



HAL
open science

**Estimation des populations d'oiseaux marins à
nidification hypogée ou en habitats complexes :
optimisation des méthodes dans les Terres Australes
Françaises**
Anaïs Dasnon

► **To cite this version:**

Anaïs Dasnon. Estimation des populations d'oiseaux marins à nidification hypogée ou en habitats complexes : optimisation des méthodes dans les Terres Australes Françaises. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2023. Français. NNT : 2023LAROS027 . tel-04544444

HAL Id: tel-04544444

<https://theses.hal.science/tel-04544444>

Submitted on 12 Apr 2024

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.

ÉCOLE DOCTORALE

-
618

Laboratoire CEBC - UMR 7372

THÈSE

présentée par :

Anaïs DASNON

soutenue le 12 octobre 2023

pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

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

Estimation des populations d'oiseaux marins à nidification hypogée ou en habitats complexes : optimisation des méthodes dans les Terres Australes Françaises

JURY :

Céline LE BOHEC

Emmanuelle CAM

Christophe BARBRAUD

Thierry LENGAGNE

Christel LEFRANÇOIS

Jérôme SUEUR

Adrien CHAIGNE

Célia LESAGE

Chargée de recherche CNRS, Centre scientifique de Monaco, Rapporteur

Professeur, Université de Bretagne Occidentale, Rapporteur

Directeur de recherche CNRS, La Rochelle Université, Directeur de thèse

Chargé de recherche CNRS, Université de Lyon 1

Enseignant-chercheur, La Rochelle Université

Maître de conférences, Muséum National d'Histoire Naturelle

Chargé de conservation, LPO, invité

Chargée de conservation, TAAF, invitée

anrt
ASSOCIATION NATIONALE
RECHERCHE TECHNOLOGIE



Cifre



Liberté • Égalité • Fraternité

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

**TERRES AUSTRALES
ET ANTARCTIQUES FRANÇAISES**



INSTITUT
POLAIRE
FRANÇAIS
PAUL-ÉMILE VICTOR



Centre d'Études
Biologiques de
Chizé

Je remercie les différents organismes qui m'ont permis d'entreprendre et de mener à bien ma thèse :

l'ANRT et le dispositif cifre pour le financement de ces travaux,

les TAAF leur accueil et le financement de mon travail,

le CEBC pour son accueil,

l'ULR pour son accompagnement et sa gestion,

l'IPEV pour la mise à disposition de données.

Je remercie les membres du comité de suivi individuel de thèse pour leurs conseils avisés et les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Remerciements

Christophe et Adrien, je vous remercie d'avoir vu en moi les capacités de mener à bien ma thèse et de m'avoir permis de l'entreprendre.

Christophe, merci pour ton encadrement sans faille tout au long de ma thèse, qui a été le socle de ma motivation. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir toujours soutenue, défendue, écoutée, rassurée et encouragée.

Adrien, merci d'avoir pris le temps d'une passation de ton précieux savoir sur les Terres Australes et leurs habitants à plumes, sur les TAAF et leur fonctionnement, d'avoir ensuite continué à prendre des nouvelles et à m'encourager.

Célia, merci pour ton accompagnement avisé et bienveillant durant ma thèse, de croire en moi et d'avoir rendu l'aventure australe aussi parfaite.

Merci à l'équipe de la Direction de l'environnement des TAAF, et en particulier à Clément et Sophie pour leur super travail de chef d'équipe. Merci à l'équipe de la direction de l'environnement pour leur accueil dans les bureaux des TAAF et toutes les aventures réunionnaises vécues avec eux.

Merci à l'équipe du CEBC pour son accueil et particulièrement merci à l'équipe des grimpeurs (et ceux qui ne grimpent pas) d'avoir partagé ce quotidien si particulier de la thèse avec moi.

Merci à ma famille pour son soutien, à mes parents de m'avoir laissée faire autant d'études, mais surtout de me l'avoir permis et de m'avoir soutenue dans ce long projet.

Merci à mes amis d'ici et de contrées éloignées qui ont malgré tout été présents durant ces trois années.

Guillaume, merci à toi.

"Lorsqu'on pense aux grands voyageurs qui peuplent les îles australes, on pense d'abord aux oiseaux.

*Mais il existe un groupe de grands migrants auquel on ne pense pas : les vers de terre ! On en trouve en effet plusieurs espèces endémiques, toutes appartenant au même genre *Microscolex* : trois sur l'île de La Possession et un sur l'île de l'Est à Crozet et un à Kerguelen. La question se pose de l'origine de ces espèces, on parle d'îles volcaniques au beau milieu de l'océan indien. La plus logique semble le transport par les oiseaux, déjà observé chez d'autres espèces sur de faibles distances. Mais les distances ici sont telles que cela paraît peu probable. La particularité des espèces du genre *microscolex* est qu'elles résistent à la fois à l'eau, mais également au sel, ouvrant la porte à une deuxième possibilité quant à leur colonisation de ces îles du bout du monde : la mer, emportés par les vents et les courants. C'est cette dernière hypothèse qui semble aujourd'hui la plus probable."*

Ewen Le Scornec, juillet 2023

Article et Communications

Article

Dasnon, A.^{1,2}, Delord, K.¹, Chaigne, A.² & Barbraud, C.¹ Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. *Journal of Applied Ecology* 59: 1674-1685

Communications

Internationales

- Dasnon A, Delord K, Chaigne A, Barbraud C (2022). Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. Oral presentation by Clara Péron - CCAMLR, Working Group on Incidental Mortality Associated with Fishing. 10 - 14 October 2022, Hobart - Australia.

- Dasnon A., Lesage C., Barbraud C. (2023), Estimating seabird populations breeding in sparse colonies in remote areas. Oral presentation - EURING Analytical Meeting & Workshop. 17 - 21 April, Montpellier - France.

Nationales

- Dasnon, A., Delord, K., Chaigne, A., & Barbraud, C. (2022). Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. Présentation orale - Journée Prédateurs marins, 23 mai 2020, CEBC-CNRS, Villiers en bois - France

- Dasnon A., Pinaud D., Arriubergé S., Lesage Célia., Barbraud C. (2023) Estimer les populations d'oiseaux marins à nidification hypogée grâce à la bioacoustique. Présentation orale - CNFRAA 19èmes Journées scientifiques. 03 - 05 mai 2023, Paris - France.

- Dasnon A., Lesage C., Barbraud C. (2023), Estimating seabird populations breeding in sparse colonies in remote areas. Oral presentation - Journée Prédateurs marins, 27 avril 2023, CEBC-CNRS, Villiers en bois - France

Encadrement et formations

Encadrement

- Stage de 6 mois effectué par Sébastien Arriubergé, Etude des populations d'oiseaux marins par suivi acoustique dans les Terres australes françaises, encadré par Anaïs Dasnon et David Pinaud de mars à août 2022 au CEBC-CNRS.
- Stage universitaire des étudiants de master 1 de La Rochelle Université, Populations d'oiseaux marins à nidification hypogée à Kerguelen, 12 - 16 septembre 2022, CEBC-CNRS.

Formations

- Statistiques appliquées avec R : Modélisation statistique, 8 - 10 décembre 2020, CEBC-CNRS (Villiers en bois)
- Système d'Information Géographique, 15 - 17 décembre 2020, CEBC-CNRS (Villiers en bois)
- Colloque des doctorants de deuxième année, présentation orale et poster, 4 - 6 mai 2022, Université La Rochelle (La Rochelle)
- Formation de préparation au terrain dans les Terres australes françaises, 04 - 14 octobre 2021, TAAF (Saint-Pierre, La Réunion)
- Ma thèse en 180 secondes, sélection locale, 7 mars 2023, La Rochelle Université (La Rochelle)
- Ethique de la recherche (MOOC), 30 mars 2023, Université de Lyon (Lyon)

Sommaire

I. Introduction générale	1
Première partie : Etat et conservation de la biodiversité marine	2
Deuxième partie : Etat et acquisition des connaissances sur les populations d'oiseaux marins	18
Objectifs de la thèse	29
II. Matériels et méthodes généraux	31
1/ Sites d'étude : Crozet et Kerguelen	32
2/ Espèces étudiées dans la thèse	35
3/ Protocoles pour le dénombrement des oiseaux marins dans les terres australes françaises	44
4/ Prospections et données acquises au sein de la RNN-TAF	46
5/ Données sur les espèces à nidification hypogée	48
6/ Session de terrain 2021/2022 pour l'étude de la relation entre la densité de terriers de pétrels à menton blanc et leur activité acoustique	51
III. Chapitre 1 : Estimating seabird populations breeding in sparse colonies in remote areas.	54
IV. Chapitre 2 : Estimating seabird breeding density using vocal activity and bioacoustics.	88
V. Chapitre 3 : Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations.	118
VI. Discussion générale	147
1/ Efficacité des méthodes de comptage des oiseaux marins	148
2/ Optimisation et perspectives méthodologiques	158
3/ Etudes démographiques et conservation des oiseaux marins	167
4/ Recommandations pour la gestion des oiseaux marins au sein de la RNN-TAF	169
VII. Conclusion générale	172
VIII. Références générales	173
Annexe 1	197
Annexe 2	206
Annexe 3	228
Annexe 4	267

I. Introduction générale

Première partie : Etat et conservation de la biodiversité marine

1/ Déclin de la biodiversité marine

1/ a - Déclin de la biodiversité

Une espèce sur trois qui étaient présentes il y a cinq siècles est actuellement soit en déclin, soit éteinte (Dirzo & Raven, 2003; Isbell et al., 2023). Ce constat alarmant sur la situation de la biodiversité mondiale pousse de plus en plus la recherche à s'intéresser à l'état des populations, à leurs tendances et aux menaces qui pèsent sur elles. L'intérêt est d'autant plus grand que ce délitement de la biosphère affecte et affectera de plus en plus les sociétés humaines (Cardinale et al., 2012; Díaz et al., 2019; McCauley et al., 2015). Les milieux marins ne sont pas épargnés par cette tendance, puisque en moyenne 25% des espèces marines sont en déclin ou éteintes depuis 1500 (Isbell et al., 2023; Penn & Deutsch, 2022). Au sein des écosystèmes marins, une des causes les plus évidentes de perte de la biodiversité est l'exploitation massive des ressources trophiques par l'homme (Pauly et al., 2005). Malgré l'accroissement toujours plus innovant de l'effort et des méthodes de prélèvement des ressources marines, la capacité de renouvellement des populations animales des océans a si bien été dépassée dans 40 à 50% des écosystèmes tempérés et tropicaux (Link & Watson, 2019) que l'efficacité de la pêche diminue (Rousseau et al., 2019). Ainsi, 38% des espèces de poissons et jusqu'à 90% des espèces de baleines auraient diminué en abondance ces quarante dernières années (McCauley et al., 2015). Même si la conscience émerge qu'une gestion plus durable de ces précieuses ressources serait plus profitable que leur définitive extinction (Rousseau et al., 2019), d'autres menaces s'ajoutent à cela. Les changements climatiques d'origine anthropique sont des menaces sérieuses et globales qui pèsent sur la biodiversité marine (Fogt & Marshall, 2020; Quillfeldt & Masello, 2013). L'augmentation de la température de l'eau a de nombreuses et dramatiques conséquences. Elle diminue la productivité primaire des océans (Behrenfeld et al., 2006), entraînant des conséquences négatives en cascade sur l'ensemble de la chaîne trophique, et augmente l'hypoxie de l'eau jusqu'à la rendre non-viable pour de nombreuses espèces (Deutsch et al., 2015; Penn & Deutsch, 2022). L'activité de l'homme entraîne de manière plus générale la destruction des habitats notamment du fait de la pollution massive qu'elle génère et dont les océans sont généralement la destination finale (Landrigan et al., 2020).

1/ b - Conséquences sur les populations humaines

Les populations humaines sont cinq fois plus denses sur le littoral que sur le reste des terres habitées et 16% de la population mondiale vit sur le littoral (Noin, 1999). Pour cause, le milieu marin est indispensable aux sociétés humaines et notamment parce qu'il est une source abondante de nourriture de qualité. Préserver la capacité des océans à fournir ces ressources trophiques indispensables à l'alimentation humaine est actuellement un enjeu crucial de sécurité alimentaire qui tendra à croître dans le futur (Costello et al., 2020). En effet, 16% de la viande consommée dans le monde est prélevée dans les océans et la pêche fournit également une source de protéines actuellement irremplaçable pour de nombreuses activités agroalimentaires. En plus de nourrir l'humanité, les océans ont aussi une capacité à atténuer plusieurs effets néfastes de certaines activités humaines sur la biosphère. Leur rôle primordial dans les cycles géochimiques globaux, et notamment celui du carbone, en fait des puits de captation et de séquestration de la pollution d'origine anthropique. Le réchauffement des eaux, notamment en diminuant la productivité en phytoplancton, entraîne une diminution de la capacité du milieu marin à absorber le carbone atmosphérique (Chust et al., 2014). L'eutrophisation des littoraux, qui se traduit le plus souvent par des blooms d'algues, est une autre conséquence de la saturation des milieux marins dans leur rôle d'absorption des déchets azotés issus des activités humaines. La diversité benthique des littoraux, et en particulier des barrières de corail, protège aussi les infrastructures humaines des bords de mer. Si cette diversité disparaît et considérant l'augmentation en fréquence et en intensité des événements climatiques extrêmes souvent ponctuels et violents (Cai et al., 2015), ce sont une grande partie des installations anthropiques du littoral, et donc les lieux de vie de 16% de l'humanité, qui sont exposés à la dégradation. Le milieu marin est de manière plus générale un lieu de conservation de la biodiversité, dont les estuaires forment les nurseries, (Cardinale et al., 2012; Worm et al., 2006), et qui forme un patrimoine naturel important mais en déclin. Parmi cette biodiversité menacée, la plus emblématique est certainement représentée par les prédateurs marins supérieurs.

1/ c - Vulnérabilité des prédateurs marins supérieurs

Le terme de prédateurs marins désigne un groupe polyphylétique constitué des oiseaux marins, des mammifères marins, des poissons cartilagineux et de certains poissons osseux. Ils ont en commun de se situer haut dans les chaînes trophiques marines (Heithaus et al., 2008; Sibert et al., 2006). Ce sont des espèces dites longévives, c'est-à-dire dont les individus vivent longtemps avec un fort taux de survie chez les adultes, qui se reproduisent peu souvent et produisent une progéniture rare au développement long (Frisk et al., 2001; Hamer et al., 2001; Jefferson et al., 2011). Ces caractéristiques les rendent particulièrement vulnérables aux menaces qui pèsent plus largement sur la biodiversité. Les capacités d'adaptation aux changements globaux de ces organismes aux stratégies de vie longues sont méconnues à ce jour. Les réponses à ces changements peuvent passer par la plasticité phénotypique et/ou l'adaptation microévolutive (Péron, Authier, et al., 2010; Sydeman et al., 2015) mais ces stratégies ne peuvent s'inscrire efficacement en réponse à des bouleversements à la fois rapides et durables de leurs environnements. Si la capacité des animaux à répondre aux changements environnementaux rapides actuels par des processus évolutifs est connue (Bonnet et al., 2022), les preuves de l'efficacité d'une évolution adaptative chez les prédateurs marins supérieurs dans un contexte de changements globaux sont actuellement inexistantes. Etant donné les temps de génération longs chez ces espèces, il est prédictible que leur capacité d'adaptation à des changements environnementaux brutaux par la voie évolutive est limitée. Ces espèces sont également très vulnérables aux pollutions puisque leur position haute dans les réseaux trophiques maximise les phénomènes de bioamplification (Gray, 2002) mais aussi de bioaccumulation étant donné leurs fortes longévités. Chez ces espèces, le compromis de maximisation de la valeur sélective s'est effectué dans une vie longue qui permet aux individus de se reproduire peu souvent mais pendant de nombreuses années (stratégie itéropare). La survie des individus reproducteurs est donc généralement très élevée, rendant les populations de ces espèces très vulnérables à la mortalité additive (c'est-à-dire une mortalité induite par des causes inhabituellement présentes dans le milieu naturel de l'espèce, comme c'est le cas des activités anthropiques) (Caswell, 2001). Chez les prédateurs marins, les captures accessoires dans les pêcheries sont une cause majeure et préoccupante de mortalité additive de tous les groupes phylétiques (Lewison et al., 2014; Stevens et al., 2000).

1/ d - Déclin des oiseaux marins

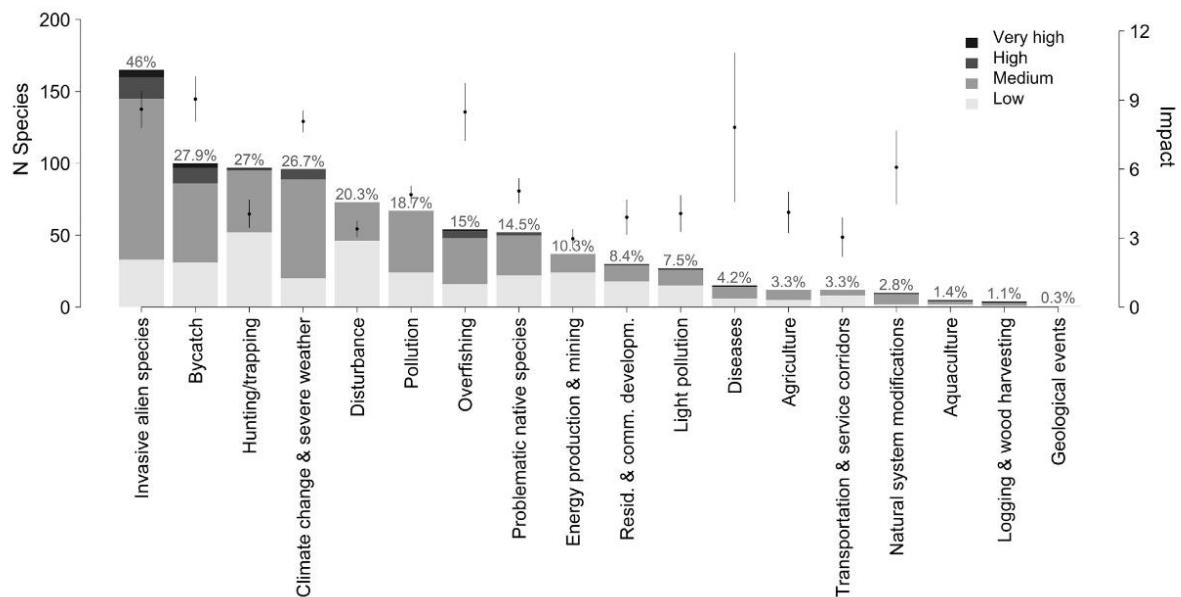


Figure issue de Dias et al. (2019), représentant les menaces actuelles sur toutes les espèces d'oiseaux marins. Axe y gauche : nombre total d'espèces affectées, axe y droit : impact moyen \pm écart type. Les valeurs au-dessus des barres indiquent le pourcentage d'espèces affectées (n=359).

Les oiseaux marins sont les plus menacés parmi les oiseaux (Croxall et al., 2012), et les deuxièmes plus menacés parmi les animaux marins après les mammifères marins (McCauley et al., 2015), faisant d'eux un sujet de prédilection en biologie de la conservation. Ainsi que le reste de la biodiversité terrestre, leurs populations connaissent un déclin sans précédent. Entre 1950 et 2010, l'ensemble des effectifs des populations d'oiseaux marins pour lesquelles des suivis d'abondance existent a décliné de près de 70% (Palczny et al., 2015). Aujourd'hui 31% de leurs espèces sont menacées selon la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), et les groupes les plus menacés sont les albatros, les pétrels et les manchots (Dias et al., 2019). Parmi les menaces les plus importantes figurent la présence de prédateurs introduits sur les zones de reproduction et de nidification, les captures accidentelles dans les pêcheries et les changements climatiques (Barbraud et al., 2012; Dias et al., 2019). Le dérangement anthropique, la destruction des habitats sur les zones de

reproduction, l'appauvrissement des ressources alimentaires disponibles (Cury et al., 2011; Okes et al., 2009), la circulation de maladies aviaires et la pollution marine contribuent également à ce déclin.

Les oiseaux marins sont vulnérables aux effets du changement climatique, tels que l'élévation de la température de la mer qui diminue l'abondance ou leur accès aux ressources trophiques (Bost et al., 2009) et l'intensification ainsi que la multiplication des évènements climatiques violents ou inhabituels. L'augmentation en fréquence et en intensité des précipitations et les modifications de l'état de la glace de mer en Antarctique peuvent ainsi réduire à néant le succès reproducteur de milliers de couples de manchots Adélie *Pygoscelis adeliae* (Ropert-Coudert et al., 2018), menaçant leurs populations. L'augmentation des évènements El Niño (Cai et al., 2015) affecte les populations d'oiseaux marins en raréfiant leurs ressources dans les zones d'upwelling (Bakun et al., 2015). L'impact néfaste des phénomènes climatiques sur les populations agissent parfois de manière synchrone avec celui des captures accidentelles dues aux pêcheries (Pardo et al., 2017; Rivalan et al., 2010). Ces mortalités additives concernent notamment les populations de Procellariiformes qui, du fait de leur odorat très développé, sont attirés par les bateaux de pêche qu'ils détectent sur de très longues distances. Chaque année, ce sont des centaines de milliers d'oiseaux marins qui sont capturés et tués dans les pêcheries à la palangre (Tuck et al., 2003) ou au chalut (Žydelis et al., 2009), conduisant certaines populations à la quasi-extinction (Furness, 2003).

Mais les oiseaux marins souffrent aussi de menaces au sein des écosystèmes terrestres. Ils se reproduisent souvent sur des îles ou des sites isolés sur lesquels l'homme a introduit, volontairement ou non, de multiples espèces exogènes. Parmi ces espèces figurent la souris domestique (*Mus musculus*), les rats (*Rattus sp.*) et le chat domestique (*Felis catus*) (Medina et al., 2011), autant de néo-prédateurs des oiseaux marins. Les oiseaux marins n'ayant pas co-évolué avec ces mammifères introduits et donc n'ayant pas développé de mécanismes d'évitement ou de défense, sont particulièrement vulnérables face à ces prédateurs. Des poussins de grand albatros *Diomedea exulans* plusieurs dizaines de fois plus grands que des souris domestiques ont été observés prédatés par celles-ci (Jones & Ryan, 2010), sans aucune réaction du poussin ni du parent. Le chat domestique est l'espèce exogène responsable des plus gros dégâts sur les espèces natives (Medina et al., 2011), dont les oiseaux marins. Les chats ont souvent été emmenés volontairement sur les bateaux par les marins

qui accostaient sur ces archipels pour lutter contre la présence des souris et des rats, et leurs populations actuellement hors de contrôle causent des dégâts importants sur les populations d'oiseaux marins (Dias et al., 2019; Medina et al., 2011).

Face à ces nombreuses et dangereuses menaces, des moyens de conservation des populations d'oiseaux marins efficaces doivent être développés. En effet, la préservation de la biodiversité marine, y compris des oiseaux marins, est essentielle pour le maintien des écosystèmes actuels et assurer la durabilité des océans, et est inhérente au maintien de l'existence de nombreuses espèces, y compris la nôtre (Sala et al., 2021).

2/ Enjeux de conservation des oiseaux marins

2/ a - Lignées évolutives et adaptations uniques et remarquables

<i>Family</i>	<i>Genera</i>	<i>Wholly marine spp.</i>	<i>Partially marine spp.</i>	<i>Non-marine spp.</i>
Penguins	6	17		
Divers/Loons	1			5
Albatrosses	4	25		
Petrels	13	79		
Storm-petrels	7	20		
Tropicbirds	1	3		
Pelicans	1	1		1
Boobies/Gannets	3	9		6
Cormorants	2	24		2
Frigatebirds	1	5		
Ducks/Geese				
Phalaropes	1			2
Skuas/Jeagers	2	5		3
Gulls	7	29		18
Terns	10	28		12
Auks	11	23		3
Totals	65	222	72	

Table issue de la Table 1.1 de Gaston (2004), Espèces d'oiseaux marins et leurs familles

Les oiseaux marins constituent un patrimoine naturel exceptionnel (Brooke, 2002). Au sens strict, ils forment un groupe polyphylétique comprenant les Sphenisciformes, les Procellariiformes, les Gaviiformes, une partie des Pelecaniformes et des Charadriiformes (Brooke, 2002). Ce sont les oiseaux dont le cycle de vie est majoritairement rattaché à l'environnement marin, bien qu'aucun

d'entre eux ne se soit complètement affranchi du milieu terrestre, ne serait-ce que pour la reproduction. A cette liste peuvent être ajoutés les oiseaux côtiers dont font partie certains Charadriiformes et les Suliformes. Ce sont principalement leurs adaptations à la vie marine qui les rendent remarquables. Les membres antérieurs des Sphenisciformes, ou manchots, ayant perdu l'aptitude au vol, ne forment plus des ailes mais bien des nageoires (ou ailerons). Leur plumage est également doté d'une couche de plumes supplémentaires qui renforce leur isolation thermique. Leur système vasculaire leur permet aussi de limiter les pertes thermiques dans un environnement froid avec leurs deux aortes. Si la glande uropygienne est très développée chez certaines espèces comme les sternes, elle a régressé chez les cormorans, leur permettant de mouiller leur plumage, de contrer la flottabilité imposée par cette couche hydrophobe et de faciliter la chasse sous-marine de leurs proies. Les narines des Procellariiformes sont tubulaires et abritent des glandes qui permettent à ces oiseaux d'excréter le sel qu'ils consomment avec l'eau de mer. Ils ont aussi, fait rare chez les oiseaux, un excellent odorat qui leur permet de détecter des proies à des kilomètres de distance. Parmi eux se trouve la famille des Diomedéidae, les emblématiques albatros qui comptent les espèces aux envergures les plus vastes au monde, dont l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*) dont l'envergure dépasse parfois les 3.50m ou l'albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*) qui est aussi un des oiseaux les plus rares du monde.

Les oiseaux marins sont aussi remarquables pour le rôle important qu'ils jouent dans les écosystèmes marins et insulaires.

2/ b - Espèces clés de voûte des écosystèmes marins

Une espèce clé de voûte d'un écosystème est une espèce dont la présence maintient l'équilibre de l'écosystème auquel elle appartient (Mills et al., 1993). Un exemple spectaculaire d'espèce clé de voûte est celui des loups (*Canis lupus*) dont la réintroduction au parc national de Yellowstone (Wyoming, Etats-Unis) a profondément modifié l'écosystème en régulant les populations de grands ongulés, entraînant des réactions trophiques en cascade (Ripple et al., 2001). D'une manière similaire, certaines espèces d'oiseaux marins peuvent, en tant que prédateurs supérieurs (Estes et al., 2011), être considérées comme des espèces clé de voûte au sein des écosystèmes marins. Leur présence et leurs

activités influencent la dynamique de ces écosystèmes (Croxall, 1987; Dupont et al., 2023; Jordan, 2009). Les oiseaux marins se nourrissent de poissons, de calamars, de crustacés et d'autres organismes marins. La consommation mondiale de poissons par les oiseaux marins est comparable à la quantité pêchée par l'homme (Brooke, 2004). En régulant les populations de proies, ils peuvent donc dans certains cas contribuer à maintenir l'équilibre des écosystèmes marins. Les oiseaux marins jouent également un rôle clé dans le transfert de nutriments des océans vers les écosystèmes insulaires (Ellis, 2005). Lorsqu'ils se nourrissent en mer, ils accumulent des nutriments dans leur organisme. En retournant sur les îles pour se reproduire, ils apportent ces nutriments sous forme de fèces riches en azote et en phosphore, qui fertilisent les sols et stimulent la croissance de la végétation côtière. Les oiseaux marins sont de plus d'excellents agents de dispersion des espèces végétales. En transportant les graines sur de longues distances et en les éliminant dans leurs excréments, ils contribuent à la colonisation de nouvelles zones par des espèces végétales, favorisant ainsi la biodiversité des écosystèmes insulaires (Magnússon et al., 2014). Leur présence favorise donc la biomasse et la biodiversité et façonne les communautés végétales sur leurs sites de reproduction.

Les oiseaux marins, en plus d'y jouer un rôle fonctionnel et structurel fondamental, sont la partie visible des écosystèmes immergés, et le lien trophique entre la mer et la terre. Leur étude est donc une aide précieuse pour la protection de tout l'écosystème auquel ils appartiennent.

2/ c - Espèces sentinelles des changements globaux

Nous savons mesurer, enregistrer et suivre les variations climatiques et géochimiques de l'environnement grâce aux divers instruments de mesure dont nous disposons aujourd'hui, mais il nous est extrêmement difficile voire impossible de mesurer précisément l'impact que ces variations ont sur les écosystèmes. Pour cela, des proxys sont utilisés, dont diverses métriques telles que la répartition, l'abondance, le succès reproducteur, la composition du régime alimentaire et bien d'autres, sur des espèces dites sentinelles. Une espèce sentinelle de l'état des écosystèmes doit répondre de manière claire aux changements environnementaux, jouer un rôle important dans son environnement et révéler les impacts de l'activité humaine sur les écosystèmes (Hazen et al., 2019). Les oiseaux marins sont d'excellents candidats comme espèces sentinelles des océans (Piatt et al., 2007; Velarde et al., 2019).

Ils sont particulièrement visibles pour des organismes marins, se reproduisent sur le milieu terrestre et sont généralement aisés à approcher en nidification, ce qui facilite les prises de mesure. Du fait de leur position haute dans les réseaux trophiques ils sont sensibles à l'effet "bottom-up" de variations qui peuvent avoir lieu dans ces réseaux. Enfin, leurs larges répartitions spatiales et leurs vies longues permettent d'intégrer les effets des changements de leur environnement sur les écosystèmes marins à différentes échelles spatiales et temporelles.

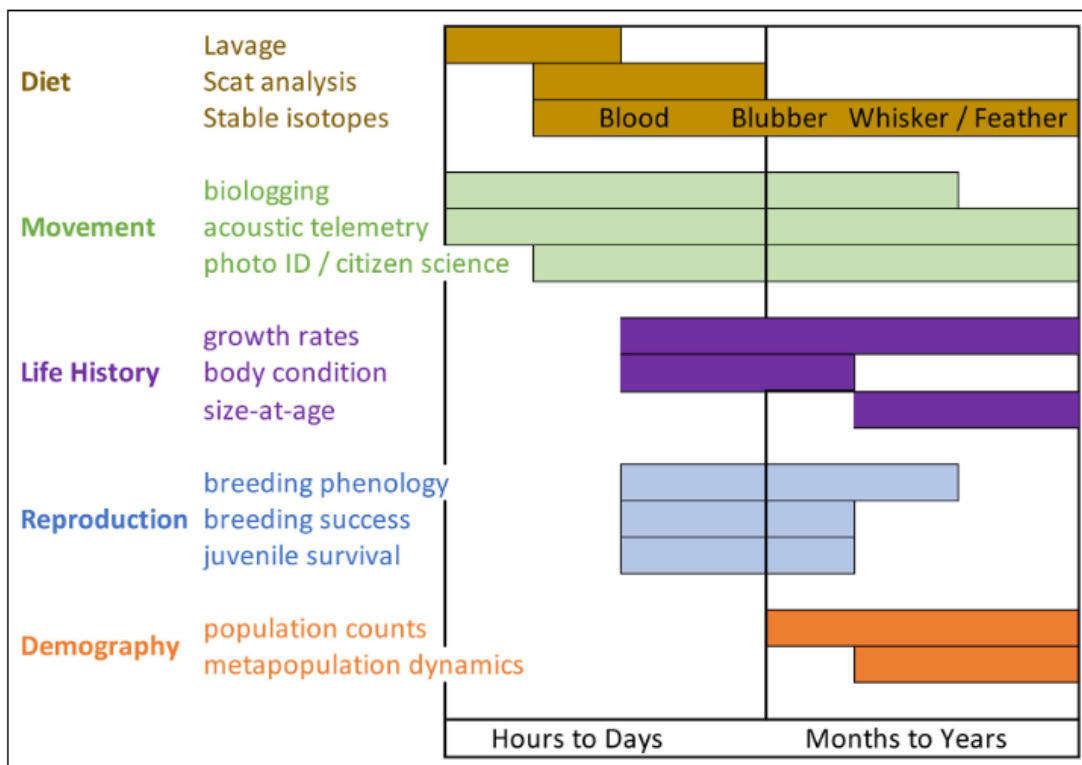


Figure issue de Hazen et al. (2019), représentant les échelles de temps de différentes méthodes d'échantillonnage permettant d'acquérir un large panel de type d'informations sur les oiseaux marins, très utiles dans l'étude d'une espèce comme espèce sentinelle.

Les métriques démographiques (abondance, survie, succès reproducteur, immigration, émigration) des oiseaux marins peuvent refléter divers changements dans leurs environnements tels que des changements dans la disponibilité ou la nature des ressources alimentaires, dans les pratiques de pêche, dans les populations de prédateurs introduits sur les sites de nidification ou dans les épidémies aviaires. Les changements dans leur répartition en mer peuvent refléter aussi l'effet des changements

climatiques sur les écosystèmes (Péron, Authier, et al., 2010) et/ou des modifications dans la répartition et l'abondance des ressources trophiques. L'étude du bol alimentaire de certains oiseaux marins traduit également très bien les variations dans les populations de poissons, donnant de bonnes indications pour la gestion des ressources halieutiques. Enfin, puisque ces organismes sont en haut des réseaux trophiques ils sont particulièrement susceptibles de bioamplification et puisqu'ils ont des vies longues, ils sont particulièrement susceptibles de bioaccumulation de différents polluants comme les plastiques, les métaux lourds ou les substances per- et polyfluoroalkylées (PFAS). L'étude écotoxicologique des oiseaux marins peut donc donner de bonnes indications sur l'état de pollution des océans.

Bien que les oiseaux marins soient d'excellents candidats pour révéler l'état des écosystèmes marins, leur "sur-utilisation" à cette fin est aussi influencée par leur présence importante dans les cultures humaines (Zacharias & Roff, 2001).

2/ d - Espèces emblématiques et rôle en conservation

Les oiseaux marins ont laissé une empreinte significative dans le patrimoine historique et culturel humain qui est toujours visible à travers les multiples représentations de ces animaux dans la poésie, la musique, la littérature, les mythes et légendes et plus récemment le cinéma. Cette place que prennent les oiseaux marins dans les cultures humaines a des implications directes en gestion et en conservation de l'environnement. Les oiseaux marins sont des espèces dites emblématiques, et à ce titre ils jouent un rôle socio-économique important dans la conservation de l'environnement (Walpole & Leader-Williams, 2002). Leur présence dans les écosystèmes, et principalement leurs sites de nidification, permettent de focaliser l'attention du public, des politiques et des gestionnaires sur ces milieux souvent fragiles. L'intérêt que ces animaux suscitent permet de faciliter les financements et la mise en œuvre de mesures de mitigation des menaces ou de restauration des milieux naturels en leur faveur. Les milieux qu'ils occupent profitent ainsi d'un double bénéfice à leur protection. D'une part, la conservation d'espèces clés tels que les oiseaux marins permet de maintenir leurs écosystèmes en bonne santé, et d'autre part ces écosystèmes et les espèces qui les constituent profitent en plus des efforts de conservation qui visent les habitats des oiseaux marins, faisant d'eux des espèces parapluie

(Walpole & Leader-Williams, 2002). Le focus fait sur les oiseaux marins permet également de faciliter l'identification à la fois des zones de haute biodiversité, donc d'importance pour la conservation, et aussi des menaces qui pèsent sur elles (Lescroël et al., 2016). Par exemple le déclin des albatros a permis de considérer avec beaucoup de sérieux les prises accidentelles dans les pêcheries qui touchent aussi d'autres oiseaux marins mais également des animaux moins visibles comme les mammifères marins, les tortues marines, les raies et les requins. Les oiseaux marins ont plus généralement joué un rôle important dans le développement de l'ornithologie et de la biologie marine. Les chercheurs étudient ces espèces pour comprendre leur biologie, leur comportement et leur écologie. Les observations et les découvertes liées aux oiseaux marins ont ainsi contribué à l'avancement des connaissances sur les écosystèmes marins et les interactions entre les espèces, bénéficiant à leur conservation.

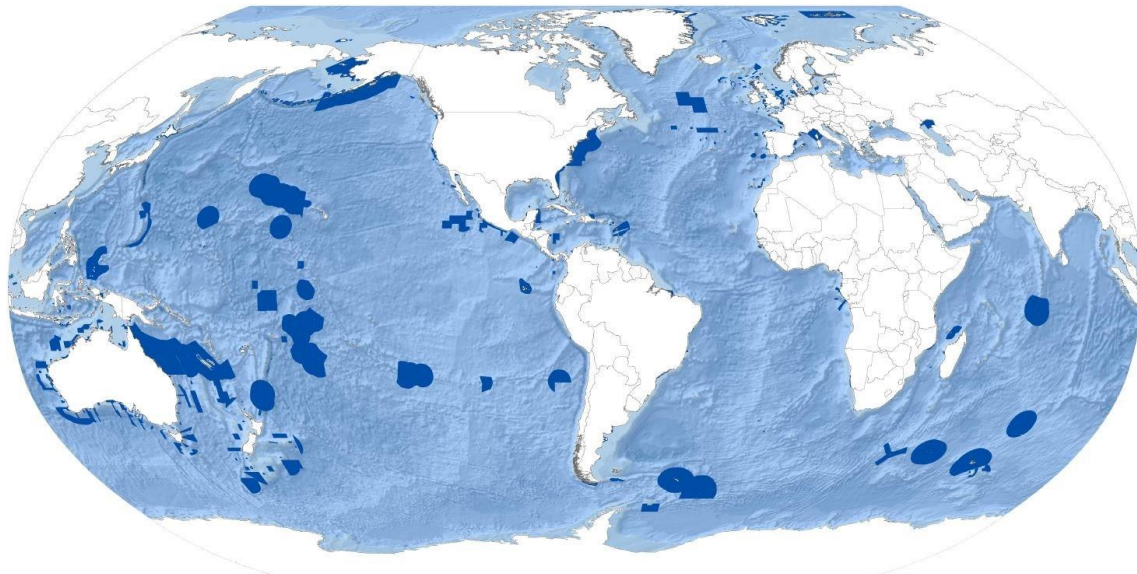
3/ Gestion et protection des oiseaux marins

Les bénéfices des actions de conservation de l'environnement sur la biodiversité ne sont plus à démontrer et sont de plus indispensables puisque ces efforts incessants maintiennent de nombreuses populations hors de l'extinction (Barbraud et al., 2021; Hoffmann et al., 2010). Bien que les oiseaux marins passent la plupart de leur temps en mer sur de très larges distributions, leur reproduction se déroule obligatoirement sur les sites de nidification à terre. Leur conservation nécessite donc de considérer ces deux aspects de leur cycle de vie et de les protéger tant en mer que sur leurs sites de nidification.

La convention sur la diversité biologique (CDB), traité international établi en 1992 par les Nations Unies (CBD, 1992), engage ses Etats membres à agir pour la conservation de la biodiversité. De ce traité sont issus de nombreux outils très utiles à la conservation des oiseaux marins comme les aires marines protégées (AMP) ou la création de réserves naturelles. D'autres traités internationaux existent et sont particulièrement utiles à la conservation des oiseaux marins tels que l'accord sur la conservation des albatros et des pétrels (ACAP).

3/ a - Les aires marines protégées

Official MPA Map



Source: UNEP-WCMC AND IUCN (2017), Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) [On-line], September, 2017, Cambridge, UK: UNEP-WCMC. Available at www.protectedplanet.net



6.35% of the Global Ocean covered by protected areas
1.89% exclusively no-take.



[Carte officielle des aires marines protégées du monde \(mpatlas.org\)](http://mpatlas.org)

Les AMP sont des zones délimitées dans les océans et les mers où certaines activités humaines sont réglementées ou interdites dans le but de préserver la biodiversité marine et de maintenir l'intégrité des écosystèmes. Lorsqu'elles sont bien gérées, les AMP peuvent avoir un impact positif sur la conservation de la biodiversité marine en favorisant la régénération des populations, en protégeant les habitats sensibles et en assurant la résilience des écosystèmes face aux pressions anthropiques (Sala et al., 2021). Actuellement elles représentent 8.2% des océans dont 2.9% en protection haute (<https://mpatlas.org/>). La plus grande AMP actuelle est celle du Parc national de la Grande Barrière de Corail qui s'étend sur environ 1.6 millions km² le long de la côte nord-est de l'Australie et abrite des récifs coralliens spectaculaires.

Les AMP sont étroitement liées aux oiseaux marins. Certaines AMP visent spécifiquement la protection des oiseaux marins et l'étude des oiseaux marins permet aussi de définir des AMP (Lascelles et al., 2012; Ronconi et al., 2012; Thaxter et al., 2012). La détermination d'une AMP peut se baser sur la délimitation des zones importantes pour les oiseaux en mer (Marine Important Bird Areas)

(Carr et al., 2021; Delord et al., 2014). Il existe des preuves de l'efficacité de cet outil de conservation pour les oiseaux marins (Topor et al., 2019). Il est important de noter que les AMP ne sont pas une solution unique pour la conservation marine, mais plutôt un outil parmi d'autres dans un cadre plus large de gestion intégrée des océans. Leur efficacité dépend également de facteurs externes tels que la pollution, le changement climatique et la coordination avec d'autres mesures de conservation à l'échelle mondiale. Une combinaison de mesures, telles que la pêche durable, la réduction de la pollution, la restauration des habitats et la coopération internationale, est nécessaire pour relever les défis complexes de la conservation de la biodiversité qui concernent aussi les oiseaux marins (Nunes et al., 2022).

3/ b - L'Accord sur la Conservation des Albatros et des Pétrels



Photo d'un albatros d'Amsterdam (crédits : Vincent Perrin, www.oiseaux.net)

Les oiseaux marins ont bien souvent des distributions en mer très larges voire mondiales (Péron, Authier, et al., 2010) allant bien au-delà des frontières nationales, de telle manière qu'une même population peut nicher sur le territoire d'un pays, chercher ses ressources trophiques sur le territoire

d'un autre pays à des centaines de kilomètres durant la même période et hiverner ensuite à des milliers de kilomètres sur le territoire d'un troisième pays. Dans ce contexte, les accords internationaux prennent tout leur sens dans la protection des oiseaux marins. L'Accord pour la Conservation des Albatros et des Pétrels en est un exemple important. L'ACAP vise la protection des Procellariiformes et est particulièrement marquant pour ses actions contre les prises accidentelles dans les pêcheries, bien que ses luttes visent aussi la conservation et la restauration des habitats de nidification et la sensibilisation des acteurs des territoires concernés à la conservation de ces espèces. Cet accord a été signé par 8 pays le 19 juin 2001 et compte aujourd'hui 13 pays signataires. Ces pays ont tous en commun d'avoir des zones exclusives et économiques (ZEE) larges fréquentées à la fois par des pêcheries et par plusieurs espèces d'albatros et de pétrels parmi les 33 listées par l'ACAP. Il s'agit ainsi de zones de sensibilité forte pour ces oiseaux menacés et dans lesquelles la souveraineté d'un Etat s'exerce (ce qui n'est pas le cas dans les eaux internationales). Ces zones sont stratégiques pour les oiseaux marins qui y trouvent des sites de nidification ou des zones riches en ressources trophiques pour leur alimentation. Deux tiers des espèces ciblées par l'ACAP sont menacées selon la Liste Rouge de l'UICN et 38% sont en déclin (R. A. Phillips et al., 2016). Le pouvoir de contrôle d'un Etat sur les pêcheries dans ces espaces semble donc indispensable à leur protection, mais aussi son engagement à préserver et restaurer les sites de nidification.

3/ c - Les réserves naturelles

Le concept de réserve naturelle est mondial, bien que sa définition puisse varier en fonction des pays. De manière générale il s'agit d'un type d'aire protégée selon la définition de l'UICN. Ce sont des outils essentiels à la protection des oiseaux marins, en permettant de protéger les aires de reproduction de ces espèces, par la mise en place de mesures permettant de limiter les perturbations anthropiques. Il a été montré que la présence humaine sur les sites de nidification des oiseaux marins pouvait impacter de manière significative le succès reproducteur (Beale & Monaghan, 2005). En protégeant les sites de nidification, les réserves naturelles favorisent ainsi la biodiversité de ces sites, ce qui est bénéfique pour l'équilibre écologique et la conservation des oiseaux marins. En offrant un espace privilégié à la présence des espèces, les réserves naturelles favorisent aussi la recherche scientifique et ont d'ailleurs

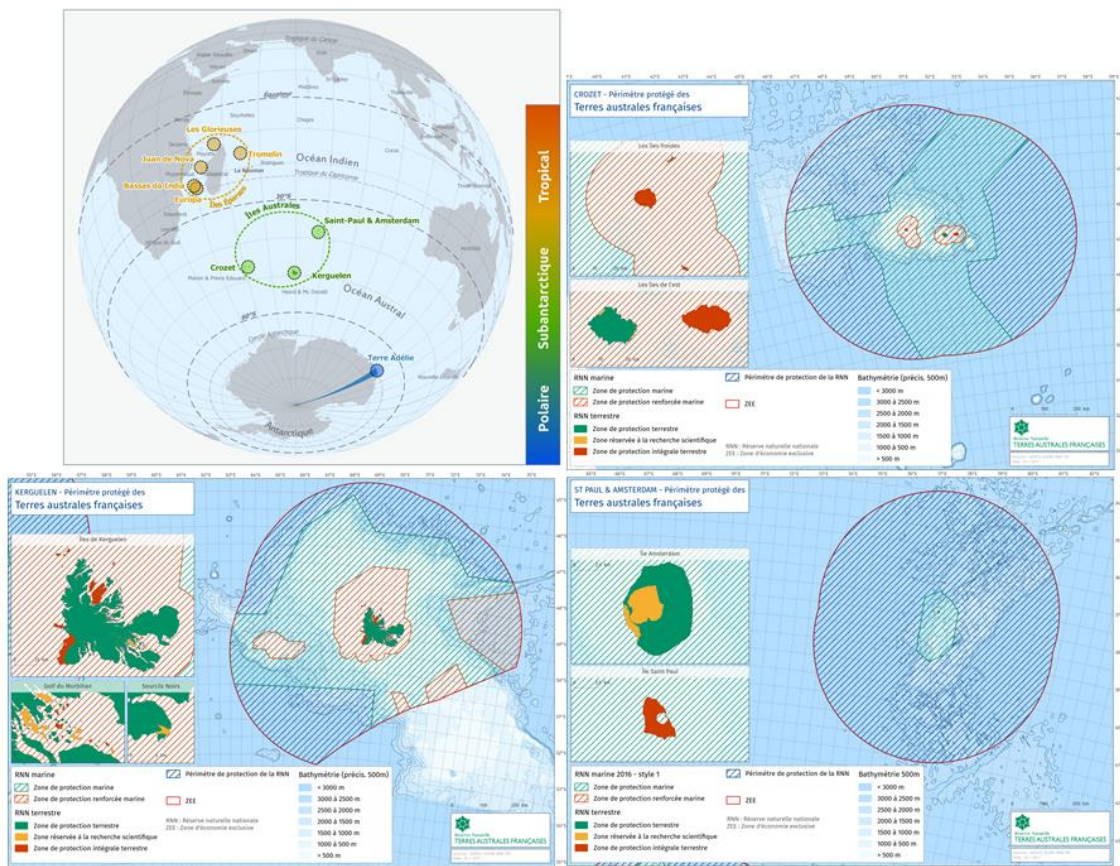
pour vocation à faciliter et à encadrer les activités scientifiques en leur sein. La recherche scientifique effectuée dans les réserves naturelles, bien qu'elle n'ait pas nécessairement une vocation de conservation pour y être légitime, peut néanmoins être indispensable à la conservation des populations et des milieux présents dans la réserve. Parce qu'elles bénéficient souvent d'une protection et d'une surveillance fortes, les réserves naturelles sont aussi des terrains privilégiés pour la mise en place de mesures compensatoires et d'actions de conservation. C'est le cas par exemple à l'île Saint Paul (Océan indien) qui a été déclarée réserve intégrale donc inaccessible en dehors de toute autorisation préfectorale particulière et sur laquelle les mammifères introduits invasifs (lapin *Oryctolagus cuniculus* et rat noir *R. rattus*) ont été éradiqués, ce qui a permis un retour spectaculaire de la faune aviaire native en deux décennies (Barbraud, et al., 2021).

