1.1. Summary of the demographic parameters and their specificities (year random effect or state dependence) for the two species: the Brown Skua (top) and the Blue Petrel (bottom). Notations are $\widetilde{\mathrm{NB}}$: Nonbreeder in the previous breeding season, $\widetilde{\mathrm{B}}$: Breeder in the previous breeding season, NB: Nonbreeder, B: Breeder, FB: Failed Breeder, SB1: Successful Breeder with one fledged chick, SB2: Successful Breeder with two fledged chicks, FBE: Failed Breeder at the Egg stage, FBC: Failed Breeder at the Chick stage and SB: Successful Breeder.

Species	Parameter	Year random effect	State dependence
Skua	Adult apparent survival ϕ_S	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_S \mid \widetilde{\mathrm{B}}_S$
	Breeding probability β_S	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_S \mid \widetilde{\mathrm{B}}_S$
	Breeding success γ_S	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_S \mid \widetilde{\mathrm{B}}_S$
	Probability of having 2 chicks δ_S	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_S \mid \widetilde{\mathrm{B}}_S$
	Detection probability p_S	✓	$\mathrm{NB}_S \mid \mathrm{B}_S$
	Uncertain state assignment probability u_S	✗	$\mathrm{NB}_S \mid \mathrm{FB}_S \mid \mathrm{SB1}_S \mid \mathrm{SB2}_S$
Petrel	Adult apparent survival ϕ_P	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_P \mid \widetilde{\mathrm{B}}_P$
	Breeding probability β_P	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_P \mid \widetilde{\mathrm{B}}_P$
	Hatching success ω_P	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_P \mid \widetilde{\mathrm{B}}_P$
	Breeding success γ_P	✓	$\widetilde{\mathrm{NB}}_P \mid \widetilde{\mathrm{B}}_P$
	Detection probability p_P	✓	$\mathrm{NB}_P \mid \mathrm{B}_P$
	Uncertain state assignment probability u_P	✗	$\mathrm{NB}_P \mid \mathrm{FBE}_P \mid \mathrm{FBC}_P \mid \mathrm{SB}_P$

For skuas, our multievent model includes five states: NB, FB, SB1, SB2, dead, and six events: not seen, seen as NB, seen as FB, seen as SB1, seen as SB2, seen as *C i.e.* individuals seen with an uncertain breeding status. For petrels, the five states are: NB, FBE, FBC, SB, dead, and the six events are: not seen, seen as NB, seen as FBE, seen as FBC, seen as SB, seen as *C*. The following demographic parameters were estimated for the two species: the adult apparent survival probability (ϕ_X), the breeding probability (β_X), the probability of successful breeding (γ_X). The probability of successful breeding with two chicks rather than one (δ_S) was also estimated for skuas, as well as the probability of hatching (ω_P) for petrels. Two additional parameters were also estimated: the detection probability (p_X) and the state assignment probability of individuals with uncertain state (u_X). All parameters were time-varying through a yearly random effect, except *u* (Table 1.1). State transitions were set to be state

dependent according to the breeding status in the previous breeding season (Table 1.1): Breeder ($\widetilde{\mathrm{B}}$) representing birds that attempted to breed in the previous breeding season (FB, SB1, SB2 for skuas or FBE, FBC, SB for petrels) or Nonbreeder ($\widetilde{\mathrm{NB}}$) representing birds that already bred previously but did not attempt to breed during the previous breeding season (NB). The detection probability and the state assignment probability also depended on the breeding status (Table 1.1).

The likelihood for the CR data for skuas is denoted as $\mathrm{L}_{\mathrm{cr},S}(\mathrm{Ch}_S|\phi_S, \beta_S, \gamma_S, \delta_S, p_S, u_S)$ and $\mathrm{L}_{\mathrm{cr},P}(\mathrm{Ch}_P|\phi_P, \beta_P, \gamma_P, \delta_P, p_P, u_P)$ for petrels.

Joint likelihood

The joint likelihood of the skua IPM is the product of the likelihood for the count data ($\mathrm{L}_{\mathrm{co},S}$) and CR data ($\mathrm{L}_{\mathrm{cr},S}$):

$$\begin{aligned}\mathrm{L}_{\mathrm{ipm},S}\big(Y_S, \mathrm{Ch}_S\big|\phi_{\mathrm{J1},S}, \phi_{\mathrm{J2},S}, \phi_{\mathrm{J3},S}, \phi_{\mathrm{J4},S}, \mathrm{Pr}_S, \phi_S, \beta_S, \gamma_S, \delta_S, \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S}, p_S, u_S, \sigma^2_{Y,S}\big) = \\ \mathrm{L}_{\mathrm{co},S}(Y_S|\phi_{\mathrm{J1},S}, \phi_{\mathrm{J2},S}, \phi_{\mathrm{J3},S}, \phi_{\mathrm{J4},S}, \mathrm{Pr}_S, \phi_S, \beta_S, \gamma_S, \delta_S, \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S}, \sigma^2_{Y,S}) \times \\ \mathrm{L}_{\mathrm{cr},S}(\mathrm{Ch}_S|\phi_S, \beta_S, \gamma_S, \delta_S, p_S, u_S) \qquad (25)\end{aligned}$$

For petrels, the product of the likelihood for the count data ($L_{co,P}$) and CR data ($L_{cr,P}$) is denoted as: $\mathrm{L}_{\mathrm{ipm},P}(Y_P, \mathrm{Ch}_P|\phi_{\mathrm{J1},P}, \phi_{\mathrm{J2},P}, \phi_{\mathrm{J3},P}, \phi_{\mathrm{J4},P}, \mathrm{Pr}_P, \phi_P, \beta_P, \omega_P, \gamma_P, \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P}, p_P, u_P, \sigma^2_{Y,P})$.

Interspecific relationships, intraspecific density dependence, and environmental covariates

Different covariates have been assumed to affect adult demographic parameters depending on the species (Table 1.2). We focused on demographic parameters of adult individuals, because only adults were observed in the field. We estimated interspecific predator-prey relationships between skua and petrel (dependence of vital rates on the other species density) and intraspecific relationships (dependence of vital rates on the focal species density) for both species. Moreover, we considered several climatic covariates that were suspected to affect demographic parameters of skuas and petrels, the Southern Annular Mode (SAM) on a large scale, and the Sea Surface Temperature anomalies (SSTa) and Chlorophyll a concentration (Chla) on a local scale. In the following, we provide more details on covariates and how they may affect the demography of skuas and petrels.

Table 1.2. Summary of the covariates tested on the demographic parameters of the two species – the Brown Skua (top) and the Blue Petrel (bottom) – and the time period (in months) considered for each demographic parameter. Notations are PP: Predator-Prey interactions, DD: intraspecific Density Dependence, SAM: Southern Annual Mode, SSTa: Sea Surface Temperature anomalies, Chla: Chlorophyll a concentration.

Species	Parameter	Covariates tested	Time period
Skua	Adult apparent survival ϕ_S	DD|SAM	Wintering (March-September)
	Breeding probability β_S	DD|SAM	Pre-Breeding (July-November)
	Breeding success γ_S	PP|DD|SAM	Breeding (October-February)
	Probability of 2 chicks δ_S	PP|DD|SAM	Breeding (October-February)
Petrel	Adult apparent survival ϕ_P	PP|DD|SAM|SSTa|Chla	Wintering (February-September)
	Breeding probability β_P	DD|SAM|SSTa|Chla	Pre-Breeding (August-October)
	Hatching success ω_P	PP|DD|SAM|SSTa|Chla	Breeding (October – December)
	Breeding success γ_P	PP|DD|SAM|SSTa|Chla	Breeding (December-January)

Predator-prey interactions

Multispecies IPMs allow us to explicitly include interspecific relationships between vital rates of one species and estimated population sizes of the other. Based on the high proportion of petrels in the diet of the skuas during the breeding season (Mougeot et al. 1998, Pacoureau et al. 2019c), we predicted that petrel adult apparent survival (ϕ_P) should decrease with the number of skuas. As skuas prey on adults and chicks during the fledging period, we predicted that the hatching success (ω_P) and fledging success (γ_P) would be impacted by the number of predators. Conversely, we predicted that a large number of petrels in the breeding colony would provide enough food resources for skua and then be favorable to their breeding success (γ_S) and probability of having two chicks rather than one (δ_S).

Intraspecific density dependence

We investigated the effect of intraspecific density dependence on the demography of the two species, as a higher density of individuals on the breeding ground can lead to an increased competition for food resources or for territories. Skuas are highly territorial and defend their territories vigorously during the whole breeding season. The most violent fights may even lead to their death. Moreover, the limited number of territories could cause emigration of skuas without a territory. Thus, we predicted that the apparent survival probability (ϕ_S), which represents both mortality and emigration,

would be negatively impacted by the number of skuas. This limited number of territories could also lead to a negative relationship between breeding probability (β_S) and population density. The time spent defending a territory throughout the breeding season, together with its energetic cost, may limit the time spent searching for food, which potentially limits energy investment in reproduction. We thus predicted a negative effect of population density on the successful breeding parameter (γ_S) and the probability to have two chicks rather than one for successful breeders (δ_S). For petrels, we also tested the effects of intraspecific competition for food resources, which could affect their adult apparent survival (ϕ_P) and their breeding parameters: breeding probability (β_P), hatching (ω_P) and fledging success (γ_P).

Environmental covariates

Climate variability impacts biological processes in marine ecosystems, which cascade through food webs and are integrated by seabirds (Barbraud and Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2003). Hence, we considered several covariates that are suspected to affect populations of petrels and skuas through these bottom-up mechanisms. All covariates are used as proxies of food availability at sea at different scales. In the following, we explain how environmental conditions may impact the two species based on their diet and distribution.

Because skuas have broad wintering areas (Delord et al. 2018), we tested a large-scale environmental covariate, the SAM. While skuas are specialized on the Blue Petrel during the breeding season, during winter skuas adopt a mixed diet composed of low trophic level prey items, such as macrozooplankton and crustaceans (Delord et al. 2018). We hypothesized that availability of food resources at sea during the austral winter might have an effect on the body condition of skuas and then affect their survival. Moreover, skuas may experience a carry-over effect: the additional energy invested by individuals to maintain their body condition in poor wintering environments may influence their ability to breed in the next breeding season (Harrison et al. 2011, Bogdanova et al. 2017).

For petrels, the wintering areas have been determined (Cherel et al. 2016) allowing us to test two covariates used at the local scale, SSTa and Chla, in addition to the SAM. As their diet is mainly composed of crustaceans and fish feeding at low trophic levels (Cherel et al. 2002, 2014), food availability at sea may impact the survival of petrels. Moreover, during the breeding season, male and female petrels take turns, one incubating the egg and fasting while the other is foraging at sea, which

results in substantial variation in their body mass (Chaurand and Weimerskirch 1994a, 1994b, Weimerskirch et al. 1994, Chastel et al. 1995). Therefore, high food availability at sea may allow the foraging partner to return to land after a short stay at sea, resulting in a good synchronization of the breeding partners. In contrast, poor conditions could increase the time spent at sea by the foraging partner, which would increase desertion of the nest by the fasting partner and then, reduce the breeding success. We thus predicted that conditions at sea during the breeding season would also affect the breeding success of petrels.

Southern Annular Mode

The SAM is a large-scale climate index. SAM is the leading mode of climate variability over the Southern Hemisphere. SAM is defined as the difference of atmospheric pressure between the 40°S and 65°S latitudes (Marshall 2003). SAM influences surface wind, sea surface temperature (SST) and surface chlorophyll concentration. A large majority of the skuas from Mayes Island overwinter north of the polar front (Delord et al. 2018). In the subtropical zone, SAM positive phases induced warm SSTa, low surface chlorophyll concentration and easterly winds driving Ekman transport (the 90° wind-driven net transport on the sea surface), while in the Subantarctic zone there is a convergence of waters that increase downwelling and positive SSTa (Lovenduski and Gruber 2005). We thus predicted that the positive phases of SAM, potentially leading to poorer food availability in the areas used by skuas during the nonbreeding period, would have negative impacts on skua survival and limit their ability to breed the next breeding season. South of the polar front, where petrels spend the winter, positive phases of the SAM are associated with westerly winds. This induces cold SSTa, increased equatorward Ekman transport and drives increased upwelling (Lovenduski and Gruber 2005). Consequently, the biological productivity and potential prey availability for petrels are higher during positive phases of the SAM. We thus predicted that the positive phases of SAM would be favorable for petrel demographic parameters. Data were obtained from the online database of the British Antarctic Survey (http://www.nerc-bas.ac.uk/ icd/gjma/sam.html).

Sea Surface Temperature anomalies

SSTa reflect local oceanographic conditions that influence the whole marine trophic food web. High SST generally reduces vertical mixing and provides poor growing conditions for zooplankton communities which, through bottom-up mechanisms, induces reduced trophic resources for seabirds (Barbraud et al. 2012, Sydeman et al. 2015). Consequently, year-to-year variation of SST was previously

found to be negatively correlated with petrel body condition (Guinet et al. 1998). Therefore, we predicted that high SSTa would negatively affect overwinter survival and breeding success of petrels. The SSTa data were downloaded from the National Oceanic and Atmospheric Administration ("data: NOAA NCEP EMC CMB GLOBAL Reyn_SmithOIv2 monthly ssta") from 1996 to 2018.

Chlorophyll a

Chlorophyll a is found in phytoplankton that lies at the bottom of the marine food web and provides resources for higher trophic levels up to seabirds. Because petrel diet is mainly composed of crustaceans and fish feeding at low trophic levels (Cherel et al. 2002, 2014), we predicted that high concentrations of Chla would be favorable to the survival and breeding success of petrels. The Chla data were downloaded from the NASA Ocean Data with a 9km mapped concentration data of chlorophyll a for the years 1997 to 2001 and from the Nasa Earth Observation (NEO AQUA/MODIS data) monthly for the years 2002 to 2018.

Assessing the effect of environmental covariates and population densities

We fitted a single multispecies IPM including all the biologically relevant effects. Logit-linear regressions were used to estimate the effect of environmental (SAM, SSTa and Chla) as well as inter- and intra-specific interactions on demographic parameters (adult apparent survival, breeding probability, hatching probability, breeding success) (Table 1.2). We used state variables $\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S}$ and $\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P}$, respectively the number of adult skuas and petrels, to assess the effects of inter- and intra-specific interactions. For example, we modelled the hatching probability for petrels that bred during the previous breeding season ($\omega_{P,\tilde{\mathrm{B}}}$) using a logit link:

$$\mathrm{logit}(\omega_{P,\tilde{\mathrm{B}},t-1}) = \mu_{\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}} + \alpha_{\mathrm{SAM},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}} \times \mathrm{SAM}_{\omega,P,\mathrm{t}} + \alpha_{\mathrm{SSTa},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}} \times \mathrm{SSTa}_{\omega,P,t} + \alpha_{\mathrm{Chla},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}} \times \mathrm{Chla}_{\omega,P,t} + \alpha_{\mathrm{DD},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}} \times \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P,t} + \alpha_{\mathrm{PP},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}} \times \mathrm{N}_{\mathrm{adtot},S,t} + \varepsilon_{\omega,P,\tilde{\mathrm{B}},t} \quad (26)$$

$$\varepsilon_{\omega,P,\tilde{\mathrm{B}},t} \sim \mathrm{N}(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}) \quad (27)$$

with $\mu_{\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}$ the intercept, $\alpha_{\mathrm{SAM}_{\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}}$ the slope for the climatic covariate $\mathrm{SAM}_{\omega,P}$, $\alpha_{\mathrm{SSTa},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}$ the slope for the climatic covariate $\mathrm{SSTa}_{\omega,P}$, $\alpha_{\mathrm{Chla},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}$ the slope for the climatic covariate $\mathrm{Chla}_{\omega,P}$, $\alpha_{\mathrm{DD},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $\mathrm{N}_{\mathrm{adtot},P}$ the number of adult petrels, $\alpha_{\mathrm{PP},\omega,P,\tilde{\mathrm{B}}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with

$N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\omega,P,\tilde{B}}$ is a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\omega,P,\tilde{B}}$ its temporal variance. This temporal random effect allows to capture residual environmental stochasticity that is not explained by temporal covariates. The descriptions of all logit-linear relationships used on demographic parameters are available in Appendix S1.2. and the within-year ordering of state variables, parameters and covariates is described in Appendix S1.3. Fig. S1.3.1.

For local covariates (SSTa and Chla), we calculated the average values of the covariates in the areas in which petrels were located (Cherel et al. 2016), for a specific time period during which the environment might affect the demographic parameter under investigation (Table 1.2). Each environmental covariate was standardized to have zero mean and unit variance. However, the inter- and intra-specific covariates were not standardized prior to the analyses because the population sizes were estimated step by step each year. To compare the relative contribution of the effects of each covariate, we calculated the standardized effect of population size (for inter- and intra-specific relationship) posterior to the analyses by multiplying their slopes (α) by the standard deviation of the estimated population sizes. Then, we compared the relative contribution of each covariate using the regression estimate which we used as a measure of effect size.

We computed the 95% and 80% credible intervals (CRI) for the regression coefficients α. We did not interpret uncertain effects (*i.e.* 80% CRI including zero) and focused particularly on clear effects whose sign could be reliably assessed (*i.e.* 95% CRI excluding zero).

Model implementation

To fit the juvenile apparent survival parameters increasing with age, we modelled them as a positive linear function of age by assigning to the slope λ_2 a $U(0,1)$ prior, and by defining the intercept λ_1 with a normal $N(0,1)$ prior. The probability of the first breeding attempt Pr is time-dependent with a uniform prior: $\mathrm{Pr}_t \sim U(0,1)$. The state assignment probability of individuals with uncertain state parameter (*u*) was defined *a priori* with a $U(0,1)$ prior. We specified vague priors for the parameters: $\sigma_{Y,S} \sim U(1,15)$, $\sigma_{Y,P} \sim U(1,100)$, $\sigma_\varepsilon \sim U(0,10)$, $\alpha \sim N(0,10^4)$, $\mu \sim N(0,10^4)$.

Bayesian posterior distributions were approximated *via* Markov chain Monte Carlo (MCMC) algorithms. Two independent MCMC chains of 190,000 iterations were used with a burn-in period of

90,000. One out of five iterations was kept and final inferences were derived from a sample of 2 × 20,000 iterations that resulted from merging the two chains. Gelman-Rubin convergence diagnostics (Brooks and Gelman 1998) were below 1.5 for each parameter and the mixing of the chains was satisfactory. We performed the analyses using Nimble (de Valpine et al. 2017 ; version 0.9.1) and program R (R Core Team 2020 ; R version 4.0.3). Code and data are available on Github: maudqueroue/MultispeciesIPM_SkuaPetrel

Results

Table 1.3. Regression coefficients estimates for the relationships between covariates (DD: intraspecific Density Dependence, PP: Predator-Prey interactions, SAM: Southern Annular Mode, SSTa: Sea Surface Temperature anomalies, Chla: Chlorophyll a concentration) and demographic parameters (ϕ: adult apparent survival, β: breeding probability, γ: breeding success, δ: probability of having two chicks rather than one, ω: hatching success) for Brown Skuas (top) and Blue Petrels (bottom), $\widetilde{B}$: breeders or $\widetilde{NB}$: nonbreeders in the previous breeding season. 80% credible intervals that do not include zero are in bold.

SKUA	**DD**				**PP**				**SAM**			
Parameters	slope	sd	10%	90%	slope	sd	10%	90%	slope	sd	10%	90%
$\phi_{S,\widetilde{B}}$	-0,09	0,11	-0,22	0,06					-0,34	0,34	-0,76	0,07
$\phi_{S,\widetilde{NB}}$	-0,12	0,16	-0,29	0,10					0,42	0,65	-0,36	1,16
$\beta_{S,\widetilde{B}}$	0,22	0,22	-0,09	0,51					0,28	0,50	-0,35	0,92
$\beta_{S,\widetilde{NB}}$	0,09	0,19	-0,18	0,32					**0,81**	**0,52**	**0,18**	**1,45**
$\gamma_{S,\widetilde{B}}$	**-0,40**	**0,13**	**-0,57**	**-0,24**	**0,67**	**0,17**	**0,47**	**0,89**	-0,10	0,18	-0,33	0,13
$\gamma_{S,\widetilde{NB}}$	-0,26	0,28	-0,59	0,12	0,28	0,40	-0,20	0,77	-0,24	0,60	-0,96	0,48
$\delta_{S,\widetilde{B}}$	**-0,54**	**0,23**	**-0,86**	**-0,25**	**1,28**	**0,36**	**0,86**	**1,74**	-0,29	0,37	-0,75	0,15
$\delta_{S,\widetilde{NB}}$	-0,41	0,45	-0,96	0,17	0,69	0,96	-0,48	1,71	-0,53	1,65	-2,30	1,33

PETREL	**DD**				**PP**				**SAM**				**SSTa**				**Chla**			
Parameters	slope	sd	10%	90%	slope	sd	10%	90%	slope	sd	10%	90%	slope	sd	10%	90%	slope	sd	10%	90%
$\phi_{P,\widetilde{B}}$	-0,12	0,31	-0,51	0,26	0,27	0,25	-0,05	0,58	-0,05	0,39	-0,54	0,42	-0,16	0,23	-0,45	0,12	-0,57	0,46	-1,14	0,01
$\phi_{P,\widetilde{NB}}$	**-0,99**	**0,73**	**-1,87**	**-0,12**	**0,73**	**0,33**	**0,27**	**1,10**	1,37	2,28	-0,88	3,88	0,12	1,00	-0,91	1,37	-1,42	1,46	-2,83	0,15
$\beta_{P,\widetilde{B}}$	**0,65**	**0,23**	**0,35**	**0,95**					-0,23	0,32	-0,65	0,17	0,11	0,24	-0,18	0,39	0,36	0,44	-0,21	0,88
$\beta_{P,\widetilde{NB}}$	0,34	0,33	-0,10	0,74					0,11	0,37	-0,33	0,55	**0,31**	**0,25**	**0,03**	**0,64**	**0,78**	**0,46**	**0,24**	**1,36**
$\omega_{P,\widetilde{B}}$	0,14	0,23	-0,14	0,43	**0,29**	**0,12**	**0,15**	**0,43**	**0,29**	**0,17**	**0,09**	**0,50**	0,13	0,15	-0,06	0,32	-0,23	0,28	-0,56	0,11
$\omega_{P,\widetilde{NB}}$	-0,39	0,44	-0,88	0,06	0,29	0,28	-0,05	0,62	**0,64**	**0,39**	**0,18**	**1,13**	0,01	0,37	-0,44	0,45	-0,26	0,57	-0,95	0,44
$\gamma_{P,\widetilde{B}}$	-0,13	0,55	-0,76	0,54	-0,05	0,27	-0,37	0,27	**0,53**	**0,33**	**0,13**	**0,95**	-0,34	0,33	-0,74	0,02	-0,19	0,52	-0,79	0,45
$\gamma_{P,\widetilde{NB}}$	**-1,01**	**0,56**	**-1,71**	**-0,39**	**0,61**	**0,30**	**0,22**	**0,99**	0,42	0,48	-0,18	0,97	-0,51	0,47	-1,10	0,05	-0,85	0,77	-1,84	0,03

Predator-prey relationships

We estimated positive relationships between the two breeding parameters of skuas and the number of adult petrels. The breeding success for at least one chick ($\gamma_{S,\widetilde{B}}$) [slope mean $\alpha_{PP,\gamma,S,\widetilde{B}}$ = 0.67; 95% CRI (0.38, 1.04)] (Fig. 1.2a) and the probability of having two chicks rather than one ($\delta_{S,\widetilde{B}}$) [slope mean $\alpha_{PP,\delta,S,\widetilde{B}}$ = 1.28; 95% CRI (0.67, 2.08)] (Fig. 1.2b) for skuas that were breeders during the previous breeding season increased with petrel numbers. Even though the effects were less clear (95% CRI including zero), we detected a positive relationship between the number of adult skuas and the hatching success of petrels that were breeders in the previous breeding season ($\omega_{P,\widetilde{B}}$), with the breeding success ($\gamma_{P,\widetilde{NB}}$) and with the apparent survival ($\phi_{P,\widetilde{NB}}$) of petrels that were nonbreeders during the previous breeding season. We found no other interspecific relationship on the other parameters *i.e.* without the 80% CRI including zero (Table 1.3).

Intraspecific density-dependence

The number of skuas had a clear effect on two demographic parameters, namely the breeding success and the probability of having two chicks rather than one, for skuas that were breeders in the previous breeding season. We found negative density-dependence for the breeding success ($\gamma_{S,\widetilde{B}}$) [slope mean $\alpha_{DD,\gamma,S,\widetilde{B}}$ = -0.40; 95% CRI (-0.66, -0.15)] (Fig. 1.2c) and for the probability of producing two chicks rather than one ($\delta_{S,\widetilde{B}}$) [slope mean $\alpha_{DD,\delta,S,\widetilde{B}}$ = -0.54; 95% CRI (-1.04, -0.13)] (Fig. 1.2d). As these two breeding parameters were also affected by the other species density, we could observe that the predator-prey effects were stronger than intraspecific effects ($|\text{mean}\ \alpha_{PP,\gamma,S,\widetilde{B}}|$ = 0.67; $|\text{mean}\ \alpha_{DD,\gamma,S,\widetilde{B}}|$= 0.40 respectively) for the breeding success and ($|\text{mean}\ \alpha_{PP,\delta,S,\widetilde{B}}|$ = 1.28; $|\text{mean}\ \alpha_{DD,\delta,S,\widetilde{B}}|$= 0.54 respectively) for the breeding success with two chicks rather than one (Table 1.3).

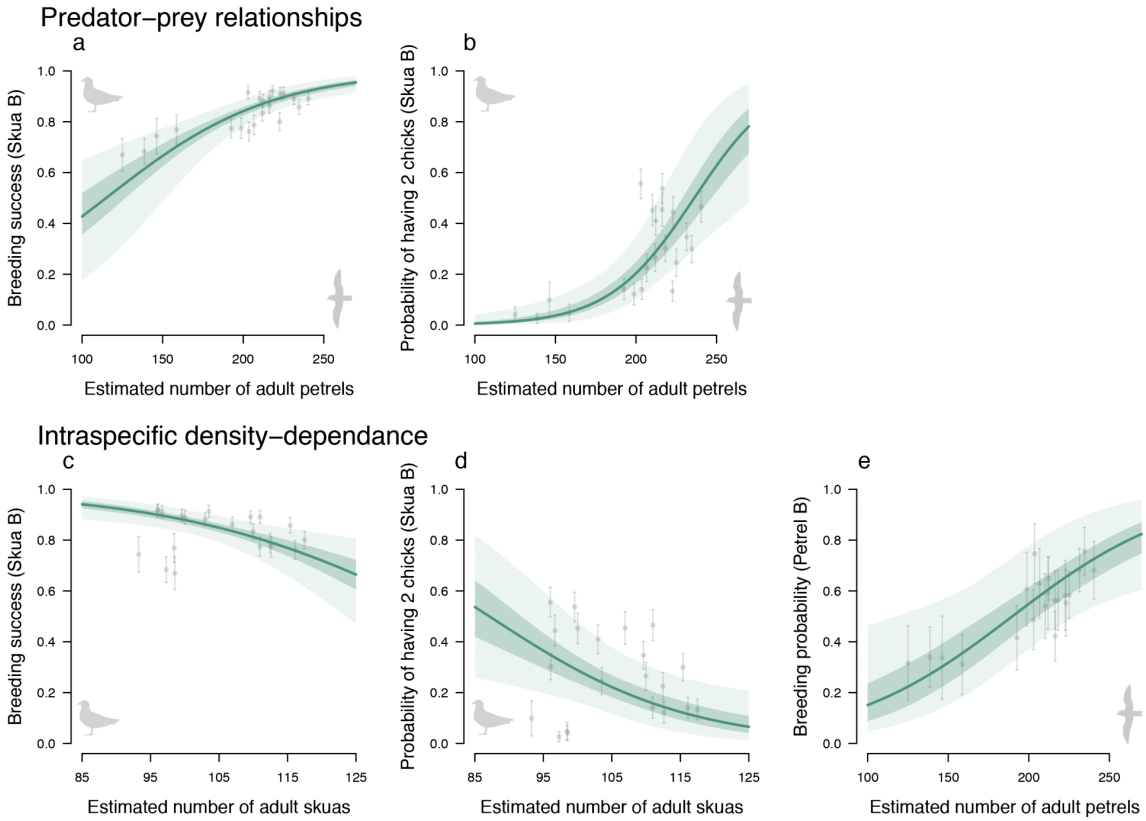

Figure 1.2. Effects of predator-prey relationships (top panels) and intraspecific density dependence (bottom panels) on adult demographic parameters for the two seabirds, the Brown Skua (predator) and the Blue Petrel (prey). Solid lines represent the estimated relationship between the covariates and the demographic parameters. Shaded areas are the 50% and 95% credibility intervals. Points represent demographic parameter estimates each year (21 years) plotted against covariate values. Error bars are standard deviations. Petrel numbers effect on (a) the estimated breeding success probability $\gamma_{S,\widetilde{B}}$ and (b) the probability of having two chicks rather than one $\delta_{S,\widetilde{B}}$ for skuas that bred in the previous breeding season. Intraspecific density dependence effect on (c) the breeding success $\gamma_{S,\widetilde{B}}$ and on (d) the probability of having two chicks rather than one $\delta_{S,\widetilde{B}}$ for skuas that were breeders in the previous breeding season and (e) the breeding probability of petrels that bred in the previous breeding season $\beta_{P,\widetilde{B}}$.

We estimated a positive effect of increased numbers of adult petrels on the breeding probability for petrels that were breeders in the previous breeding season ($\beta_{P,\widetilde{B}}$) [slope mean $\alpha_{DD,\beta,P,\widetilde{B}}$ = 0.65; 95% CRI (0.19, 1.06)] (Fig. 1.2e). Even though the effects were less clear (95% CRI including zero), the number of petrels tended to negatively affect the apparent survival ($\phi_{P,\widetilde{NB}}$) and the breeding success ($\gamma_{P,\widetilde{NB}}$) of petrels that did not breed in the previous breeding season (Table 1.3).

Environmental covariates

We found ecologically relevant relationships between environmental covariates and demographic parameters of the two species (Table 1.3). For petrels, we found positive relationships between the two local environmental covariates (SSTa and Chla) and the breeding probability for individuals that were nonbreeders in the previous breeding season ($\beta_{P,\widetilde{\mathrm{NB}}}$). The effect of these environmental covariates on the breeding probability was stronger for Chla than SSTa ($|\text{mean } \alpha_{\mathrm{Chla},\beta,P,\widetilde{\mathrm{NB}}}|$ = 0.78; $|\text{mean } \alpha_{\mathrm{SSTa},\beta,P,\widetilde{\mathrm{NB}}}|$ = 0.31 respectively). We estimated a positive relationship between the SAM and the hatching success ($\omega_{P,\widetilde{\mathrm{B}}}$) as well as breeding success ($\gamma_{P,\widetilde{\mathrm{B}}}$) of petrels that were breeders in the previous breeding season and with the hatching success ($\omega_{P,\widetilde{\mathrm{NB}}}$) of petrels that were nonbreeders in the previous breeding season. For skuas, we also found a positive relationship between the SAM and the breeding probability ($\beta_{S,\widetilde{\mathrm{NB}}}$) of skuas that were nonbreeders in the previous breeding season.

In addition to the results above, we also estimated the demographic parameters and the number of individuals in each state for both species from 1996 to 2017 (see Appendix S1.4. Figs. S1.4.1– S1.4.6).

Discussion

In this paper, we provide the first application of a multispecies IPM in a predator-prey context. Joint analysis of empirical data for two seabird species allowed us to estimate demographic parameters and population size for both species simultaneously. The key advantage of using a multispecies IPM was that it enabled us to use the population sizes estimated by the model for one species to analyze its effect on the demographic parameters of the other species while propagating all sources of uncertainty. Hence, it allowed us to understand the contribution of interspecific interactions on the demographic parameters while further taking into account the effects of climatic conditions. Our results showed that the demography of the predatory skua was mainly driven by the number of petrel prey individuals during the breeding season, whereas petrels were mostly impacted by the environment. This suggests that this predator-prey system is mainly driven by bottom-up processes.

Effects of predator-prey relationships

Prey population size is a determining factor in the breeding success of skuas according to our results. Food availability is known to be positively related with breeding parameters in seabirds (Cairns 1988, Piatt et al. 2007, Oro et al. 2014). As the diet of skuas during the breeding period is dominated by petrels (Mougeot et al. 1998, Pacoureau et al. 2019c), a large abundance of petrels provides suitable conditions for skuas to feed themselves and their chicks, resulting in a high breeding success.

Interestingly, we did not find the reverse effect of the predator onto prey dynamics. Our model provided no evidence for a negative effect of the number of skuas on the demographic parameters of the petrel (effects were mostly positive whenever present). As skuas prey on both adults and juveniles during the breeding season, we expected a negative effect of the number of skuas on the petrel breeding parameters. This lack of negative effect could be explained by the large abundance of petrels compared to the skuas on Mayes Island. Oro et al. (2006) reported that in another seabird predator-prey system, the highest breeding success of the prey occurred when the prey/predator ratio was very high. On Mayes Island, the breeding population of petrels is estimated at approximately 142,000 breeding pairs (Barbraud and Delord 2006), and this does not include chicks (around 71,000 each year) and nonbreeders (approximately 30% of the petrels). Hence, there are about 476,000 petrels during a breeding season versus about 200 skuas, resulting in a very high prey/predator ratio. Moreover, Mougeot et al. (1998) showed that skuas breeding at Mayes Island preyed on about 40,000 petrels each breeding season. This corresponds to about 8% of the petrel population of the island. It is therefore possible that skua predation is only a minor contributor to petrel demographics, and this effect may be too weak to be detected by our model. Conversely, although the relationships estimated were less clear, our results suggest that the hatching success and breeding success of the prey tended to increase slightly with the density of skuas. However, it is unlikely that the presence of predators increased the reproductive success or survival of petrels. To explain these relationships, we might rely on the other strong effects estimated by our model. Indeed, we found that the number of petrels positively affected the breeding success of skuas and that skuas were sensitive to intraspecific density dependence. Therefore, years when prey experience a high survival and breeding success correspond to years with particularly abundant food resources for skuas and this until the end of the breeding season as petrels stay longer on the breeding area when they successfully breed. Since skuas are less affected by

abundance of conspecifics than by abundance of prey, they could potentially breed in higher numbers in good years for petrel reproduction, explaining this puzzling relationship.

Effects of intraspecific density dependence

For skuas, we found negative density-dependent effects on breeding success and probability to fledge two chicks rather than one, in accordance with our predictions. Egg and chick predation by conspecifics has been reported in the Great Skua (*Catharacta skua*) (Hamer et al. 1991, Ratcliffe and Furness 1999). Hence, a higher abundance of skuas increases the risk of predation on eggs and chicks, resulting in higher breeding failure. To avoid predation by conspecifics, the skuas start defending their territories from conspecifics just a few days after arrival on a breeding site until the end of the season. This activity is energetically costly and may also limit the time spent searching for food, potentially limiting energy investment in reproduction. The heterogeneous habitat hypothesis already demonstrated in territorial birds (Dhondt et al. 1992, Krüger and Lindström 2001, Ferrer and Donazar 2015) could also explain the relationships we found. Indeed, when the population increases, some individuals may be forced to occupy poorer quality habitats, resulting in lower reproductive success. We did not find an effect of density dependence on the breeding probability of skuas. As skuas are territorial with high site fidelity, we hypothesized that in years with a high abundance of skuas, the breeding probability would decrease, as all the skuas would not succeed in acquiring a territory. It is possible that we did not observe this effect because the logistic function used for density dependence does not accurately model the territory acquisition dynamics by floaters (e.g. van de Pol et al. 2010, Barraquand et al. 2014).

We estimated that the breeding success of skuas was affected by both predator-prey relationships and intraspecific density dependence. Predator-prey relationships had a higher contribution to the variability in breeding success of skuas than the density-dependent effect. Hamer et al. (1991) reported that, following a reduction of sandeel (*Ammodytes marinus*) abundance, great skua increased their foraging effort reducing the adult territorial attendance. In turn, breeding failure increased due to predation from adults of neighboring territories. We then may assume that petrel abundance allowed a suitable territorial attendance for skuas, reducing the negative density-dependent effects, such as chick predation by conspecifics.

For petrels, we found a negative relationship between the survival and breeding success of petrels that did not breed in the previous breeding season and the number of petrels on the colony. Combined effects of density dependence and climate have already been observed in petrels, with a low winter survival when density is high (Barbraud and Weimerskirch 2003), suggesting a mechanism of competition between conspecifics for food resources. As nonbreeders are known to be in poorer condition than breeders (Chastel et al. 1995), they are potentially more sensitive to the competition for food resources explaining why this effect was only found on petrels that were nonbreeders in the previous breeding season. Interestingly, we found a positive intraspecific density dependence on the breeding probability of petrels that bred in the previous breeding season. This suggests that years with a high abundance of petrels reflected a good return rate to the breeding site because environmental conditions were favorable for breeding. This is in agreement with studies showing that petrels might skip breeding and take sabbatical years when environmental conditions are poor (Warham 1990, Chastel et al. 1995).

Effects of environmental conditions

We detected positive relationships between the hatching and breeding success of petrels and the SAM. South of the polar front, where petrels feed during the breeding season, positive phases of the SAM increase the biological productivity and potential prey availability for petrels (Lovenduski and Gruber 2005) which may have a positive impact on their breeding success. Breeding probability of petrels tended to be impacted by two of the environmental covariates tested, namely SSTa and Chla. This effect of environmental conditions on the breeding probability is in accordance with previous research showing that the body condition of petrels might impact their decision to attempt breeding (Warham 1990, Chastel et al. 1995). High Chla increases resources availability for organisms at higher trophic levels (macrozooplankton, fishes), which are consumed by petrels (Cherel et al. 2002). Consequently, high Chla may increase abundance of petrel prey, with a positive effect on the breeding performances and body condition of petrels. Unexpectedly, we detected a positive effect of SSTa on breeding probability of petrels. This result is surprising as a previous study showed that warm SST events negatively affected the breeding performances and body condition of petrels at Kerguelen Islands (Guinet et al. 1998). Indeed, high SST generally reduces vertical mixing and provides poor growing conditions for zooplankton communities that in turn reduce trophic resources for seabirds (Barbraud et al. 2012, Sydeman et al. 2015). However, it has been showed recently that during the pre-laying

period petrels use water masses situated at more northerly latitudes than during the winter period or the breeding period (Quillfeldt et al. 2020), where relationships between SST and primary productivity may differ. Indeed, the covariance between SST and Chla depends on location and shows particularly complex patterns in the Southern Ocean (Dunstan et al. 2018). Positive effects of SSTa have already been identified in other subantarctic seabirds (Pinaud and Weimerskirch 2002, Nevoux et al. 2007, Horswill et al. 2014). Furthermore, we estimated that Chla, at the bottom of the trophic food chain, had a larger effect on the breeding probability than SSTa which reflects oceanographic conditions. This indicated that the effect size of environmental covariates increased when the covariates approached the trophic level occupied by the prey of the petrels, suggesting a bottom-up mechanism. This result is consistent with many studies showing that climatic conditions affect seabirds indirectly through prey availability, resulting in alterations of their population dynamics (Frederiksen et al. 2006, Barbraud et al. 2012, Jenouvrier 2013, Lauria et al. 2013).

We did not detect any relationship between the breeding success of the skua and the environmental covariates. This lack of effect could be explained by an absence of a direct link between skuas and the environmental covariates tested, as breeding skuas remain on their territory to defend it or to forage. However, we found an effect of SAM on the breeding probability for skuas that were nonbreeders during the previous season. It was proposed that only seabirds attaining a threshold condition decide to breed (Weimerskirch 1992). Therefore, environmental conditions before the breeding period may impact the conditions of skuas and consequently, their breeding decision. Nonbreeders are generally in poorer conditions than breeders (Chastel et al. 1995, Cam et al. 1998) and thus more sensitive to environmental conditions explaining why this effect is only detected on previous nonbreeders. Nevertheless, we found a positive relationship between breeding probability and SAM whereas we expected a negative relationship. Indeed, skuas mainly overwinter north of the polar front (Delord et al. 2018) where positive phases of SAM induce warm SST, low surface Chla concentration (Lovenduski and Gruber 2005), and thus potentially poor feeding conditions. However, only breeding skuas were studied in Delord et al. (2018) and nonbreeding individuals may use different wintering areas where the relationships between SAM and oceanographic variables differ. Several studies reviewed in Jenouvrier (2013) highlighted multifaceted effects of climatic conditions on the demography of seabirds involving direct, time-lagged and non-linear effect, which we did not consider here. Therefore, despite our contribution to understanding environmental effects in our predator-prey

system, disentangling the complex mechanistic pathways between environmental covariates and seabirds' demographic parameters remains challenging.

Bottom-up predator-prey dynamics

Overall, our study has highlighted the important role of bottom-up processes in the dynamics of this marine predator-prey system, *i.e.* the population dynamics of these two seabirds was mostly driven by food availability. Petrel dynamics were more strongly affected by environmental covariates (since we did not directly measure their food resources) and the number of petrels impacted the dynamics of skuas. The bottom-up control of demographic rates in oceanic predators is a common assumption (Jenouvrier 2013). This is because the functioning of oceanic systems is controlled and structured by physical processes impacting nutrient fluxes (Behrenfeld et al. 2006) and consequently the whole trophic food web. We found no evidence of top-down processes, *i.e.* predation effects, in this system, although these two mechanisms have been found to jointly affect ecosystems (Hunter and Price 1992, Sinclair et al. 2003) including some other seabird systems (Horswill et al. 2014, 2016, Perkins et al. 2018). Effects of skua predation on petrels were expected, based on their diet during the breeding season. However, given the very large number of petrels present on the island compared to the number of predators, the impact of predation may have been too small to be detected by our model.