En France, la définition d'une réserve naturelle est inscrite dans le Code de l'environnement à l'Article L332-1 comme "des parties du territoire terrestre ou maritime d'une ou de plusieurs communes peuvent être classées en réserve naturelle lorsque la conservation de la faune, de la flore, du sol, des eaux, des gisements de minéraux et de fossiles et, en général, du milieu naturel présente une importance particulière ou qu'il convient de les soustraire à toute intervention artificielle susceptible de les dégrader." La réserve naturelle en France est un des statuts juridiques de protection de l'environnement les plus forts et vise la conservation et la reconstitution du patrimoine naturel, mais aussi à favoriser la connaissance. Les réserves naturelles nationales sont créées par l'Etat et mises sous l'autorité d'un Préfet. Il existe en France 169 réserves naturelles nationales allant de 0.61 hectares pour la plus petite à 166 millions d'hectares pour la plus grande, à savoir la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises (RNN-TAF).

3/ d - La réserve naturelle nationale des Terres australes françaises

La RNN-TAF a été créée en octobre 2006 par décret ministériel et en mars 2017 sa zone d'application a été étendue à l'ensemble des ZEE des différents districts, faisant de cette réserve naturelle l'une des plus grandes zones de protection marine du monde. La RNN-TAF est inscrite au patrimoine mondial de l'UNESCO depuis juillet 2019 en raison du caractère exceptionnel de ses paysages, de la flore et de la faune qu'elle abrite. Les études sur ces grands prédateurs ont commencé dans les années 1960. A

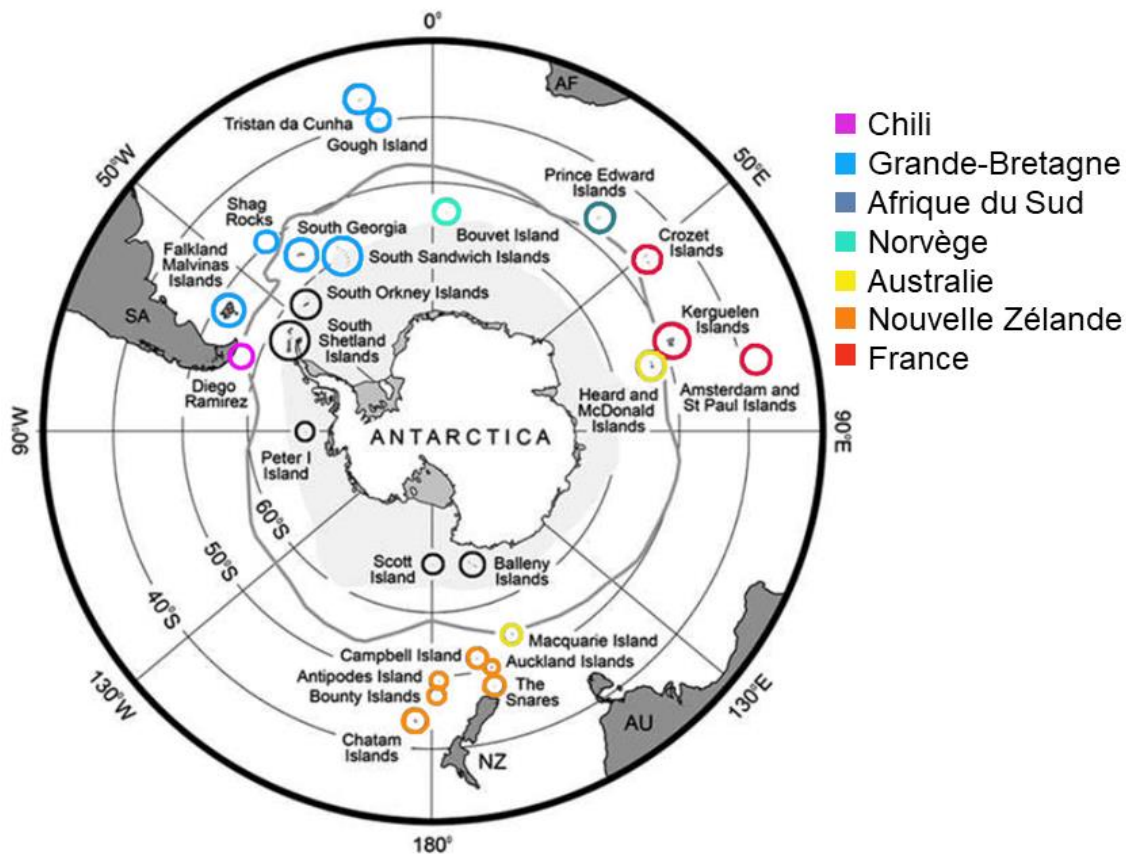
partir des années 1980, des campagnes de dénombrements systématiques sont réalisées par des programmes scientifiques portés par l'Institut Polaire Français. Depuis 2010, les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) en tant que gestionnaire de la RNN-TAF complète la cartographie et le dénombrement sur les sites où il y a encore peu ou pas de données par la mise en œuvre de protocoles de suivi efficaces et non-invasifs ni pour les milieux, ni pour les oiseaux marins. Ceci s'inscrit dans le second plan de gestion de la RNN-TAF (2018-2027) afin de pouvoir connaître et mieux protéger la faune aviaire native et nicheuse sur son territoire.



Carte représentant la localisation des territoires austraux protégés par la RNN-TAF, l'étendue et la force de protection de l'aire d'application de la réserve naturelle nationale sur les différents territoires (Source : TAAF).

Deuxième partie : Etat et acquisition des connaissances sur les populations d'oiseaux marins

1/ Etat des connaissances sur les populations d'oiseaux marins subantarctiques



Carte modifiée de Campos et al., (2013) mettant en évidence les îles subantarctiques dans les différents océans.

Les territoires subantarctiques sont constitués d'îles et d'archipels isolés. Très peu sont habités, la présence humaine est souvent réduite à quelques dizaines de personnes et réservée aux activités militaires et scientifiques. Ces îles sont situées dans tous les océans entre le sud des continents et le nord de l'Océan Antarctique délimité par le front polaire Antarctique, c'est-à-dire environ entre 45°S et 60°S, et fournissent des sites de nidification importants pour de nombreuses espèces d'oiseaux marins. Ainsi dans l'Océan Pacifique on trouve l'île chilienne Diego Ramirez, les îles néo-zélandaises et une île australienne, dans l'Océan Atlantique figurent les îles anglaises et l'île norvégienne Bouvet,

et l'Océan Indien contient les îles de l'Afrique du Sud, une île australienne et les îles françaises. Tous ces pays sont signataires de l'ACAP et mettent en place des suivis et une gestion des populations d'oiseaux qui se reproduisent sur leurs îles.

Les trois prochains paragraphes de cette section font un état de l'art non exhaustif des connaissances actuelles en démographie sur les différentes espèces d'oiseaux qui nichent sur les îles subantarctiques.

Taxon	Emblématicité	Visibilité	Connaissances
Albatros (19 espèces)	Très forte	Très haute	Presque exhaustives
Manchot royal <i>Aptenodytes patagonicus</i>	Très forte	Très haute	Presque exhaustives
Pétrels géants (2 espèces)	Moyenne	Très haute	Moyennes
Gorfou macaroni <i>Eudyptes chrysolophus</i>	Forte	Très haute	Moyennes
Pétrels et puffins fouisseurs (17 espèces)	Moyenne	Très faible	Très faibles
Autres manchots (11 espèces)	Forte	Moyenne à Haute	Faibles
Prions, océanites (12 espèces)	Faible	Très faible	Quasiment nulles
Autres espèces : canards, sternes, goélands, cormorans, chionis ... (25 espèces)	Très faible	Faible à Haute	Quasiment nulles

Estimation qualitative de l'état des connaissances des effectifs des différents taxons d'oiseaux marins selon leur emblématicité et la visibilité de leurs colonies de reproduction à terre.

1/ a - Les albatros et les manchots royaux



Photo d'un couple d'albatross fuligineux à dos clair sur l'île de La Possession (crédit : Tanguy Ricciardi)

Les albatros ont suscité très tôt l'intérêt des chercheurs qui ont mis en place des suivis annuels parfois dès les années 1950 (Terauds et al., 2006). Leur visibilité, leur accessibilité et leur stature ont sûrement été les raisons de cet intérêt marqué pour la famille des *Diomedeidea*. Les espèces les mieux représentées dans les études sont sans conteste celles du genre *Diomedea* ou grands albatros, et dont les populations sont suivies annuellement et assez précisément pour que au moins la survie et le succès reproducteur soient connus sur parfois plusieurs décennies. C'est le cas par exemple en Géorgie du Sud (Pardo et al., 2017), aux Iles Macquarie (Terauds et al., 2006), aux Iles Auckland (Elliott & Walker, 2005) ou aux Iles Crozet (Weimerskirch et al., 2018). Bien qu'elles semblent moins exhaustives, les connaissances sur les populations d'albatros du genre *Thalassarche* sont également nombreuses, précises et de longue date (Sagar et al., 2015; Sagar & Stahl, 2005; Thomson et al., 2015), en particulier pour les albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*) et à tête grise (*Thalassarche chrysostoma*) (Catry et al., 2011; Copson, 1988; Pardo et al., 2017; Weimerskirch et al., 2018). Les albatros fuligineux, espèces du genre *Phoebastria*, sont les moins connus parmi les albatros à

distribution subantarctique (Ryan et al., 2009; Weimerskirch et al., 2018), car ils se reproduisent en colonies difficilement détectables et éparées sur des sites peu accessibles.



Photo d'une colonie de manchots royaux sur l'île de La Possession à Crozet (crédit : Tanguy Ricciardi)

Les manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) sont également très perceptibles, emblématiques et sont par conséquent très bien connus. Ils ont une distribution circumpolaire et près de 70% de la population mondiale niche en colonies sur les archipels de Crozet et de Kerguelen au sud de l'Océan Indien, mais d'autres colonies se situent aux îles Prince Edward, Heard, Macquarie, aux îles Falkland et en Géorgie du Sud. Il s'agit de la plus grande espèce de manchots nicheuse en région subantarctique, mais aussi l'espèce qui forme les colonies les plus nombreuses. Ces oiseaux ont donc très tôt attiré l'attention de l'homme et ainsi les populations de manchots royaux ont été décimées durant le XIXe siècle pour la production d'huile animale sur certaines îles subantarctiques. Lorsque la chasse de manchots royaux a cessé, le rétablissement des populations a été suivi et documenté (Heupink et al., 2012; Pistorius et al., 2012; Rounsevell & Copson, 1982). Aujourd'hui cette espèce est protégée au niveau mondial. Sur les sites de reproduction, la facilité d'accès aux colonies de manchots royaux en ont fait un modèle d'étude très prisé pour la recherche dans divers domaines tels que la communication acoustique (Lengagne et al., 1999), la génétique des populations (Trucchi et al., 2014), les comportements sociaux, les réponses aux stress, les effets de la prédation, la capacité de jeûne et bien

d'autres (Bost et al., 2004; Cherel et al., 1988; Le Bohec et al., 2008). Les colonies les plus grandes sont connues et suivies (Barbraud et al., 2020; Bingham, 1998; Brisson-Curadeau et al., 2023; Chamaillé-Jammes et al., 2000; Delord et al., 2004; Foley et al., 2018), bien que le déclin alarmant de la colonie autrefois gigantesque de l'île aux Cochon (Crozet) reste inexpliqué (Weimerskirch et al., 2018).

1/ b - Autres grandes espèces facilement observables

Les populations des autres espèces détectables mais moins emblématiques sont généralement dénombrées sur un pas de temps moins réguliers, les paramètres démographiques sont plus rarement estimés, et l'intérêt pour les tendances de ces populations est plus récent. C'est le cas par exemple des gorfous macaronis (*Eudyptes chrysolophus*) (Barbraud et al., 2020) ou des pétrels géants subantarctiques (*Macronectes halli*) et pétrels géants antarctiques (*Macronectes giganteus*). Pour les pétrels géants, les comptages sont souvent exhaustifs puisque ces espèces ont une nidification épigée facilitant des dénombrements, et la population mondiale a déjà pu être estimée (Patterson et al., 2008). Les comptages restent néanmoins souvent partiels et ponctuels (Parker et al., 2020), et les connaissances sur le taux de croissance des populations et leurs tendances sont rares chez ces espèces (Alderman et al., 2019; Delord et al., 2008; Ryan et al., 2009). Ces populations restent donc souvent sans statut de conservation précis (Wiltshire & Hamilton, 2003). Après les manchots royaux, les gorfous macaronis sont parmi les plus apparentes au sein des manchots. Ils forment d'importantes colonies ce qui facilite aussi leur suivi. Leur distribution à terre est globalement bien connue et leurs abondances sont souvent suivies par des comptages ponctuels qui maintiennent à jour les connaissances sur l'état des populations (Kirkwood et al., 2007; Oehler et al., 2007; Trathan, 2004), mais les suivis annuels sur le long terme sont rares (Crawford et al., 2009) ce qui rend difficile le suivi des paramètres démographiques telle que le taux de survie (Horswill et al., 2014). A l'exception des populations de Kerguelen (Barbraud et al., 2020), les populations de gorfous macaronis connaissent des déclin importants, voire des extinctions locales (Oehler et al., 2007), sans que les causes ne soient connues avec certitude (Horswill et al., 2014).

1/ c - Complexités liées aux espèces difficilement détectables



Photo d'une colonie de pétrels à menton blanc dans une zone à forte densité de terriers sur l'île de La Possession à Crozet (crédits : Alizé Rioux)

L'état des connaissances sur les oiseaux marins dans les territoires subantarctiques s'étioule quand il s'agit d'espèces qui sont peu apparentes sur leurs sites de reproduction, ni emblématiques tels que les pétrels fouisseurs, les petits manchots, les cormorans, les sternes, les goélands, les skuas (Paleczny et al., 2015). Depuis une mise à jour récente, aucune espèce d'oiseau marin n'a le statut "données manquantes" selon l'UICN (Butchart & Bird, 2010; Rodríguez et al., 2019). Pourtant pour certaines espèces, seules des observations empiriques sans évaluation précise de tendance ou de taille de population sont disponibles. Les lacunes dans les connaissances sur les populations d'oiseaux marins sont souvent dues à leur distribution en sites lointains, isolés et difficilement accessibles, à la difficulté de détection et d'identification des individus ou de leurs sites de reproduction, et au caractère nocturne de beaucoup de ces espèces (Butchart & Bird, 2010). Ces trois caractéristiques sont présentes chez de

nombreux Procellariiformes fouisseurs et peuvent expliquer l'absence d'évaluation précise de ces populations (Bird et al., 2022), et ce malgré l'intérêt croissant pour ces populations depuis les années 2000 (Rodríguez et al., 2019) qui coïncide avec la prise de conscience de la mortalité massive de pétrels liées aux captures accidentelles dans les pêcheries et à leur vulnérabilité à diverses sources de pollution (Clark et al., 2023).

Au regard de cet état des connaissances partielles sur les populations d'oiseaux marins qui nichent dans les territoires subantarctiques, et vu la gravité des déclinés observés de plusieurs populations et espèces régulièrement suivies, il paraît urgent de renforcer les connaissances concernant les espèces/populations peu étudiées et pour lesquelles il n'existe que peu de données quantitatives fiables. Ces connaissances sont en effet indispensables pour quantifier les tendances des populations, identifier et comprendre les causes des éventuels déclinés, déterminer les sites prioritaires pour le maintien des populations et apporter des réponses adaptées en termes de conservation. Pour combler les connaissances sur ces espèces/populations, le développement de méthodes de suivi et d'analyses de données est indispensable.

2/ Méthodes de suivi des populations d'oiseaux marins

L'élaboration d'un protocole pour l'étude des populations implique de considérer en tout premier lieu l'aire à prospecter et si la prospection sera exhaustive ou échantillonnée. Si elle doit être échantillonnée le choix d'un plan d'échantillonnage aléatoire simple, systématique, par strates ou par grappes est primordial au choix de toute méthode de comptage (Thompson et al., 1998). Ensuite, le choix de la méthode de suivi de populations d'oiseaux marins va dépendre en tout premier lieu de la question à laquelle l'observateur souhaite répondre. La méthode employée sera radicalement différente si le but de l'étude est par exemple de connaître la distribution en mer ou l'abondance des couples reproducteurs sur le site de reproduction. Une fois l'objectif du suivi déterminé, ce sont les contraintes inhérentes à l'écosystème et à l'espèce elle-même qui vont influencer le choix de la méthode, afin de prendre en compte les biais potentiels, la détectabilité ou même le coût de la prospection. Par exemple, déployer

des moyens et du temps dans des comptages selon un échantillonnage partiel en vue d'extrapolation est inutile si l'indépendance des données n'est pas garantie dès l'établissement du protocole.

2/ a - Méthodes de suivi des populations d'oiseaux marins en mer

La télémétrie est une méthode très utile pour l'étude des oiseaux marins en mer. Les suivis télémétriques consistent à équiper des individus de balises permettant d'identifier leur position géographique à une fréquence et une précision donnée selon la méthode d'acquisition (Jouventin & Weimerskirch, 1990; Weimerskirch & Wilson, 2000). Avec la fonction de localisation géographique de ces balises, cette méthode permet de connaître non seulement la distribution en mer des individus, mais aussi leur comportement de recherche alimentaire. Certaines balises contiennent aussi des capteurs qui permettent de mesurer d'autres caractéristiques du milieu dans lequel les individus évoluent, de manière plus ou moins précise (Wilson et al., 2002). Cette méthode est très utile en conservation car elle permet d'identifier et de mesurer les menaces qui pèsent sur les oiseaux marins (Clark et al., 2023; Thiebot et al., 2014). Les changements de répartition en mer peuvent par exemple traduire la déplétion des stocks habituels de ressources alimentaires et/ou une réponse de ces populations aux changements climatiques. Grâce à ces balises, il est aussi possible de mesurer l'étendue du danger que représentent les bateaux de pêche pour ces populations, et même d'identifier des bateaux en conditions de pêche illégales (Weimerskirch et al., 2020). Le matériel que cette méthode nécessite et son coût, la complexité de mise en œuvre (déploiement et récupération des balises) et les temps de traitement des données limitent en revanche considérablement l'utilisation de cette méthode à large échelle et sur de nombreux individus. Cette méthode n'est donc pas adaptée au dénombrement des populations d'oiseaux marins.

A cette fin il est possible d'effectuer des comptages sur transects en mer, depuis un bateau ou depuis un avion (Buckland et al., 2012). Ces suivis en mer peuvent permettre de faire des inventaires, de mieux comprendre la distribution des espèces (Péron et al., 2010) et d'estimer les abondances pélagiques (Clarke et al., 2003) pour des espèces qui sont très discrètes sur les sites de reproduction. Cette méthode nécessite néanmoins de considérer que la distribution des oiseaux marins en mer peut y être rare, que la détectabilité des individus peut être faible et que leur identification spécifique peut

s'avérer difficile pour certains taxons. La détectabilité peut cependant être prise en compte grâce aux méthodes de distance de détection sur transect (Barbraud & Thiebot, 2009; Ronconi & Burger, 2009). L'utilisation de méthodes de distance de détection a cependant pour prérequis l'immobilité de l'objet échantillonné. L'observateur doit être particulièrement vigilant à ce point puisqu'en mer, les oiseaux marins sont mobiles. Leur mobilité les rend susceptibles d'être comptés plusieurs fois durant une même prospection ce qui biaise la présomption d'indépendance des données. La seconde source de biais majeure dans ce type de prospection est liée à l'attractivité que les bateaux peuvent exercer sur les oiseaux marins (Collet et al., 2015). En revanche, grâce aux plateformes de déclaration en ligne d'observations ornithologiques, les comptages en mer ont l'avantage d'être à la portée de toute personne voyageant à travers les océans. Les avancées récentes dans les méthodes statistiques utilisées pour modéliser les populations animales permettent de plus en plus l'utilisation de ce type de données publiques, même si de nombreux biais associés compliquent parfois fortement l'interprétation des résultats et les inférences qui peuvent être effectuées (Johnston et al., 2021; Walker & Taylor, 2017).

2/ b - Méthodes de suivi des populations d'oiseaux marins sur les sites de nidification

Sur les sites de nidification l'unité d'échantillonnage est souvent soit le nid ou le terrier et donc le couple reproducteur, soit la colonie pour certaines espèces coloniales. Dans ces cas-là, l'unité d'échantillonnage est immobile. Les oiseaux marins sont souvent coloniaux, façonnant une distribution des couples reproducteurs groupée en patchs. Ces espèces sont aussi la plupart du temps fidèles à leur site de nidification (Bried & Jouventin, 2002). Les prospections des sites de nidification nécessitent la plupart du temps des prospections préliminaires ayant pour but de connaître les sites ou habitats de nidification des espèces et de définir l'aire d'échantillonnage.

Les méthodes de prospection dépendent des contraintes liées aux caractéristiques des espèces, mais aussi aux paramètres recherchés (Bibby, 2000; Thompson et al., 1998; Williams et al., 2002). Il n'est pas rare que les colonies des espèces les plus visibles soient comptées directement et exhaustivement. C'est le cas pour les grands albatros qui sont facilement perceptibles car très grands et de couleur claire et avec une nidification épigée. Ces caractéristiques sont compatibles avec la mise en place de suivis par capture-marquage-recapture qui permettent de dénombrer une population mais aussi d'estimer des

paramètres démographiques tels que la survie ou le succès reproducteur. Pour les manchots royaux et parfois les gorfous macaronis dont les couples reproducteurs sont regroupés en très grand nombre sur quelques sites, des comptages fiables peuvent être obtenus grâce à des photographies aériennes et même, avec le gain important et récent en résolution, grâce à des photographies satellitaires (Foley et al., 2020; Lynch et al., 2012). Ces deux espèces sont très fidèles à leur site de nidification, il est donc aussi possible de suivre leurs populations par implantation de transpondeurs qui signalent la présence de l'individu chaque fois qu'il passe à proximité d'une antenne implantée dans la colonie et d'utiliser ensuite des méthodes d'analyses statistiques de capture-marquage-recapture (Horswill et al., 2014; Le Bohec et al., 2007). Pour les espèces qui nichent de manière plus éparpillée et qui sont moins bien détectables les méthodes de distance de comptage sur transect sont souvent plus adaptées (Barbraud et al., 2018; Barbraud & Delord, 2006; Lawton et al., 2006; Parker & Rexer-Huber, 2015).

2/ c - Nouvelles méthodes et technologies émergentes pour le suivi des populations d'oiseaux marins

La nécessité de connaître les populations à des fins de conservation n'est plus à prouver. Si les méthodes usuelles présentées brièvement ci-dessus sont efficaces pour certaines populations, les mieux connues aujourd'hui, la conservation et la recherche sur les populations animales requièrent cependant de nouvelles méthodes de prospection et d'analyses pour accroître les connaissances. Ces nouvelles méthodes et technologies ont pour but de répondre à différentes problématiques. En premier lieu, les prospections sont souvent onéreuses, chronophages et nécessitant une logistique complexe, et particulièrement pour les oiseaux marins qui se reproduisent souvent sur des sites éloignés et isolés (Mallory et al., 2018). Il est question sur ce point de gagner en efficacité, en rapidité et en simplicité lors des prospections. Ensuite, les suivis des populations d'oiseaux marins se font souvent dans des milieux fragiles que l'humain n'a pas encore complètement artificialisé. Ces milieux sont précieux d'un point de vue patrimonial et le conservateur doit être soucieux de ne pas les endommager ou le moins possible en y accédant pour les prospections. L'utilisation de nouvelles méthodes pourrait répondre à ce besoin de limiter les accès aux milieux fragiles tout en permettant de dénombrer les populations. Enfin, il est parfois impossible de prospecter certaines populations pour que leur suivi puisse être

effectué par les méthodes usuelles. Dans ce cas, il s'agit d'élaborer de nouvelles méthodes permettant leur dénombrement.

Dans le cas des oiseaux marins, les colonies sont parfois inaccessibles car situées dans des falaises ou des rochers sur l'estran. L'utilisation de drones peut permettre de prospecter des colonies inaccessibles (Albores-Barajas et al., 2018; Fudala & Bialik, 2022), tout en respectant une distance minimale qui évite le dérangement. Cette technique permet aussi de prendre de la hauteur et donc de photographier de grandes colonies depuis le ciel, évitant d'avoir recours à d'autres outils très coûteux tels que l'hélicoptère, l'avion ou le satellite pour obtenir ces clichés.

L'utilisation de pièges photos est basée sur la détection du mouvement d'un individu et est encore rare pour l'estimation des populations d'oiseaux marins (Orben et al., 2019). Ces méthodes peuvent cependant se révéler très utiles en autorisant l'utilisation de méthode de capture-recapture sur des espèces cryptiques et extrêmement rares (Jackson et al., 2006). L'acquisition d'images de colonies d'oiseaux marins peut aussi permettre d'observer l'évolution dans le temps de la phénologie d'une colonie et d'en évaluer le succès reproducteur (Hinke et al., 2018), en évitant la présence permanente d'un observateur sur le terrain.

Enfin, l'utilisation d'enregistreurs acoustiques dans le cadre de suivis de populations d'oiseaux marins est de plus en plus considérée (Brownlie et al., 2020). Cette méthode part de l'hypothèse que l'activité acoustique des oiseaux sur leur site de reproduction est corrélée à leur abondance ou à leur densité, et qu'il est donc possible d'estimer un proxy de cette abondance ou densité en mesurant leur activité acoustique. L'acquisition d'images ou de sons sont des méthodes aujourd'hui abordables grâce aux développements technologiques récents (miniaturisation, autonomie des appareils, coûts relativement faibles). Ces dispositifs nécessitent des systèmes de batteries fiables et de longue durée, mais aussi un stockage conséquent de l'information numérique. Le traitement des données nécessite ensuite le développement de méthodes d'apprentissage automatiques capables de reconnaître des chants sur des bandes son ou des silhouettes sur des images. L'utilisation de ces nouvelles technologies est en développement et elles n'ont encore été que très peu utilisées. Elles nécessitent d'être testées et calibrées et les outils de traitement des données qu'elles génèrent restent à développer et à optimiser.

Objectifs de la thèse

L'objectif global de la thèse est de tester et d'optimiser les méthodes de suivi des populations d'oiseaux marins dans la RNN-TAF à des fins de conservation des espèces encore méconnues. Concrètement il s'agit d'étudier les possibilités d'acquisition de données de qualité suffisante pour être analysées dans un but de complétion des connaissances démographiques utiles à la gestion des populations d'oiseaux marins.

Le premier chapitre s'intéresse au potentiel des méthodes de dénombrements déjà utilisées afin de les optimiser pour le suivi des populations côtières. Certaines espèces nichent en colonies de petite taille de manière éparpillée dans des milieux difficiles d'accès. Ces populations sont particulièrement difficiles à détecter et donc à dénombrer. Ici nous utilisons les données d'observations et de comptages hétérogènes effectuées durant différentes campagnes de prospections à Kerguelen pour étudier la distribution et l'abondance de deux espèces côtières (gorfou de Filhol, *Eudyptes filholi* et cormoran de Kerguelen, *Leucocarbo verrucosus*) dont les populations sont pour ces raisons actuellement toujours méconnues.

Le second chapitre cherche à tester le potentiel de nouvelles méthodes de dénombrement des oiseaux marins. L'utilisation de la bioacoustique en démographie des oiseaux est très prometteuse et pourrait permettre de s'affranchir des contraintes liées au caractère cryptique de nombreuses espèces d'oiseaux marins. Dans ce chapitre, nous avons testé l'utilisation d'enregistreurs acoustiques passifs sur des colonies dénombrées de pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* sur l'île de La Possession (Crozet) afin d'étudier la relation entre l'activité acoustique de l'espèce et sa densité autour des enregistreurs.

Le troisième chapitre s'intéresse à l'utilisation de données de suivis démographiques dans des problématiques concrètes de conservation. Les captures accidentelles dans les pêcheries sont la menace la plus grave qui pèse sur les Procellariiformes et notamment sur le pétrel à menton blanc dont les populations étaient en déclin. Grâce aux suivis de cette espèce par capture-marquage-recapture et distance de détection sur transect, nous avons pu étudier les liens entre les paramètres démographiques et la dynamique de la population avec les différentes menaces potentielles auxquelles elle fait face, à

savoir la présence de rats sur son site de nidification, les changements climatiques, et les captures accidentelles dans les pêcheries. En considérant cette population de la manière la plus complète possible, le but était d'étudier l'effet démographique des efforts de gestion des mesures de mitigation des captures accidentelles.

Un dernier chapitre est consacré à une discussion générale et aux perspectives pour l'estimation des populations d'oiseaux marins dans les Terres australes françaises, à la lumière du travail effectué durant cette thèse.

II. Matériels et méthodes généraux

1/ Sites d'étude : Crozet et Kerguelen

Iles Crozet

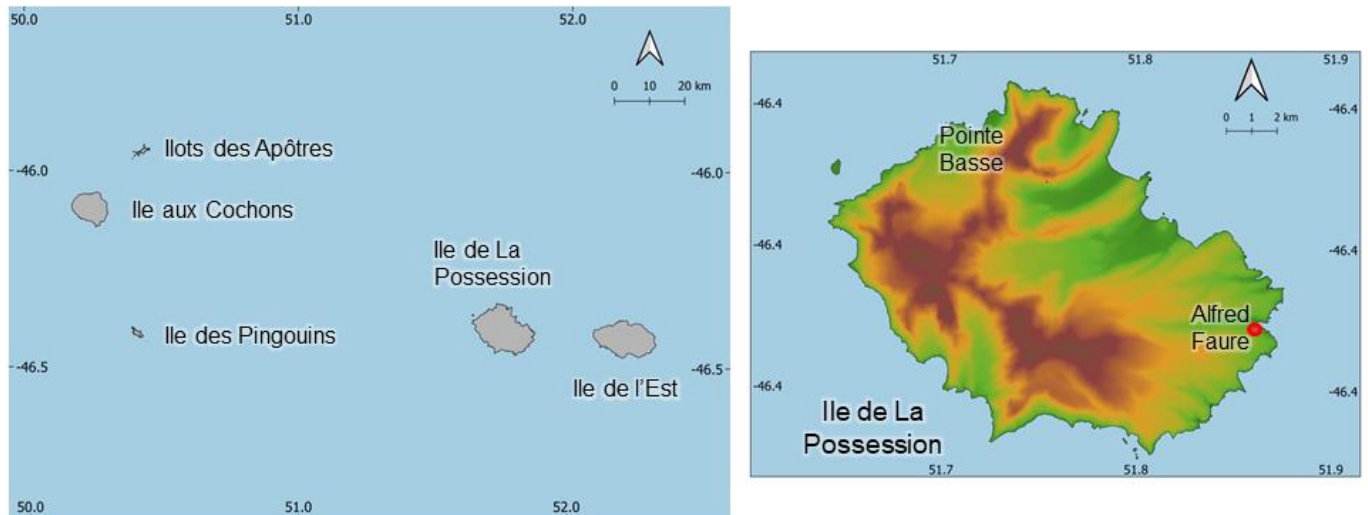


Figure 1 : Carte de l'archipel de Crozet (à gauche) et de l'île de La Possession (à droite). Le gradient de couleur à droite représente l'altitude.

Crozet (46° S ; 51° E) est un archipel constitué de 5 îles, l'île aux Apôtres, l'île aux Pingouins et l'île aux Cochons à l'ouest, et l'île de l'Est et l'île de La Possession à l'est. Seule cette dernière (environ 150 km²) n'est pas classée en zone de protection intégrale. La base Alfred Faure a été construite en 1963 sur l'île de la Possession, et elle accueille une vingtaine de personnes en hiver et une soixantaine en été pour assurer des missions scientifiques et de souveraineté. Crozet est connu pour l'abondance des colonies d'oiseaux marins qui se reproduisent dans l'archipel (Jouventin et al., 1984) et représente un site d'importance mondiale pour des espèces tels que l'albatros hurleur *Diomedea exulans* et le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* (Barbraud et al., 2020; Weimerskirch, 2018), ainsi que pour ses paysages natifs particulièrement bien préservés. La flore remarquable est constituée notamment d'*Azorella selago*, d'*Acaena magellanica*, de *Poa cookii* et de *Blechnum sp.*. Le climat à Crozet est subantarctique et à forte influence marine, venteux (> 200 j avec plus de 30 noeuds) et pluvieux (2365 mm/an) avec des températures qui varient peu autour de 5.4°C (<https://www.infoclimat.fr/climatologie/globale/ile-de-la-possession-alfred-faure/61997.html>). Sur l'île

de La Possession, le site de Pointe Basse est un des plus importants site de reproduction pour de nombreuses espèces nicheuses de l'île. Le site du barrage, lieu du suivi démographique des pétrels à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* par le projet 109 de l'IPEV, se situe à quelques centaines de mètres au sud-est de la base Alfred Faure.

Iles Kerguelen

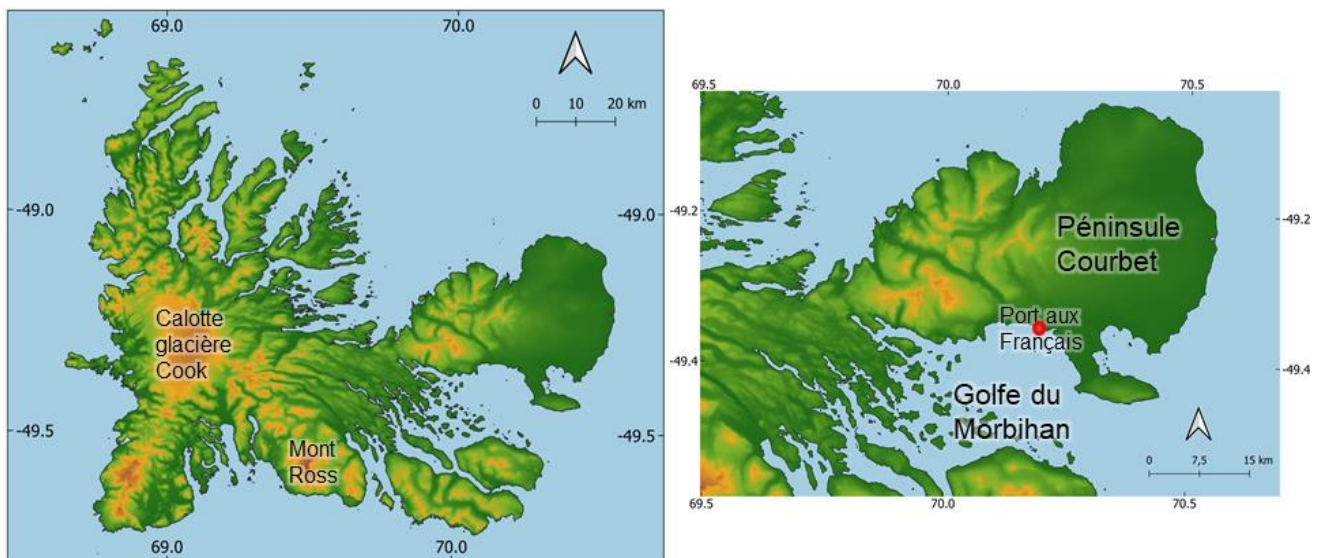


Figure 2 : Carte de Kerguelen (à gauche) et de la Péninsule Courbet et du Golfe du Morbihan (à droite). Le gradient de couleur à droite représente l'altitude.

Kerguelen (68–70 °E, 48–50 °S) est un grand archipel situé à la limite sud de l'Océan Indien au niveau du front polaire. L'île principale, la Grande Terre, a une aire de 6600 km² et est entourée de 300 îles et îlots. L'aire totale de l'archipel est de 7200 km². Ses côtes (environ 2800 km de longueur, soit deux fois plus que la longueur des côtes de la Corse pour une aire similaire) sont découpées en de nombreux isthmes, fjords, baies et sont souvent constituées de falaises rocheuses. Le relief est important à Kerguelen avec le Mont Ross qui culmine à 1850 m et sa calotte glacière Cook qui est le plus grand glacier français. La base de Port aux français, qui a été construite en 1949, est située dans une zone abritée sur les côtes du Golfe du Morbihan à l'est de l'archipel et peut accueillir plus de 100 personnes. Kerguelen abrite les colonies d'éléphants de mer *Mirounga leonina* parmi les plus abondantes du

monde (Laborie et al., 2023) mais aussi de nombreuses espèces endémiques comme le dauphin de Commerson (*Cephalorhynchus commersonii*) ou le cormoran de Kerguelen (*Leucocarbo verrucosus*). Comme à Crozet, le climat est marin avec de forts vents (> 200 j avec plus de 30 nœuds), des précipitations fréquentes et moyennement abondantes (890 mm/an) et des températures proches de 5°C (<https://www.infoclimat.fr/climatologie/globale/iles-kerguelen-port-aux-francais/61998.html>). L'ouest de l'archipel est plus arrosé et fortement influencé par les vents d'ouest dominants que l'est protégé par le relief de la Grande Terre. La Péninsule Courbet, grâce à sa facilité d'accès depuis Port aux Français, est un lieu privilégié pour la recherche et pour effectuer des suivis démographiques.

2/ Espèces étudiées dans la thèse

Les informations sur les différentes espèces d'oiseaux marins étudiées durant cette thèse proviennent principalement des livres de Marchant et al. (2006) et de Brooke (2004), ainsi que de la liste rouge de l'UICN (<https://www.iucn.org>) et la liste rouge des TAAF (<https://taaf.fr/ressources-pedagogiques/le-livret-didentification-de-la-faune-des-taaf/>).

Pétrel à menton blanc - *Procellaria aequinoctialis*



Photo d'un pétrel à menton blanc (crédits : Nicolas Gasco)

Le pétrel à menton blanc, white-chinned petrel en anglais, fait 51 à 58 cm de long, 134 à 147 cm d'envergure et pèse en moyenne 1.4 kg pour les mâles et 1.3 kg pour les femelles. C'est le plus gros des pétrels fouisseurs. Ses ailes et pattes sont noires, son bec trapu et pâle et il présente souvent une tâche blanche sur le menton et la gorge. Il est classé vulnérable sur les listes rouges de l'UICN et des TAAF, ses principales menaces étant les captures accidentelles dans les pêcheries (principalement à la

palangre), les prédateurs introduits et les changements climatiques. C'est une des espèces mises sous la protection de l'ACAP (<https://www.acap.aq/fr/ressources/especes-de-l-acap>).

Pélagique marin, il se reproduit sur les îles subantarctiques et hiverne dans les eaux subtropicales.

Sa répartition est circumpolaire de la zone Antarctique à la zone subtropicale. Il se reproduit dans des terriers durant l'été austral et pond un unique œuf quasi-annuellement à partir de la maturité sexuelle, bien que sa reproduction ne soit pas systématiquement annuelle. Les non-reproducteurs se nourrissent principalement de poissons et de déchets de pêche et parfois de céphalopodes. En reproduction, il se nourrit principalement de céphalopodes, de quelques crustacés et d'un peu de poissons. Les individus reproducteurs quittent la colonie de nuit pour aller pêcher en saisissant les proies en surface ou en les poursuivant en plongée peu profonde. Martin et al. (2009) ont estimé que la Géorgie du Sud abrite 40 à 45% de la population mondiale de pétrels à menton blanc.

Gorfou de Filhol - *Eudyptes filholi*



Photo d'une colonie de gorfous sauteurs nichant dans des éboulis rocheux (crédits : Adrien Chaigne)

Le gorfou sauteur de Filhol, ou gorfou sauteur de l'est, eastern rockhopper penguin en anglais, fait 45 à 58 cm de long et ses ailerons mesurent entre 15 et 19 cm de long. Les mâles pèsent entre 2.8 et 3.4 kg et les femelles entre 2.3 et 2.7 kg. Il est classé vulnérable sur la liste rouge de l'UICN et en données insuffisantes sur la liste rouge des TAAF. Circumpolaire des eaux marines subantarctiques et Antarctiques, il se reproduit sur des îles subantarctiques des océans Indien et Atlantique. Il niche en colonies sur des terrains rocaillieux, des promontoires, des crêtes de lave ou des falaises. A Kerguelen, il pond entre le 28 novembre et le 7 décembre (Weimerskirch et al., 1989). Il se nourrit principalement de crustacés (*Thysanoessa vicina*, *Euphausia vallentini*) durant le début de la saison de reproduction, puis les petits poissons et céphalopodes prennent une part plus importante du régime alimentaire durant les soins aux poussins. Pour se nourrir, l'oiseau poursuit ses proies lors de plongées atteignant jusqu'à 100 m de profondeur. Durant la période de reproduction, les individus reproducteurs sont capables de parcourir plusieurs centaines de kilomètres durant des dizaines de jours et les trajectoires en mer semblent fortement influencées par la température de la mer (Whitehead et al., 2016).

Cormoran de Kerguelen - *Leucocarbo verrucosus*



Photo d'un couple de cormorans de Kerguelen (crédits : Adrien Chaigne)

Le cormoran de Kerguelen, ou Kerguelen shag en anglais, pèse en moyenne 2.6 kg et ses ailes mesurent 28.5 cm. Cependant, la taille des individus peut varier de 77% entre des colonies espacées de quelques kilomètres seulement (Camprasse et al., 2017). L'espèce est classée en préoccupation mineure sur la liste rouge de l'UICN et en données insuffisantes sur la liste rouge TAAF. Endémique de Kerguelen, il niche en colonie sur les falaises côtières. Il pond de 2 à 3 œufs généralement entre novembre et décembre mais sa période de ponte peut s'étirer jusqu'en février avec des pontes de remplacement. Les sites de reproduction ont tendances à être les mêmes d'une année à l'autre mais la dynamique des colonies peut parfois être relativement importante avec des extinctions et des colonisations locales. Piscivore, il se nourrit essentiellement de poissons du sous-ordre des *Notothenioidei* et effectue sa recherche alimentaire par plongées au niveau benthique proches de la côte (Cook et al., 2013).

Pétrel plongeur de Géorgie du Sud - *Pelecanoides georgicus*



Photo d'un pétrel plongeur de Géorgie du Sud (crédits : Raphaël Jordan, www.oiseaux.net)

Le pétrel plongeur de Géorgie du Sud, South Georgian diving petrel en anglais, fait 20 à 25 cm de long, 33 à 38 cm d'envergure et pèse entre 110 et 150 g. Comme son nom l'indique sa morphologie est adaptée à la plongée avec un cou compact et une queue courte, des ailes courtes et arrondies et des pattes courtes. Son bec est noir et ses pattes bleu cobalt. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel. L'espèce est classée en préoccupation mineure sur les listes rouges de l'UICN et des TAAF. On le retrouve sur les côtes et mers des îles Antarctiques et subantarctiques. Sa distribution pélagique est peu connue du fait de sa ressemblance avec le pétrel plongeur commun mais des études récentes à l'aide d'instruments de géolocalisation ont révélé une large distribution océanique (Fromant et al., 2022). La population reproductrice de Crozet quitte l'archipel entre fin janvier et fin mars et revient à la mi-septembre. Le pétrel plongeur de Géorgie du Sud niche dans des terriers creusés dans des sols en pente constitués de scories. Il se nourrit principalement de crustacés et d'un peu de poissons et effectue sa recherche alimentaire par poursuite-plongeon, se propulsant sous l'eau avec ses ailes et pattes.

Pétrel géant subantarctique - *Macronectes halli*



Photo d'un pétrel géant subantarctique (crédits : Vincent Perrin, www.oiseaux.net)

Le pétrel géant subantarctique, northern giant petrel en anglais, est long de 80 à 90 cm et a une envergure de 150 à 210 cm. Les mâles pèsent 5.0 kg et les femelles 3.8 kg en moyenne. C'est un pétrel principalement sombre et présentant un bec pâle avec une pointe rougeâtre. Les mâles sont plus lourds et plus grands que les femelles et ont un bec plus massif. Bien que particulièrement concerné par les captures accidentelles dans les pêcheries (Delord et al., 2005), il est classé en préoccupation mineure sur les listes rouges de l'UICN et des TAAF. On le retrouve principalement dans les eaux subantarctiques, voire subtropicales en hiver et au printemps. Ses populations reproductrices sont circumpolaires, généralement distribuées entre 30°S et 64°S sur les îles subantarctiques où la végétation et la topologie lui offrent un abri. Sa nidification est épigée, il construit un nid de végétation à même le sol ou bien niche dans une simple dépression creusée dans le sable avec peu de végétation. Les oiseaux arrivent à Kerguelen en août, ou juillet à Crozet et les femelles pondent un

unique œuf entre fin août et début septembre. Les poussins s'envolent entre janvier et mars. Les jeunes se dispersent dans l'Océan Austral ainsi que le long des côtes d'Amérique du Sud et d'Afrique du Sud. Son régime alimentaire est très varié, basé sur la prédation, notamment de diverses espèces de manchots, mais c'est aussi un charognard, se nourrissant sur les cadavres d'éléphants de mer, d'otaries et de cétacés. En période de reproduction les mâles se nourrissent régulièrement sur les charognes de pinnipèdes alors que les femelles vont plutôt en mer capturer des céphalopodes principalement.

Canard d'Eaton - *Anas eatoni*



Photo d'un canard d'Eaton mâle (crédits : Quentin Guibert, www.oiseaux.net)

Le canard d'Eaton, Eaton's pintail en anglais, est un petit canard endémique des îles Crozet et Kerguelen (deux sous espèces distinctes), seul Anatidae sur ces îles. Il est classé vulnérable sur la liste rouge de l'UICN et en données insuffisantes sur la liste rouge TAAF. Les prédateurs introduits sont sa principale menace, les cannes étant particulièrement vulnérables pendant l'élevage des poussins. Il ne migre pas hors des îles et fréquente les côtes rocheuses basses, les tourbières et les prairies côtières au

printemps, les souilles d'éléphants de mer en été et les lagunes côtières en automne et en hiver. La formation des couples s'effectue à partir de septembre, et la ponte d'entre 2 et 5 œufs à partir de novembre peut s'étaler sur quatre mois. La femelle seule incube les œufs jusqu'aux éclosions qui ont lieu entre début décembre et fin février. Il se nourrit de végétaux (chou de Kerguelen), d'insectes, de nématodes, d'oligochètes et de crustacés. La recherche alimentaire se fait par fouissage-arrachage ou filtration de la boue des bords de rivières.

Skua subantarctique - *Catharacta antarctica lonnbergi*



Photo d'un skua subantarctique dans une colonie de manchots royaux sur l'île de La Possession à Crozet (crédits : Tanguy Ricciardi)

Le skua subantarctique, subantarctic brown skua en anglais, fait 64 cm de long, 147 cm d'envergure et pèse entre 1.5 et 2.2 kg, les femelles étant plus grosses que les mâles. C'est un oiseau aux ailes pointues, sa queue et son bec sont courts. Son plumage est assez uniforme, brun avec des rayures pâles et des tâches sur le dos et la face externe des ailes. Il est classé en préoccupation mineure sur les listes rouges de l'UICN et des TAAF. C'est un oiseau à répartition circumpolaire qui se reproduit sur les îles subantarctiques. Prédateur opportuniste et kleptoparasite, il se nourrit d'œufs, de poussins et d'adultes

d'autres espèces, mais aussi de crustacés, de mollusques, de poissons et de petits mammifères natifs et introduits.

3/ Protocoles pour le dénombrement des oiseaux marins dans les terres australes françaises

En plus des comptages exhaustifs et des observations opportunistes, deux méthodes d'échantillonnage sont principalement utilisées au sein de la RNN-TAF, les comptages par distance de détection sur transect (Buckland et al., 2001) et l'échantillonnage par points de comptage sur transect (Bibby, 2000). Généralement, le plan d'échantillonnage est systématique et son caractère aléatoire est assuré par le choix aléatoire de l'emplacement du premier transect dont découlent les autres (Barbraud & Delord, 2006). Les échantillonnages ont pour but d'estimer les populations reproductrices et sont donc programmés durant la période phénologique correspondante pour chaque espèce. Une exception est faite pour les canards d'Eaton dont la nidification est trop éparse et peu détectable pour un recensement durant la reproduction. Ils sont donc dénombrés durant les rassemblements hivernaux sur la Péninsule Courbet à Kerguelen.