Conclusion

Our multispecies IPM framework allowed us to estimate demographic parameters and abundances for skuas and petrels. Taking into account both species interactions and environmental covariates in the same analysis improved our understanding of their joint population dynamics. We concluded that bottom-up mechanisms are the main drivers of population dynamics in this skua-petrel system. Generalizing such assessments of interspecific relationships and environmental effects in a unified demographic framework may be essential to predict how contrasted climatic scenarios will affect communities. A promising avenue of research in multispecies IPMs lies in fitting models to data on a larger number of species, which will likely require further methodological developments.

Acknowledgments

This study was made possible thanks to all the field workers involved in the monitoring programs on Brown Skuas and Blue Petrels since 1985 at Mayes Island, Kerguelen Islands. These monitoring programs were supported financially and logistically by the French Polar Institute IPEV (program 109, resp. Henri Weimerskirch), the Zone Atelier Antarctique (CNRS-INEE), Terres Australes et Antarctiques Françaises. All work was carried out in accordance with the guidelines of the IPEV ethics committee. We thank Chloé R. Nater for constructive feedback and helpful suggestions on the manuscript. We acknowledge Dominique Joubert for the management of the demographic database. We thank Dave Koons and Matthew Farr for useful comments that helped improved a previous version of the manuscript. This research was funded by the French National Research Agency (grant ANR-16-CE02-0007).

Literature Cited

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.

Barbraud, C., and K. Delord. 2006. Population census of blue petrels *Halobaena caerulea* at Mayes Island, Iles Kerguelen. Antarctic Science 18:199–204.

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 B: Biological Sciences 270:2111–2116.

Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2005. Environmental Conditions and Breeding Experience Affect Costs of Reproduction in Blue Petrels. Ecology 86:682–692.

Barraquand, F., and O. Gimenez. 2019. Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species. Ecological Modelling 411.

Barraquand, F., T. T. Høye, J.-A. Henden, N. G. Yoccoz, O. Gilg, N. M. Schmidt, B. Sittler, and R. A. Ims. 2014. Demographic responses of a site-faithful and territorial predator to its fluctuating prey: long-tailed skuas and arctic lemmings. Journal of Animal Ecology 83:375–387.

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.

Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating Mark-Recapture-Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. Biometrics 58:540–547.

Bogdanova, M. I., A. Butler, S. Wanless, B. Moe, T. Anker-Nilssen, M. Frederiksen, T. Boulinier, L. S. Chivers,

S. Christensen-Dalsgaard, S. Descamps, M. P. Harris, M. Newell, B. Olsen, R. A. Phillips, D. Shaw, H. Steen, H. Strøm, T. L. Thórarinsson, and F. Daunt. 2017. Multi-colony tracking reveals spatio-Temporal variation in carry-over effects between breeding success and winter movements in a pelagic seabird. Marine Ecology Progress Series 578:167–181.

Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. Journal of Computational and Graphical Statistics 7:434–455.

Cairns, D. K. 1988. Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. Biological Ocenaography 5:261–271.

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.

Carneiro, A. P. B., A. Manica, W. Z. Trivelpiece, and R. A. Phillips. 2015. Flexibility in foraging strategies of Brown Skuas in response to local and seasonal dietary constraints. Journal of Ornithology 156:625–633.

Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin. 1995. Influence of Body Condition on Reproductive Decision and Reproductive Success in the Blue Petrel. The Auk 112:964–972.

Chaurand, T., and H. Weimerskirch. 1994a. The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel Halobaena caerulea: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. The Journal of Animal Ecology 63:275–282.

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

Cherel, Y., P. Bocher, C. Trouvé, and H. Weimerskirch. 2002. Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series 228:283–299.

Cherel, Y., M. Connan, A. Jaeger, and P. Richard. 2014. Seabird year-round and historical feeding ecology: blood and feather δ13C and 1315N values document foraging plasticity of small sympatric petrels. Marine Ecology Progress Series 505:267–280.

Cherel, Y., P. Quillfeldt, K. Delord, and H. Weimerskirch. 2016. Combination of At-Sea Activity, Geolocation and Feather Stable Isotopes Documents Where and When Seabirds Molt. Frontiers in Ecology and Evolution 4.

Chu, C., and P. B. Adler. 2015. Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. Ecological Monographs 85:373–392.

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

Delord, K., Y. Cherel, C. Barbraud, O. Chastel, and H. Weimerskirch. 2018. High variability in migration and wintering strategies of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) in the Indian Ocean. Polar Biology 41:59–70.

Dhondt, A. A., B. Kempenaers, and F. Adriaensen. 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. Journal of Animal Ecology 61:643–648.

Dunstan, P. K., S. D. Foster, E. King, J. Risbey, T. J. O'Kane, D. Monselesan, A. J. Hobday, J. R. Hartog, and P. A. Thompson. 2018. Global patterns of change and variation in sea surface temperature and chlorophyll a. Scientific Reports 8:1–9.

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.

Ferrer, M., and J. A. Donazar. 2015. Density-Dependent Fecundity by Habitat Heterogeneity in an Increasing Population of Spanish Imperial Eagles. Ecology 77:69–74.

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.

Gervasi, V., E. B. Nilsen, and J. D. C. Linnell. 2015. Body mass relationships affect the age structure of predation across carnivore-ungulate systems: A review and synthesis. Mammal Review 45:253–266.

Gille, S. T. 2002. Warming of the Southern Ocean since the 1950s. Science 295:1275–1277.

Gimenez, O., J. D. Lebreton, J. M. Gaillard, R. Choquet, and R. Pradel. 2012. Estimating demographic parameters using hidden process dynamic models. Theoretical Population Biology 82:307–316.

Godfray, H. C. J., and R. M. May. 2014. Open questions: are the dynamics of ecological communities predictable? BMC Biology 12.

Grande, J. M., D. Serrano, G. Tavecchia, M. Carrete, O. Ceballos, R. Díaz-Delgado, J. L. Tella, and J. A. Donázar. 2009. Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. Oikos 118:580–590.

Greig, S. A., J. C. Coulson, and P. Monaghan. 1983. Age-Related differences in foraging success in the herring gull (*Larus Argentatus*). Anim. Behav. 31:1237–1243.

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.

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

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.

Han, W., J. Vialard, M. J. McPhaden, T. Lee, Y. Masumoto, M. Feng, and W. P. M. de Ruijter. 2014. Indian Ocean Decadal Variability: A Review. Bull. Amer. Meteor. Soc. 95:1679–1703.

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.

Higgins, P. J., and S. J. Davied. 1996. Handbook of Australia, New Zealand & Antarctic Birds. Vol. 3, Snipe to pigeons. Oxford University Press.

Hipfner, M. J., 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. Marine Ornithology 40:39–52.

Hoegh-Guldberg, O., and J. F. Bruno. 2010. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. Science 328:1523–1528.

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.

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.

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.

Jouventin, P., J. L. Mougin, J.-C. Stahl, and H. Weimerskirch. 1985. Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. Notornis 32:157–220.

Krüger, O., and J. Lindström. 2001. Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. Journal of Animal Ecology 70:173–181.

Lack, D. 1967. Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. In Proceedings of the

International Ornithological Congress. Vol. 14, pp. 3-42. Oxford. UK: Blackwell Scientific Publications.

Lauria, V., M. J. Attrill, A. Brown, M. Edwards, and S. C. Votier. 2013. Regional variation in the impact of climate change: Evidence that bottom-up regulation from plankton to seabirds is weak in parts of the Northeast Atlantic. Marine Ecology Progress Series 488:11–22.

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

Marshall, G. J. 2003. Trends in the Southern Annular Mode from Observations and Reanalyses. Journal of climate 16:4134–4143.

Miller, D. A. W., E. H. C. Grant, E. Muths, S. M. Amburgey, M. J. Adams, M. B. Joseph, J. H. Waddle, P. T. J. Johnson, M. E. Ryan, B. R. Schmidt, D. L. Calhoun, C. L. Davis, R. N. Fisher, D. M. Green, B. R. Hossack, T. A. G. Rittenhouse, S. C. Walls, L. L. Bailey, S. S. Cruickshank, G. M. Fellers, T. A. Gorman, C. A. Haas, W. Hughson, D. S. Pilliod, S. J. Price, A. M. Ray, W. Sadinski, D. Saenz, W. J. Barichivich, A. Brand, C. S. Brehme, R. Dagit, K. S. Delaney, B. M. Glorioso, L. B. Kats, P. M. Kleeman, C. A. Pearl, C. J. Rochester, S. P. D. Riley, M. Roth, and B. H. Sigafus. 2018. Quantifying climate sensitivity and climate-driven change in North American amphibian communities. Nature Communications 9.

Miller, T. E. X., and V. H. W. Rudolf. 2011. Thinking inside the box : community-level consequences of stage-structured populations. Trends in Ecology and Evolution 26:457–466.

Millon, A., S. J. Petty, B. Little, O. Gimenez, T. Cornulier, and X. Lambin. 2014. Dampening prey cycle overrides the impact of climate change on predator population dynamics: a long-term demographic study on tawny owls. Global Change Biology 20:1770–1781.

Mougeot, F., and V. Bretagnolle. 2000a. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. Journal of Avian Biology 31:376–386.

Mougeot, F., and V. Bretagnolle. 2000b. Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. Animal Behaviour 60:647–656.

Mougeot, F., F. Genevois, and V. Bretagnolle. 1998. Predation on burrowing petrels by the brown skua (*Catharacta skua lönnbergi*) at Mayes Island, Kerguelen. Journal of Zoology 244:429–438.

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.

Oken, K. L., and T. E. Essington. 2015. How detectable is predation in stage-structured populations? Insights from a simulation-testing analysis. Journal of Animal Ecology 84:60–70.

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., A. Martínez-Abraín, M. Paracuellos, J. C. Nevado, and M. Genovart. 2006. Influence of density dependence on predator-prey seabird interactions at large spatio-temporal scales. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273:379–383.

Pacoureau, N., M. Authier, K. Delord, and C. Barbraud. 2019a. 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. 2019b. Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of South Polar Skuas. Ecological Monographs 89.

Pacoureau, N., E. Gaget, K. Delord, and C. Barbraud. 2019c. Prey remains of brown skua is evidence of the long-term decline in burrow occupancy of blue petrels and thin-billed prions at Mayes Island, Kerguelen. Polar Biology 42:1873–1879.

Parmelee, D. F., and P. J. Pietz. 1987. Philopatry, Mate and Nest-Site Fidelity in the Brown Skuas of Anvers Island, Antartica. The Condor 89:916–919.

Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 37:637–669.

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., and D. N. Koons. 2012. Integrated modeling of communities: parasitism, competition, and demographic synchrony in sympatric ducks. Ecology 93:2456–2464.

Piatt, J. F., A. M. A. Harding, M. Shultz, S. G. Speckman, T. I. van Pelt, G. S. Drew, and A. B. Kettle. 2007. Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. Marine Ecology Progress Series 352:221–234.

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

van de Pol, M., Y. Vindenes, B.-E. Sæther, S. Engen, B. J. Ens, K. Oosterbeek, and J. M. Tinbergen. 2010. Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. Ecology 91:1192–1204.

Pradel, R. 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. Biometrics 61:442–447.

Quillfeldt, P., H. Weimerskirch, K. Delord, and Y. Cherel. 2020. Niche switching and leapfrog foraging: movement ecology of sympatric petrels during the early breeding season. Movement Ecology 8.

R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ratcliffe, N., and R. W. Furness. 1999. The effect of parental age and experimentally manipulated brood size on the foraging effort and breeding performance of great skuas (*Catharacta skua*). Journal of Zoology 249:195–201.

Regehr, H. M., and W. A. 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.

Saunders, S. P., F. J. Cuthbert, and E. F. Zipkin. 2018. Evaluating population viability and efficacy of conservation management using integrated population models. Journal of Applied Ecology 55:1380–1392.

Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. Journal of Ornithology 152:227–237.

Sinclair, A. R. E., S. Mduma, and J. S. Brashares. 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. Nature 425:288–290.

Stenseth, N. C., J. M. Durant, M. S. Fowler, E. Matthysen, F. Adriaensen, N. Jonzén, K. S. Chan, H. Liu, J. De Laet, B. C. Sheldon, M. E. Visser, and A. A. Dhondt. 2015. Testing for effects of climate change on competitive relationships and coexistence between two bird species. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282.

Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurell, K.-S. Chan, and M. Lima. 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. Science 297:1292–1296.

Stoessel, M., B. Elmhagen, M. Vinka, P. Hellström, and A. Angerbjörn. 2019. The fluctuating world of a tundra predator guild: bottom-up constraints overrule top-down species interactions in winter. Ecography 42:488–499.

Suryan, R. M., F. Sato, G. R. Balogh, K. David Hyrenbach, P. R. Sievert, and K. Ozaki. 2006. Foraging destinations and marine habitat use of short-tailed albatrosses: A multi-scale approach using first-passage time analysis. Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 53:370–386.

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

Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. Ferreira de Siquiera, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley,

L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. Townsend Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427:145–148.

Tuljapurkar, S., and H. Caswell. 1997. Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems. Chapman & Hall, New York.

de Valpine, P., D. Turek, C. J. Paciorek, C. Anderson-Bergman, D. T. Lang, and R. Bodik. 2017. Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE. Journal of Computational and Graphical Statistics 26:403–413.

Walther, G., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. 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. Academic Press, London, UK.

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

Weimerskirch, H., O. Chastel, L. Ackermann, T. Chaurand, F. Cuenot-Chaillet, X. Hindermeyer, and J. Judas. 1994. Alternate long and short foraging trips in pelagics seabird parents. Anim. Behav. 47:472–476.

Zipkin, E. F., and S. P. Saunders. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biological Conservation 217:240–250.

2

Relations interspécifiques et effet de l'habitat chez les mésanges

Article : Mise en évidence de relations interspécifiques à large échelle chez des passereaux grâce à un modèle de population intégré multispécifique

Statut de l'article : *in prep*

Conférence : Ce travail a été présenté à l'occasion de la conférence **EURING 2021**

Après avoir étudié les interactions prédateur-proie, nous nous intéressons dans le chapitre 2 aux relations de compétition. Nous avons examiné la dynamique de deux espèces connues pour être en compétition pour les ressources alimentaires et les cavités de nidification, la mésange charbonnière (*Parus major*) et la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), et qui sont largement étudiées grâce aux suivis en nichoirs. Dans ce travail, nous avons voulu proposer une méthode pour comprendre comment les effets de la compétition façonnent la dynamique d'espèces en interaction sans utiliser de données provenant de suivis en nichoirs afin d'étendre notre méthode à un large éventail d'oiseaux, dont ceux qui ne se reproduisent pas en nichoirs. Pour ce faire, nous avons combiné deux types de données à grande échelle spatiale, des données de capture-recapture et des comptages de population issus du suivi temporel des oiseaux communs (STOC), sur la période 2001-2019, au sein d'un modèle de population intégré (IPM) multispécifique. Il permet d'estimer les paramètres démographiques

spécifiques aux espèces et de quantifier les fluctuations de la taille des populations pour les deux espèces simultanément tout en tenant compte de l'hétérogénéité des conditions d'habitat (forêt de feuillus *vs* autres habitats). Grâce à l'IPM multispécifique, nous estimons les relations explicites entre la taille de la population d'une espèce et son effet sur les paramètres démographiques de l'autre espèce (survie, paramètres de reproduction). Bien que nous ayons analysé les effets de la compétition à grande échelle spatiale, réduisant potentiellement notre capacité à détecter les mécanismes d'interaction à fine échelle, nous avons mis en évidence de grands patrons d'interaction dans ce système de mésanges. Nous avons notamment détecté des effets de la compétition intraspécifique et interspécifique sur la survie apparente des juvéniles. Des relations de compétition intraspécifique ont été trouvées pour les deux espèces dans chaque habitat alors que les relations interspécifiques détectées étaient plus faibles et différaient selon le type d'habitat. Nous avons observé un avantage compétitif pour les mésanges charbonnières dans les habitats de moins bonne qualité et inversement, un léger avantage pour les mésanges bleues dans les habitats de haute qualité (forêt de feuillus). Ces résultats sont cohérents avec d'autres études sur ce système de mésanges vérifiant l'efficacité de cette approche. Par conséquent, cette méthode pourrait être utilisée comme modèle d'analyse pour étudier les relations interspécifiques pour grand nombre d'espèces et à différentes échelles spatiales.

Mots clés : Compétition, Démographie, Inférence bayésienne, Modèles de population intégrés, Nimble, Passereaux, Qualité d'habitat

Highlighting large-scale interspecific relationships in passerines with multispecies integrated population modelling

Maud Quéroué[1], Pierre-Yves Henry[2,3], Frédéric Barraquand[4] Olivier Gimenez[1]

[1]CEFE UMR 5175, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]Mécanismes adaptatifs et Evolution (MECADEV UMR 7179), MNHN, CNRS, Brunoy, France

[3]Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), MNHN, CNRS, Sorbonne Université, France

[4]Institute of Mathematics of Bordeaux, CNRS, Université of Bordeaux, Talence, France

Abstract

To fully apprehend the dynamics of species, there is a need to understand how species interact with each other. Among the different types of interspecific interactions, competition is one of the most important interactions shaping the dynamics of populations at both multispecific and monospecific scales. Here, we examined the demography of two species competing for food resources and nesting cavities, the great tit (*Parus major*) and blue tit (*Cyanistes caeruleus*), and that are well-studied thanks to nest boxes monitoring. In this work, we aimed to propose a method to understand how competition effects shaped the dynamics of interacting species without using nest boxes monitoring for our method to be relevant for a large range of birds. To do so, we combined two types of data at large spatial scale, capture-recapture data from the French Constant bird banding Effort Sites scheme and population counts from the French Breeding Bird Surveys, over the period 2001-2019, within a multispecies integrated population model (IPM). We estimated species-specific demographic parameters and quantified fluctuations in population sizes for both species simultaneously while accommodating heterogeneity in habitat conditions (deciduous forest *versus* other habitats). Through multispecies IPMs, we estimated explicit relationships between population size of one species and its effect on demographic parameters of the other species (survival, breeding parameters). Although we analyzed competition effects at a large spatial scale, potentially reducing our ability to detect fine-scale mechanisms of competition, we highlighted large patterns of interactions in this tit system. We detected effects of intraspecific and interspecific competition on apparent juvenile survival. Intraspecific competition relationships were found for both species in each habitat whereas interspecific relationships detected were weaker and differed according to habitat type. We observed a competitive advantage for great tits in low-quality habitat and inversely, an slight advantage for blue tits in high-quality habitat. These results are consistent with other studies on this tit system validating the efficiency of our approach. Therefore, this method could be used as a template analysis to study interspecific relationships on other species and at different spatial scales.

Keywords: Bayesian inference, Competition, Demography, Habitat quality, Integrated Population Model, Nimble, Passerines

Introduction

Understanding how the effects of competition regulate populations is challenging due to the complex community dynamics of species (Godfray and May 2014). Competition can be defined as a decrease in individual fitness with densities of conspecific population density (intraspecific competition) and population densities of other species (interspecific competition). Therefore, competition, through density-dependent effects, can lead to decrease in survival (Ekman 1984, Gamelon et al. 2016) or in breeding success (Dhondt 2010, Møller et al. 2018) in species possibly resulting in decreasing population size. As a consequence, strong competitive interactions between species may cause species exclusion (Alatalo et al. 1985). To ensure species coexistence, the theory predict that intraspecific competition should be stronger than interspecific competition (Chesson 2000). Therefore, estimating the relative effects of intraspecific and interspecific competition acting on demographic vital rates is of high relevance to comprehend community dynamics.

Blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and Great tits (*Parus major*) are two sympatric hole-nesting passerines that have been largely used to understand competition between birds species (Dhondt 2012). Tits synchronize their reproduction to ensure that the peak of demand of chicks during nestling stage matches the timing of prey emergence at lower trophic levels as caterpillars (Visser et al. 1998, 2006, Marciniak et al. 2007). Thus, during the breeding period, blue and great tits compete for food in addition to nesting cavities (Dhondt 2012). Outside the breeding season, tits also compete for cavities for night roosting (Dhondt and Eyckerman 1980). Empirical evidence of intraspecific competition have been found for the two species. Higher densities of blue tits were correlated to lower clutch sizes (Møller et al. 2018) and lower numbers of chicks fledged (Dhondt 2010). In great tits, higher numbers of new breeders were correlated to lower population growth rate (Gamelon et al. 2016) and higher intraspecific competition to lower clutch sizes and reproductive rates (Dhondt 2010, Møller et al. 2018). Interspecific competition between blue and great tits has also been demonstrated, but may not have the same degree of intensity for the two species. For example, the effect of great tit density on the blue tit population growth rate was stronger than the reverse effect of blue tit density on great tit population growth rate (Gamelon et al. 2019). Moreover, interspecific competition for roosting sites during winter limited blue tit population size but not great tit population size (Dhondt and Eyckerman

1980). Inversely, reproductive rate and nest success in great tits were more affected by interspecific competition than in blue tits during the breeding season (Dhondt 1977, 2010).

Competitive interactions between tits are therefore multiple and can also be impacted by the environment. Because competition between individuals is due to the exploitation of limiting resources (Keddy 1989), the intensity of competition may vary with habitat quality. Dhondt (2010) showed that, for both species, the intensity of competition was stronger in low-quality habitats. The main requisites to consider a habitat of high quality for tits are the availability of suitable nesting holes and a sufficient food supply. However, for great tits, even with a sufficient number of nest boxes available, the density of breeding tits is higher in deciduous woodland, often considered as food rich habitat, than in coniferous woodland, suggesting that the preference of habitat is based on food availability (Van Balen 1973, Mänd et al. 2005).

Most studies analyzing competition between tits are based on nest box experiments. This approach allows an individual-based monitoring of the reproduction with detailed information collected on laying date, clutch size, reproductive success and offers the possibility to manage the availability of cavities in the environment. However, the use of nest boxes produces an artificial environment that may impact demographic parameters (e.g., clutch size; Møller et al. 2014) or lead to biases related to increased or decreased presence of predators and parasites (Møller 1989). Besides, nest boxes are difficult to deploy on a large scale. Last, the use of nest boxes prevents us from reproducing competition experiment on other bird species that do not nest in cavities. This suggest a complementary role for long term-term individual-based field studies.

Here, we combined two large-scale long-term bird monitoring in their natural environment to investigate competition between blue tits and great tits. We used capture-recapture (CR) data from the French Constant bird banding Effort Sites (CES) scheme and population counts from the French Breeding Bird Surveys (BBS) within a multispecies integrated population model (IPM) over the period 2001-2019. IPMs have been recently developed to infer population demography by using different sources of information (see Schaub and Abadi 2011, and Zipkin and Saunders 2018 for reviews). In their simplest form, these models combine population counts and demographic data into a single analysis, which allows the estimation of demographic parameters and population sizes. The joint analysis of different sources of information allows estimating parameters when no explicit data are

available and to obtain more precise estimates (Besbeas et al. 2002). IPMs have been already used to analyze the effects of interspecific relationships between species as competition/parasitism (Péron and Koons 2012) and for predator-prey interactions (Barraquand and Gimenez 2019, Quéroué et al. 2021).

Through multispecies IPMs, our aim was to estimate species-specific demographic parameters and quantify fluctuations in population size for both species simultaneously while accommodating heterogeneity in habitat conditions (deciduous forest vs. other habitats). In the same analysis, we estimated explicit relationships between population size of one species and its effect on demographic parameters of the other species. Our predictions were that (1) the effects of competition between tits would be detected on the number of fledglings per tit and the apparent juvenile survival, two demographic parameters estimated by our IPM that are known to be affected by competition interactions (Dhondt 2012, Gamelon et al. 2016), (2) intraspecific competition would be stronger than interspecific competition to ensure species coexistence (Chesson 2000), and (3) the effects of competition would be stronger in low-quality habitats.

Materials and Methods

Great tits and blue tits

Great tits (*Parus major*) and blue tits (*Cyanistes caeruleus*) are short-lived hole-nesting passerines abundant in European woodlands and gardens. Reproduction takes place in spring from April to June and is synchronized with the availability of lepidopteran caterpillars (Visser et al. 1998, 2006, Marciniak et al. 2007). The diet of tits can also be supplemented by other insects and, during winter, tits also feed on fruits and seeds. Nests are built in cavities. Blue tits can access smaller cavities (about 26mm diameter opening) than great tits (about 32mm). Tits start to breed during their second year. Females produce a large number of egg each year, between 5 and 13, and double-clutching can be observed (Husby et al. 2009).

Count data

The French BBS program (Julliard and Jiguet 2002, Jiguet et al. 2016) is based on volunteer ornithologists counting birds in spring. Surveyed sites consist in 2x2 km squares randomly selected on the French territory. On each surveyed site, 10 count points are considered, consisting in counting all the birds seen or heard during a five minutes session. Each year, count points are done by the same observers at the same date (within 7 days) and at the same time. Two counts per point are carried out during the spring (from 1st April to 8th May, then from 9th May to end of June) to detect early and late adult breeding birds. We kept the maximum number of birds counted between the two counts. We retained only count points for which at least one individual of each species (blue and great tit) was contacted. We then used data from 6190 count points with a total of 31857 blue tits and 49403 great tits counted (Table 2.1).

Capture-recapture data

The CR data come from the French Constant Effort Site (CES) program (Julliard and Jiguet 2002). CES are standardized bird ringing schemes started in 1989, using mist-nets. CR sites are located on the whole French territory (Fig. 2.1). Sites are not randomly distributed, and often located in low canopy habitats such as open woodlands or bush lands where birds are easily trapped with mist nets. Each year, the local bird community is sampled several times (usually between three and five capture sessions during a year) from the beginning of May to the end of July. In each CR site, the number and location of mist nets are constant across sessions and years. Species and age (adult or juvenile) are determined from plumage for each bird captured. Birds captured for the first time are marked with a metal ring using a unique identifier and the identity of recaptured birds is recorded. To ensure that adult survival could be correctly estimated, we needed to exclude transient adults i.e., individuals having a zero probability of survival after their initial capture because they were just traveling through the CR site without being resident (Pradel et al. 1997). We therefore deleted the first capture for each adult and then retained only adults that were captured multiple times. We did not apply this treatment to juveniles because they quickly left the breeding site after the breeding season. We retained the first capture as an adult of an individual firstly marked as juvenile, then right censored capture histories. If an individual firstly marked as juvenile was seen several times as an adult, then we created a new capture history for the adult respecting the transience rule. We retained only the CR sites for which at

least one individual of each species (blue tit and great tit) was captured. We used data from 269 CR sites with a total of 8606 blue tits and 19189 great tits individually ringed between 2001 and 2019 (Table 2.1).

Table 2.1. Summary of capture-recapture and count data over the period 2001-2019.

	High-Quality Habitat		**Low-Quality Habitat**	
	Blue tit	Great tit	Blue tit	Great tit
Capture-recapture data				
Number of capture-recapture sites	97		172	
Total number of birds captured	3395	8004	6311	11185
Number of juvenile birds recaptured	76	281	163	333
Number of adult birds recaptured	26	134	47	110
Mean number of captures per year per capture-recapture site	5.020	11.977	5.076	9.145
Count data				
Number of count points	2039		4151	
Total number of birds seen or heard	12509	18465	19348	30938
Mean number of birds counted per year per count point	0.803	1.174	0.629	0.998

Habitat characterization

We characterized the habitat for each count point and CR site. Using the CORINE Land Cover® database (CLC; U.E – SOeS, Corine Land Cover 2012) at the level three of land cover classes, we defined the different habitat types within a 200m buffer around the count points or around the centre of CR sites. For each CR site and count point, we determined the primary habitat and secondary habitat i.e., the most represented habitat and the second most represented habitat in the buffer, respectively.

Because competition can vary according to the habitat quality, we created different habitat categories based on ecological preferences of tits. Great tits are more generalist in habitat preferences than blue tits (Snow 1954), hence we used blue tit preferences to create habitat categories. Food availability is suspected to be the main factor affecting reproduction in birds, as it has been shown that high food

availability during breeding period resulting in higher breeding success (Kelleri and Van Noordwijk 1994, Naef-Daenzer et al. 2000). Deciduous woodland are often considered as food rich habitat and are known to be a more suitable habitat than coniferous woodland or gardens and hedgerows for blue tits (Cramp 1998, Lambrechts et al. 2004, Amininasab et al. 2016). Therefore, we considered deciduous woodland as "high-quality habitats". We also considered another category labelled "low-quality habitats" in which we pooled together all other habitats that were not deciduous. This category includes habitats that can be considered of low quality for blue tits such as coniferous forests, heathland, wetlands, agricultural areas, but also other types of habitats of medium quality such as urban and peri-urban areas. To do this, we classified the habitats as follows: if the habitat of a CR site or count point was characterized as deciduous or mixed forest according to the CLC classes, as primary or secondary habitat, then the CR site or count point was classified in 'high-quality habitat', otherwise it was classified in 'low-quality habitat'.

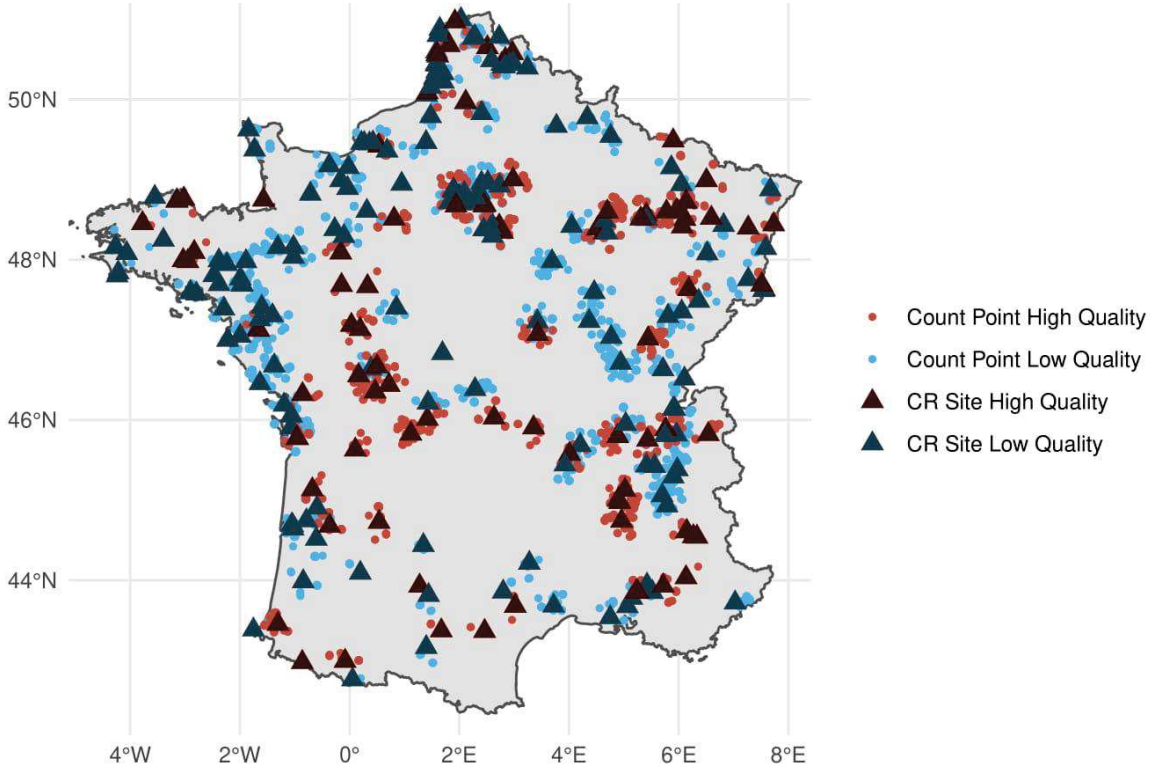

Figure 2.1. Geographical distribution of the capture-recapture (CR) sites (triangle) and count point (circles) according to the habitat type: high-quality (red) or low-quality (blue).

Population abundance indexes

From the count points, we estimated population abundance indexes for each habitat type at the scale of the whole France based on the number of blue tits and great tits counted in the surveyed sites. We only kept count points located within 25 km of the center of the CR sites and in the same habitat type (high-quality or low-quality) to ensure that population dynamics, resulting from environmental and climatic conditions, was comparable between count points and CR sites (Fig. 2.1).

To account for inhomogeneous effort in the count data, we used a generalized linear model with a Poisson distribution for the response variable counts, and two additive effects, one of the count point and the second for the year on a log-scale (ter Braak et al. 1994). We estimated a fluctuation of the number of individuals for each point counts assuming that inter-annual fluctuations were constant for all count points. Then, we calculated the index value by summing the number of individuals estimated for all count points. We used the asymptotic normality of the maximum likelihood estimators (MLE) to incorporate uncertainty and construct a more realistic distribution for the indexes (King et al. 2008). We used Monte Carlo simulations to obtain mean and variance for each *t* of our indexes ($y_{X,h,t}$):

$$\ln\left(y^{i}_{X,h,t}\right) = \sum_{k=1}^{K} \exp\left(a^{i}_{X,h,k} + b^{i}_{X,h,t}\right) \quad (1)$$

$$\ln\left(y_{X,h,t}\right) = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^{I} \ln\left(y^{i}_{X,h,t}\right) \quad (2)$$

$$\sigma^{2}_{X,h,t} = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^{I} \left\{\ln\left(y^{i}_{X,h,t}\right) - \ln\left(y_{X,h,t}\right)\right\}^{2} \quad (3)$$

where *X* is the species (blue tit or great tit), *h* is the type of habitat (high-quality or low-quality), $a_{X,h,k} \sim N\left(\hat{\alpha}_{X,h,k}, s^{2}_{X,h,k}\right)$ and $b_{X,h,t} \sim N\left(\hat{\beta}_{X,h,t}, \tau^{2}_{X,h,t}\right)$ with $\hat{\alpha}_{X,h,k}$ is the MLE for the count point effect at site *k* and $s^{2}_{X,h,k}$ its associated standard error and $\hat{\beta}_{X,h,t}$ the MLE for the year effect in year *t* and $\tau^{2}_{X,h,t}$ its associated standard error and I is the number of Monte Carlo simulations. Then, we used $\ln\left(y_{X,h,t}\right)$ as the log-index-value of bird populations and $\sigma^{2}_{X,h,t}$ as the variance of the associated error.

Integrated population model

Likelihood on count data

For the two species, we modelled the number of juveniles that become adults ($N_{JA,X,h,t}$) with a binomial distribution (Bin), with $\phi_{J,X,h,t}$ the juvenile apparent survival probability for blue tits and great tits (species indexed by *X*) in each habitat type *h*:

$$N_{JA,X,h,t} \sim \mathrm{Bin}\left(\phi_{J,X,h,t-1}, N_{J,X,h,t-1}\right) \quad (4)$$

with $N_{J,X,h,t-1}$ the number of juveniles at *t*-1. The number of surviving adults ($N_{AA,X,h,t}$) between *t*-1 and *t* was modelled with a binomial distribution, with $\phi_{A,X,h,t}$ the adult apparent survival probability:

$$N_{AA,X,h,t} \sim \mathrm{Bin}\left(\phi_{A,X,h,t-1}, N_{A,X,h,t-1}\right) \quad (5)$$

with $N_{A,X,h,t-1}$ the number of adults at *t*-1. Then, the total number of resident adults ($N_{res,X,h,t}$) was calculated as:

$$N_{res,X,h,t} = N_{JA,X,h,t} + N_{AA,X,h,t} \quad (6)$$

The number of immigrant birds ($N_{im,X,h,t}$) was calculated proportionally to the number of surviving juveniles and adults at year *t* with an immigration coefficient *r* fixed to 0.5 corresponding to a proportion of ⅓ immigrant in the total number of adults at year *t* (Karvonen et al. 2012, Millon et al. 2019):

$$N_{im,X,h,t} = (N_{JA,X,h,t} + N_{AA,X,h,t})*r \quad (7)$$

Then the number of adults ($N_{A,X,h,t}$) at year *t* was the sum of the number of residents and immigrants:

$$N_{A,X,h,t} = N_{res,X,h,t} + N_{im,X,h,t} \quad (8)$$

The number of juveniles ($N_{J,X,h,t}$) at year *t* was modelled as a Poisson distribution (Po):

$$N_{J,X,h,t} \sim \mathrm{Po}(f_{X,h,t} \times N_{A,X,h,t}) \quad (9)$$

where $f_{X,h,t}$ was the number of fledglings per birds and $N_{A,X,h,t}$ the number of adults at year *t*.

The total number of individuals at the end of the breeding season corresponded to the sum of adults and juveniles tits:

$$N_{tot,X,h,t} = N_{J,X,h,t} + N_{A,X,h,t} \quad (10)$$

The observation equation linked the observed population counts *i.e.* the index-value ($y_{X,h,t}$) represented the fluctuation of adults breeding bird during the breeding period each year with the true population size ($N_{A,X,h,t}$) using a Normal distribution (Norm), assuming an observation error ($\sigma^2_{X,h,t}$) that coming from population abundances indexes:

$$y_{X,h,t} \sim N(N_{A,X,h,t}, \sigma^2_{X,h,t}) \quad (11)$$

The likelihood for the population count data was denoted $L_{CO}(y|\phi_J, \phi_A, f, N_A)$

Likelihood on capture-recapture data

We analyzed the CR data with a Cormack-Jolly-Seber model (Lebreton et al. 1992) to estimate apparent juvenile and adult survival and recapture probabilities of great tits and blue tits. Time variation in survival and recapture probabilities was modelled with a random year effect. Moreover, we estimated survival according to the different habitat types (high-quality or low-quality). The recapture probability was considered to be homogenous between the different types of habitat. When a CR site was not monitored during a year, we set the recapture probability to 0. As some tits (especially males) may have a higher breeding philopatry and some other tits may have territories closer to the different CR sites, recapture probabilities could be biased. Therefore, to limit bias, heterogeneity between individuals was accounted for by including an individual covariate defined as $\ln(1 + \frac{c-a}{a})$ where *c* is the total number of captures and *a* is the number of years with captures for a given individual.

The likelihood for the CR data was denoted $L_{CR}(CR|\phi_J, \phi_A, p)$.

Joint likelihood

The joint likelihood is the product of the likelihoods for the two datasets i.e., count data and CR data:

$$L_{IPM}(y, CR|\phi_J, \phi_A, f, N_A, p) = L_{CO}(y|\phi_J, \phi_A, f, N_A) \times L_{CR}(CR|\phi_J, \phi_A, p) \quad (12)$$

Effect of intraspecific and interspecific interactions

Previous work has found competition between tits mainly on reproductive parameters (Dhondt 2012, Møller et al. 2018) and on survival of the youngest age classes (Gamelon et al. 2019). Although analyzing our datasets in isolation did not allow to have precise information on reproductive parameters, combining them in an IPM allowed the estimation of the number of fledglings per tit (Ahrestani et al. 2017). Therefore, in our analysis, we focused on the effect of competition on two parameters: apparent juvenile survival and number of fledgling per tit.

When the number of tits increases, the competition for cavities should be higher. Consequently, some individuals may be forced to use cavities of lesser quality. For example, cavities could be more exposed to predators leading to difficulties in feeding chicks or increasing the risk of chick predation (Dhondt 2012), ultimately leading to a lower reproductive success. Moreover, great tits could exclude blue tits when the cavities are large enough for both species (Dhondt 2012). Fledging success have often been linked to food availability (Van Balen 1973, Blondel et al. 2006). Therefore, strong competition for food may decrease the amount of food that tits could provide to chicks resulting in a lower fledgling success. In addition, if fledgling mass is low as a result of competition for food, this can then have consequences on juvenile survival. Furthermore, competition among tits could lead to higher juvenile dispersal (Kluyver 1970). Consequently, based on what is known about tits, we made three predictions: (1) the effects of competition between tits would be detected on number of fledglings per tit and apparent juvenile survival, (2) intraspecific competition would be stronger than interspecific competition, and (3) the effects of competition would be stronger in low-quality habitats.

Because there are a multitude of combinations to test to understand which parameters are affected by the intraspecific or interspecific interactions for the two species, we carried out a first step of model selection. We built different models (Table 2.2): model M0 did not take into account intraspecific and interspecific interactions; model M1 took into account only intraspecific interactions; model M2 took into account both intraspecific and interspecific interactions; and model M3 took into account total competition *i.e.*, the effect of the total number of tits in the environment regardless of species (blue or great tits).

Table 2.2. Summary of the models tested and the equations associated with ϕ_J: apparent juvenile survival, f: number of fledglings per tit, μ: intercept, β_{IA}: slope for the intraspecific interaction, β_{IE}: slope for the interspecific interactions β_{TT}: slope for the total competition, ε: yearly random effect, N_{tot}: total number of individuals and N_A: number of adults in the habitat h (high-quality or low-quality) at time t, for the species X1 (blue tit or great tit) or for the species X2 (great tit or blue tit) or for all tits $\overline{X}$.

Model	Competition interactions	Equations
M0	none	$\text{logit}(\phi_{J,X1,h,t}) = \mu_{\phi j,X1,h} + \varepsilon_{\phi j,X1,h,t}$ $\log(f_{X1,h,t}) = \mu_{f,X1,h} + \varepsilon_{f,X1,h,t}$
M1	intraspecific	$\text{logit}(\phi_{J,X1,h,t}) = \mu_{\phi j,X1,h} + \beta_{IA,\phi j,X1,h} \times N_{tot,X1,h,t} + \varepsilon_{\phi j,X1,h,t}$ $\log(f_{X1,h,t}) = \mu_{f,X1,h} + \beta_{IA,f,X1,h} \times N_{A,X1,h,t} + \varepsilon_{f,X1,h,t}$
M2	intraspecific interspecific	$\text{logit}(\phi_{J,X1,h,t}) = \mu_{\phi j,X1,h} + \beta_{IA,\phi j,X1,h} \times N_{tot,X1,h,t} + \beta_{IE,\phi j,X1,h} \times N_{tot,X2,h,t} + \varepsilon_{\phi j,X1,h,t}$ $\log(f_{X1,h,t}) = \mu_{f,X1,h} + \beta_{IA,f,X1,h} \times N_{A,X1,h,t} + \beta_{IE,f,X1,h} \times N_{A,X2,h,t} + \varepsilon_{f,X1,h,t}$
M3	total competition	$\text{logit}(\phi_{J,X1,h,t}) = \mu_{\phi j,X1,h} + \beta_{TT,\phi j,X1,h} \times N_{tot,\overline{X},h,t} + \varepsilon_{\phi j,X1,h,t}$ $\log(f_{X1,h,t}) = \mu_{f,X1,h} + \beta_{TT,f,X1,h} \times N_{A,\overline{X},h,t} + \varepsilon_{f,X1,h,t}$

Then we investigated the direction and strength of the competition effects on the demographic parameters. To do so, we used logit-linear regression on survival and log-linear regression on number of fledglings per tit. For example, in model M2, we modelled apparent juvenile survival of blue tits in habitat *h* at time *t* using:

$$\text{logit}(\phi_{J,BT,h,t}) = \mu_{\phi j,BT,h} + \beta_{IA,\phi j,BT,h} \times N_{tot,BT,h,t} + \beta_{IE,\phi j,BT,h} \times N_{tot,GT,h,t} + \varepsilon_{\phi j,BT,h,t}$$

$$\varepsilon_{\phi j,BT,h,t} \sim N(0, \sigma_{\phi j,BT,h,t}) \quad (13)$$

with $\mu_{\phi j,BT,h}$ the intercept, $\beta_{IA,\phi j,BT,h}$ the slope indicating the strength of the intraspecific interaction with $N_{tot,BT,h,t}$ the total number of blue tits in habitat *h* at time *t*, $\beta_{IE,\phi j,BT,h}$ the slope indicating the strength of the interspecific interaction with $N_{tot,GT,h,t}$ the total number of great tits in habitat *h* at time *t* and $\varepsilon_{\phi j,BT,h,t}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\phi j,BT,h,t}$ its temporal variance. This temporal random effect allowed to capture residual environmental stochasticity that was not explained by time-varying covariates. The relationships tested for each model are described in Table 2.2.

First, the different models tested were compared using the WAIC (Gelman et al. 2014). Then, using the model best supported by the data, we analyzed posterior distributions of the regression coefficients β to understand the effects of competition. Because the numbers of tits were estimated step by step each year, we could not standardize the number of individuals in the model. Therefore, to compare the relative contribution of the effects of competition, we calculated the standardized effect of intraspecific and interspecific relationships after having conducted the analyses by multiplying the slopes (β) by the standard deviation of the estimated number of tits. Then, we compared the relative contribution of each covariate using the regression estimate which we used as a measure of effect size.

Model implementation

To test the effects of intraspecific and interspecific relationships in our model, we used normal priors with $\beta_{\phi j} \sim N(0,2)$ for the effects on juvenile apparent survival (ϕ_J) and $\beta_f \sim N(0,0.5)$ for the effects on the number of fledglings per tit (*f*). We assigned a $N(0,1)$ prior for the mean value ($\mu_{\phi J}, \mu_{\phi A}, \mu_p$) and a $U(0,5)$ prior for the standard deviation ($\sigma_{\phi J}, \sigma_{\phi A}, \sigma_p$) of juvenile, adult apparent survival and recapture probability, respectively. The mean value of *f* was defined with a normal prior: $\mu_f \sim N(\log(6),0.5)$ and the standard deviation of the temporal random effect with an uniform prior: $\sigma_f \sim U(0,1)$. We specified a normal prior $N(0,1)$ on the individual covariate on recapture probability.

Posterior distributions for all parameters were approximated *via* Markov chain Monte Carlo (MCMC) algorithms. We run two independent MCMC chains with 400,000 iterations and a burn-in period of 100,000. One out of 20 iterations was kept and final inferences were derived from a sample of 2 × 20,000 iterations that resulted from merging the two chains. Gelman-Rubin convergence diagnostics (Brooks and Gelman 1998) were below 1.1 for each parameter and the mixing of the chains was satisfactory. We performed the analyses using nimbleEcology (Goldstein et al. 2019; version 0.3.1) and program R (R Core Team 2020 ; R version 4.0.3). Code and data are available on Github: maudqueroue/Mesanges.

Results

Population abundance indexes

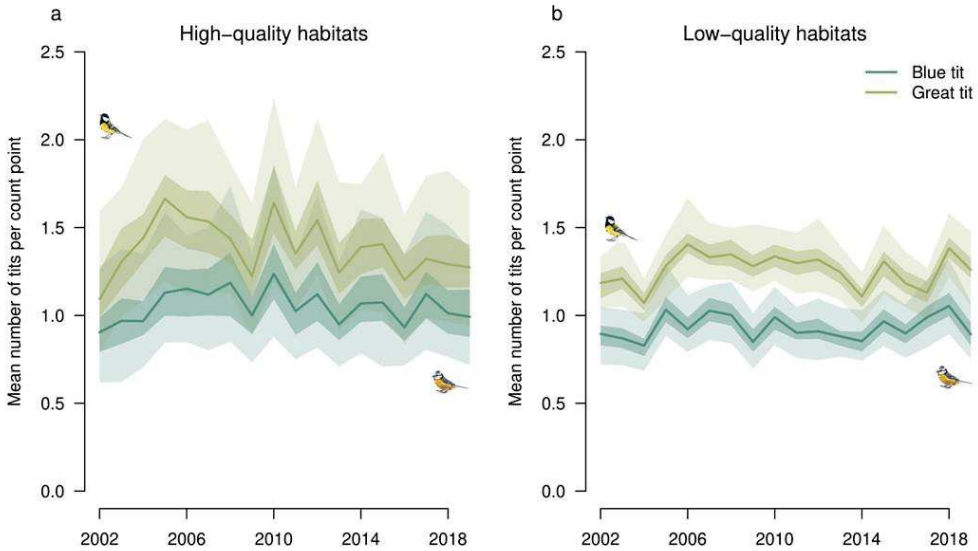

Figure 2.2. Abundance index of blue tits and great tits in the different habitat types (a) high-quality and (b) low-quality between 2002 and 2019. Solid lines represent the median of the estimated mean number of blue tits (in blue) or great tits (in green) per count point. Shaded areas are the 50% and 95% confidence intervals.

In high-quality habitats the mean number of tits per count point was higher than in low-quality habitats with 1.07 ± 0.22 in high-quality habitats and 0.93 ± 0.11 in low-quality habitats for blue tits and 1.40 ± 0.27 in high-quality habitats and 1.26 ± 0.13 in low-quality habitats for great tits (Fig. 2.2). In high-quality habitats, we observed a temporal synchrony in fluctuations of the population indexes which was not found in low-quality habitats. Uncertainty was higher in high-quality habitats because the data contained fewer count points in high-quality habitats than in low-quality habitats.

Model selection

Model M2 taking into account both interspecific and intraspecific interactions was selected with a WAIC of 10237.5. Model M1 taking into account only intraspecific interactions was the second model best supported by the data with a WAIC of 10240.5. Then, model M3 taking into account the effect

of total competition obtained a WAIC of 10244.4 and model M0 with no competition interaction a WAIC of 10249.6.

Demographic parameters estimates

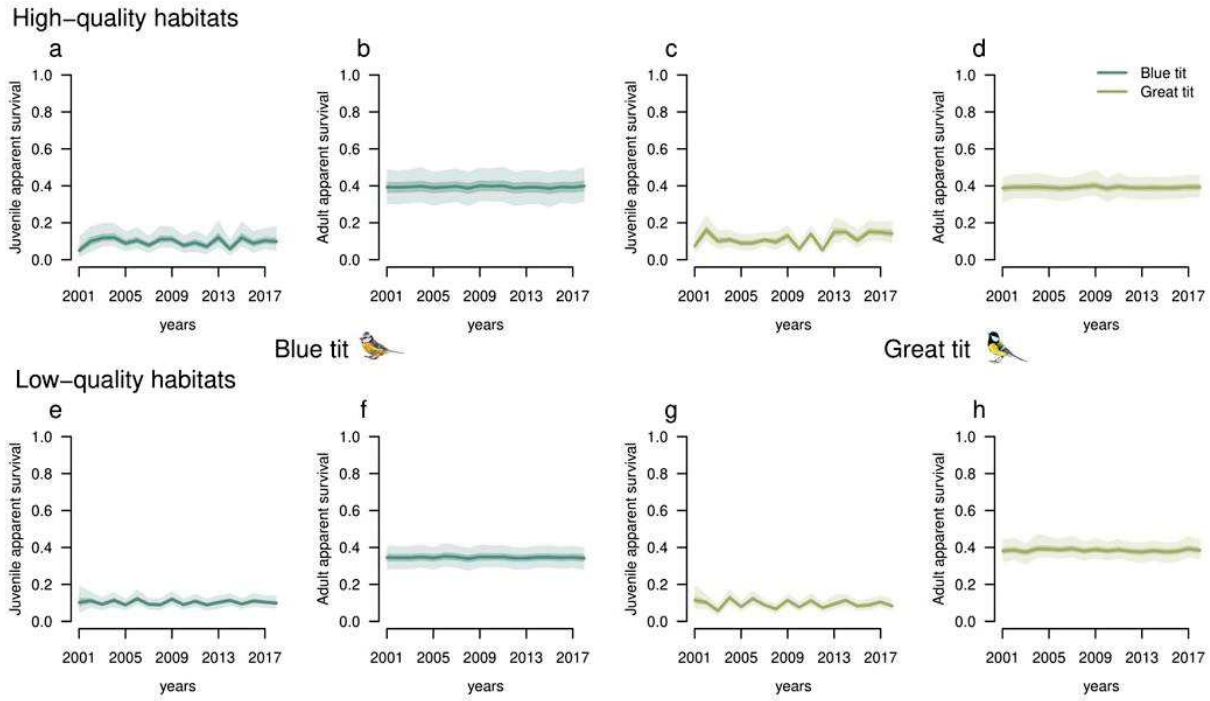

Figure 2.3. Estimates of juvenile and adult apparent survival of blue tits (in blue) and great tits (in green) between 2001 and 2018 according to the habitat type: high-quality (top panels) and low-quality (bottom panels). Solid lines represent the median of the estimated apparent survival and shaded areas are the 50% and 95% credibility intervals.

For blue tits, adult apparent survival was on average higher in high-quality habitats (0.394 ± 0.047; Fig. 2.3b) than in low-quality habitats (0.346 ± 0.031; Fig. 2.3f). Adult apparent survival of great tits was similar in the two habitat types with 0.392 ± 0.032 in high-quality habitats (Fig. 2.3d) and 0.385 ± 0.029 in low-quality habitats (Fig. 2.3h). Juvenile apparent survival was similar between habitats and species with for blue tits 0.098 ± 0.037 in high-quality habitats (Fig. 3a) and 0.104 ± 0.023 in low-quality habitats (Fig. 2.3e) and for great tits, 0.116 ± 0.042 in high-quality habitats (Fig. 2.3c) and 0.096 ± 0.027 in low-quality habitats (Fig. 2.3g).

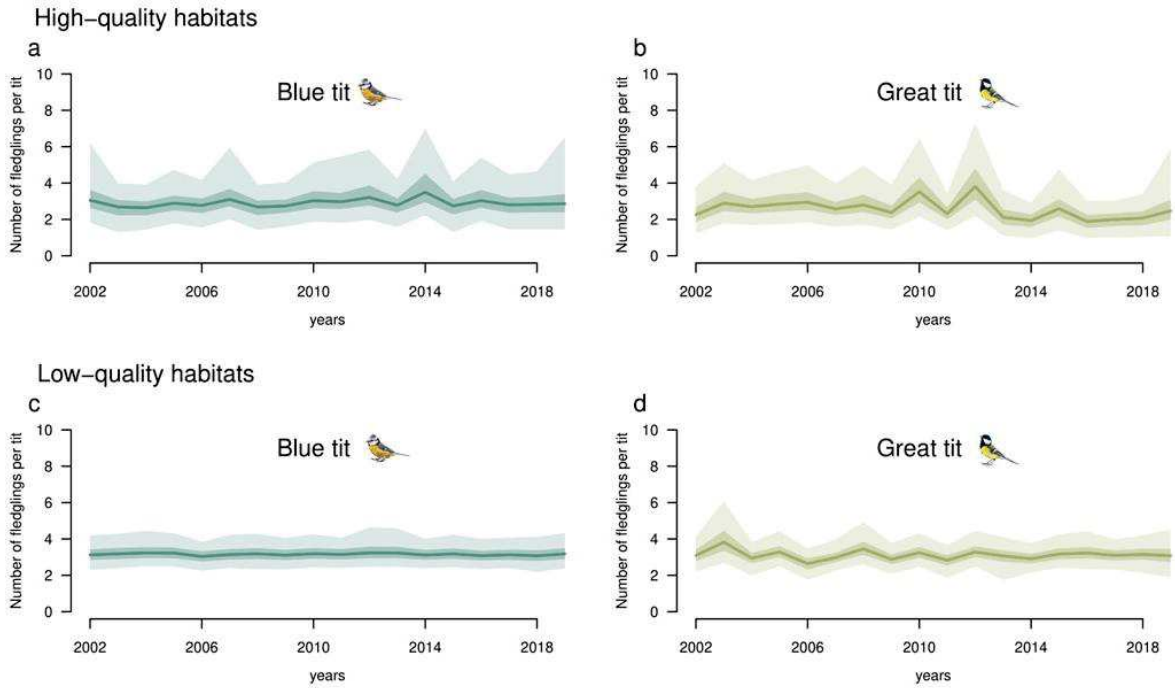

Figure 2.4. Estimates of the number of fledglings for blue tits (in blue) and for great tits (in green) between 2002 and 2019 according to habitat type: high-quality (top panels) and low-quality (bottom panels). Solid lines represent the median of the estimated number of fledglings and shaded areas are the 50% and 95% credibility intervals.

The number of fledglings per tit was similar between species and was slightly higher in low-quality habitats than in high-quality habitats. In high-quality habitats, the number of fledglings per blue tit was on average of 3.00 ± 0.90 (Fig. 2.4a) and of 3.19 ± 0.47 in low-quality habitats (Fig. 2.4c). The number of fledglings per great tit was on average 2.66 ± 0.97 in high-quality habitats (Fig. 2.4b) and 3.15 ± 0.59 in low-quality habitats (Fig. 2.4d). In addition to the results above, we also estimated recapture probability and populations sizes (see Appendix S2.1. Figs. S2.1.1– S2.1.4).

Effects of intraspecific and interspecific interactions

The effects of intraspecific and interspecific interactions differed depending on the demographic parameter studied. The number of fledglings per tit was not impacted by either intraspecific or interspecific interactions (Fig. 2.5a). The posterior distribution of the slopes corresponding to the effect of density dependence largely overlapped 0 indicating that no effect of competition was found by the model.

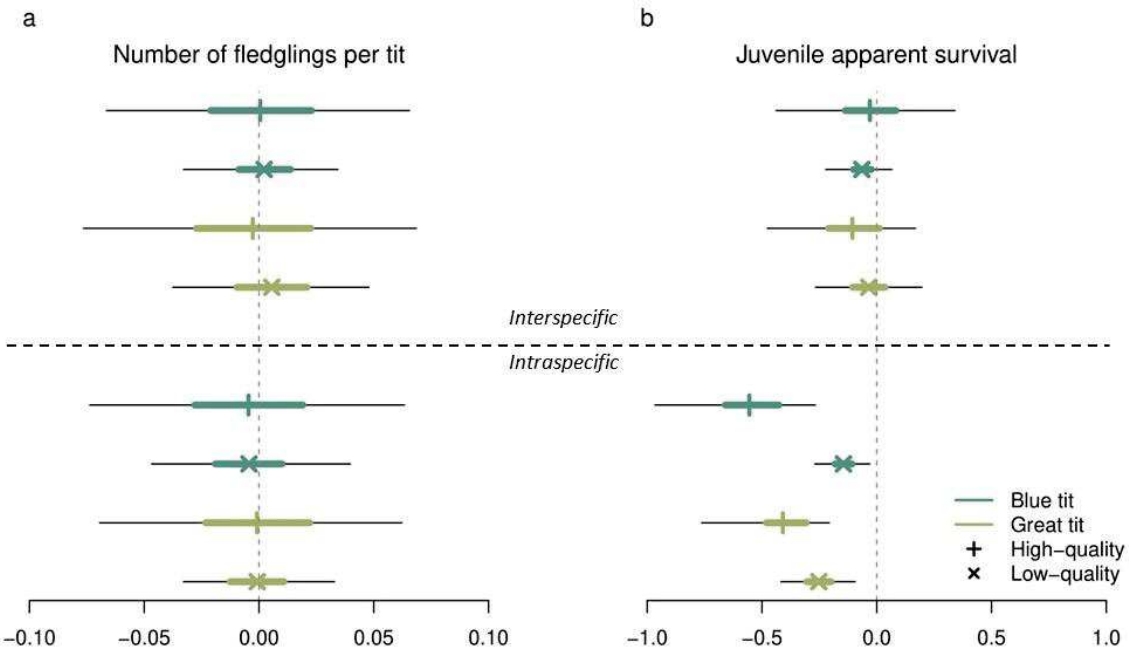

Figure 2.5. Effects of interspecific (top) and intraspecific (bottom) interactions on two demographic parameters: the number of fledglings (left) and the juvenile apparent survival (right). Competition effects on blue tits are in blue and are in green for great tits. The habitat categories are defined by + for high-quality habitats and by × for low-quality habitats. Crosses indicate the posterior mean of the slope indicating the strength of the density-dependent effects. Colored lines are the 50% credibility interval and the black lines the 95% credibility interval.

We found effects of density dependence for juvenile apparent survival (Fig. 2.5b) with a strong negative effect of intraspecific interactions for both species and habitats. Intraspecific interactions were stronger in high-quality habitats than in low-quality habitat for both species. The effects of intraspecific interactions between blue tits in high-quality habitats were -0.55 ± 0.18 and -0.14 ± 0.06 in low-quality habitats. The effects of intraspecific interactions between great tits were -0.41 ± 0.14 in high-quality habitats and -0.25 ± 0.08 in low-quality habitats. The effects of interspecific interactions were more nuanced for juvenile apparent survival. The effect of the number of great tits on juvenile apparent survival of blue tits in low-quality habitats was largely negative with probability 0.87 (calculated as the area of the posterior distribution of the interspecific effect in negative values). To a lesser extent, the effect of the number of blue tits on juvenile apparent survival great tits in high-quality habitats was negative with probability 0.72. There was no clear effect of interspecific relationships on blue tits in high-quality habitats and no effect on great tits in low-quality habitats.

Discussion

We investigated the effects of competition in tits by combining two large-scale long-term monitoring of birds breeding in their natural environment into a multispecies IPM. We analyzed capture-recapture and abundance data into a single model and estimated demographic parameters including the survival and the number of fledglings for blue tits and great tits. The advantage of using a multispecies IPM was that it allowed using population sizes estimated by our model as covariates to analyze their effect on the demographic parameters, while accounting and propagating all sources of uncertainty. Our results showed that juvenile survival of tits was mainly impacted by intraspecific competition and to a lesser extent by interspecific competition depending on habitat type.

Contrasting effects of competition on demographic parameters

Our first prediction was that the effects of competition between tits would be detected on two demographic parameters: the number of fledglings per tit and juvenile apparent survival. However, we detected the effect of competition only on juvenile apparent survival. We found that juvenile survival was mainly impacted by intraspecific competition and to a lesser extent by interspecific competition according to habitat type. In low-quality habitats the density of great tit negatively affected blue tits, while in high-quality habitats the interspecific relationship reversed. Although a large number of studies have explored the effect of density dependence on breeding parameters of tits, only a few studies have attempted to determine the effect of density-dependent on survival (Both et al. 1999, Reed et al. 2013, Gamelon et al. 2016, 2019). These studies showed a strong effect of intraspecific density dependence on survival during the first year of life. In fact, at high density, it is likely that competition for food before and during the nestling stage decreases the rate of chick feeding. As larger fledglings are more likely to recruit (Both et al. 1999), competition for food during chick feeding may decrease body condition of fledglings and, in consequence, decrease juvenile survival. Moreover, tits have a high breeding territory fidelity and juveniles often try to find a breeding territory near the place where they hatched (Kluyver 1970). However, when the density of breeding tits is high, tits trying to breed for the first time may not be able to access a territory and have a higher dispersal rate resulting in lower juvenile apparent survival.

Although studies have shown effects of intraspecific and interspecific competition on breeding parameters (Dhondt 2010, Møller et al. 2018), we detected no effect of competition on the number of fledglings per tit. The result was unexpected as we hypothesized that the number of fledglings per tit would have decreased when the density of breeders increased. Indeed, a high number of breeders increases the competition for high-quality nests and forces some breeders to use cavities of lesser quality, therefore increasing the predation risk, which may ultimately lead to a lower success of fledglings in the population. Moreover, the number of young raised is correlated to the amount of food available (Blondel et al. 2006) which suggests that the number of fledglings would be lower at high breeding densities, when competition for food is higher. It is likely that our inability to detect an effect of competition on the number of fledglings is related to the modeling. Although the number of fledglings could not be estimated when considering the capture-recapture and count datasets in isolation, combining these different sources of information allowed us to do so (Ahrestani et al. 2017). Moreover, we used informative priors on the parameters of the relationship between the number of fledglings and covariates to ensure that this parameter remained in between 1 and 10 fledglings on average per tit (Nour et al. 1998, Mänd et al. 2005, Reed et al. 2013). However, our model might have had difficulties in capturing the variations in this parameter over time, giving us rather flat estimates that did not allow us to highlight density-dependent effects. The variation in the number of fledglings over time was probably captured in the estimates of juvenile survival. Since we had the same expectations in terms of competition for these two demographic parameters, this should not distort our conclusions about the large patterns of competition that were expected in this system. One possibility to improve the estimation of the number of fledglings per tit would be to incorporate a third data source in the IPM informing on the average number of fledglings each year. For example, using data about the number of breeding females and recruits would help to estimate the recruitment rate (Gamelon et al. 2016, 2019).

A stronger intraspecific than interspecific competition

We expected intraspecific effects to be stronger than interspecific effects because if interspecific effects dominate, this can lead to the exclusion of a species. In fact, in order to coexist, species must limit themselves more strongly than they limit their competitors (Chesson 2000, Barabás et al. 2016). Our results on density dependence on survival support this prediction. Indeed, we found negative intraspecific relationships in both species and habitat types, while the effect of interspecific

relationships, although negative, was less clear. Although rarely demonstrated on juvenile survival (but see Both et al. 1999, Gamelon et al. 2016), pieces of evidence of intraspecific competition have been largely highlighted for the two species on breeding parameters such as clutch size, number of chick fledged and reproductive rate (Dhondt et al. 1992, Dhondt 2010, Møller et al. 2018).

The clearest interspecific effect was detected for blue tit survival in lower quality habitats. Such asymmetric competition in tits has already been highlighted with an effect of the great tit density on blue tit population growth rate (Gamelon et al. 2019). Great tits, being larger and more numerous, are known to be aggressive with blue tits in accessing cavities or food (Dhondt 2012). Great tits can even exclude blue tits from nest boxes suitable for both species (Dhondt and Eyckerman 1980) and then lead to a greater dispersal of blue tits when there is a high density of great tits in a habitat. We also observed, although slightly less clear, an interspecific effect of the number of blue tits on juvenile apparent survival of great tits in high-quality habitats. It was surprising that the smaller and less abundant blue tit had an effect on the great tit (but see Dhondt 1977, 2010, Moller et al. 2020). One hypothesis to explain this result is that the trophic niche of the blue tit is wider than the trophic niche of great tit, giving it an advantage. The blue tit may be able to consume smaller instars of the same caterpillar species and thus they can pre-emptively consume available prey (Slagsvold and Wiebe 2007). To summarize our results, in low-quality habitats the great tit had a competitive advantage, while in good quality habitats the blue tit seemed to have a slight advantage. Dhondt (1977) showed that when the combined densities of the two species were lower, the great tit had an advantage, whereas when the combined densities increased, the blue tit had an advantage. This is similar to our results as in low-quality habitats there are fewer tits than in high-quality habitats.

The influence of habitat on competition

Because competition between individuals is due to the exploitation of limited resources, and that resources, as food, are more abundant in high-quality habitats, we expected competition effects to be stronger in low-quality habitats than in high-quality habitats (Dhondt 2010). Except for the effect of interspecific competition on blue tit which was stronger in lower quality habitat, the effects of intraspecific and interspecific competition seemed to be stronger in habitats of higher quality, contradicting our hypothesis.

One hypothesis to explain our findings is that there is a strong competition for territories. When tit density increases, territory sizes decrease but only to a minimum size (Dhondt 1971). Therefore, densities of breeders in a habitat cannot increase beyond a certain threshold. In high-quality habitats, the density of breeders is higher than in low-quality habitat which can reinforce the competition for territories. Because tits have a high breeding territory fidelity (Kluyver 1970), tits that try to breed for the first time may not be able to access a territory when the density of tits is high and that this is even more noticeable in high-quality habitats. The difference in competition according to habitat type was more significant for the effect of the intraspecific competition on blue tits. One possibility to explain this result is that interspecific competition had already an important effect on blue tit survival in low-quality habitats, potentially limiting the effects of intraspecific competition in this habitat type.

Benefits of multispecies IPMs to analyze species competition

Our multispecies IPM using large-scale long-term monitoring of breeding birds was a useful method for understanding the effects of competition between bird species. We do not pretend to be able to understand the underlying mechanisms of competition with as much details as in studies using data from nest box monitoring that could focus on reproductive parameters such as laying date, clutch size, nest success or reproductive rate (Dhondt 1977, 2010, 2012, Møller et al. 2018, 2020). Nevertheless, our approach allowed us to confirm results obtained in nest box studies and extend them on a large scale, including intraspecific competition for each species and in each habitat, and interspecific competition.

Moreover, our method allows investigating the dynamics of tits nesting in natural cavities in contrast to artificial nest boxes. Because our approach does not rely on nest box data, it can be used to understand the effects of interspecific interactions on many other bird species. Indeed, for many bird species, studies of interspecific relationships are limited because monitoring the reproduction of birds not nesting in nest boxes is difficult. Our approach had the advantage to only require counts and capture-recapture data that do not necessarily involve nest boxes. Therefore, this method is a fruitful venue to gain new insights into the effects of intraspecific and interspecific interactions on most common passerines monitored through CES and BES schemes and also in other countries with similar long term monitoring of birds (e.g. Ahrestani et al. 2017 for North America).

Acknowledgments

This study was made possible thanks to all the volunteer field workers involved in the French CES and BSS. We are grateful to all the CES volunteers who helped us to geolocate and characterize the habitat of their CES site. We greatly thank Benoit Fontaine for his precious help for the BBS data and Daniel Turek for guiding us in the use of nimbleEcology. This research was funded by the French National Research Agency (grant ANR-16-CE02-0007).

Literature Cited

Ahrestani, F. S., J. F. Saracco, J. R. Sauer, K. L. Pardieck, and J. A. Royle. 2017. An integrated population model for bird monitoring in North America. Ecological Applications 27:916–924.

Alatalo, R. V., L. Gustafsson, A. Lundberg, and S. Ulfstrand. 1985. Habitat Shift of the Willow Tit *Parus montanus* in the Absence of the Marsh Tit *Parus palustris*. Ornis scandinavica 16:121–128.

Amininasab, S. M., O. Vedder, E. Schut, B. de Jong, M. J. L. Magrath, P. Korsten, and J. Komdeur. 2016. Influence of fine-scale habitat structure on nest-site occupancy, laying date and clutch size in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. Acta Oecologica 70:37–44.

Van Balen, J. H. 1973. A Comparative Sudy of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats. Ardea 55:1–93.

Barabás, G., M. J. Michalska-Smith, and S. Allesina. 2016. The effect of intra- and interspecific competition on coexistence in multispecies communities. American Naturalist 188:E1–E12.

Barraquand, F., and O. Gimenez. 2019. Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species. Ecological Modelling 411.

Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating Mark-Recapture-Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. Biometrics 58:540–547.

Blondel, J., D. W. Thomas, A. Charmantier, P. Perret, P. Bourgault, and M. M. Lambrechts. 2006. A Thirty-Year Study of Phenotypic and Genetic Variation of Blue Tits in Mediterranean Habitat Mosaics. BioScience 56:661–673.

Both, C., M. E. Visser, and N. Verboven. 1999. Density-dependent recruitment rates in great tits: The importance of being heavier. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 266:465–469.

ter Braak, C. J. F., A. J. van Strien, R. Meijer, and T. J. Verstrael. 1994. Analysis of monitoring data with many missing values; which method? Pages 663–673 *in* E. J. M. Hagemeijer and T. J. Verstrael, editors. Bird Numbers 1992: Distribution, Monitoring and Ecological Aspects. Voorburg: Statistics Netherlands.

Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. Journal of Computational and Graphical Statistics 7:434–455.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31:343–366.

Cramp, S. 1998. The Complete birds of the Western Palearctic. Optimedia, Oxford University Press, Oxford.

Dhondt, A. A. 1971. Some factors influencing territory in the Great tit, *Parus major* L. Gerfaut 61:125–135.

Dhondt, A. A. 1977. Interspecific competition between great and blue tit. Nature 268:521–523.

Dhondt, A. A. 2010. Effects of competition on great and blue tit reproduction: Intensity and importance in relation to habitat quality. Journal of Animal Ecology 79:257–265.

Dhondt, A. A. 2012. Interspecific competition in birds. Oxford Uni. Oxford, UK.

Dhondt, A. A., and R. Eyckerman. 1980. Competition Between the Great Tit and the Blue Tit Outside the Breeding Season in Field Experiments. Ecology 61:1291–1296.

Dhondt, A. A., B. Kempenaers, and F. Adriaensen. 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. Journal of Animal Ecology 61:643–648.

Ekman, J. 1984. Density-dependant seasonal mortality and population fluctuations of the temporate-zone willow tit (*Parus montanus*). Journal of Animal Ecology 53:119–134.

Gamelon, M., V. Grøtan, S. Engen, E. Bjørkvoll, M. E. Visser, and B. E. Sæther. 2016. Density dependence in an age-structured population of great tits: Identifying the critical age classes. Ecology 97:2479–2490.

Gamelon, M., S. J. G. Vriend, S. Engen, F. Adriaensen, A. A. Dhondt, S. R. Evans, E. Matthysen, B. C. Sheldon, and B.-E. Saether. 2019. Accounting for interspecific competition and age structure in demographic analyses of density dependence improves predictions of fluctuations in population size. Ecology Letters:1–10.

Gelman, A., J. Hwang, and A. Vehtari. 2014. Understanding predictive information criteria for Bayesian models. Statistics and Computing 24:997–1016.

Godfray, H. C. J., and R. M. May. 2014. Open questions: are the dynamics of ecological communities predictable? BMC Biology 12.

Goldstein, B. R., D. Turek, L. C. Ponisio, and P. de Valpine. 2019. nimbleEcology: Distributions for Ecological Models in'nimble'. R package version 0.1.

Husby, A., L. E. B. Kruuk, and M. E. Visser. 2009. Decline in the frequency and benefits of multiple brooding in great tits as a consequence of a changing environment. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276:1845–1854.

Jiguet, F., J. Gonzalez, C. Andrade, and B. Fontaine. 2016. STOC et SHOC: des nouvelles des suivis d'oiseaux communs coordonnées par le Muséum. Ornithos 23:142–153.

Julliard, R., and F. Jiguet. 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. Alauda 70:137–147.

Karvonen, J., M. Orell, S. Rytkönen, J. Broggi, and E. Belda. 2012. Population dynamics of an expanding passerine at the distribution margin. Journal of Avian Biology 43:102–108.

Keddy, P. A. 1989. Competition. Chapman and Hall, London, UK.

Kelleri, L. F., and A. J. Van Noordwijk. 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit *Parus major* L. Ardea 82:349–362.

King, R., S. P. Brooks, M. Chiara, S. N. Freeman, and B. J. T. Morgan. 2008. Identifying and diagnosing population declines : a Bayesian assessment of lapwings in the UK. Applied Statistics Series C Journal of the Royal Statistical Society 57:609–632.

Kluyver, H. N. 1970. Regulation of numbers in populations of Great Tits (*Parus major* L.). Pages 507–523 Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. Oosterbeek. Oosterbeek.

Lambrechts, M. M., S. Caro, A. Charmantier, N. Gross, M. J. Galan, P. Perret, M. Cartan-Son, P. C. Dias, J. Blondel, and D. W. Thomas. 2004. Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: A multi-plot analysis in a heterogeneous landscape. Oecologia 141:555–561.

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.

Mänd, R., V. Tilgar, A. Lõhmus, and A. Leivits. 2005. Providing nest boxes for hole-nesting birds – Does habitat matter ? Biodiversity and Conservation 14:1823–1840.

Marciniak, B., J. Nadolski, M. Nowakowska, B. Loga, and J. Bańbura. 2007. Habitat and annual variation in

arthropod abundance affects Blue Tit *Cyanistes caeruleus* reproduction. Acta ornithologica 42:53–62.

Millon, A., X. Lambin, S. Devillard, and M. Schaub. 2019. Quantifying the contribution of immigration to population dynamics : a review of methods , evidence and perspectives in birds and mammals. Biological Reviews. 94:2049-2067

Møller, A. P., J. Balbontín, A. A. Dhondt, F. Adriaensen, A. Artemyev, J. Bańbura, E. Barba, C. Biard, J. Blondel, J. Bouvier, J. Camprodon, F. Cecere, M. Charter, M. Cichoń, C. Cusimano, A. Dubiec, M. Eens, T. Eeva, P. N. Ferns, J. T. Forsman, A. Goldshtein, A. E. Goodenough, A. G. Gosler, L. Gustafsson, I. Harnist, I. R. Hartley, P. Heeb, S. A. Hinsley, S. Jacob, A. Järvinen, R. Juškaitis, E. Korpimäki, I. Krams, T. Laaksonen, B. Leclercq, E. Lehikoinen, O. Loukola, M. C. Mainwaring, R. Mänd, B. Massa, E. Matthysen, T. D. Mazgajski, S. Merino, C. Mitrus, M. Mönkkönen, R. G. Nager, J. Nilsson, S. G. Nilsson, A. C. Norte, M. von Numers, M. Orell, C. S. Pimentel, R. Pinxten, I. Priedniece, V. Remeš, H. Richner, H. Robles, S. Rytkönen, J. C. Senar, J. T. Seppänen, L. P. da Silva, T. Slagsvold, T. Solonen, A. Sorace, M. J. Stenning, J. Török, P. Tryjanowski, A. J. van Noordwijk, W. Walankiewicz, and M. M. Lambrechts. 2020. Interaction of climate change with effects of conspecific and heterospecific density on reproduction. Oikos 129:1807–1819.

Møller, A. P., J. Balbontín, A. A. Dhondt, V. Remeš, F. Adriaensen, C. Biard, J. Camprodon, M. Cichoń, B. Doligez, A. Dubiec, M. Eens, T. Eeva, A. E. Goodenough, A. G. Gosler, L. Gustafsson, P. Heeb, S. A. Hinsley, S. Jacob, R. Juškaitis, T. Laaksonen, B. Leclercq, B. Massa, T. D. Mazgajski, R. G. Nager, J. Å. Nilsson, S. G. Nilsson, A. C. Norte, R. Pinxten, H. Robles, T. Solonen, A. Sorace, A. J. van Noordwijk, and M. M. Lambrechts. 2018. Effects of interspecific coexistence on laying date and clutch size in two closely related species of hole-nesting birds. Journal of Animal Ecology 87:1738–1748.

Naef-Daenzer, L., B. Naef-Daenzer, and R. G. Nager. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. Journal of Avian Biology 31:206–214.

Nour, N., D. Currie, E. Matthysen, R. Van Damme, and A. A. Dhondt. 1998. Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). Oecologia 114:522–530.

Péron, G., and D. N. Koons. 2012. Integrated modeling of communities: parasitism, competition, and demographic synchrony in sympatric ducks. Ecology 93:2456–2464.

Pradel, R., J. E. Hines, J.-D. Lebreton, and J. D. Nichols. 1997. Capture-Recapture Survival Models Taking Account of Transients. Biometrics 53:60–72.

Quéroué, M., C. Barbraud, F. Barraquand, D. Turek, K. Delord, N. Pacoureau, and O. Gimenez. 2021. Multispecies integrated population model reveals bottom-up dynamics in a seabird predator–prey system. Ecological Monographs *91*:e01459.

R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reed, T. E., S. Jenouvrier, and M. E. Visser. 2013. Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. Journal of Animal Ecology 82:131–144.

Saunders, S. P., F. J. Cuthbert, and E. F. Zipkin. 2018. Evaluating population viability and efficacy of conservation management using integrated population models. Journal of Applied Ecology 55:1380–1392.

Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. Journal of Ornithology 152:227–237.

Slagsvold, T., and K. L. Wiebe. 2007. Learning the ecological niche. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274:19–23.

Snow, D. W. 1954. The habitats of Eurasian Tits (*Parus* spp.). Ibis 96:565–585.

de Valpine, P., D. Turek, C. J. Paciorek, C. Anderson-Bergman, D. T. Lang, and R. Bodik. 2017. Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE. Journal of Computational and Graphical Statistics 26:403–413.

Visser, M. E., H. J. M. Leonard, and P. Gienapp. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. Oecologia 147:164–172.

Visser, M. E., A. J. van Noordwijk, J. M. Tinbergen, and C. M. Lessells. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 265:1867–1870.

Zipkin, E. F., and S. P. Saunders. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biological Conservation 217:240–250.

3

Interactions interspécifiques et phénologie chez les fauvettes

Article : Comment la phénologie module les interactions interspécifiques chez des passereaux : apports d'un modèle de population intégré multispécifique.

Statut de l'article : *in prep*

Dans ce troisième chapitre, nous avons réutilisé le modèle développé dans le chapitre 2 mais cette fois en l'appliquant sur des fauvettes. L'objectif de cette étude est de comprendre le rôle de la phénologie de reproduction sur les interactions entre espèces. En effet, pour la plupart des espèces, les interactions sont structurées de manière saisonnière selon la phénologie des espèces. Comme la phénologie des espèces est fluctuante dans le temps, notamment en lien avec les fluctuations climatiques, l'intensité des interactions peut être modifiée. Il est donc particulièrement important de réussir à comprendre comment la phénologie peut influencer les relations interspécifiques entre espèces. Nous avons analysé les interactions interspécifiques chez deux oiseaux en compétition pour les territoires et pour les ressources alimentaires, la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) et la fauvette des jardins (*Sylvia borin*). En utilisant les données de capture-recapture du STOC, nous avons montré que la phénologie de reproduction de la fauvette à tête noire est plus flexible dans le temps que celle de la fauvette des jardins. La fauvette à tête noire, migratrice partielle, avec une partie de la population française résidente et une autre migrant à moyenne distance, semble phénologiquement plus flexible et cette flexibilité

peut être le reflet d'une adaptation aux conditions environnementales. Au contraire la fauvette des jardins, migratrice transsaharienne, a une phénologie de reproduction relativement fixe au fil des années qui peut être la résultante d'une période de migration prénuptiale largement liée à la photopériode. Ainsi, nous avons montré que selon les années, les périodes de reproduction des deux espèces sont plus ou moins chevauchantes. En combinant, dans un IPM multispécifique, les données de capture-recapture du STOC avec les données de comptage du STOC, sur la période 2001-2019, nous avons estimé des tailles de populations et des paramètres démographiques comme la survie et le nombre de poussins à l'envol. Dans cette même analyse, nous avons étudié les effets des relations interspécifiques et intraspécifiques ainsi qu'en tenant compte des différence de phénologie estimées. Nous avons mis en évidence l'effet de la compétition interspécifique exercée par la fauvette à tête noire (première arrivée sur les sites de reproduction) sur la survie apparente des juvéniles de fauvette des jardins. La prise en compte de la phénologie de reproduction nous a aussi permis de montrer que cet effet de compétition interspécifique diminue lorsque que les saisons de reproduction sont plus espacées. Nos résultats illustrent l'importance de la prise en compte de la phénologie pour comprendre plus en détails la dynamique d'espèces en interaction.

Mots clés : Compétition, Démographie, Inférence bayésienne, Modèles de population intégrés, Nimble, Passereaux, Phénologie

Species phenology modulates interspecific interactions in songbirds: Insights from multispecies integrated population models

Maud Quéroué[1], Pierre-Yves Henry[2,3], Frédéric Barraquand[4] Olivier Gimenez[1]

[1]CEFE UMR 5175, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]Mécanismes adaptatifs et Evolution (MECADEV UMR 7179), MNHN, CNRS, Brunoy, France

[3]Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), MNHN, CNRS, Sorbonne Université, France

[4]Institute of Mathematics of Bordeaux, CNRS, Université of Bordeaux, Talence, France

Abstract

For most species, interactions are seasonally structured according to species phenology. As species phenology fluctuates over time, especially in relation to climatic fluctuations, the intensity of interactions can be modified. It is therefore particularly important to understand how phenology can influence interactions between species. We analyzed interspecific interactions in two birds competing for territories and food resources, the blackcap (*Sylvia atricapilla*) and the garden warbler (*Sylvia borin*). Using capture-recapture data from the French Constant bird banding Effort Sites scheme, we showed that the breeding phenology of the blackcap is more flexible in time than the garden warbler phenology. The blackcap, being a partial migratory bird, with a part of the French population resident and another migrating at medium distance, seems to be phenologically more flexible, potentially related to an adaptation to environmental conditions. On the contrary, the garden warbler, a trans-Saharan migrant, has a more fixed breeding phenology over the years, certainly due to a migration largely linked to the photoperiod. As a result, depending on the year, we showed that the reproduction timing of the two species is more or less overlapping. Then, by combining capture-recapture data with population counts from the French Breeding Bird Surveys, over the period 2001-2019, within a multispecies integrated population model (IPM), we estimated population sizes and demographic parameters such as survival and number of fledged chicks. In the same analysis, we studied the effects of interspecific, intraspecific relationships and breeding phenology. We highlighted effect of interspecific competition of blackcaps that breed earlier, on garden warblers. Taking into account breeding phenology, we also showed that interspecific competition decreased when the breeding period of the two species were more spaced. Overall, our results illustrated the importance of taking phenology into account to understand in details the dynamics of interacting species.