Distance de détection sur transects

La méthode de distance de détection sur transect consiste à modéliser la probabilité de détection d'un objet par un observateur qui marche le long d'un transect à vitesse constante en fonction de la distance perpendiculaire entre cet objet et le transect. Cette méthode est utilisée pour le comptage des pétrels géants, des canards d'Eaton, des skuas subantarctiques ou des terriers des grandes espèces de pétrels. Plusieurs prérequis doivent être remplis pour l'application de cette méthode : i/ l'objet doit être immobile, et si ce n'est pas le cas l'observateur doit mesurer la distance perpendiculaire entre l'endroit où il a vu l'objet au moment de sa détection et le transect, ii/ la détection des objets situés sur le transect (à distance nulle) doit être absolue, iii/ les mesures de distances doivent être précises et généralement un décimètre et/ou un télémètre est utilisé, iv/ les détections doivent être indépendantes les unes des autres. Si ces prérequis sont respectés, la modélisation peut être menée à bien. Les outils d'analyse principaux actuellement disponibles sont le logiciel Distance (Thomas et al., 2010) et les packages R 'Distance' et 'mrds'. Ces outils proposent différentes fonctions de densité et d'ajustement de la courbe aux données pour la modélisation de la probabilité de détection en fonction de la distance

perpendiculaire entre l'objet et le transect. Le choix de modèle se base sur l'AIC, la vraisemblance estimée par un test de Chi² et le coefficient de variation de la probabilité de détection estimée qui ne doit pas dépasser 0.20.

Points de comptages sur transect

La méthode de points de comptages sur transect consiste à dénombrer les objets contenus dans des cerclas de diamètre défini et disposés régulièrement le long des transects. Cette méthode est utilisée pour le comptage des terriers des petites espèces à nidification hypogée (ex : pétrel bleu *Halobaena caerulea*, prions *Pachyptila* sp. ou pétrels plongeur *Pelecanoides* sp.). En effet, les densités de terriers pour ces espèces peuvent être très fortes, ce qui nécessite un temps de prospection plus important avec la méthode par distance de détection sur transects. Elle a pour prérequis que les objets n'entrent ni ne sortent du cercla durant la durée de la prospection. Le rayon des cerclas est généralement restreint à 3 ou 5 m maximum afin d'effectuer un dénombrement exhaustif des terriers dans les cerclas, ce qui permet d'obtenir une probabilité de détection de 1. L'échantillonnage par points de comptage sur transect peuvent être adaptatifs, c'est-à-dire que si l'objet recherché est détecté dans un cercla, les cerclas adjacents seront à leur tour prospectés (Barbraud et al., 2021).

Identification des terriers pour les espèces à nidification hypogée

L'espèce occupant le terrier peut être déterminée à partir de plusieurs critères dont le diamètre de l'entrée et la longueur du terrier (Marchant et al., 2006), la réponse au chant de repasse et la présence de traces de présence (plumes, fientes, traces de pattes) autour de l'entrée du terrier. La fouille des terriers peut être effectuée sur un sous-échantillon pour estimer un taux de réponse à la repasse.

4/ Prospections et données acquises au sein de la RNN-TAF

L'ensemble des méthodes décrites ci-dessus ont été utilisées depuis 2006 (date de création de la RNN-TAF) par les agents de la Direction de l'environnement des TAAF. Le choix, l'élaboration et la mise en place opérationnelle des plans d'échantillonnage et des protocoles de dénombrements des espèces d'oiseaux et de mammifères marins de la RNN-TAF ont été effectués en collaboration avec l'équipe Prédateurs Marins du Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (projet IPEV 109 OrnithoEco) dans le cadre de la mise en place du premier plan de gestion de la RNN-TAF qui couvrait la période 2011-2016. Les objectifs principaux de ce plan et du plan actuel (2017-2028) sont de réaliser :

- **Les inventaires**, qui sont des prospections dont le but est soit de recenser la présence de toutes les espèces observées sur des sites où la diversité aviaire est méconnue, soit de dénombrer une population à un moment donné. La méthode de comptage employée est adaptée à l'espèce d'intérêt. Les inventaires concernent particulièrement des sites éloignés nécessitant une logistique particulière. Par exemple, un dénombrement des couples reproducteurs de skua subantarctique (*Catharacta antarctica lonnbergi*) a été effectué sur l'ensemble de l'île de La Possession en novembre 2021.

- **Les observatoires à long-terme pluriannuels**, qui ont pour but d'estimer les effectifs et la distribution d'une population à des intervalles de temps moyens à longs (entre 5 et 10 ans). Ce sont des prospections dont la méthode est adaptée à l'espèce d'intérêt et l'échelle spatiale d'application est parfois importante. Dans la RNN-TAF, les observatoires à long-terme concernent ainsi les espèces d'oiseaux marins côtières sur les côtes du Golfe du Morbihan à Kerguelen, le pétrel géant subantarctique (*Macronectes halli*) sur la Péninsule Courbet à Kerguelen et le pétrel plongeur de Géorgie du Sud (*Pelecanoides georgicus*) sur l'île de La Possession à Crozet.

- **Les observatoires à long terme annuels**, qui ont pour but de suivre une population à long-terme sur une base de dénombrements annuels et permettent d'obtenir des données précises et complètes, mais de manière très locale. Deux sous catégories sont distinguées : i/ les suivis d'abondance par comptages qui ont pour but de surveiller les variations d'abondances interannuelles sur des colonies accessibles comme c'est le cas pour le canard d'Eaton (*Anas eatoni*) et ii/ les suivis démographiques

qui ont pour but l'identification des individus et du succès reproducteur sur des colonies précises et qui concernent entre autres le pétrel à menton blanc, le pétrel noir (*Pterodroma macroptera*) et le pétrel de Kerguelen (*Aphrodroma brevirostris*) (Table 1). Un observatoire plurispécifique est également dédié au suivi des petits pétrels. Le pétrel à menton blanc est la seule espèce qui bénéficie d'un suivi par la méthode de capture-marquage-recapture géré par les TAAF à Kerguelen en collaboration avec le projet IPEV 109 OrnithoEco.

Observatoire	Lieux	Année du premier comptage	Méthode d'échantillonnage utilisée
Canard d'Eaton	Péninsule Courbet	2011	Distance de détection sur transects
Pétrel noir	Ile Haute	2013	Colonie démographique
Pétrel de Kerguelen	Ile Haute	2012	Colonie démographique
Pétrel à menton blanc	Ile Haute	2011	Capture-marquage-recapture
Petits pétrels	Ile du Chat	2013	Points de comptage permanents

Table 1 : observatoires annuels les plus anciens mis en place par les TAAF à Kerguelen

5/ Données sur les espèces à nidification hypogée

Lors des premiers mois de ma thèse, j'ai participé au rassemblement, au nettoyage et à la mise en forme des jeux de données sur les espèces à nidification hypogée à Kerguelen (Table 2). Ce travail a été effectué au siège de la RNN-TAF sur une durée de 11 mois entre juin 2021 et avril 2022 en collaboration avec le responsable de la base de données. J'ai pour cela utilisé les extractions de trois bases de données différentes ainsi que les informations disponibles sur les différents comptes rendus de missions. Les terriers de pétrels fouisseurs et prions ont été comptés selon la méthode de distance de détection sur transect (Figure 3) ou selon la méthode de points de comptage sur transect (Figure 4).

Nom vernaculaire	Nom scientifique
Pétrel de Kerguelen	<i>Lugensa brevirostris</i>
Pétrel à tête blanche	<i>Pterodroma lessonii</i>
Pétrel plongeur de Géorgie du sud	<i>Pelecanoides georgicus</i>
Pétrel plongeur commun	<i>Pelecanoides urinatrix</i>
Pétrel noir	<i>Pterodroma macroptera</i>
Pétrel soyeux	<i>Pterodroma mollis</i>
Pétrel à menton blanc	<i>Procellaria aequinoctialis</i>
Pétrel bleu	<i>Halobaena caerulea</i>
Pétrel gris	<i>Procellaria cinerea</i>
Prion de Belcher	<i>Pachyptila belcheri</i>
Prion de la désolation	<i>Pachyptila desolata</i>
Petit prion	<i>Pachyptila turtur</i>
Océanite de Wilson	<i>Oceanites oceanicus</i>
Océanite à ventre noir	<i>Fregetta tropica</i>
Océanite à croupion gris	<i>Garrodia nereis</i>

Table 2 : Liste des espèces de Procellariiformes fouisseurs nichant à Kerguelen

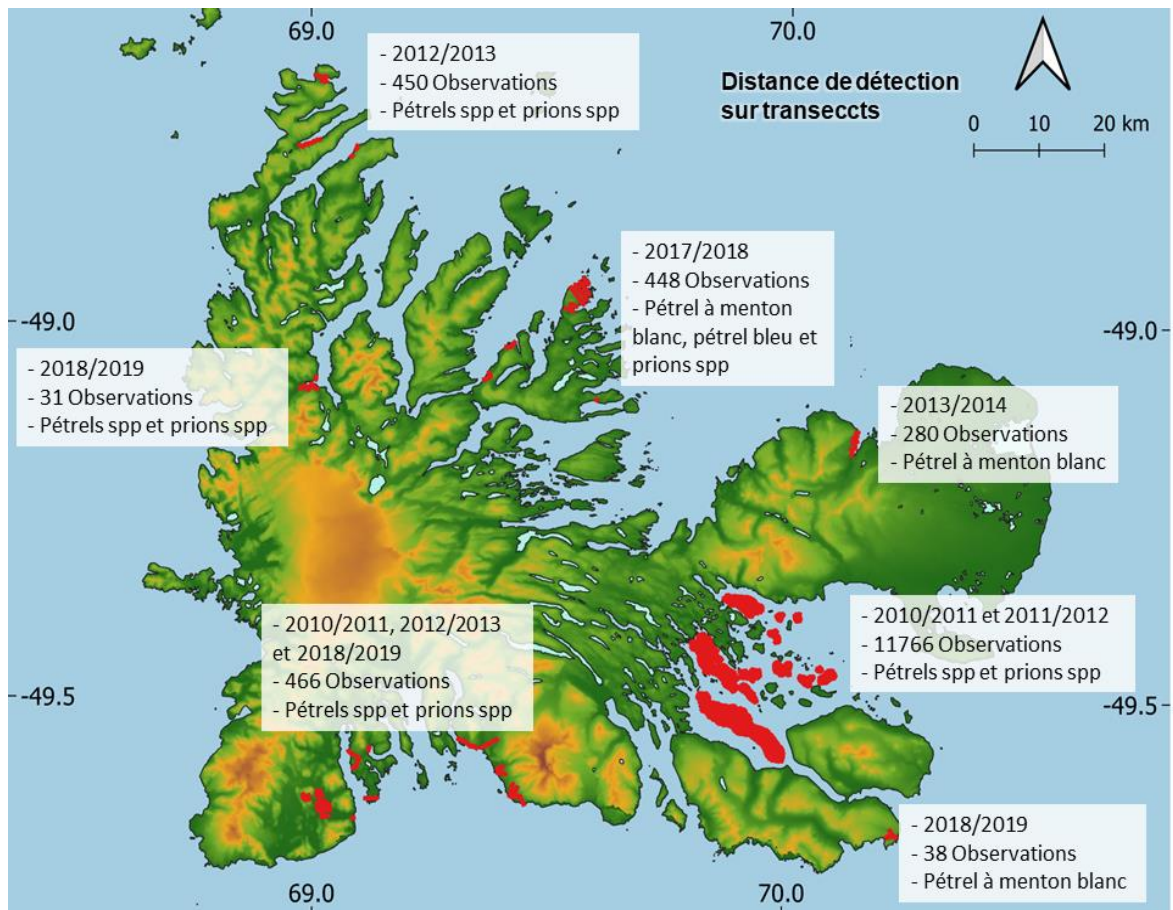


Figure 3 : Carte des transects (en rouge) réalisés par la méthode de distance de détection sur transect pour le comptage des espèces de pétrels à nidification hypogée à Kerguelen.

Les jeux de données finaux ont été bâtis à partir de jeux de données individuels regroupés et qui différaient selon le site et la campagne d'acquisition. Le jeu de données issu de la méthode par distance de détection sur transect regroupait 31 jeux de données et totalisait 13700 observations de terriers (Figure 3). Le jeu de données issu de la méthode de points de comptage sur transect regroupait 39 jeux de données totalisant le comptage de 8546 terriers et 1875 cerclas vides (Figure 4).

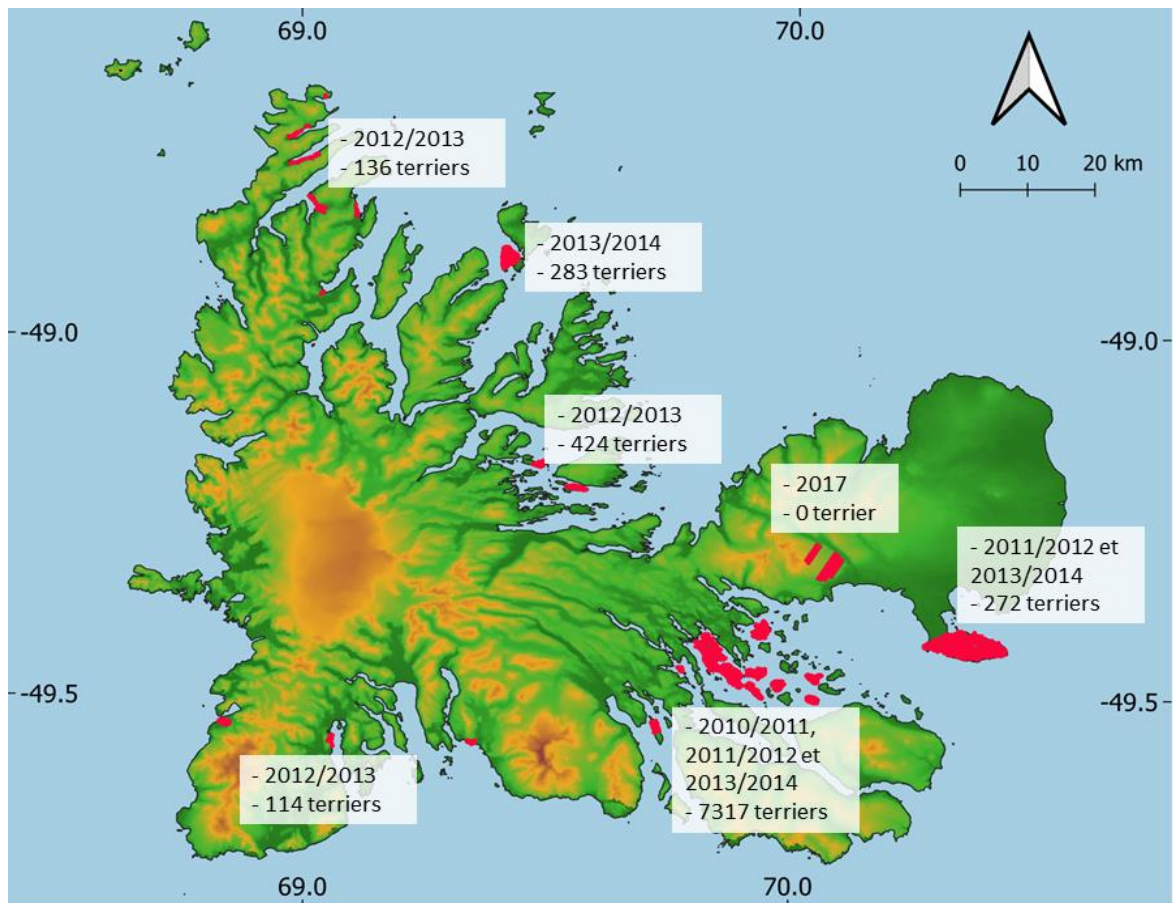


Figure 4 : Carte des cerclas (en rouge) réalisés par la méthode de points de comptage sur transect pour le comptage des espèces de pétrels à nidification hypogée à Kerguelen.

6/ Session de terrain 2021/2022 pour l'étude de la relation entre la densité de terriers de pétrels à menton blanc et leur activité acoustique

Le chapitre 2 de cette thèse a fait l'objet d'une session de terrain à Crozet entre novembre et décembre 2021, afin de mettre en place le protocole d'enregistrement de l'activité acoustique et de comptages des terriers de pétrels à menton blanc.

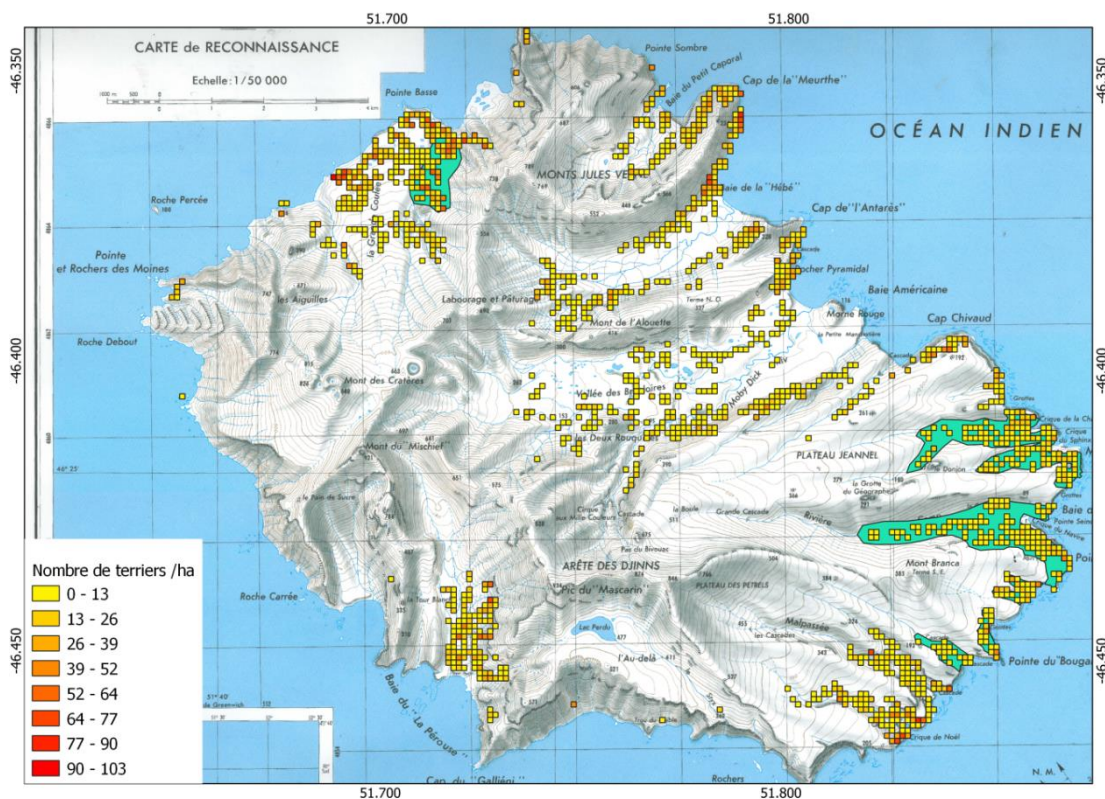


Figure 5 : Distribution des terriers (occupés ou non) de pétrels à menton blanc sur l'île de La Possession d'après des données récolées en 2010 par comptage exhaustif et zones propices à la mise en place d'enregistreurs acoustiques (polygones vert).

A partir de données d'observations et de comptages antérieurs (Barbraud et al., 2009; Dasnon et al., 2022) nous avons dans un premier temps sélectionné des zones propices à la nidification du pétrel à menton blanc sur l'île de la Possession qui soient également accessibles à la prospection. Au sein de ces zones, nous avons ensuite sélectionné douze points d'échantillonnage en stratifiant la sélection des points par la densité présumée de terriers obtenue à partir de données de comptages exhaustifs menés

durant l'été austral 2010/2011 (Figure 5). Afin de garantir l'indépendance des données, les enregistreurs acoustiques passifs SM4 doivent absolument être placés à au moins 200m de distance les uns des autres. Les enregistreurs acoustiques passifs ont été fixés sur des piquets en métal de sorte que le bas de l'enregistreur soit situé entre 30 et 50 cm au-dessus de la végétation. Les bonnettes des micros ont été entourées de grillage afin de prévenir leur consommation par les rats présents sur toute l'île de La Possession.

Les enregistreurs acoustiques passifs ont tous été déployés entre fin octobre et début novembre 2021 et leur début d'enregistrement préprogrammé à partir du 6 novembre 2021 une heure avant le coucher du soleil. Chaque enregistreur acoustique passif avait été préalablement programmé pour enregistrer en continu à partir d'une heure avant l'heure officielle du coucher du soleil à deux heures après, et de deux heures avant l'heure officielle de lever du soleil à une heure après. Durant le reste de la durée de la nuit, l'enregistrement était effectif par échantillonnage d'une minute par 10 minutes (cycles de 1 minute d'enregistrement suivie de 9 minutes de non enregistrement).

Afin de procéder aux comptages des terriers, un cercle de rayon de 50 mètres autour de chaque enregistreur acoustique a été déterminé à l'aide d'un décamètre ruban lié au piquet en métal. Tous les terriers compris dans cette zone ont été notés et marqués d'un ringot afin de les rendre plus faciles à trouver lors des passages ultérieurs. L'occupation a été inspectée de manière indirecte via des indices de présence et de manière directe par la réponse à la repasse. Les terriers ont été classés de 1 à 5 :

- 1 : vieux terrier non utilisé depuis plusieurs années
- 2 : terrier détruit ou effondré
- 3 : terrier potentiellement utilisable mais sans trace de présence
- 4 : terrier présentant des traces de visite et répondant à la repasse
- 5 - terrier présentant des traces de visite mais ne répondant pas à la repasse

La repasse consistait à diffuser à l'entrée du terrier le chant de pétrel à menton blanc pendant 30 secondes maximum.

Après la mise en place des enregistreurs acoustiques et le premier comptage, un second passage a été effectué pour remplacer les batteries et les cartes SD, et effectuer une nouvelle estimation de l'occupation des terriers dans le rayon de 50 mètre autour de chaque enregistreur. Entre décembre et

mars, c'est Nolwenn Trividic (agent de la RNN-TAF à Crozet) qui a effectué ces tâches et l'enlèvement des enregistreurs acoustiques au début du mois de mars 2022.

III. Chapitre 1 : Estimating seabird populations breeding in sparse colonies in remote areas.

Ce chapitre a été rédigé en anglais et fera l'objet d'une publication :

Dasnon, A.^{1,2}, Lesage, C.² & Barbraud, C.¹ Estimating seabird populations breeding in sparse colonies in remote areas. Soumis.

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

² Terres Australes et Antarctiques Françaises, rue Gabriel Dejean, 97458 Saint-Pierre, France

Résumé

Dans le contexte actuel de perte massive de biodiversité il est urgent de connaître de manière fiable et précise la taille et la répartition des populations pour la conservation des espèces. Bien que les méthodes de prospections aient rapidement évolué au cours des dernières décennies, de nombreuses populations animales restent inconnues. Les oiseaux de mer font partie des espèces les plus menacées au monde et nombre de leurs populations restent méconnues.

Si la répartition et l'abondance des espèces emblématiques qui se reproduisent en grandes colonies, comme les albatros et les grandes espèces de manchots, sont désormais bien connues, les connaissances sont encore insuffisantes pour de nombreuses espèces d'oiseaux marins de plus petite taille et qui se reproduisent dans des sites isolés. Les îles Kerguelen abritent environ 33 espèces d'oiseaux marins nicheurs et pour la plupart d'entre elles il n'existe pas d'estimations fiables de la taille des populations. Parmi ces espèces, le cormoran de Kerguelen (*Leucocarbo verrucosus*) et le gorfou de Filhol (*Eudyptes filholi*) se reproduisent en colonies clairsemées et de taille petite à moyenne le long du littoral de Kerguelen, le plus souvent dans des habitats rocheux ou dans des falaises. Leur dénombrement reste difficile et leurs populations n'ont jamais été estimées avec précision.

Dans cette étude, nous avons modélisé la présence et l'abondance de ces deux espèces en fonction de plusieurs variables environnementales afin d'estimer la distribution et la taille de leurs populations tout au long du littoral de Kerguelen. Nous avons combiné plusieurs jeux de données hétérogènes de présence-absence et de dénombrement de colonies obtenues à partir de relevés de terrain effectués à Kerguelen entre 2010 et 2022. Nous avons utilisé des modèles additifs généralisés (GAM) pour modéliser l'occurrence, et des GAM de type "hurdle" pour modéliser l'abondance des populations de cormorans de Kerguelen et de gorfous sauteurs. La probabilité de détection a été estimée en utilisant les données des prospections menées le long de la même portion de côte en 2011 et 2014. Les GAM nous ont permis de modéliser des relations non linéaires entre l'occurrence/abondance et les facteurs environnementaux et de prendre en compte l'autocorrélation spatiale.

L'occurrence des colonies de cormorans de Kerguelen est maximale autour d'une altitude côtière de ~45 m, autour d'une distance de 25 km de la haute mer, augmente avec l'augmentation de la

température de surface de la mer, et augmente avec la diminution de la distance à la colonie de gorfous de Filhol la plus proche et avec l'absence de chats. Leur abondance augmente avec l'augmentation de l'altitude côtière, l'augmentation de la bathymétrie, l'augmentation de la distance à la colonie de gorfous de Filhol la plus proche, la diminution de l'influence du vent et la diminution de la distance avec la haute mer. L'occurrence des gorfous de Filhol augmente avec l'augmentation de la pente de la côte, l'augmentation de l'influence du vent, la diminution de la distance avec la colonie de cormoran la plus proche, la diminution de la température de surface de la mer, la diminution de la distance avec la haute mer et l'absence de chats. L'abondance des gorfous augmente avec l'augmentation de la pente de la côte et l'absence de chats, augmente avec les hautes et faibles distances de la haute mer et est reliée de manière sinusoïdale avec la température de surface de la mer.

Les probabilités de détection diffèrent selon la méthode de prospection et varient de 0.76 à 0.84 pour les gorfous et de 0.63 à 0.88 pour les cormorans. Les modèles d'occurrence des cormorans de Kerguelen et des gorfous de Filhol ont des capacités de discrimination acceptables (AUC = 0.76 et 0.71, respectivement) et les modèles "hurdle" ont des coefficients de corrélation de Pearson de 0.26 et 0.43, respectivement. Bien que les performances des modèles "hurdle" soient relativement faibles, ils peuvent néanmoins donner une bonne indication de la distribution des deux espèces le long de la côte de Kerguelen, ce qui permettra d'adapter les futures études de recensement et les actions de gestion.

Introduction

Regarding to the decline of many animal populations and the loss of biodiversity (Dirzo & Raven, 2003), improving our knowledge about fauna populations is a critical issue for conservation management. Marine fauna decreased by 22% during the last four decades but this loss often remains unseen due to the lack of knowledge about marine populations (McCauley et al., 2015). Seabirds are the second most threatened marine species group with the second highest proportion of species extinguished behind marine mammals (McCauley et al., 2015), and 28% of the remaining seabird species were already globally threatened a decade ago (Croxall et al., 2012; Dias et al., 2019). Seabirds face many threats including fisheries bycatch, depletion of trophic resources, climate change, predation by alien mammals on breeding areas, avian diseases, human disturbance and pollution (Croxall et al., 2012). As top-predators seabirds are essential to the maintenance of the insular ecosystems characteristics (Ellis, 2005) and ocean trophic imbalance (Heithaus et al., 2008), and play an integral role in the structure and function of marine ecosystems. Therefore, assessing their population status and trends is important for our understanding of the functioning of marine ecosystems. However, while monitoring techniques have rapidly improved during the last decades, most of their populations remain poorly known so their dynamics and trends cannot be inferred, prohibiting them to beneficiate from an appropriate conservation status for management and population protection. Moreover, improving knowledge of the population sizes of seabirds will allow estimating their annual food consumption, which constitutes necessary information for the sustainable management of marine ecosystems (de L. Brooke, 2004).

Because seabirds have large at-sea distributions, slow demographic strategies and because they generally breed on remote and isolated sites, seabird demographic studies may still be challenging. Remote islands of the Southern Hemisphere are important seabird breeding sites giving a good opportunity for conducting surveys, benefiting of the colonial trait of seabirds. Field work still often requires complex and expensive logistical resources (Mallory et al., 2018) and is often time-consuming. While population distribution and abundance of conspicuous species that breed in large colonies such as albatrosses and large penguins are now well known (Barbraud et al., 2020; Foley et

al., 2018; Poncet et al., 2006; Weimerskirch, 2018), knowledge about abundance of sparsely distributed seabird populations is still lacking for many species breeding in remote sites (Paleczny et al., 2015), so that monitoring and estimation of population size/distribution/trends were identified as priority research topics (Croxall et al., 2012).

Through the comprehension of how a species interacts with its environment, the recent developments in species distribution modelling (SDM) may be a powerful tool for estimating poorly detected, inaccessibly located and sparsely distributed species. According to the ecological niche theory, environmental characteristics such as climate, geological features, vegetation or biological interactions (Guisan & Thuiller, 2005) are susceptible to influence the distribution of species (Giller, 2012; Hirzel & Le Lay, 2008). Based on this assumption, SDM is used in various purposes (Elith & Leathwick, 2009) and can be effectively used to assess populations' distribution (Bird et al., 2022), to inform management choices for conservation (Porfirio et al., 2014) or to estimate populations' sizes and trends (Strebel et al., 2022). Analytical methods were rapidly developed and optimised during the last decades, allowing the use of multiple sources and quality datasets (Strebel et al., 2022), to take into account detection uncertainty (Bird et al., 2022) or to estimate poorly detected populations (Virgili et al., 2017).

Some studies used SDM analyses methods to estimate distribution (Olivier & Wotherspoon, 2006) and abundance of several seabird species (Bird et al., 2022; Heinänen et al., 2008; Stokes et al., 2021). Most concentrated on large Procelariiforms surveyed at sea (Warwick-Evans et al., 2021), or on burrowing Procelariiforms species based on ground surveys (Bird et al., 2022; Stokes et al., 2021). However, few studies focused on coastal seabird populations (Häkkinen et al., 2021; Rees et al., 2021), such as shags and penguins (Chilvers et al., 2019), that live at the interface between two much contrasted environments which respective characteristics might impact their distribution in different ways (Häkkinen et al., 2021). Yet the study of such coastal species is of particular interest for the conservation since coastal marine ecosystems are highly impacted by the human activities and climate changes (Harley et al., 2006).

The Kerguelen Islands hosts around 33 breeding seabird species and for most of these species reliable and accurate population size estimates are lacking for the entire archipelago (Weimerskirch et al.,

1989). Among these, endemic Kerguelen shags (*Leucocarbo verrucosus*) and eastern rockhopper penguins (*Eudyptes filholi*, rockhopper penguins hereafter) breed in sparse and small to medium sized colonies along the coastline of remote and isolated islands. Most colonies are in rocky habitat or in cliffs that make their count often impractical in large archipelagos such as Kerguelen Islands (Dunn et al., 2022; Pütz et al., 2013). Kerguelen shag distribution and abundance remain very poorly known (Weimerskirch et al., 1989) and less than 5% of rockhopper penguins colonies breeding in French austral territories are monitored (Barbraud et al., 2020).

Our aims were to i/ determine the functional relationships between both species' distributions and environmental variables, ii/ highlight hotspots of breeding areas for both species, and iii/ estimate the whole Kerguelen shag and rockhopper penguin populations. To this end, we used data collected for the first time as part of large-scale surveys of Kerguelen shags and rockhopper penguins along the Kerguelen coastline. These large-scale surveys were organised by the Réserve Naturelle Nationale des Terres Australes Françaises (RNN-TAF) created in 2006 as part of its first management plan starting in 2011 with an important goal in improving knowledge of seabird populations in the French southern territories. Survey datasets were heterogeneous, scattered over time and, since breeding sites of both species are most of the time unreachable, imprecisely spatially located. We thus used generalised additive models (GAM) to model the occurrence, and hurdle GAM to model the abundance of Kerguelen shags and rockhopper penguins as a function of several environmental variables and, based on these relationships, estimated their populations along the Kerguelen coastline. Our approach combined several heterogeneous presence-absence and colony counts datasets obtained from field surveys made at Kerguelen between 2010 and 2022.

Material and Methods

Survey area and study species

Kerguelen Islands (68–70 °E, 48–50 °S) is an archipelago situated in the southern Indian Ocean. It is constituted of a large main island of 6600 km² surrounded by more than 300 smaller islands. The archipelago coast is very jagged and constituted of numerous fjords, bays and gulfs leading to a total coast length of 2800 km for an entire area of the archipelago of 7200 km². The sub-antarctic climate is cold and wet, dominated by strong oceanic influence with rain, strong winds and sprays.

The Kerguelen shag belongs to the Suliformes order and is endemic to Kerguelen Islands (Kennedy & Spencer 2014). The rockhopper penguin belongs to the Spheniciiformes order and has a circumpolar distribution. Kerguelen shags and rockhopper penguins are both colonial species that have relatively high fidelity to their breeding sites (Bried & Jouventin, 2002). Both species have relatively similar breeding habitats, constituted by rocky coastline or coastal cliffs. Rockhopper penguins lay their eggs from late November to early December at Kerguelen Islands (Weimerskirch et al., 1988), while Kerguelen shags have a more extended laying period that can last from November to February (Camprasse et al. 2017).

Field sampling

We gathered datasets from two kinds of surveys: surveys dedicated to coastal species led mainly from the sea (hereafter coastal surveys) and inventory surveys led mainly from the ground (hereafter ground surveys) in order to count all seabird species present. Coastal surveys were performed during five austral summers at Kerguelen Islands (resumed in Table 1 and Figure 1) since the 2011/2012 austral summer. Survey protocols were similar for all campaigns and were specific to the count of Kerguelen shags and rockhopper penguins. They were carried out between November and February, corresponding to the breeding period for both species targeted, favouring their presence on the colonies. Days of bad weather conditions (strong wind and rain), corresponding to poor visibility and lower detection of colonies, were excluded from surveys. Two to four experienced and trained observers familiar with counting seabird species breeding at Kerguelen were dedicated to surveys on

the boats. Boats sailed along the coasts of the main island and the main surrounding islands, and observers constantly inspected the coast using binoculars to detect colonies of Kerguelen shags and rockhopper penguins. The boats were sailing at maximum 10 kilometres per hour and stopped for counting when a colony was detected. According to the boat used, getting close to the coastline was not always possible because of the presence of algae *Macrocystis sp.* And shallows. Boats stopped in average at 65 m (\pm 158 m, standard deviation) from the detected colonies. The number of nest sites occupied by shags was counted at each colony, accounting for nests occupied by at least an adult individual or a chick. Penguins can breed in large colonies gathering sometimes several hundreds or thousands of individuals. In addition, rockhopper penguins typically breed in large boulders where breeding individuals may be difficult to see at a distance from the colonies. Therefore, the number of their breeding pairs was most of the time classified into eight colony size classes: 1 (1 to 50 breeding pairs), 2 (51 to 100), 3 (101 to 200), 4 (201 to 500), 5 (501 to 1000), 6 (1001 to 2000), 7 (2001 to 5000) and 8 (5001 to 10000). A small part of coastal surveys were led from the ground when the coast-relief was low and allowed foot prospection and good visibility from the ground.

Austral summer	Period	Number of days surveyed	Length of coast surveyed (km)	Boat	Number of colonies counted
1 - 2011/2012	12-2011, 01-2012	28	558	Peregrine	Penguins: 190 Shags: 190
2 - 2014/2015	12-2014, 01-2015	12	484	Commerson	Penguins: 166 Shags: 510
3 - 2018/2019	12-2018, 01-2019	7	317	Curieuse	Penguins: 13 Shags: 45
4 - 2019/2020	11, 12-2019	7	150	Curieuse, Commerson,	Penguins: 72 Shags: 39
5 - 2019/2020	01,02-2020	3	190	Jonathan	Penguins: 41 Shags: 67
6 - 2021/2022	12-2021, 01-2022	8	558	Commerson	Penguins: 104 Shags: 206

Table 1: Details about coastal surveys from 2011 to 2022 at Kerguelen. Commerson (dinghy), Peregrine (sailing boat), Curieuse (oceanographic vessel) and Jonathan (sailing boat) are boats' names.

In addition to coastal surveys, 22 ground surveys led between 2009 and 2020 were used. Ground surveys were heterogeneous and corresponded to inventory surveys, opportunistic counts or just noticed the presence of Kerguelen shags and rockhopper penguins during other-species specific surveys. For the ground dataset we considered the quality of the data in our analyses. If colony size was sufficient (precise counts for Kerguelen shags and colony size-classes for rockhopper penguins), the data was included in the abundance dataset. If the spatial location of the data was situated on an area with known prospection effort, we added the presence in the presence/absence dataset. Moreover, the coastline of the Golfe du Morbihan was surveyed from the ground during a field campaign that took place in 2011 February, which was the only ground survey for which the prospection effort was known.

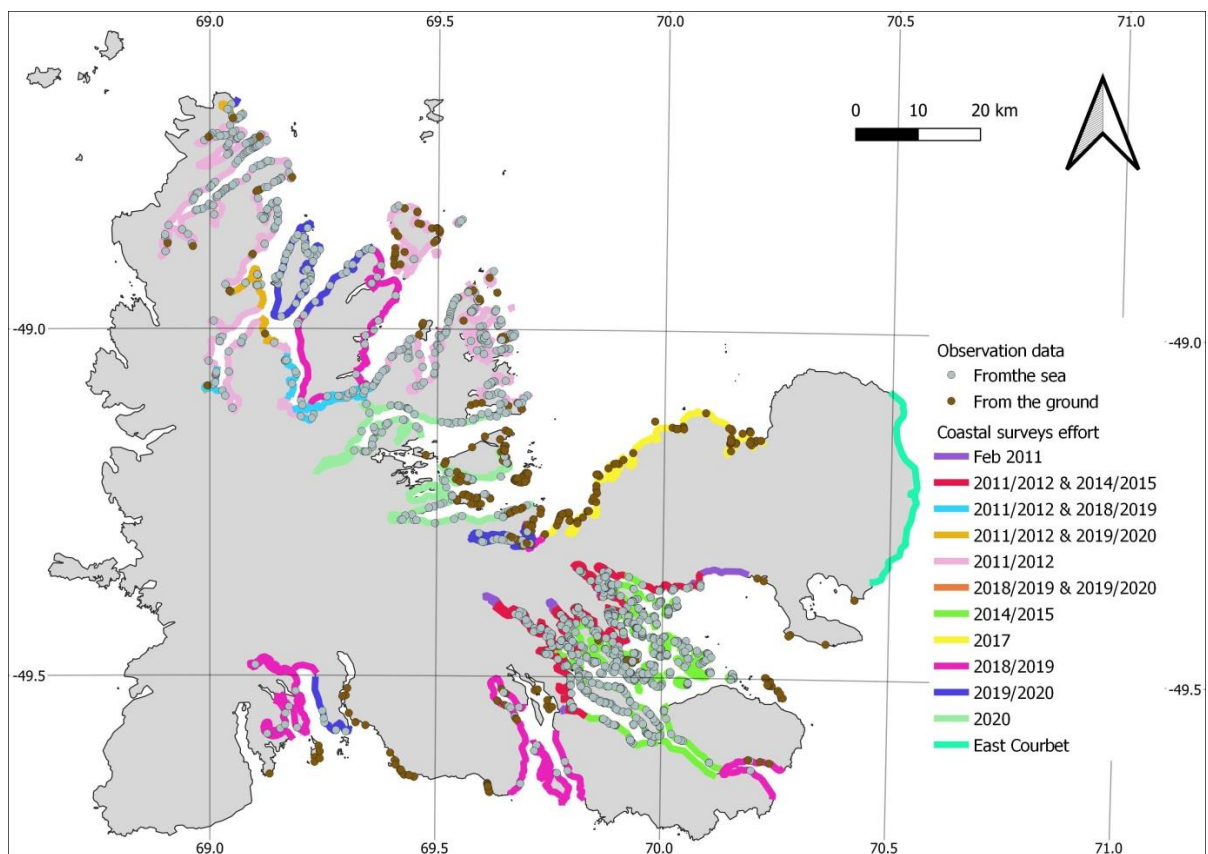


Figure 1: Parts of the Kerguelen coast surveyed between 2011 and 2020. Coastal surveys indicate areas surveyed from boats. Observation data indicate sites surveyed from the ground or from the sea. Portions of the coast that were surveyed several times are indicated by '&' in the legend.

Data processing

The coastline of the main island and all islands of the archipelago was simplified using QGIS with a 100 m tolerance between the geometry summits. Every point of observation from the boats was repositioned on the coastline according to the smallest perpendicular distance between the observation point and the coastline. We considered a 100 m inland buffer of the simplified coastline that we split into 100 m long segments. One thousand absence points were randomly sampled along the surveyed part of the simplified coastline for each species dataset, excluding a 100 m radius buffer around each presence observation (i.e. colony detected). In the presence/absence dataset, we kept only one background or presence point per 100 m segment of the coastline inland buffer if several points were included in the same segment. For the Kerguelen shag colony size dataset, we used the counts obtained for each colony. If several colonies counted during the same breeding season were located in the same 100 m segment of the coastline buffer, we aggregated these colonies to one bigger colony and added the counts. When the same 100 m segment of the coastline buffer was counted during different breeding periods (which represented 33% of the coastline length prospected during coastal surveys, Figure 1) we calculated the mean of the counts to obtain one value per segment. For the rockhopper penguin colony count dataset, we followed the same process than for Kerguelen shags but counts were classified into the eight categories represented by the median of the colony size classes described above.

Environmental variables

To model habitat preferences for Kerguelen shags and rockhopper penguins, we selected environmental variables according to their potential effect on the distribution or abundance of the species. We extracted ground variables according to 100 m segments. The distance of 100 m seemed to us to be a reasonable compromise to keep the maximum spatial accuracy for environmental variables but minimising the potential bias caused by the relatively imprecise spatial localisation of the colonies.

To investigate the role of topographic variables on habitat preferences we estimated elevation and slope for each 100 m segment along the coastline. For this, we used a digital elevation model (DEM) from the NASA Shuttle Radar Topography Mission Global 1 arc second (SRTMG1) to estimate an index of cliff presence and importance through means and maximums of altitude and slope.

To characterize wind exposure we calculated the wind effect from the DEM and main wind direction at Kerguelen (from west) using the SAGA tool Wind Effect. The resulting wind effect is a dimensionless index where increasing values greater than 1 indicate increasing wind exposure and decreasing values below 1 indicate increased wind protection.

To characterize the marine environment we randomly divided a 10 km buffer around the archipelago into 100 polygons so as to obtain sea portions from height to 10 km long that corresponded to the known foraging trips distance travelled by both species during breeding (Camprasse et al., 2017; Ludynia et al., 2013). We extracted the bathymetry from GEBCO 0.1°x0.1° resolution data that could have an impact on the foraging strategies of rockhopper penguins (Ludynia et al., 2013) and Kerguelen shags. We also extracted the foundation sea surface temperature (SST) from climatology of GHRSSST 0.01°x0.01° resolution data from December 2010 to February 2022. As a proxy of marine ecosystem productivity and food availability, SST may influence the occurrence and abundance of both species (Dehnhard et al. 2016).

In addition, two distance variables we calculated. First, the shorter distance from each colony to the open-sea around Kerguelen Island (called "distance to open-sea" hereafter). This should represent the minimum distance individuals would travel to access the open sea and foraging areas. In order to avoid distance from the colony to the open-sea line crossing land, that none of both species does while travelling, we segmented the coast by land relief feature (bay, gulf or delta). Second, the smallest distance between each colony and the nearest other-species colony (called "distance to penguin/shag colony" here after). This was used as a proxy to test for potential association or avoidance between the two species. In order to avoid distortion issues due to high latitudes, we calculated distances in meters using projected data with QGIS.

Cats represent a severe threat for seabirds on their breeding areas, predated chicks and adult individuals (Barbraud et al., 2021; Pontier et al., 2002). At Kerguelen, cats were introduced in the

early 1950s (Pascal, 1980) and colonized a large part of the main island (Pontier et al., 2002). As cat predation on rockhopper penguins and Kerguelen shags has been reported on the main island ((Pontier et al., 2002; Barbraud unpublished data), we used the current known occurrence data of cats on Kerguelen Islands to model their potential effect on shags and rockhopper penguins distributions. No abundance data was available for cats.

Detection probability of colonies

We estimated the detection probability of colonies of Kerguelen shags and rockhopper penguins using the double observer method following Nichols et al. (2000). We used data from a survey led from the ground in February 2011 and from a survey led from a dinghy during the 2014/2015 austral summer. Both surveys took place along the same coastline in the Golfe du Morbihan. Kerguelen shags and rockhopper penguins are colonial species with relatively high colony site fidelity (Bried & Jouventin, 2002) and there is no suspected decline for any of the two species at Kerguelen Islands. We thus assumed that there was no significant difference in colony presence between 2011 and 2014. We completed this dataset with data of rockhopper penguin colonies counts from the ground and from the dinghy made during the 2021/2022 austral summer at Mayes Island (also situated within the Golf du Morbihan). Data from ground surveys and from the dinghy were considered as independent observer data according to Nichols et al. (2000). We then modelled the detection probability, considered as a binomial variable, as a function of colony size for Kerguelen shags and rockhopper penguins..

Habitat modelling

Using SDM necessitates two assumptions to be filled: (1) the study species must be in pseudo-equilibrium with its environment and (2) the SDM must be based on the concept of ecological niche, thus requiring a good knowledge of the species ecology before modelling (Guisan & Thuiller, 2005).

We used hurdle models for overdispersed data (Cragg, 1971; Heinänen et al., 2008) in order to avoid bias caused by excess of zeros and by overdispersed data (Potts & Elith, 2006). Data overdispersion was evaluated by visual comparison of residual distributions of Poisson and negative binomial or

quasi-Poisson distribution models while modelling abundance. We split the analyses in two parts, a presence/absence GAM (Yee & Mitchell, 1991) with a binomial density function and a zero-truncated negative binomial GAM for count data. The hurdle model was then built by multiplying the predictions from these two models (Heinänen et al., 2008). Habitat models were performed considering presence-background data for both species, abundance for Kerguelen shag colonies and colony size classes as a discrete continuous variable for rockhopper penguins. All models were performed with R version 4.0.5 and the 'gam' function from the 'mgcv' package.

We first selected the best predictor between mean and maximum elevation and slope as a proxy of the coast relief, between mean and maximum SST and between mean and minimum bathymetry. We then tested for the effect of all environmental variables starting with a full model. Environmental variables were tested and eventually removed from the full model by building sub-structural models where one variable was removed at each step and considering an Akaike Information Criterion (AIC) difference lower than two points (Arnold, 2010) and with respect to the parsimony principle.

While spatial auto-correlation may be a source of bias by artificially inflating the measure of models' predictive ability (Dormann, 2007; Segurado et al., 2006) and by increasing the type I error risk, we tested for spatial auto-correlation of the data and of the residuals from the models with the Moran's I test (Moran, 1950) using a weight matrix defined by four-nearest neighbours (i.e. four nearest colonies). Since colonies locations were constrained along the coastline so potentially presenting a spatial pattern in their distribution, we added spatial coordinates as an autocovariate term in the models when Moran's I p-value was <0.05 . Since the entire region we studied was monitored by sections, we then would be allowed to interpolate those models to the whole region (Segurado et al., 2006). However, interpolation was not performed for the west coast of Kerguelen where environmental conditions might be significantly different and where no survey was conducted.

Model evaluation

Models were evaluated using a 2000 iterations boot-strapped cross-validation, randomly sampling 70% of the dataset for training and 30% for testing. Evaluation tests were led on the mean of the

values per colony location. We used area under the curve (AUC), receiver operating characteristic (ROC) (Zweig & Campbell, 1993) and Miller's calibration for presence-absence models. Values of AUC vary between 0.5 (absence of model discrimination ability) and 1 (perfect discrimination ability of the model). AUC values comprised between 0.7 and 0.9 indicate reasonable discrimination, and excellent discrimination above 0.9 (Pearce & Ferrier, 2000). Abundance models were tested with Pearson correlation coefficients, Spearman's rank correlation coefficients, and calibration analyses consisting of linear regressions between observation and predicted values (Potts & Elith, 2006).