Keywords: Bayesian inference, Competition, Demography, Integrated Population Model, Nimble, Passerines, Phenology

Introduction

Species interactions shaping the structure and dynamics of communities are constantly varying over time (Harrington et al. 1999, Walther 2010, Rudolf 2019). Although it is widely recognized, interactions between species are often studied with a static view i.e., interactions between species are assumed to be time invariant (Wolkovich et al. 2014), with time-average interaction strengths providing a suitable approximation. However, for most species, interactions are seasonally structured depending on species phenology. For example, bird species are reassembled anew each year during the breeding season where species interact together through competitive (Samplonius and Both 2019) or predator-prey relationships (Both et al. 2009). Moreover, phenology determines at which stage i.e., life history stage or period during the course of the season, species interact with each other (Yang and Rudolf 2010). Because species phenology varies over time, often in response to environmental conditions (Walther et al. 2002, Visser and Both 2005, Diez et al. 2012), relationships between species can be modulated, and consequently the structure of communities can be modified (Chesson 2000). Even small changes in the timing of species phenology can result in large changes in the effect of species interactions (Rudolf 2019). Therefore, understanding how species phenology affects interspecific interactions over time, as competition, is important to understand community dynamics. However, there are only few empirical studies assessing the effect of phenology on species competition (e.g. Rudolf 2018, Alexander and Levine 2019). Addressing this question is all the more important as effects of global change on species and ecosystems have become increasingly apparent (Parmesan 2006, Walther 2010) inducing changes in species phenology (Visser and Both 2005) and in species interactions (Blois et al. 2013).

In this study, we analysed the effect of breeding phenology on two sympatric *Sylvia* warblers during the breeding period. The garden warbler (*Sylvia borin*) and the blackcap (*Sylvia atricapilla*) are two common short-lived passerines in Europe. Pieces of evidence of intraspecific and interspecific competition have been highlighted in these species in particular for territories (Solonen 1979, Garcia 1983) and in strong responses to each other's songs (Matyjasiak 2005, Darolová et al. 2020). Interspecific competition between these two warblers is often considered asymmetrical with an advantage for blackcaps which are largely dominant over garden warblers by excluding them from

territories and showing greater aggressiveness (Garcia 1981, 1983). However, these studies did not account for the effect of breeding phenology on species interactions.

Breeding phenology is influenced by changes in the climate, which affects the timing of bird migration. Spring temperatures and the North Atlantic Oscillation (NAO) have been correlated with earlier spring arrival of migratory birds (Forchhammer et al. 2002, Tøttrup et al. 2006a, Zalakevicius et al. 2006). In case of earlier favorable local weather in spring, earlier arrival is beneficial to occupy better territories (Forstmeier 2002) or to match with food availability at lower trophic levels (Both et al. 2009). Circannual rhythms, which are under the control of photoperiod, also influence spring migration especially for long-distance migrants (Gwinner 1996) inducing a slower adaptation to climate changes of long-distance migrant compared to short- and medium-distance migrant. Therefore, blackcap, considered as partial or medium-distance migrant in France, has higher plasticity to adapt its breeding phenology over the year, compared to the long-distance migrant garden warblers (Askeyev et al. 2009). In general, the breeding timing of these two species in France is slightly delayed, with blackcaps breeding two weeks earlier than garden warblers. However, as the phenology of these two species varies over time (Askeyev et al. 2009, Kovács et al. 2011), breeding seasons may be temporally more distant or on the contrary may largely overlap depending on the year. Consequently, the intensity of species interactions could be modulated over time by these differences in breeding phenology with a higher interspecific competition in years where breeding timing overlaps more widely between these two species.

To understand the effects of interspecific phenological shift on interactions between warblers, we used a multispecies integrated population model (IPM). IPMs have been recently developed to infer population demography by using different sources of information (see Schaub and Abadi 2011 and Zipkin and Saunders 2018 for reviews). In their simplest form, these models combine population counts and demographic data into a single analysis, which allows the estimation of demographic parameters and population sizes. The joint analysis of different sources of information allows obtaining more precise estimates and estimating parameters when no explicit data are available (Besbeas et al. 2002). IPMs have been extended to analyze the effects of interspecific relationships between species like competition/parasitism (Péron and Koons 2012, Quéroué et al. *in prep*) and predator-prey interactions (Barraquand and Gimenez 2019, Quéroué et al. 2021). Multispecies IPMs allow estimating population sizes and using them as covariates at the same time to analyze their effect

on the demographic parameters while properly propagating uncertainty in parameter estimates. Multispecies IPM also allows incorporating additional covariates possibly modulating species interactions.

We analyzed two large-scale long-term bird monitoring with our model: the French Constant bird banding Effort Sites (CES) scheme consisting in capture-recapture (CR) data from and the French Breeding Bird Surveys (BBS) consisting in count data. Using the multispecies IPMs template recently developed by Quéroué et al. (*in prep*), our aim was to estimate species-specific demographic parameters (survival, number of fledglings) and quantify fluctuations in population size for both species (Ahrestani et al. 2017). In the same analysis, we estimated explicit relationships between population size and demographic parameters (intraspecific and interspecific interactions) and the effects of breeding timing on demographic parameters. Moreover, we analyzed how interspecific phenological shift over the years could influence interspecific interactions. We made different predictions. (1) The phenological shift between breeding timing of the two species should increase over time with an earlier breeding period of blackcap over the years compared to garden warblers with a breeding period that should remain more stable. (2) The effects of competition should be detected on the number of fledglings and the apparent juvenile survival, two parameters likely to be affected by intraspecific and interspecific interactions during the breeding season. (3) The effects of interspecific competition should be modulated by the interspecific phenological shift i.e., when breeding timing is distant between the two species, the interspecific phenological shift should decrease the strength of interspecific competition during the breeding period.

Materials and Methods

Garden warbler and blackcap

Garden warbler (*Sylvia borin*) and blackcap (*Sylvia atricapilla*) are insectivorous short-lived passerines that are common in Europe. During the breeding season, the distribution of garden warbler extends further north than blackcap, and garden warbler is largely absent in the Mediterranean area where it is restricted to mountain forest (Garcia 1981). In our analysis at the scale of the French territory, we considered the geographical area in which the two species were sympatric during the breeding season

by excluding the part of France below the latitude 45° North (Fig. 3.1). Garden warblers are long-distance migrants that winter south of the Sahara. Blackcaps have different migration strategies depending the population. In France, they are partial migrants i.e., some individuals are residents and the others are medium-distance migrant and winters in the Mediterranean Basin. Reproduction takes place in spring with an arrival of earlier blackcaps in April, 2-3 weeks in advance of the first garden warblers, which appeared early in May (Garcia 1983). Both species start to breed during their second year.

Count data

The French BBS program (Julliard and Jiguet 2002, Jiguet et al. 2016) is based on volunteer ornithologists counting birds in spring. Surveyed sites consist in 2x2 km squares randomly selected on the French territory. On each surveyed site, 10 count points are considered consisting in counting all the birds seen or heard during a five minutes session. Each year, point counts are done by the same observers at the same date (within 7 days) and at the same time. Two counts per point are carried out during the spring (from 1st April to 8th May, then from 9th May to end of June) to detect early and late adult breeding birds. We kept the maximum number of birds counted between the two counts. We retained only count points for which at least one individual of each species (garden warbler and blackcap) was contacted. We then used data from 2483 count points with a total of 6544 garden warblers and 34115 blackcaps counted (Table 3.1).

Capture-recapture data

The CR data come from the French Constant Effort Site (CES) program (Julliard and Jiguet 2002). CES are standardized bird ringing schemes started in 1989, using mist-nets. CR sites are located on the whole French territory (Fig. 3.1). Sites are not randomly distributed, and often located in low canopy habitats such as open woodlands or bush lands where birds are easily trapped with mist nets. Each year, the local bird community is sampled several times (usually between three and five capture sessions during a year) from the beginning of May to the end of July. In each CR site, the number and location of mist nets are constant across sessions and years. Species and age (adult or juvenile) are determined from plumage for each bird captured. Birds captured for the first time are marked with a metal ring using a unique identifier and the identity of recaptured birds is recorded. To ensure that

adult survival could be correctly estimated, we needed to exclude transient adults i.e., individuals having a zero probability of survival after their initial capture because they were just traveling through the CR site without being resident (Pradel et al. 1997). We therefore deleted the first capture for each adult and then retained only adults that were captured multiple times. We did not apply this treatment to juveniles because they quickly left the breeding site after the breeding season. We retained the first capture as an adult of an individual firstly marked as juvenile, then right censored capture histories. If an individual firstly marked as juvenile was seen several times as an adult, then we created a new capture history for the adult respecting the transience rule. We retained only the CR sites for which at least one individual of each species (garden warbler and blackcap) was captured. We used data from 177 CR sites with a total of 3189 garden warblers and 20824 blackcaps individually ringed between 2001 and 2019 (Table 3.1).

Table 3.1. Summary of capture-recapture and count data over the period 2001-2019.

	Garden warbler	**Blackcap**
Capture-recapture data		
Number of capture-recapture sites	177	
Total number of birds captured	3189	20824
Number of juvenile birds recaptured	66	492
Number of adult birds recaptured	349	735
Mean number of captures per year per capture-recapture site	2.846	17.328
Count data		
Number of count points	2483	
Total number of birds seen or heard	6544	34115
Mean number of birds counted per year per count point	0.323	1.653

Phenology

We built phenological indicators capturing the differences in breeding phenology between species (interspecific phenological shift) and within the same species (intraspecific phenological shift) over the

years from 2001 to 2019. To do so, we used a curve fitting method based on the seasonal distribution of the number of adults and juveniles (Moussus et al. 2009, 2011). The aim of the method is to estimate the phenological shift necessary to make the distributions of juvenile match between species (interspecific shift) or within species between years (intraspecific shift). The number of juveniles and adults captured were summed for each species in each CES site per year and per day (each day after 1st March). Then, we used generalized additive mixed model (GAMM; Wood 2017). For example, to estimate interspecific phenological shift, we assumed a binomial distribution for the response variable i.e., the number of juveniles compared to the number of adults. We regressed the probability that the seasonal distribution of juveniles of the two species matched with a phenological shift as an additive non-parametric function of the date of capture to which we add the phenological shift *t*. We also used CR site as a random effect. The date of capture of blackcaps was considered as the reference with *t* equal to 0 whereas we tested *t* ranged between -30 and 15 days with a 1-day increment for the date of capture of garden warblers. Therefore, we tested 42 models with the different *t* tested for each year to obtain the phenological shift separating the breeding timing of the two species during the period 2001-2019. We calculated the Akaike information criterion (AIC) and picked the model minimizing AIC. Following the methodology outlined by Moussus et al. (2011), we considered AIC as a function of *t* and fitted quadratic regressions to obtain the *t* value minimizing AIC. Considering *a* as the second-degree coefficient, *b* as the first-degree coefficient and *c* as the intercept of the quadratic regression, we considered that AIC was the smallest for $t_{min} = -b/2a$, with t_{min} the estimate of the phenological shift.

This method assumes that the shape of the seasonal distribution of the number of juveniles within the total CES captures remains constant over the years and between the species studied. Therefore, we assumed that the only difference between these distributions was their timing i.e., the distributions matched with a certain phenological shift. We used this method to calculate the interspecific phenological shift each year, which informed us about the number of days separating the breeding timing of the two species by taking the breeding timing of blackcaps as reference. In addition, we also looked at the phenological shift of reproduction within each species across years using year 2019 as reference and created the intraspecific phenological shift.

Population abundance indexes

From the count points, we estimated population abundance indexes at the scale of the northern France based on the number of garden warblers and blackcaps counted in the surveyed sites. We only kept count points located within 25 km of the center of the CR sites to ensure that population dynamics was comparable between count points and CR sites with respect to environmental and climatic conditions (Fig. 3.1).

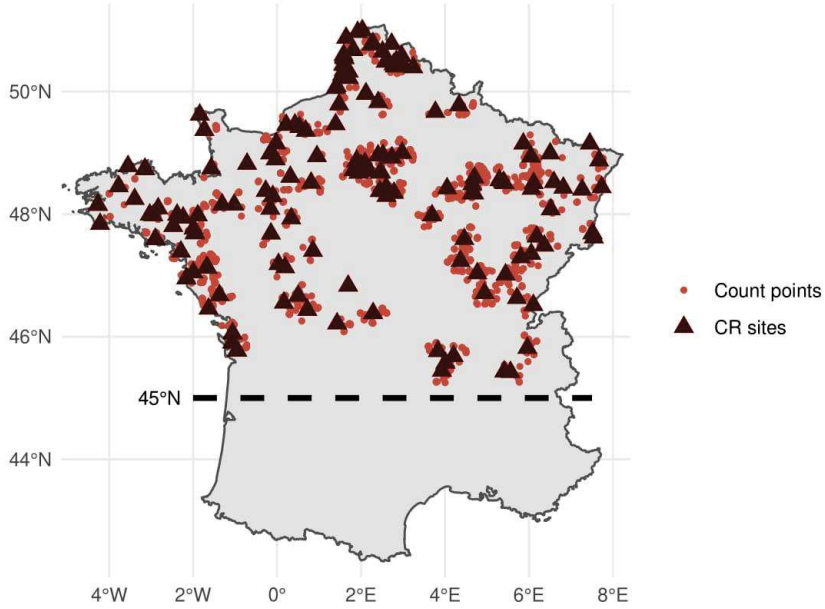

Figure 3.1. Geographical distribution of the capture-recapture (CR) sites (triangle) and count point (circles) used in the multispecies IPM.

To account for inhomogeneous effort in the count data, we used a generalized linear model with a Poisson distribution for the response variable counts, and an additive effect of 'count point' and 'year' on a log-scale (ter Braak et al. 1994). We estimated a fluctuation of the number of individuals for each count point assuming that inter-annual fluctuations were constant for all count points. Then, we calculated the index value by summing the number of individuals estimated for all count points. We used the asymptotic normality of the maximum likelihood estimators (MLE) to incorporate uncertainty and construct a more realistic distribution for the indexes (King et al. 2008). We used Monte Carlo simulations to obtain mean and variance for each *t* of our indexes ($y_{X,t}$):

$$\ln(y^{i}_{X,t}) = \sum_{k=1}^{K} \exp(a^{i}_{X,k} + b^{i}_{X,t}) \quad (1)$$

$$\ln(y_{X,t}) = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^{I} \ln(y^{i}_{X,t}) \quad (2)$$

$$\sigma^{2}_{X,t} = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^{I} \{\ln(y^{i}_{X,t}) - \ln(y_{X,t})\}^{2} \quad (3)$$

where *X* is the species (garden warbler or blackcap), $a_{X,k} \sim N(\hat{\alpha}_{X,k}, s^{2}_{X,k})$ and $b_{X,t} \sim N(\hat{\beta}_{X,t}, \tau^{2}_{X,t})$ with $\hat{\alpha}_{X,k}$ is the MLE for the count point effect at site *k* and $s^{2}_{X,k}$ its associated standard error and $\hat{\beta}_{X,t}$ the MLE for the year effect in year *t* and $\tau^{2}_{X,t}$ its associated standard error and I is the number of Monte Carlo simulations. Then, we used $\ln(y_{X,t})$ as the log-index-value of bird populations and $\sigma^{2}_{X,t}$ as the variance of the associated error.

Integrated population model

Likelihood on count data

For the two species, we modelled the number of juveniles that become adults ($N_{JA,X,t}$) with a binomial distribution (Bin), with $\phi_{J,X,t}$ the apparent juvenile survival probability for garden warblers or blackcaps (species indexed by *X*):

$$N_{JA,X,t} \sim \mathrm{Bin}(\phi_{J,X,t-1}, N_{J,X,t-1}) \quad (4)$$

with $N_{J,X,t-1}$ the number of juveniles at *t*-1. The number of surviving adults ($N_{AA,X,t}$) between *t*-1 and *t* was modelled with a binomial distribution, with $\phi_{A,X,t}$ the apparent adult survival probability:

$$N_{AA,X,t} \sim \mathrm{Bin}(\phi_{A,X,t-1}, N_{A,X,t-1}) \quad (5)$$

with $N_{A,X,t-1}$ the number of adults at *t*-1. Then, the total number of resident adults ($N_{res,X,t}$) was calculated as:

$$N_{res,X,t} = N_{JA,X,t} + N_{AA,X,t} \quad (6)$$

The number of immigrant birds ($N_{im,X,t}$) was calculated proportionally to the number of surviving juveniles and adults at year *t* with an immigration coefficient *r* fixed to 0.5 corresponding to a proportion of ⅓ immigrant in the total number of adults at year *t* (Millon et al. 2019):

$$N_{im,X,t} = (N_{JA,X,t} + N_{AA,X,t})*r \quad (7)$$

Then the number of adults ($N_{A,X,t}$) at year *t* was the sum of the number of residents and immigrants:

$$N_{A,X,t} = N_{res,X,t} + N_{im,X,t} \quad (8)$$

The number of juveniles ($N_{J,X,t}$) at year *t* was modelled as a Poisson distribution (Po):

$$N_{J,X,t} \sim Po(f_{X,t} \times N_{A,X,t}) \quad (9)$$

where $f_{X,t}$ was the number of fledglings per warblers and $N_{A,X,t}$ the number of adults at year *t*.

The total number of individuals at the end of the breeding season corresponded to the sum of adults and juveniles birds:

$$N_{tot,X,t} = N_{J,X,t} + N_{A,X,t} \quad (10)$$

The observation equation linked the observed population counts *i.e.* the index-value ($y_{X,t}$) represented the fluctuation of adults breeding bird during the breeding period each year with the true population size ($N_{A,X,t}$) using a Normal distribution (*N*), assuming an observation error ($\sigma^2_{X,t}$) that coming from population abundances indexes:

$$y_{X,t} \sim N(N_{A,X,t}, \sigma^2_{X,t}) \quad (11)$$

The likelihood for the population count data was denoted $L_{CO}(y|\phi_J, \phi_A, f, N_A)$

Likelihood on capture-recapture data

We analyzed the CR data with a Cormack-Jolly-Seber model (Lebreton et al. 1992) to estimate apparent juvenile and adult survival and recapture probabilities of garden warblers and blackcap. Time variation in survival and recapture probabilities was modelled with a random year effect. When a CR site was not monitored during a year, we set the recapture probability to 0. As some individuals

(especially males) may have a higher breeding philopatry and some other birds may have territories closer to the different CR sites, estimates of recapture probabilities could be biased. Therefore, to limit bias, heterogeneity between individuals was accounted for by including an individual covariate defined as $\ln(1 + \frac{c\text{-}a}{a})$ where *c* is the total number of captures and *a* is the number of years with captures for a given individual.

The likelihood for the CR data was denoted $L_{CR}(CR|\phi_J, \phi_A, p)$.

Joint likelihood

The joint likelihood is the product of the likelihoods for the two datasets, i.e. count data and CR data:

$$L_{IPM}(y, CR|\phi_J, \phi_A, f, N_A, p) = L_{CO}(y|\phi_J, \phi_A, f, N_A) \times L_{CR}(CR|\phi_J, \phi_A, p) \quad (12)$$

Effect of breeding timing and competition

As previous work showed that garden warbler and blackcap compete intra- and interspecifically for territories during the breeding season (Garcia 1983), we predicted that this competition would consequently impact the demographic parameters. Indeed, when warblers' density is high, some warblers would have to use territories of lesser quality in terms of resources or have to spend more time in defense of territory limiting the energy invested in reproduction. Consequently, the competition could decrease the amount of food that warblers could provide to chicks, which may have an impact on their reproductive success and on the juvenile survival.

Moreover, the species phenology could modulate the effects of competition. Indeed, warblers breeding phenology varies over the years (Askeyev et al. 2009, Kovács et al. 2011). Spring migration before the breeding period can be adapted to the climatic conditions as spring temperatures and the NAO (Forchhammer et al. 2002, Tøttrup et al. 2006a, Zalakevicius et al. 2006). In case of earlier favorable local weather in spring, earlier arrival could be beneficial to occupy better territories and increase reproductive success (Forstmeier 2002) or to adapt the timing of reproduction in relation to the food availability (Both et al. 2009). As resident species are known to be more responsive in their phenology than migratory species (Kluen et al. 2017), we hypothesized that blackcap would have a flexible breeding timing according to environmental conditions. Therefore, when spring is warm,

blackcap could start breeding earlier and inversely cold springs will delay breeding. Conversely, the timing of reproduction of the garden warblers could mainly be influenced by the photoperiod (Gwinner 1996), which may cause a weakly flexible spring arrival compared to blackcap. Therefore, when blackcaps were early, the breeding season of the two species should overlap less than when they were late. When breeding periods of the two species overlap more widely, the need for food especially during incubation and chick-rearing periods will be on the same timing, potentially resulting in stronger competition. Therefore, we predict that breeding timing of warblers should affect the strength of the competition between the two species during the breeding season.

Table 3.2. Summary of the linear regression used on demographic parameters ϕ_J: apparent juvenile survival, *f:* number of fledglings per birds, μ: intercept, β_{IA}: slope for intraspecific interaction, β_{IE}: slope for interspecific interactions, $\beta 1_{PS}$: first degree coefficient and $\beta 2_{PS}$: second degree coefficient for the effect of the phenological shift, ε: yearly random effect, PS_{IE}: interspecific phenological shift, PS_{IA}: blackcap intraspecific phenological shift, N_{tot}: total number of individuals and N_A: number of adults at time *t*, for species GW: garden warbler or BC : blackcap.

Species	Parameters	Equations
Garden warbler	Number of fledglings	$\log(f_{GW,t}) = \mu_{f,GW} + \beta_{IA,f,GW} \times N_{A,GW,t} + \beta_{IE,f,GW} \times N_{A,BC,t} + \beta 1_{PS,f,GW} \times PS_{IE,t} + \beta_{int,f,GW} \times PS_{IE,t} \times N_{A,BC,t} + \varepsilon_{f,GW,t}$
	Apparent juvenile survival	$\mathrm{logit}(\phi_{J,GW,t}) = \mu_{\phi J,GW} + \beta_{IA,\phi J,GW} \times N_{tot,GW,t} + \beta_{IE,\phi J,GW} \times N_{tot,BC,t} + \beta 1_{PS,\phi J,GW} \times PS_{IE,t} + \beta_{int,\phi J,GW} \times PS_{IE,t} \times N_{tot,BC,t} + \varepsilon_{\phi J,GW,t}$
Blackcap	Number of fledglings	$\log(f_{BC,t}) = \mu_{f,BC} + \beta_{IA,f,BC} \times N_{A,BC,t} + \beta 1_{PS,f,BC} \times PS_{IA,t} + \beta 2_{PS,f,BC} \times {PS_{IA,t}}^2 + \varepsilon_{f,BC,t}$
	Apparent juvenile survival	$\log(\phi_{J,BC,t}) = \mu_{\phi J,BC} + \beta_{IA,\phi J,BC} \times N_{tot,BC,t} + \beta 1_{PS,\phi J,BC} \times PS_{IA,t} + \beta 2_{PS,\phi J,BC} \times {PS_{IA,t}}^2 + \varepsilon_{\phi J,BC,t}$

To test these predictions, we took into account phenological indicators and effects of intraspecific and interspecific relationships in our multispecies IPM. Depending on the species, we did not test the same effects on the demographic parameters (Table 3.2). Because interspecific interactions are known to be asymmetrical (Garcia 1983), we only tested the effects of interspecific relationships on garden warblers. Specifically, for garden warbler, we tested linear effects of intraspecific, interspecific relationships, interspecific phenological shift and an interaction between interspecific phenological

shift and interspecific relationship. For blackcap, we tested linear effects of intraspecific relationships and quadratic effects of the blackcap intraspecific phenological shift. Because blackcaps are assumed to adjust their reproduction according to environmental conditions, we tested a quadratic relationship on intraspecific phenological shift by assuming that the most shifted reproductions compared to the norm may be the result of unfavorable environmental conditions and may negatively affect their demographic parameters. For each demographic parameter, we added a temporal random effect to capture residual environmental stochasticity that was not explained by time-varying covariates.

Model implementation

To test the effects of intraspecific and interspecific relationships in our model, we used normal priors with $\beta_{\phi j} \sim N(0,2)$ for the effects on apparent juvenile survival (ϕ_J), $\beta_f \sim N(0,0.5)$ for the effects on the number of fledglings per bird (*f*). We specified normal prior $N(0,10)$ for the effects of phenological shifts (β_{PS}, β_{int}). We assigned a $N(0,1)$ prior for the mean value ($\mu_{\phi J}, \mu_{\phi A}, \mu_p$) and a $U(0,5)$ prior for the standard deviation ($\sigma_{\phi J}, \sigma_{\phi A}, \sigma_p$) of juvenile, apparent adult survival and recapture probability, respectively. The mean value of *f* was defined with a normal prior: $\mu_f \sim N(\log(4),0.5)$and the standard deviation of the temporal random effect with an uniform prior: $\sigma_f \sim U(0,1)$. We specified a normal prior $N(0,1)$ on the individual covariate on recapture probability.

Posterior distributions for all parameters were approximated *via* Markov chain Monte Carlo (MCMC) algorithms. We run two independent MCMC chains with 400,000 iterations and a burn-in period of 100,000. One out of 20 iterations was kept and final inferences were derived from a sample of 2 × 20,000 iterations that resulted from merging the two chains. Gelman-Rubin convergence diagnostics (Brooks and Gelman 1998) were below 1.1 for each parameter and the mixing of the chains was satisfactory. We performed the analyses using nimbleEcology (Goldstein et al. 2019 ; version 0.3.1) and program R (R Core Team 2020 ; R version 4.0.3). Code and data are available on Github: maudqueroue/Fauvettes.

Results

Population abundance indexes

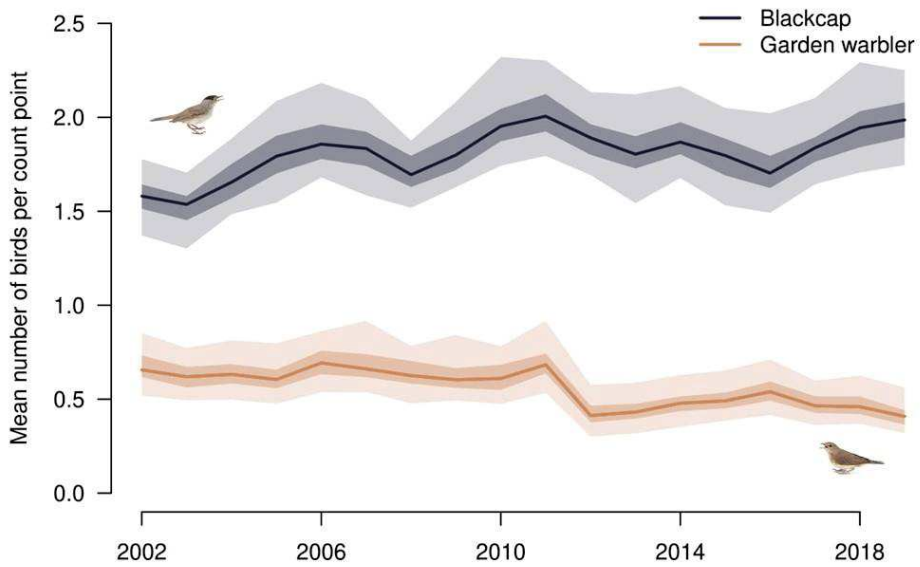

Figure 3.2. Abundance index of garden warbler and blackcap between 2002 and 2019. Solid lines represent the median of the estimated mean number of garden warblers (in orange) or blackcap (in dark blue) per count point. Shaded areas are the 50% and 95% bootstrapped confidence intervals.

The mean number of blackcap per count point was higher than the mean number of garden warbler with 1.82 ± 0.19 for blackcap and 0.57 ± 0.13 for garden warbler (Fig. 3.2). The number of garden warblers decreased over time from 0.66 to 0.41 mean number of birds per count point with a clear drop between 2011 and 2012. On the contrary, the number of blackcap increased over time from 1.58 to 1.99 mean number of birds per count point.

Phenological indicators

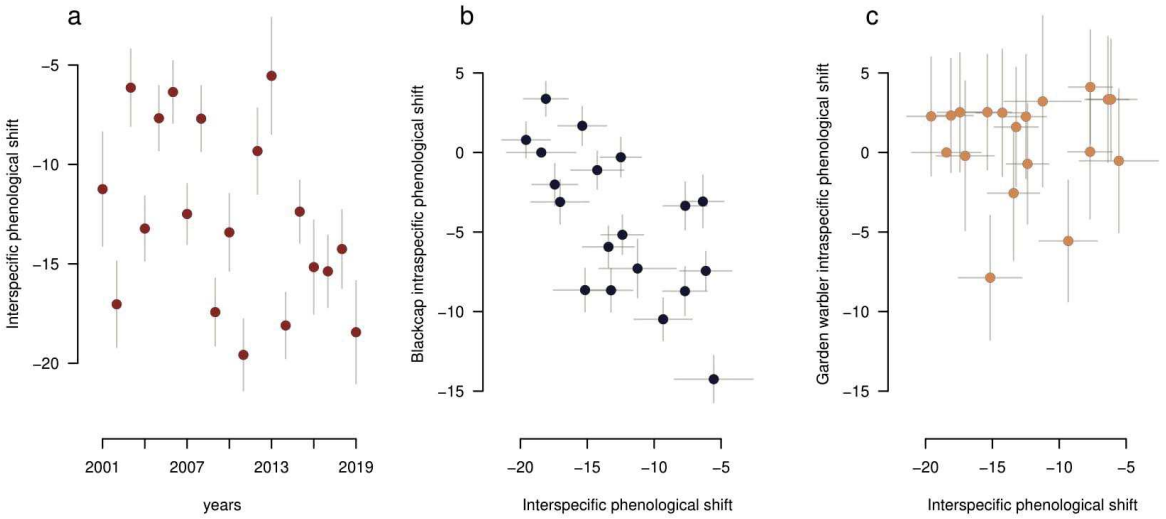

Figure 3.3. Estimation of phenological shifts during the period 2001-2019. (a) Interspecific phenological shift (in day) of the breeding timing between garden warbler and blackcap with blackcap breeding timing as reference. (b) Blackcap intraspecific phenological shift of breeding timing between years with 2019 as a reference year according to interspecific phenological shift. (c) Garden warbler intraspecific phenological shift difference of breeding timing between years with 2019 as a reference year according to interspecific phenological shift. Dots and arrows represent the mean and standard deviation respectively.

Estimates of interspecific phenological shifts showed that breeding timing of blackcaps was between 5 to 20 days earlier than breeding timing of garden warblers (Fig. 3.3a). The interspecific phenological shift was on average of 13 days. Without detecting a clear relationship, we noticed that interspecific phenological shift increased over the years. Breeding timing of blackcap varied considerably from year to year with a maximum difference of 17 days between years (Fig. 3.3b). We observed a link between interspecific phenological shift and blackcap intraspecific phenological shift. When the breeding timing of blackcap was early, the shift between reproductions of the two species was higher. Breeding timing of garden warbler was quite stable over time with only two years with a marked delay compared to other years (Fig 3.3c). There was no link between interspecific phenological shift and garden warbler intraspecific phenological shift. The evolution over time of the intraspecific phenological indicators are in Appendix S3.1. Fig. S3.1.1.

Effect of phenological shifts on demographic parameters

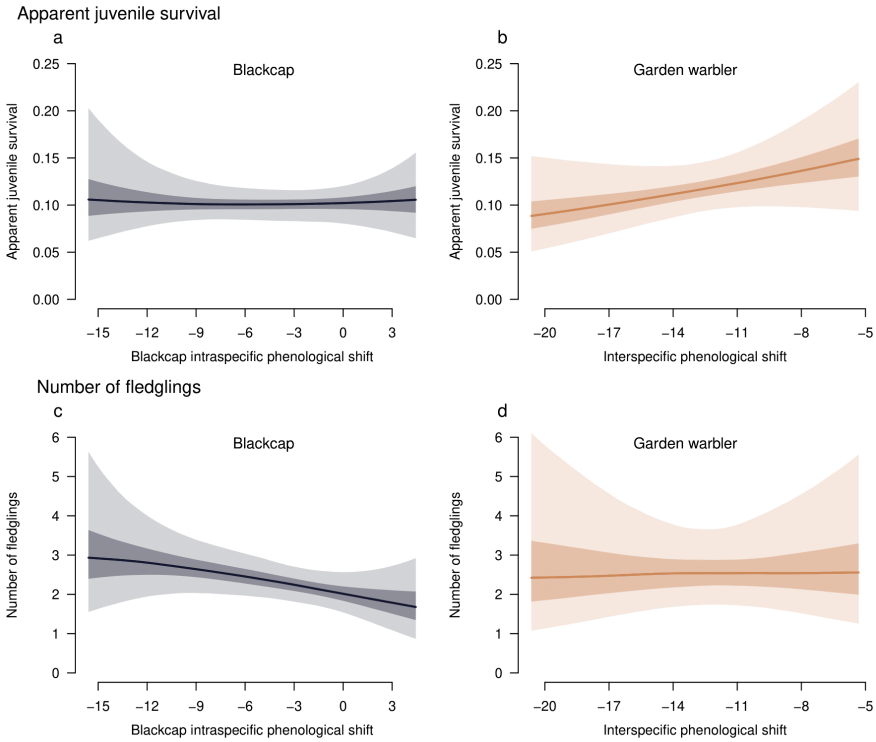

Figure 3.4. Relationships between phenological shift and the demographic parameters: the apparent juvenile (top) and number of fledglings (bottom) for blackcap (in dark blue) and garden warbler (in orange). Solid lines represent estimated relationships between covariates and demographic parameters. Shaded areas are 50% and 95% credibility intervals (a) Blackcap apparent juvenile survival according to blackcap intraspecific phenological shift i.e, difference in timing of blackcap reproduction between years. (b) Garden warbler apparent juvenile survival according to interspecific phenological shift i.e, difference in timing of reproduction between the two species. (c) Number of juveniles per blackcap according to blackcap intraspecific phenological shift. (d) Number of juveniles per garden warbler according to interspecific phenological shift. Relationships were calculated with average population sizes for density-dependent effects.

We found a negative effect of intraspecific phenological shift on the number of fledglings per blackcap i.e., there was more fledglings when reproduction of blackcap was later in the year (Fig. 3.4c). This effect was not found on apparent juvenile survival of blackcaps (Fig. 3.4a). We found a positive relationship between interspecific phenological shift and apparent juvenile survival of garden warbler (Fig. 3.4b): Apparent juvenile survival was higher when the difference in the breeding timing of the two species was smaller. We did not detect a similar effect on the number of fledglings per garden warbler (Fig. 3.4d).

Intraspecific and interspecific interactions

Table 3.3. Regression coefficients (slope) and posterior standard deviations (sd) for the effect of intraspecific (top) and interspecific (bottom) relationships on number of fledglings per bird and apparent juvenile survival for garden warbler (left) and blackcap (right). Relationships were calculated with average value of phenological shifts for phenological effects.

	Garden warbler				**Blackcap**			
	Slope	sd	2.5%	97.5%	Slope	sd	2.5%	97.5%
Intraspecific interactions								
Number of fledglings	-0.021	0.068	-0.152	0.113	0.008	0.023	-0.053	0.037
Apparent juvenile survival	-0.360	0.178	-0.738	-0.028	-0.226	0.097	-0.430	-0.047
Interspecific interactions								
Number of fledglings	0.012	0.027	-0.041	0.065				
Apparent juvenile survival	-0.093	0.109	-0.314	0.115				

The effects of intraspecific density dependence on apparent juvenile survival of both species were significantly negative with probability higher than 0.95 (calculated as the area of the posterior distribution of the intraspecific effect in negative values) (Table 3.3). We found that the effect of interspecific interaction on apparent juvenile survival of garden warbler was largely negative with a probability 0.81 (Table 3.3). The number of fledglings per bird was not significantly impacted by either intraspecific or interspecific relationships. Indeed, the posterior distribution of the slopes corresponding to the effect of density dependence largely overlapped 0 indicating that no effect of density dependence was found by the model. We found that the effect of interspecific interaction on apparent juvenile survival of garden warbler was largely negative with a probability 0.81 (Table 3.3). Estimates of demographic parameters and numbers of individuals in each state for both species are in Appendix S3.2. (Figs. S3.2.1– S3.2.6).

Interaction between interspecific phenological shifts and interspecific relationships

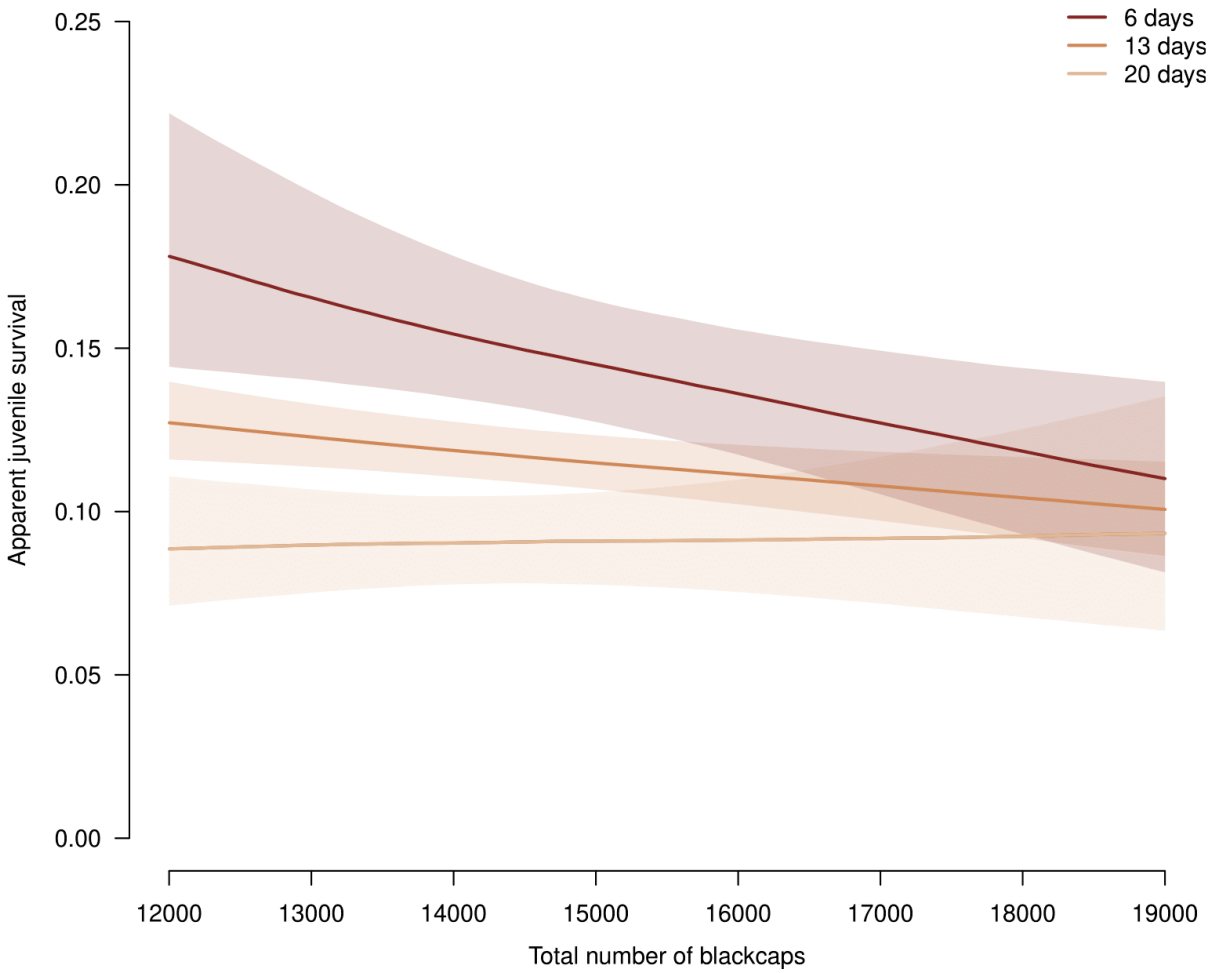

Figure 3.5. Effect of interspecific interaction on apparent juvenile survival of garden warbler according to interspecific phenological shift. Solid lines represent estimated relationship between covariates and the demographic parameter. Shaded areas are 50% credibility intervals. The interspecific phenological shift is the difference between breeding timing of garden warbler and blackcap. Twenty days is the maximum, 13 days the average and 6 days the minimum of phenological shifts observed during the period 2001-2019.

We found that the interspecific phenological shift modulated the effect of the number of blackcaps on the apparent juvenile survival of garden warblers (Fig. 3.5). On average, the difference between the breeding timing of the two species was 13 days (Fig. 3.3a). When the phenological shift was set to its mean, the interspecific effect of blackcap on apparent juvenile survival of garden warblers was largely

negative (Table 3.3). However, when the difference between the breeding timing of the two species was high (for example 20 days), the interspecific effect was not clear. Inversely, when reproductions were closer in the year (for example 6 days of phenological shift), the interspecific effect was largely negative (Fig. 3.5). We detected no clear interaction between phenological shift and interspecific effect on the number of fledglings per garden warbler.

Discussion

Using a multispecies IPM, we aimed to understanding how the interspecific effects could be modulated by species phenology using blackcaps and garden warblers as a case study. We showed that breeding period of blackcap shifted earlier over years, whereas breeding timing of garden warbler was quite stable. Consequently, the interspecific phenological shift seemed to increase over the years. We demonstrated that such an increased interspecific phenological shift decreased the negative effect of total blackcap population density on warbler apparent survival, thereby lessening interspecific competition. However, when breeding periods were more distant, apparent survival rates of juvenile garden warblers were lower, probably reflecting a lesser adaptation of garden warblers to environmental conditions.

Using multispecies IPM to understand interaction between warblers

Many studies analyzing species interactions in passerines have used nest boxes which provide a detailed understanding of interspecific competition effects on reproductive parameters than we considered here, such as laying date, clutch size, nest success, reproductive rate (Dhondt 1977, 2010, 2012, Møller et al. 2018, 2020), and allow to account for the age structure in demographic analyses (Gamelon et al. 2019). However, nest box studies have some drawbacks, as they are not feasible for non-hole nesting birds like warblers. Using large-scale long-term monitoring of breeding birds in their natural environment together with a multispecies IPM is a promising alternative method for understanding the effects of competition between bird species (Quéroué et al. *in prep*). Our approach has the advantage to use capture-recapture and abundance data that do not require nest boxes, which allowed us to understand the effect of species interactions and phenology on warblers population dynamics. To do so, we used independent count and recapture datasets which, when analyzed together

in an IPM, provided information on demographic parameters such as survival, reproductive success and population sizes, and allowed testing the effect of population sizes on demographic parameters while propagating all sources of uncertainty.

Phenological shifts of breeding timing

Interspecific phenological shift was very variable over time and globally we found a slight average increase of the shift over years. This shift was related to earlier arrival of blackcap over time whereas the breeding timing of garden warbler was quite stable. Evidence of earlier phenology of spring migration was found for both species, but globally the phenology of blackcaps was more fluctuating and shifted earlier compared to garden warblers (Tøttrup et al. 2006b, Zalakevicius et al. 2006, Askeyev et al. 2009). During breeding season, insectivorous birds rely on a short period of insect abundance to feed their young, hence breeding timing needs to match the timing of food availability at lower trophic level. Climate change induces unequal phenological shift across trophic levels, leading to mismatches between predator and prey phenology (Both et al. 2009). Species showing high phenological plasticity can adapt the timing of their reproduction in relation to environmental change (Moussus et al. 2011), whereas species that do not show a phenological response to climate change are largely declining and in particular long-distant migrants (Both et al. 2006, Møller et al. 2008). This is in agreement with our expectations given that part of the blackcap in France are resident and that resident species are more responsive in their phenology than migratory species (Both and Visser 2001, Kluen et al. 2017, Samplonius and Both 2019). On the contrary, garden warblers showed low phenological plasticity and we found a decrease in abundance of these long-distance migrants. If we take the timing of blackcap reproduction as a reference of a better adaptation to environmental conditions during the breeding period, then when interspecific breeding timing was high, breeding timing of garden warbler was less adapted to environmental conditions. Consequently, we detected that apparent juvenile survival of garden warblers was slightly lower when the phenological shift was higher, which could be the result of a mismatch between food availability and breeding timing, with reduced amount of food for the young resulting in higher juvenile mortality.

Phenological shifts also influenced blackcap demographic parameters, but unlike the garden warbler, the effect is shown on the number of fledglings but not on apparent juvenile survival. For blackcaps, we tested the effect of intraspecific phenological shift, i.e. the difference of breeding timing of

blackcap between years. The number of fledglings was lower when breeding period was earlier in the year. This is an unexpected result as earlier reproduction is often associated with higher reproductive success. Indeed, it allows occupying the best quality territories (Forstmeier 2002), having more time to lay replacement clutches (Morrison and Gill 2019), and early fledglings gain enough experience to be more competitive than later fledglings or to escape predation before predation pressure reaches its peak, when predators breed in synchrony with their prey (Both et al. 2009). In our case, there might also be costs associated with early breeding, especially since birds could face cold conditions in early spring. Indeed, increasing temperatures over time may favor earlier breeding, but cool and wet conditions can occur some years in early spring reducing the benefits of early breeding (Visser et al. 2015, Bower et al. 2016). One way to test these hypotheses would be to look at the effect of climatic covariates such as temperature and humidity in early spring on reproductive success.

Effect of phenological shifts on species interactions

Our results highlighted evidence of competition within and between species. Indeed, we found negative density-dependence relationships on juvenile survival but not on the number of fledglings. It is likely that we did not find competition effect on the number of fledglings for garden warbler because it did not fluctuate much over years. Garcia (1981) showed that the number of chicks fledged was quite stable 2.47 ± 0.10 in garden warblers. It is also possible that the effects of competition in garden warbler are instead captured on juvenile survival. For blackcap, the number of fledglings varied according to the breeding timing but not with intraspecific competition. Regarding juvenile survival, we found a negative intraspecific effect of the number of warblers during breeding season, for both species. We also found a negative interspecific relationship between the number of blackcaps and apparent juvenile survival of garden warblers modulated by species breeding phenology. More precisely, the strength of the interspecific effect was lower when the interspecific phenological shift was high. Inversely, when the breeding timing of the two species was closer, the interspecific effect increased. This result is consistent with our predictions. Indeed, blackcap could exclude garden warblers of their territories (Garcia 1981, 1983). Consequently, when species had a closer breeding timing, competition for territories was high and warblers spent time defending territories, reducing energy investment in reproduction. In addition, the peak demand of chicks during the nestling stage was more synchronized when the breeding timings of both species were closer leading to an important level of competition for food, which might to some degree translate into interspecific density effects.

The mechanism implied is that the rate of chick feeding during the nestling stage may decrease, reducing the body condition of fledglings and altering their probability to recruit (Both et al. 1999). Moreover, when breeding periods were temporally close, there were more birds present at the same time in the breeding area, both juveniles and adults, which might have led to a greater juvenile dispersion at the end of the breeding period, and consequently reduced apparent juvenile survival.

The relationship between breeding phenology and competition in birds has also been demonstrated in a great tit (*Parus major*) and pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) system (Samplonius and Both 2019). Both species compete for cavities during the breeding season with an advantage for tits, which are more aggressive and even kill flycatchers. When the arrival of flycatchers coincided with the peak laying of tits, there was a higher mortality of flycatchers. Over the years, tits advanced their breeding timing in the season, increasing the phenological shift between the two species, consequently decreasing the flycatcher mortality. In our study, as the phenological shift between the two species increased over time, we could also predict that competition would be lower over years, therefore allowing garden warblers to have a higher breeding success. However, the increase in interspecific phenological shift was also an indicator that the breeding timing of garden warblers is less adapted to the environment. Therefore, even if interspecific competition is reduced over time, the inability of the garden warbler to adjust its breeding timing to environmental conditions could remain the most important factor in the dynamics of this species, hence leading to its decline over the years.

Acknowledgments

This study was made possible thanks to all the volunteer field workers involved in the French CES and BSS. We are grateful to Jean-Pierre Moussus who helped us to create phenological indicators. We greatly thank Benoit Fontaine for his precious help for the BBS data and Daniel Turek for guiding us in the use of nimbleEcology. This research was funded by the French National Research Agency (grant ANR-16-CE02-0007).

Literature Cited

Ahrestani, F. S., J. F. Saracco, J. R. Sauer, K. L. Pardieck, and J. A. Royle. 2017. An integrated population model for bird monitoring in North America. Ecological Applications 27:916–924.

Alexander, J. M., and J. M. Levine. 2019. Earlier phenology of a nonnative plant increases impacts on native competitors. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 116:6199–6204.

Askeyev, O. V., T. H. Sparks, I. V. Askeyev, and P. Tryjanowski. 2009. Spring migration timing of Sylvia warblers in Tatarstan (Russia) 1957-2008. Central European Journal of Biology 4:595–602.

Barraquand, F., and O. Gimenez. 2019. Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species. Ecological Modelling 411.

Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating Mark-Recapture-Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. Biometrics 58:540–547.

Blois, J. L., P. L. Zarnetske, M. C. Fitzpatrick, and S. Finnegan. 2013. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. Science 341:499–504.

Both, C., M. Van Asch, R. G. Bijlsma, A. B. Van Den Burg, and M. E. Visser. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? Journal of Animal Ecology 78:73–83.

Both, C., S. Bouwhuis, C. M. Lessells, and M. E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. Nature 441:81–83.

Both, C., and M. E. Visser. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. Nature 411:296–298.

Both, C., M. E. Visser, and N. Verboven. 1999. Density-dependent recruitment rates in great tits: The importance of being heavier. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 266:465–469.

Bower, E. K., J. L. Grindstaff, S. S. Soukup, N. E. Drilling, K. P. Eckerle, S. K. Sakaluk, and C. F. Thompson. 2016. Spring temperatures influence selection on breeding date and the potential for phenological mismatch in a migratory bird. Ecology 97:2880–2891.

ter Braak, C. J. F., A. J. van Strien, R. Meijer, and T. J. Verstrael. 1994. Analysis of monitoring data with many missing values; which method? Pages 663–673 *in* E. J. M. Hagemeijer and T. J. Verstrael, editors. Bird Numbers 1992: Distribution, Monitoring and Ecological Aspects. Voorburg: Statistics Netherlands.

Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. Journal of Computational and Graphical Statistics 7:434–455.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31:343–366.

Darolová, A., J. Krištofík, F. Knauer, and H. Hoi. 2020. Behavioural response of Eurasian Blackcaps to acoustically simulated conspecific and heterospecific male intruders. Journal of Ornithology 161:447–458.

Dhondt, A. A. 1977. Interspecific competition between great and blue tit. Nature 268:521–523.

Dhondt, A. A. 2010. Effects of competition on great and blue tit reproduction: Intensity and importance in relation to habitat quality. Journal of Animal Ecology 79:257–265.

Dhondt, A. A. 2012. Interspecific competition in birds. Oxford Uni. Oxford, UK.

Diez, J. M., I. Ibáñez, A. J. Miller-Rushing, S. J. Mazer, T. M. Crimmins, M. A. Crimmins, C. D. Bertelsen, and D. W. Inouye. 2012. Forecasting phenology: From species variability to community patterns. Ecology Letters 15:545–553.

Forchhammer, M. C., E. Post, and N. C. Stenseth. 2002. North Atlantic Oscillation timing of long- and short-distance migration. Journal of Animal Ecology 71:1002–1014.

Forstmeier, W. 2002. Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. Journal of Animal Ecology 71:1–9.

Gamelon, M., S. J. G. Vriend, S. Engen, F. Adriaensen, A. A. Dhondt, S. R. Evans, E. Matthysen, B. C. Sheldon, and B.-E. Saether. 2019. Accounting for interspecific competition and age structure in demographic analyses of density dependence improves predictions of fluctuations in population size. Ecology Letters:1–10.

Garcia, E. F. 1981. An experimental and observational study of interspecific territoriality between the blackcap *Sylvia atricapilla* (Linnaeus) and the Garden warbler *Sylvia borin* (Eoddaert). University of Oxford.

Garcia, E. F. J. 1983. An Experimental Test of Competition for Space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the Breeding Season. The Journal of Animal Ecology 52:795–805.

Goldstein, B. R., D. Turek, L. C. Ponisio, and P. de Valpine. 2019. nimbleEcology: Distributions for Ecological Models in'nimble'. R package version 0.1.

Gwinner, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. Ibis 138:47–63.

Harrington, R., I. Woiwod, and T. Sparks. 1999. Climate change and trophic interactions. Trends in Ecology and Evolution 14:146–150.

Jiguet, F., J. Gonzalez, C. Andrade, and B. Fontaine. 2016. STOC et SHOC: des nouvelles des suivis d'oiseaux communs coordonnées par le Muséum. Ornithos 23:142–153.

Julliard, R., and F. Jiguet. 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. Alauda 70:137–147.

King, R., S. P. Brooks, M. Chiara, S. N. Freeman, and B. J. T. Morgan. 2008. Identifying and diagnosing population declines : a Bayesian assessment of lapwings in the UK. Applied Statistics Series C Journal of the Royal Statistical Society 57:609–632.

Kluen, E., R. Nousiainen, and A. Lehikoinen. 2017. Breeding phenological response to spring weather conditions in common Finnish birds: resident species respond stronger than migratory sp. Journal of Avian Biology 48:611–619.

Kovács, S., T. Csörgő, A. Harnos, P. Fehérvári, and K. Nagy. 2011. Change in migration phenology and biometrics of two conspecific *Sylvia* species in Hungary. J Ornithol 152:365–373.

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.

Matyjasiak, P. 2005. Birds associate species-specific acoustic and visual cues: Recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. Behavioral Ecology 16:467–471.

Millon, A., X. Lambin, S. Devillard, and M. Schaub. 2019. Quantifying the contribution of immigration to population dynamics : a review of methods , evidence and perspectives in birds and mammals. Biological Reviews. 94:2049-2067

Møller, A. P., J. Balbontín, A. A. Dhondt, F. Adriaensen, A. Artemyev, J. Bańbura, E. Barba, C. Biard, J. Blondel, J. Bouvier, J. Camprodon, F. Cecere, M. Charter, M. Cichoń, C. Cusimano, A. Dubiec, M. Eens, T. Eeva, P. N. Ferns, J. T. Forsman, A. Goldshtein, A. E. Goodenough, A. G. Gosler, L. Gustafsson, I. Harnist, I. R. Hartley, P. Heeb, S. A. Hinsley, S. Jacob, A. Järvinen, R. Juškaitis, E. Korpimäki, I. Krams, T. Laaksonen, B. Leclercq, E. Lehikoinen, O. Loukola, M. C. Mainwaring, R. Mänd, B. Massa, E. Matthysen, T. D. Mazgajski, S. Merino, C. Mitrus, M. Mönkkönen, R. G. Nager, J. Nilsson, S. G. Nilsson, A. C. Norte, M. von Numers, M. Orell, C. S. Pimentel, R. Pinxten, I. Priedniece, V. Remeš, H. Richner, H. Robles, S. Rytkönen, J. C. Senar, J. T. Seppänen, L. P. da Silva, T. Slagsvold, T. Solonen, A. Sorace, M. J. Stenning, J. Török, P. Tryjanowski, A. J. van Noordwijk, W. Walankiewicz, and M. M. Lambrechts. 2020. Interaction of climate change with effects of conspecific and heterospecific density on reproduction. Oikos 129:1807–1819.

Møller, A. P., J. Balbontín, A. A. Dhondt, V. Remeš, F. Adriaensen, C. Biard, J. Camprodon, M. Cichoń, B. Doligez, A. Dubiec, M. Eens, T. Eeva, A. E. Goodenough, A. G. Gosler, L. Gustafsson, P. Heeb, S. A.

Hinsley, S. Jacob, R. Juškaitis, T. Laaksonen, B. Leclercq, B. Massa, T. D. Mazgajski, R. G. Nager, J. Å. Nilsson, S. G. Nilsson, A. C. Norte, R. Pinxten, H. Robles, T. Solonen, A. Sorace, A. J. van Noordwijk, and M. M. Lambrechts. 2018. Effects of interspecific coexistence on laying date and clutch size in two closely related species of hole-nesting birds. Journal of Animal Ecology 87:1738–1748.

Møller, A. P., D. Rubolini, and E. Lehikoinen. 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 of the United States of America 105:16195–16200.

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

Moussus, J.-P., F. Jiguet, J. Clavel, and R. Julliard. 2009. A method to estimate phenological variation using data from large-scale abundance monitoring programmes. Bird Study 56:198–212.

Moussus, J. P., J. Clavel, F. Jiguet, and R. Julliard. 2011. Which are the phenologically flexible species? A case study with common passerine birds. Oikos 120:991–998.

Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 37:637–669.

Péron, G., and D. N. Koons. 2012. Integrated modeling of communities: parasitism, competition, and demographic synchrony in sympatric ducks. Ecology 93:2456–2464.

Pradel, R., J. E. Hines, J.-D. Lebreton, and J. D. Nichols. 1997. Capture-Recapture Survival Models Taking Account of Transients. Biometrics 53:60–72.

Quéroué, M., C. Barbraud, F. Barraquand, D. Turek, K. Delord, N. Pacoureau, and O. Gimenez. 2021. Multispecies integrated population model reveals bottom-up dynamics in a seabird predator–prey system. Ecological Monographs *91*:e01459.

R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rudolf, V. H. W. 2018. Nonlinear effects of phenological shifts link interannual variation to species interactions. Journal of Animal Ecology 87:1395–1406.

Rudolf, V. H. W. 2019. The role of seasonal timing and phenological shifts for species coexistence. Ecology Letters 22:1324–1338.

Samplonius, J. M., and C. Both. 2019. Climate Change May Affect Fatal Competition between Two Bird Species. Current Biology 29:327-331.e2.

Saunders, S. P., F. J. Cuthbert, and E. F. Zipkin. 2018. Evaluating population viability and efficacy of conservation management using integrated population models. Journal of Applied Ecology 55:1380–1392.

Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. Journal of Ornithology 152:227–237.

Solonen, T. 1979. Population dynamics of the garden warbler Sylvia borin in southern Finland. Ornis Fennica 56:3–12.

Tøttrup, A. P., K. Thorup, and C. Rahbek. 2006a. Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations. Ardea 94:527–536.

Tøttrup, A. P., K. Thorup, and C. Rahbek. 2006b. Patterns of change in timing of spring migration in North European songbird populations. Journal of Avian Biology 37:84–92.

de Valpine, P., D. Turek, C. J. Paciorek, C. Anderson-Bergman, D. T. Lang, and R. Bodik. 2017. Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE. Journal of Computational and Graphical Statistics 26:403–413.

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., P. Gienapp, A. Husby, M. Morrisey, I. De Hera, F. Pulido, and C. Both. 2015. Effects of Spring

Temperatures on the Strength of Selection on Timing of Reproduction in a Long-Distance Migratory. PLoS Biology 13:e1002120.

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

Walther, G. R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365:2019–2024.

Wolkovich, E. M., B. I. Cook, K. K. McLauchlan, and T. J. Davies. 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. Ecology Letters 17:1365–1379.

Wood, S. N. 2017. Generalized additive models: an introduction with R. CRC press.

Yang, L. H., and V. H. W. Rudolf. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. Ecology Letters 13:1–10.

Zalakevicius, M., G. Bartkeviciene, L. Raudonikis, and J. Janulaitis. 2006. Spring arrival response to climate change in birds: A case study from eastern Europe. Journal of Ornithology 147:326–343.

Zipkin, E. F., and S. P. Saunders. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biological Conservation 217:240–250.

Discussion

L'objectif de mon travail de thèse était de mettre en avant le potentiel des IPM multispécifiques pour mieux appréhender la structuration et la dynamique des communautés. Ces modèles encore très peu développés à l'échelle multispécifique semblaient particulièrement prometteurs pour répondre à de telles problématiques. A travers des cas d'étude simples appliqués aux oiseaux, j'ai illustré l'utilité des IPM multispécifiques pour quantifier et relativiser les effets de relations interspécifiques telles que les relations prédateur-proie et la compétition. J'ai premièrement développé un IPM multispécifique intégrant des relations prédateur-proie adapté à un système d'oiseaux marins. J'ai ensuite combiné deux jeux de données provenant de suivis à long terme à l'échelle nationale dans des IPM multispécifiques qui m'ont permis d'analyser les effets de la compétition chez des passereaux. L'adaptation d'IPM multispécifiques à différents cas d'étude m'a permis de mettre en avant les avantages de cette méthode pour répondre à des questions écologiques, de faire le bilan des apports méthodologiques mais aussi de comprendre quelles sont les limites de cette approche. Ces différents points seront exposés dans la première partie de la discussion. En globalité, les IPM multispécifiques sont des modèles prometteurs pour répondre à une large gamme de questionnements, et réservent encore beaucoup d'autres applications au-delà de la caractérisation des relations prédateur-proie et de compétition. Premièrement, ces approches pourraient être utilisées afin de projeter la dynamique future des espèces tout en tenant compte des facteurs qui structurent leur dynamique. Deuxièmement, après avoir testé les modèles sur des cas d'étude simples, une perspective de développement futur serait d'étendre ces modèles à un plus grand nombre d'espèces en interaction pour améliorer notre compréhension de la structuration et de la dynamique à l'échelle des communautés. Enfin, les IPM multispécifiques pourraient être particulièrement utiles pour élaborer des plans de gestion. Ils pourraient notamment permettre de comprendre et prédire les répercussions de mesures prises à l'échelle d'une espèce sur l'ensemble de la communauté. La suite de la discussion exposera ces différentes possibilités d'extension de ces modèles.

1. Les IPM multispécifiques pour comprendre la dynamique des espèces en interaction.

1.1. Apports écologiques

Dans les différents cas d'étude, les IPM multispécifiques ont permis d'une part, de mettre en évidence des relations interspécifiques (prédateur-proie et compétition), et d'autre part, d'analyser comment elles affectent les paramètres démographiques des espèces comme la survie ou les paramètres reproducteurs. Plus précisément, la première analyse sur le système d'oiseaux marins a montré l'effet positif d'une augmentation du nombre de pétrels bleus, la proie principale du labbe subantarctique durant la saison de reproduction sur l'île de Mayes, sur la probabilité d'avoir des poussins à l'envol chez les labbes. Cette relation était attendue, les pétrels bleus étant la proie principale des labbes pendant la période reproduction (Pacoureau et al. 2019c), ce qui confirme empiriquement la capacité des IPM multispécifiques à identifier et des relations tropiques entre espèces jusque-là supposées mais pas encore démontrées. Par ailleurs, ce travail est la première démonstration formelle des liens entre la dynamique des pétrels bleus et celle des labbes subantarctiques. La seconde étude a mis en évidence des effets densité-dépendants interspécifiques négatifs chez les mésanges bleus et charbonnières impactant la survie apparente des juvéniles. Les effets de la compétition interspécifique étaient déjà bien connus chez les mésanges (Dhondt 2012, Møller et al. 2018, Gamelon et al. 2019) mais c'est la première fois qu'ils sont détectés *via* l'utilisation de suivis participatifs à large échelle spatiale sans utilisation de nichoirs. Par cette étude, nous montrons que les processus de compétition connus à l'échelle de quelques sites étudiés intensivement peuvent être généralisés à large échelle. Enfin, la dernière étude concernant les fauvettes a montré que, lorsque que le nombre de fauvettes à tête noire augmentait, la survie apparente des juvéniles de fauvettes des jardins était négativement impactée. Des travaux anciens avaient déjà mis en évidence des relations de compétition comportementale entre ces deux espèces par l'exclusion de territoires (Garcia 1983). Notre travail a permis de révéler que ces interactions n'étaient pas uniquement d'ordre comportemental, mais s'accompagnent bien d'une compétition entre les deux espèces ayant des conséquences démographiques pour l'espèce dominée comportementalement et numériquement.

Au-delà des effets interspécifiques, des effets densité-dépendants intraspécifiques négatifs ont été détectés dans l'ensemble des espèces étudiées. Nous avons notamment montré que dans les relations

de compétition pour les territoires et la nourriture chez les passereaux, l'effet de la compétition intraspécifique était toujours nettement plus fort que l'effet de la compétition interspécifique. Ce résultat est cohérent avec la théorie qui prédit que pour que deux espèces en compétition pour des ressources communes soient présentes dans un même habitat, il est nécessaire que la compétition intraspécifique soit supérieure à la compétition interspécifique de manière à assurer la coexistence des espèces (Chesson 2000, Barabás et al. 2016). Dans le système d'oiseaux marins, nous avons démontré des effets densité-dépendants intraspécifiques négatifs qui affectent la probabilité d'avoir des poussins à l'envol chez les labbes. A l'inverse des passereaux, ce sont les effets des relations interspécifiques (disponibilité en proie) qui ont une plus forte influence sur la probabilité d'avoir des poussins à l'envol pour les labbes par rapport aux interactions intraspécifiques (densité dépendance). En effet, la disponibilité en proies influe directement sur la quantité de nourriture que les labbes peuvent apporter à leurs poussins et détermine aussi la force de la compétition intraspécifique liée à la ressource en proies.

Dans ces modèles, nous avons aussi analysé le rôle de l'environnement dans la dynamique des espèces. La prise en compte des effets de l'environnement dans le système oiseaux marins a mis en évidence l'effet des conditions en mer sur les paramètres de reproduction des pétrels. En tenant compte à la fois des interactions prédateur-proie et des conditions environnementales, nous avons montré que le succès reproducteur des pétrels bleus était principalement affecté par les conditions en mer alors que le succès reproducteur des labbes était majoritairement impacté par la présence des proies durant la saison de reproduction. Ces relations traduisent une dynamique ascendante « bottom-up » bien connue chez les oiseaux marins (Aebischer et al. 1990, Frederiksen et al. 2006, Lauria et al. 2013). Les IPM multispécifiques nous ont aussi permis de prendre en compte la qualité de l'habitat qui peut modifier les effets des interactions de compétition entre espèces. En effet, la compétition est liée à l'utilisation de ressources communes qui sont limitées (Keddy 1989) et cette disponibilité de ressources est dépendante de la qualité de l'habitat. Justement, la prise en compte de la qualité de l'habitat dans l'IPM multispécifique Mésanges a montré des relations de compétition variables selon l'habitat. Dans les habitats qualifiés d'habitats favorables à la mésange bleue, cette dernière a un léger avantage dans les relations de compétition avec un effet plutôt négatif du nombre de mésanges bleues sur la survie juvénile des mésanges charbonnières. Cet avantage s'inverse dans les habitats considérés moins favorables avec un effet négatif du nombre de mésanges charbonnières sur la survie juvénile des mésanges bleues. Un dernier type de covariable que nous avons pris en compte dans un IPM

multispécifique est un indice phénologique concernant la reproduction. Nous avons montré que lorsque que la reproduction des fauvettes des jardins est largement tardive par rapport à celle des fauvettes à tête noire, la survie juvénile apparente chez les fauvettes des jardins diminue. Il semblerait que les fauvettes à tête noire aient une plus grande plasticité phénologique (Moussus et al. 2011) leur permettant d'ajuster leur période de reproduction en fonction des conditions environnementales alors que la fauvette des jardins semble avoir une période de reproduction peu flexible majoritairement déterminée par la photopériode, comme il est commun chez les migrateurs longue distance (Gwinner 1996). Ainsi, ce résultat peut mettre en évidence l'effet de l'environnement sur ces espèces avec lors des années précoces, une reproduction précoce de la tête noire, alors que la fauvette des jardins n'ajuste pas sa période de reproduction et les conséquences de ce manque d'ajustement est visible sur la survie juvénile.

En résumé, les IPM multispécifiques sont de bons candidats pour évaluer l'existence et l'intensité des processus fondamentaux de régulation des populations. Ils permettent de détecter différentes interactions interspécifiques (prédation, compétition) mais aussi de détecter des interactions à l'intérieur même d'une population (densité dépendance intraspécifique). Ces mêmes analyses permettent aussi de faire ressortir l'effet des conditions de l'environnement, comme les conditions climatiques, les effets de l'habitat ou encore de la disponibilité en ressources à des niveaux trophiques inférieurs. Dans ce travail de thèse, les oiseaux ont été pris comme exemple mais ces modèles peuvent *a priori* tout à fait être adaptés à d'autres groupes dès lors que des suivis le permettent. En effet, il existe des IPM adaptés aux mammifères (e.g. Rhodes et al. 2011, Regehr et al. 2018, Gamelon et al. 2021), aux amphibiens (e.g. Duarte et al. 2017) ou aux poissons (Maunder and Punt 2013) qui pourraient être étendus à l'échelle multispécifique lorsque des questions écologiques et des suivis le permettent. Ainsi, les IPM multispécifiques permettent de répondre à divers questionnements écologiques sur différentes espèces cibles et sont particulièrement utiles pour améliorer notre compréhension des mécanismes influençant la dynamique d'espèces en interactions.

1.2. Intérêts méthodologiques

Le principal avantage de l'utilisation des IPM multispécifiques est qu'ils permettent d'utiliser l'effectif estimé d'une population afin d'analyser son effet sur les paramètres démographiques d'une autre espèce. Ainsi, les IPM permettent de corréler non pas des effectifs avec des effectifs, mais des effectifs avec des paramètres démographiques. Pour comprendre les conséquences d'un changement d'effectif

d'une population, il est important de se rapprocher des causes, c'est-à-dire de la modification de paramètres démographiques. En effet, les effectifs sont la résultante des processus démographiques (survie, reproduction, émigration, immigration). Ainsi pouvoir étudier directement les processus démographiques permet d'analyser les causes, plutôt que les conséquences. Il est ainsi possible d'intégrer des effets densité-dépendants sur les paramètres démographiques individuels tout en tenant compte de l'incertitude des données due à la stochasticité démographique et aux biais de détection. A l'échelle monospécifique, des simulations ont démontré une meilleure précision dans les estimations des relations densité-dépendantes intraspécifiques grâce aux IPM par rapport à un modèle de régression conventionnel (Abadi et al. 2012). Par ailleurs, les simulations à l'échelle multispécifiques indiquent une meilleure estimation des phénomènes densité-dépendants interspécifiques lorsque différents jeux de données (comptage, capture-recapture, données de reproduction) sont combinés dans des IPM multispécifiques par rapport à des modèles utilisant uniquement des comptages (Barraquand and Gimenez 2019). Ainsi, les IPM multispécifiques fournissent un cadre méthodologique permettant de comprendre et de quantifier les mécanismes par lesquels les populations sont régulées. Dans ces différents travaux, les phénomènes densité-dépendants ont été analysés par des relations linéaires, mais ces explorations pourraient être facilement entendues à des relations non-linéaires pour caractériser au mieux les différentes relations pouvant exister entre espèces (Gimenez et al. 2006).

Les IPM multispécifiques nous ont aussi permis de prendre en compte des covariables supplémentaires comme des séries temporelles de conditions climatiques, de considérer la qualité de l'habitat ou encore de tenir compte de la phénologie des espèces. D'une part, nous avons pu analyser les contributions relatives des effets de l'environnement par rapport aux effets des interactions entre individus/espèces. Par exemple, dans le système labbe-pétrel, nous avons montré que la contribution de l'environnement était majoritaire dans la dynamique des pétrels alors que pour les labbes, ce sont plutôt les relations interspécifiques et intraspécifiques qui contribuent le plus à leur dynamique. D'autre part, nous avons analysé comment les variations de l'environnement peuvent moduler les interactions entre espèces. Par exemple, dans le système mésange nous avons montré que les effets de la compétition interspécifique différaient selon la qualité de l'habitat. Aussi, nous avons regardé comment les différences de phénologie de reproduction interspécifiques pouvaient moduler les effets de la compétition entre les fauvettes, en ajoutant une interaction entre phénologie et intensité de compétition interspécifique. Nous avons ainsi montré que la compétition interspécifique, c'est-à-dire

l'effet du nombre de fauvettes à tête noire sur la survie apparente des juvéniles de fauvettes des jardins, était plus forte lorsque que les périodes de reproduction des deux espèces étaient plus proches.

Par ailleurs, les IPM permettent de proposer des modèles structurés en classes. De cette manière, on ne considère pas que l'ensemble des individus de la population ont un effet identique dans les relations interspécifiques (Miller and Rudolf 2011). Par exemple, dans les systèmes passereaux, l'effet de la compétition sur le nombre de poussins à l'envol a été étudié en fonction de la présence des autres adultes reproducteurs en début de reproduction alors que l'effet sur la survie juvénile apparente est lié à la présence des adultes et des jeunes à la fin de la reproduction. Dans le système d'oiseaux marins, la structuration en classes a permis de prendre en compte le statut reproducteur des espèces dans l'analyse des effets de l'environnement et des interactions entre espèces sur les paramètres démographiques. Cela a notamment permis de montrer que ce sont majoritairement les individus non reproducteurs qui sont les plus sensibles aux effets de l'environnement. En effet, les individus qui prennent la décision de ne pas se reproduire sont généralement des individus en moins bonne condition physique (Chastel et al. 1995, Cam et al. 1998), et sont ainsi plus sensibles aux conditions environnementales. La prise en compte de cette hétérogénéité entre individus permet d'observer cette différence de réponse entre reproducteurs et non reproducteurs, alors que considérer les individus comme équivalents nous aurait potentiellement fait manquer ces effets de l'environnement. La flexibilité des modèles permet d'adapter les analyses selon les cycles de vie de différentes espèces et les données disponibles. Par exemple, le modèle pour les oiseaux marins est un modèle complexe avec de nombreuses classes chez les adultes se décomposant selon le statut reproducteur de l'année en cours tout en tenant compte du statut reproducteur de l'année précédente. Au contraire, pour les passereaux, le modèle est simplifié avec deux classes d'âges, une pour les individus de plus d'un an et une pour les individus de moins d'un an.

Les IPM ont le potentiel d'aborder des questions écologiques à très large échelle en utilisant des données de la science participative (Ahrestani et al. 2017). Même si les programmes de sciences participatives sont en nette augmentation (MacPhail and Colla 2020), ils restent sous-exploités en recherche du fait des problèmes liés aux protocoles parfois informels, à l'effort variable dans le temps et aux potentiels biais d'échantillonnage. Les méthodes qui utilisent des effets aléatoires et des structures hiérarchiques permettent de tenir compte de ces biais (Sauer and Link 2011, Sullivan et al. 2014), tout comme les IPM qui offrent, en plus, la possibilité de combiner des données provenant de différents programmes de science participative (Ahrestani et al. 2017). Ils ont ainsi le potentiel de

révéler des tendances de population ainsi que des variations de processus démographiques à larges échelles spatiales et temporelles. Par exemple, grâce à la combinaison de deux jeux de données provenant de suivis participatifs à long terme, le STOC capture et le STOC point d'écoute, nous avons pu étudier la compétition interspécifique entre des espèces de passereaux à l'échelle de l'ensemble des populations françaises. L'analyse jointe de ces deux jeux de données dans un IPM multispécifique permet d'obtenir des informations sur les tailles de population et sur des paramètres démographiques tels que la survie et le nombre de poussins à l'envol ainsi que d'estimer des relations interspécifiques. A la différence de la majorité des études ayant analysé les relations interspécifiques sur la démographie des passereaux (Dhondt 2012), cette méthode permet de se passer de suivis en nichoirs. Nous avons appliqué notre méthode sur un système d'espèces très bien connu : la mésange bleue et la mésange charbonnière (Dhondt 2010, Møller et al. 2018, Gamelon et al. 2019), dans l'objectif de valider notre méthode. Nous avons trouvé des résultats proches de ce qui était connu sur ce système permettant de vérifier empiriquement la validité de notre approche. Ce modèle peut ainsi servir de modèle de base pour analyser les effets de la compétition dans des systèmes de passereaux pour lesquels des données de capture-recapture et de comptage sont disponibles, sans données de suivi de leur reproduction. De cette manière, cette méthode peut être appliquée à large échelle spatiale et temporelle et sur un grand nombre d'espèces. Les mêmes données que celles utilisées pour la France existent à l'échelle continentale (européenne) : les passereaux communs sont suivis par capture-recapture dans la majorité des pays européens (programme EuroCES, European Constant ringing Effort Sites), et ils sont comptés dans la totalité des pays européens avec des méthodes similaires à celles du STOC point d'écoute (connu sous le terme Breeding Bird Survey, coordonné par le European Bird Census Concil). Les limites de répartition et de niches écologiques étant souvent transfrontalières, des approches à encore plus large échelle spatiale sembleraient préférables pour de futures études portant sur les processus écologiques régulant la coexistence d'espèce.

1.3. Contraintes

La principale contrainte évidente et inhérente à l'usage d'IPM multispécifique est qu'ils nécessitent différents jeux de données permettant de mettre en place ce type d'analyse. En effet, il faut pouvoir disposer au minimum de données de suivis longitudinaux individuels et de comptage pour l'ensemble des espèces que l'on souhaite étudier. La disponibilité et la qualité des données vont définir le niveau de complexité du modèle. Par exemple, nos données ne nous permettaient pas de savoir combien

d'œufs avaient éclos chez les passereaux alors que c'est une information qui était disponible chez les oiseaux marins. Ainsi, nous pouvions distinguer des différences de statut reproducteur chez les oiseaux marins ce qui n'était pas faisable pour les passereaux. Plus il est possible de prendre en compte différentes sources de données, plus la qualité de l'estimation des paramètres démographiques est améliorée. Barraquand & Gimenez (2019) ont notamment montré que les modèles combinant des données de comptage, de capture-recapture et de reproduction permettait d'avoir des estimations plus précises que lorsque que l'un des jeux de données était manquant. Dans le modèle passereaux, l'absence d'information sur le succès reproducteur n'a pas empêché l'estimation du nombre de jeunes à l'envol par adulte, grâce à la combinaison des données de capture-recapture et de comptage dans l'IPM multispécifique. Cependant, le modèle semble avoir des difficultés à capturer les variations de ce paramètre dans le temps, nous donnant des estimations plutôt plates qui ne nous ont pas permis de mettre en évidence des effets densité-dépendants. Une possibilité d'améliorer l'estimation du nombre de jeunes à l'envol serait d'intégrer une troisième source de données dans l'IPM informant sur ce paramètre comme le nombre de reproducteurs ou le nombre de recrues pour estimer le taux de recrutement (Gamelon et al. 2016, 2019), en utilisant, par exemple, les données provenant de suivis en nichoirs existants en France. Par ailleurs, l'avantage de travailler avec l'inférence bayésienne est qu'il est possible d'ajouter des priors informatifs basés sur des études antérieures pour aider le modèle à estimer des certains paramètres.

Par ailleurs, la quantité de données récoltées doit être suffisante pour pouvoir estimer des paramètres démographiques. Par exemple, dans les modèles passereaux, bien que les données soient disponibles à l'échelle du site, nous avons dû agréger les différents jeux de données à l'échelle de la France. En effet, en prenant les jeux de données séparément, le nombre d'individus capturés aurait été trop faible pour réussir à estimer des survies séparément pour chaque site tout en tenant compte de différentes classes d'âge. Ainsi, nous avons étudié des grands patrons, plutôt que d'étudier la dynamique des espèces à une échelle locale, populationnelle, comme nous avons pu le faire dans le modèle oiseaux marins. L'agrégation des données entre sites implique des hypothèses importantes dans nos modèles. Nous avons, par exemple, supposé que les paramètres démographiques (survie, succès reproducteur) fluctuaient de manière synchrone entre les différents sites. Aussi, nous avons fait l'hypothèse que la compétition, qui est un phénomène local, puisse être généralisée à l'ensemble des sites. De ce fait, la précision dans la détection des phénomènes de compétition est beaucoup plus faible. Une perspective

d'amélioration pour ce travail serait de réussir à introduire l'échelle du site dans les modèles malgré le faible nombre de données à cette échelle.

A l'inverse des expériences de manipulation d'espèce dans l'environnement qui peuvent concrètement mettre en évidence des processus écologiques comme par exemple la compétition, ici nous basons nos analyses à partir de données récoltées sans action sur l'environnement. Dans les IPM multispécifiques que nous avons construits, nous corrélons les effectifs estimés d'une espèce aux paramètres démographiques d'une autre espèce. Lorsqu'une corrélation est détectée, nous l'appelons directement par le processus écologique supposé, c'est-à-dire de la compétition interspécifique ou encore des relations de prédation. Cependant, il existe une différence entre corrélation et causalité. En effet, nous pourrions observer une covariation des effectifs et des paramètres démographiques sans que cela ne soit lié au processus écologique supposé mais lié à d'autres facteurs. Ce problème d'inférence d'interactions biotiques est un sujet particulièrement sensible en écologie, comme notamment dans les études de co-occurrence (Freilich et al. 2018) ou de distribution d'espèces (Dormann et al. 2012, Poggiato et al. 2021). Dans le cadre de manipulations expérimentales, il est possible d'exclure complétement une espèce d'une zone géographique d'intérêt (e.g. Garcia 1983). De cette manière, il est possible d'analyser concrètement l'effet de l'absence d'une espèce sur les autres espèces et de mettre en évidence des processus écologiques. Par exemple, l'exclusion des mésanges charbonnières de nichoirs, permet une recolonisation des mésanges bleues (Dhondt and Eyckerman 1980). Ainsi on peut mettre en évidence l'effet de la compétition interspécifique pour les nichoirs (Dhondt and Eyckerman 1980). Cependant, ces expériences sont difficiles à mettre en place, surtout si l'on souhaite analyser des effets sur le long terme notamment sur les paramètres démographiques (survie, succès de reproduction). Aussi, les effets observés sur un site expérimental ne sont pas nécessairement généralisables à d'autres sites d'étude. Enfin, ces expériences deviennent particulièrement complexes à mettre en place lorsqu'il s'agit d'analyser l'ensemble des processus écologiques intervenant dans la dynamique d'une communauté composée d'un grand nombre d'espèces. De ce fait l'utilisation des IPM multispécifiques, plus simples à mettre en place et plus adaptables, permet tout de même d'apporter sa contribution pour appréhender les différentes interactions structurant une communauté. De par l'inférence bayésienne et la propagation de l'incertitude provenant de l'ensemble des données et des processus démographiques, on peut avec précaution analyser la probabilité qu'une interaction soit réellement importante dans la dynamique des espèces. Cependant, cela n'enlève pas le risque que cette relation puisse être la résultante d'autres

processus comme par exemple un forçage climatique plutôt qu'une relation interspécifique supposée. Le fait de pouvoir tenir compte de plusieurs covariables aussi bien abiotiques que biotiques dans la même analyse permet tout de même d'analyser la contribution de chaque facteur à la dynamique des espèces. Bien-sûr, pouvoir prendre en compte l'ensemble des facteurs qui peuvent impacter les espèces est particulièrement complexe et est impossible à mettre en pratique. Ainsi, la manière la plus prudente de construire les IPM multispécifiques est d'avoir une bonne connaissance de la littérature sur les espèces étudiées, de manière à ne pas oublier de prendre en compte des facteurs supposés structurer la dynamique des espèces, lors de la construction des modèles, et d'interpréter avec précaution les corrélations mises en évidence par le modèle.