Predictions of occurrence and abundance

When models performances indicated that predictions were reliable and accurate, we predicted the potential distribution of Kerguelen shags and rockhopper penguins using the responses of their occurrence and abundance to environmental variables as inferred from final models. Predictions were inferred for each centroid of the 100 m per 100 m cells placed along the coast. For each cell, environmental variables were calculated as described above, except for the smallest distance between each colony and the nearest other-species colony for which we took the median of the variable. The numerous surveys conducted between 2010 and 2022 should cover the ranges of environmental variables when we applied the predictions, so we could consider that we applied an interpolation (Virgili et al., 2017), and the spatial coordinates terms included in the models should not hinder the predictions (Guisan & Thuiller, 2005).

Results

Detection probability of colonies

Detection probabilities were 0.63 and 0.88 for Kerguelen shags when surveyed from the ground and from the sea respectively, and were 0.76 and 0.84 for rockhopper penguins when surveyed from the ground and from the sea respectively. Consequently, the detection probability from double surveys was 0.96 for both Kerguelen shags and rockhopper penguins. Thus, assuming this detection probability from double surveys approximated one, we tested whether colony detection probability varied as a function of colony size (Table 2). Only detection probability of the Kerguelen shag colonies from the ground was significantly varying according to the colony size (GLM binomial model with logit link function, intercept = -1.154, mean = 0.251, p-value < 0.001, N = 92). Colony detection probability increased with colony size and was >0.90 for colonies larger than 12 nests.

Species	Survey location	Detection probability	Colony size effect
Kerguelen shag	Ground	0.63	Yes
	Sea	0.88	No
Rockhopper penguin	Ground	0.76	No
	Sea	0.84	No

Table 2: Detection probabilities according to survey location (i.e. from sea or from the ground) and species, estimated from double-observer method analyses.

Distribution and environmental variables

A total of 894 Kerguelen shag colonies and 600 rockhopper penguin colonies were counted from 2010 to 2022 for a total of 1680 km of coastline surveyed (considering 3070 km for the total Kerguelen coastline, and 2660 km without the west part of Kerguelen). According to the Moran's I test, strong spatial-autocorrelation was detected in residuals while modelling presence-absence of Kerguelen shags and rockhopper penguins ($p < 0.001$ and $p = 0.013$, respectively). Little spatial-autocorrelation of residuals was detected when accounting for spatial coordinates effect in the Kerguelen shags presence-

absence model ($p = 0.048$), and none in the rockhopper penguins spatial presence-absence model ($p = 0.587$). According to the non-spatial model selection, the occurrence of the Kerguelen shag colonies was higher in coasts characterized by medium elevation (around 40 m mean height), moderate distance to open seas (around 23 km), with increasing SST, the absence of cats and with both short and high distances to the nearest rockhopper penguin colony. The occurrence of rockhopper penguin colonies increased with increasing slope, increasing wind effect, decreasing distance to the nearest shag colony, decreasing SST, decreasing distance to open sea and cats absence.

A total of 15327 Kerguelen shag occupied nest sites and 67775 rockhopper penguin breeding pairs (when summing the median of all colonies class categories) were counted from 2010 to 2022. While no spatial-autocorrelation of the Kerguelen shag abundance model residuals was detected when accounting for spatial coordinates effect (Moran's I $p = 0.310$), strong spatial autocorrelation of the rockhopper penguin abundance model residuals was detected (Moran's I $p < 0.001$) despite accounting for spatial coordinates effect. According to the non-spatial model selection, the size of the colonies of Kerguelen shags increased with increasing elevation, increasing bathymetry, increasing distance to the closest rockhopper penguin colony, with decreasing wind influence and decreasing distance to open-sea. The abundance of rockhopper penguins increased with increasing slope, cats absence, with high and low values of distance to open-sea and had a complex non-linear relationship with sea surface temperature.

Species	Model	Covariates tested	AIC	Deviance	p-value	edf	Adjusted R ²
Kerguelen shag	Elevation	Mean elevation	2509.5	2501.6	<0.001	2.868	0.059
		Maximum elevation	2520.1	2512.1	0.012	0.119	0.053
	Slope	Mean slope	2514.5	2506.6	<0.001	2.838	0.057
		Maximum slope	2526.5	2518.8	<0.001	2.771	0.051
	Bathymetry	Mean bathymetry	2607.6	2600.4	<0.001	2.346	0.009
		Minimum bathymetry	2602.4	2595.1	<0.001	2.493	0.012
	Sea surface temperature	Mean SST	2578.3	2570.4	<0.001	2.802	0.024
		Maximum SST	2584.9	2577.0	<0.001	2.703	0.021
	Non-spatial final model	Mean elevation +			<0.001	2.782	
		Distance to penguins colony +			0.004	2.107	
		Sea surface temperature +	2307.4	2280.8	<0.001	2.842	0.155
		Distance to open sea +			<0.001	2.655	
Spatial final model	Mean elevation +			<0.001	2.768		
	Coordinates	2238.8	2184.9	<0.001	22.456	0.194	
Rockhopper penguin	Elevation	Mean elevation	2037.7	2029.8	<0.001	2.760	0.051
		Maximum elevation	2040.3	2032.8	<0.001	2.470	0.049
	Slope	Mean slope	2019.9	2011.9	<0.001	2.862	0.060
		Maximum slope	2018.8	2010.8	<0.001	2.883	0.058
	Bathymetry	Mean bathymetry	2117.8	2111.1	0.119	0.194	0.002
		Minimum bathymetry	2102.7	2094.8	<0.001	2.737	0.012
	Sea surface temperature	Mean SST	2099.9	2092.0	<0.001	2.699	0.015
		Maximum SST	2099.0	2091.1	<0.001	2.713	0.015
	Non-spatial final model	Maximum slope +			<0.001	2.781	
		Distance to shags colony			0.073	1.708	
		Sea surface temperature	1936.9	1909.2	<0.001	2.871	0.102
		Distance to open sea			0.024	2.705	
Spatial final model	Wind effect			0.009	1.001		
	Cats presence			0.017			
	Maximum slope +			<0.001	2.753		
Spatial final model	Wind effect +	1888.3	1835.6	0.020	1.003	0.142	
	Coordinates			<0.001	20.560		

Table 3: GAM model selection for presence/absence data and contribution of each covariate to the deviance explained in the final model. The GAM models assumed a binomial error distribution, with a logit link function. Their intercepts were 0.034 (\pm 0.087 SE) and -0.591 (\pm 0.068 SE) respectively. AIC: Akaike information criterion, edf: effective degrees of freedom.

Species	Model	Covariates	AIC	Deviance	p-value	edf	Adjusted R ²
Kerguelen shag	Elevation	Mean elevation	6489.3	915.5	0.018	22.301	0.022
		Maximum elevation	6496.9	916.8	0.016	1.942	0.004
	Slope	Mean slope	6493.0	915.1	0.003	2.782	0.005
		Maximum slope	6497.0	917.7	0.004	1.007	0.003
	Bathymetry	Mean bathymetry	6503.5	918.5	0.152	1.005	<0.001
		Minimum bathymetry	6489.3	915.1	<0.001	2.533	0.007
	Sea surface temperature	Mean SST	6488.1	914.7	<0.001	2.849	0.009
		Maximum SST	6478.2	913.4	<0.001	2.901	0.014
	Non-spatial final model	Maximum elevation +	6388.1	898.1	<0.001	1.002	0.125
		Minimum bathymetry +			<0.001	1.001	
		Distance to penguins colony +			<0.001	2.445	
		Distance to open sea +			<0.001	1.380	
	Spatial final model	Wind effect			0.003	2.094	
		Maximum elevation +	6346.1	875.6	<0.001	1.863	0.276
Wind effect +				<0.001	1.981		
Rockhopper penguin	Elevation	Coordinates			<0.001	20.169	
		Mean elevation	2003.4	379.9	<0.001	2.602	0.032
	Slope	Maximum elevation	2003.3	380.8	<0.001	2.541	0.031
		Mean slope	1992.5	370.7	<0.001	1.931	0.054
	Bathymetry	Maximum slope	2002.0	381.7	<0.001	1.501	0.030
		Mean bathymetry	1970.2	349.8	<0.001	1.589	0.100
	Sea surface temperature	Minimum bathymetry	1987.8	364.9	<0.001	2.434	0.066
		Mean SST	1965.9	342.2	<0.001	2.964	0.110
	Non-spatial final model	Maximum SST	1964.5	340.8	<0.001	2.963	0.113
		Mean slope +			0.001	1.000	
		Distance to open sea +	1943.6	310.7	<0.001	2.325	0.182
		Maximum SST +			<0.001	2.937	
	Spatial final model	Cats presence			<0.001		
		Coordinates	1914.8	258.0	<0.001	21.080	0.287

Table 4: Model selection for colony size data and contribution of each covariate to the deviance explained in the final model. The GAM models assumed a negative binomial error distribution with a log link function and a quasi-Poisson error distribution with a logit link function for Kerguelen shag and rockhopper penguin abundance models respectively. Their intercepts were 2.866 (\pm 0.055 SE) and 0.355 (\pm 0.019 SE) respectively. AIC: Akaike information criterion, edf: effective degrees of freedom.

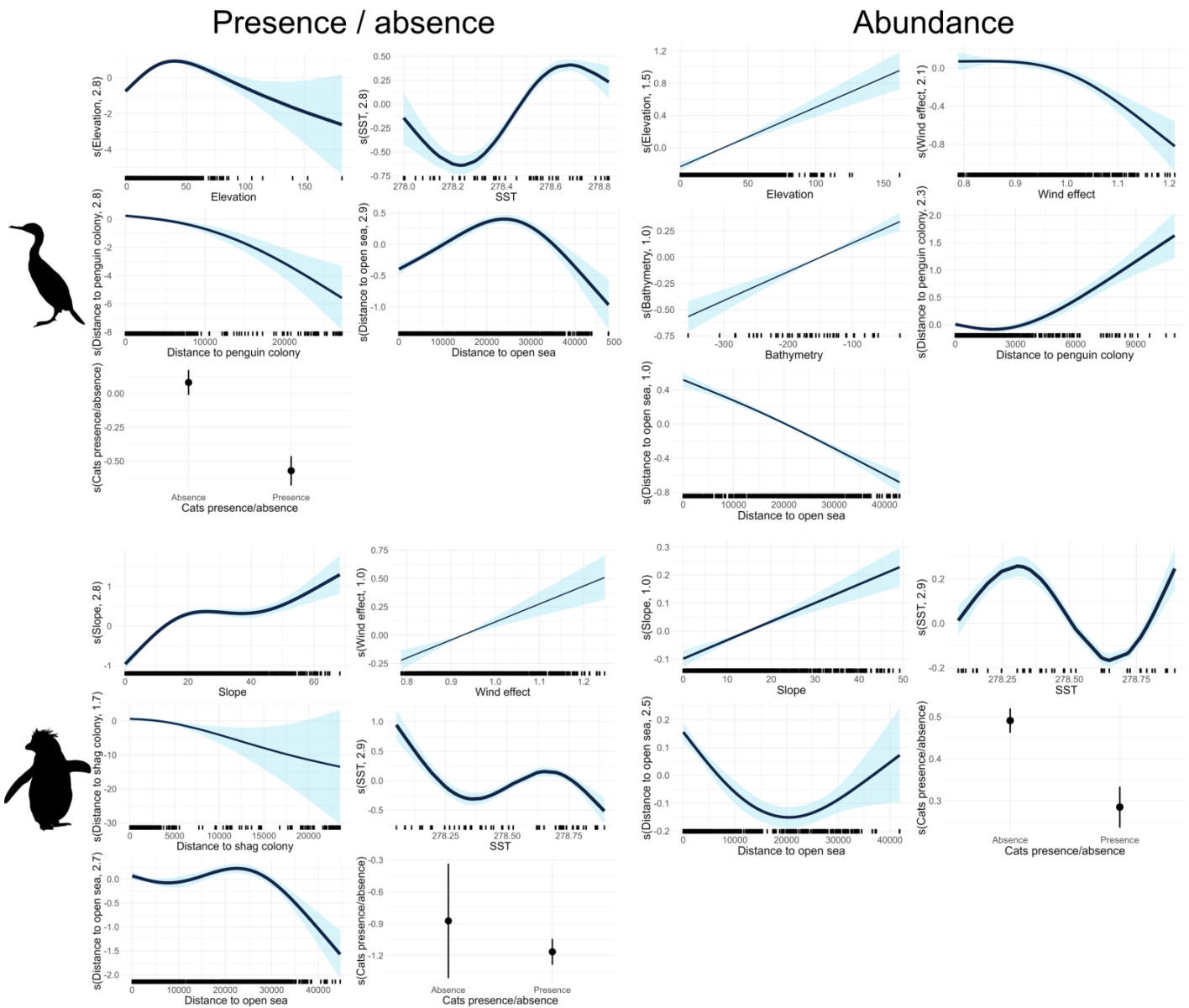


Figure 2: Response to the explanatory covariates tested in the non-spatial presence/absence and abundance models for Kerguelen shags (upper panels) and rockhopper penguins (lower panels) along the Kerguelen coastline. The presence/absence GAM models assumed a binomial error distribution with a logit link function. Intercepts were 0.034 (+/-0.087 SE) and -0.591 (+/-0.068 SE) respectively. Kerguelen shag and rockhopper penguin abundance models assumed a negative binomial error distribution with a log link function and a quasi-Poisson error distribution with a logit link function respectively. Intercepts were 2.866 (+/-0.055 SE) and 0.355 (+/-0.019 SE) respectively. The y axis label indicates the degree of smoothing for each variable. Cat presence was selected in the abundance model for Kerguelen shags as a categorical variable with a 0.03 intercept and a -0.31 slope. Standard errors are represented by the shaded areas around smoothed lines for continuous variables, by error-bars for the categorical variable and by dot sizes for the spatial coordinates.

Models discrimination performances and predictions

Presence/absence models discrimination performances were reasonable since their AUC were larger than 0.70 and the calibration of both models showed no bias or spread error (slope close to 1 and intercept closed to 0, Table 5). In contrast, hurdle models performances were low for both Kerguelen shags and rockhopper penguins. The predictions showed positive bias and spread error with high intercepts and low slopes. Considering that abundance predictions were biased and inaccurate, we did not estimate total populations.

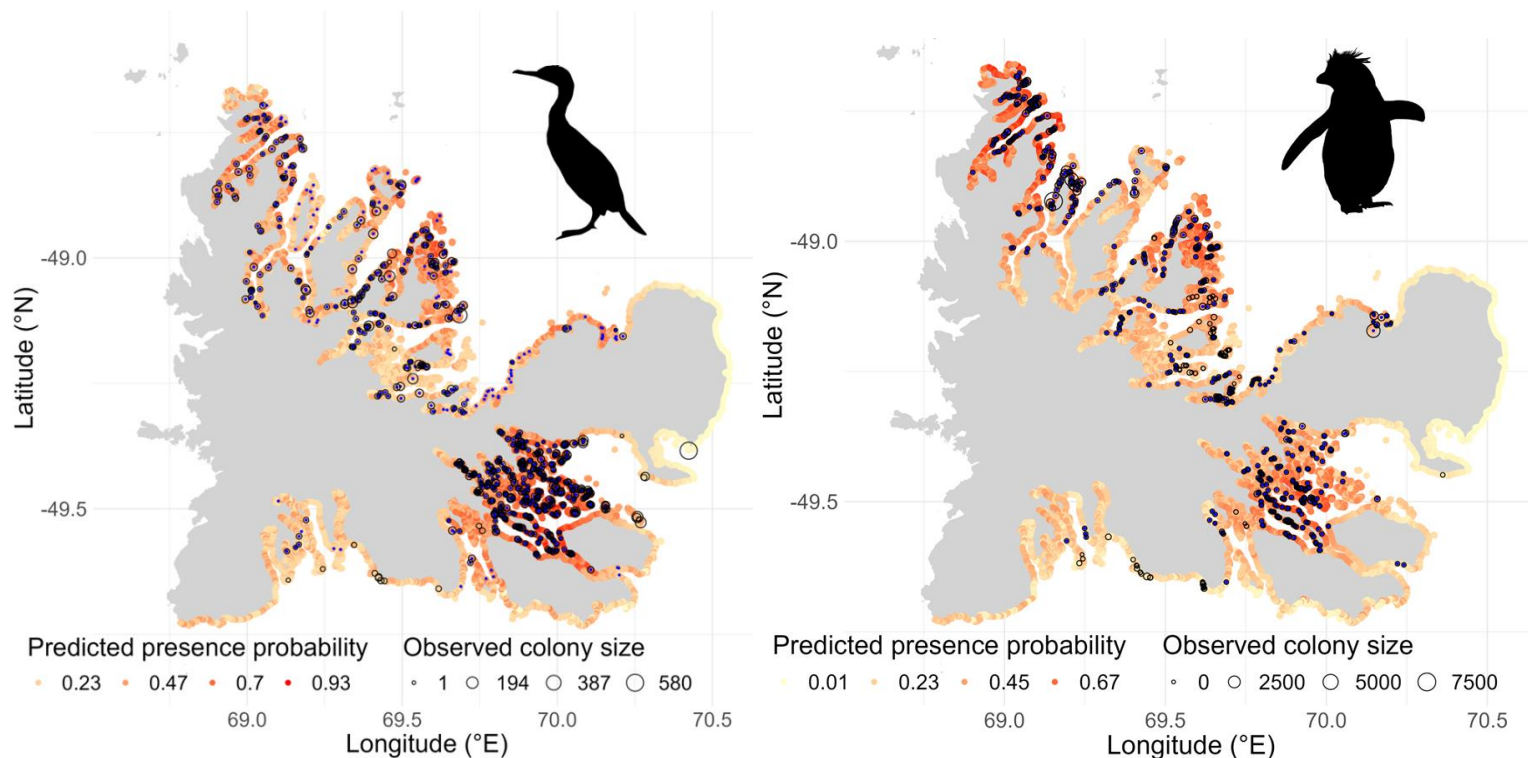


Figure 3: Predicted presence probability from spatial presence/absence models, observed abundance and observed presence (blue crosses) of the Kerguelen shag (upper panel) and the rockhopper penguin (lower panel) colonies along the Kerguelen coastline

Species	Model	AUC	Pearson	Spearman	Adjusted R ²	Slope	Intercept
Kerguelen shag	Presence/absence	0.76	0.46	0.45	0.21	1.01	0
	Abundance		0.33	0.18	0.11	0.08	16.04
	Hurdle		0.26	0.46	0.07	0.07	6.97
Rockhopper penguin	Presence/absence	0.71	0.37	0.37	0.13	1.02	0
	Abundance		0.51	0.43	0.26	0.26	1.13
	Hurdle		0.43	0.40	0.18	0.18	0.50

Table 5: Evaluation of the presence/absence, abundance and hurdle models for Kerguelen shags and rockhopper penguins. AUC: Area under the ROC curve, Pearson: Pearson correlation coefficient, Spearman: Spearman's rank correlation coefficient. Adjusted R², Slope and Intercept were from calibration evaluation methods. Hurdle model predictions resulted by the product of the presence/absence and the abundance models predictions.

Discussion

Having a good comprehension of habitat use by animal populations is the first and a crucial step in population estimation, especially in the context of conservation. It permits to adapt population censuses, to optimise environmental management and conservation measures (Milsom et al., 2000) and to facilitate population modelling and estimation (Bird et al., 2022). Here, we have used heterogeneous count datasets of two species breeding in remote and poorly accessible environments for making inferences on habitat preferences and to attempt estimating population abundance at a large spatial scale. Since hurdle models had relatively low performances we could not assess global populations estimates, but occurrence models evaluations indicated reasonable predictive abilities. Thus, our modelling allows a good understanding of the distributions of both species along the Kerguelen coastline, of some of the environmental factors determining their distribution, allowing for future surveys and management actions to be adapted.

Environmental influence on occurrence and abundance

The use of hurdle models allows the study of the effects of environmental variables independently from the occurrence and from the abundance. Occurrence and abundance are expected to be linked by a strong relationship (Borregaard & Rahbek, 2010; Brown, 2015), but since this relationship is not yet completely understood, both aspects of species population may interact differently with species-specific environmental characteristics (Heinänen et al., 2008; Nielsen et al., 2005; Smith et al., 2019). In our study, as we expected, the most flagrant effect of environment on both species distribution was the influence of the coastal topography (elevation or slope), since it was retained in all the selected presence and abundance models for both species. In all models, medium to high slope or elevation, revealing the presence of relatively vertical coastal relief, was favourable to both species' colonies. Kerguelen shags need perches in height and moderate wind influence to facilitate their take-off and landing safely on cliffs (Shepard et al., 2019). Nesting in cliffs may also provide them a protection against predation from brown skuas (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*) and subantarctic giant petrels (*Macronectes halli*). Rockhopper penguins are known to breed on gentler slopes than Kerguelen shags since they are not able to fly, but used boulders that usually come from cliffs, which can explain that the selected model highlighted similar elevation preferences for both species. As expected, we found a positive effect of wind strength on rockhopper penguin colonies presence and size. In southern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome*) strong wind influence combined to wind direction from land to foraging areas at sea can increase foraging ability (Dehnhard et al., 2013). High wind exposure may also provide a protection of rockhopper penguin colonies against predation by brown skuas since strong wind is known to make precise movements in flight more difficult (Shepard et al., 2019).

Kerguelen shags feed on benthic resources so they do not need to travel long distances to reach their foraging areas that are located in shallow zones (Camprasse et al., 2017; Cook et al., 2013), with supposing higher sea temperatures. As a contrast, rockhopper penguins feed on pelagic resources that are expected to be favoured by upwellings, so in stirred and colder waters (Dehnhard et al., 2013; Ludynia et al., 2013). Rockhopper penguins were likely to be closer to the open-sea than Kerguelen

shags to facilitate access to foraging areas, but our results suggest that both species probability of presence was maximised between 2 to 3 km from the open sea.

Similar coast relief preferences for both species may be the main reason why the presence at a site was favoured by short distances with other-species colonies. Yet the relation between Kerguelen shag abundance and the distance from the nearest rockhopper penguin colony suggests that competition for space may occur when the colonies are large.

The influence of the presence of cats on the probability of presence of Kerguelen shag colonies and on the probability of presence and size of rockhopper penguin colonies strongly suggests a negative impact of this introduced predator on the population dynamics of both species, and should be considered as a management question. Cat presence was not selected in the modelling of Kerguelen shag abundance, possibly suggesting that cat predation in Kerguelen shag colonies may be that strong that it did not only decrease their size but also lead to their extinction. This may particularly be the case at the north of Péninsule Courbet where the coast relief is constituted of rocks and boulders, and where cats already decimate wandering albatross *Diomedea exulans* populations (Barbraud et al., 2021).

Predicting occurrence and abundance

In the light of previous results and taking account of spatial autocorrelation by adding spatial coordinates terms in the models, we were able to predict the occurrence of both species colonies along the entire coastline (Figure 3). The good calibration for presence/absence models was surprising since the AUC of models for both species could not lead to the conclusion of a very good discrimination ability. It seemed that the two model evaluation methods, evaluating different discrimination abilities of the model, may be not positively linked (Heinänen et al., 2008). The interpolation from those two models predictions should thus be reliable enough. Hurdle models predictions, on the contrary, should be considered with much more precaution since all the evaluations showed low accuracy and biased predicted values. The performance of the rockhopper penguin hurdle model may in addition be inflated by the spatial-autocorrelation that is known to create artificial inflation of model evaluation by

distorting observations independence (Bahn & McGill, 2013). Considering those models performances, we discarded the possibility of making populations abundance predictions from them. The poor modelling discrimination abilities of hurdle models may have different origins. Biases in colony sizes may be attributable to the inaccuracy of the spatial locations attributed to the colonies. We tried to compensate this lack of precision by splitting the coastline into 100 m segments that we estimated to be the shortest distance that might account for this inaccuracy, but it might still persist. The spatial scale is among the most important choices that modellers have to take in SDM (Guisan & Thuiller, 2005; Guisan & Zimmermann, 2000). The purpose of using SDM can be slightly different according to the choice of the scale. Here, field observations suggested that the size of the colonies may depend on the size of the micro-habitat (boulders areas for rockhopper penguins and cornice for Kerguelen shags) necessary for their breeding settlement. Our precision of 100 m was too imprecise to characterise such micro-habitats. Our datasets were also heterogeneous considering the changes in field workers conveyance, changes in observers and the possible variation in Kerguelen shag and rockhopper penguin populations from 2010 to 2022. This data heterogeneity may afford biases in the models. The spread of predictions from observations revealed an inaccuracy of the predicted values. More precisely, hurdle models seemed to have difficulties in predicting the size of the largest colonies since they were also the rarest. As a consequence, the size of large colonies of Kerguelen shags and rockhopper penguins were underestimated. Nevertheless, the predicted values of occurrence and the observed values of colony sizes should afford us some precious information to better understand both species distributions along the Kerguelen coastline.

Distribution of the populations at Kerguelen

Because Kerguelen shags and rockhopper penguins are coastal breeding species, their distributions were constrained linearly to the coastline of Kerguelen. There are high contrasts in habitat along this coastline, from the large central island to very small islets, and from high cliffs with strong oceanic influence to flat grounds spared by the wind. This can generate a high diversity of geographic areas susceptible to have an influence on populations distributions.

Looking at the entire species distributions of the archipelago, one can notice that colonies of Kerguelen shags were more numerous but also smaller in the Golfe du Morbihan than in the north of the archipelago where the colonies were larger but also sparser. Such an apparently negative relationship between occurrence and abundance is surprising given the known general tendencies usually observed in populations distributions (Borregaard & Rahbek, 2010). This pattern is less noticeable or non-existent in rockhopper penguin colonies, but one can notice clusters of presence in some areas. Those patterns in both species distributions may be attributable to large-scale environmental influence. The spatial coordinates term included in the models as covariates in order to account for spatial autocorrelation were confounded with SST and bathymetry, so those environmental covariates were not retained by the AIC based model selection process. Nevertheless, SST and bathymetry patterns around Kerguelen could reflect contrasts in coastal habitats. Temperatures of the surface of the sea were higher and bathymetry was shallower in the Golfe du Morbihan than in the north of the archipelago. In this way, both SST and bathymetry may partly translate the spatial pattern of the colonies along the Kerguelen coastline.

Considering the size of the colonies of both species, one can notice some huge rockhopper penguin colonies with several thousands of breeding pairs in the north of Péninsule Courbet and in the north of the archipelago. Also the most numerous Kerguelen shags colonies were situated at the east of the archipelago. In both cases, it is likely that local coastal relief was favourable for settlement over a large area, allowing individuals to gather in very large groups. Indeed, in the case of species that breed in colonies, the abundance of breeders may be partly explained by an attractive-effect of the colony. Consequently, already settled colonies could exert a strong attractive effect on new breeders to immigrate to the colony (Oro & Ruxton, 2001), and this effect may be amplified by the size of the colony, making it to grow until the maximum capacity of the site.

Implications for conservation and management

Fish depletion due to intensive fisheries activities was identified as an important threat for Antarctic shags (Ainley & Blight, 2009; Casaux & Barrera-Oro, 2006) that are bottom feeders and might be

used as biomonitors in Antarctica. Although shag populations were estimated by exhaustive surveys in New Zealand (Chilvers et al., 2019), such an undertaking is not feasible on a large coastline of a remote island such as Kerguelen. Plus, as we showed, at-sea surveys provide imperfect detection of the colonies, so population modelling is necessary.

When monitoring species presence/absence and abundance, consideration of the probability of detection is crucial as it ensures that environmental variables explain distribution and not detectability (Royle, 2006). While comparing detection probabilities from the sea and from the ground, it appeared that Kerguelen shags and rockhopper penguins must be surveyed from the sea, but with a boat that allows moving in the proximity of the coast. Surveys from the sea may also be quicker than surveys from the ground, particularly when ground progression is difficult due to vegetation or topographical constraints, making the coast of islands easier to monitor and allowing more distance to be surveyed. Kerguelen shag colonies were less detected from the ground than rockhopper penguin colonies probably due to their higher presence on cliffs inaccessible or poorly visible by fieldworkers for smaller colony sizes. Nevertheless, Kerguelen shag colonies were almost completely detectable when reaching 25 active nests.

In this study, we were able to reveal hot spots of breeding Kerguelen shag and rockhopper penguin that should be prioritised for further surveys. The Golfe du Morbihan seemed to be a good place to monitor both populations since both species are highly present for breeding. The Golfe du Morbihan is also easily accessible from the Kerguelen base compared to other sites, and because of the gulf's protective nature against strong oceanic wind and waves, navigation and getting close to the coast could be easier. The north of Péninsule Courbet also seems to be an interesting place to survey both species during the breeding season since this coast may host some of the largest colonies and is still accessible from the Kerguelen base. Both locations are particularly of interest for monitoring coastal species due to the known presence of cats, for which we showed a negative impact on Kerguelen shag and rockhopper penguin populations. Cat predation should be of particular interest since our results and those from previous studies on albatrosses, show that all avian species are susceptible to be at risk of predation. Therefore cat populations and their impact on native species should be monitored. In

addition, even if the Kerguelen shag is not classified as threatened by IUCN, this species is endemic to Kerguelen so an identified threat such as the presence of cats should be seriously considered.

References

- Ainley, D. G., & Blight, L. K. (2009). Ecological repercussions of historical fish extraction from the Southern Ocean. *Fish and Fisheries*, *10*(1), 13–38.
- Arnold, T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *The Journal of Wildlife Management*, *74*(6), 1175–1178.
- Bahn, V., & McGill, B. J. (2013). Testing the predictive performance of distribution models. *Oikos*, *122*(3), 321–331.
- Barbraud, C., Delord, K., Bost, C. A., Chaigne, A., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2020). Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biology*, *43*(7), 835–850.
- Barbraud, C., Des Monstiers, B., Chaigne, A., Marteau, C., Weimerskirch, H., & Delord, K. (2021). Predation by feral cats threatens great albatrosses. *Biological Invasions*, 1–17.
- Bird, J. P., Terauds, A., Fuller, R. A., Pascoe, P. P., Travers, T. D., McInnes, J. C., Alderman, R., & Shaw, J. D. (2022). Generating unbiased estimates of burrowing seabird populations. *Ecography*, e06204.
- Borregaard, M. K., & Rahbek, C. (2010). Causality of the relationship between geographic distribution and species abundance. *The Quarterly Review of Biology*, *85*(1), 3–25.
- Bost, C. A., Jouventin, P., & Sel, N. P. du. (1992). Morphometric variability on a microgeographical scale in two inshore seabirds. *Journal of Zoology*, *226*(1), 135–149.
- Bried, J., & Jouventin, P. (2002). Site and mate choice in seabirds: An evolutionary approach. *Biology of Marine Birds*, *435*, 263–305.
- Brown, J. H. (2015). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Camprasse, E. C. M., Cherel, Y., Arnould, J. P. Y., Hoskins, A. J., & Bost, C.-A. (2017). Combined bio-logging and stable isotopes reveal individual specialisations in a benthic coastal seabird, the Kerguelen shag. *PLOS ONE*, *12*(3), e0172278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172278>

- Casaux, R., & Barrera-Oro, E. (2006). Shags in Antarctica: Their feeding behaviour and ecological role in the marine food web. *Antarctic Science*, *18*(1), 3–14.
- Chilvers, B. L., Curtis, H., Zintzen, V., Wakelin, L., & Geange, S. W. (2019). A survey of four shag species in the outer Queen Charlotte Sound, New Zealand. *Notornis*, *66*, 37–40.
- Cook, T. R., Lescroel, A., Cherel, Y., Kato, A., & Bost, C.-A. (2013). Can foraging ecology drive the evolution of body size in a diving endotherm? *PLoS One*, *8*(2), e56297.
- Cragg, J. G. (1971). Some Statistical Models for Limited Dependent Variables with Application to the Demand for Durable Goods. *Econometrica*, *39*(5), 829–844. <https://doi.org/10.2307/1909582>
- Croxall, J. P., Butchart, S. H., Lascelles, B. E. N., Stattersfield, A. J., Sullivan, B. E. N., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, *22*(1), 1–34.
- de L. Brooke, M. (2004). The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(suppl_4), S246–S248.
- Dehnhard, N., Ludynia, K., Poisbleau, M., Demongin, L., & Quillfeldt, P. (2013). Good days, bad days: Wind as a driver of foraging success in a flightless seabird, the southern rockhopper penguin. *PloS One*, *8*(11), e79487.
- Dias, M. P., Martin, R., Pearmain, E. J., Burfield, I. J., Small, C., Phillips, R. A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P. G., & Croxall, J. P. (2019). Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation*, *237*, 525–537.
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, *28*.
- Dormann, C. F. (2007). Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(2), 129–138.
- Dunn, M. J., Adlard, S., Lynnes, A. S., Fox, D., Morley, T. I., & Jackson, J. A. (2022). Long-term population size and trends of South Georgia Shags (*Leucocarbo [atriceps] georgianus*) at Signy Island, South Orkney Islands and Bird Island, South Georgia. *Polar Biology*, *45*(2), 177–189.

- Duriez, O., & Delord, K. (2012). Manchots, petrels et albatross: Oiseaux des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF). *Ornithos*, *19*(3), 162–183.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, *40*(1), 677–697.
- Ellis, J. C. (2005). Marine birds on land: A review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology*, *181*(2), 227–241.
- Foley, C. M., Hart, T., & Lynch, H. J. (2018). King Penguin populations increase on South Georgia but explanations remain elusive. *Polar Biology*, *41*(6), 1111–1122.
- Giller, P. (2012). *Community structure and the niche*. Springer Science & Business Media.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*(9), 993–1009.
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, *135*(2–3), 147–186.
- Häkkinen, H., Petrovan, S. O., Sutherland, W. J., & Pettorelli, N. (2021). Terrestrial or marine species distribution model: Why not both? A case study with seabirds. *Ecology and Evolution*, *11*(23), 16634–16646.
- Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, *9*(2), 228–241.
- Heinänen, S., Rönkä, M., & Von Numers, M. (2008). Modelling the occurrence and abundance of a colonial species, the arctic tern *Sterna paradisaea* in the archipelago of SW Finland. *Ecography*, *31*(5), 601–611.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., & Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(4), 202–210.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.003>
- Hirzel, A. H., & Le Lay, G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, *45*(5), 1372–1381.

- Hiscock, J. A., & Chilvers, B. L. (2014). Declining eastern rockhopper (*Eudyptes filholi*) and erect-crested (*E. sclateri*) penguins on the Antipodes Islands, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 124–131.
- Ludynia, K., Dehnhard, N., Poisbleau, M., Demongin, L., Masello, J. F., Voigt, C. C., & Quillfeldt, P. (2013). Sexual segregation in rockhopper penguins during incubation. *Animal Behaviour*, 85(1), 255–267.
- Mallory, M. L., Gilchrist, H. G., Janssen, M., Major, H. L., Merkel, F., Provencher, J. F., & Strøm, H. (2018). Financial costs of conducting science in the Arctic: Examples from seabird research. *Arctic Science*, 4(4), 624–633.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science*, 347(6219), 1255641. <https://doi.org/10.1126/science.1255641>
- Milsom, T. P., Langton, S. D., Parkin, W. K., Peel, S., Bishop, J. D., Hart, J. D., & Moore, N. P. (2000). Habitat models of bird species' distribution: An aid to the management of coastal grazing marshes. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), 706–727. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00529.x>
- Moran, P. A. (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37(1/2), 17–23.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Fallon, F. W., Fallon, J. E., & Heglund, P. J. (2000). A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk*, 117(2), 393–408.
- Nielsen, S. E., Johnson, C. J., Heard, D. C., & Boyce, M. S. (2005). Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. *Ecography*, 28(2), 197–208.
- Olivier, F., & Wotherspoon, S. J. (2006). Distribution and abundance of Wilson's storm petrels *Oceanites oceanicus* at two locations in East Antarctica: Testing habitat selection models. *Polar Biology*, 29(10), 878–892.

- Oro, D., & Ruxton, G. D. (2001). The formation and growth of seabird colonies: Audouin's gull as a case study. *Journal of Animal Ecology*, *70*(3), 527–535. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00511.x>
- Paleczny, M., Hammill, E., Karpouzi, V., & Pauly, D. (2015). Population trend of the world's monitored seabirds, 1950-2010. *PloS One*, *10*(6), e0129342.
- Pascal, M. (1980). *Structure et dynamique de la population de chats harets de l'archipel des Kerguelen*.
- Pearce, J., & Ferrier, S. (2000). Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, *133*(3), 225–245.
- Poncet, S., Robertson, G., Phillips, R. A., Lawton, K., Phalan, B., Trathan, P. N., & Croxall, J. P. (2006). Status and distribution of wandering, black-browed and grey-headed albatrosses breeding at South Georgia. *Polar Biology*, *29*(9), 772–781.
- Pontier, D., Say, L., Debias, F., Bried, J., Thioulouse, J., Micol, T., & Natoli, E. (2002). The diet of feral cats (*Felis catus* L.) at five sites on the Grande Terre, Kerguelen archipelago. *Polar Biology*, *25*, 833–837.
- Porfirio, L. L., Harris, R. M., Lefroy, E. C., Hugh, S., Gould, S. F., Lee, G., Bindoff, N. L., & Mackey, B. (2014). Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. *PLoS One*, *9*(11), e113749.
- Potts, J. M., & Elith, J. (2006). Comparing species abundance models. *Ecological Modelling*, *199*(2), 153–163.
- Pütz, K., Raya Rey, A., & Otley, H. (2013). Southern rockhopper penguin. *Penguins—Natural History and Conservation*. University of Washington Press, Seattle, WA, 113–129.
- Rees, M. J., Knott, N. A., Hing, M. L., Hammond, M., Williams, J., Neilson, J., Swadling, D. S., & Jordan, A. (2021). Habitat and humans predict the distribution of juvenile and adult snapper (Sparidae: *Chrysophrys auratus*) along Australia's most populated coastline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *257*, 107397.
- Royle, J. A. (2006). Site occupancy models with heterogeneous detection probabilities. *Biometrics*, *62*(1), 97–102.

- Segurado, P., Araujo, M. B., & Kunin, W. E. (2006). Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology*, *43*(3), 433–444.
- Shepard, E., Cole, E.-L., Neate, A., Lempidakis, E., & Ross, A. (2019). Wind prevents cliff-breeding birds from accessing nests through loss of flight control. *Elife*, *8*, e43842.
- Smith, A., Hofner, B., Lamb, J. S., Osenkowski, J., Allison, T., Sadoti, G., McWilliams, S. R., & Paton, P. (2019). Modeling spatiotemporal abundance of mobile wildlife in highly variable environments using boosted GAMLSS hurdle models. *Ecology and Evolution*, *9*(5), 2346–2364.
- Stokes, A. W., Catry, P., Matthiopoulos, J., Boldenow, M., Clark, T. J., Guest, A., Marengo, I., & Wakefield, E. D. (2021). Combining survey and remotely sensed environmental data to estimate the habitat associations, abundance and distribution of breeding thin-billed prions *Pachyptila belcheri* and Wilson’s storm-petrels *Oceanites oceanicus* on a South Atlantic tussac island. *Polar Biology*, *44*(4), 809–821. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02842-3>
- Strebel, N., Kéry, M., Guélat, J., & Sattler, T. (2022). Spatiotemporal modelling of abundance from multiple data sources in an integrated spatial distribution model. *Journal of Biogeography*, *49*(3), 563–575.
- Tremblay, Y., & Cherel, Y. (2003). Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series*, *251*, 279–297.
- Virgili, A., Racine, M., Authier, M., Monestiez, P., & Ridoux, V. (2017). Comparison of habitat models for scarcely detected species. *Ecological Modelling*, *346*, 88–98.
- Warwick-Evans, V., A Santora, J., Waggitt, J. J., & Trathan, P. N. (2021). Multi-scale assessment of distribution and density of procellariiform seabirds within the Northern Antarctic Peninsula marine ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, *78*(4), 1324–1339.
- Weimerskirch, H. (2018). Linking demographic processes and foraging ecology in wandering albatross—Conservation implications. *Journal of Animal Ecology*, *87*(4), 945–955.
- Weimerskirch, H., Zotier, R., & Jouventin, P. (1989). The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu*, *89*(1), 15–29.

Yee, T. W., & Mitchell, N. D. (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2(5), 587–602.

Zweig, M. H., & Campbell, G. (1993). Receiver-operating characteristic (ROC) plots: A fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, 39(4), 561–577.

IV. Chapitre 2 : Estimating seabird breeding density using vocal activity and bioacoustics.

Ce chapitre a été rédigé en anglais fera l'objet d'une publication:

Dasnon, A.^{1,2}, Pinaud, D.¹, Arriubergé, S.^{1,2}, Lesage, C.² & Barbraud, C.¹ Estimating seabird breeding density using vocal activity and bioacoustics. Soumis.

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

² Terres Australes et Antarctiques Françaises, rue Gabriel Dejean, 97458 Saint-Pierre, France

Résumé

Les oiseaux marins sont parmi les espèces d'oiseaux les plus menacées dans le monde. Ce sont aussi des espèces clés dans les écosystèmes, qu'il est urgent de mieux connaître à des fins de conservation dans un contexte de changements globaux où de fortes menaces pèsent sur la biodiversité. La plupart des populations d'oiseaux marins sont pourtant souvent mal connues car leurs aires de distribution sont très étendues en mer et leurs sites de nidification sont souvent lointains, isolés et difficiles d'accès. C'est le cas des Procellariiformes fouisseurs dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises qui sont souvent nocturnes et creusent des terriers pour leur reproduction, ce qui les rend difficilement détectables et dénombrables.

L'utilisation de la bioacoustique pour le suivi des populations d'oiseaux est en essors depuis une à deux décennies, grâce au développement d'algorithmes de reconnaissance automatique des signatures vocales des espèces et même des individus dans certains cas. En faisant l'hypothèse que l'activité acoustique des colonies d'oiseaux en nidification est corrélée à la densité des couples reproducteurs actifs sur ces colonies nous avons récolté, grâce à 12 enregistreurs acoustiques passifs, les cris des pétrels à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* durant les périodes d'incubation et de soins parentaux sur l'île de la Possession de l'archipel de Crozet (sud de l'Océan Indien). En parallèle nous avons compté le nombre de terriers actifs, c'est-à-dire montrant des signes de présence de l'espèce, situés dans la zone présumée de captation des enregistreurs.

Afin de quantifier les chants de pétrels à menton blanc, un stage de master 2 a été effectué en co-encadrement pour tester les divers outils de détection automatique de sons disponibles (Annexe 2). A l'issue de ce travail, nous avons découpé les enregistrements acquis en sections de 4 secondes et entraîné un modèle catégoriel de forêts aléatoires pour discriminer entre la présence et l'absence de chant de pétrel à menton blanc dans ces sections grâce à vingt-cinq indices acoustiques. Nous avons ensuite mis en relation cette activité acoustique estimée avec la densité mesurée de terriers actifs, plusieurs variables météorologiques et la luminosité de la lune selon deux périodes phénologiques distinctes (incubation et soins aux poussins). Pour cela nous avons utilisé un modèle linéaire

généralisé mixte avec une fonction de densité de Poisson et le site d'enregistrement comme variable aléatoire.

Ce sont au total 9000 heures d'enregistrements sonores qui ont été récoltées sur les 12 sites d'enregistrement. Le modèle de classification de forêts aléatoires avait une bonne capacité de discrimination (AUC = 0.91) sur un jeu de donnée indépendant et tronqué à une force de vent inférieure à 11 m/s. L'activité acoustique estimée était significativement corrélée au logarithme du nombre de terriers actifs mesurés, suggérant l'existence d'un effet de seuil de l'activité acoustique avec l'augmentation du nombre de couples reproducteurs de pétrels à menton blanc.

Cette étude contribue au développement de nouvelles méthodes de recensement de la biodiversité en conditions difficiles et à l'utilisation émergente de nouvelles technologies à ces fins. Bien que les études de calibration soient encore nécessaires, l'utilisation de la bioacoustique est prometteuse comme méthode d'estimation des populations d'oiseaux à moindre coût logistique et à moindre dérangement des milieux naturels. L'utilisation de la bioacoustique pourrait aussi permettre de mieux comprendre la phénologie ou le comportement de ces espèces, et venir compléter et renforcer les prospections menées avec des méthodes de comptage traditionnelles.

Introduction

Facing the harsh loss of biodiversity (Dirzo & Raven, 2003), improving our knowledge of the ecology, demography, dynamics and threats to populations in order to manage and protect them should be prioritised. Seabirds are among the most threatened species group among birds (Croxall et al., 2012; Dias et al., 2019) and the second most threatened species group among marine species, after mammals (McCauley et al., 2015). Seabirds often play a crucial role in the functioning of marine ecosystems by regulating food webs, by their ability to exchange trophic resources between water and land, and by their role as dispersers, particularly for plants (Gagnon et al., 2013; Iason et al., 1986). Seabirds are also of particular interest for marine ecosystems conservation studies since they are potential good indicators of hot spots of biodiversity and ecosystems health (Hazen et al., 2019). Among seabirds, 42% of burrowing petrel species are threatened according to the IUCN criteria, and 52% of their known populations are in decline (Rodríguez et al., 2019). Indeed, those species are very sensitive to fisheries bycatch and/or predation by alien mammals at their breeding sites (Dias et al., 2019), as well as to diseases, climate change, pollution and overfishing. Yet, they are also the most unknown beyond seabirds and the hardest species to study (Butchart & Bird, 2010). This is mainly because many burrowing petrels i) are pelagic species with very large at-sea distributions, ii) there are cryptic and nocturnal at their breeding sites which are often situated in remote and isolated areas, iii) their burrows are often hardly detectable and identifiable. Therefore, considerable efforts in surveys and analysis are required to estimate their populations accurately and precisely (Bird et al., 2022). Nevertheless, their management is still crucial to identify and act on their threats, but also hard to test and implement without knowing the abundance and spatial distribution of their populations.

In this context, bioacoustics has great potential as a simple and effective way of estimating burrowing petrel population densities and making regular surveys over time to detect trends in their populations. Bioacoustics have been used from two decades in monitoring vocal activity of animals in the aim of studying communication, presence of species or diversity (Blumstein et al., 2011; Evans & Rosenberg, 2000). The use of acoustic recordings to study population abundance is more recent and started around a decade ago. To our knowledge, the first attempt of making inference about several birds species

abundance from acoustic vocal activity was made by (Boelman et al., 2007) as part of a study of the impact of an invasive plant on the native environment in Hawaii. Five years later, (Buxton & Jones, 2012) recorded seabirds vocal activity in the Aleutian Archipelago off the coast of Alaska to estimate their recovery on fox eradicated islands. It appears that passive acoustic recording could be an effective way to monitor burrowing seabird populations that are nocturnal since they have an important vocal activity by night and they are much more recognisable by their song than by the visual observation of their burrows (Bird et al., 2022; Dufour et al., 2016).

Beyond this promising new method to estimate population abundance (Marques et al., 2013), the studies were more numerous that successfully assessed a relationship between seabirds vocal activity and their abundance (Borker et al., 2014). Sometimes the relationship between acoustic activity and abundance was reliable enough to allow the combination of this vocal activity with habitat modelling in order to make predictions (Oppel et al., 2014). Such results are very promising for future surveys to be cost effective, to limit the access by the observers in fragile habitats and to survey populations that are usually inaccessible (Oppel et al., 2014). To our knowledge, such studies are still very rare and no long-term population survey exists yet using passive acoustic methods. This is probably due to the lack of experience with this method that still needs to be tested and calibrated to be considered as reliable with certainty (Arneill et al., 2020). The first obstacle for the use of passive acoustic recordings in the aim of estimating seabird populations is the huge amount of acoustic data this method provides. Several thousands of hours of recordings are generally collected so manual quantification of the vocalisations is excluded. Such a huge amount of recordings are yet necessary to assess an usable measure of the vocal activity as a reliable index of abundance (Pérez-Granados et al., 2019). Automatic recognition and detection of bird song presence on the recordings is still a core question in the use of bioacoustics (Pamuła et al., 2017; Stowell et al., 2019), since it depends on the species song characteristics, on the vocalisation behaviour of the birds, on the nature of the soundscape, and on the meteorological conditions such as wind strength and direction or rainfall that might affect the ability to detect the birds songs.