Une autre contrainte importante des IPM multispécifiques est le temps d'analyse. En effet, l'approche bayésienne nécessite un long temps de calcul pour permettre aux chaines MCMC d'atteindre une convergence assurant une bonne précision dans l'estimation *a posteriori* des différents paramètres (Brooks and Gelman 1998). Les modèles utilisés dans le cadre de cette thèse requièrent en moyenne cinq jours pour atteindre une bonne convergence des chaines pour l'ensemble des paramètres. Bien que ce temps puisse paraitre long, une partie du travail effectué dans cette thèse a été consacré à l'optimisation des modèles pour améliorer les temps de calculs. En effet, les premiers modèles concernant les oiseaux marins ont été construits avec le package Jags (Plummer 2003) avec des temps de calcul de l'ordre de dix jours. Dans l'objectif d'optimiser les temps de calcul, les modèles ont ensuite été adaptés au package Nimble (de Valpine et al. 2017). Le langage (BUGS) utilisé pour l'écriture des modèles reste très proche entre Nimble et Jags, mais Nimble possède quelques avantages supplémentaires comme notamment une compilation des modèles en C++ permettant de gagner en vitesse de calcul. De plus, Nimble dispose de différents algorithmes d'échantillonnages prédéfinis que l'on peut facilement définir et adapter selon les différents paramètres à estimer, pour améliorer la convergence. Par exemple, dans le cas de paramètres avec des valeurs corrélées, l'utilisation de l'option « block sampling » permet d'échantillonner les valeurs des paramètres de manière conjointe pour améliorer l'efficacité des échantillonneurs. Ainsi, Nimble a permis de diviser les temps de calcul par deux et d'améliorer la convergence des paramètres. Dans les modèles passereaux, la partie concernant les données de capture-recapture est écrite selon un modèle Cormack-Jolly-Seber (Lebreton et al. 1992) contrairement au multi-événement utilisé dans les modèles oiseaux marins (Pradel 2005). Cela nous a permis d'utiliser le package nimbleEcology (Goldstein et al. 2019) qui, associé à Nimble, offre la possibilité d'utiliser des distributions spécialement adaptées aux modèles CJS. Ces distributions

permettent d'éliminer les états latents des vraisemblances, permettant en conséquence de considérablement diminuer les temps de calcul dans les IPM. Par ailleurs, une simple modification de la distribution adaptée aux modèles CJS dans nimbleEcology permet de réduire le nombre de vraisemblances que doit calculer le modèle en regroupant l'ensemble des individus possédants la même histoire de capture. Par exemple, dans le modèle mésange, il y a 19365 individus qui, regroupés par groupe partageant les mêmes histoires de capture, forment 4071 histoires différentes. Ensuite, chaque vraisemblance est multipliée par le nombre d'individu composant le groupe pour obtenir la vraisemblance globale (Turek et al. 2016). En conséquence, le temps de calcul est largement réduit (de 15 jours à 5 jours). Bien que nous ayons réussi, à notre niveau, à diminuer les temps de calcul des IPM multispécifiques, l'optimisation des modèles reste une perspective de travail importante pour limiter la contrainte du temps de calcul.

2. Quel futur pour les IPM multispécifiques ?

2.1. Un outil pour prédire la dynamique d'espèces en interaction

L'approche traditionnelle pour prédire l'évolution de la dynamique des espèces au cours du temps consiste à analyser les données démographiques et tailles de populations d'une manière précise dans une première analyse. Dans un second temps, les estimations de paramètres sont réutilisées pour prédire l'évolution d'une population. L'avantage de l'utilisation des IPM est qu'ils permettent de faire ces deux étapes en une seule analyse. En effet, les IPM estiment directement la dynamique d'une population en liant les données démographiques et les tailles de populations tout en propageant les différentes sources d'incertitudes. Il est ensuite possible de prédire l'évolution de la dynamique des espèces en gardant la même analyse, en ajoutant dans la boucle de calcul le nombre d'années de prédiction. Ainsi, aucune information n'est perdue et l'ensemble des incertitudes associées à la stochasticité du processus et à l'incertitude des paramètres sont propagées dans les prédictions (Schaub and Kéry 2021). Bien-sûr ces modèles proposent une projection simplifiée de l'évolution d'une population car ils ne permettent pas de prendre en compte la plasticité des espèces face aux changements environnementaux, ni les phénomènes microévolutifs.

De cette manière, il est possible d'entrevoir le futur des espèces en tenant par exemple compte des effets de l'environnement ainsi que des relations intraspécifiques et interspécifiques. Dans un travail

préliminaire, nous avons tenté de faire des prédictions sur le système labbe-pétrel en utilisant des prédictions de nos variables climatiques (Mode annulaire de l'hémisphère sud, température de surface de la mer et concentration en chlorophylle a). Les prédictions des variables climatiques ont été faites à partir de modèle de moyennes mobiles autorégressives intégrées (ARIMA) (Hyndman and Athanasopoulos 2018). Ensuite, les paramètres démographiques des espèces ont été estimés en fonctions des prédictions des variables climatiques et des évolutions des tailles des espèces. Les prédictions ont été faites en dehors de l'IPM multispécifique car des problèmes non résolus apparaissaient quand les estimations étaient faites en une seule et même analyse dans l'IPM multispécifique. Les distributions *a posteriori* des différents paramètres ont été récupérées à partir de l'IPM multispécifique et l'ensemble du modèle de prédiction a été écrit avec des lois statistiques pour garder la même stochasticité que dans l'IPM. Ainsi, nous avons essayé de correspondre au mieux aux estimations que nous aurions pu obtenir en faisant ces prédictions directement *via* l'IPM multispécifique. Les modèles ARIMA nous ont fourni des prédictions peu variables des covariables environnementales dans le temps, entrainant des prédictions de tailles de population relativement peu fluctuantes au cours du temps. Pour montrer l'importance des relations entre espèces nous avons introduit une chute fictive du nombre de pétrels au bout de huit années de prédiction (Fig. D.1).

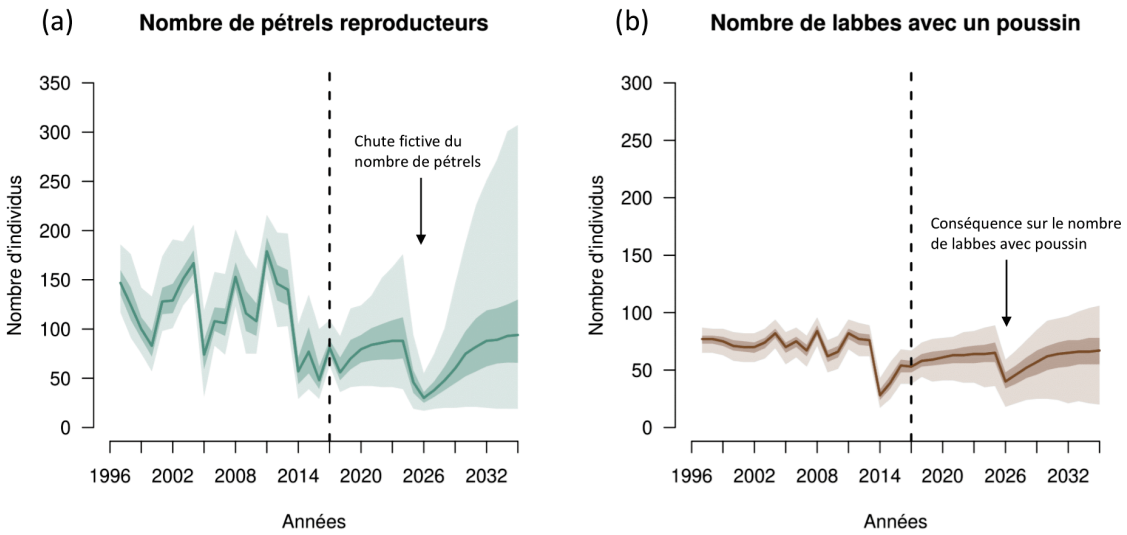

Figure D.1. Prédictions entre 2017 et 2035 du nombre de (a) pétrels bleus reproducteurs et (b) labbes subantarctiques qui réussissent à mener au moins un poussin à l'envol en induisant une chute fictive du nombre de pétrels. Les zones colorées sont les intervalles de confiances à 50% et 95%.

Nous observons l'effet de la baisse du nombre de pétrels sur le nombre de labbes qui réussissent leur reproduction avec au moins un poussin (Fig. D.1). Ces résultats montrent l'intérêt de pouvoir prédire

la dynamique de plusieurs espèces dans une même analyse pour pouvoir prendre en compte les effets interspécifiques. Par exemple, si l'une des espèces subit une chute ou une augmentation de son effectif en lien avec les conditions environnementales, cela peut avoir des conséquences sur les espèces avec qui elle est en interaction. Ainsi, même si la dynamique d'une espèce ne semble pas être sensible aux conditions environnementales, elle peut être indirectement affectée, *via* ses interactions avec les autres espèces.

Ces prédictions permettent de tenir compte de la variabilité associée aux processus démographiques cependant nous ne tenons pas compte de la stochasticité des processus environnementaux. En effet, les valeurs prédites par les modèles ARIMA sont intégrées dans le modèle en tant que covariables et ne permettent pas de tenir compte de la stochasticité environnementale. Il serait tout à fait possible de prédire les valeurs futures des variables environnementales à partir de distributions de probabilités fixées en fonction des covariables pour simuler l'incertitude environnementale (Oppel et al. 2014) ou de prendre en compte différents scénarios climatiques (Barbraud et al. 2011). Le développement d'une approche qui permettrait de relier des prédictions de scénarios environnementaux avec les IPM serait particulièrement efficace pour dériver des projections précises de l'évolution des populations. Bien que l'intégration de la stochasticité démographique et environnementale dans les modèles puisse entraîner une incertitude considérable autour des projections de population (Jenouvrier 2013), les intervalles de crédibilité plus larges représentent une évaluation plus réaliste de la dynamique future des populations.

2.2. Vers des systèmes plus complexes

Dans ce travail de thèse, nous avons abordé des systèmes « simples », c'est-à-dire des systèmes avec peu d'espèces en interaction. Nous avons analysé les effets des interactions (prédateur-proie, compétition) en analysant uniquement deux espèces à la fois. Cependant, les communautés sont composées d'un grand nombre d'espèces et sont structurées par de nombreuses interactions aussi bien positives, négatives que neutres (Ovaskainen et al. 2017). Par exemple, dans un système d'oiseaux nichant en cavité, des interactions multiples et complexes ont été mises en évidence (Fig. D.2) *via* l'analyse de l'occupation des cavités (Orchan et al. 2013).

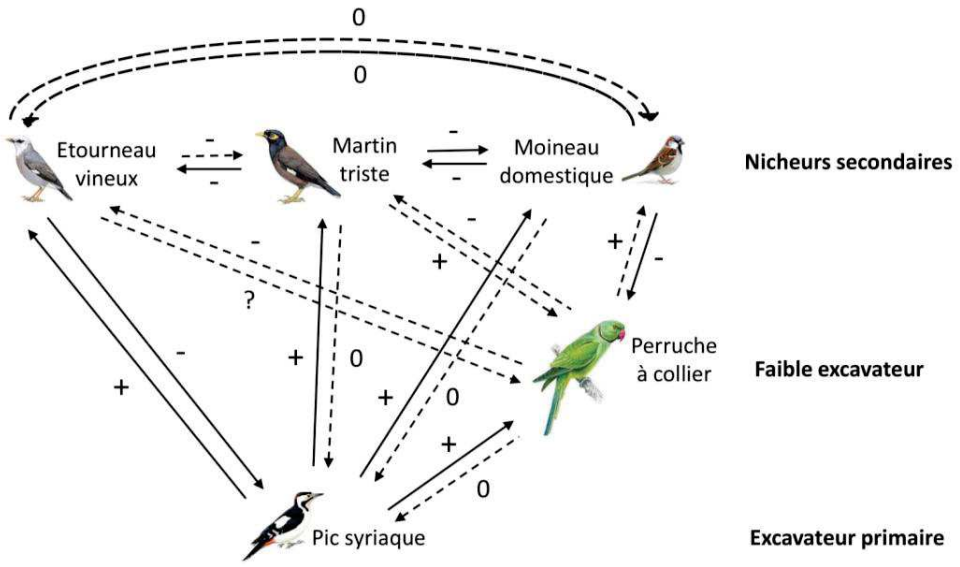

Figure D.2. Schéma des interactions mises en évidence à l'intérieur d'une communauté impliquant cinq espèces d'oiseaux nichant en cavité dans un parc urbain en Israël. L'importance relative des interactions interspécifiques est représentée par le signe et l'épaisseur des flèches. Figure modifiée et traduite de Orchan et al. (2013)

L'avantage de l'IPM multispécifique est qu'il pourrait, à travers l'utilisation optimale toutes les sources de données disponibles, permettre d'analyser de manière conjointe l'ensemble des interactions dans une communauté tout en tenant compte de la structuration en stade (âge, taille) des populations. En conséquence, ils permettraient d'identifier et de comparer l'intensité des interactions au sein de la communauté et d'analyser dans quelles mesures chaque espèce contribue à la dynamique globale. Ainsi, pour pouvoir comprendre et prédire au mieux la dynamique d'une communauté, il faut être capable de complexifier les IPM développés dans ce travail. D'un point de vue pratique, la complexification des modèles ne semble pas poser de problème. Il suffirait de créer des IPM pour chaque espèce que l'on souhaite étudier pour ensuite lier les espèces entre elles en utilisant les tailles de populations estimées pour une espèce pour analyser leurs effets sur les paramètres démographiques des autres espèces. D'un point de vue opérationnel, il est possible que des modèles plus complexes aient un temps de calcul particulièrement élevé ou que la convergence des chaines ne soit pas atteinte pour l'ensemble des paramètres. Par ailleurs, il faudrait veiller à ce que la prise en compte d'un grand nombre d'interactions ne complexifie pas de manière abusive le modèle au risque de ne pas faire ressortir les interactions importantes. Une recommandation serait de ne tenir compte uniquement des interactions qui sont prédites d'un point de vue écologique pour ne pas surcharger le modèle d'interactions inutiles qui pourraient entrainer des problèmes de convergence. En somme, l'extension

des modèles multispécifiques à un grand nombre d'espèces est une perspective prometteuse pour améliorer la compréhension de la dynamique à l'échelle des communautés mais qui reste un défi méthodologique et nécessite d'intégrer des *a priori* théoriques robustes.

2.3. Applications pour la gestion

Il existe de nombreux cas dans lesquels l'Homme souhaite intervenir dans la dynamique d'une population animale. Par exemple, on peut souhaiter augmenter la taille d'une population d'espèce menacée ou au contraire éradiquer une espèce invasive, mais aussi souhaiter exploiter des populations animales dans le cadre de la pêche ou de la chasse (e.g. Gamelon et al. 2021). Pour satisfaire au mieux les objectifs de gestion envisagés, il est nécessaire de suivre les changements dans les paramètres démographiques en identifiant les taux vitaux ayant la plus grande influence sur la croissance de la population à gérer et en déterminant les différents facteurs extérieurs (interactions avec d'autres espèces, environnement) pouvant influencer la dynamique de l'espèce. Les IPM permettent de gagner en précision dans les estimations des paramètres et sont particulièrement utiles pour détecter des tendances chez des populations de faible taille, ainsi que pour détecter des déclins subtils (Abadi et al. 2010a, Rhodes et al. 2011). Ainsi, les IPM peuvent être des outils particulièrement bien adaptés pour la conservation de la faune (Zipkin and Saunders 2018). Plusieurs études ont utilisé les IPM pour examiner les différents facteurs qui contribuent à la dynamique de la population et par conséquent d'appréhender et de prioriser les potentielles actions de conservation comme par exemple, l'installation de nichoirs, le contrôle des prédateurs, l'alimentation complémentaire (Altwegg et al. 2014, Lieury et al. 2015, Margalida et al. 2020). Par exemple, Demerdzhiev et al. (2015) ont montré que les mesures de conservation concernant l'Aigle impérial (*Aquila heliata*) devaient se focaliser sur l'amélioration de la survie des jeunes en réduisant notamment le risque d'électrocution. A l'échelle multispécifique, les IPM offrent aussi la possibilité d'examiner la contribution de chaque espèce à la dynamique de la communauté et ainsi de pouvoir anticiper l'effet de la modification de la dynamique d'une espèce sur les espèces avec lesquelles elle interagit. Dans l'exemple des oiseaux nicheurs du parc israelien (Fig. D.2), les mesures de gestion pourraient viser à réduire la population de martin triste (*Acridotheres tristis*), une espèce invasive. Cependant, comme le montre les interactions déterminées dans ce système complexe, la présence du martin triste a un effet négatif sur l'étourneau vineux (*Sturnus burmannicus*), une autre espèce invasive impactant négativement les espèces natives comme notamment le pic syriaque (Orchan et al. 2013). En conséquence, une diminution de la population de martin triste

permettrait une prolifération des étourneaux vineux qui pourrait engendrer des effets d'autant plus négatifs sur les espèces natives. Cet exemple montre qu'il faut pouvoir comprendre les interactions au sein de l'ensemble des espèces en interaction dans une communauté pour pouvoir prendre les mesures de gestions les plus adaptées selon les objectifs.

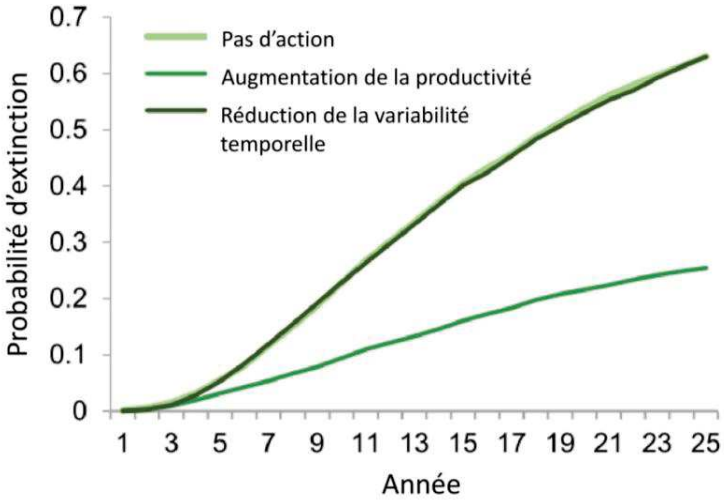

Figure D.3. Projection des probabilités d'extinction selon les actions mises en place (aucune action, augmentation de la productivité de 20%, Réduction de la variabilité temporelle de la survie adulte de 50%) pour une population fictive de passereaux à l'aide d'un IPM. Figure extraite et traduite de Zipkin & Saunders (2018).

Par ailleurs, comme expliqué précédemment, les IPM pourraient permettre de projeter la dynamique des populations sur plusieurs années en tenant compte des effets environnementaux mais aussi en y ajoutant différents scénarios de gestion. Les distributions postérieures des tailles de population futures prédites peuvent être utilisées pour analyser la viabilité d'une population dans le temps, en calculant, entre autres, des probabilités d'extinction (Servanty et al. 2014). Par exemple, Zipkin & Saunders (2018) ont simulé, grâce à un IPM appliqué à une population fictive de passereaux, des conditions augmentant la productivité de 20% (par exemple en réduisant la prédation des nids), ou qui réduisent la variabilité temporelle de la survie des adultes de 50% (par exemple, par l'élimination d'espèces compétitrices ou des prédateurs), et ont analysé les effets sur la probabilité d'extinction. Dans cet exemple, on observe qu'une augmentation de la productivité pourrait nettement faire baisser la probabilité d'extinction alors que la réduction de la variabilité temporelle de la survie adulte n'a pas d'effet (Fig. D.3). La réalisation de ce type d'exercice permet d'identifier la stratégie la plus pratique pour maintenir la persistance de la population dans le futur. De tels exercices pourraient être menés grâce aux IPM multispécifiques pour analyser l'effet de mesures sur une espèce cible mais aussi sur les

espèces de la communauté avec qui elle interagit. Ainsi, ces modèles pourraient permettre de quantifier les effets de mesure de gestion à l'échelle de la communauté.

Conclusion

Mon travail de thèse avait pour objectif de proposer une méthode permettant d'analyser les dynamiques de plusieurs espèces en interaction. Si les IPM sont de plus en plus utilisés depuis la dernière décennie et offrent de nombreuses possibilités pour répondre à des questions écologiques, ils restaient encore peu utilisés à l'échelle multispécifique. Ces modèles, particulièrement efficaces pour comprendre la dynamique de population à l'échelle monospécifique, semblaient prometteurs pour étudier la dynamique d'espèces en interaction. Ainsi, dans le cadre de ce travail, j'ai pu mettre en avant le potentiel des IPM multispécifiques pour identifier et quantifier les différents processus impactant la dynamique d'espèces en interaction à travers l'étude empirique de différents systèmes biologiques. Ces modèles ont détecté différents types de relations qui étaient attendues dans les systèmes biologiques étudiés : des relations prédateur-proie chez les oiseaux marins, des relations de compétition chez les passereaux ainsi que des relations de densité dépendance intraspécifiques. Bien que ce travail n'ait permis d'appliquer ces modèles qu'à un nombre limité de cas d'étude et ne permet pas de mesurer en intégralité les avantages et les limites de ces techniques, il ouvre des voies pour d'éventuelles utilisations et extensions de ces modèles. J'espère avoir pu, dans le cadre de ma thèse, apporter ma modeste contribution à l'écologie des populations et des communautés, ainsi qu'à la modélisation statistique.

Références

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.

Abadi, F., O. Gimenez, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010a. An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. Ecology 91:7–14.

Abadi, F., O. Gimenez, H. Jakober, W. Stauber, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2012. Estimating the strength of density dependence in the presence of observation errors using integrated population models. Ecological Modelling 242:1–9.

Abadi, F., O. Gimenez, B. Ullrich, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010b. Estimation of immigration rate using integrated population models. Journal of Applied Ecology 47:393–400.

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.

Ahola, M. P., T. Laaksonen, T. Eeva, and E. Lehikoinen. 2007. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. Journal of Animal Ecology 76:1045–1052.

Ahrestani, F. S., J. F. Saracco, J. R. Sauer, K. L. Pardieck, and J. A. Royle. 2017. An integrated population model for bird monitoring in North America. Ecological Applications 27:916–924.

Allee, W. C. 1931. Co-operation among animals. American Journal of Sociology 3:386–398.

Altwegg, R., A. Jenkins, and F. Abadi. 2014. Nestboxes and immigration drive the growth of an urban Peregrine Falcon *Falco peregrinus* population. Ibis 156:107–115.

Amininasab, S. M., O. Vedder, E. Schut, B. de Jong, M. J. L. Magrath, P. Korsten, and J. Komdeur. 2016. Influence of fine-scale habitat structure on nest-site occupancy, laying date and clutch size in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. Acta Oecologica 70:37–44.

Amundsen, P. A., R. Knudsen, and A. Klemetsen. 2007. Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. Journal of Animal Ecology 76:149–158.

Barabás, G., M. J. Michalska-Smith, and S. Allesina. 2016. The effect of intra- and interspecific competition on coexistence in multispecies communities. American Naturalist 188:E1–E12.

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. Journal of Animal Ecology 80:89–100.

Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2005. Environmental Conditions and Breeding Experience Affect Costs of Reproduction in Blue Petrels. Ecology 86:682–692.

Barraquand, F., and O. Gimenez. 2019. Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species. Ecological Modelling 411.

Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating Mark-Recapture-Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. Biometrics 58:540–547.

Both, C., M. Van Asch, R. G. Bijlsma, A. B. Van Den Burg, and M. E. Visser. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? Journal of Animal Ecology 78:73–83.

Both, C., and M. E. Visser. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. Nature 411:296–298.

Boukal, D. S., A. Bideault, B. M. Carreira, and A. Sentis. 2019. Species interactions under climate change: connecting kinetic effects of temperature on individuals to community dynamics. Current Opinion in Insect Science 35:88–95.

ter Braak, C. J. F., A. J. van Strien, R. Meijer, and T. J. Verstrael. 1994. Analysis of monitoring data with many missing values; which method? Pages 663–673 *in* E. J. M. Hagemeijer and T. J. Verstrael, editors. Bird Numbers 1992: Distribution, Monitoring and Ecological Aspects. Voorburg: Statistics Netherlands.

Brook, B. W., and C. J. A. Bradshaw. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. Ecology 87:1445–1451.

Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. Journal of Computational and Graphical Statistics 7:434–455.

Brumbaugh, D. R., T. Agardy, and F. Staub. (n.d.). Introduction to Marine Conservation Biology: Trophic Interactions in a Marine Community. (Exercise solutions). Network for Conservation Educators and Practitioners, American Museum of Natural History.

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.

Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Chanchani, P., B. D. Gerber, and B. R. Noon. 2018. Elevated potential for intraspecific competition in territorial carnivores occupying fragmented landscapes. Biological Conservation 227:275–283.

Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin. 1995. Influence of Body Condition on Reproductive Decision and Reproductive Success in the Blue Petrel. The Auk 112:964–972.

Chaurand, T., and H. Weimerskirch. 1994. The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. The Journal of Animal Ecology 63:275–282.

Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy, and C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science 333:1024–1026.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31:343–366.

Chu, C., and P. B. Adler. 2015. Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. Ecological Monographs 85:373–392.

Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. Maccoll, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner, and P. N. M. Brotherton. 1999. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. Journal of Animal Ecology 68:672–683.

Connor, R. C. 1995. The benefits of mutualism: A conceptual framework. Biological Reviews 70:427–457.

Courchamp, F., T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. Trends in Ecology and Evolution 14:405–410.

Courchamp, F., and D. W. Macdonald. 2001. Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*. Animal Conservation 4:169–174.

Cubaynes, S. 2011. Prise en compte de l'hétérogénéité dans les modèles de capture-marquage-recapture : applications et développements pour la dynamique des populations et l'écologie évolutive. Montpellier II.

Darolová, A., J. Krištofík, F. Knauer, and H. Hoi. 2020. Behavioural response of Eurasian Blackcaps to acoustically simulated conspecific and heterospecific male intruders. Journal of Ornithology 161:447–458.

Davies, N. B., I. R. Hartley, B. J. Hatchwell, A. Desrochers, J. Skeer, and D. Nebel. 1995. The polygynandrous mating system of the alpine accentor, *Prunella collaris*. I. Ecological causes and reproductive conflicts. Animal Behaviour 49:769–788.

Delord, K., Y. Cherel, C. Barbraud, O. Chastel, and H. Weimerskirch. 2018. High variability in migration and wintering strategies of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) in the Indian Ocean. Polar Biology 41:59–70.

Demerdzhiev, D., S. Stoychev, D. Dobrev, S. Spasov, and S. Oppel. 2015. Studying the demographic drivers of an increasing Imperial Eagle population to inform conservation management. Biodiversity and Conservation 24:627–639.

Demongin, L. 2016. Identification guide to birds in the hand. Brit Birds 109:553–555.

Devictor, V., R. Julliard, and F. Jiguet. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. Oikos 117:507–514.

Dhondt, A. A. 2010. Effects of competition on great and blue tit reproduction: Intensity and importance in relation to habitat quality. Journal of Animal Ecology 79:257–265.

Dhondt, A. A. 2012. Interspecific competition in birds. Oxford Uni. Oxford, UK.

Dhondt, A. A., and R. Eyckerman. 1980. Competition Between the Great Tit and the Blue Tit Outside the Breeding Season in Field Experiments. Ecology 61:1291–1296.

Dormann, C. F., S. J. Schymanski, J. Cabral, I. Chuine, C. Graham, F. Hartig, M. Kearney, X. Morin, C. Römermann, B. Schröder, and A. Singer. 2012. Correlation and process in species distribution models : bridging a dichotomy. Journal of Biogeography 39:2119–2131.

Duarte, A., C. A. Pearl, M. J. Adams, and J. T. Peterson. 2017. A new parameterization for integrated population models to document amphibian reintroductions. Ecological Applications 27:1761–1775.

Elton, C., and M. Nicholson. 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. The Journal of Animal Ecology:215–244.

Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, J. Van Buskirk, and S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. The American Naturalist 147:282–286.

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, R. A. Mavor, and S. Wanless. 2007. Regional and annual variation in black-legged kittiwake breeding productivity is related to sea surface temperature. Marine Ecology Progress Series 350:137–143.

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., J. D. Lebreton, R. Pradel, R. Choquet, and O. Gimenez. 2014. Identifying links between vital rates and environment: A toolbox for the applied ecologist. Journal of Applied Ecology 51:71–81.

Freilich, M. A., E. Wieters, B. R. Broitman, P. A. Marquet, and S. A. Navarrete. 2018. Species co-occurence networks: can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? Ecology 99:690–699.

Gamelon, M., V. Grøtan, S. Engen, E. Bjørkvoll, M. E. Visser, and B. E. Sæther. 2016. Density dependence in an age-structured population of great tits: Identifying the critical age classes. Ecology 97:2479–2490.

Gamelon, M., C. R. Nater, É. Baubet, A. Besnard, L. Touzot, J. M. Gaillard, J. D. Lebreton, and O. Gimenez. 2021. Efficient use of harvest data: a size-class-structured integrated population model for exploited populations. Ecography 44:1296–1310.

Gamelon, M., S. J. G. Vriend, S. Engen, F. Adriaensen, A. A. Dhondt, S. R. Evans, E. Matthysen, B. C. Sheldon, and B.-E. Saether. 2019. Accounting for interspecific competition and age structure in demographic analyses of density dependence improves predictions of fluctuations in population size. Ecology Letters:1–10.

Garcia, E. F. J. 1983. An Experimental Test of Competition for Space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the Breeding Season. The Journal of Animal Ecology 52:795–805.

Gelman, A., J. Hwang, and A. Vehtari. 2014. Understanding predictive information criteria for Bayesian models.

Statistics and Computing 24:997–1016.

Gervasi, V., E. B. Nilsen, and J. D. C. Linnell. 2015. Body mass relationships affect the age structure of predation across carnivore-ungulate systems: A review and synthesis. Mammal Review 45:253–266.

Gilbert, C., D. McCafferty, Y. Le Maho, J. M. Martrette, S. Giroud, S. Blanc, and A. Ancel. 2010. One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. Biological Reviews 85:545–569.

Gilman, S. E., M. C. Urban, J. Tewksbury, G. W. Gilchrist, and R. D. Holt. 2010. A framework for community interactions under climate change. Trends in Ecology and Evolution 25:325–331.

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

Godfray, H. C. J., and R. M. May. 2014. Open questions: are the dynamics of ecological communities predictable? BMC Biology 12.

Goldstein, B. R., D. Turek, L. C. Ponisio, and P. de Valpine. 2019. nimbleEcology: Distributions for Ecological Models in 'nimble'. R package version 0.1.

Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. Bråthen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel, and M. Zobel. 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. Biological Reviews 87:111–127.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. The Auk 34:427–433.

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.

Gwinner, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. Ibis 138:47–63.

Hipfner, M. J., 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. Marine Ornithology 40:39–52.

Holland, J. N., and J. L. Bronstein. 2008. Mutualism. Pages 2485–2491 Encyclopedia of Ecology, Five-Volume Set. Elsevier Inc.

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.

Hutchinson, G. E. 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks 22:415–427.

Hyndman, R. J., and G. Athanasopoulos. 2018. Forecasting: principles and practice. OTexts.

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.

Jessup, D. A., M. Miller, J. Ames, M. Harris, C. Kreuder, P. A. Conrad, and J. A. K. Mazet. 2004. Southern Sea Otter as a Sentinel of Marine Ecosystem Health. EcoHealth 1:239–245.

Jiguet, F., J. Gonzalez, C. Andrade, and B. Fontaine. 2016. STOC et SHOC: des nouvelles des suivis d'oiseaux communs coordonnées par le Muséum. Ornithos 23:142–153.

Julliard, R., and F. Jiguet. 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. Alauda 70:137–147.

Jungwirth, A., D. Josi, J. Walker, and M. Taborsky. 2015. Benefits of coloniality: Communal defence saves anti-predator effort in cooperative breeders. Functional Ecology 29:1218–1224.

Keddy, P. A. 1989. Competition. Chapman and Hall, London, UK.

King, R., S. P. Brooks, M. Chiara, S. N. Freeman, and B. J. T. Morgan. 2008. Identifying and diagnosing population declines : a Bayesian assessment of lapwings in the UK. Applied Statistics Series C Journal of the Royal Statistical Society 57:609–632.

Kluen, E., R. Nousiainen, and A. Lehikoinen. 2017. Breeding phenological response to spring weather conditions in common Finnish birds: resident species respond stronger than migratory sp. Journal of Avian Biology 48:611–619.

Krebs, C. J., S. Boutin, R. Boonstra, A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith, M. R. T. Dale, K. Martin, and R. Turkington. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. Science 269:1112–1115.

Lambrechts, M. M., S. Caro, A. Charmantier, N. Gross, M. J. Galan, P. Perret, M. Cartan-Son, P. C. Dias, J. Blondel, and D. W. Thomas. 2004. Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: A multi-plot analysis in a heterogeneous landscape. Oecologia 141:555–561.

Lauria, V., M. J. Attrill, A. Brown, M. Edwards, and S. C. Votier. 2013. Regional variation in the impact of climate change: Evidence that bottom-up regulation from plankton to seabirds is weak in parts of the Northeast Atlantic. Marine Ecology Progress Series 488:11–22.

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.

Legendre, P., and O. Gauthier. 2014. Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 281:20132728.

Lewis, S., T. N. Sherratt, K. C. Hamer, and S. Wanless. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. Nature 412:816–819.

Lieury, N., S. Ruette, S. Devillard, M. Albaret, F. Drouyer, B. Baudoux, and A. Millon. 2015. Compensatory immigration challenges predator control: An experimental evidence-based approach improves management. Journal of Wildlife Management 79:425–434.

Lima, M., N. C. Stenseth, and F. M. Jaksic. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. Ecology Letters 5:273–284.

Lotka, A. J. 1926. Elements of physical biology. Science Progress in the Twentieth Century (1919-1933) 21:341–343.

Mackey, R. L., and D. J. Currie. 2001. The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? Ecology 82:3479–3492.

MacPhail, V. J., and S. R. Colla. 2020. Power of the people: A review of citizen science programs for conservation. Biological Conservation 249:108739.

Margalida, A., J. Jiménez, J. M. Martínez, J. A. Sesé, D. García-Ferré, A. Llamas, M. Razin, M. Colomer, and B. Arroyo. 2020. An assessment of population size and demographic drivers of the Bearded Vulture using integrated population models. Ecological Monographs 90:1–17.

Maunder, M. N., and A. E. Punt. 2013. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment. Fisheries Research 142:61–74.

Mikami, O. K., and M. Kawata. 2004. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? a theoretical model for interspecific territoriality. Evolutionary Ecology Research 6:765–775.

Miller, T. E. X., and V. H. W. Rudolf. 2011. Thinking inside the box : community-level consequences of stage-structured populations. Trends in Ecology and Evolution 26:457–466.

Millins, C., L. Gilbert, J. Medlock, K. Hansford, D. B. A. Thompson, and R. Biek. 2017. Effects of conservation management of landscapes and vertebrate communities on lyme borreliosis risk in the United Kingdom. Philosophical Transactions of the Royal Society B 372.

Millon, A., S. J. Petty, B. Little, O. Gimenez, T. Cornulier, and X. Lambin. 2014. Dampening prey cycle overrides the impact of climate change on predator population dynamics: a long-term demographic study on tawny owls. Global Change Biology 20:1770–1781.

Mills, L. S., M. E. Soule, and D. F. Doak. 1969. The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. BioScience 43:219–224.

Møller, A. P. 1989. Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds ? Oikos 56:421–423.

Møller, A. P., F. Adriaensen, A. Artemyev, J. Bańbura, E. Barba, C. Biard, J. Blondel, Z. Bouslama, J. C. Bouvier, J. Camprodon, F. Cecere, A. Chaine, A. Charmantier, M. Charter, M. Cichoń, C. Cusimano, D. Czeszczewik, B. Doligez, C. Doutrelant, A. Dubiec, M. Eens, T. Eeva, B. Faivre, P. N. Ferns, J. T. Forsman, E. García-del-Rey, A. Goldshtein, A. E. Goodenough, A. G. Gosler, I. Góźdź, A. Grégoire, L. Gustafsson, I. R. Hartley, P. Heeb, S. A. Hinsley, P. Isenmann, S. Jacob, A. Järvinen, R. Juškaitis, W. Kania, E. Korpimäki, I. Krams, T. Laaksonen, B. Leclercq, E. Lehikoinen, O. Loukola, A. Lundberg, M. C. Mainwaring, R. Mänd, B. Massa, T. D. Mazgajski, S. Merino, C. Mitrus, M. Mönkkönen, J. Morales-Fernaz, J. Moreno, X. Morin, R. G. Nager, J. Å. Nilsson, S. G. Nilsson, A. C. Norte, M. Orell, P. Perret, C. M. Perrins, C. S. Pimentel, R. Pinxten, I. Priedniece, M. C. Quidoz, V. Remeš, H. Richner, H. Robles, A. Russell, S. Rytkönen, J. C. Senar, J. T. Seppänen, L. Pascoal da Silva, T. Slagsvold, T. Solonen, A. Sorace, M. J. Stenning, J. Török, P. Tryjanowski, A. J. van Noordwijk, M. von Numers, W. Walankiewicz, and M. M. Lambrechts. 2014. Clutch-size variation in Western Palaearctic secondary hole-nesting passerine birds in relation to nest box design. Methods in Ecology and Evolution 5:353–362.

Møller, A. P., J. Balbontín, A. A. Dhondt, V. Remeš, F. Adriaensen, C. Biard, J. Camprodon, M. Cichoń, B. Doligez, A. Dubiec, M. Eens, T. Eeva, A. E. Goodenough, A. G. Gosler, L. Gustafsson, P. Heeb, S. A. Hinsley, S. Jacob, R. Juškaitis, T. Laaksonen, B. Leclercq, B. Massa, T. D. Mazgajski, R. G. Nager, J. Å. Nilsson, S. G. Nilsson, A. C. Norte, R. Pinxten, H. Robles, T. Solonen, A. Sorace, A. J. van Noordwijk, and M. M. Lambrechts. 2018. Effects of interspecific coexistence on laying date and clutch size in two closely related species of hole-nesting birds. Journal of Animal Ecology 87:1738–1748.

Monasterio, C., L. P. Shoo, A. Salvador, P. Iraeta, and J. A. Díaz. 2013. High temperature constrains reproductive success in a temperate lizard: Implications for distribution range limits and the impacts of climate change. Journal of Zoology 291:136–145.

Morin, P. J. 2009. Community ecology. John Wiley & Sons.

Mougeot, F., and V. Bretagnolle. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. Journal of Avian Biology 31:376–386.

Moussus, J. P., J. Clavel, F. Jiguet, and R. Julliard. 2011. Which are the phenologically flexible species? A case study with common passerine birds. Oikos 120:991–998.

Mutshinda, C. M., R. B. O'Hara, and I. P. Woiwod. 2009. What drives community dynamics? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276:2923–2929.

Oken, K. L., and T. E. Essington. 2015. How detectable is predation in stage-structured populations? Insights from a simulation-testing analysis. Journal of Animal Ecology 84:60–70.

Oppel, S., G. Hilton, N. Ratcliffe, C. Fenton, J. Daley, G. Gray, J. Vickery, and D. Gibbons. 2014. Assessing population viability while accounting for demographic and environmental uncertainty. Ecology 95:1809–1818.

Orchan, Y., F. Chiron, A. Shwartz, and S. Kark. 2013. The complex interaction network among multiple invasive bird species in a cavity-nesting community. Biological Invasions 15:429–445.

Ovaskainen, O., G. Tikhonov, D. Dunson, V. Grøtan, S. Engen, B. E. Sæther, and N. Abrego. 2017. How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 284.

Pacoureau, N., M. Authier, K. Delord, and C. Barbraud. 2019a. 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. 2019b. Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of South Polar Skuas. Ecological Monographs 89.

Pacoureau, N., E. Gaget, K. Delord, and C. Barbraud. 2019c. Prey remains of brown skua is evidence of the long-term decline in burrow occupancy of blue petrels and thin-billed prions at Mayes Island, Kerguelen. Polar Biology 42:1873–1879.

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, J. A. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature 399:579–583.

Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change. Nature 421:37–42.

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., and D. N. Koons. 2012. Integrated modeling of communities: parasitism, competition, and demographic synchrony in sympatric ducks. Ecology 93:2456–2464.

Pitman, R. L., and J. W. Durban. 2012. Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters. Marine Mammal Science 28:16–36.

Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Pages 1–10 Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing. Vienna, Austria.

Poggiato, G., T. Münkemüller, D. Bystrova, J. Arbel, J. S. Clark, and W. Thuiller. 2021. Trends in Ecology & Evolution On the Interpretations of Joint Modeling in Community Ecology. Trends in Ecology & Evolution 36:391–401.

Polechová, J., and D. Storch. 2008. Ecological niche. Encyclopedia of Ecology 2:1088–1097.

Pradel, R. 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. Biometrics 61:442–447.

R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Regehr, E. V., N. J. Hostetter, R. R. Wilson, K. D. Rode, M. S. Martin, and S. J. Converse. 2018. Integrated Population Modeling Provides the First Empirical Estimates of Vital Rates and Abundance for Polar Bears in the Chukchi Sea. Scientific Reports 8:1–12.

Regehr, E. V., N. J. Lunn, S. C. Amstrup, and I. Stirling. 2007. Effects of Earlier Sea Ice Breakup on Survival and Population Size of Polar Bears in Western Hudson Bay. Journal of Wildlife Management 71:2673–2683.

Regehr, H. M., and W. A. 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.

Rhodes, J. R., C. F. Ng, D. L. de Villiers, H. J. Preece, C. A. McAlpine, and H. P. Possingham. 2011. Using integrated population modelling to quantify the implications of multiple threatening processes for a rapidly declining population. Biological Conservation 144:1081–1088.

Robinson, R. A., R. Julliard, and J. F. Saracco. 2009. Constant effort: Studying avian population processes using standardised ringing. Ringing and Migration 24:199–204.

Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos 98:156–162.

Sæther, B. E., V. Grøtan, S. Engen, T. Coulson, P. R. Grant, M. E. Visser, J. E. Brommer, B. R. Grant, L. Gustafsson, B. J. Hatchwell, K. Jerstad, P. Karell, H. Pietiäinen, A. Roulin, O. W. Røstad, and H. Weimerskirch. 2016. Demographic routes to variability and regulation in bird populations. Nature Communications 7:1–8.

Samplonius, J. M., and C. Both. 2019. Climate Change May Affect Fatal Competition between Two Bird Species. Current Biology 29:327-331.e2.

Sarnelle, O., and R. A. Knapp. 2004. Zooplankton recovery after fish removal: Limitations of the egg bank. Limnology and Oceanography 49:1382–1392.

Sauer, J. R., and W. A. Link. 2011. Analysis of the North American Breeding Bird Survey using hierarchical models. Auk 128:87–98.

Saunders, S. P., F. J. Cuthbert, and E. F. Zipkin. 2018. Evaluating population viability and efficacy of conservation management using integrated population models. Journal of Applied Ecology 55:1380–1392.

Scharf, F. S., F. Juanes, and R. A. Rountree. 2000. Predator size - Prey size relationships of marine fish predators: Interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. Marine Ecology Progress Series 208:229–248.

Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. Journal of Ornithology 152:227–237.

Schaub, M., and M. Kéry. 2021. Integrated Population Models: Therory and Ecological Applications with R and JAGS. Academic Press.

Schaub, M., R. Pradel, and J. D. Lebreton. 2004. Is the reintroduced white stork (*Ciconia ciconia*) population in Switzerland self-sustainable? Biological Conservation 119:105–114.

Schlossberg, S. 2009. Site fidelity of shrubland and forest birds. Condor 111:238–246.

Schmeller, D. S., K. Henle, A. Loyau, A. Besnard, and P. Y. Henry. 2012. Bird-monitoring in Europe - A first overview of practices, motivations and aims. Nature Conservation 2:41–57.

Servanty, S., S. J. Converse, and L. L. Bailey. 2014. Demography of a reintroduced population: Moving toward management models for an endangered species, the Whooping Crane. Ecological Applications 24:927–937.

Sibly, R. M., D. Barker, M. C. Denham, J. Hone, and M. Pagel. 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. Science 309:607–610.

Sillett, T. S., N. L. Rodenhouse, and R. T. Holmes. 2004. Experimentally reducing neighbor density affects reproduction and behavior of a migratory songbird. Ecology 85:2467–2477.

Singer, A., J. M. J. Travis, and K. Johst. 2013. Interspecific interactions affect species and community responses to climate shifts. Oikos 122:358–366.

Singer, M. C., and C. Parmesan. 2010. Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: Signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365:3161–3176.

Skagen, S. K., and A. A. Y. Adams. 2012. Weather effects on avian breeding performance and implications of climate change. Ecological Applications 22:1131–1145.

Stenseth, N. C., J. M. Durant, M. S. Fowler, E. Matthysen, F. Adriaensen, N. Jonzén, K. S. Chan, H. Liu, J. De Laet, B. C. Sheldon, M. E. Visser, and A. A. Dhondt. 2015. Testing for effects of climate change on competitive relationships and coexistence between two bird species. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282.

Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurell, K.-S. Chan, and M. Lima. 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. Science 297:1292–1296.

Stoessel, M., B. Elmhagen, M. Vinka, P. Hellström, and A. Angerbjörn. 2019. The fluctuating world of a tundra predator guild: bottom-up constraints overrule top-down species interactions in winter. Ecography 42:488–499.

Stroud, J. T., M. R. Bush, M. C. Ladd, R. J. Nowicki, A. A. Shantz, and J. Sweatman. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. Ecology and Evolution 5:4757–4765.

Sullivan, B. L., J. L. Aycrigg, J. H. Barry, R. E. Bonney, N. Bruns, C. B. Cooper, T. Damoulas, A. A. Dhondt, T. Dietterich, A. Farnsworth, D. Fink, J. W. Fitzpatrick, T. Fredericks, J. Gerbracht, C. Gomes, W. M. Hochachka, M. J. Iliff, C. Lagoze, F. A. La Sorte, M. Merrifield, W. Morris, T. B. Phillips, M. Reynolds, A. D. Rodewald, K. V. Rosenberg, N. M. Trautmann, A. Wiggins, D. W. Winkler, W. K. Wong, C. L. Wood, J. Yu, and S. Kelling. 2014. The eBird enterprise: An integrated approach to development and application of citizen science. Biological Conservation 169:31–40.

Suryan, R. M., J. A. Santora, and W. J. Sydeman. 2012. New approach for using remotely sensed chlorophyll a to identify seabird hotspots. Marine Ecology Progress Series 451:213–225.

Suryan, R. M., F. Sato, G. R. Balogh, K. David Hyrenbach, P. R. Sievert, and K. Ozaki. 2006. Foraging destinations and marine habitat use of short-tailed albatrosses: A multi-scale approach using first-passage time analysis. Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 53:370–386.

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

Tuljapurkar, S., and H. Caswell. 1997. Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems. Chapman & Hall, New York.

Turek, D., P. de Valpine, and C. J. Paciorek. 2016. Efficient Markov chain Monte Carlo sampling for hierarchical hidden Markov models. Environmental and Ecological Statistics 23:549–564.

de Valpine, P., D. Turek, C. J. Paciorek, C. Anderson-Bergman, D. T. Lang, and R. Bodik. 2017. Programming With Models: Writing Statistical Algorithms for General Model Structures With NIMBLE. Journal of Computational and Graphical Statistics 26:403–413.

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., and P. Gienapp. 2019. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. Nature Ecology and Evolution 3:879–885.

Volterra, V. 1927. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature 119:12–13.

Votier, S. C., S. Bearhop, J. E. Crane, M. Arcos, and R. W. Furness. 2007. Seabird predation by great skuas intra-specific competition for food? Marine Biology 38:234–246.

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

Walther, G. R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365:2019–2024.

Wauters, A. 2005. A review of the competitive effects of alien grey squirrels on behaviour, activity and habitat use of red squirrels in mixed, deciduous woodland in Italy. Hystrix - The Italian Journal of Mammalogy 16:27–40.

Weegman, M. D., T. W. Arnold, R. D. Dawson, D. W. Winkler, and R. G. Clark. 2017. Integrated population models reveal local weather conditions are the key drivers of population dynamics in an aerial insectivore. Oecologia 185:119–130.

Wells, H., E. G. Strauss, M. A. Rutter, and P. H. Wells. 1998. Mate location, population growth and species extinction. Biological Conservation 86:317–324.

Wooton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. Annual Review of Ecology and Systematics 25:443–466.

Zipkin, E. F., and S. P. Saunders. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biological Conservation 217:240–250.

Appendix

Appendix S1. Interactions prédateur-proie chez les oiseaux marins

S1.1. Description of state variables, demographic parameters and notations.

Table S1.1.1. Description of all state variables, parameters and notations.

Parameters	Definition
State variable	
N_{J1}	Estimated number of individuals in their first year i.e. between 0 and 1 year old. Indexed by species and time. Ex: $N_{J1,S,t}$
N_{J2}	Estimated number of second year individuals i.e. between 1 and 2 years old. Indexed by species and time. Ex: $N_{J2,S,t}$
N_{J3}	Estimated number of third year individuals i.e. between 2 and 3 years old. Indexed by species and time. Ex: $N_{J3,S,t}$
N_{J4+}	Estimated number of individuals in their fourth year and older. Indexed by species and time. Ex: $N_{J4+,S,t}$
N_{J4NB}	Estimated number of individuals in their fourth year and older that did not attempt to breed. Indexed by species and time. Ex: $N_{J4NB,S,t}$
N_{J4B}	Estimated number of individuals in their fourth year and older that attempted to breed for the first time. Indexed by species and time. Ex: $N_{J4B,S,t}$
N_{alive}	Estimated number of surviving adults. Indexed by species and time. Ex: $N_{alive,S,t}$

N_{Balive}	Estimated number of surviving adults that attempted to breed. Indexed by species and time. Ex: $N_{Balive,S,t}$
N_{B}	Estimated total number of individuals that attempted to breed. Indexed by species and time. Ex: $N_{B,S,t}$
N_{NB}	Estimated number of surviving adults that did not attempted to breed. Indexed by species and time. Ex: $N_{NB,S,t}$
N_{adtot}	Estimated total number of individuals. Indexed by species and time. Ex: $N_{adtot,S,t}$
N_{FB}	Estimated number of failed breeders. Only for skuas. Indexed by species and time. Ex: $N_{FB,S,t}$
N_{FBE}	Estimated number of failed breeders at the stage egg. Only for petrels. Indexed by species and time. Ex: $N_{FBE,P,t}$
N_{SH}	Estimated number of individuals with an egg successfully hatched. Only for petrels. Indexed by species and time. Ex: $N_{SH,P,t}$
N_{FBC}	Estimated number of failed breeders at the chick stage. Only for petrels. Indexed by species and time. Ex: $N_{FBC,P,t}$
N_{SB}	Estimated number of successful breeders. Indexed by species and time. Ex : $N_{SB,S,t}$
N_{SB1}	Estimated number of successful breeders with one chick. Only for skuas. Indexed by species and time. Ex: $N_{SB1,S,t}$
N_{SB2}	Estimated number of successful breeders with two chicks. Only for skuas. Indexed by species and time. Ex: $N_{SB2,S,t}$
Parameters	
ϕ_{J1}	Survival of N_{J1} individuals. Indexed by species. Ex: $\phi_{J1,S}$
ϕ_{J2}	Survival of N_{J2} individuals. Indexed by species. Ex: $\phi_{J2,S}$
ϕ_{J3}	Survival of N_{J3} individuals. Indexed by species. Ex: $\phi_{J3,S}$
ϕ_{J4}	Survival of N_{J4+} individuals. Indexed by species. Ex: $\phi_{J4,S}$
Pr	First breeding attempt probability. Indexed by species and time. Ex: $Pr_{S,t}$
ϕ	Adult apparent survival. Indexed by species, previous breeding status and time. Ex: $\phi_{S,\tilde{B},t}$
β	Breeding probability. Indexed by species, previous breeding status and time. Ex: $\beta_{S,\tilde{B},t}$
ω	Hatching success probability. Only for petrels. Indexed by species, previous breeding status and time. Ex: $\omega_{P,\tilde{B},t}$

γ	Breeding success probability. Indexed by species, previous breeding status and time. Ex: $\gamma_{S,\tilde{\mathrm{B}},t}$
δ	Probability of having two chicks rather one. Only for skuas. Indexed by species, previous breeding status and time. Ex: $\delta_{S,\tilde{\mathrm{B}},t}$
p	Detection probability. Indexed by species, breeding status and time. Ex: $p_{S,\mathrm{NB},t}$
u	State assignment probability. Indexed by species and breeding status. Ex: $u_{S,\mathrm{NB}}$
Data	
Y	Number of territories/burrows occupied multiplied by 2, corresponding to the total number of adults in the monitoring area. Indexed by species and time. Ex: $Y_{S,t}$
Ch	Capture history. Indexed by species. Ex: Ch_S
f	Fecundity. Fixed values: 1 or 2 chicks per pair of seabirds. Indexed by breeding status and species. Ex: $f_{\mathrm{SB1},S}$
$\mathrm{N_{im}}$	Number of immigrant individuals, i.e. individuals newly marked that came to the monitoring area to breed. Fixed values. Indexed by species and time. Ex: $\mathrm{N}_{\mathrm{im},S,t}$.
SAM	Environmental covariate: Southern Annular Mode index. Indexed by demographic parameter, species and time. Ex: $\mathrm{SAM}_{\gamma,S,t}$
SSTa	Environmental covariate: Sea Surface Temperature anomalies. Only for petrels. Indexed by demographic parameter, species and time. Ex: $\mathrm{SST}_{\gamma,P,t}$
Chla	Environmental covariate: Chlorophyll a concentration. Only for petrels. Indexed by demographic parameter, species and time. Ex: $\mathrm{Chla}_{\gamma,P,t}$
Logit-linear relationships	
μ	Intercept of the logit-linear regressions on demographic parameters. Indexed by demographic parameter, species and previous breeding status. Ex: $\mu_{\gamma,S,\tilde{\mathrm{B}}}$
α	Slope on the effect tested (environmental covariate, density dependence or predator-prey relationship) in the logit linear regressions on the demographic parameters. Indexed by the effect tested, demographic parameter, species and previous breeding status. Ex: $\alpha_{\mathrm{PP},\gamma,S,\tilde{\mathrm{B}}}$
ε	Yearly random effect in the logit linear regressions on the demographic parameters. Indexed by the demographic parameter, species, previous breeding status and time. Ex: $\varepsilon_{\gamma,S,\tilde{\mathrm{B}},t}$
$\sigma^2{}_{\varepsilon}$	Variance of the yearly random effect. Indexed by the demographic parameter, species and previous breeding status. Ex: $\sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,S,\tilde{\mathrm{B}}}$
Breeding status	

NB	Nonbreeder.
FB	Failed breeder. Only for skuas.
FBE	Failed breeder at the stage egg. Only for petrels.
FBC	Failed breeder at the stage chick. Only for petrels.
SB	Successful breeder. Only for petrels.
SB1	Successful breeder with one chick. Only for skuas.
SB2	Successful breeder with two chicks. Only for skuas.
C	Uncertain.
Index	
t	Time
S	Brown Skua
P	Blue Petrel
X	S or P
$\widetilde{\mathrm{B}}$	Breeder during the previous breeding season
$\widetilde{\mathrm{NB}}$	Nonbreeder during the previous breeding season
PP	Predator-Prey
DD	Intraspecific Density Dependence

S1.2. Logit-linear regression equations to estimate the effects of covariates and state variables on demographic parameters

Brown Skua demographic parameters

Survival

We modelled the adult apparent survival probability for skuas that bred in the previous breeding season ($\phi_{S,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\phi_{S,\widetilde{B},t-1}) = \mu_{\phi,S,\widetilde{B}} + \alpha_{SAM,\phi,S,\widetilde{B}} \times SAM_{\phi,S,t} + \alpha_{DD,\phi,S,\widetilde{B}} \times N_{adtot,S,t-1} + \varepsilon_{\phi,S,\widetilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\phi,S,\widetilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,S,\widetilde{B}}) \quad (1)$$

with $\mu_{\phi,S,\widetilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\phi,S,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\phi,S}$, $\alpha_{DD,\phi,S,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\phi,S,\widetilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,S,\widetilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the adult apparent survival probability for skuas that did not breed in the previous breeding season ($\phi_{S,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\phi_{S,\widetilde{NB},t-1}) = \mu_{\phi,S,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\phi,S,\widetilde{NB}} \times SAM_{\phi,S,t} + \alpha_{DD,\phi,S,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,S,t-1} + \varepsilon_{\phi,S,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\phi,S,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,S,\widetilde{NB}}) \quad (2)$$

with $\mu_{\phi,S,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\phi,S,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\phi,S}$, $\alpha_{DD,\phi,S,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\phi,S,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,S,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Breeding probability

We modelled the breeding probability for skuas that bred in the previous breeding season ($\beta_{S,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\beta_{S,\widetilde{B},t-1}) = \mu_{\beta,S,\widetilde{B}} + \alpha_{SAM,\beta,S,\widetilde{B}} \times SAM_{\beta,S,t} + \alpha_{DD,\beta,S,\widetilde{B}} \times N_{adtot,S,t} + \varepsilon_{\beta,S,\widetilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\beta,S,\widetilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,S,\widetilde{B}}) \quad (3)$$

with $\mu_{\beta,S,\widetilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\beta,S,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\beta,S}$, $\alpha_{DD,\beta,S,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\beta,S,\widetilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,S,\widetilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the breeding probability for skuas that did not breed in the previous breeding season ($\beta_{S,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\beta_{S,\widetilde{NB},t-1}) = \mu_{\beta,S,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\beta,S,\widetilde{NB}} \times SAM_{\beta,S,t} + \alpha_{DD,\beta,S,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,S,t} + \varepsilon_{\beta,S,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\beta,S,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,S,\widetilde{NB}}) \quad (4)$$

with $\mu_{\beta,S,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\beta,S,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\beta,S}$, $\alpha_{DD,\beta,S,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\beta,S,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,S,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Breeding success

We modelled the breeding success probability for skuas that bred in the previous breeding season ($\gamma_{S,\tilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\gamma_{S,\tilde{B},t-1}) = \mu_{\gamma,S,\tilde{B}} + \alpha_{SAM,\gamma,S,\tilde{B}} \times SAM_{\gamma,S,t} + \alpha_{DD,\gamma,S,\tilde{B}} \times N_{adtot,S,t} + \alpha_{PP,\gamma,S,\tilde{B}} \times N_{adtot,P,t} + \varepsilon_{\gamma,S,\tilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\gamma,S,\tilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,S,\tilde{B}}) \quad (5)$$

with $\mu_{\gamma,S,\tilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\gamma,S,\tilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\gamma,S}$, $\alpha_{DD,\gamma,S,\tilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\alpha_{PP,\gamma,S,\tilde{B}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\varepsilon_{\gamma,S,\tilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,S,\tilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the breeding success probability for skuas that did not breed in the previous breeding season ($\gamma_{S,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\gamma_{S,\widetilde{NB},t-1}) = \mu_{\gamma,S,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\gamma,S,\widetilde{NB}} \times SAM_{\gamma,S,t} + \alpha_{DD,\gamma,S,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,S,t} + \alpha_{PP,\gamma,S,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,P,t} + \varepsilon_{\gamma,S,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\gamma,S,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,S,\widetilde{NB}}) \quad (6)$$

with $\mu_{\gamma,S,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\gamma,S,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\gamma,S}$, $\alpha_{DD,\gamma,S,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\alpha_{PP,\gamma,S,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\varepsilon_{\gamma,S,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,S,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Probability of having two chicks rather than one

We modelled the probability of having two chicks rather than one for skuas that bred in the previous breeding season ($\delta_{S,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\delta_{S,\widetilde{B},t-1}) = \mu_{\delta,S,\widetilde{B}} + \alpha_{SAM,\delta,S,\widetilde{B}} \times SAM_{\delta,S,t} + \alpha_{DD,\delta,S,\widetilde{B}} \times N_{adtot,S,t} + \alpha_{PP,\delta,S,\widetilde{B}} \times N_{adtot,P,t} + \varepsilon_{\delta,S,\widetilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\delta,S,\widetilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\delta,S,\widetilde{B}}) \quad (7)$$

with $\mu_{\delta,S,\widetilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\delta,S,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\delta,S}$, $\alpha_{DD,\delta,S,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\alpha_{PP,\delta,S,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\varepsilon_{\delta,S,\widetilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\delta,S,\widetilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the probability of having two chicks rather than one for skuas that did not breed in the previous breeding season ($\delta_{S,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\delta_{S,\widetilde{NB},t-1}) = \mu_{\delta,S,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\delta,S,\widetilde{NB}} \times SAM_{\delta,S,t} + \alpha_{DD,\delta,S,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,S,t} + \alpha_{PP,\delta,S,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,P,t} + \varepsilon_{\delta,S,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\delta,S,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\delta,S,\widetilde{NB}}) \quad (8)$$

with $\mu_{\delta,S,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\delta,S,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\delta,S}$, $\alpha_{DD,\delta,S,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\alpha_{PP,\delta,S,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\varepsilon_{\delta,S,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\delta,S,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Blue Petrel demographic parameters

Survival

We modelled the adult apparent survival probability for petrels that bred in the previous breeding season ($\phi_{P,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\phi_{P,\widetilde{B},t-1}) = \mu_{\phi,P,\widetilde{B}} + \alpha_{SAM,\phi,P,\widetilde{B}} \times SAM_{\phi,P,t} + \alpha_{SSTa,\phi,P,\widetilde{B}} \times SSTa_{\phi,P,t} + \alpha_{Chla,\phi,P,\widetilde{B}} \times Chla_{\phi,P,t} + \alpha_{DD,\phi,P,\widetilde{B}} \times N_{adtot,P,t-1} + \alpha_{PP,\phi,P,\widetilde{B}} \times N_{adtot,S,t-1} + \varepsilon_{\phi,P,\widetilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\phi,P,\widetilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,P,\widetilde{B}}) \quad (9)$$

with $\mu_{\phi,P,\widetilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\phi,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\phi,P}$, $\alpha_{SSTa,\phi,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SSTa_{\phi,P}$, $\alpha_{Chla,\phi,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $Chla_{\phi,P}$, $\alpha_{DD,\phi,P,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,P}$ the number of

adult petrels, $\alpha_{PP,\phi,P,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\phi,P,\widetilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,P,\widetilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the adult apparent survival probability for petrels that did not breed in the previous breeding season ($\phi_{P,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\phi_{P,\widetilde{NB},t-1}) = \mu_{\phi,P,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\phi,P,\widetilde{NB}} \times SAM_{\phi,P,t} + \alpha_{SSTa,\phi,P,\widetilde{NB}} \times SSTa_{\phi,P,t} + \alpha_{Chla,\phi,P,\widetilde{NB}} \times Chla_{\phi,P,t} + \alpha_{DD,\phi,P,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,P,t} + \alpha_{PP,\phi,P,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,S,t} + \varepsilon_{\phi,P,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\phi,P,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,P,\widetilde{NB}}) \quad (10)$$

with $\mu_{\phi,P,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\phi,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\phi,P}$, $\alpha_{SSTa,\phi,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SSTa_{\phi,P}$, $\alpha_{Chla,\phi,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $Chla_{\phi,P}$, $\alpha_{DD,\phi,P,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\alpha_{PP,\phi,P,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\phi,P,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\phi,P,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Breeding probability

We modelled the breeding probability for petrels that bred in the previous breeding season ($\beta_{P,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\beta_{P,\widetilde{B},t-1}) = \mu_{\beta,P,\widetilde{B}} + \alpha_{SAM,\beta,P,\widetilde{B}} \times SAM_{\beta,P,t} + \alpha_{SSTa,\beta,P,\widetilde{B}} \times SSTa_{\beta,P,t} + \alpha_{Chla,\beta,P,\widetilde{B}} \times Chla_{\beta,P,t} + \alpha_{DD,\beta,P,\widetilde{B}} \times N_{adtot,P,t} + \varepsilon_{\beta,P,\widetilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\beta,P,\widetilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,P,\widetilde{B}}) \quad (11)$$

with $\mu_{\beta,P,\widetilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\beta,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\beta,P}$, $\alpha_{SSTa,\beta,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SSTa_{\beta,P}$, $\alpha_{Chla,\beta,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $Chla_{\beta,P}$, $\alpha_{DD,\beta,P,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\varepsilon_{\beta,P,\widetilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,P,\widetilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the breeding probability for petrels that did not breed in the previous breeding season ($\beta_{P,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\beta_{P,\widetilde{NB},t-1}) = \mu_{\beta,P,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\beta,P,\widetilde{NB}} \times SAM_{\beta,P,t} + \alpha_{SSTa,\beta,P,\widetilde{NB}} \times SSTa_{\beta,P,t} + \alpha_{Chla,\beta,P,\widetilde{NB}} \times Chla_{\beta,P,t} + \alpha_{DD,\beta,P,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,P,t} + \varepsilon_{\beta,P,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\beta,P,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,P,\widetilde{NB}}) \quad (12)$$

with $\mu_{\beta,P,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\beta,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\beta,P}$, $\alpha_{SSTa,\beta,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SSTa_{\beta,P}$, $\alpha_{Chla,\beta,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $Chla_{\beta,P}$, $\alpha_{DD,\beta,P,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\varepsilon_{\beta,P,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\beta,P,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Hatching probability

We modelled the hatching probability for petrels that bred in the previous breeding season ($\omega_{P,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\omega_{P,\widetilde{B},t-1}) = \mu_{\omega,P,\widetilde{B}} + \alpha_{SAM,\omega,P,\widetilde{B}} \times SAM_{\omega,P,t} + \alpha_{SSTa,\omega,P,\widetilde{B}} \times SSTa_{\omega,P,t} + \alpha_{Chla,\omega,P,\widetilde{B}} \times Chla_{\omega,P,t} + \alpha_{DD,\omega,P,\widetilde{B}} \times N_{adtot,P,t} + \alpha_{PP,\omega,P,\widetilde{B}} \times N_{adtot,S,t} + \varepsilon_{\omega,P,\widetilde{B},t}$$

$$\varepsilon_{\omega,P,\widetilde{B},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\omega,P,\widetilde{B}}) \quad (13)$$

with $\mu_{\omega,P,\widetilde{B}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\omega,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\omega,P}$, $\alpha_{SSTa,\omega,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $SSTa_{\omega,P}$, $\alpha_{Chla,\omega,P,\widetilde{B}}$ the slope for the climatic covariate $Chla_{\omega,P}$, $\alpha_{DD,\omega,P,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\alpha_{PP,\omega,P,\widetilde{B}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\omega,P,\widetilde{B}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\omega,P,\widetilde{B}}$ its temporal variance.

We modelled the hatching probability for petrels that did not breed in the previous breeding season ($\omega_{P,\widetilde{NB}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\omega_{P,\widetilde{NB}}) = \mu_{\omega,P,\widetilde{NB}} + \alpha_{SAM,\omega,P,\widetilde{NB}} \times SAM_{\omega,P,t} + \alpha_{SSTa,\omega,P,\widetilde{NB}} \times SSTa_{\omega,P,t} + \alpha_{Chla,\omega,P,\widetilde{NB}} \times Chla_{\omega,P,t} + \alpha_{DD,\omega,P,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,P,t} + \alpha_{PP,\omega,P,\widetilde{NB}} \times N_{adtot,S,t} + \varepsilon_{\omega,P,\widetilde{NB},t}$$

$$\varepsilon_{\omega,P,\widetilde{NB},t} \sim N(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\omega,P,\widetilde{NB}}) \quad (14)$$

with $\mu_{\omega,P,\widetilde{NB}}$ the intercept, $\alpha_{SAM,\omega,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SAM_{\omega,P}$, $\alpha_{SSTa,\omega,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $SSTa_{\omega,P}$, $\alpha_{Chla,\omega,P,\widetilde{NB}}$ the slope for the climatic covariate $Chla_{\omega,P}$, $\alpha_{DD,\omega,P,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $N_{adtot,P}$ the number of adult petrels, $\alpha_{PP,\omega,P,\widetilde{NB}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $N_{adtot,S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\omega,P,\widetilde{NB}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\omega,P,\widetilde{NB}}$ its temporal variance.

Breeding success

We modelled the breeding success probability for petrels that bred in the previous breeding season ($\gamma_{P,\widetilde{B}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\gamma_{P,\widetilde{\text{B}},t-1}) = \mu_{\gamma,P,\widetilde{\text{B}}} + \alpha_{\text{SAM},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}} \times \text{SAM}_{\gamma,P,t} + \alpha_{\text{SSTa},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}} \times \text{SSTa}_{\gamma,P,t} + \alpha_{\text{Chla},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}} \times \text{Chla}_{\gamma,P,t} + \alpha_{\text{DD},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}} \times \text{N}_{\text{adtot},P,t} + \alpha_{\text{PP},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}} \times \text{N}_{\text{adtot},S,t} + \varepsilon_{\gamma,P,\widetilde{\text{B}},t}$$

$$\varepsilon_{\gamma,P,\widetilde{\text{B}},t} \sim \text{N}(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}) \quad (15)$$

with $\mu_{\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ the intercept, $\alpha_{\text{SAM},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ the slope for the climatic covariate $\text{SAM}_{\gamma,P}$, $\alpha_{\text{SSTa},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ the slope for the climatic covariate $\text{SSTa}_{\gamma,P}$, $\alpha_{\text{Chla},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ the slope for the climatic covariate $\text{Chla}_{\gamma,P}$, $\alpha_{\text{DD},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $\text{N}_{\text{adtot},P}$ the number of adult petrels, $\alpha_{\text{PP},\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $\text{N}_{\text{adtot},S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,P,\widetilde{\text{B}}}$ its temporal variance.

We modelled the breeding success probability for petrels that did not breed in the previous breeding season ($\gamma_{P,\widetilde{\text{NB}}}$) with a logit link:

$$\text{logit}(\gamma_{P,\widetilde{\text{NB}},t-1}) = \mu_{\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}} + \alpha_{\text{SAM},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}} \times \text{SAM}_{\gamma,P,t} + \alpha_{\text{SSTa},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}} \times \text{SSTa}_{\gamma,P,t} + \alpha_{\text{Chla},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}} \times \text{Chla}_{\gamma,P,t} + \alpha_{\text{DD},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}} \times \text{N}_{\text{adtot},P,t} + \alpha_{\text{PP},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}} \times \text{N}_{\text{adtot},S,t} + \varepsilon_{\gamma,P,\widetilde{\text{NB}},t}$$

$$\varepsilon_{\gamma,P,\widetilde{\text{NB}},t} \sim \text{N}(0, \sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}) \quad (16)$$

with $\mu_{\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ the intercept, $\alpha_{\text{SAM},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ the slope for the climatic covariate $\text{SAM}_{\gamma,P}$, $\alpha_{\text{SSTa},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ the slope for the climatic covariate $\text{SSTa}_{\gamma,P}$, $\alpha_{\text{Chla},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ the slope for the climatic covariate $\text{Chla}_{\gamma,P}$, $\alpha_{\text{DD},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ the slope indicating the strength of the intraspecific density dependence with $\text{N}_{\text{adtot},P}$ the number of adult petrels, $\alpha_{\text{PP},\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ the slope indicating the strength of the predator-prey relationship with $\text{N}_{\text{adtot},S}$ the number of adult skuas, $\varepsilon_{\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ a yearly random effect and $\sigma^2{}_{\varepsilon,\gamma,P,\widetilde{\text{NB}}}$ its temporal variance.

S1.3. Within-year ordering of state variables, parameters and covariates

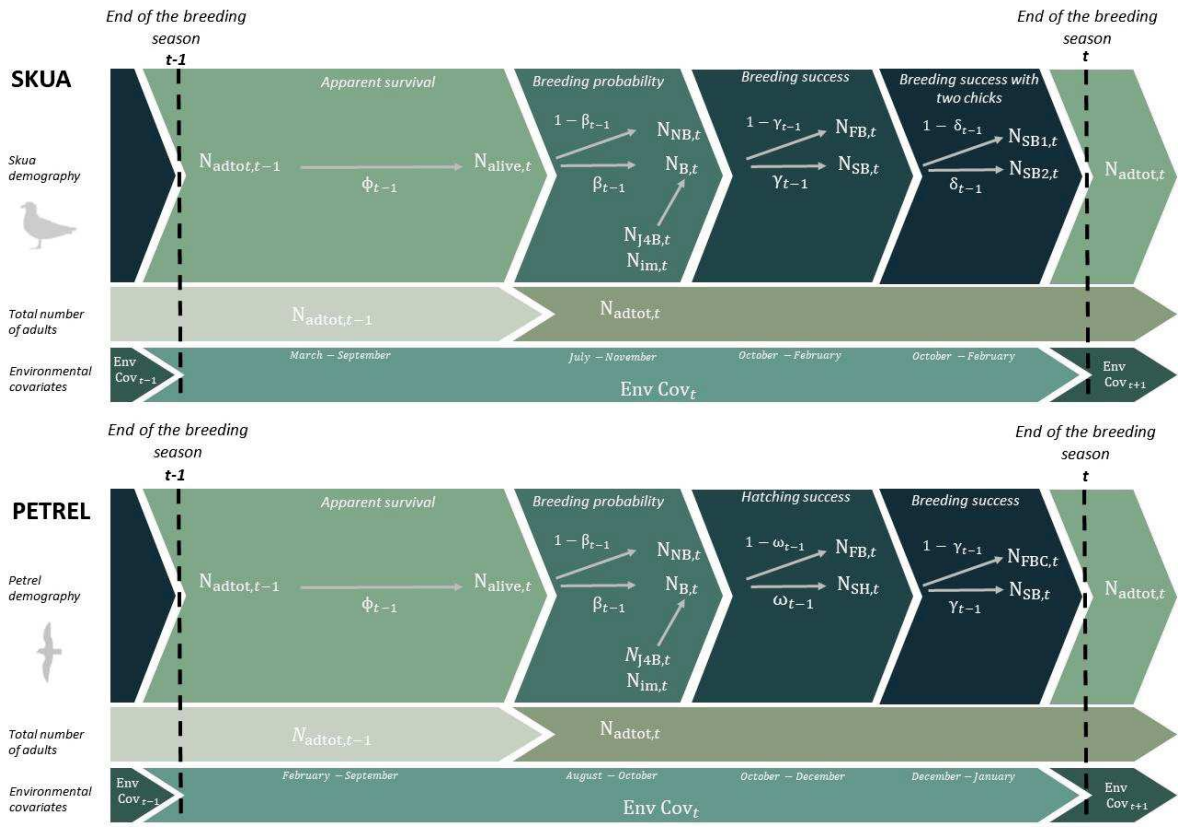

Figure S1.3.1. Within-year ordering of state variables, parameters and covariates in the model for Brown skua (top) and Blue petrel (bottom). The demographic parameters are: adult apparent survival (ϕ), breeding probability (β), hatching success (ω), breeding success (γ), probability of having two chicks rather than one (δ). The state-variables used in the model are: alive (N_{alive}), breeders (N_B), nonbreeders (N_{NB}), failed breeders (N_{FB}), failed breeders at the stage egg (N_{FBE}), breeders with an egg hatched (N_{SH}), failed breeders at the stage chick (N_{FBC}), successful breeders (N_{SB}), successful breeders with one chick (N_{SB1}) or with two chicks (N_{SB2}), immigrant (N_{im}), juveniles that attempt to breed for the first time ($N_{J4,B}$) and total number of adults (N_{adtot}). The environmental covariates used are noted Env Cov. Dashed lines represent the end of breeding seasons.

S1.4. Demographic parameters and population size estimates

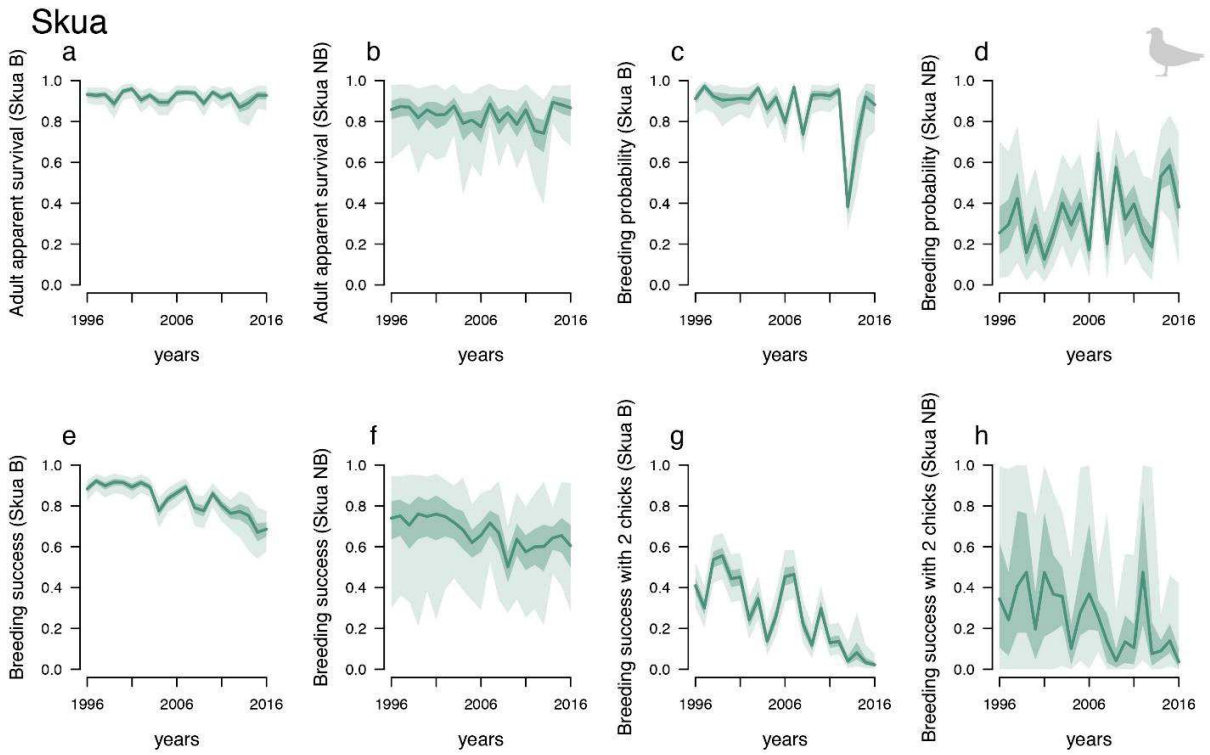

Figure S1.4.1. Demographic parameter estimates for each year for Brown Skuas. Solid lines represent the means of marginal posterior distributions. Shaded areas are the 50% and 95% credibility intervals. (a, b) Estimated adult apparent survival probability $\phi_{S,\widetilde{B}}$ and $\phi_{S,\widetilde{NB}}$ (c, d) Estimated breeding probability $\beta_{S,\widetilde{B}}$ and $\beta_{S,\widetilde{NB}}$ (e, f) Estimated breeding success probability $\gamma_{S,\widetilde{B}}$ and $\gamma_{S,\widetilde{NB}}$ (g, h) Estimated probability of having two chicks rather than one $\delta_{S,\widetilde{B}}$ and $\delta_{S,\widetilde{NB}}$ for skuas that have bred ($\widetilde{B}$) or have not bred ($\widetilde{NB}$), respectively, during the previous breeding season.

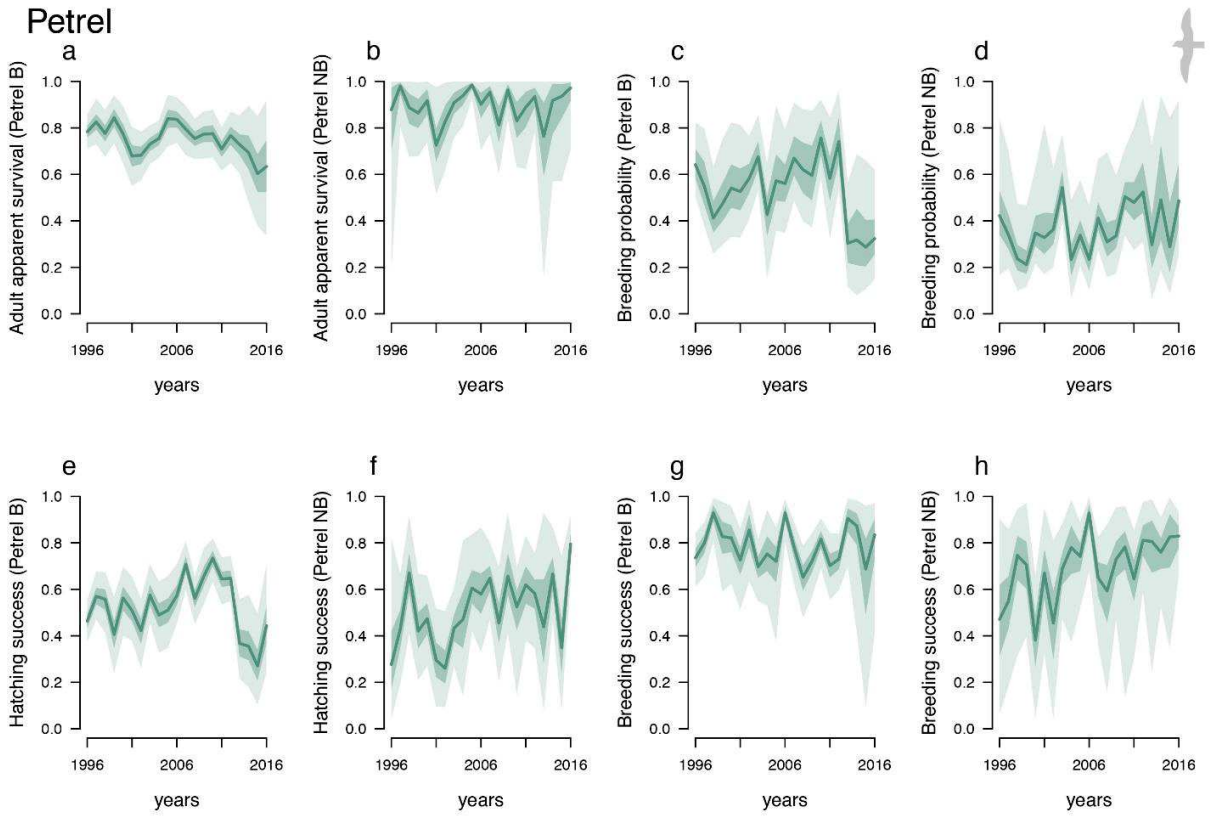

Figure S1.4.2. Demographic parameter estimates for Blue Petrels. Solid line represent the means of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals. (a, b) Estimated adult apparent survival probability $\phi_{P,\widetilde{B}}$ and $\phi_{P,\widetilde{NB}}$ (c, d) Estimated breeding probability $\beta_{P,\widetilde{B}}$ and $\beta_{P,\widetilde{NB}}$ (e, f) Estimated hatching success probability $\omega_{P,\widetilde{B}}$ and $\omega_{P,\widetilde{NB}}$ (g, h) Estimated breeding success probability $\gamma_{P,\widetilde{B}}$ and $\gamma_{P,\widetilde{NB}}$ for petrel that have bred ($\widetilde{B}$) or have not bred ($\widetilde{NB}$), respectively, during the previous breeding season.

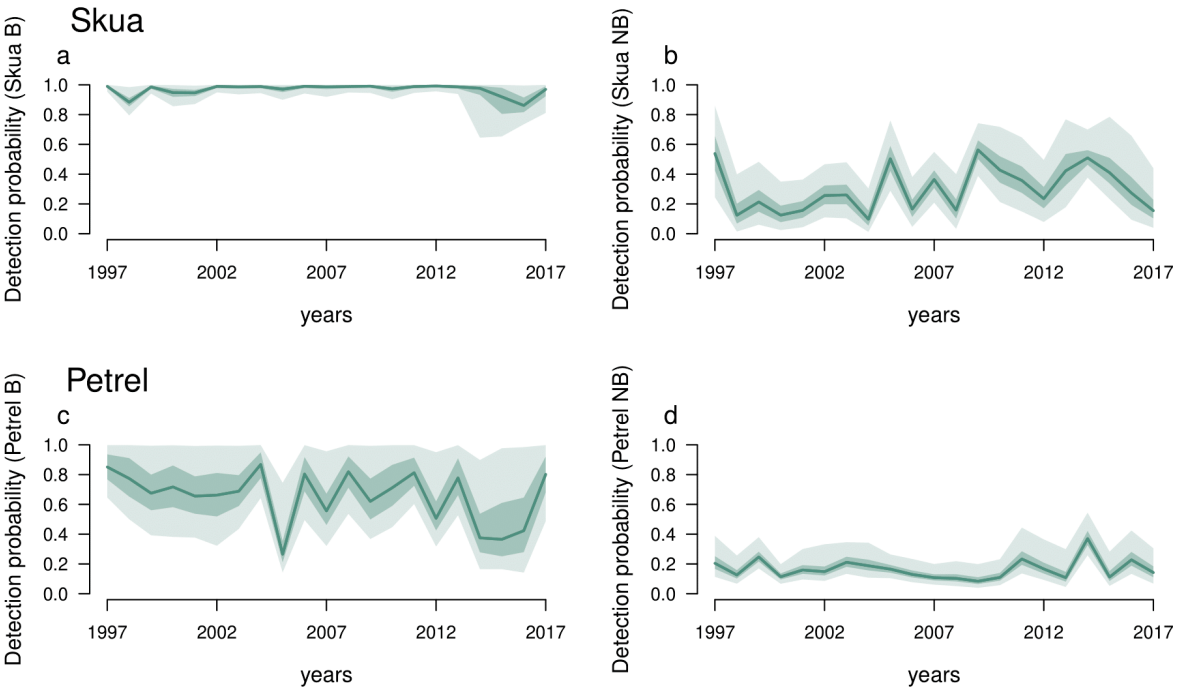

Figure S1.4.3. Detection probability estimates for Brown Skuas (top) and Blue Petrels (bottom). Solid lines represent the means of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals. Estimated detection probability for (a) breeder ($p_{S,\widetilde{\mathrm{B}}}$) and (b) nonbreeder ($p_{S,\widetilde{\mathrm{NB}}}$) skuas, (c) breeder ($p_{P,\widetilde{\boldsymbol{B}}}$) and (d) nonbreeder ($p_{P,\widetilde{\mathrm{NB}}}$) petrels.