The Southern Ocean is a world hot spot for burrowing petrels with around 30 species breeding on remote and isolated islands often difficult to access. The most serious threats to these species include

predation by invasive alien species, bycatch and climate change, yet their abundance and population trends are very poorly known or totally unknown.

In this study, we tested the potential of using passive acoustic recorders (PARs) as a cost-effective and minimising habitat disturbance way to assess the abundance of a burrowing seabird breeding at Crozet Islands (South Indian Ocean). To do so, we deployed passive acoustic recorders at Possession Island during the white-chinned petrel (*Procellariia aequinoctialis*) breeding season to record their vocal activity in twelve colonies with different burrows densities. The white-chinned petrel is an interesting species for studying density of breeders from vocal activity as it breeds in burrows and do not vocalise while flying, so the vocal activity necessarily reflects occupied burrows (Arneill et al., 2020). Moreover, the white-chinned petrel population of Crozet is one of the best known among petrel species of this archipelago, which facilitate the test and calibration of the bioacoustics method in a population study. We then tested for the best way to quantify the vocal activity and explored the relationship between the density of breeders and their vocal activity. Our aims were to i/ test for automatic white-chinned petrel song recognition capacities of machine learning tools, ii/ test for the effect of environmental variables and time on white-chinned petrel vocal activity, and iii/ study the relationship between white-chinned petrel abundance and vocal activity.

Material and methods

Study species

White-chinned petrels are the largest burrow nesting seabirds of the subantarctic territories, breeding in remote subantarctic islands in the Southern hemisphere (Marchant & Higgins 1990). They nest in more or less aggregated burrows, forming relatively dense colonies (Brooke 2004). Breeders migrate in the Benguela Current from April to August, return to Crozet from September, perform a pre-laying exodus in October and lay a single egg in November (Péron et al. 2010). Chicks hatch in January and fledge in March. Individuals generally breed annually, although they can skip a breeding season (Dasnon et al. 2022).

During the entire breeding season, white-chinned petrels are nocturnal at breeding colonies in order to avoid predation risks by brown skuas *Catharacta antarctica* and giant petrels *Macronectes* spp. during daytime (Warham, 1996). Consequently, their vocal activity is also nocturnal and it is constituted of two different patterns, the "wheezy call" and the "rattle call" (Marchant & Higgins 1990; see appendix). There is no known sexual dimorphism in song behaviour, although females are less likely to give the rattle call (Brooke 1986). The vocal behaviour of white-chinned petrels may be slightly different according to the phenological period since their foraging behaviour and activities at the colony differ between incubating and chick rearing (Delord et al., 2010; Marchant et al., 2006).

Field surveys

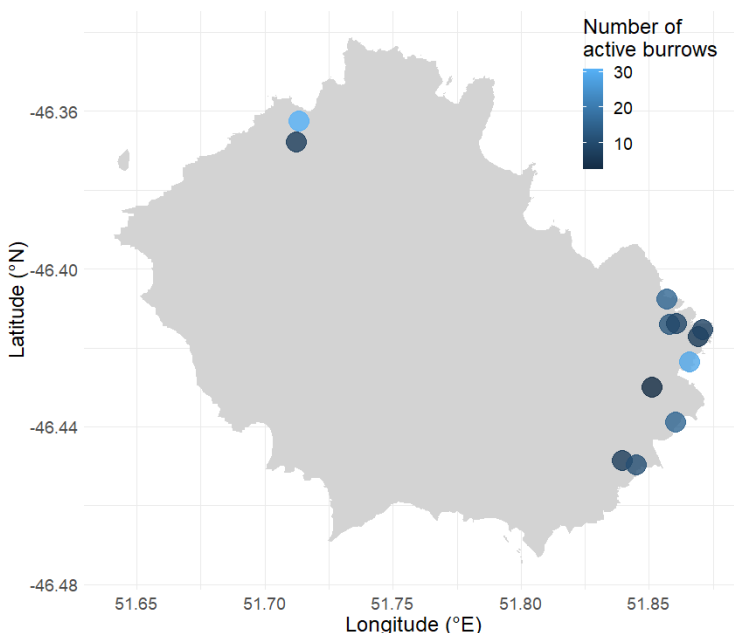


Figure 1: Map of Possession Island (Crozet, South Indian ocean) with the mean abundance of active white-chinned petrel burrows in an area of 50 meters around passive acoustic recorder deployment sites.

Based on current knowledge of the distribution and density of white-chinned petrel burrows on the Possession Island (Dasnon et al. 2022), we chose twelve sites (Figure 1) representative of the burrow density gradient (Barbraud et al., 2009). In November 2021 we deployed 12 passive acoustic recorders (PAR, SM4 (<https://www.wildlifeacoustics.com/products/song-meter-sm4>) from Wildlife Acoustics) in 12 sites (one PAR at each site). The PARs were placed at 50 cm above the ground, taking advantage of irregularities in the terrain to protect the microphones from the wind. At each site, white-chinned petrel burrows were exhaustively counted within a 50 m radius circle. For each burrow we examined the indices of presence and used acoustic play-back to determine whether the burrow was occupied or not. The white-chinned petrel is known to give high response rates to play-back (Berrow, 2000). In order to confirm this assumption, at the "Barrage" demographic monitoring site (Barbraud et al., 2008), we estimated the play-back response rate on 145 burrows for which the incubation chamber could be reached, thus allowing to know for certain whether an individual was present or not in the burrow. As indices of presence, we used observation of a bird in the burrow, feces, egg shell, chick or adult feathers, dead chick, scraped ground or vegetation and footprints around the entrance of the burrow.

All PARs were programmed to have the same sound acquisition configuration. The gain was 16 dB, high frequencies pass filter was 220 Hz and sampling frequencies were set at 24 kHz. Recordings were scheduled from dawn to dusk. Because white-chinned petrels are most active around dusk and dawn (Brooke, 1986; Warham, 1988), PARs were set to record continuously during one hour before and two hours after sunset and two hours before and one hour after sunrise. During the rest of the night PARs recorded one minute every ten minutes. The PARs were activated for recording from early November, corresponding to the beginning of the laying period at Crozet, and were withdrawn early March, corresponding to the middle of the chick rearing period. During this period, each PAR was visited four times to change the battery and/or the memory card and to download the data. We identified recording failures at sites 11 and 12 prior to the 12th November 2021 and at site 5 from the 19th November 2021 to the 06th December 2021. At each visit the occupancy of each burrow within the 50 m radius circle around each PAR was checked to estimate the change in burrow occupancy during the breeding

period. Indeed, white-chinned petrels are susceptible to leave the breeding site early when they fail to reproduce (Marchant et al., 2006).

Automatic detection of white-chinned petrel vocalizations

We tested different tools available for automatic recognition of bird songs by comparing their performances when detecting white-chinned petrel sounds: the R packages "Bioacoustics" and "MonitoR" (Hafner & Katz, 2018), the software AviaNZ (Marsland et al., 2019) and Kaleidoscope (Wildlife acoustics). According to these preliminary tests, using Kaleidoscope to extract acoustic indices, perform random forest analysis to classify sounds according to these indices presented the best performance (AUC=0.84, see Appendix 1 for a description of methods and results), so we followed this procedure. First, we used Kaleidoscope to visualise and process the recordings. To deal with the overlap in white-chinned petrel songs that occurred simultaneously (two or more individuals singing at the same time) in the recordings and that would complicate the signal analysis, we used Kaleidoscope to cut recordings in sequences of four seconds duration (sequences hereafter), since the average duration of white-chinned petrel songs was four seconds. We only considered presence or absence of a song in each sequence, which were qualified as "positive" if the bird song was present and as "negative" when the sequence contained noise without a song. We indistinctly set "wheezy call" and "rattle call" as white-chinned petrel song presence on the sequences. We then computed the 25 acoustic indices proposed by Kaleidoscope (Table 1) for each of those sequences in order to discriminate the white-chinned petrel songs as signals of interest (Brownlie et al., 2020; Linares et al., 2022).

We then selected 1053 manually qualified positive sequences, and 1053 manually qualified negative sequences. Noise was caused by wind, rain and other species songs. Since recording occurred at night, no noise from human activities was manually detected in the recordings. We modelled the presence/absence of a white-chinned petrel song as a function of the 25 acoustic indices with a random forest model using the R package "randomForest" (Liaw & Wiener, 2002). The random forest model

was optimised on the base of the lowest out-of-bag error (OOB), which is an estimate of the error rate (1 - accuracy) while choosing for the best tree and entry parameters.

We calculated the AUC of the classification model in a bootstrapping cross-validation method with a random sample of 60% of those files and then tested the discrimination ability of the model with the 40% left. We calibrated this first model in order to test its performance according to the wind speed. Wind speed is known to be the main obstacle to automatic bird song recognition but visual recognition is also difficult and not reliable (Arneill et al., 2020; Buxton & Jones, 2012). We used meteorological data from Crozet base station that came from Meteo France website 'donneespubliques.meteofrance.fr'. Meteorological variables were measured every three hours. The AUC of the random forest model previously calibrated was tested on an independent dataset of 2992 manually checked sequences of which 650 were positive, according to the wind speed range.

Category	Name	Description
General spectral measurements	MEAN	The amplitude-weighted mean frequency
	SD	The standard deviation of the amplitude-weighted mean frequency
	SEM	The standard error of the amplitude-weighted mean frequency
	MEDIAN	The median of the amplitude-weighted frequency
	MODE	The mode of the amplitude-weighted frequency
	Q25	First quartile of the amplitude-weighted frequency
	Q75	Third quartile percentile of the amplitude-weighted frequency
	IQR	Inter-quartile range
	SKEW	Skewness, a measure of asymmetry
	KURT	Kurtosis, a measure of peakedness
	SFM	Spectral flatness measure
SH	Shannon Spectral Entropy	
Eco-acoustic indices	NDSI	Normalized Difference Soundscape Index
	ACI	Acoustic Complexity Index
	ADI	Acoustic Diversity Index
	AEI	Acoustic Evenness Index
	BI	Bioacoustic Index
Indices created by Michael Towsey (2018)	BGN	Background noise estimate of the time domain signal, dB
	SNR	Signal to noise ratio of the time domain signal, dB
	ACT	The fraction of values in the noise-reduced decibel envelope exceeding threshold detected in the time domain series.
	EVN	A measure of acoustic events per second exceeding threshold detected in the time domain series.
	LFC	The fraction of noise-reduced spectrum cells that exceed the threshold in the 0-1kHz band.
	MFC	The fraction of noise-reduced spectrum cells that exceed the threshold in the 1-8kHz band.
	HFC	The fraction of noise-reduced spectrum cells that exceed the threshold in the 8-11.025kHz band.
CENT	The average amplitude-weighted frequency relative to Nyquist computed individually on each frame ignoring frequencies below 500Hz.	

Table 1: Description of acoustic indices from the Kaleidoscope manual that we used in the classifier random forest model to discriminate the presence of the white-chinned petrel vocal activity.

Relationship between vocal activity and burrow density

In order to maximise the potential vocal activity of white-chinned petrels at their burrowing sites and to minimise the variability due to nocturnal patterns of activity, we selected the nocturnal period when vocal activity was maximum, i.e. from 02:00 to 05:00 (Linares et al., 2022; Opper et al., 2014). We used a generalised linear mixed model with a Poisson distribution to account for recording site as a random variable. We used the rate of positive four seconds sequences of recordings per hour as a proxy of white-chinned petrel vocal activity (hereafter vocal activity). We modelled vocal activity as a function of the mean number of active burrows in the 50 metres around each corresponding passive acoustic recorder, of the phenological period (incubation, i.e. November and December, or chick rearing, included i. e. January, February and March), of meteorological variables, and of the proportion of lunar illumination calculated from the R package "lunar". As meteorological variables we tested the wind strength (m/s), the wind direction degrees from north), the temperature (K), the air humidity (%).

Results

Density of active burrows

The density of active burrows varied between sites from 2 to 33 (Figure 2), and showed low variation through time. The maximum variation in active burrow density was found for the site 12 where the coefficient of variation was 0.25. The total number of burrows also varied according to the visit time with a maximum coefficient of variation of 0.14 at the site number 5.

On a total of 145 visited burrows during the play-back experiment, only five were occupied but did not respond to the play-back, when 50 were occupied and did respond and 90 were not occupied and did not respond. This corresponded to a response rate of 91%.

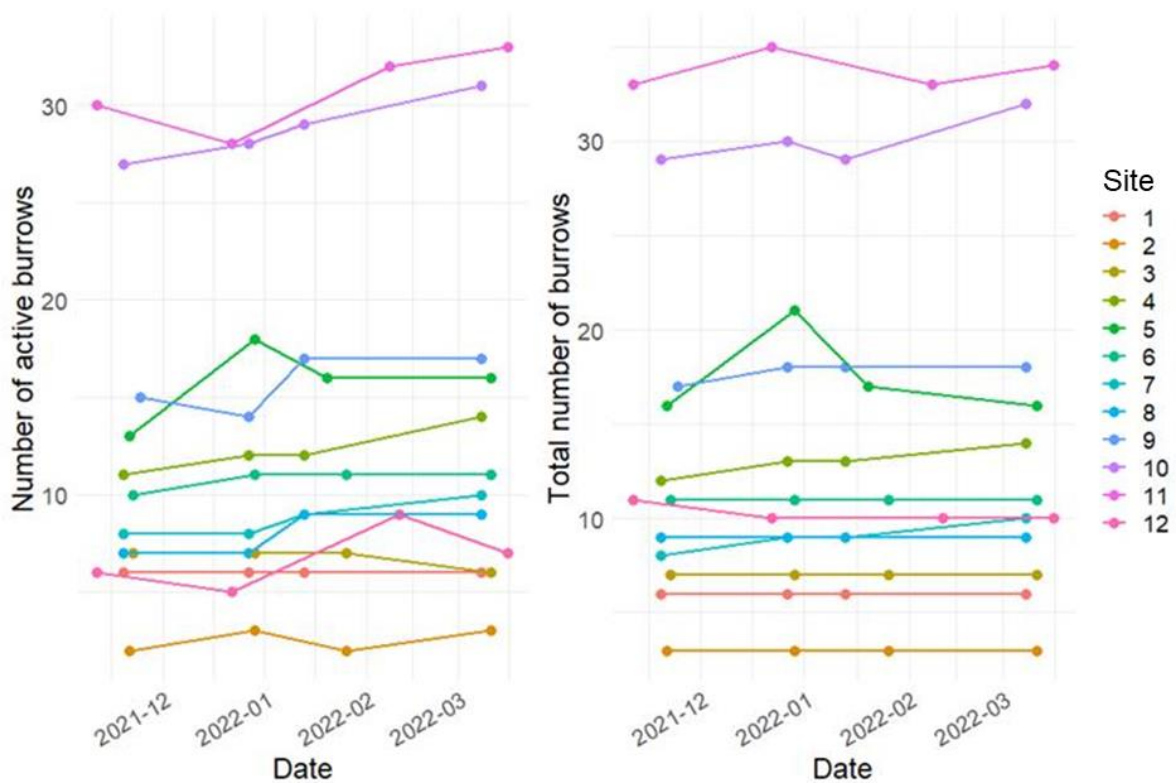


Figure 2: Number of total (right panel) and active (left panel) burrows counted according to the date of the visit to the study plots at Possession Island from November 2021 to March 2022. Date format is "YYYY-mm".

Modelling white-chinned petrel vocal activity

From the size of all the audio files we collected, we estimated that the 12 PARs recorded around 9000 hours from early November to early March. During the file exploration, we noticed that the nature of the background noise was substantially different from a recorder to the other. The king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from the colony of Baie du Marin were audible at some sites, brown skuas or sooty albatrosses (*Phoebetria* spp.) provided important background noise in others. Wind was nearly present in all recordings and rain often encountered.

Modelling revealed that two acoustic indices were the most important in the classification random forest model: NDSI and ACI, followed by BI, BGN and KURT (Figure 3, Table 1). The signal to noise ratio (SNR) was only the 7th most important variable in this model. Random forest model discrimination ability was good with an AUC of 0.88. In order to take account of probable violation of the data independence we also calculated the AUC using the data from eight random sites for training and data from four random sites for testing and found a still good AUC of 0.81. While looking for the best compromise between model performance and data completeness we found that discarding data recorded when the wind was equal or upper than 11 m/s was the choice that preserved the most the dataset while keeping a very good discrimination ability of the model (AUC = 0.91) and the preservation of 72% of the data (Figure 4).

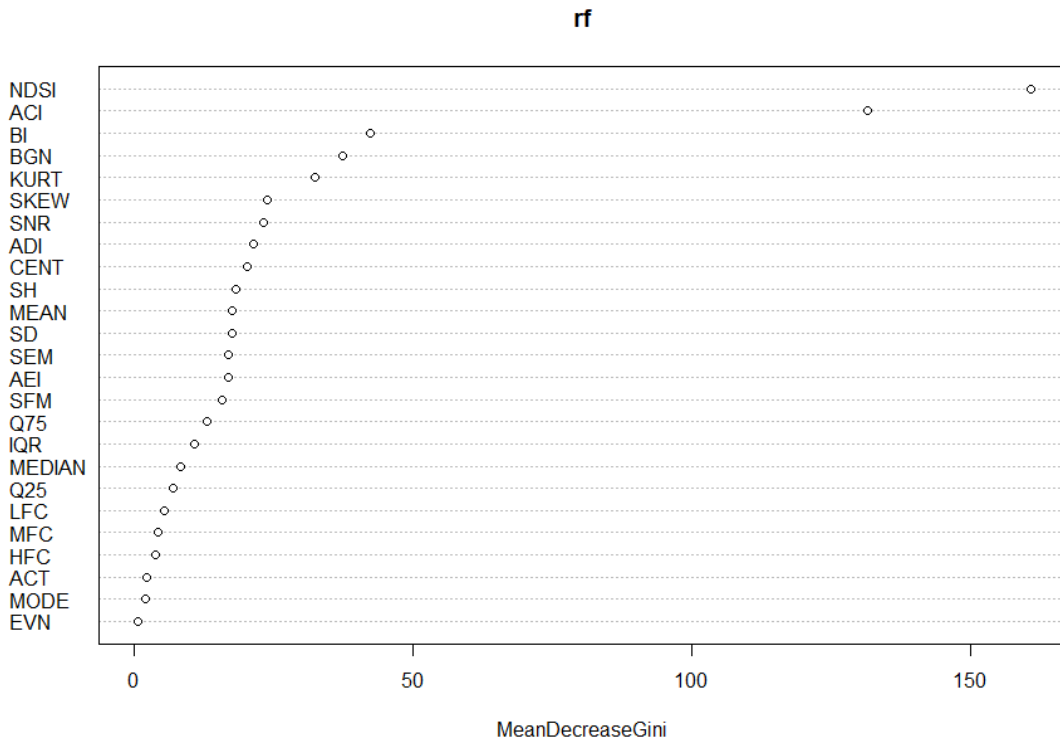


Figure 3: Contribution of 25 acoustic indices to the identification of the presence/absence of white-chinned petrel song based on the random classification forest model. See Table 1 for the description of indices.

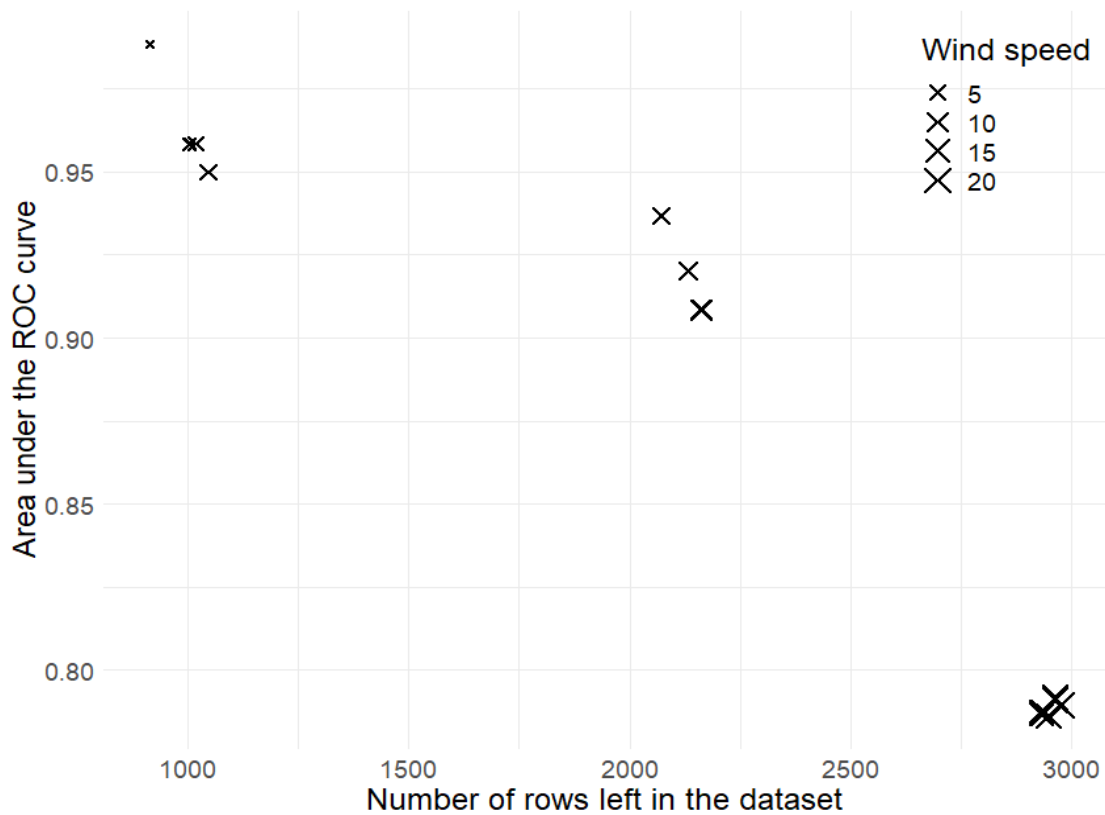


Figure 4: Relationship between the AUC, the size of the dataset and the threshold used for discarding wind speed data.

Temporal variations of white-chinned petrel vocal activity

The mean rate of positive sequences per hour was 0.25 ± 0.30 (standard deviation, SD) and ranged from 0 to 1. As found by (Linares et al., 2022), the white-chinned petrel vocal activity peaked in the second part of the night, in average between 02:00 and 05:00 during the incubation period and from 02:00 to 04:00 hours during the chick rearing period (Figure 5). According to student test for mean comparison ($t=10.951$, $df=9041.6$, $p<0.001$), white-chinned petrels had a slightly lower vocal activity during the chick rearing period (mean = 0.21 ± 0.26) than during the incubation period (mean = 0.27 ± 0.31). Notwithstanding within hour variability in vocal activity was higher before and after the peak activity (mean = 0.19 ± 0.24 , coefficient of variation (CV) = 1.30) than during the peak activity (mean = 0.43 ± 0.36 , CV = 0.84).

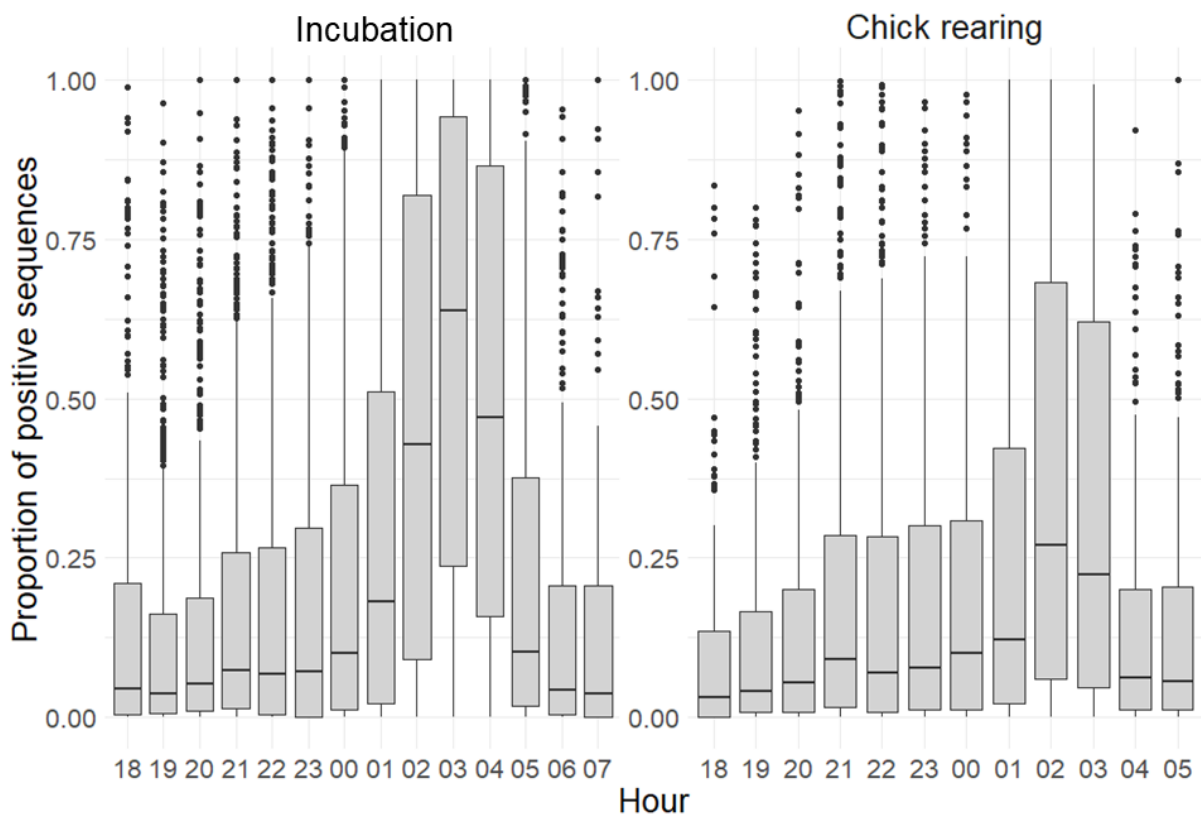


Figure 5: Vocal activity of white-chinned petrels at Possession Island according to the hour of the night and to the phenological period.

Relationship between vocal activity, environmental variables and breeding density

Vocal activity was best modeled as a function of the logarithm of the number of active burrows (Akaike information criterion, AIC= 65849.3), than as a linear (AIC= 65851.5) or quadratic function (AIC=65852.62). The logarithmic rate of positive sequences per hour increased with increasing number of active burrows, increasing wind speed, decreasing wind direction, increasing atmospheric temperature and decreasing atmospheric humidity (Table 2). It was also higher during the incubation period than during the chick rearing period (Table 2, Figure 5). We found no significant effect of the moon illumination (Table 2).

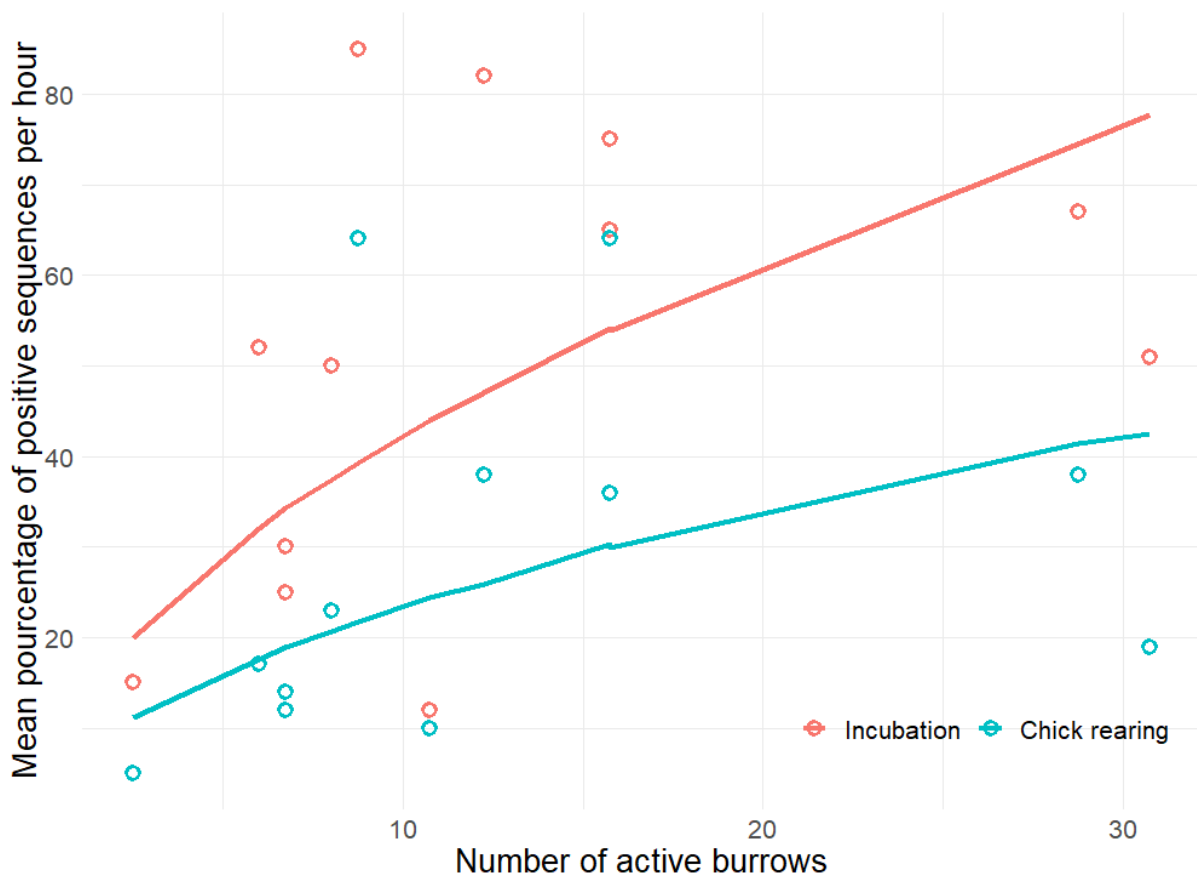


Figure 6: Mean vocal activity of white-chinned petrels at Possession Island according to the density of active burrows and to the phenological period.

Variable	z value	p-value	Estimate	SD
Intercept	0.524	0.637	0.408	0.640
log(number of active burrows)	2.364	0.018	0.539	0.228
wind speed (m/s)	23.494	<0.001	0.029	0.001
wind direction (°)	-20.154	<0.001	<-0.001	<0.001
temperature (K)	6.805	<0.001	0.008	0.001
atmospheric humidity (%)	-4.313	<0.001	-0.001	<0.001
moon illumination	-1.670	0.095	-0.015	0.009
phenological period (chick rearing)	-70.509	<0.001	-0.575	0.008

Table 2: Modelling the white-chinned petrel vocal activity as a function of the number of active burrows, moon illumination, meteorological variables and breeding period (incubation or chick rearing), using a generalised mixed model with a Poisson distribution and the recording site as a random variable. Wind speed was truncated at 11m/s.

Discussion

Despite the very high variability of the vocal activity of white-chinned petrels and the numerous potential sources of variation in its estimation, our results confirmed the promising potential of bioacoustics in the study of burrowing petrel populations. Accounting for the known sensitivity of the acoustic recording method to weather conditions, we were able to extract information about the population abundance in a highly windy and rainy area. Besides acoustic recordings of white-chinned petrels also allowed the acquisition of knowledge about their vocalisation behaviour throughout all the breeding period. In the light of our results, bioacoustics should be considered as a promising method for monitoring burrowing seabird populations, but this approach still needs more tests and calibrations to be sufficiently accurate to detect temporal trends.

Detecting white-chinned petrel songs

While many tools were developed trying to improve the automatic detection of birds vocalisations (Pamuła et al., 2017; Stowell et al., 2019), our results showed that it still faces many challenges according to the studied species and the field conditions. It appeared that the tools proposed in the Bioacoustics package, the MonitoR package, in the software AviaNZ and by Kaleidoscope were unable to accurately detect white-chinned petrel songs in our recordings. Most of those tools use a unique metric of the sound within the recordings to classify them and may be not adapted for a universal use.

With inspiration from (Linares et al., 2022) we used a random forest classifier based on acoustic indices. This allowed the classification to be adapted to detect acoustic characteristics relevant to white-chinned petrel calls from the background noise. The acoustic indices we used were from two different natures (Table 1): sound physical characteristics of the sequences, and more complex metrics that should express the characteristics of animal signal more accurately (Sueur et al., 2014; Towsey et al., 2018). With no surprise, the acoustic metrics that targets the biological signals were better to characterise the presence of white-chinned petrel calls on the sequences than global sound characteristics such as the mean, the median etc. The white-chinned petrel call in particular is visually

quite similar to wind or rain signals that are very present in places such as Crozet. Thus, the development of ad hoc acoustic metrics in the study of bird populations appears as a crucial step in bioacoustics studies (Pieretti et al., 2011).

In an environment highly influenced by marine weather conditions, with high wind speed and frequent rain, it is crucial to take account of meteorological influence to improve the automatic detection abilities of the model. Indeed, signals contained in the recordings that occurred during the windiest moments were undetectable even for human senses, so the data truncation was necessary to avoid biases in the analyses. The truncated part of the data represented a big but not major part of the dataset and allowed us to preserve a sufficient size of the dataset to conduct the rest of our analysis. However, such truncation must be processed with cautious since wind is susceptible to also have an influence on birds vocalisation behaviour and bias the interpretation of results.

White-chinned petrel vocal activity

As found by (Linares et al., 2022) white-chinned petrels activity had temporal variations within a breeding season and within a night. Vocal activity peaked in the middle of the night and the activity was in general lower during the chicks rearing period than during the incubation period. The lower vocal activity during the chick rearing period could be attributed shorter visit to the colony to fed the chick (Catard et al., 2000), but also to changes in attraction/availability of mate, advertising territory or burrow defence (Brooke 1986).

White-chinned petrel vocal activity was also influenced by weather conditions. At the opposite of (Linares et al., 2022) we found a positive relationship between vocal activity and wind speed. Since we truncated the dataset by removing data for $> 11\text{m/s}$ wind speed, our results are not completely comparable. Below 11m/s wind speed, vocal activity increased with wind speed, which may be caused by the transport of sound by the wind that allowed recorders to capture acoustic information in a larger area. But it may also result from an increase in vocalisation effort made by the birds to be heard due to the noise produced by the wind (Lengagne et al., 1999). Although most studies estimating bird

abundance from acoustic recordings used abundance in a 50 m radius circle around each recorder, (Linares et al., 2022) showed that this may be modulated by the wind speed and the wind direction.

Surprisingly we found a negative relationship between air humidity and vocal activity, since medium frequencies bird songs are better transmitted in high atmospheric humidity because of low sound absorption and high reverberation (Schäfer et al., 2017). However, when close to 100%, atmospheric humidity may reflect precipitations. This may be prejudicial for the recognition of bird songs and is susceptible to inhibit the song behaviour of birds (Lengagne & Slater, 2002), and therefore causing a negative relationship.

Surprisingly also we found no significant effect of moon illumination on white-chinned petrel vocal activity when we expected a negative effect since it has been showed that it may increase predation risks in burrowing petrels (Mougeot & Bretagnolle, 2000; Warham, 1996). This result should be taken with caution since our meteorological dataset did not include cloud cover that can considerably alter the clarity of the night when the supposed moon illumination was at its maximum.

Density of active burrows of white-chinned petrels

In the twelve 7854 m² surveyed plots the density of white-chinned petrel active burrows varied from 2.5 burrows/ha to 42.0 active burrows/ha, similar to previous studies at Crozet (Dasnon et al., 2022) and at other breeding sites (Martin et al., 2009). The rate of positive answers to play-back was as expected very high (91%) and allowed us to consider that, when coupled with indices of presence, our detection of activity in a burrow was reliable. However, it appeared that the number of total burrows detected differed slightly from a census to another (Figure 2), particularly in sites of high density, suggesting that, although being high, burrow detection probability was not always absolute (Barbraud et al. 2008). Nevertheless, since no trend in the abundance of active burrows was detected, using the mean number of active burrows during all the breeding season was a good proxy abundance to be related to vocal activity.

Bioacoustics to monitor burrowing seabird populations

This study necessitated to access each monitored white-chinned petrel breeding site six times during the breeding season to understand the variability in vocal activity, burrow activity and occupancy so as to determine the relationship between vocal activity and breeding density. Such efforts could be reduced for future bioacoustics censuses of white-chinned petrel populations. By targeting the most favourable moments to record birds vocalisations it will be possible to decrease the number of visits to recording sites. Thus, conducted in optimised conditions, bioacoustics may be an easier and less expensive (Borker et al., 2014) way than traditional methods for long-term monitoring of seabird populations that breed in remote areas. However, white-chinned petrel burrows were easily identifiable by their aspect and constituted a perfect species for testing the potential of bioacoustics for population monitoring, but this is not the case for many other burrowing petrel species (Bird et al., 2022). Thus, in a more general perspective, species-specific calibration studies to understand the variability of vocal activity and burrow occupancy during the breeding season will likely be required in order to validate bioacoustics monitoring methods for estimating population abundance and trends. Indeed, there is substantial interspecific variation in vocal activity and colony occupancy among burrowing petrels (Warham, 1996), and the relationship between vocal activity and abundance at breeding colonies may vary between species.

In spite of the high variability in the estimated acoustic activity our results showed that vocal activity was related to the abundance of active burrows. The best fit was obtained with a logarithmic relationship, suggesting that vocal activity and abundance were not linearly related. From a monitoring point of view, this suggests that the ability to detect changes in abundance from changes in vocal activity would be relatively good at low abundances but will be lower at high abundances. This is due to the smaller sensitivity of the logarithmic function $\ln(x)$ to changes at large x . In fact, vocal activity seemed to plateau when the number of active burrows reached ≈ 15 (Figure 3). Moreover, there was a relatively high uncertainty around the predicted abundance from vocal activity. From a methodological point of view, the logarithmic shape may be caused by the capacity of the automatic detection process because we used a rate of positive sequences and not an absolute number of calls. From a biological

point of view it could be due to an inhibition effect of high burrow densities on the vocal activity. If colonial behaviour in seabirds has benefits (lower predation risk, availability of mates), it has also some costs when colonies are large such as competition, illness and parasites dispersion, but also an increase in communication complexity with the 'cocktail party problem' (Bee & Micheyl, 2008) or 'cocktail party effect' (Aubin & Jouventin, 1998; Cherry, 1980). Inhibition in vocal activity in large colonies could be a response to this issue (Greenfield et al., 2021; Lengagne et al., 1999).

Bioacoustics appears as an efficient method for identifying species, making inventories in small areas but is still in its infancy for density estimation and long-term population monitoring where accuracy and precision are necessary to detect small changes in abundance (Marques et al., 2013; Mcloughlin et al., 2019). Our study shows that using bioacoustics for population monitoring needs tests and calibrations prior to be used as a long-term trend detection tool. Nevertheless, such preliminary efforts can be very useful for conservation needs to make inventories and better understand the dynamics of seabird and other animal communities.

References

- Arneill, G. E., Critchley, E. J., Wischniewski, S., Jessopp, M. J., & Quinn, J. L. (2020). Acoustic activity across a seabird colony reflects patterns of within-colony flight rather than nest density. *Ibis*, *162*(2), 416–428.
- Aubin, T., & Jouventin, P. (1998). Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *265*(1406), 1665–1673.
- Barbraud, C., Delord, K., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2009). Estimates of population size of white-chinned petrels and grey petrels at Kerguelen Islands and sensitivity to fisheries. *Animal Conservation*, *12*(3), 258–265.
- Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K., & Weimerskirch, H. (2008). Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, *45*, 1460–1467.
- Bee, M. A., & Micheyl, C. (2008). The cocktail party problem: What is it? How can it be solved? And why should animal behaviorists study it? *Journal of Comparative Psychology*, *122*(3), 235.
- Berrow, S. D. (2000). The use of acoustics to monitor burrow-nesting white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at Bird Island, South Georgia. *Polar Biology*, *23*(8), 575–579.
- Bird, J. P., Terauds, A., Fuller, R. A., Pascoe, P. P., Travers, T. D., McInnes, J. C., Alderman, R., & Shaw, J. D. (2022). Generating unbiased estimates of burrowing seabird populations. *Ecography*, e06204.
- Blumstein, D. T., Mennill, D. J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., Deppe, J. L., Krakauer, A. H., Clark, C., & Cortopassi, K. A. (2011). Acoustic monitoring in

- terrestrial environments using microphone arrays: Applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 758–767.
- Boelman, N. T., Asner, G. P., Hart, P. J., & Martin, R. E. (2007). Multi-trophic invasion resistance in Hawaii: Bioacoustics, field surveys, and airborne remote sensing. *Ecological Applications*, 17(8), 2137–2144.
- Borker, A. L., McKown, M. W., Ackerman, J. T., EAGLES-SMITH, C. A., Tershy, B. R., & Croll, D. A. (2014). Vocal activity as a low cost and scalable index of seabird colony size. *Conservation Biology*, 28(4), 1100–1108.
- Brooke, M. de L. (1986). The vocal systems of two nocturnal burrowing petrels, the White-chinned Procellaria aequinoctialis and the Grey P. cinerea. *Ibis*, 128(4), 502–512.
- Brownlie, K. C., Monash, R., Geeson, J. J., Fort, J., Bustamante, P., & Arnould, J. P. (2020). Developing a passive acoustic monitoring technique for Australia’s most numerous seabird, the Short-tailed Shearwater (*Ardenna tenuirostris*). *Emu-Austral Ornithology*, 1–12.
- Butchart, S. H., & Bird, J. P. (2010). Data Deficient birds on the IUCN Red List: What don’t we know and why does it matter? *Biological Conservation*, 143(1), 239–247.
- Buxton, R. T., & Jones, I. L. (2012). Measuring nocturnal seabird activity and status using acoustic recording devices: Applications for island restoration. *Journal of Field Ornithology*, 83(1), 47–60.
- Catard, A., Weimerskirch, H., & Cherel, Y. (2000). Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series*, 194, 249–261.
- Cherry, C. (1980). *On Human Communication, third edition*. The MIT Press.

- Croxall, J. P., Butchart, S. H., Lascelles, B. E. N., Stattersfield, A. J., Sullivan, B. E. N., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, 22(1), 1–34.
- Dasnon, A., Delord, K., Chaigne, A., & Barbraud, C. (2022). Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. *Journal of Applied Ecology*, 59(7), 1674–1685.
- Delord, K., Cotté, C., Péron, C., Marteau, C., Pruvost, P., Gasco, N., Duhamel, G., Cherel, Y., & Weimerskirch, H. (2010). At-sea distribution and diet of an endangered top predator: Relationship between white-chinned petrels and commercial longline fisheries. *Endangered Species Research*, 13(1), 1–16.
- Dias, M. P., Martin, R., Pearmain, E. J., Burfield, I. J., Small, C., Phillips, R. A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P. G., & Croxall, J. P. (2019). Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation*, 237, 525–537.
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28.
- Dufour, O., Gineste, B., Bas, Y., Le Corre, M., & Artières, T. (2016). First automatic passive acoustic tool for monitoring two species of procellarides (*Pterodroma barau* and *Puffinus bailloni*) on Reunion Island, Indian Ocean. *Ecological Informatics*, 35, 55–60.
- Evans, W. R., & Rosenberg, K. V. (2000). Acoustic monitoring of night-migrating birds: A progress report. *Strategies for Bird Conservation: The Partners in Flight Planning Process*, 1–5.
- Gagnon, K., Rothäusler, E., Syrjänen, A., Yli-Renko, M., & Jormalainen, V. (2013). Seabird guano fertilizes Baltic Sea littoral food webs. *PLoS One*, 8(4), e61284.

- Greenfield, M. D., Honing, H., Kotz, S. A., & Ravignani, A. (2021). Synchrony and rhythm interaction: From the brain to behavioural ecology. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B* (Vol. 376, Issue 1835, p. 20200324). The Royal Society.
- Hafner, S., & Katz, J. (2018). *monitoR*: Acoustic template detection in R. *R Package Version*, 1(7).
- Hazen, E. L., Abrahms, B., Brodie, S., Carroll, G., Jacox, M. G., Savoca, M. S., Scales, K. L., Sydeman, W. J., & Bograd, S. J. (2019). Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(10), 565–574.
- Iason, G. R., Duck, C. D., & Clutton-Brock, T. H. (1986). Grazing and reproductive success of red deer: The effect of local enrichment by gull colonies. *The Journal of Animal Ecology*, 507–515.
- Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J., & Jouventin, P. (1999). How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1429), 1623–1628.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0824>
- Lengagne, T., & Slater, P. J. (2002). The effects of rain on acoustic communication: Tawny owls have good reason for calling less in wet weather. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1505), 2121–2125.
- Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R News*, 2(3), 18–22.
- Linares, C. G., Phillips, R. A., & Buxton, R. T. (2022). Monitoring vocal activity and temporal patterns in attendance of White-chinned Petrels using bioacoustics. *Emu-Austral Ornithology*, 1–12.

- Marchant, S., Higgins, P. J., Ambrose, S. J., & Steele, W. K. (2006). *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Oxford University Press, USA.
- Marques, T. A., Thomas, L., Martin, S. W., Mellinger, D. K., Ward, J. A., Moretti, D. J., Harris, D., & Tyack, P. L. (2013). Estimating animal population density using passive acoustics. *Biological Reviews*, 88(2), 287–309.
- Marsland, S., Priyadarshani, N., Juodakis, J., & Castro, I. (2019). AviaNZ: A future-proofed program for annotation and recognition of animal sounds in long-time field recordings. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(8), 1189–1195.
- Martin, A. R., Poncet, S., Barbraud, C., Foster, E., Fretwell, P., & Rothery, P. (2009). The white-chinned petrel (*Procellaria aequinoctialis*) on South Georgia: Population size, distribution and global significance. *Polar Biology*, 32(4), 655.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science*, 347(6219), 1255641. <https://doi.org/10.1126/science.1255641>
- McLoughlin, M. P., Stewart, R., & McElligott, A. G. (2019). Automated bioacoustics: Methods in ecology and conservation and their potential for animal welfare monitoring. *Journal of the Royal Society Interface*, 16(155), 20190225.
- Mougeot, F., & Bretagnolle, V. (2000). Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology*, 31(3), 376–386.
- Oppel, S., Hervias, S., Oliveira, N., Pipa, T., Silva, C., Geraldés, P., Goh, M., Immler, E., & McKown, M. (2014). *Estimating population size of a nocturnal burrow-nesting seabird using acoustic monitoring and habitat mapping*.
- Pamuła, H., Kłaczyński, M., Remisiewicz, M., Wszolek, W., & Stowell, D. (2017). *Adaptation of deep learning methods to nocturnal bird audio monitoring*.

- Pérez-Granados, C., Gomez-Catasus, J., Bustillo-de la Rosa, D., Barrero, A., Reverter, M., & Traba, J. (2019). Effort needed to accurately estimate vocal activity rate index using acoustic monitoring: A case study with a dawn-time singing passerine. *Ecological Indicators*, *107*, 105608.
- Pieretti, N., Farina, A., & Morri, D. (2011). A new methodology to infer the singing activity of an avian community: The Acoustic Complexity Index (ACI). *Ecological Indicators*, *11*(3), 868–873.
- Rodríguez, A., Arcos, J. M., Bretagnolle, V., Dias, M. P., Holmes, N. D., Louzao, M., Provencher, J., Raine, A. F., Ramirez, F., & Rodriguez, B. (2019). Future directions in conservation research on petrels and shearwaters. *Frontiers in Marine Science*, *6*, 94.
- Schäfer, J. E., Janocha, M. M., Klaus, S., & Tietze, D. T. (2017). How weather instead of urbanity measures affects song trait variability in three European passerine bird species. *Ecology and Evolution*, *7*(13), 4868–4880. <https://doi.org/10.1002/ece3.3032>
- Stowell, D., Wood, M. D., Pamula, H., Stylianou, Y., & Glotin, H. (2019). Automatic acoustic detection of birds through deep learning: The first Bird Audio Detection challenge. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(3), 368–380.
- Sueur, J., Farina, A., Gasc, A., Pieretti, N., & Pavoine, S. (2014). Acoustic indices for biodiversity assessment and landscape investigation. *Acta Acustica United with Acustica*, *100*(4), 772–781.
- Towsey, M., Znidarsic, E., Broken-Brow, J., Indraswari, K., Watson, D. M., Phillips, Y., Truskinger, A., & Roe, P. (2018). Long-duration, false-colour spectrograms for detecting species in large audio data-sets. *Journal of Ecoacoustics*, *2*, 1–13. <https://doi.org/10.22261/JEA.IUSWUI>
- Warham, J. (1988). Vocalisations of Procellaria petrels. *Notornis*, *35*(3), 169–183.

Warham, J. (1996). *The behaviour, population biology and physiology of the petrels*.
Academic Press.

V. Chapitre 3 : Fisheries bycatch mitigation
measures as an efficient tool for the conservation of
seabird populations.

Ce chapitre a été rédigé en anglais et a fait l'objet d'une publication, dont les annexes sont présentées en Annexe 3:

Dasnon, A.^{1,2}, Delord, K.¹, Chaigne, A.² & Barbraud, C.¹ Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. *Journal of Applied Ecology* 59: 1674-1685

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

² Terres Australes et Antarctiques Françaises, rue Gabriel Dejean, 97458 Saint-Pierre, France

Résumé

Le déclin de nombreuses populations d'oiseaux marins a été constaté dans les années 2000 et mis en relation avec l'intensification des pratiques de pêches depuis les années 1980. Les Procellariiformes (albatros, pétrels) que l'excellent odorat attire vers les rejets de pêche, suivent les chalutiers et palangriers et se prennent massivement dans les filets et hameçons déployés en tentant d'atteindre les appâts, entraînant leur mort par centaines de milliers tous les ans. Le pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) est une des espèces d'oiseaux la plus capturée et la plus capturée dans l'Océan Austral.

Des mesures de mitigation de ces captures accidentelles ont été mises en place au début des années 2000 visant la pêche palangrière à la légine australe (*Dissostichus eleginoides*), notamment par lestage des lignes d'hameçons, déploiement de banderoles d'effarouchement, filage nocturne et période de fermeture de la pêche. Grâce aux suivis menés depuis les années 1980 par le projet scientifique IPEV-109 et par les agents des Terres Australes et Antarctiques Françaises, il a été possible de comparer de nombreuses caractéristiques démographiques de la population de pétrels à menton blanc nichant sur l'île de La Possession (archipel Crozet, sud de l'océan Indien) avec les pratiques de pêche menées dans ce secteur, en tenant compte des variations climatiques et de l'effet de la prédation par les rats. L'utilisation de la méthode de capture-marquage-recapture a été menée depuis 1985 et nous a permis d'estimer, par application d'un modèle multi-événement, les variations annuelles de la survie, de la probabilité de reproduction et du succès reproducteur de cette population. En parallèle, des comptages exhaustifs effectués en 1983 et par la méthode de distance de détection sur transect menés en 2004, 2011 et 2017 nous ont permis d'estimer la variation de la densité de la population au cours du temps. Cette étude démographique montre pour la première fois l'efficacité de la mise en place des mesures de mitigation des captures accidentelles sur des populations jusqu'alors en déclin.

D'une part, elle montre une augmentation du taux de survie des pétrels à menton blanc depuis la mise en place des mesures de mitigation. Par ailleurs, le taux de survie est négativement corrélé au nombre d'hameçons déployés par les palangriers, mais pas influencé par les variables climatiques telles que la température de surface de la mer ou la concentration en glace de mer.

Cette étude montre d'autre part une augmentation du succès reproducteur, c'est-à-dire de l'élevage d'un poussin jusqu'à son envol pour un couple d'oiseaux, grâce en particulier au contrôle de la population de rats (qui prédatent les œufs et les poussins) sur la colonie d'étude. En conséquence, l'étude montre une augmentation du taux de croissance des populations de pétrels à menton blanc à un seuil permettant l'arrêt du déclin et une potentielle croissance de ces populations depuis la mise en place des mesures de mitigation des captures accidentelles. Le dénombrement des couples reproducteurs sur une autre colonie de l'île de La Possession soutient ces résultats en montrant une augmentation de 38% de leur densité entre 2004 et 2017. Bien qu'il ne faille pas négliger l'effet positif de la régulation des prédateurs introduits sur les sites de nidification, les mesures de mitigation des captures accidentelles dans les pêcheries seraient le principal facteur de ces améliorations. En effet, les variations du taux de croissance des populations étaient plus sensibles aux variations de la survie qu'à celles du succès reproducteur. Les Procellariiformes, dont font partie les pétrels à menton blanc, sont des espèces à stratégie de vie lente (vie longue, faible taux de reproduction, longs délais de maturité des jeunes) dont les populations sont généralement très sensibles à la mortalité.

Ces résultats sont particulièrement encourageants pour la préservation des espèces menacées par les activités de pêche non raisonnées ou peu régulées en haute-mer. Tout en démontrant l'efficacité des mesures de mitigation mises en œuvre, ils valorisent également l'important investissement des acteurs du territoire (Territoire des TAAF, MNHN, armements de pêche, etc.) pour la protection de la biodiversité.

Introduction

Managing industrial fishing activities remains an urgent and crucial challenge for marine biodiversity conservation and food security (Zhou et al., 2010). Massive and selected marine resources exploitation causes a considerable impact on marine fish stocks and ecosystems' structures (Pauly et al., 2005), causing death by accidentally catching non-targeted species of pelagic vertebrate top-predators (sharks, turtles, marine mammals and seabirds) whose populations have severely declined in the last decades (Lewison et al., 2014; Nel et al., 2002; Stevens et al., 2000). Large marine vertebrates play a major role on the stability of trophic webs (Estes et al., 2011) and provide unique evolutionary innovations (Kelley & Pyenson, 2015). To reduce this impact, bycatch mitigation measures were developed, tested and implemented since the early 2000's. They have led to substantial reductions in bycatch of large marine vertebrates in several fisheries worldwide (Cox et al., 2007; Phillips et al., 2016). However, the long-term efficiency of bycatch mitigation measures on trends and abundances of concerned populations may be challenging to estimate and has been poorly assessed.

Seabird conservation state is of concern with 28% of their species globally threatened (Croxall et al., 2012) and 66% of albatrosses and large petrels species actually listed by the Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels (ACAP) as a priority (Phillips et al., 2016). Fishery bycatch has been identified as the most impacting threat on those species and alien species predation as the threat that affects the more numerous of those species (Dias et al., 2019). Many of them share their foraging areas with fishing vessels that they follow – because Procellariiforms use their sense of smell to track food – in order to take advantage of food opportunities such as fishing waste and baits. This increases hooking or entanglement risks and leads to the death of hundreds of thousands of seabirds every year (Tuck et al., 2003; Žydelis et al., 2013). This massive additive mortality is highly problematic for long-lived marine pelagic species such as seabirds characterised by slow demographic strategies due to long generation time, low fecundity and delayed maturity (Hamer et al., 2001). Their populations are sensitive to small variations in adult mortality (Caswell, 2001). Since the early 2000's, the scientific community, the non-governmental organisations, the countries that have ratified the ACAP and the Regional Fisheries Management Organisations (RFMOs) spent considerable efforts to

develop and implement effective mitigation measures in order to significantly reduce or completely remove this threat. Measures include bird-scaring streamer lines, line weighting, night setting, and establishment of protected areas (Løkkeb, 2011; Wolfaardt et al., 2016). Unfortunately, many threatened species do not yet benefit from sufficient mitigation measures implementation (Gilman et al., 2014).

Many studies showed the potential or direct efficacy of bycatch mitigation measures (Gilman, 2011; Maree et al., 2014), but little is known about their long-term effect on population dynamics and trends (Forney et al., 2020; van Beest et al., 2017). Furthermore, none of the studies investigated the retrospective efficiency of these measures on seabird demography and population dynamics. This knowledge is yet crucial to enhance the measures' implementation and to allow management optimisation of threatened populations (van Beest et al., 2017). Assessing the retrospective effect of bycatch mitigation measures could be challenging because of the complexity of the targeted species' phenology and their large scale at-sea distributions, the need of long-term monitoring data necessary to detect demographic changes, and the need to account for other factors that can potentially affect their population dynamics. Indeed, seabird populations can also be threatened by climate change, human disturbance, pollution, diseases and alien introduced predators (Croxall et al., 2012). Moreover, as long as fishing effort data remain sparse and inaccurate due to insufficient global fisheries control, especially in international waters, highlighting the effect of fishing activities on seabird populations remain difficult (Genovart et al., 2017) as well as the implementation of bycatch mitigation measures. Our aim was to evaluate the impact of fishery bycatch and implementation of mitigation measures on a vulnerable seabird, the white-chinned petrel (*Procellaria aequinoctialis*), which is one of the most accidentally captured petrel in pelagic fisheries targeting tuna species in South Atlantic and Indian Oceans, and in demersal longline fisheries practices targeting Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in South Indian Ocean and in Southern Ocean (Weimerskirch et al., 1999). The species was also largely threatened by trawl fisheries that occurred in their sub-tropical wintering areas (Croxall, 2008) and in subantarctic waters until the mid-1990's (Watkins et al., 2008; Weimerskirch et al., 2000).

We took advantage of long-term capture-recapture and population datasets of a white-chinned petrel population breeding at Possession Island, Crozet archipelago, to i) estimate demographic parameters before and after the implementation of bycatch mitigation measures in the subantarctic French exclusive economic zone (EEZ) and in waters managed by the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR); ii) test for temporal trends in demographic parameters and assess the relationship with fishing efforts and climate variables; iii) model the population dynamics and assess the effect of the implementation of bycatch mitigation measures and of the control of an introduced predator on the population growth rate; and iv) estimate breeding population density using distance sampling data from line-transect surveys conducted on land in 2011 and 2017.

There is evidence that longline fisheries bycatch, climate variability and introduced predators (black rat *Rattus rattus*) impact demographic parameters and population growth rate of the white-chinned petrels from the Crozet archipelago (Barbraud et al., 2008; Jouventin et al., 2003). The acceptance of fishery bycatch as a serious threat by the CCAMLR emerged in the early 1990's, followed by the implementation of strong bycatch mitigation measures since 2003 (Delord et al., 2010; Reid et al., 2010; Delord et al., 2005). In the meantime, the ACAP was ratified by 13 countries including France that integrated it in French law in 2005. Under the hypothesis that bycatch was the main cause of the white-chinned petrel population's decline through additive mortality (Barbraud et al., 2008), and since numbers of white-chinned petrels caught in longlines strongly decreased following the implementation of mitigation measures (CCAMLR, 2020; Delord et al., 2010), we expected i) an increase in survival probability due to reduced direct bycatch mortality, ii) an increase in breeding success since a widowed parent due to its partner death in fisheries may fail to fledge the chick on its own, and iii) a stability or increase in the white-chinned petrel breeding population density.

Material and Methods

Study species and population monitoring

The Ethics Committee of IPEV and the Comité Environnement Polaire approved the field procedures for the French Southern Territories. White-chinned petrels were monitored at Possession island (46° S ; 51° E) (Appendix S1) following two sampling approaches. First, 200 individually marked burrows were investigated each year from the breeding season 1985/1986 (hereafter 1985) to the breeding season 2017/2018 at the study colony of Station de Pompage. Each burrow was visited several times from egg laying (November) to chick fledging (April) to assess the presence of the occupying individuals, their identity, and their breeding status (breeder if an egg was laid, nonbreeder otherwise). Each adult newly captured and all fledglings were marked with a stainless-steel ring on the leg (Barbraud et al., 2008, Appendix S2). Black rats were introduced at Possession Island during the 19th century (Chapuis et al., 1994) and were poisoned yearly during each breeding season since 1994 at the study colony but not elsewhere on Possession Island (Jouventin et al., 2003). Second, in order to estimate breeding population density, line-transect distance sampling surveys were carried out in 2011 and 2017 at Pointe Basse, that hosts a large proportion (25-30%) of white-chinned petrels breeding on Possession Island with relatively high densities of burrows (Barbraud et al., 2008). Surveys were conducted during incubation (early December) and densities of occupied burrows were estimated from line transect distance sampling (Appendix S3).

Modelling demographic parameters

For individuals marked as adults, their encounter history started at first capture. The 32-year time series (from 1986 to 2017) resulted in 842 individual capture histories. To model the transition of individuals in state i at time t to state j at time $t+1$, we estimated the following demographic parameters (Figure 1, Table 1 S4): apparent survival probability (s), the state-specific transitional probability of becoming or remaining a breeder (hereafter breeding probability) (β), success probability (γ), recapture probability (p), and assignment probability (δ). To do so, we constructed a multi-event capture-mark-recapture (MECMR) model (Pradel, 2005) to take account of uncertainty in

breeding success, with four states consisting of one non-breeder state among adults (excluding subadults) (NB), two breeder states [failed breeder (FB), successful breeder (SB)], and the dead state (†) that was not observable. Capture histories were coded considering field observations: 0 = not observed, 1 = seen as NB, 2 = seen as FB, 3 = seen as SB, 4 = seen as breeder but status not ascertained. We started with a general model as the model that allowed the most numerous demographic parameters to be estimated independently for each step of time and for each state (Appendix S4).

For individuals marked as chick, their encounter history started at the first return in the study population, from which they were considered as adults. Youngest individuals seen as breeders on the colony were five years old. To estimate juvenile survival and recruitment probabilities we used data from individuals that were marked as chicks only. Our dataset contained 979 individual capture histories of which 61 were seen recruiting. We estimated the following parameters: apparent survival probability (s_n), the probability of first breeding (r_n), as the probability that an individual breeds for the first time (Figure 1), and the recapture probability. To do so, we constructed a multi-state capture-mark-recapture (MSCMR) model (Lebreton et al., 2009; Pradel, 1996) with three states consisting of one juvenile state, one breeder state and the dead state (Appendix S4). The goodness of fit tests (GOF) for MSCMR and MECMR models (Pradel et al., 2003) were performed using U-CARE 2.3.4 (Choquet et al., 2009) (Appendix S4).

Modelling population dynamics

To model the dynamics of the white-chinned petrel population and the effects of different scenarios on the population growth rate (λ), we built a female-only pre-breeding census matrix population model structured by age and breeding status (Caswell, 2001) with seven juvenile age classes and three adult classes according to breeding states (NB, SB and FB, Appendix S5). From this matrix model we performed a sensitivity analysis of λ to changes in demographic parameters, and a retrospective analysis to quantify the contribution of the vital rates to variability in λ (Caswell, 2001).

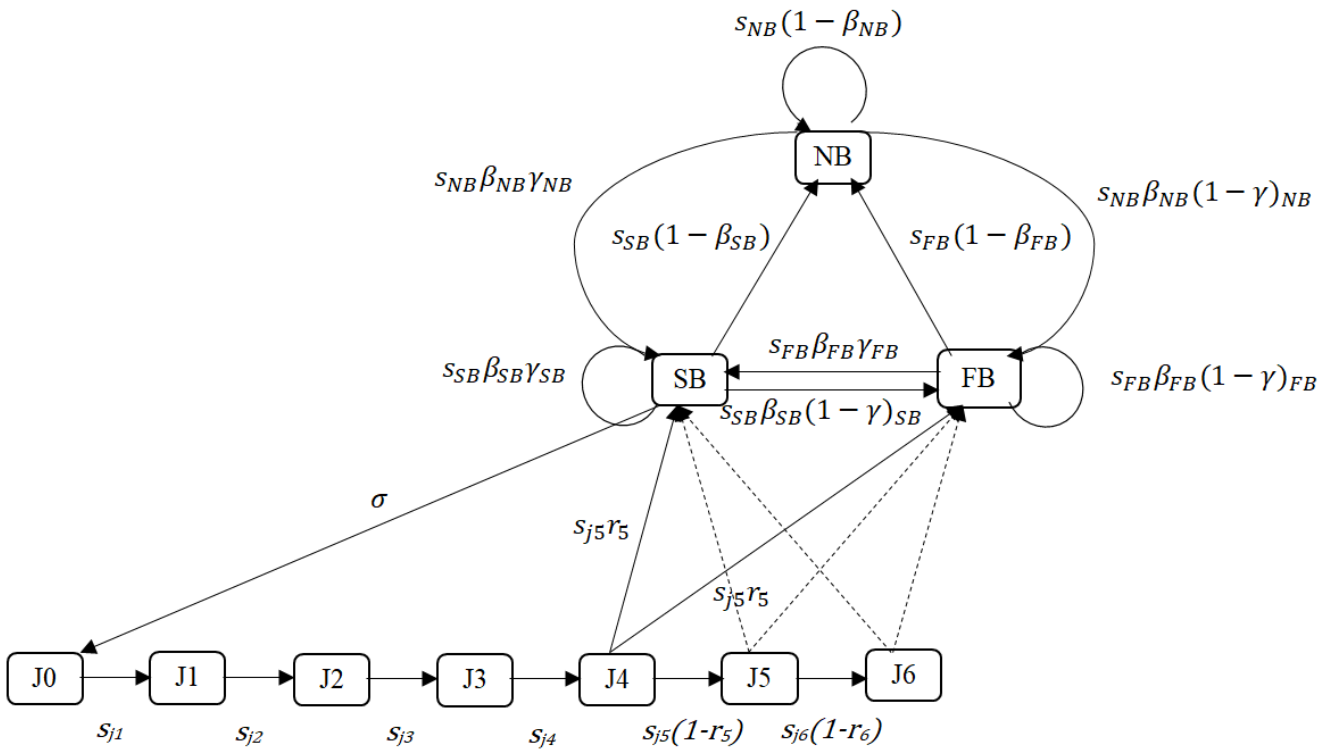


Figure 1: Life-cycle of the white-chinned petrel. SB: breeders that successfully raised a chick until fledging, FB: breeders that failed to fledge a chick, NB: non-breeders. Jn: juvenile (individual that did not yet attempt to breed) of n year(s) old. s : survival probability, β : breeding probability, γ : breeding success probability. σ : sex-ratio. s_{jn} : survival probability for the transition between age n-1 and age n, r_n : recruitment probability for the transition between juvenile of age n to breeder individual.

Then, we estimated λ using six management scenarios according to bycatch mitigation measure implementation and rat control (Appendix S5, Table 1 S5). For each scenario the demographic parameters s , β and γ differed following three periods: 1986-1993 (eight years), when trawl fishing occurred and no rat control occurred; 1994-2004 (11 years), when longline fishing occurred without mitigation measures and rat control occurred; 2005-2017 (13 years), when longline fishing occurred with mitigation measures and rat control occurred. All other parameters remained equal. The first three scenarios had no mitigation measures for fishery bycatch. Scenario (1) used s , β and γ estimated from 1986 to 1993. Scenario (2) used s and β estimated from 1994 to 2004 and γ estimated from 1986 to 1993. Scenario (3) used s , β and γ estimated from 1994 to 2004. We then built three additional scenarios with mitigation measures for fisheries bycatch. We chose 2005 as the year-reference for the

implementation of bycatch mitigation measures because France integrated the ACAP recommendations in the French law in 2005. Scenario (4) used s and β estimated from 2005 to 2017 and γ estimated from 1984 to 1993 (no rat control). Scenario (5) used s , β and γ estimated from 2005 to 2017. Scenario (6) used β and γ estimated from 2005 to 2017, and s for FB and SB individuals estimated as the intercept in the linear relationship between survival and demersal longline fishing effort. This last scenario reflected population dynamics without any additive effect of demersal longline fishing on adult survival.

Environmental stochasticity was modelled using the mean and process variance values of the demographic parameters. We calculated them from the values of demographic parameters estimated by MECMR model and following Gould & Nichols (1998), but ignoring the sampling covariance terms in the calculation of temporal variation in the demographic parameters.

We conducted random effect design Life Table Response Experiments (LTRE) in a retrospective analyses in order to estimate the contribution of each demographic parameter to the variability in the growth rate λ . Following Jenouvrier et al., (2005), we approximated the contributions using the expression $V(\lambda) \approx s(\theta)^2 \text{var}(\theta)$, where $s(\theta)$ is the sensitivity of λ to the demographic parameter.

Effects of covariates on demographic parameters

We chose fisheries and climate covariates that were likely to have an influence on survival, reproduction or breeding parameters, according to white-chinned petrel breeding phenology, distribution at sea (Appendix S6, Table 1 S6, Figures 1 S6, 2S6, 3 S6 & 4 S6) and previous knowledge of the studied population (Barbraud et al., 2008; Catard et al., 2000; Delord et al., 2013; Péron et al., 2010). Fishery covariates included fishing effort from demersal longline during the breeding season, pelagic longline during wintering (i.e. the non-breeding season), illegal, unreported and unregulated (IUU) from Crozet EEZ (CCAMLR, 2018), and the quantity of hakes (*Merluccius spp.*) fished in Namibian EEZ used as a proxy of trawling effort. Climate data included sea surface temperature anomalies (SSTa) and sea surface temperature (SST) during the breeding and non-breeding seasons, sea ice concentration (SIC) during the breeding season, , chlorophyll a concentration

(Chla) during the non-breeding season, southern annular mode (SAM) and southern oscillation index (SOI) without lag and with a lag of one year (Figure 2 S6, Appendix S6).

Relationships between covariates and demographic parameters were fitted using a logit link function: $\text{logit}(\theta) = B_0 + B_1 * X_n$ where θ is the demographic trait, B_0 is an intercept parameter, B_1 is a slope parameter and X_n is the value of the covariate at year n (Appendix S7). As demographic parameters may not respond linearly to a certain climate driver, we also tested for quadratic effects of climate covariates. When for a given demographic parameter a significant effect of a fishery and of a climate covariate was detected, we also tested for the effect of an interaction between the fishery and the climate covariate. Environmental variables were standardised by subtracting the mean and dividing by the standard error, in order to help with model fitting. We performed an environmental sensitivity analysis to assess to which covariate λ was the most sensitive (Appendix S9).

Results

Breeding population density

Burrow occupancy rate was 0.889 ± 0.022 (SE) in 2011 and 0.921 ± 0.017 in 2017. Breeding population density at Pointe Basse was 6.54 active burrows/ha in 1983 and 3.09 active burrows/ha in 2004 (Marteau, 2008). We found that breeding population density at Pointe Basse was 5.65 ± 0.89 (N = 119) in 2011 and 5.68 ± 1.07 active burrows/ha (N = 126) in 2017 (Table 1 S3, Appendix S3).

Demographic parameters

The GOF tests of the MECMR model did not indicate a lack of fit ($\chi^2 = 432.700$, $df = 417$, $p = 0.288$).

The GOF tests of the MSCMR indicated a lack of fit ($\chi^2 = 603.588$, $df = 82$, $p < 0.001$) revealing a trap-dependence, so we used a coefficient of overdispersion ($\hat{c} = 2.58$) for model selection.

The mean observed age at first breeding was 7.3 ± 1.5 years old (median = 7), 82% of the first-time breeders were eight years old or less, 60.7% were seven years old or less and 34.4% were six years old

or less. MSCMR model selection suggested that recruitment started at age five and was 0.061 ± 0.030 , increased at 0.314 ± 0.082 at six years old and was 0.370 ± 0.130 at seven years old and older (Table 2 S4). The selected model suggested constant survival probability among age classes from seven years old at 0.879 ± 0.022 . Mean annual survival probability was estimated from fledging to five years old at 0.781 ± 0.028 .

MECMR model selection indicated that recapture probability was time and state dependent, and was 0.785 ± 0.250 for successful breeders, 0.863 ± 0.180 for failed breeders and 0.047 ± 0.006 for non-breeders. Assignment probability was 0.971 ± 0.004 for failed breeders and was ≈ 1 for successful breeders.

Survival probability was time and state dependent (Figure 2). Mean survival probability of non-breeders was 0.904 ± 0.017 , 0.870 ± 0.099 for successful breeders and 0.844 ± 0.106 for failed breeders. No linear trend was detected in survival probabilities (Table 3 S4).

Breeding probability was time and state dependent and was higher for successful and failed breeders (0.870 ± 0.149 and 0.825 ± 0.147 respectively) than for non-breeders (0.350 ± 0.253) (Figure 2). A positive linear trend was detected for failed breeders (slope = 0.391 ± 0.147) (Table 3 S4).

Success probabilities were time and state dependent (Figure 2). Mean success probabilities were 0.544 ± 0.253 for successful breeders, 0.496 ± 0.213 for failed breeders and 0.489 ± 0.300 for non-breeders. Breeding success probabilities showed significant positive linear trends for successful breeders (slope = 0.501 ± 0.098) and failed breeders (slope = 0.363 ± 0.112) (Table 3 S4).

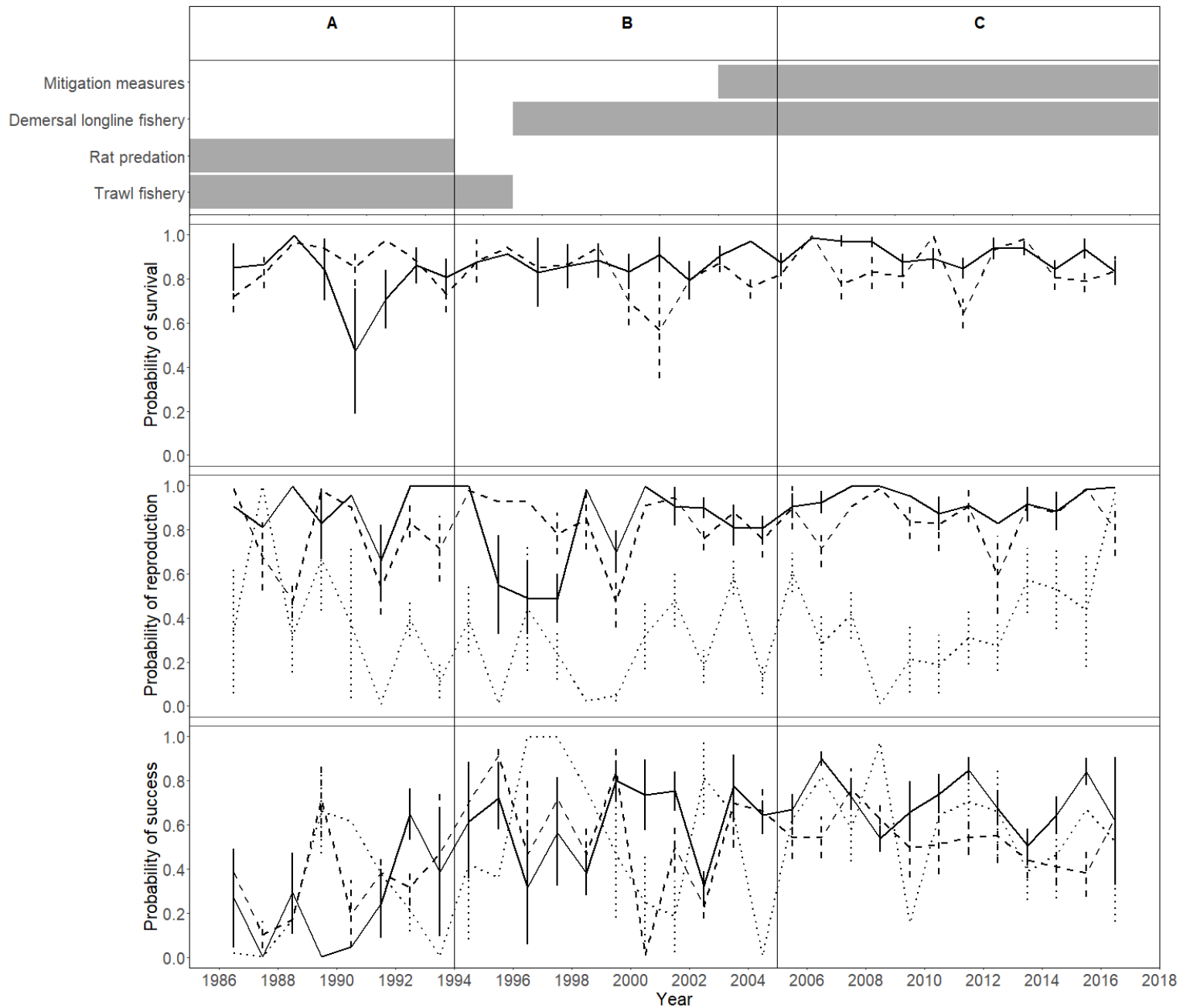


Figure 2: Timeline of fisheries and alien invasive predator (black rat, *Rattus rattus*) and their management in the Crozet EEZ in three periods: A: 1986-1993, B: 1994-2004 and C: 2005-2017 (upper panel) and the demographic parameter estimates of white chinned petrels from the study colony at Possession Island from 1987 to 2017. Solid line: successful breeder, dashed line: failed breeder, dotted line: non-breeder. A: 1986-1993, B: 1994-2004 and C: 2005-2017. Error bars are standard errors.

Population modelling

The stochastic λ obtained from the estimated demographic parameters (average rates for the entire 32-year period) was 0.967 ± 0.062 and did not allow maintenance of the population.

Retrospective analyses indicated that survival of breeding individuals were the demographic parameters that contributed the most in the variability in λ , followed by breeding success of successful individuals and survival of non-breeders (Table 2). Elasticity of the population growth rate was the highest for adult survival, then to juvenile survival, to recruitment at seven years old, to breeding probabilities and to breeding success of breeders (Table 2).

Among the six scenarios combining conservation measures, population modelling indicated that when trawl fisheries operated and no rat control occurred [scenario (1), 1986-1993], and when longline fisheries operated without mitigation measures but rat control occurred [scenario (3), 1994-2004], stochastic λ did not allow maintenance of the population ($\lambda = 0.925 \pm 0.071$ and 0.954 ± 0.060 respectively).

When no rat control occurred, with or without implementation of bycatch mitigation measures in longline fisheries [scenario (4) and scenario (2) respectively, Appendix S5, Figure 1 S5], the population growth rates were $\lambda = 0.959 \pm 0.071$ and 0.914 ± 0.069 respectively (Figure 3).

When longline fisheries with mitigation measures operated and rat control occurred [scenario (5), 2005-2016], the population slightly increased ($\lambda = 1.014 \pm 0.062$) (Figure 3). The scenario with the highest λ was the scenario where breeders' survival was modelled with no additive effect of longline fishery bycatch [scenario (6), $\lambda = 1.035 \pm 0.062$, Figure 3].

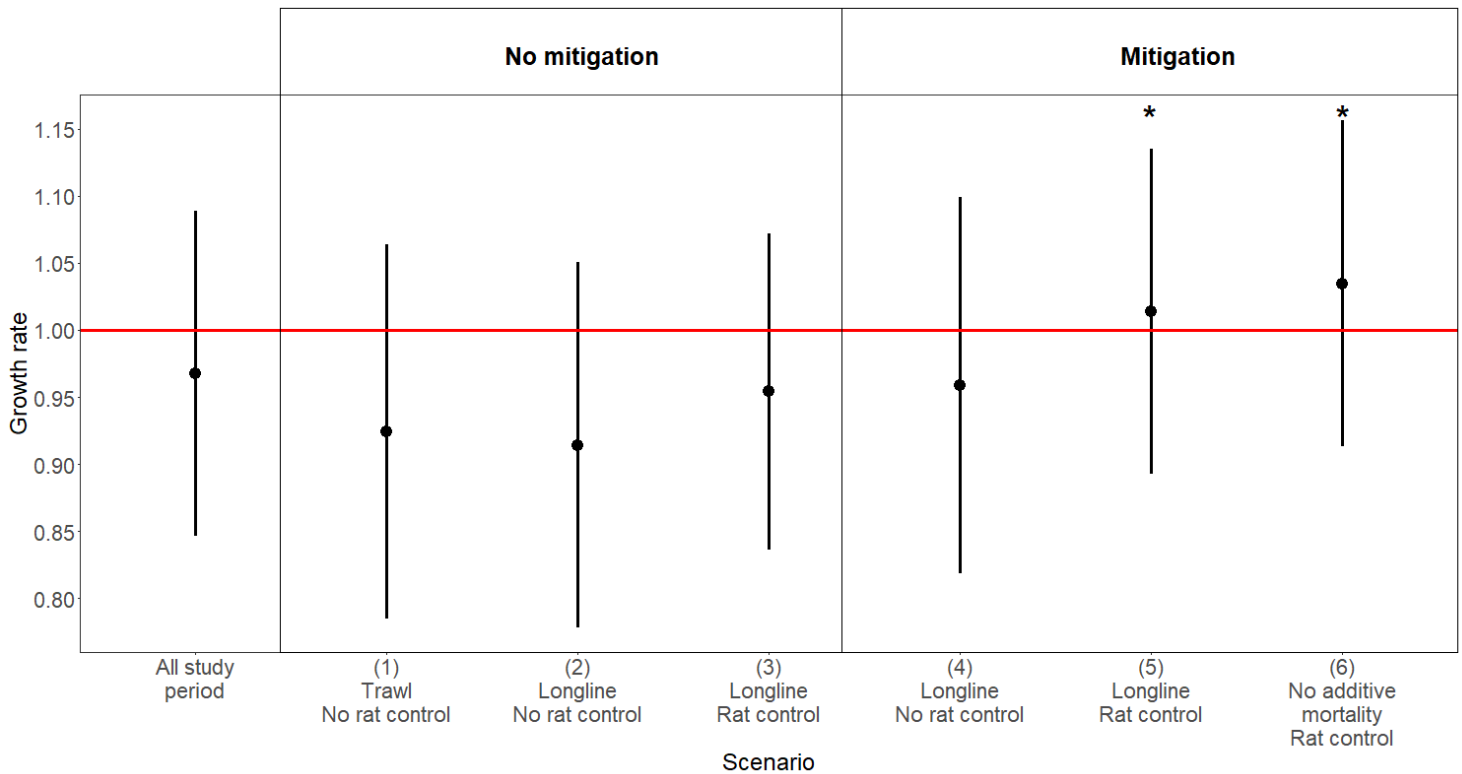


Figure 3: Stochastic population growth rate of white-chinned petrels at Possession Island according to six different management scenarios (see Methods). Error bars are 95% confidence intervals. No mitigation: no implementation of fishery bycatch mitigation measures in the Crozet EEZ, Mitigation: implementation of fishery bycatch mitigation measures in the Crozet EEZ. All study period: from 1986 to 2017. * indicates that the population was not extinct after 100 years and the red line corresponds to the growth rate = 1.

Effect of covariates and environmental sensitivity

There was a significant negative effect of demersal fisheries effort in Crozet EEZ on annual survival probability (slope = -0.512 ± 0.132 , Figures 4 and 5). There was no significant effect of the climatic covariates on survival.

There was evidence for a positive linear effect of SIC in the foraging areas during chick rearing on breeding success of successful breeders (slope = 0.311 ± 0.073 , Figure S8, Table S8), but no effect of detrended SIC was detected. A positive linear effect of SSTa in the wintering area and of SSTa in the breeding area was detected on breeding success of failed breeders (slope = 0.352 ± 0.092) and of successful breeders (slope = 0.333 ± 0.084) respectively, as well as a negative linear effect of SSTa

and of SST in Antarctic ice front area on breeding success of successful breeders (slope = -0.395 ± 0.100 and slope = -0.31 ± 0.076 respectively, Figure S8, Table S8). There was also evidence for quadratic effects of SOI at t-1 on survival of successful breeders and of SIC on breeding success of successful breeders (Figure S8, Table S8).

Population growth rate was the most sensitive to demersal longline fisheries effort around Crozet (Table S9), followed by SIC, SST and SSTa, to which it was between 1.6 and 3.2 less sensitive (Table S9).

Demographic parameter	State	All period	1986-1993	1994-2004	2005-2017
s	SB	0.870 ± 0.099	0.800 ± 0.158	0.871 ± 0.045	0.910 ± 0.053
	FB	0.844 ± 0.106	0.881 ± 0.059	0.810 ± 0.109	0.853 ± 0.105
	NB	0.904 ± 0.017			
β	SB	0.870 ± 0.149	0.881 ± 0.094	0.802 ± 0.207	0.922 ± 0.058
	FB	0.825 ± 0.147	0.772 ± 0.202	0.832 ± 0.123	0.847 ± 0.058
	NB	0.350 ± 0.253	0.443 ± 0.302	0.256 ± 0.198	0.380 ± 0.250
γ	SB	0.544 ± 0.253	0.214 ± 0.224	0.579 ± 0.186	0.693 ± 0.113
	FB	0.496 ± 0.213	0.323 ± 0.199	0.546 ± 0.263	0.546 ± 0.101
	NB	0.489 ± 0.300	0.555 ± 0.248	0.536 ± 0.295	0.293 ± 0.178

Table 1: Mean demographic parameters (s : survival, β : breeding, γ : success) white-chinned petrels at Possession Island and associated standard errors according to breeding state (SB: successful breeder, FB: failed breeder) and to the selected study period.

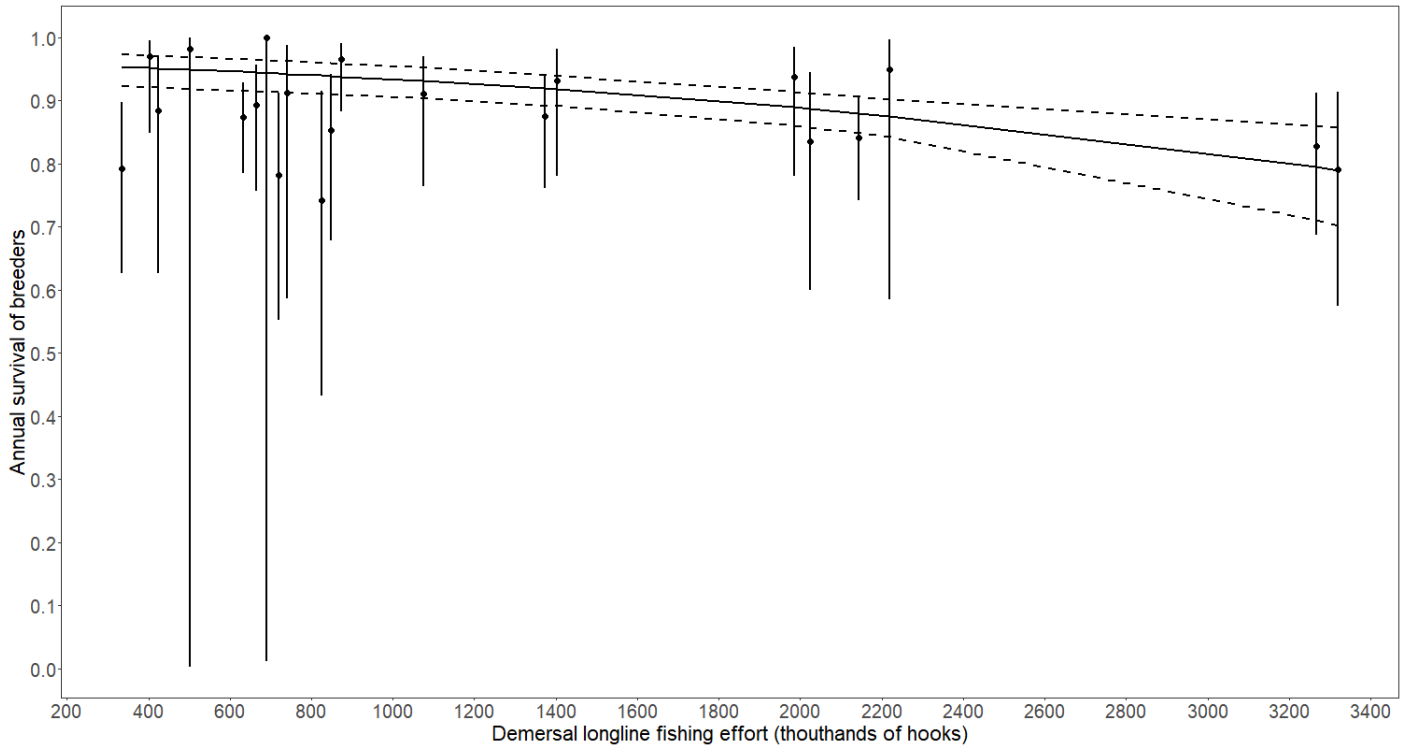


Figure 4: Relationship between annual survival probability of breeders and demersal longline fishing effort (in number of hooks) in the Crozet EEZ. Error bars indicate 95% confidence intervals. The modelled relationship between adult survival and fishing effort is indicated by the black line (intercept = 2.490 ± 0.173 , slope = -0.512 ± 0.130 , in logit scale). Dotted lines indicate 95% confidence intervals.

Parameter	Status	Estimate	Temporal variance	Elasticity	Sensitivity	Contribution (%)
Juvenile survival	j ₁	0.7		0.068	0.094	
	j ₂	0.761		0.068	0.086	
	j ₃	0.796		0.068	0.083	
	j ₄	0.821		0.068	0.080	
	j ₅	0.841		0.068	0.078	
	j ₆	0.857		0.063	0.071	
	j ₇	0.870		0.042	0.046	
Recruitment	j ₅	0.062		<0.001	0.014	
	j ₆	0.314		0.002	0.007	
	j ₇	1		0.042	0.040	
Survival	SB	0.870	0.0095	0.200	0.223	28.0
	FB	0.844	0.0108	0.181	0.201	26.2
	NB	0.844	0.0108	0.108	0.126	10.1
Breeding	SB	0.870	0.0216	0.059	0.066	5.4
	FB	0.825	0.0204	0.049	0.062	4.8
	NB	0.350	0.0635	0.015	0.041	6.5
Success	SB	0.544	0.0635	0.031	0.056	11.9
	FB	0.496	0.0445	0.025	0.047	6.0
	NB	0.489	0.0835	0.008	0.016	1.2

Table 2: Population growth rate sensitivities and elasticities to demographic parameters, and contribution of demographic parameters to the variance ($\text{Var}(\lambda) = 0.004$) in population growth rate for white-chinned petrels at Possession Island, 1987-2017. SB: successful breeder, FB: failed breeder, NB: non-breeder, j_n: juvenile of n years old.

Discussion

While considerable efforts were made for the last two decades in the implementation of bycatch mitigation measures, this study is one of the few that assessed their effects on the demography and dynamic of a threatened population. Our results clearly suggest a positive effect of mitigation measures with i) an increase of the demographic parameter estimates after the implementation of bycatch mitigation measures, ii) a decrease followed by an increase and stabilization of breeding densities before and after implementation, respectively. Results indicated a higher sensitivity of population growth rate to demersal longline fishing effort compared to climate covariates. However, we found that control of invasive predators was also necessary in addition to bycatch mitigation measures to allow long-term persistence of the population.

Role of bycatch mitigation measures on population dynamics

As expected and following implementation of bycatch mitigation, in 2011 the white-chinned petrel breeding population of Pointe Basse seemed to have partly recovered its density of 1983. Despite large confidence intervals, this regain was still detected in 2017 and corresponded to an increase of 38% of the breeding population density between 2004 and 2017. A similar increase was found in populations of another highly accidentally caught large pelagic marine species, the porpoise (*Phocoena phocoena*) in California since the limitation of bycatch (Forney et al., 2020). Pointe Basse being the largest breeding colony of white-chinned petrels of Possession Island, we are convinced that this increase reflected the trend for the entire island breeding population. Supporting this and in spite of large confidence intervals of population growth rates that may assume stationary populations in all scenarios, population modelling indicated an increase of the population growth rate at the study colony of Station de Pompage from the scenario (3) to the scenario (5), that coincided with an increase in survival probability (from 0.87 to 0.91) and in breeding success probability (from 0.58 to 0.69) from the period 1995-2004 to the period 2005-2017. This corresponded to a change in longline fishery practices when bycatch mitigation measures were strongly reinforced in the French EEZ. However, our matrix population models did not include immigration which could not be estimated due to a lack

of data. Thus we cannot exclude that the slight discrepancy between the observed population growth rate estimated from breeding densities between 2004 and 2011 (1.090) and the population growth rate obtained from scenario 6 (1.035) was partly due to immigration of white-chinned petrels to Pointe Basse.

In bycatch studies, much attention was focused on survival rates of threatened populations (Gianuca et al., 2019; Lewison & Crowder, 2003), because of the direct effect of bycatch on survival by additive mortality (Barbraud et al., 2008), which can have a major influence on population trends because of the strong sensitivity of the populations growth rate to this parameter in long-lived species (Gianuca et al., 2019; Rolland et al., 2009; Jenouvrier et al., 2005). Our results are supportive of these statements since i) the highest survival probabilities of the white-chinned petrel population were observed after the implementation of bycatch mitigation measures, ii) this led to an increasing population, iii) population growth rate was more sensitive to demersal longline fishing effort than to climate covariates which impacted breeding parameters. Moreover, assessing the relationship between demersal longline fisheries effort and survival probability allowed us to estimate survival with no additive mortality due to fisheries bycatch (0.923 ± 0.012). This was very close to the survival probability estimated during the period with bycatch mitigation measures (2005-2017), but also to the survival of other closely related Procellariiform species (Gianuca et al., 2019; Oro et al., 2004). Strong site and mate fidelity in this population (Bried & Jouventin, 1999) and no evidence of ring loss suggest that adult survival estimates were poorly biased due to emigration.

Although we did not find any significant relationship between breeding probability and fishing effort covariates, we cannot exclude that bycatch mitigation measures positively affected these demographic parameters and contributed to explain part of their increases between the periods 1995-2004 and 2005-2017. Indeed, bycatch may accentuate breeding failures in species with bi-parental care and may also decrease breeding probability due to widowhood (Mills & Ryan, 2005).

Fisheries bycatch, rat predation and climate as drivers of population dynamics

According to our results and to Barbraud et al. (2008), the white-chinned petrel population from Possession Island declined when trawl fisheries (1986-1993, scenario (1)) and longline fisheries (1994-2004, scenario (2)) were operating in the Crozet EEZ without or with partial mitigation measures. Our results suggest that fisheries bycatch may have been the main driver of this decline, such as it was a serious threat for several albatross populations (Lewison & Crowder, 2003; Pardo et al., 2017) and sea turtles (Lewison et al., 2004). Indeed, we found a negative relationship between survival and longline fishing effort and low survival probability prior to the implementation of fisheries bycatch mitigation measures. The population growth rate was most sensitive to this covariate, and population modelling indicated an increase in population growth rate when mitigation measures were implemented. In the Crozet EEZ, toothfish longline fisheries appeared in the mid-1990s and ended trawling fisheries. At that time there was no mitigation measure for seabird bycatch and IUU fisheries operated intensively until the early 2000s (Österblom & Sumaila, 2011). During the 1980s, tuna fishing effort increased in the South Indian Ocean and could also have affected the white-chinned petrel population [we observed the lowest survival probability (0.47) in 1991], as has been observed for albatross populations (Tuck et al. 2001; Nel et al., 2002). Low survival and breeding success probabilities estimated around 2000 may also be due to poor food availability and high fishing effort like it was found on albatross species (Pardo et al., 2017). Those major changes in fishing practices (Duhamel et al., 2011) that could have had contrasted effects on seabird populations and other large marine predators, and the lack of reliable fishing effort data from the RFMOs, in particular in tuna fishery practices (Gilman, 2011; Rolland et al., 2009), could partly hinder the complete role of fisheries bycatch in population declines.

The improvement and stabilisation of the white-chinned petrel breeding success was probably largely due to rat control in the study colony that occurred since 1994 (Jouventin et al., 2003). We found an increase from 21% to 58% in success probability after the implementation of rat control and before the implementation of fishery bycatch mitigation measures. Such an impact of rat predation on breeding

success suggests that the white-chinned petrel population may be stable without rat control but could hardly increase, whether bycatch mitigation measures were implemented or not. As a consequence all population scenarios (3, 5, 6) in which the effect of rat control was taken into account lead to an increase in population growth rate compared to scenarios in which this effect was not accounted for. Rat control may have also benefited to the breeding probability since a high breeding success could favour site and partner fidelity (Bried & Jouventin, 1999).

Only breeding success was found to be affected by climate covariates, and the sensitivity of population growth rate to these covariates was lower than sensitivity to longline fishing effort. Our results suggest that the increase in breeding success during the study period was also likely due the increase of SIC from the early 2000s. Although variations in SSTa affected breeding success, there was no temporal trend for these covariates.

Conservation implications

Showing improvement in a large pelagic marine population following the implementation of fisheries bycatch mitigation measures is encouraging. Such results highlight not only the efficacy of these measures, but how those populations recover after a relatively important decrease. Our results showed that after the control of rat predation, the implementation of bycatch mitigation measures was crucial for population maintenance and is likely to become more and more important with the rise of new threats such as climate change, diseases, or pollution. We view this study as an achievement of the significant efforts employed in the conservation of albatrosses and large petrels threatened by fisheries bycatch. This highlights the responsibilities that countries and RFMOs share for the conservation and management of endangered species (Beal et al., 2021). We hope that it will encourage not only the managers to maintain and reinforce protection measures, but also the scientific community to evaluate the demographic and population consequences of such measures.