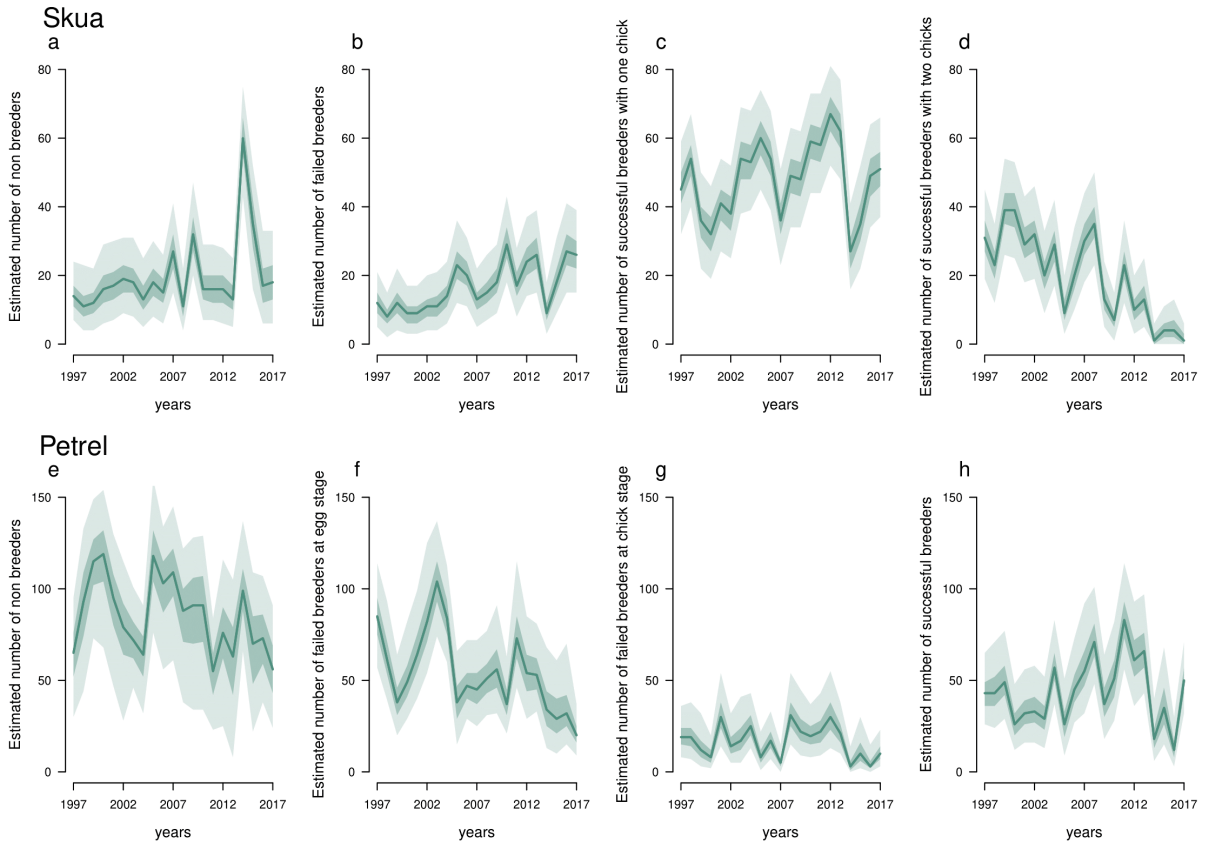

Figure S1.4.4. Estimated number of individuals in adult states for Brown Skuas (top) and Blue Petrels (bottom). Solid lines represent the means of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals. Estimated number of skuas (a) nonbreeders $\mathrm{N}_{\mathrm{NB},S}$ (b) failed breeders $\mathrm{N}_{\mathrm{FB},S}$ (c) successful breeders with at least one chick $\mathrm{N}_{\mathrm{SB1},S}$ (d) successful breeders with two chicks $\mathrm{N}_{\mathrm{SB2},S}$. Estimated number of petrels (e) nonbreeders $\mathrm{N}_{\mathrm{NB},P}$ (f) failed breeders at egg stage $\mathrm{N}_{\mathrm{FBE},P}$ (g) failed breeders at chick stage $\mathrm{N}_{\mathrm{FBC},P}$ (h) successful breeders $\mathrm{N}_{\mathrm{SB},P}$.

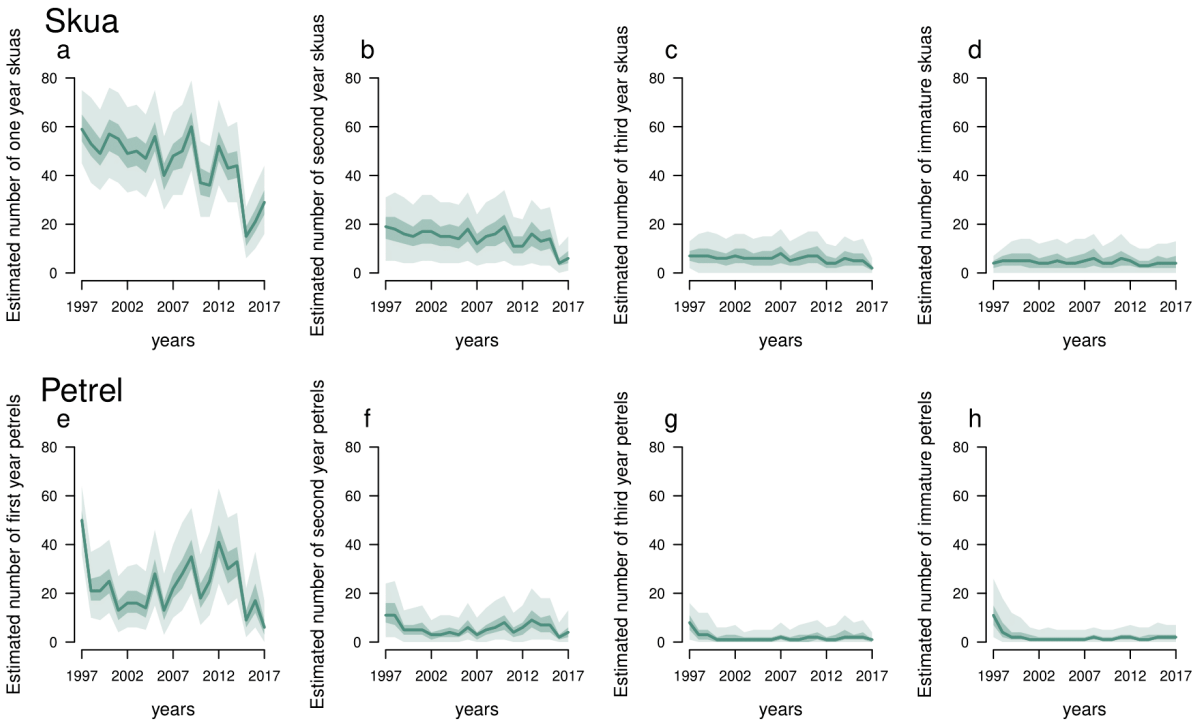

Figure S1.4.5. Estimated number of individuals in juvenile states for Brown Skuas (top) and Blue Petrels (bottom). Solid lines represent the means of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals. Estimated number individuals (a, e) in their first year $N_{J1,S}$ and $N_{J1,P}$ (b, f) in their second year $N_{J2,S}$ and $N_{J2,P}$ (c, g) in their third year $N_{J3,S}$ and $N_{J3,P}$, (d, h) in their fourth year or more (immatures) $N_{J4+,S}$ and $N_{J4+,P}$ for skuas and petrels, respectively.

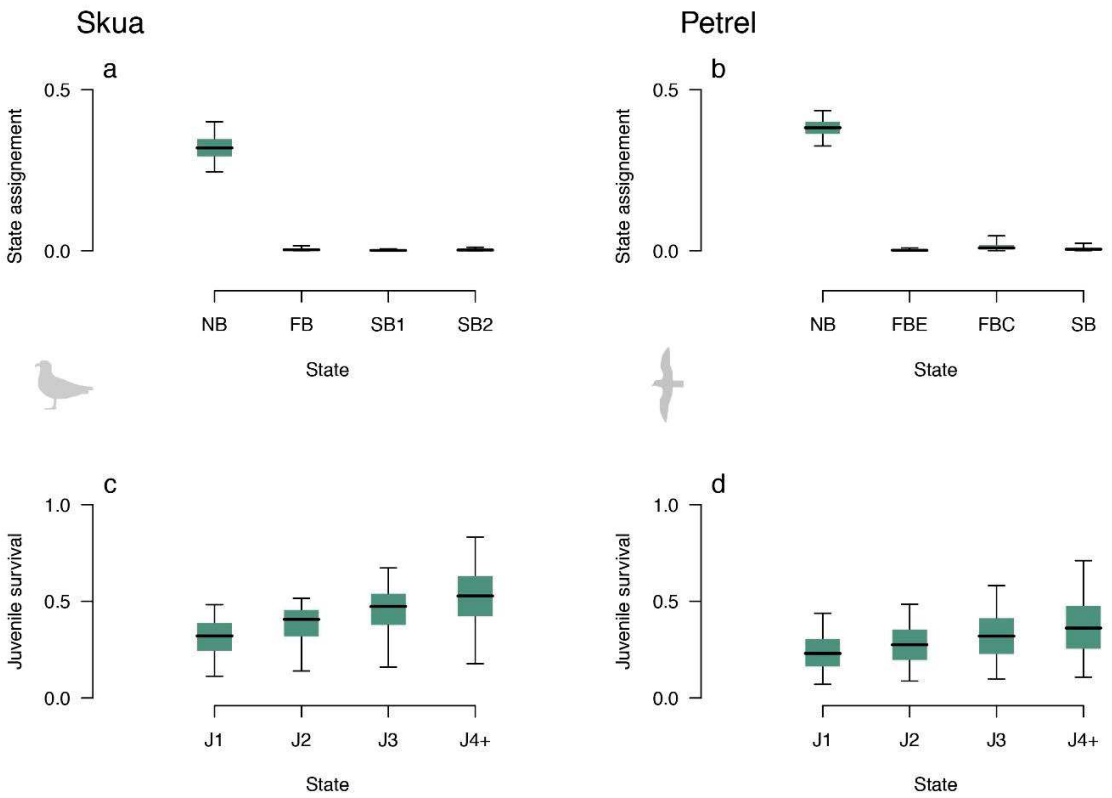

Figure S1.4.6. Estimates of (a, b) state assignment probability (1 – *u*) for Nonbreeder (NB), Failed breeder (FB) at the egg stage (FBE), at the chick stage (FBC), the successful breeders (SB) with one (SB1) or two (SB2) chicks. (c, d) juvenile apparent survival probability (time independent) ϕ_J for juvenile birds of one year old (J1), two years old (J2), three year old (J3), and four years old and older (J4+) for Brown Skuas (left) and Blue Petrels (right). The black line corresponds to the mean of marginal posterior distributions, the color interval corresponds to the 50% credibility interval and the arrows correspond to the 95% credibility interval.

Appendix S2. Relations interspécifiques et effet de l'habitat chez les mésanges

S2.1. Demographic parameters and population size estimates

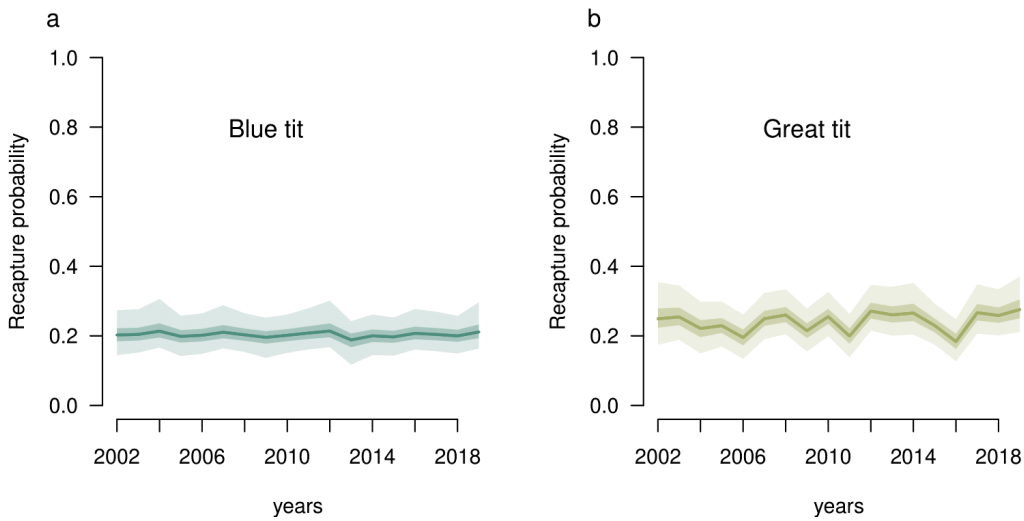

Figure S2.1.1. Recapture probability estimates for (a) Blue tit and (b) Great tit for both habitat types, when the individual covariate effect equal zero. Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals.

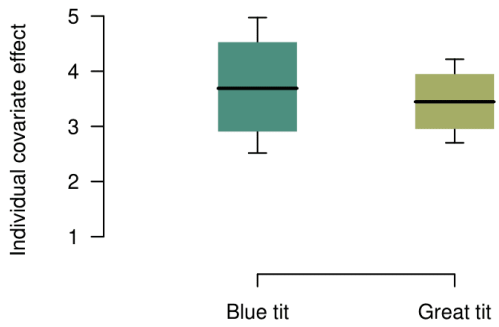

Figure S2.1.2. Estimates of the individual covariate effect on recapture probability for Blue tit (left) and Great tit (right). Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. The black line corresponds to the median of marginal posterior distributions, the color interval corresponds to the 50% credibility interval and the arrows correspond to the 95% credibility interval.

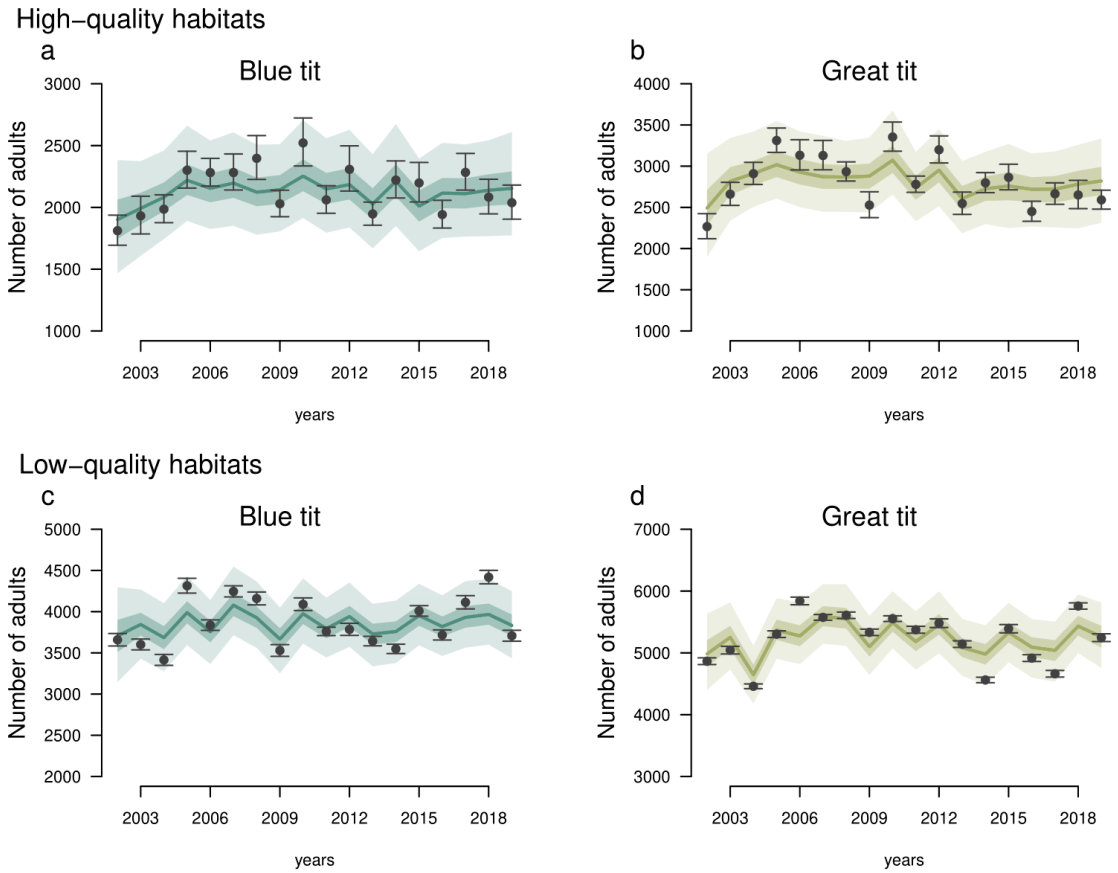

Figure S2.1.3. Estimated number of adults for Blue tits (left) and Great tits (right) in high-quality (top) and low-quality (bottom) habitats. Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals. The black dots and arrows represent estimates of population abundance indices (mean and standard deviation).

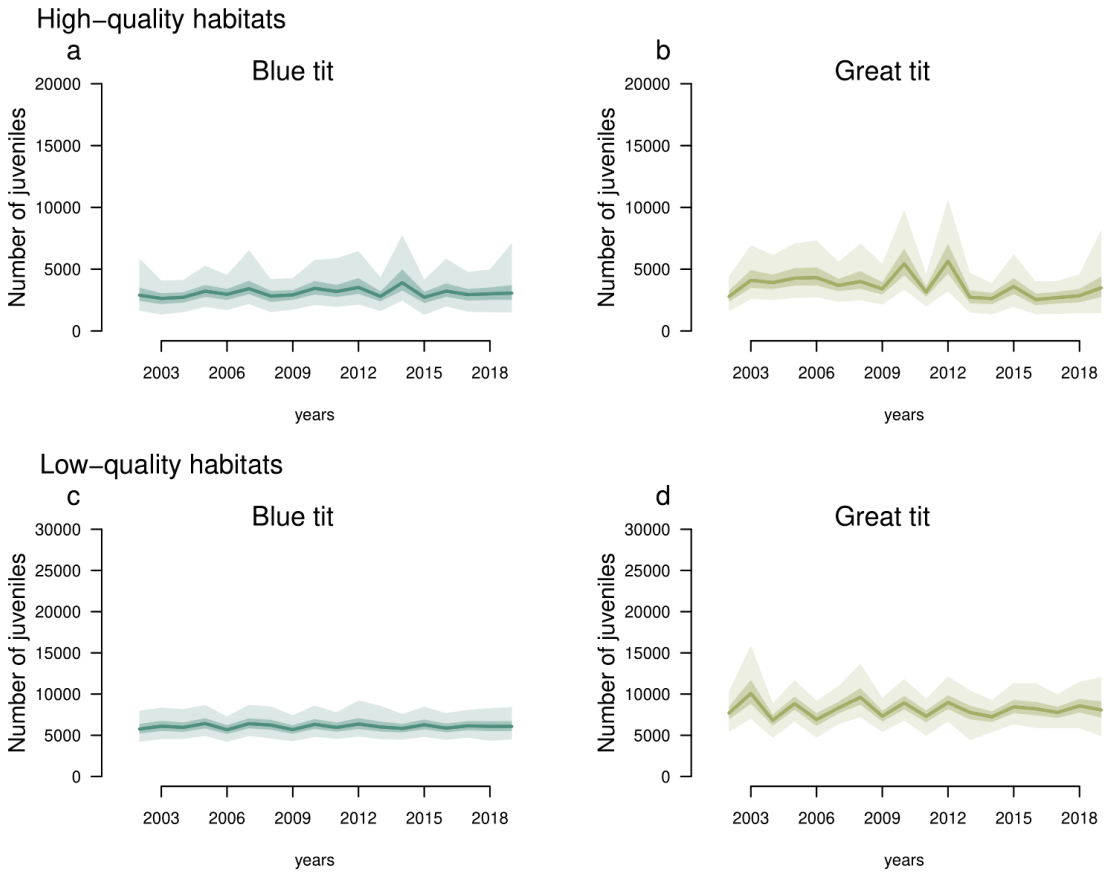

Figure S2.1.4. Estimated number of juveniles for Blue tits (left) and Great tits (right) in high-quality (top) and low-quality (bottom) habitats. Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals.

Appendix S3. Relations interspécifiques et phénologie chez les fauvettes

S3.1. Intraspecific phenological shifts

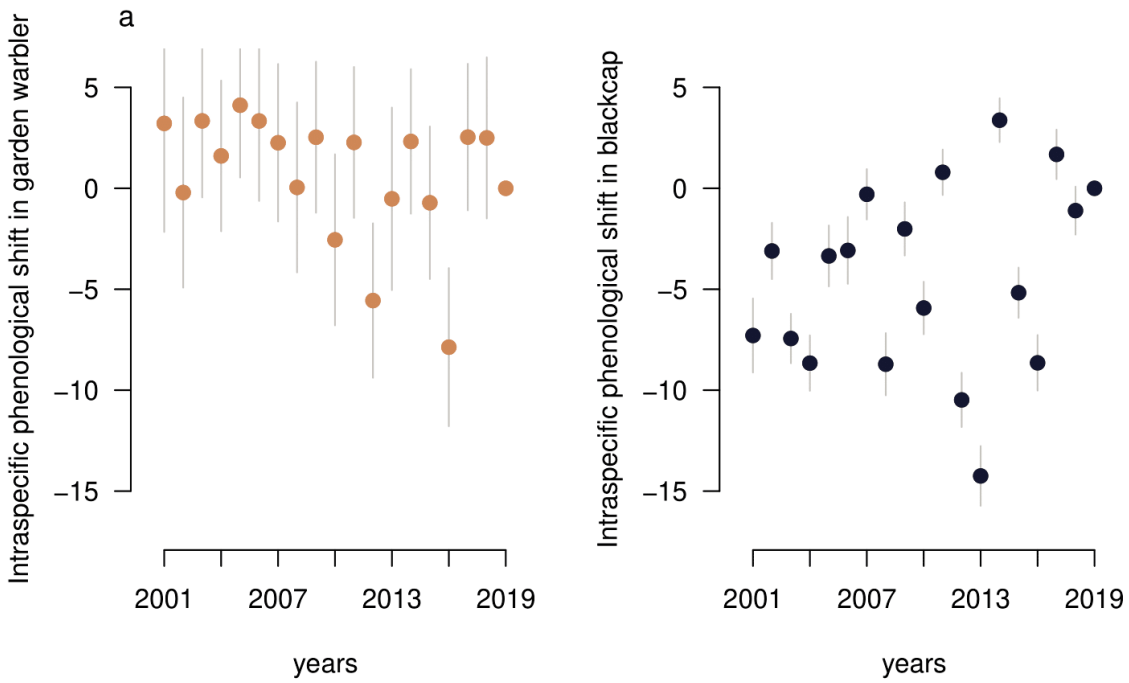

Figure S3.1.1. Estimation of the intraspecific phenological shifts during the period 2001-2019 with 2019 as a reference year for (a) garden warbler and (b) blackcap. Dots and arrows represent the mean and standard deviation respectively.

S3.2. Demographic parameters and population size estimates

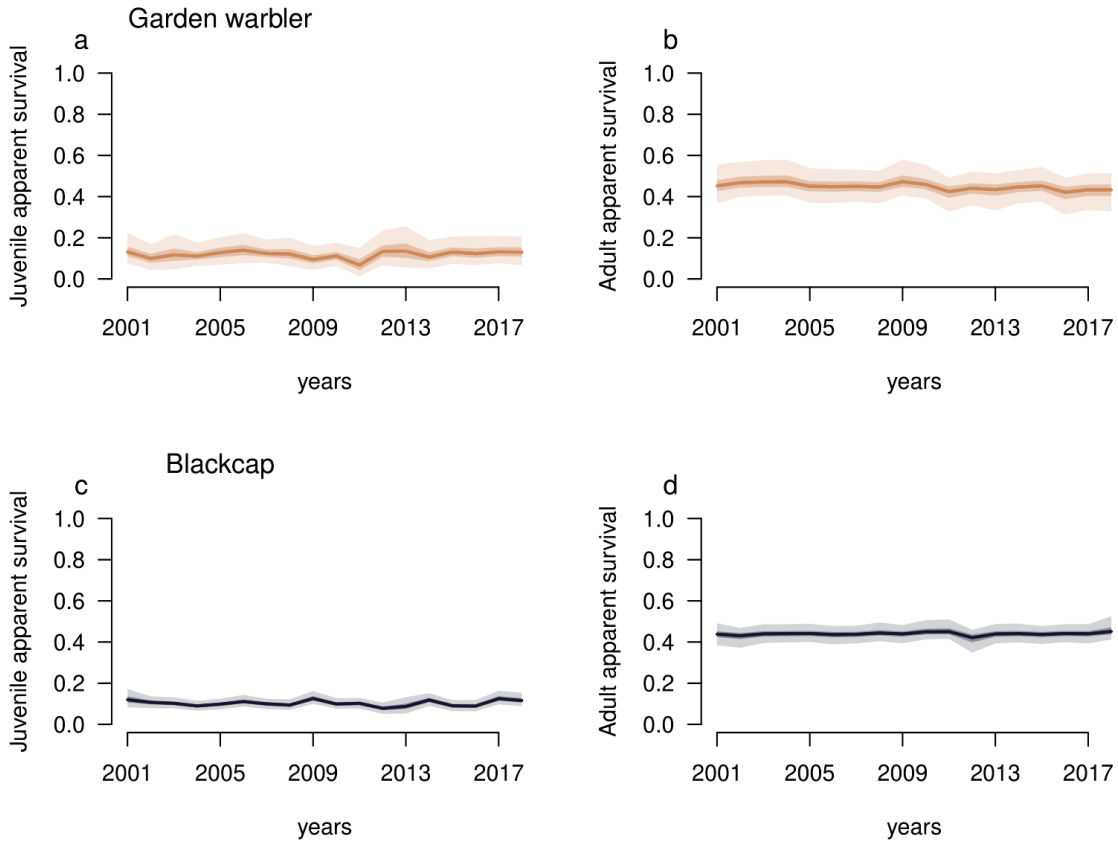

Figure S3.2.1. Estimates of juvenile and adult apparent survival of Garden warblers (in orange) and Blackcap (in dark blue). Solid lines represent the median of the estimated apparent survival and shaded areas are the 50% and 95% credibility intervals.

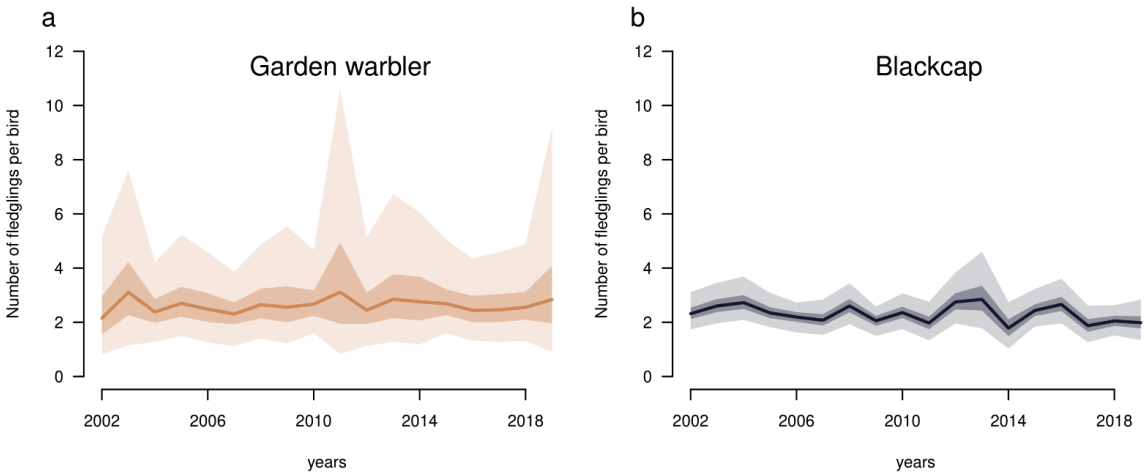

Figure S3.2.2. Estimates of the number of fledglings for Garden warblers (in orange) and Blackcap (in dark blue). Solid lines represent the median of the estimated number of fledglings and shaded areas are the 50% and 95% credibility intervals.

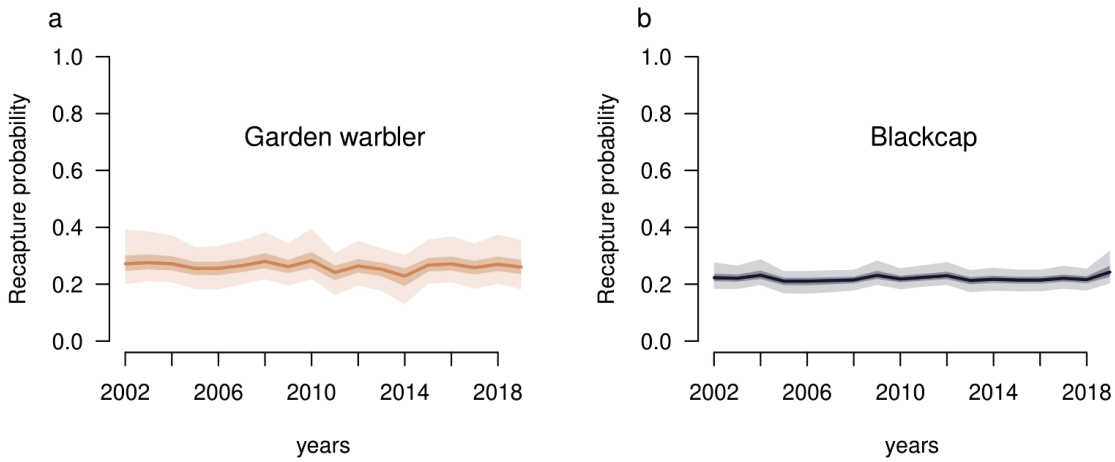

Figure S3.2.3. Recapture probability estimates for (a) Garden warbler and (b) Blackcap, when the individual covariate effect equal 0. Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals.

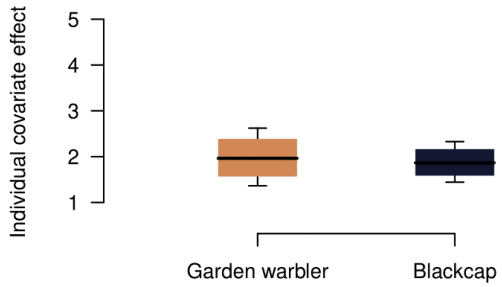

Figure S3.2.4. Estimates of the individual covariate effect on recapture probability for Garden warbler (left) and Blackcap (right). Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. The black line corresponds to the median of marginal posterior distributions, the color interval corresponds to the 50% credibility interval and the arrows correspond to the 95% credibility interval.

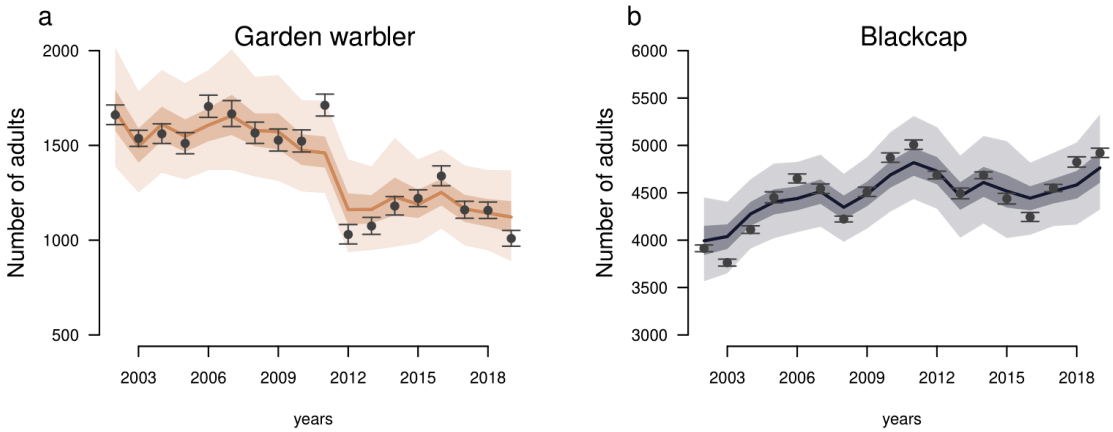

Figure S3.2.5. Estimated number of adults for Garden warblers (left) and Blackcap (right). Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals. The black dots and arrows represent estimates of population abundance indices (mean and standard deviation).

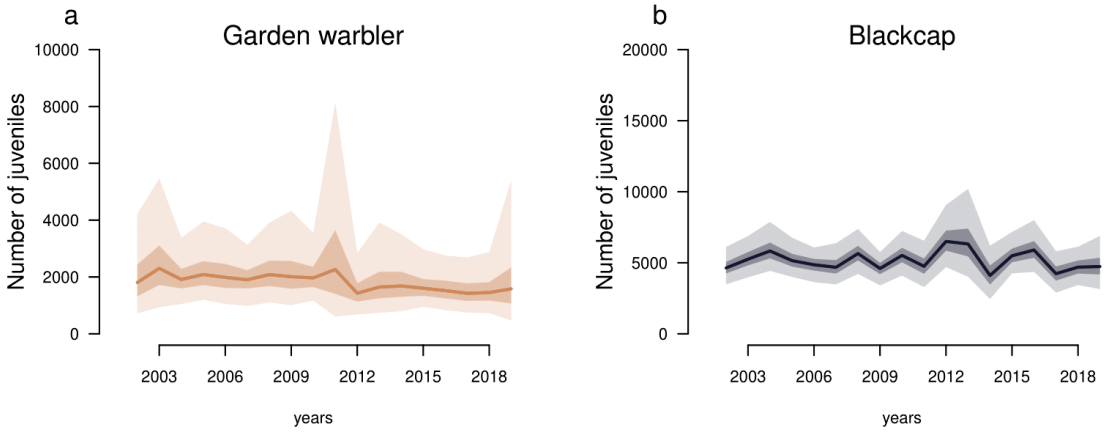

Figure S3.2.6. Estimated number of juveniles for Garden warblers (left) and Blackcap (right). Solid lines represent the median of marginal posterior distributions. Shaded area are the 50% and 95% credibility intervals.

Accounting for interspecific interactions in bird population dynamics using multispecies integrated population models

To understand and predict the fate of species over time, it is necessary to understand the different factors shaping their dynamics. Within communities, species interact with each other, through numerous interspecific interactions (e.g. competition, predation), but also with individuals of their own species, as well as with their environment (e.g. climatic conditions, habitat). The complexity of the analyses lies in the need to work at different biological levels, from the individual to the community. It is therefore necessary to develop methods that could accommodate different data sources. Integrated population models (IPM) allow, in their simplest form, to combine data at the individual scale (e.g. capture-recapture) and at the population scale (e.g. counts) into a single analysis and thus offer the possibility to estimate demographic parameters and population sizes. Their extension to the multispecies scale allows the analysis of the effect of the estimated population size of one species on the demographic parameters of another species while taking into account other factors such as environmental covariates and propagating all sources of uncertainty. Therefore, these models could allow a better understanding of the role of interspecific interactions in species dynamics. Thus, the aim of this PhD thesis, at the interface between modelling and ecology, is to highlight the potential of multispecies IPMs by applying them to relevant systems of interacting species.

Through three case studies, different interspecific interactions (predation, competition) as well as different factors (climatic covariates, habitat quality, phenology) have been analysed to understand the mechanisms underlying the dynamics of these species. A first case study consisted in a predator-prey system of seabirds (the blue petrel *Halobaena caerulea* and the Brown skua *Catharacta lonnbergi*). The effects of predation relationships were analysed while taking into account the climatic conditions at sea to highlight their respective roles on the species dynamics. A second analysis focused on a tit system (the great tit *Parus major* and the blue tit *Cyanistes caeruleus*) to analyse the effects of competitive relationships. In this analysis, the effect of habitat was also taken into account to determine its influence on interspecific relationships. Finally, a last case study focused on the competition between two warbler species with different migration strategies (the blackcap *Sylvia atricapilla* and the garden warbler *Sylvia borin*). In this system, breeding phenology was taken into account to understand how it can modulate interspecific interactions.

Overall, the multispecies IPMs were well adapted to the different case studies and provided a better understanding of the role of interspecific interactions in species dynamics. In the skua-petrel system, the model highlighted the major effect of prey availability in species dynamics. In the tit system, they generalized competition processes known at the scale of a few sites to the whole French population, while nuancing them according to the habitat quality. Finally, for warblers, they showed the effect of breeding phenology on the intensity of interspecific interactions. Numerous work perspectives remain to be explored in order to exploit further the potential of these models. Among them, it will be interesting to extent these models to more than two-species systems by using a large number of species to study the dynamic of communities. These models could also allow the projection of species dynamics under different climatic and/or management scenarios and thus be used for conservation purposes.

Keywords: Demography, Integrated population model, Interspecific relationship, Passerines, Seabirds, Statistical ecology

Prise en compte des interactions interspécifiques dans l'étude de la dynamique des populations d'oiseaux grâce aux modèles intégrés multispécifiques

Pour comprendre et prédire la trajectoire des espèces dans le temps, il faut pouvoir appréhender les différents facteurs façonnant leur dynamique. Au sein des communautés, les espèces interagissent entre elles à travers de nombreuses relations interspécifiques (e.g. compétition, prédation), mais aussi avec les individus de leur propre espèce, ainsi qu'avec leur environnement (e.g. conditions climatiques, habitat). La complexité des analyses réside dans la nécessité de travailler à différents niveaux biologiques, de l'individu jusqu'à la communauté. Les modèles de population intégrés (IPM) permettent, dans leur forme la plus simple, de combiner des données à l'échelle individuelle (e.g. capture-recapture) ou à la l'échelle de la population (e.g. comptages) dans une même analyse et offrent ainsi la possibilité d'estimer des paramètres démographiques et des tailles de population. Leur extension à l'échelle multispécifique permet d'analyser l'effet de la taille de population d'une espèce sur les paramètres démographiques d'une autre espèce tout en tenant compte de covariables environnementales et en propageant toutes les sources d'incertitudes. Ainsi, ces modèles pourraient permettre de mieux appréhender le rôle des interactions interspécifiques dans la dynamique des espèces. L'objectif de cette thèse, à l'interface entre la modélisation et l'écologie, est de mettre en avant le potentiel des IPM multispécifiques en les appliquant à des cas d'étude pertinents.

A travers trois cas d'étude, les effets de différentes interactions interspécifiques (prédation, compétition) ainsi que plusieurs autres facteurs (covariables climatiques, qualité de l'habitat, phénologie) ont été analysés pour appréhender les mécanismes sous-jacents à la dynamique des espèces. Un premier cas d'étude consiste en un système prédateur-proie d'oiseaux marins (le pétrel bleu *Halobaena caerulea* et le labbe subantarctique *Catharacta lonnbergi*). Les effets des relations de prédation ont été analysés tout en tenant compte des conditions climatiques en mer pour mettre en évidence leurs rôles respectifs sur la dynamique des espèces. Une deuxième analyse se focalise sur un système de mésanges (la mésange charbonnière *Parus major* et la mésange bleue *Cyanistes caeruleus*) pour analyser les effets des relations de compétition. Dans cette analyse, l'effet de l'habitat est pris en compte pour déterminer son influence sur les relations interspécifiques. Enfin, un dernier cas d'étude s'intéresse à la compétition entre deux espèces de fauvettes aux stratégies de migration différentes (la fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* et la fauvette des jardins *Sylvia borin*). Dans ce système, la phénologie de la reproduction est étudiée pour comprendre comment elle peut moduler les interactions interspécifiques.

Globalement, les IPM multispécifiques se sont bien adaptés aux différents cas d'étude et ont permis une meilleure compréhension du rôle des interactions interspécifiques dans la dynamique des espèces. Dans le système labbe-pétrel, ces modèles ont mis en évidence l'effet majeur de la disponibilité en proies dans la dynamique des espèces. Chez les mésanges, ils ont généralisé des processus de compétition connus à l'échelle de quelques sites, à l'ensemble de la population française, tout en les nuançant selon la qualité de l'habitat. Enfin, pour les fauvettes, ils ont montré l'importance de la phénologie de reproduction dans l'intensité des interactions interspécifiques. De nombreuses perspectives de travail restent à explorer pour exploiter au mieux ces modèles. Parmi elles, il sera intéressant de développer les IPM multispécifiques, non plus avec des systèmes à deux espèces, mais en utilisant un grand nombre d'espèces pour étudier les dynamiques à l'échelle de la communauté. Ces modèles pourraient aussi permettre de projeter la dynamique des espèces selon différents scénarios climatiques et/ou de gestion et ainsi pouvoir être utilisés à des fins de conservation.

Mots clés : Démographie, Ecologie statistique, Modèle de population intégré, Oiseaux marins, Passereaux, Relation interspécifique