Rats were introduced in many islands (Jones et al., 2008) and their presence is a well-known threat to seabirds (Croxall et al., 2012), including white-chinned petrels. Based on our results, we recommend rat eradication from Possession Island to allow the long-term persistence of this petrel population.

Considering that different species may be impacted by the same threats but with different intensities, efforts in conservation should be important in eradicating rat predation simultaneously with serious fisheries bycatch mitigation management. Our adult survival estimate obtained with no additive mortality due to fisheries bycatch remains slightly higher than the average survival during the period 2005-2017. This may suggest that there is still some additional mortality due to bycatch within the at sea distribution of this white-chinned petrel population. Recent reports from the Crozet EEZ indicate extremely low bycatch mortality in legal longline fisheries (≤ 6 white-chinned petrels per year in average, (CCAMLR, 2020). Therefore, it is likely that additive mortality is still occurring in international waters where efforts are needed to implement effective mitigation measures.

Authors' contributions

All the authors conceived the ideas and designed methodology. KD, AC: data acquisition and preparation; AD, CB : data analysis and processing, led the writing of the manuscript. All authors edited and revised the manuscript and approved the final version.

Acknowledgments

We warmly thank all the fieldworkers who participated in the long-term studies as part of the program IPEV 109 (PIs C. Barbraud, H. Weimerskirch, P. Jouventin, J. L. Mougin). We thank D. Joubert for data management. We thank Institut Polaire Français (IPF), Terres Australes et Antarctiques Françaises, Réserve Naturelle Nationale des TAF and Zone Atelier Antarctique (LTSER France) for logistical and financial support. We are grateful to the National Association of Research and Technology (ANRT) for the funding of A. Dasnon. We thank the Museum National d'Histoire Naturelle (C. Péron, C. Chazeau, P. Pruvost, A. Martin—PECHEKER database). The contribution of captains, crews and fishery observers who collected the data is gratefully acknowledged.

References

- Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K., & Weimerskirch, H. (2008). Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, *45*(5), 1460–1467.
- Beal, M., Dias, M. P., Phillips, R. A., Opper, S., Hazin, C., Pearmain, E. J., Adams, J., Anderson, D. J., Antolos, M., & Arata, J. A. (2021). Global political responsibility for the conservation of albatrosses and large petrels. *Science Advances*, *7*(10), eabd7225.
- Bried, J., & Jouventin, P. (1999). Influence of breeding success on fidelity in long-lived birds: An experimental study. *Journal of Avian Biology*, 392–398.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation* (2nd ed). Sinauer Associates.
- Catard, A., Weimerskirch, H., & Cherel, Y. (2000). Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series*, *194*, 249–261.
- CCAMLR. (2018). *Fishery Report 2018: Dissostichus eleginoides Crozet Island French EEZ (Subarea 58.6) | CCAMLR*. <https://www.ccamlr.org/en/document/publications/fishery-report-2018-dissostichus-eleginoides-crozet-island-french-eez-subarea>
- CCAMLR. (2020). *Fishery Report 2020: Dissostichus eleginoides at Crozet Island French EEZ (Subarea 58.6)*. https://fishdocs.ccamlr.org/FishRep_CI_TOP_2020.pdf
- Chapuis, J. L., Boussès, P., & Barnaud, G. (1994). Alien mammals, impact and management in the French subantarctic islands. *Biological Conservation*, *67*(2), 97–104.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography*, *32*(6), 1071–1074.
- Cox, T. M., Lewison, R. L., Žydelis, R., Crowder, L. B., Safina, C., & Read, A. J. (2007). Comparing effectiveness of experimental and implemented bycatch reduction measures: The ideal and the real. *Conservation Biology*, *21*(5), 1155–1164.

- Croxall, J. P. (2008). Seabird mortality and trawl fisheries. *Animal Conservation*, *11*(4), 255–256.
- Croxall, J. P., Butchart, S. H., Lascelles, B. E. N., Stattersfield, A. J., Sullivan, B. E. N., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, *22*(1), 1–34.
- Delord, K., Barbraud, C., Bost, C. A., Cherel, Y., Guinet, C., & Weimerskirch, H. (2013). *Atlas of top predators from French Southern Territories in the Southern Indian Ocean*. CEBC-CNRS.
- Delord, K., Gasco, N., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2010). Multivariate effects on seabird bycatch in the legal Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands. *Polar Biology*, *33*(3), 367–378.
- Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Micol, T. (2005). Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *Cambridge Science*, *12*, 53–80.
- Dias, M. P., Martin, R., Pearmain, E. J., Burfield, I. J., Small, C., Phillips, R. A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P. G., & Croxall, J. P. (2019). Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation*, *237*, 525–537.
- Duhamel, G., Pruvost, P., Bertignac, M., Gasco, N., & Hauteceur, M. (2011). Major fishery events in Kerguelen Islands: *Notothenia rossi*, *Champscephalus gunnari*, *Dissostichus eleginoides*—Current distribution and status of stocks. *The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystem and Fisheries (Eds Duhamel G, Welsford DC)*, 275–286.
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., & Jackson, J. B. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, *333*(6040), 301–306.
- Forney, K. A., Moore, J. E., Barlow, J., Carretta, J. V., & Benson, S. R. (2020). A multidecadal Bayesian trend analysis of harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) populations off California relative to past fishery bycatch. *Marine Mammal Science*.
- Genovart, M., Doak, D. F., Igual, J.-M., Sponza, S., Kralj, J., & Oro, D. (2017). Varying demographic impacts of different fisheries on three Mediterranean seabird species. *Global Change Biology*, *23*(8), 3012–3029. <https://doi.org/10.1111/gcb.13670>

- Gianuca, D., Votier, S. C., Pardo, D., Wood, A. G., Sherley, R. B., Ireland, L., Choquet, R., Pradel, R., Townley, S., & Forcada, J. (2019). Sex-specific effects of fisheries and climate on the demography of sexually dimorphic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, 88(9), 1366–1378.
- Gilman, E. L. (2011). Bycatch governance and best practice mitigation technology in global tuna fisheries. *Marine Policy*, 35(5), 590–609.
- Gilman, E., Passfield, K., & Nakamura, K. (2014). Performance of regional fisheries management organizations: Ecosystem-based governance of bycatch and discards. *Fish and Fisheries*, 15(2), 327–351.
- Gould, W. R., & Nichols, J. D. (1998). Estimation of temporal variability of survival in animal populations. *Ecology*, 79(7), 2531–2538.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A., & Burger, J. (2001). Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. *Biology of Marine Birds*, 217–261.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2005a). Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, 86(11), 2889–2903.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2005b). Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, 86(11), 2889–2903.
- Jones, H. P., Tershy, B. R., Zavaleta, E. S., Croll, D. A., Keitt, B. S., Finkelstein, M. E., & Howald, G. R. (2008). Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. *Conservation Biology*, 22(1), 16–26.
- Jouventin, P., Bried, J., & Micol, T. (2003). Insular bird populations can be saved from rats: A long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet archipelago). *Polar Biology*, 26(6), 371–378.
- Kelley, N. P., & Pyenson, N. D. (2015). Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene. *Science*, 348(6232).
- Lebreton, J.-D., Nichols, J. D., Barker, R. J., Pradel, R., & Spendelov, J. A. (2009). Modeling individual animal histories with multistate capture–recapture models. *Advances in Ecological Research*, 41, 87–173.

- Lewison, R. L., & Crowder, L. B. (2003). Estimating fishery bycatch and effects on a vulnerable seabird population. *Ecological Applications*, 13(3), 743–753.
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Wallace, B. P., Moore, J. E., Cox, T., Zydelski, R., McDonald, S., DiMatteo, A., Dunn, D. C., & Kot, C. Y. (2014). Global patterns of marine mammal, seabird, and sea turtle bycatch reveal taxa-specific and cumulative megafauna hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(14), 5271–5276.
- Lewison, R. L., Freeman, S. A., & Crowder, L. B. (2004). Quantifying the effects of fisheries on threatened species: The impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecology Letters*, 7(3), 221–231.
- Løkkeborg, S. (2011). Best practices to mitigate seabird bycatch in longline, trawl and gillnet fisheries—Efficiency and practical applicability. *Marine Ecology Progress Series*, 435, 285–303.
- Maree, B. A., Wanless, R. M., Fairweather, T. P., Sullivan, B. J., & Yates, O. (2014). Significant reductions in mortality of threatened seabirds in a South African trawl fishery. *Animal Conservation*, 17(6), 520–529.
- Marteau, C. (2008). *Impact de la pêche à la légine austral sur les populations de petrels à menton blanc et petrel gris de Crozet et Kerguelen*. Ecole Pratique des Hautes Etudes, unpublished report.
- Mills, M. S., & Ryan, P. G. (2005). Modelling impacts of long-line fishing: What are the effects of pair-bond disruption and sex-biased mortality on albatross fecundity? *Animal Conservation*, 8(4), 359–367.
- Nel, D. C., Ryan, P. G., Crawford, R. J., Cooper, J., & Huyser, O. A. (2002). Population trends of albatrosses and petrels at sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biology*, 25(2), 81–89.
- Oro, D., Cam, E., Pradel, R., & Martínez-Abraín, A. (2004). Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1537), 387–396.

- Österblom, H., & Sumaila, U. R. (2011). Toothfish crises, actor diversity and the emergence of compliance mechanisms in the Southern Ocean. *Global Environmental Change*, 21(3), 972–982.
- Pardo, D., Forcada, J., Wood, A. G., Tuck, G. N., Ireland, L., Pradel, R., Croxall, J. P., & Phillips, R. A. (2017). Additive effects of climate and fisheries drive ongoing declines in multiple albatross species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(50), E10829–E10837.
- Pauly, D., Watson, R., & Alder, J. (2005). Global trends in world fisheries: Impacts on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1453), 5–12.
- Péron, C., Delord, K., Phillips, R. A., Charbonnier, Y., Marteau, C., Louzao, M., & Weimerskirch, H. (2010). Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series*, 416, 267–284.
- Phillips, R. A., Gales, R., Baker, G. B., Double, M. C., Favero, M., Quintana, F., Tasker, M. L., Weimerskirch, H., Uhart, M., & Wolfaardt, A. (2016). The conservation status and priorities for albatrosses and large petrels. *Biological Conservation*, 201, 169–183.
- Pradel, R. (1996). Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 703–709.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61(2), 442–447.
- Pradel, R., Wintrebert, C. M., & Gimenez, O. (2003). A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, 59(1), 43–53.
- Reid, E., Sullivan, B., & Clark, J. (2010). Mitigation of seabird captures during hauling in CCAMLR longline fisheries. *CCAMLR Science*, 17, 155–162.
- Rolland, V., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2009). Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian yellow-nosed albatross. *Biological Conservation*, 142(5), 1084–1095.

- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 476–494.
- Tuck, G. N., Polacheck, T., & Bulman, C. M. (2003). Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biological Conservation*, 114(1), 1–27.
- van Beest, F. M., Kindt-Larsen, L., Bastardie, F., Bartolino, V., & Nabe-Nielsen, J. (2017). Predicting the population-level impact of mitigating harbor porpoise bycatch with pingers and time-area fishing closures. *Ecosphere*, 8(4), e01785.
- Watkins, B. P., Petersen, S. L., & Ryan, P. G. (2008). Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: An assessment of impacts in South African waters. *Animal Conservation*, 11(4), 247–254.
- Weimerskirch, H., Capdeville, D., & Duhamel, G. (2000). Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and long-liners in the Kerguelen area. *Polar Biology*, 23(4), 236–249.
- Weimerskirch, H., Catard, A., Prince, P. A., Cherel, Y., & Croxall, J. P. (1999). Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: From the tropics to Antarctica. *Biological Conservation*, 87(2), 273–275.
- Wolfaardt, A., Favero, M., & Walker, N. (2016). ACAP advice for reducing the impact of pelagic longline fishing operations on seabirds. *Report to the 12th IOTC Working Party on Ecosystems and Bycatch-IOTC-2016-WPEB12-34*.
- Zhou, S., Smith, A. D., Punt, A. E., Richardson, A. J., Gibbs, M., Fulton, E. A., Pascoe, S., Bulman, C., Bayliss, P., & Sainsbury, K. (2010). Ecosystem-based fisheries management requires a change to the selective fishing philosophy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(21), 9485–9489.
- Žydelis, R., Small, C., & French, G. (2013). The incidental catch of seabirds in gillnet fisheries: A global review. *Biological Conservation*, 162, 76–88.

VI. Discussion générale

Face à l'urgence de protéger les écosystèmes il est crucial d'acquérir des connaissances solides sur les populations qui les composent afin de développer et d'ajuster au mieux les mesures de conservation et de gestion. Au sein d'une réserve aussi récente que la RNN-TAF, et bien que les chercheurs travaillent sur ces écosystèmes depuis de nombreuses décennies afin de mieux comprendre les organismes et le fonctionnement de leurs populations, il incombe au gestionnaire de compléter les connaissances les plus lacunaires et d'adapter les suivis au caractère précieux de ces milieux, comme le préconise le plan de gestion. Les différents résultats obtenus durant cette thèse montrent l'étendue et la complexité de la tâche. Les méthodes d'acquisition des données doivent être réfléchies en amont et adaptées au mieux à la problématique donnée, mais aussi aux contraintes liées à l'espèce étudiée et à son écosystème. Ce travail est un préambule à l'amplitude des méthodes qui peuvent être appliquées, renforcées et optimisées pour le suivi des oiseaux marins dans les terres australes françaises. Il reste de nombreuses lacunes dans la connaissance des populations d'espèces à nidification hypogée et la complexité inhérente aux espèces qui nichent dans les habitats rocheux côtiers concerne aussi d'autres espèces dont les populations sont encore extrêmement méconnues comme les sternes (sterne couronnée *Sterna vittata* et sterne des Kerguelen *S. virgata*), le goéland dominicain (*Larus dominicanus*) ou le petit chionis (*Chionis minor*). Le développement de nouvelles technologies pouvant être utile aux recensements et aux dénombrements, aidera grandement le gestionnaire.

1/ Efficacité des méthodes de comptage des oiseaux marins

La bibliographie scientifique actuelle fournit de nombreux guides à l'élaboration de protocoles de comptage applicables aux populations d'oiseaux marins qui nichent dans les territoires austraux (ex.: Buckland et al., 2004; Burger & Lawrence, 2000; Parker & Rexer-Huber, 2016; Thompson et al., 1998; Williams et al., 2002; Wolfaardt & Phillips, 2013; Yoccoz et al., 2001)

Les recommandations issues de ces travaux antérieurs ont été appliquées au mieux dans l'élaboration des protocoles de suivis au sein de la RNN-TAF, mais leur efficacité pour le suivi des populations les plus complexes à prospecter restait à explorer. L'efficacité doit en effet être considérée en fonction de l'objectif visé : le but de l'analyse est-il d'estimer la richesse spécifique, la distribution d'une population, son abondance générale, ses tendances temporelles, ou encore les mécanismes sous-jacents aux tendances observées ? Par ailleurs, d'autres facteurs doivent être pris en considération pour définir la méthode : l'effort d'échantillonnage nécessaire, l'impact potentiel des prospections cumulées à la fois sur les espèces et sur l'habitat, ainsi que la justesse des résultats en fonction des biais potentiels et des méthodes statistiques utilisées.

1/ a - Définir les bases des inventaires

Choix de l'espèce

Le choix de l'espèce d'intérêt est souvent clairement défini et à l'initiative de l'étude de population qui sera menée. Dans le cadre de la conservation, ce choix sera dirigé vers des problématiques d'acquisition de connaissances soit pour comprendre et mesurer les causes et l'étendue des menaces si une population est en déclin avéré, soit pour faire un état de la population en amont d'un potentiel déclin pour surveiller et prévenir ces menaces si une population n'est pas connue. L'acquisition de connaissances sur les populations d'espèces à nidification côtière en petites colonies éparses et sur les Procellariiformes fouisseurs a été identifiée comme prioritaire dans le cadre du plan de gestion de la RNN-TAF puisque les informations concernant ces populations étaient jusqu'à présent quasiment nulles. Leur étude est à l'origine de cette thèse et aussi d'un intérêt certain sur d'autres territoires (Bird et al., 2022).

Choix de la population

La population prend des sens différents en statistique et en écologie. Dans le cas d'une étude démographique, la population écologique peut coïncider avec la population statistique. Dans cette thèse, nous parlons de population écologique pour désigner l'ensemble des individus d'une même espèce qui nichent sur une même île ou sur un même archipel, et d'une colonie pour l'ensemble des individus issus de cette population et qui nichent de manière regroupée à un endroit ponctuel de cet archipel. C'est généralement la définition qui est implicitement retenue dans les études de population sur les oiseaux marins qui nichent sur des îles (Heinänen et al., 2008). Mais sur un territoire aussi étendu et diversifié que Kerguelen, cette définition de population écologique peut être controversée. Elle n'est valable que si un mélange des individus de l'entièreté de cette population est plausible, ce qui suppose à la fois une capacité de dispersion et une proximité génétique suffisante à la reproduction. Sur un tel territoire, le choix sera souvent judicieux de restreindre la population statistique à une partie de la population écologique, bien que ce choix implique des limitations à l'extrapolation. Nous avons donc utilisé le terme population seul dans la suite de cette discussion pour désigner la population écologique.

Choix de l'aire d'échantillonnage

L'aire d'échantillonnage détermine les limites géographiques des informations acquises au cours de l'étude puisque les informations extraites au sein de cette aire pourront difficilement être extrapolées à d'autres aires non échantillonnées. Sa définition doit être réfléchie et basée sur les connaissances déjà acquises sur l'espèce si elles existent. Cette aire pourra alors cibler les habitats où l'espèce d'intérêt est effectivement présente afin d'éviter de complexifier l'étude en considérant les zones d'absence évidente. Par exemple, les espèces à nidification côtière ne seront pas recherchées dans les terres, vu qu'elles n'y accèdent pas. En limitant l'aire d'échantillonnage aux contraintes environnementales qui s'appliquent sur la répartition de la population d'intérêt, les efforts d'échantillonnage seront optimisés et l'impact de la présence humaine sur l'environnement limité. Dans le cas de suivis temporels, il peut être plus efficace de limiter l'aire d'échantillonnage à une portion de la population considérée comme

suffisante en taille et représentative de la population générale afin d'y concentrer les efforts nécessaires à l'obtention d'estimations précises et répétables. Si la distribution de l'espèce ou ses préférences d'habitat sont totalement inconnues, il sera judicieux d'orienter le choix vers une aire d'échantillonnage très large ou éparse, comme ce fut le cas des prospections côtières du premier chapitre de cette thèse. L'étude dans ce cas sera préliminaire à des études futures mieux ciblées.

Moment de prospection

Le moment des prospections est une dimension déterminante qui doit être choisie avec soin en complément des choix spatiaux et spécifiques. Les oiseaux marins ne sont sur les colonies que le temps de la reproduction et leur comportement peut différer au cours de la saison reproductive. C'est le cas par exemple du pétrel à menton blanc qui a un comportement de recherche alimentaire et de présence à la colonie différent durant l'incubation et durant les soins aux poussins (Catard et al., 2000). Nous avons suggéré dans notre deuxième chapitre que ce changement de comportement puisse être à l'origine d'un changement dans la détection acoustique de l'espèce sur les colonies. Le moment auquel effectuer les prospections doit donc être ajusté stratégiquement en fonction de la phénologie des espèces. Le moment doit également intégrer les variations nycthémérales puisque certaines espèces seront plus actives à un moment précis dans la journée. Les enregistrements des pétrels à menton blanc auraient été inutiles durant le jour et, de manière générale, la prospection diurne des terriers de Procellariiformes fouisseurs ne permet pas toujours de les identifier efficacement, particulièrement pour les espèces dont la taille des terriers est similaire et qui se reproduisent dans les mêmes types d'habitats.

Etudes préliminaires

Déterminer ces bases d'étude en amont de tout plan de d'échantillonnage nécessite d'avoir des informations parfois précises sur les espèces, leur biologie, leurs comportements et leur écologie. Si ces informations manquent, il peut être judicieux de procéder à des prospections ou à des études préliminaires. En ce sens, la collaboration entre les organismes de conservation et de recherche scientifique est à privilégier. Au sein de la RNN-TAF, certains inventaires sont spécialement dédiés à

l'évaluation de la richesse spécifique dans des zones ornithologiquement inexplorées. Ces inventaires ont l'avantage d'être facilement mis en œuvre selon l'accessibilité du site de prospection et permettent d'acquérir des informations précieuses pour élaborer des protocoles plus efficaces. Par exemple lors de la récupération et du nettoyage des données acquises sur les espèces à nidification hypogée de Kerguelen il est ressorti qu'une campagne de prospection menée sur le Plateau Tussok en 2017 n'avait permis l'observation d'aucun terrier. Cette prospection en fournissant des données d'absence fût très utile et montre le manque de connaissances actuelles sur la distribution et les préférences d'habitat de ces espèces.

1/ b - Déterminer le plan d'échantillonnage

Deux cas de figure se présentent dans le cadre d'inventaires visant à dénombrer des populations : soit il est possible d'effectuer un comptage exhaustif des objets inventoriés sur l'aire d'échantillonnage définie, soit il est nécessaire d'élaborer un plan d'échantillonnage. Un comptage exhaustif doit être bien réfléchi en ce qu'il engage souvent des moyens importants. Le caractère aléatoire du plan d'échantillonnage est primordial pour l'extraction d'informations à partir des données récoltées (Yoccoz et al., 2001). Le plan d'échantillonnage, simple, systématique, par strates ou par grappes, dépendra des contraintes liées à la distribution de la population étudiée et à son milieu. Les échantillonnages dits simple, systématique et par strates sont les plus souvent rencontrés dans le cas de l'étude des populations d'oiseaux marins. Bien que quelques exceptions existent (Schumann et al., 2013), le plan d'échantillonnage doit prendre en compte le caractère colonial de la plupart des espèces d'oiseaux marins en nidification qui façonne une distribution groupée.

Unité d'échantillonnage

L'échantillonnage sélectionne des sous-ensembles d'unités d'échantillonnage au sein de la population statistique globale. L'unité d'échantillonnage est rarement l'individu quand il s'agit d'oiseaux marins. Dans ce travail, il s'agissait du terrier occupé pour les comptages de pétrel à menton blanc par méthode de distance de détection sur transect et de la colonie pour les comptages d'espèces côtières.

Effort d'échantillonnage

L'effort d'échantillonnage peut avoir une influence directe sur la précision des comptages (Arneill et al., 2019; Schumann et al., 2013) et va déterminer le temps et les moyens alloués aux prospections. Il n'est pas possible de définir l'effort d'échantillonnage minimum nécessaire à la précision recherchée des estimations avant l'obtention de données préliminaires collectées dans le cadre d'une étude pilote. Cependant il est possible de se référer à la bibliographie existante. Il est plus intéressant de fournir des efforts trop importants lors des premiers échantillonnages et de les réajuster lors des échantillonnages suivants que de fournir d'emblée des efforts moindres mais qui ne permettront l'extraction d'aucune information utile. Malgré les milliers de kilomètres prospectés le long de la côte de Kerguelen, les efforts importants de comptage des espèces à nidification côtière ne nous ont pas permis d'estimer l'abondance totale des cormorans de Kerguelen et des gorfous de Filhol. Cependant, cette étude a permis de mieux comprendre la distribution de ces deux espèces et de cibler des zones propices à de futures prospections. Dans cette étude, l'effort d'échantillonnage n'est pas à remettre en cause, mais la précision des observations et l'absence de prise en compte de la détectabilité des colonies qui devront être mieux intégrées dans les protocoles lors des futures campagnes d'échantillonnage. Le temps et les moyens alloués aux prospections doivent être balancés entre l'effort d'échantillonnage et l'investissement de l'acquisition d'informations précises et reproductibles.

Echantillonnage systématique

Dans le cas de l'étude des populations d'oiseaux marins des territoires austraux, les échantillonnages systématiques sont souvent privilégiés afin de faciliter la mise en œuvre des prospections (Burger & Lawrence, 2000). Les échantillonnages des espèces à reproduction hypogée sont par exemple de type systématique au sein de la RNN-TAF. Certains auteurs suggèrent que la systématisation du plan d'échantillonnage n'a pas d'impact sur la précision et la fiabilité des résultats (Burger & Lawrence, 2000). Cette affirmation a été nuancée par Dilley et al. (2019) qui ont montré que c'était effectivement le cas lorsque les échantillonnages étaient mis en œuvre sur de petites surfaces (< 200 ha) où l'habitat est relativement homogène, mais que si l'échantillonnage est mis en œuvre sur des aires plus grandes

(de l'ordre de centaines de km²) où l'habitat est plus hétérogène, de grandes différences apparaissent dans les estimations d'abondance en comparaison avec un échantillonnage simple d'effort similaire. A Kerguelen, dans le Golfe du Morbihan, 12 îles sur les 145 îles et îlots ont une superficie supérieure à 200 ha sans toutefois atteindre l'échelle des centaines de kilomètres carrés : l'île Longue (3236 ha), l'île Australia (1887 ha), l'île Haute (854 ha), l'île aux Moules (431 ha), l'île Violette (345 ha), l'île du Cimetière (328 ha), l'île Mayes (293 ha), l'île Blackeney (280 ha), l'île Inskip (261 ha), l'île du Château (242 ha), l'île du Chat (225 ha) et l'île Penn (206 ha). Ces îles sont le lieu de nombreux suivis de populations nicheuses au sein de la RNN-TAF. Ainsi, des plans d'échantillonnage systématiques sur ces sites devraient apporter des informations fiables et relativement précises concernant l'abondance et les tendances des populations suivies.

Echantillonnage stratifié

La stratification du plan d'échantillonnage peut aussi souvent être pertinente si un pallier dans une variable environnementale est connu pour modifier les caractéristiques de la population. Ce choix peut venir réduire les efforts d'échantillonnage et simplifier ensuite les analyses et les interprétations des résultats (Arneill et al., 2019) mais nécessite des connaissances solides en amont de l'étude. C'est le choix qu'ont fait (Rayner et al., 2007) en choisissant deux catégories d'altitude sur leur aire d'échantillonnage concernant le pétrel de Cook (*Pterodroma cookii*). Un tel choix peut être aussi fait pour tester l'effet du seuil en question sur les caractéristiques d'une population. La stratification peut également être temporelle, permettant de connaître les variations d'abondance d'une population selon des moments clés de la reproduction. Dans notre second chapitre, nous avons ainsi choisi de stratifier les comptages selon que les pétrels à menton blanc étaient en incubation ou en soin aux poussins, connaissant par avance les variations de comportements que l'éclosion peut induire chez cette espèce.

Echantillonnage multiphasique

L'échantillonnage multiphasique consiste à sélectionner un échantillon dans la population générale et à sélectionner un sous échantillon parmi cet échantillon afin d'obtenir des informations supplémentaires. Par exemple si la totalité de la surface d'une île est échantillonnée par placettes pour estimer la densité

de terriers, une sous-portion des terriers situés à l'intérieur de ces placettes sera sélectionnée pour estimer leur occupation (Jain & Hausman, 2014). C'est un plan d'échantillonnage préconisé par Wolfaardt & Phillips. (2013) afin de limiter les accès aux terriers dans l'estimation du taux d'occupation et donc de limiter le dérangement qui y est lié. C'est aussi ce qui est préconisé dans les protocoles élaborés par les agents qui travaillent au sein de la RNN-TAAF et c'est ce que nous avons mis en place dans le second chapitre pour connaître la réponse à la repasse des pétrels à menton blanc.

1/ c - Définir la méthode d'échantillonnage

La détectabilité de l'espèce d'intérêt est cruciale dans le choix de la méthode d'échantillonnage. Certaines méthodes détaillées ci-dessous et utilisées de plus en plus fréquemment intègrent la détectabilité de manière explicite et sont très utiles dans le cas de l'estimation des populations d'oiseaux marins.

Distance de détection sur transect et points de comptage sur transect

Aisée à planifier, facile de mise en œuvre, la méthode de détection sur transect (S. Buckland et al., 2001) est intéressante dans l'acquisition de nombreuses informations sur les espèces d'oiseaux marins. Nous l'avons utilisé pour faire un état des lieux de la population nicheuse de skuas subantarctiques sur l'île de La Possession (Annexe 1), et elle est prometteuse dans le suivi de la population de Canard d'Eaton à Kerguelen (Annexe 1). Si cette méthode est assez robuste pour permettre l'estimation de densité de manière relativement précise, elle permet surtout de quantifier la probabilité de détection des individus prospectés et d'étudier les facteurs affectant la variabilité de celle-ci (Silleet et al., 2012). Depuis le milieu des années 2000 de nombreuses études de population des oiseaux marins ont utilisé cette méthode (Barbraud et al., 2009, 2018; Kirkwood et al., 2007; Michelot et al., 2017).

La méthode de points de comptage sur transect est peut-être plus adaptée que la méthode de distance de détection sur transect pour les espèces très densément distribuées et avec une distance de détection très limitée. C'est le cas des petites espèces à nidification hypogée dont les densités de terriers peuvent atteindre 2.3 terriers/m² (Barbraud & Delord, 2006).

Capture-marquage-recapture

Les méthodes de capture-marquage-recapture sont également basées sur la non-exhaustivité des observations et permettent de prendre en compte le caractère imparfait de la détection mais aussi de la disponibilité. Ces méthodes permettent de connaître avec une grande précision, en plus de l'abondance selon la méthode utilisée, comme nous l'avons montré chez le pétrel à menton blanc de l'Ile de La Possession, les taux de survie, la probabilité de reproduction, le recrutement et le succès reproducteur. Dans le cas où une population est susceptible de déclin, comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces aviaires nicheuses au sein de la RNN-TAF, ce type d'information est absolument primordial à la surveillance et à la connaissance des mécanismes démographiques potentiellement à l'origine de ce déclin. L'application de méthodes de capture-marquage-recapture doit tout de même être réservée à quelques populations bien précises et bien réfléchies. En effet, cette méthode de suivi des populations d'oiseaux est plus invasive et chronophage que celle de distance de détection par transect car elle nécessite souvent la capture et le marquage des individus, bien que dans certains cas le marquage individuel naturel puisse être utilisé sans manipulation (Poncelet et al., 2010). Dans le cas des pétrels fouisseurs, les accès répétés des observateurs au site de prospection et au terrier peuvent menacer la constitution du milieu, sa flore, mais aussi causer l'effondrement et parfois la désertion des terriers selon la sensibilité des espèces à la manipulation. Bien qu'aucun impact n'ait été montré sur la survie ou sur le succès reproducteur des individus et des populations suivies (Bergès et al., 2019), la présence des observateurs, la pratique de la repasse et des fouilles sont à prendre comme sources potentielles de stress pour les oiseaux susceptibles d'augmenter les risques d'échec de la reproduction, voire d'impacter la survie des individus. Il est donc important de mettre en place les pratiques et protocoles de capture-recapture les moins impactant possibles lorsque cela s'avère faisable sur le terrain.

1/ d - Analyses

Les analyses simples à privilégier lorsque cela est possible sont d'interpoler les densités mesurées dans les sous-ensembles de l'échantillonnage à l'ensemble de l'aire d'échantillonnage. Cependant, le

caractère colonial des oiseaux marins en nidification implique une distribution groupée et déterminée par les caractéristiques du milieu. L'application de modèles d'habitat peut donc être privilégiée.

Modèles d'habitat

Les modèles d'habitat, connus aussi sous le nom de modèles de distribution des espèces, permettent de prendre en compte directement dans les analyses les hétérogénéités de distribution liées aux variations environnementales. Ils se basent sur la théorie de la niche écologique (Hutchinson, 1957) qui suggère qu'une espèce sera distribuée selon une combinaison d'optimum de variables environnementales, et contrainte aux limites supportées dans l'amplitude de variation de ces variables (Guisan & Thuiller, 2005; Hirzel & Le Lay, 2008). En dehors des prérequis à l'application des modèles paramétriques classiques, l'application des modèles d'habitat requiert l'équilibre de l'espèce avec son environnement. Cette méthode d'analyse est applicable aux données issues de nombreuses méthodes d'échantillonnage dont la distance de détection sur transect qui peut être spatialisée (Michelot et al., 2017; Miller et al., 2013).

Le choix des variables environnementales est sensible pour les modèles d'habitat. Elles ont pour rôle d'expliquer la distribution de la population, et notamment le caractère groupé de la distribution des espèces coloniales tel que c'est souvent le cas chez les oiseaux marins (Olivier & Wotherspoon, 2006). Manquer une variable importante induit donc une forte autocorrélation spatiale des résidus du modèle (Barry & Elith, 2006). A l'inverse, intégrer un trop grand nombre de variables augmente l'erreur des prédictions, produit des artefacts mathématiques, demande plus de ressources pour les calculs et complexifie l'interprétation des résultats (Mac Nally, 2000). Le choix de l'échelle spatiale est lié au choix des variables environnementales et peut aussi mener à ces problèmes. Il est alors possible de multiplier les modèles à différentes échelles spatiales (Bellier et al., 2010), ou de procéder antérieurement à des analyses de patterns spatiaux, mais les analyses seront d'autant plus longues et complexes. Dans notre premier chapitre, la distribution très particulière le long de la côte de Kerguelen des cormorans de Kerguelen et des gorfous de Filhol a soulevé de nombreuses réflexions autour des variables environnementales et de l'échelle spatiale à sélectionner. Bien que la distribution fût quasi-linéaire, nous avons choisi de la spatialiser sur des tronçons de 100 mètres de largeur afin de limiter le

biais lié à la résolution à la fois des données d'observation, mais aussi des variables environnementales. Ces espèces étant côtières, leur distribution est susceptible d'être impactée par des variables à la fois terrestres et marines. L'incorporation de ces deux types de variables est presque inédite et augmente les performances des modèles (Häkkinen et al., 2021), ce qui nous a permis d'obtenir des résultats suffisamment robustes sur les prédicteurs de l'occurrence des colonies pour ensuite les interpoler.

Performance et prédictions

La performance des modèles d'habitat doit être testée avant toute prédiction. Les tests de performances nécessitent comme prérequis l'indépendance des observations pour être mis en œuvre au risque d'être biaisés (Bahn & McGill, 2013). Plusieurs méthodes existent pour garantir cette indépendance mais la plus utilisée aujourd'hui, la validation croisée, consiste à sélectionner aléatoirement une portion du jeu de donnée pour entraîner le modèle et l'autre pour le tester. Dans notre chapitre trois, nous avons également testé les données en les séparant spatialement afin de garantir l'indépendance temporelle des observations. Cette méthode a pu diminuer artificiellement le score de l'AUC ainsi obtenu puisque le bruit de fond de certaines zones échantillonnées n'existait pas dans d'autres où le modèle n'a donc pas pu les prendre en compte.

Les prédictions peuvent être des interpolations ou des extrapolations (Guisan & Thuiller, 2005; Virgili et al., 2017). L'interpolation intervient dans toute l'aire d'échantillonnage qui n'avait pas été sélectionnée dans le plan d'échantillonnage pour la prospection, alors que l'extrapolation intervient en dehors de l'aire d'échantillonnage. L'extrapolation n'est robuste que si l'amplitude de toutes les variables environnementales est similaire dans l'aire d'échantillonnage et dans la zone d'extrapolation. Ainsi, il n'aurait pas été correct d'extrapoler l'occurrence des cormorans de Kerguelen et gorfous de Filhol à la côte Ouest de Kerguelen qui n'a pas fait l'objet de prospections et où les conditions environnementales et climatiques diffèrent beaucoup du reste de l'archipel (Pohl et al., 2021).

2/ Optimisation et perspectives méthodologiques

L'optimisation dans cette thèse peut prendre différents sens. Il peut s'agir de trouver l'effort d'échantillonnage minimum nécessaire à l'établissement d'une estimation de population, déterminer par quels moyens limiter le dérangement sur les aires de reproduction des oiseaux marins, ou encore comment garantir la fiabilité et la précision des estimations.

2/ a - Aire d'échantillonnage et observation de l'absence

Lors des tris et nettoyages des jeux de données acquis au cours des dernières années par le personnel de terrain et les acteurs de la RNN-TAF, l'aire d'échantillonnage n'était pas toujours définie et il manquait souvent l'information de l'effort d'échantillonnage associé aux données d'observation. Or, si la donnée d'observation de présence d'une espèce est primordiale dans l'estimation d'une population, la donnée d'observation de l'absence l'est tout autant. L'erreur induite par l'incertitude concernant la présence et l'absence est cependant de nature radicalement différente. La modélisation de données dites de 'présence seule' s'est développée au cours des dernières années (Barbet-Massin et al., 2012; Elith et al., 2006) et n'est souvent permise que par la création de 'pseudo-absences', c'est-à-dire des absences artificielles ajoutées dans une aire d'échantillonnage définie postérieurement à la prospection. Cette méthode permet certes d'estimer des caractéristiques des populations mais en gardant plus de risques de biais et une moins bonne performance qu'avec des données de présence et absence avérées (S. J. Phillips et al., 2009). Dans le cas de notre étude sur les populations à nidification côtière à Kerguelen, nous n'avons pris en compte que les données d'observation qui étaient rattachables à un effort d'échantillonnage connu pour ensuite effectuer la modélisation de l'occurrence des colonies, au sein duquel tout l'espace côtier a été observé. Un parallèle pourrait être fait entre ces données dites opportunistes, souvent collectées à l'occasion de prospections d'autres espèces par les différents acteurs de la RNN-TAF, et l'utilisation de données issues de la 'science participative' qui est de plus en plus utilisée pour l'étude des populations (Walker & Taylor, 2017; Zulian et al., 2021).

2/ b - L'indépendance des observations

Toute analyse statistique dite paramétrique a pour prérequis l'indépendance des observations, ce qui garantit de prémunir les résultats de nombreux biais, dont l'augmentation de l'erreur de type I qui peut créer une inflation de la significativité des variables (Dormann, 2007; Zuur et al., 2010). La garantie de cette indépendance doit être prise en compte au moment de l'élaboration du plan d'échantillonnage. L'indépendance peut être de différentes natures, soit dite d'échantillonnage, soit spatiale, soit temporelle. Le caractère spatial de la dépendance des observations est fortement favorisé par la caractéristique coloniale des oiseaux marins en nidification. Définir la colonie comme unité d'échantillonnage peut permettre de prendre en compte le regroupement des couples reproducteurs en patch, tout comme la mise en relation des comptages avec des variables environnementales devrait permettre d'informer le modèle d'une partie de la cause de cette autocorrélation spatiale. Malgré l'intégration de ces considérations dans nos analyses, il existait toujours une forte autocorrélation spatiale résiduelle lors de la modélisation des populations des espèces à nidification côtière. Une étude plus approfondie de la structure spatiale des colonies permettrait peut-être d'apporter un éclairage sur la nature et les causes de cette autocorrélation spatiale entre les observations de colonies.

2/ c - Estimer la détectabilité

La détectabilité est au cœur des problématiques de cette thèse en ce qu'elle se concentre sur des espèces dont le dénominateur commun est d'être difficilement détectables. Négliger la probabilité de détection dans les études démographiques peut mener à une augmentation de l'erreur de type II (faux négatifs). Si l'absence ne peut jamais être vraiment certaine, ne pas prendre en compte la détectabilité durant une prospection ne peut qu'augmenter les risques de faux négatifs. Au mieux, la probabilité de détection est homogène sur toute l'aire d'échantillonnage prospectée et l'effectif sera simplement sous-estimé. Au pire, la probabilité de détection est variable au sein de l'aire d'échantillonnage et les variations spatiales ou les patterns observés dans l'abondance de la population reflètent en grande partie sa détectabilité. C'est un risque majeur dans les études de modélisation de distribution des espèces où l'intégration de variables environnementales dans le modèle peut ainsi expliquer une

variabilité de détectabilité plus que d'une distribution (Guillera-Arroita et al., 2014; MacKenzie et al., 2002). Les prospections côtières à Kerguelen ont été menées comme des comptages exhaustifs, n'incluant jamais de double observation ne serait-ce que pour évaluer la probabilité de détection (Nichols et al., 2000). Or nous avons montré que la détectabilité des colonies de cormorans de Kerguelen et de gorfous de Filhol n'était pas absolue, et qu'elle pouvait même varier en fonction de la taille des colonies. A l'avenir, le moyen le plus simple de prendre en compte cette détectabilité serait de procéder, sur une portion de l'échantillon, à un comptage en double observateur (Lormee et al., 2012).

2/ d - Reproductibilité et séries temporelles

C'est le temps qui permet de passer d'une abondance à une tendance ; le temps rend l'étude des populations dynamique. Lorsque l'abondance d'une population est compliquée à estimer, il est possible d'utiliser des proxys de l'abondance qui soient répétables dans le temps comme indicateurs des tendances temporelles des populations. Par exemple, Renner et al. (2011) pour tester la puissance de leur échantillonnage sur les populations de deux espèces de stariques (*Aethia* sp.), utilisent l'abondance des individus observables à la surface du sol dans les colonies comme proxy de l'abondance des couples reproducteurs inobservables car cachés dans des cavités sur le littoral. L'utilisation de proxy doit cependant être considérée avec beaucoup de prudence car la relation entre le proxy et l'abondance est susceptible de différer d'une prospection à l'autre, nuisant à la reproductibilité des prospections. Par ailleurs, avant d'utiliser le proxy comme indicateur de l'abondance il est indispensable de calibrer la relation existante entre l'abondance réelle et le proxy, car cette relation peut être non-linéaire, auquel cas le proxy ne constitue pas un indicateur fiable de l'abondance au-delà d'un certain seuil.

Au sein de la RNN-TAF, les observatoires mis en place facilitent le suivi de populations en le restreignant à un sous-ensemble de la population générale. Ces observatoires ont vocation à être systématisés dans le temps afin de surveiller les tendances de ces sous-ensembles de populations. Vu l'hétérogénéité des milieux rencontrés à Kerguelen, ces sous-ensembles peuvent difficilement être

vraiment représentatifs des populations générales de l'archipel. Néanmoins ces suivis annuels peuvent être stratégiquement mis en place en des lieux où il est connu que les populations sont plus susceptibles de rencontrer certaines menaces qu'à d'autres endroits. C'est le cas par exemple des cormorans de Kerguelen et des gorfous de Filhol qui nichent au Nord de la Péninsule Courbet où le chat domestique est déjà connu pour décimer les populations d'albatros hurleur *Diomedea exulans* (Barbraud et al., 2021). L'estimation de leurs populations dans le Golfe du Morbihan est aussi un choix judicieux tant par l'accessibilité du Golfe que parce que de très nombreuses colonies s'y trouvent. En restreignant l'aire d'échantillonnage, ces observatoires constituent une occasion de mettre en place des méthodes d'échantillonnage plus complexes telles que la méthode de capture-marquage-recapture et ainsi d'acquérir des informations précises sur le fonctionnement démographique des populations, telle que nous l'a permis le suivi annuel de la colonie de pétrels à mentons blanc sur l'île de La Possession mené par le projet 109 de l'IPEV.

2/ e - Perspectives pour les Procellariiformes fouisseurs

Les pétrels fouisseurs, prions et océanites nichent souvent en sympatrie, ont une activité nocturne et se reproduisent dans des terriers qui sont à la fois difficilement détectables et identifiables. Si les méthodes traditionnelles de comptages peuvent aboutir à des connaissances solides sur les effectifs et la distribution de ces espèces (Bird et al., 2022), elles nécessitent un travail sur le terrain extrêmement long, coûteux et laborieux, suivi d'un travail analytique complexe, peu adapté à la gestion des enjeux d'une réserve naturelle dans un contexte de moyens humains et financiers limités. Les méthodes utilisées sont les comptages par distance de détection sur transect lorsque les terriers des espèces d'intérêt sont gros et spatialement assez espacés (pétrel à menton blanc, pétrel gris *Procellaria cinerea*, pétrel à tête blanche *Pterodroma lessonii*, pétrel de Kerguelen *Lugensa brevirostris*, pétrel noir *Pterodroma macroptera*), et le comptage par points-transect pour les plus petites espèces en général plus abondantes et à fortes densités (pétrel bleu *Halobaena caerulea*, prions *Pachyptila* sp., pétrels plongeurs *Pelecanoides* sp.). Même si ces méthodes permettent d'efficacement dénombrer les terriers, elles ne peuvent pas toujours répondre à la question de l'identification des terriers. Le pétrel à menton

blanc est facilement identifiable à l'entrée de son terrier particulièrement large et présentant souvent une flaque, mais il est fréquent de rencontrer plusieurs espèces dont la forme et la taille des terriers sont similaires sur un même site de nidification et ne permettent pas la fouille (comme par exemple le complexe pétrel noir-pétrel gris-pétrel à tête blanche ou le complexe pétrel bleu-prion de Belcher *Pachyptila belcheri*-prion de la désolation *Pachyptila desolata*). Or ces espèces plus petites que le pétrel à menton blanc ne répondent pas non plus aussi bien que lui à la repasse (Ratcliffe et al., 1998; Rexer-Huber et al., 2014). Cela pose un second problème, celui de savoir si le terrier est occupé ou non. Si les traces de présence sont souvent visibles, elles ne permettent pas de conclure à une absence certaine lorsqu'elles ne sont pas détectées. C'est toute la gestion de ces faux négatifs qui est délicate. La repasse et la fouille des terriers sont deux solutions bien adaptées à des espèces telles que le pétrel à menton blanc mais alors, même pour cette espèce 'facile', et particulièrement pour la fouille, elles rendent les prospections beaucoup plus longues et laborieuses qu'elles ne l'étaient déjà. Ces méthodes ont de plus le désavantage d'être espèce-dépendantes puisque deux espèces n'auront pas le même taux de réponse à la repasse ni la même accessibilité pour la main ou l'endoscope de l'observateur à la chambre de nidification. Ce sont des caractéristiques qui peuvent être mises au service de l'observateur pour modéliser l'identité des terriers en fonction de leurs caractéristiques et de l'environnement dans lequel ils se trouvent mais, encore une fois, au prix de temps et de moyens humains importants (Bird et al., 2022). De plus, ces méthodes sont capables d'extraire des informations sur les populations voire sur les communautés si la richesse spécifique est limitée à quelques espèces. Qu'en est-il si elle est bien plus importante ? A Kerguelen, ce ne sont pas moins de 15 espèces de pétrels, prions et océanites qui cohabitent. Les océanites sont de loin les espèces les plus difficiles à prospecter car elles nichent dans des anfractuosités de rochers ou dans la végétation, elles sont sensibles au dérangement, leurs nids sont très difficilement détectables et les densités, même si l'espèce peut être abondante, sont faibles du fait d'une distribution en colonies lâches. L'avènement de nouvelles technologies pourrait apporter un élément de réponse à ces problématiques.

2/ f - Nouveaux outils de prospection et méthodes d'analyse

Technologies émergentes

De nombreuses technologies sont à l'essai pour l'estimation des populations d'oiseaux marins, tels que les radars, les caméras, les drones, les photographies satellites, l'extraction d'ADN environnemental et bien d'autres. Le champ d'exploration est vaste, la plupart de ces outils sont encore à l'essai pour l'étude des populations et comparés aux méthodes traditionnelles (Oppel et al., 2012). Les pièges photographiques, les photographies en temps réel ou les pièges vidéos sont prometteurs pour le suivi des colonies de certaines espèces d'oiseaux marins (Hinke et al., 2018). La capture automatique d'images nécessite que l'objet soit fixe, ce qui est souvent le cas des colonies ou des nids d'oiseaux marins. Ces caméras permettent d'acquérir de l'information, même de nuit, en enregistrant dans la longueur d'onde du spectre des infra-rouges, ou dans des conditions météorologiques difficiles. Pour les comptages dans des zones inaccessibles par l'homme ou pour limiter le dérangement des colonies, l'utilisation de drones peut être efficace. Les drones ont par exemple été utilisés avec succès par Fudala & Bialik (2022) pour estimer avec précision l'abondance et le statut reproducteur de pétrels géants antarctiques *Macronectes giganteus* à King George Island, grâce à une excellente résolution de l'image (entre 1.04 et 5.56 cm) malgré un vol à altitude suffisamment haute (entre 50 et 200 m) pour éviter le dérangement des couples reproducteurs. Plus récente, l'utilisation d'ADN environnementale est présentée comme une méthode révolutionnaire pour les sciences biologiques et écologiques (Shokralla et al., 2012) et même pour l'étude quantitative des populations (Yoccoz, 2012). Les avantages principaux annoncés dans les études pionnières dans l'utilisation de ces technologies sont, en comparaison avec les méthodes de comptage traditionnelles, un moindre coût, moins de besoins humains et en temps et moins de dérangements (Borker et al., 2014; Edney & Wood, 2021). Cependant leurs performances concernant la précision et l'exactitude des estimations d'abondance doivent encore être évaluées.

Contraintes liées à ces nouveaux outils d'acquisition de données

L'automatisation de l'acquisition de données par l'utilisation de technologies émergentes présente aussi son lot de contraintes. Toutes les technologies ne sont pas applicables dans tous les milieux. Les conditions météorologiques limitent par exemple considérablement les possibilités d'utilisation de drones à Crozet ou à Kerguelen, et comme nous l'avons mentionné dans le troisième chapitre, elles rendent une partie des enregistrements acoustiques inaudibles. Ces nouveaux outils peuvent aussi être longs et complexes à appréhender et à maîtriser, ce que l'évolution constante et rapide qu'ils connaissent peut venir accentuer. Sur le terrain, ces outils peuvent avoir des soucis techniques, des pannes, et il est nécessaire de changer les batteries et de rafraichir le stockage des données régulièrement, tout ce que nous avons pu expérimenter lors de la mise en place des enregistreurs acoustiques sur l'île de La Possession. Enfin ces méthodes nécessitent de pouvoir stocker des quantités faramineuses de données, qui pourront être complexes à analyser. Hinke et al. (2018) par exemple ont utilisé la capture d'image en temps réel de colonies de manchots Adélie *Pygoscelis adeliae*, à jugulaire *P. antarctica* et papou *P. papua* pour étudier leur phénologie. Si l'utilisation d'une caméra a pu considérablement limiter le temps de présence d'observateurs sur le terrain, les données récoltées ont nécessité un long tri manuel *a posteriori*. Pour les enregistrements acoustiques, il est possible de détecter les vocalisations d'intérêt par classification non supervisée mais la classification manuelle d'une partie des enregistrements augmente considérablement la précision des résultats (Dufour et al., 2016). A ce jour, il n'existe pas de méthode de détection des chants d'oiseaux qui soit infaillible ou proche de la perfection. Les résultats de notre second chapitre suggèrent que la technologie ne remplacera pas les prospections traditionnelles à court terme et l'estimation des populations ne se passera pas de connaissances biologiques et écologiques solides sur les espèces étudiées.

Perspectives d'utilisation

Plutôt que de chercher à suppléer la présence et le savoir-faire humain dans le suivi des populations d'oiseaux marins par des outils technologiques, leur utilisation doit être vue comme une aide précieuse aux prospections. Les pièges photographiques par exemple, couplés à une prospection démographique, pourraient permettre de confirmer la fréquentation de certains terriers, d'identifier leurs occupants ou

de déterminer avec plus de certitude leur statut reproducteur (Southwell & Emmerson, 2015). L'utilisation de dispositifs d'enregistrements acoustiques passifs pourrait venir enrichir en précision des jeux de données de comptage, comme l'ont fait Doser et al. (2021). Cette combinaison de méthodes pourrait être particulièrement bien adaptée aux pétrels fouisseurs, notamment à Kerguelen, en permettant une identification plus précise des espèces présentes. Burger & Lawrence (2000) suggèrent que les prospections de nuit permettent une meilleure identification des terriers puisque les espèces répondent mieux à la repasse, mais une moins bonne détection par un manque de visibilité. En complément des comptages annuels de terriers de petites espèces de Procellariiformes sur l'observatoire de l'île du Chat à Kerguelen, il serait donc intéressant d'y identifier la faune présente par l'utilisation de la bioacoustique.

Développement des méthodes d'analyse

Très récemment, l'utilisation de nouveaux outils d'acquisition des données s'est vue couplée au développement de méthodes analytiques basées sur le "deep learning" (apprentissage profond) et l'intelligence artificielle, principalement pour l'analyse automatique d'images (Hayes et al., 2021; Hentati-Sundberg et al., 2023). Il est suggéré qu'en automatisant la capture d'images des colonies et l'analyse de ces images, le gestionnaire pourrait avoir accès à des informations en temps réel sur la population étudiée.

En parallèle, le développement de nouvelles méthodes d'analyses basées sur les statistiques bayésiennes, appelées modèles intégrés, offre des perspectives d'une autre nature aux études des populations en permettant d'intégrer différentes sources d'acquisition de données dans un seul modèle et de propager les différentes sources d'incertitudes (Doser et al., 2021; Zulian et al., 2021). L'utilisation de modèles intégrés pourrait être testée sur les données issues des observatoires annuels pour l'estimation de la variation spatio-temporelle des espèces à nidification hypogée (Camp et al., 2020). Ces méthodes sont très prometteuses bien que la démocratisation de leur utilisation en conservation devra potentiellement nécessiter encore de nombreuses années de recherche.

Le biostatisticien dispose d'un très large panel d'outils analytiques robustes et éprouvés. Du modèle linéaire simple au modèle additif généralisé et aux modèles de forêts aléatoires, avec la possibilité de

modéliser des variables aléatoires, emboîtées ou des mesures répétées, c'est avec une grande créativité que la collaboration entre les biologistes et les statisticiens permet de prendre statistiquement en compte la plupart des contraintes liées aux sciences biologiques. Ces méthodes sont dans la pratique à privilégier à court et moyen terme. Les méthodes de comptage sur transect doivent être maintenues et lorsque la taille de l'échantillon le permet, notamment pour les prospections de canards d'Eaton, de skuas subantarctiques ou des espèces à nidification hypogée, les modèles d'habitat seront très utiles. Pourquoi aucun terrier n'a été détecté sur le plateau Tussock en 2017 alors que le milieu paraissait favorable à leur présence ? Est-ce que les variations de la taille et la répartition des groupes de canards d'Eaton sur la Péninsule Courbet sont liées aux conditions météorologiques ? Répondre à ce type de questions permettra d'affiner les connaissances sur les préférences d'habitat, sur la distribution des populations, et de préciser les plans d'échantillonnage. Les modèles d'habitat sont susceptibles de permettre d'y répondre.

3/ Etudes démographiques et conservation des oiseaux marins

Connaître la distribution d'une population et son abondance à un moment donné permet dans un premier temps d'établir un état initial de la population qui permettra d'évaluer l'état de cette même population à un moment ultérieur ou de manière continue durant une période définie. Car la clé de l'évaluation de l'état de santé d'une population réside dans les variations qu'elle connaît au cours du temps. Afin de permettre une telle évaluation, il est nécessaire que les informations de distribution et d'abondance soient précises, fiables et répétables. La détection de tendances et des caractéristiques d'une population peut être extrêmement longue et exigeante ainsi que l'ont montré Buxton et al. (2016). Par exemple, pour détecter 1% de variation annuelle dans l'abondance d'une population, ces chercheurs ont estimé qu'il fallait prospecter au moins 45 cerclas de 5m de rayon annuellement durant 20 années consécutives.

Cependant, avérer le déclin d'une population est indispensable mais pas suffisant à sa protection. Pour exemple, prenons le cas de la colonie de manchots royaux *Aptenodytes patagonicus* de l'île aux Cochons de Crozet. Cette colonie historiquement parmi les plus abondantes au monde a drastiquement décliné de près de 90% en moins de quarante ans, sans que la ou les causes de ce déclin n'aient pu être identifiées clairement (Weimerskirch, Bouard, et al., 2018). S'agit-il d'un bouleversement climatique, de la prédation par les chats, d'une maladie ou d'un mécanisme de densité-dépendance sur-compensatoire (Barbraud et al., 2020) ? Toutes ces possibilités doivent être prises en compte dans la compréhension de la dynamique de cette population. Il est parfois nécessaire d'estimer plusieurs caractéristiques d'une population pour obtenir une compréhension suffisante de sa situation démographique (Louzao et al., 2006). Ainsi c'est en considérant le plus grand nombre de caractéristiques démographiques possibles (survie, densité, succès reproducteur etc.) et toutes les causes envisagées de variations de la population de pétrels à menton blanc (prédation par les rats, captures accidentelles, changements climatiques) que nous avons pu lier l'histoire de la population de l'île de La Possession avec l'histoire de la mise en place des mesures de mitigation des captures accidentelles dans les pêcheries. Il en va de même pour n'importe quelle tendance de population, qui

peut être causée par une multitude de facteurs, et même par l'interaction entre ces facteurs, selon des mécanismes multiples (Pardo et al., 2017).

Les mécanismes à l'origine d'une distribution ou d'un changement dans les caractéristiques d'une population sont d'autant plus complexes que les oiseaux marins ont souvent une distribution en mer très large et dépendante de leur phénologie. La RNN-TAF, bien que protégeant un territoire marin immense, est limitée dans son aire de protection par les frontières marines de la zone économique exclusive française autour de ses territoires austraux. Or les oiseaux ne sont, eux, pas concernés par ces délimitations anthropiques et les individus rencontrés en mer autour d'un archipel peuvent parfaitement venir d'un autre archipel, et à l'inverse les individus qui nichent sur un archipel peuvent migrer à des milliers de kilomètres, là où la protection d'une réserve naturelle n'est pas effective. Les pétrels à menton blanc nicheurs à Kerguelen fréquentent les eaux entourant Heard et McDonald Island durant leur reproduction, ainsi que les eaux de la Namibie et de l'Afrique du Sud durant leur hivernage (Péron, Delord, et al., 2010). Ces eaux sont toutes sous la protection de l'ACAP mais pas les eaux internationales traversées durant les migrations. De même, les fous de Bassan (*Morus bassanus*) qui nichent sur les côtes bretonnes migrent jusque dans les eaux mauritaniennes (Lescroël et al., 2016) et les grands albatros qui nichent dans les terres australes françaises ne passent que 42% de leur temps de recherche alimentaire dans des ZEE et voyagent pour cela jusqu'en Nouvelle-Zélande (Weimerskirch et al., 2020). Ces trois exemples concernent des espèces qui ont été ou qui sont menacées, notamment à cause des conséquences de la pêche intensive. Mais s'il est possible de dénombrer des effectifs de populations en mer, les populations marines sont beaucoup plus inconstantes que les populations reproductrices terrestres, ces dernières étant plus restreintes spatialement car les oiseaux marins sont fidèles à leur site de nidification. Afin de mesurer les effets des menaces rencontrées dans les différentes aires fréquentées en mer, il est donc nécessaire de concentrer les efforts de prospection sur les populations reproductrices, mais aussi d'en connaître le cycle phénologique. A terre, les oiseaux rencontrent d'autres menaces qui peuvent s'ajouter aux menaces rencontrées en mer et qui pourront également être prises en compte dans l'analyse des tendances de la population prospectée à terre. Les albatros hurleurs nicheurs à Kerguelen et menacés par les captures accidentelles dans les pêcheries, sont également fortement impactés par la prédation par les chats sur leurs sites de nidification

(Barbraud et al., 2021). Dans le cas du pétrel à menton blanc nicheur à Crozet, nos résultats montrent que la mitigation des captures accidentelles dans les pêcheries doit être associée au contrôle des rats sur les sites de nidification pour assurer une croissance de la population. A Amsterdam, les albatros à bec jaune *Thalassarche carteri* sont victimes à la fois des captures accidentelles dans les pêcheries (Thiebot et al., 2015), du choléra aviaire *Pasteurella multocida* (Jaeger et al., 2018) et de la présence du rat surmulot (*Rattus norvegicus*) qui a une action de prédation et probablement de vecteur du choléra aviaire (Jaeger et al., 2018). A propos du puffin des Baléares (*Puffinus mauretanicus*) Louzao et al. (2006) suggèrent que puisqu'il est difficile d'agir sur les pêcheries en Méditerranée, mener des actions de conservation sur le site de reproduction pour augmenter le succès reproducteur est indispensable au maintien de cette population. Ces nombreux exemples montrent à quel point le chemin est long entre la mesure de l'abondance d'une population et la mise en place d'une mesure de conservation efficace.

4/ Recommandations pour la gestion des oiseaux marins au sein de la RNN-TAF

Au regard du travail effectué tout au long de cette thèse et afin de constituer des bases de connaissances solides sur les populations nicheuses dans les territoires austraux protégés par la RNN-TAF, plusieurs recommandations peuvent être faites.

Tout d'abord **renforcer** les connaissances là où elles sont les plus lacunaires afin de **systématiser** les suivis pour pouvoir surveiller les populations d'oiseaux marins dans le temps. Le renfort des connaissances peut difficilement se passer des collaborations avec la recherche en démographie, mais aussi sur les traits d'histoire de vie, sur les stratégies de recherche alimentaire, sur la dispersion des contaminants et des maladies, et bien d'autres encore. Pour exemple de collaboration avec la recherche, le développement en cours de la cartographie des habitats sur les territoires austraux français avec le projet IPEV 136 associant le CNRS et l'Université de Rennes est éminemment stratégique pour renforcer les connaissances sur les préférences d'habitat des espèces, leurs distributions, mais aussi pour l'élaboration des futurs protocoles de suivis.

Il est en parallèle crucial de **soigner le stockage** et la mise en forme des données, ainsi que toutes les informations disponibles sur l'acquisition de ces données afin de les rendre disponibles facilement à la consultation et à l'analyse. Toute information relative à ces données (métadonnées, mais aussi les comptes rendus, les protocoles associés) doit bénéficier d'un lien avec ces données dans la base de données de la RNN-TAF. Par exemple, le compte rendu de la campagne de comptage des pétrels géants subantarctiques *Macronectes halli* de la Péninsule Courbet en 2016 nous apprend que le sud de la Péninsule n'a pas pu être prospecté comme prévu car la progression des observateurs a été rendue pénible par les conditions météorologiques. Cette pénibilité doit être prise en compte pour ajuster le suivi aux contraintes du terrain et de tels événements doivent être renseignés afin d'être pris en compte dans des analyses ultérieures.

Il serait intéressant d'**automatiser les analyses** lorsque cela est possible. Pour les suivis systématisés qui nécessitent un traitement analytique relativement simple il est envisageable de bâtir des outils informatiques d'analyse rapide des données. Le développement de programmes Shiny en langage R se démocratise et permet un accès facile et rapide aux analyses pour le gestionnaire. Il serait tout à fait envisageable d'automatiser les analyses des suivis annuels des espèces dénombrées selon des protocoles spécifiques tels que les canards d'Eaton, les espèces ciblées par les observatoires, les pétrels géants *Macronectes* sp., les pétrels plongeurs *Pelecanoides* sp., les skuas subantarctiques *Catharacta antarctica*. Un bel exemple est le développement et la publication de l'application PrediWhales (<https://www.observatoire-pelagis.cnrs.fr/les-outils/prediwhales>) par le laboratoire PELAGIS (La Rochelle Université) qui permet de prédire la distribution des cétacés grands plongeurs au large des côtes Atlantiques françaises.

Si **la bioacoustique** en tant qu'outil facilitateur de suivi temporel de populations a encore besoin de beaucoup d'ajustements, cette technologie a toutefois une place prépondérante pour les suivis ornithologiques au sein de la RNN-TAF. Le suivi des populations par enregistrements acoustiques nécessitera de prévoir la constitution d'une banque de données acoustiques sur les différentes espèces sur le modèle de Xeno-canto (<https://xeno-canto.org/>), et de calibrer la détection automatique de leur signature vocale avec des outils tels que proposés par BirdNet (<https://birdnet.cornell.edu/>) qui possède de belles performances mais qui nécessite de très larges échantillons de calibration. En

revanche, l'utilisation d'enregistreurs acoustiques peut dès lors s'avérer indispensable à la reconnaissance des petites espèces à nidification hypogée à Kerguelen en complément des comptages de terriers. Cette méthode a déjà montré son utilité dans le cadre de restaurations de milieux naturels (Boelman et al., 2007; Buxton & Jones, 2012). Les enregistreurs acoustiques auront aussi une utilité cruciale dans le suivi de la recolonisation de l'île Amsterdam par les oiseaux marins après l'éradication prévue des prédateurs introduits qui s'y trouvent, puisqu'il est attendu un retour des populations aviaires qui pourrait être spectaculaire (Barbraud et al., 2021).

VII. Conclusion générale

La forte abondance de données récoltées par les agents des TAAF au cours de la dernière décennie montre l'implication et les efforts colossaux employés au service de la conservation de la RNN-TAF. Les actions de conservation, avec les exemples de la mise en place des mesures de mitigation des captures accidentelles dans les pêcheries, mais aussi du renforcement et de l'élargissement des zones de protection de la réserve ou encore de l'éradication des prédateurs introduits sur l'île de Saint Paul, montrent une efficacité qui n'est visible qu'à travers ces nombreuses prospections. Le travail effectué durant cette thèse ne doit pas s'essouffler après elle afin de continuer à sauvegarder cette faune si particulière aux territoires austraux et qui constitue un patrimoine naturel important. Ces données sont précieuses, elles sont à la fois la mémoire de la richesse aviaire sur les îles australes au moment de leur acquisition et la perspective d'une biodiversité préservée sur le long-terme. La capacité des TAAF à collaborer avec les organismes de recherche (CNRS, MNHN, Universités...) ou de gestion des ressources naturelles comme c'est le cas avec la CCAMLR (Annexe 4), est un élément primordial pour la conservation et doit se maintenir et se renforcer. Les populations d'oiseaux marins offrent de nombreux défis pour leurs suivis. Les méthodes d'acquisition de données et d'analyses actuelles nous offrent déjà un panel immense d'outils qui montrent souvent leur efficacité pour l'étude des populations d'oiseaux marins, et au regard des avancées technologiques et analytiques actuelles, ce panel saura répondre aux dernières difficultés rencontrées.

VIII. Références générales

- Albores-Barajas, Y. V., Soldatini, C., Ramos-Rodríguez, A., Alcalá-Santoyo, J. E., Carmona, R., & Dell’Omo, G. (2018). A new use of technology to solve an old problem: Estimating the population size of a burrow nesting seabird. *PloS One*, *13*(9), e0202094.
- Alderman, R., Tuck, G. N., Castillo-Jordán, C., Haddon, M., & Punt, A. E. (2019). Macquarie Island’s northern giant petrels and the impacts of pest eradication on population abundance. *Ecological Modelling*, *393*, 66–75.
- Arneill, G. E., Perrins, C. M., Wood, M. J., Murphy, D., Pisani, L., Jessopp, M. J., & Quinn, J. L. (2019). Sampling strategies for species with high breeding-site fidelity: A case study in burrow-nesting seabirds. *PloS One*, *14*(8), e0221625.
- Bahn, V., & McGill, B. J. (2013). Testing the predictive performance of distribution models. *Oikos*, *122*(3), 321–331.
- Bakun, A., Black, B. A., Bograd, S. J., García-Reyes, M., Miller, A. J., Rykaczewski, R. R., & Sydeman, W. J. (2015). Anticipated Effects of Climate Change on Coastal Upwelling Ecosystems. *Current Climate Change Reports*, *1*(2), 85–93. <https://doi.org/10.1007/s40641-015-0008-4>
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(2), 327–338.
- Barbraud, C., & Delord, K. (2006). Population census of blue petrels *Halobaena caerulea* at Mayes Island, Iles Kerguelen. *Antarctic Science/ANTARCTICA ANTARCTIC SCIENCE*, *18*(2), 199–204.
- Barbraud, C., Delord, K., Bost, C. A., Chaigne, A., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2020). Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biology*, *43*(7), 835–850.

- Barbraud, C., Delord, K., Le Bouard, F., Harivel, R., Demay, J., Chaigne, A., & Micol, T. (2021). Seabird population changes following mammal eradication at oceanic Saint-Paul Island, Indian Ocean. *Journal for Nature Conservation*, *63*, 126049.
- Barbraud, C., Delord, K., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2009). Estimates of population size of white-chinned petrels and grey petrels at Kerguelen Islands and sensitivity to fisheries. *Animal Conservation*, *12*(3), 258–265.
- Barbraud, C., Des Monstiers, B., Chaigne, A., Marteau, C., Weimerskirch, H., & Delord, K. (2021). Predation by feral cats threatens great albatrosses. *Biological Invasions*, 1–17.
- Barbraud, C., Rolland, V., Jenouvrier, S., Nevoux, M., Delord, K., & Weimerskirch, H. (2012). Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: A review. *Marine Ecology Progress Series*, *454*, 285–307.
- Barbraud, C., & Thiebot, J.-B. (2009). On the importance of estimating detection probabilities from at-sea surveys of flying seabirds. *Journal of Avian Biology*, *40*(6), 584–590.
- Barbraud, C., Vasseur, J., & Delord, K. (2018). Using distance sampling and occupancy rate to estimate abundance of breeding pairs of Wilson’s Storm Petrel (*Oceanites oceanicus*) in Antarctica. *Polar Biology*, *41*(2), 313–322.
- Barry, S., & Elith, J. (2006). Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, *43*(3), 413–423.
- Beale, C. M., & Monaghan, P. (2005). Modeling the effects of limiting the number of visitors on failure rates of seabird nests. *Conservation Biology*, *19*(6), 2015–2019.
- Behrenfeld, M. J., O’Malley, R. T., Siegel, D. A., McClain, C. R., Sarmiento, J. L., Feldman, G. C., Milligan, A. J., Falkowski, P. G., Letelier, R. M., & Boss, E. S. (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, *444*(7120), Article 7120. <https://doi.org/10.1038/nature05317>
- Bellier, E., Certain, G., Planque, B., Monestiez, P., & Bretagnolle, V. (2010). Modelling habitat selection at multiple scales with multivariate geostatistics: An application to seabirds in open sea. *Oikos*, *119*(6), 988–999.

- Bergès, M., Choquet, R., & Bonadonna, F. (2019). Impact of long-term behavioural studies in the wild: The blue petrel, *Halobaena caerulea*, case at Kerguelen. *Animal Behaviour*, *151*, 53–65.
- Bibby, C. J. (2000). *Bird census techniques*. Elsevier.
- Bingham, M. (1998). The distribution, abundance and population trends of gentoo, rockhopper and king penguins in the Falkland Islands. *Oryx*, *32*(3), 223–232. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3008.1998.d01-39.x>
- Bird, J. P., Terauds, A., Fuller, R. A., Pascoe, P. P., Travers, T. D., McInnes, J. C., Alderman, R., & Shaw, J. D. (2022). Generating unbiased estimates of burrowing seabird populations. *Ecography*, e06204.
- Boelman, N. T., Asner, G. P., Hart, P. J., & Martin, R. E. (2007). Multi-trophic invasion resistance in Hawaii: Bioacoustics, field surveys, and airborne remote sensing. *Ecological Applications*, *17*(8), 2137–2144.
- Bonnet, T., Morrissey, M. B., de Villemereuil, P., Alberts, S. C., Arcese, P., Bailey, L. D., Boutin, S., Brekke, P., Brent, L. J. N., Camenisch, G., Charmantier, A., Clutton-Brock, T. H., Cockburn, A., Coltman, D. W., Courtiol, A., Davidian, E., Evans, S. R., Ewen, J. G., Festa-Bianchet, M., ... Kruuk, L. E. B. (2022). Genetic variance in fitness indicates rapid contemporary adaptive evolution in wild animals. *Science*, *376*(6596), 1012–1016. <https://doi.org/10.1126/science.abk0853>
- Borker, A. L., McKown, M. W., Ackerman, J. T., EAGLES-SMITH, C. A., Tershy, B. R., & Croll, D. A. (2014). Vocal activity as a low cost and scalable index of seabird colony size. *Conservation Biology*, *28*(4), 1100–1108.
- Bost, C.-A., Charrassin, J.-B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y., & Le Maho, Y. (2004). Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. *Marine Ecology Progress Series*, *283*, 293–297.
- Bost, C.-A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.-B., Guinet, C., Ainley, D. G., & Weimerskirch, H. (2009). The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, *78*(3), 363–376.

- Bried, J., & Jouventin, P. (2002). Site and mate choice in seabirds: An evolutionary approach. *Biology of Marine Birds*, 435, 263–305.
- Brisson-Curadeau, É., Elliott, K., & Bost, C.-A. (2023). Contrasting bottom-up effects of warming ocean on two king penguin populations. *Global Change Biology*, 29(4), 998–1008. <https://doi.org/10.1111/gcb.16519>
- Brooke, M. (2004). *Albatrosses and petrels across the world*. Oxford University Press.
- Brooke, M. de L. (2002). Seabird systematics and distribution: A review of current knowledge. *Biology of Marine Birds*, 57–85.
- Brownlie, K. C., Monash, R., Geeson, J. J., Fort, J., Bustamante, P., & Arnould, J. P. (2020). Developing a passive acoustic monitoring technique for Australia’s most numerous seabird, the Short-tailed Shearwater (*Ardenna tenuirostris*). *Emu-Austral Ornithology*, 1–12.
- Buckland, S., Anderson, D., Burnham, K., Laake, J., Borchers, D., & Thomas, L. (2001). Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations. In *Oxford University Press* (Vol. xv).
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., & Thomas, L. (2004). *Advanced distance sampling: Estimating abundance of biological populations*. OUP Oxford.
- Buckland, S. T., Burt, M. L., Rexstad, E. A., Mellor, M., Williams, A. E., & Woodward, R. (2012). Aerial surveys of seabirds: The advent of digital methods. *Journal of Applied Ecology*, 49(4), 960–967. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02150.x>
- Burger, A. E., & Lawrence, A. (2000). Seabird monitoring techniques. *Status and Conservation of West Indian Seabirds* (EA Schreiber and DS Lee, Editors). *Society of Caribbean Ornithology Special Publication*, 1, 148–173.
- Butchart, S. H., & Bird, J. P. (2010). Data Deficient birds on the IUCN Red List: What don’t we know and why does it matter? *Biological Conservation*, 143(1), 239–247.
- Buxton, R. T., Gormley, A. M., Jones, C. J., & Lyver, P. O. (2016). Monitoring burrowing petrel populations: A sampling scheme for the management of an island keystone species. *The Journal of Wildlife Management*, 80(1), 149–161.

- Buxton, R. T., & Jones, I. L. (2012). Measuring nocturnal seabird activity and status using acoustic recording devices: Applications for island restoration. *Journal of Field Ornithology*, 83(1), 47–60.
- Cai, W., Santoso, A., Wang, G., Yeh, S.-W., An, S.-I., Cobb, K. M., Collins, M., Guilyardi, E., Jin, F.-F., Kug, J.-S., Lengaigne, M., McPhaden, M. J., Takahashi, K., Timmermann, A., Vecchi, G., Watanabe, M., & Wu, L. (2015). ENSO and greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 5(9), Article 9. <https://doi.org/10.1038/nclimate2743>
- Camp, R. J., Miller, D. L., Thomas, L., Buckland, S. T., & Kendall, S. J. (2020). Using density surface models to estimate spatio-temporal changes in population densities and trend. *Ecography*, 43(7), 1079–1089.
- Campos, L. S., Montone, R. C., Moura, R. B., Yoneshigue-Valentin, Y., Kwall, H. G., & Convey, P. (2013). Anthropogenic impacts on sub-Antarctic and Antarctic islands and the adjacent marine environments. *Adaptation and Evolution in Marine Environments, Volume 2: The Impacts of Global Change on Biodiversity*, 177–203.
- Camprasse, E. C. M., Cherel, Y., Arnould, J. P. Y., Hoskins, A. J., & Bost, C.-A. (2017). Combined bio-logging and stable isotopes reveal individual specialisations in a benthic coastal seabird, the Kerguelen shag. *PLOS ONE*, 12(3), e0172278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172278>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67.
- Carr, P., Trevail, A., Bárrios, S., Clubbe, C., Freeman, R., Koldewey, H. J., Votier, S. C., Wilkinson, T., & Nicoll, M. A. C. (2021). Potential benefits to breeding seabirds of converting abandoned coconut plantations to native habitats after invasive predator eradication. *Restoration Ecology*, 29(5), e13386. <https://doi.org/10.1111/rec.13386>
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation* (2nd ed). Sinauer Associates.

- Catard, A., Weimerskirch, H., & Cherel, Y. (2000). Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series*, 194, 249–261.
- Catry, P., Forcada, J., & Almeida, A. (2011). Demographic parameters of black-browed albatrosses *Thalassarche melanophris* from the Falkland Islands. *Polar Biology*, 34, 1221–1229.
- CBD. (1992). Convention on biological diversity. *United Nations Treaty Series*, 1760, 1–30619.
- Chamaillé-Jammes, S., Guinet, C., Nicoleau, F., & Argentièr, M. (2000). A method to assess population changes in king penguins: The use of a Geographical Information System to estimate area-population relationships. *Polar Biology*, 23(8), 545–549. <https://doi.org/10.1007/s003000000119>
- Cherel, Y., Robin, J.-P., Walch, O., Karmann, H., Netchitailo, P., & Le Maho, Y. (1988). Fasting in king penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 254(2), R170–R177.
- Chust, G., Allen, J. I., Bopp, L., Schrum, C., Holt, J., Tsiaras, K., Zavatarelli, M., Chifflet, M., Cannaby, H., Dadou, I., Daewel, U., Wakelin, S. L., Machu, E., Pushpadas, D., Butenschon, M., Artioli, Y., Petihakis, G., Smith, C., Garçon, V., ... Irigoien, X. (2014). Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology*, 20(7), 2124–2139. <https://doi.org/10.1111/gcb.12562>
- Clark, B. L., Carneiro, A. P., Pearmain, E. J., Rouyer, M.-M., Clay, T. A., Cowger, W., Phillips, R. A., Manica, A., Hazin, C., & Eriksen, M. (2023). Global assessment of marine plastic exposure risk for oceanic birds. *Nature Communications*, 14(1), 3665.
- Clarke, E. D., Spear, L. B., Mccracken, M. L., Marques, F. F. C., Borchers, D. L., Buckland, S. T., & Ainley, D. G. (2003). Validating the use of generalized additive models and at-sea surveys to estimate size and temporal trends of seabird populations. *Journal of Applied Ecology*, 40(2), 278–292. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00802.x>
- Collet, J., Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2015). Albatrosses redirect flight towards vessels at the limit of their visual range. *Marine Ecology Progress Series*, 526, 199–205.

- Cook, T. R., Lescroel, A., Cherel, Y., Kato, A., & Bost, C.-A. (2013). Can foraging ecology drive the evolution of body size in a diving endotherm? *PLoS One*, 8(2), e56297.
- Copson, G. R. (1988). The status of the Black-browed and Grey-headed Albatrosses on Macquarie Island. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 122(1), 137–141.
- Costello, C., Cao, L., Gelcich, S., Cisneros-Mata, M. Á., Free, C. M., Froehlich, H. E., Golden, C. D., Ishimura, G., Maier, J., Macadam-Somer, I., Mangin, T., Melnychuk, M. C., Miyahara, M., de Moor, C. L., Naylor, R., Nøstbakken, L., Ojea, E., O'Reilly, E., Parma, A. M., ... Lubchenco, J. (2020). The future of food from the sea. *Nature*, 588(7836), Article 7836. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2616-y>
- Crawford, R. J., Whittington, P. A., Upfold, L., Ryan, P. G., Petersen, S. L., Dyer, B. M., & Cooper, J. (2009). Recent trends in numbers of four species of penguins at the Prince Edward Islands. *African Journal of Marine Science*, 31(3), 419–426.
- Croxall, J. P. (1987). *Seabirds: Feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press.
- Croxall, J. P., Butchart, S. H., Lascelles, B. E. N., Stattersfield, A. J., Sullivan, B. E. N., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, 22(1), 1–34.
- Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J., Furness, R. W., Mills, J. A., Murphy, E. J., Österblom, H., & Paleczny, M. (2011). Global seabird response to forage fish depletion—One-third for the birds. *Science*, 334(6063), 1703–1706.
- Dasnon, A., Delord, K., Chaigne, A., & Barbraud, C. (2022). Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. *Journal of Applied Ecology*, 59(7), 1674–1685.
- de L. Brooke, M. (2004). The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(suppl_4), S246–S248.
- Delord, K., Barbraud, C., Bost, C.-A., Deceuninck, B., Lefebvre, T., Lutz, R., Micol, T., Phillips, R. A., Trathan, P. N., & Weimerskirch, H. (2014). Areas of importance for seabirds tracked from French southern territories, and recommendations for conservation. *Marine Policy*, 48, 1–13.

- Delord, K., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2004). Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: Environmental variability and density dependence? *Polar Biology*, 27(12), 793–800. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0651-z>
- Delord, K., Besson, D., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2008). Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: Potential effects of environment and fisheries interactions. *Biological Conservation*, 141(7), 1840–1856. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.001>
- Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Micol, T. (2005). Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *Cambridge Science*, 12, 53–80.
- Deutsch, C., Ferrel, A., Seibel, B., Pörtner, H.-O., & Huey, R. B. (2015). Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. *Science*, 348(6239), 1132–1135. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1605>
- Dias, M. P., Martin, R., Pearmain, E. J., Burfield, I. J., Small, C., Phillips, R. A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P. G., & Croxall, J. P. (2019). Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation*, 237, 525–537.
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., ... Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 366(6471), eaax3100. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
- Dilley, B. J., Hedding, D. W., Henry, D. A., Rexer-Huber, K., Parker, G. C., Schoombie, S., Osborne, A., & Ryan, P. G. (2019). Clustered or dispersed: Testing the effect of sampling strategy to census burrow-nesting petrels with varied distributions at sub-Antarctic Marion Island. *Antarctic Science*, 31(5), 231–242.
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28.

- Dormann, C. F. (2007). Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(2), 129–138.
- Doser, J. W., Finley, A. O., Weed, A. S., & Zipkin, E. F. (2021). Integrating automated acoustic vocalization data and point count surveys for estimation of bird abundance. *Methods in Ecology and Evolution*, *12*(6), 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13578>
- Dufour, O., Gineste, B., Bas, Y., Le Corre, M., & Artières, T. (2016). First automatic passive acoustic tool for monitoring two species of procellariids (*Pterodroma barau* and *Puffinus bailloni*) on Reunion Island, Indian Ocean. *Ecological Informatics*, *35*, 55–60.
- Dupont, L., Le Mézo, P., Aumont, O., Bopp, L., Clerc, C., Ethé, C., & Maury, O. (2023). High trophic level feedbacks on global ocean carbon uptake and marine ecosystem dynamics under climate change. *Global Change Biology*, *29*(6), 1545–1556. <https://doi.org/10.1111/gcb.16558>
- Edney, A. J., & Wood, M. J. (2021). Applications of digital imaging and analysis in seabird monitoring and research. *Ibis*, *163*(2), 317–337.
- Elith, J., H. Graham*, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, *29*(2), 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elliott, G., & Walker, K. (2005). Detecting population trends of Gibson's and Antipodean wandering albatrosses. *Notornis*, *52*(4), 215.
- Ellis, J. C. (2005). Marine birds on land: A review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology*, *181*(2), 227–241.
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., & Jackson, J. B. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, *333*(6040), 301–306.

- Fogt, R. L., & Marshall, G. J. (2020). The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *WIREs Climate Change*, *11*(4), e652. <https://doi.org/10.1002/wcc.652>
- Foley, C. M., Fagan, W. F., & Lynch, H. J. (2020). Correcting for within-season demographic turnover to estimate the island-wide population of King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) on South Georgia. *Polar Biology*, *43*(3), 251–262. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02627-0>
- Foley, C. M., Hart, T., & Lynch, H. J. (2018). King Penguin populations increase on South Georgia but explanations remain elusive. *Polar Biology*, *41*(6), 1111–1122.
- Frisk, M. G., Miller, T. J., & Fogarty, M. J. (2001). Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: A comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *58*(5), 969–981.
- Fromant, A., Arnould, J. P., Delord, K., Sutton, G. J., Carravieri, A., Bustamante, P., Miskelly, C. M., Kato, A., Brault-Favrou, M., & Cherel, Y. (2022). Stage-dependent niche segregation: Insights from a multi-dimensional approach of two sympatric sibling seabirds. *Oecologia*, *199*(3), 537–548.
- Fudala, K., & Bialik, R. J. (2022). The use of drone-based aerial photogrammetry in population monitoring of Southern Giant Petrels in ASMA 1, King George Island, maritime Antarctica. *Global Ecology and Conservation*, *33*, e01990. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01990>
- Furness, R. W. (2003). Impacts of fisheries on seabird communities. *Scientia Marina*, *67*(S2), 33–45.
- Gaston, A. J. (2004). Seabirds: A natural history. (*No Title*).
- Gray, J. S. (2002). Biomagnification in marine systems: The perspective of an ecologist. *Marine Pollution Bulletin*, *45*(1–12), 46–52.
- Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., MacKenzie, D. I., Wintle, B. A., & McCarthy, M. A. (2014). Ignoring imperfect detection in biological surveys is dangerous: A response to ‘fitting and interpreting occupancy models’. *PloS One*, *9*(7), e99571.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*(9), 993–1009.

- Häkkinen, H., Petrovan, S. O., Sutherland, W. J., & Pettoirelli, N. (2021). Terrestrial or marine species distribution model: Why not both? A case study with seabirds. *Ecology and Evolution*, *11*(23), 16634–16646.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A., & Burger, J. (2001). Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. *Biology of Marine Birds*, 217–261.
- Hayes, M. C., Gray, P. C., Harris, G., Sedgwick, W. C., Crawford, V. D., Chazal, N., Crofts, S., & Johnston, D. W. (2021). Drones and deep learning produce accurate and efficient monitoring of large-scale seabird colonies. *The Condor*, *123*(3), duab022.
- Hazen, E. L., Abrahms, B., Brodie, S., Carroll, G., Jacox, M. G., Savoca, M. S., Scales, K. L., Sydeman, W. J., & Bograd, S. J. (2019). Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *17*(10), 565–574.
- Heinänen, S., Rönkä, M., & Von Numers, M. (2008). Modelling the occurrence and abundance of a colonial species, the arctic tern *Sterna paradisaea* in the archipelago of SW Finland. *Ecography*, *31*(5), 601–611.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., & Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(4), 202–210. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.003>
- Hentati-Sundberg, J., Olin, A. B., Reddy, S., Berglund, P.-A., Svensson, E., Reddy, M., Kasarareni, S., Carlsen, A. A., Hanes, M., & Kad, S. (2023). Seabird surveillance: Combining CCTV and artificial intelligence for monitoring and research. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*.
- Heupink, T. H., van den Hoff, J., & Lambert, D. M. (2012). King penguin population on Macquarie Island recovers ancient DNA diversity after heavy exploitation in historic times. *Biology Letters*, *8*(4), 586–589.
- Hinke, J. T., Barbosa, A., Emmerson, L. M., Hart, T., Juárez, M. A., Korczak-Abshire, M., Milinevsky, G., Santos, M., Trathan, P. N., & Watters, G. M. (2018). Estimating nest-level phenology and reproductive success of colonial seabirds using time-lapse cameras. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(8), 1853–1863.

- Hirzel, A. H., & Le Lay, G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, *45*(5), 1372–1381.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H., Carpenter, K. E., Chanson, J., Collen, B., & Cox, N. A. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, *330*(6010), 1503–1509.
- Horswill, C., Matthiopoulos, J., Green, J. A., Meredith, M. P., Forcada, J., Peat, H., Preston, M., Trathan, P. N., & Ratcliffe, N. (2014). Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: Individual traits, predation pressure and environmental variability. *Journal of Animal Ecology*, *83*(5), 1057–1067.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks cold spring harbor symposia on quantitative biology, 22: 415–427. *GS SEARCH*.
- Isbell, F., Balvanera, P., Mori, A. S., He, J.-S., Bullock, J. M., Regmi, G. R., Seabloom, E. W., Ferrier, S., Sala, O. E., & Guerrero-Ramírez, N. R. (2023). Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *21*(2), 94–103.
- Jackson, R. M., Roe, J. D., Wangchuk, R., & Hunter, D. O. (2006). Estimating snow leopard population abundance using photography and capture-recapture techniques. *Wildlife Society Bulletin*, *34*(3), 772–781.
- Jaeger, A., Lebarbenchon, C., Bourret, V., Bastien, M., Lagadec, E., Thiebot, J.-B., Boulinier, T., Delord, K., Barbraud, C., & Marteau, C. (2018). Avian cholera outbreaks threaten seabird species on Amsterdam Island. *PLoS One*, *13*(5), e0197291.
- Jain, A. K., & Hausman, R. E. (2014). Stratified multistage sampling. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*.
- Jefferson, T. A., Webber, M. A., & Pitman, R. (2011). *Marine mammals of the world: A comprehensive guide to their identification*. Elsevier.
- Johnston, D. T., Furness, R. W., Robbins, A. M., Tyler, G. A., McIlvenny, J., & Masden, E. A. (2021). Tidal stream use by black guillemots *Cephus grylle* in relation to a marine renewable energy development. *Marine Ecology Progress Series*, *669*, 201–212.

- Jones, M. G. W., & Ryan, P. G. (2010). Evidence of mouse attacks on albatross chicks on sub-Antarctic Marion Island. *Antarctic Science*, 22(1), 39–42.
- Jordan, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1733–1741.
- Jouventin, P., Stahl, J. C., Weimerskirch, H., & Mougín, J. L. (1984). The seabirds of the French subantarctic islands and Adélie Land, their status and conservation. *Status and Conservation of the World's Seabirds*. Cambridge, UK: International Council for Bird Preservation (Techn. Publ. 2), 609–625.
- Jouventin, P., & Weimerskirch, H. (1990). Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature*, 343(6260), 746–748.
- Kirkwood, R., Lawton, K., Moreno, C., Valencia, J., Schlatter, R., & Robertson, G. (2007). Estimates of Southern Rockhopper and Macaroni Penguin Numbers at the Ildefonso and Diego Ramírez Archipelagos, Chile, Using Quadrat and Distance-sampling Techniques. *Waterbirds*, 30(2), 259–267. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)30\[259:EOSRAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)30[259:EOSRAM]2.0.CO;2)
- Laborie, J., Authier, M., Chaigne, A., Delord, K., Weimerskirch, H., & Guinet, C. (2023). Estimation of total population size of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) on Kerguelen and Crozet Archipelagos using very high-resolution satellite imagery. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1149100.
- Landrigan, P. J., Stegeman, J. J., Fleming, L. E., Allemand, D., Anderson, D. M., Backer, L. C., Brucker-Davis, F., Chevalier, N., Corra, L., & Czerucka, D. (2020). Human health and ocean pollution. *Annals of Global Health*, 86(1).
- Lascelles, B. G., Langham, G. M., Ronconi, R. A., & Reid, J. B. (2012). From hotspots to site protection: Identifying Marine Protected Areas for seabirds around the globe. *Biological Conservation*, 156, 5–14.
- Lawton, K., Robertson, G., Kirkwood, R., Valencia, J., Schlatter, R., & Smith, D. (2006). An estimate of population sizes of burrowing seabirds at the Diego Ramirez archipelago, Chile, using distance sampling and burrow-scoping. *Polar Biology*, 29, 229–238.

- Le Bohec, C., Durant, J. M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N. C., Park, Y.-H., Pradel, R., Gremillet, D., Gendner, J.-P., & Le Maho, Y. (2008). King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(7), 2493–2497.
- Le Bohec, C., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P., & Le Maho, Y. (2007). Population Dynamics in a Long-Lived Seabird: I. Impact of Breeding Activity on Survival and Breeding Probability in Unbanded King Penguins. *Journal of Animal Ecology*, *76*(6), 1149–1160.
- Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J., & Jouventin, P. (1999). How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *266*(1429), 1623–1628. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0824>
- Lescroël, A., Mathevet, R., Péron, C., Authier, M., Provost, P., Takahashi, A., & Grémillet, D. (2016). Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Marine Policy*, *68*, 212–220. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.02.015>
- Lewison, R. L., Crowder, L. B., Wallace, B. P., Moore, J. E., Cox, T., Zydalis, R., McDonald, S., DiMatteo, A., Dunn, D. C., & Kot, C. Y. (2014). Global patterns of marine mammal, seabird, and sea turtle bycatch reveal taxa-specific and cumulative megafauna hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(14), 5271–5276.
- Link, J. S., & Watson, R. A. (2019). Global ecosystem overfishing: Clear delineation within real limits to production. *Science Advances*, *5*(6), eaav0474. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav0474>
- Lormee, H., Delord, K., Letournel, B., & Barbraud, C. (2012). Population Survey of Leach's Storm-Petrels Breeding at Grand Colombier Island, Saint-Pierre and Miquelon Archipelago. *The Wilson Journal of Ornithology*, *124*(2), 245–252.
- Louzao, M., Igual, J. M., McMinn, M., Aguilar, J. S., Triay, R., & Oro, D. (2006). Small pelagic fish, trawling discards and breeding performance of the critically endangered Balearic shearwater: Improving conservation diagnosis. *Marine Ecology Progress Series*, *318*, 247–254.

- Lynch, H. J., White, R., Black, A. D., & Naveen, R. (2012). Detection, differentiation, and abundance estimation of penguin species by high-resolution satellite imagery. *Polar Biology*, *35*, 963–968.
- Mac Nally, R. (2000). Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between—and reconciliation of—‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity & Conservation*, *9*(5), 655–671.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, *83*(8), 2248–2255.
- Magnússon, B., Magnússon, S. H., Ólafsson, E., & Sigurdsson, B. D. (2014). Plant colonization, succession and ecosystem development on Surtsey with reference to neighbouring islands. *Biogeosciences*, *11*(19), 5521–5537. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5521-2014>
- Mallory, M. L., Gilchrist, H. G., Janssen, M., Major, H. L., Merkel, F., Provencher, J. F., & Strøm, H. (2018). Financial costs of conducting science in the Arctic: Examples from seabird research. *Arctic Science*, *4*(4), 624–633.
- Marchant, S., Higgins, P. J., Ambrose, S. J., & Steele, W. K. (2006). *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Oxford University Press, USA.
- Martin, A. R., Poncet, S., Barbraud, C., Foster, E., Fretwell, P., & Rothery, P. (2009). The white-chinned petrel (*Procellaria aequinoctialis*) on South Georgia: Population size, distribution and global significance. *Polar Biology*, *32*(4), 655.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science*, *347*(6219), 1255641. <https://doi.org/10.1126/science.1255641>
- Medina, F. M., Bonnaud, E., Vidal, E., Tershy, B. R., Zavaleta, E. S., Josh Donlan, C., Keitt, B. S., Le Corre, M., Horwath, S. V., & Nogales, M. (2011). A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biology*, *17*(11), 3503–3510.
- Michelot, C., Pinaud, D., Fortin, M., Maes, P., Callard, B., Leicher, M., & Barbraud, C. (2017). Seasonal variation in coastal marine habitat use by the European shag: Insights from fine scale

- habitat selection modeling and diet. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 141, 224–236.
- Miller, D. L., Burt, M. L., Rexstad, E. A., & Thomas, L. (2013). Spatial models for distance sampling data: Recent developments and future directions. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11), 1001–1010.
- Mills, L. S., Soulé, M. E., & Doak, D. F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4), 219–224.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Fallon, F. W., Fallon, J. E., & Heglund, P. J. (2000). A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk*, 117(2), 393–408.
- Noin, D. (1999). La population des littoraux du monde. *L'Information Géographique*, 63(2), 65–73. <https://doi.org/10.3406/ingeo.1999.2632>
- Nunes, B. Z., Huang, Y., Ribeiro, V. V., Wu, S., Holbech, H., Moreira, L. B., Xu, E. G., & Castro, I. B. (2022). Microplastic contamination in seawater across global marine protected areas boundaries. *Environmental Pollution*, 120692.
- Oehler, D. A., Fry, W. R., Weakley, L. A., & Marin, M. (2007). Rockhopper and Macaroni Penguin Colonies Absent from Isla Recalada, Chile. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119(3), 502–506. <https://doi.org/10.1676/06-096.1>
- Okes, N. C., Hockey, P. A., Pichegru, L., van der Lingen, C. D., Crawford, R. J., & Grémillet, D. (2009). Competition for shifting resources in the southern Benguela upwelling: Seabirds versus purse-seine fisheries. *Biological Conservation*, 142(10), 2361–2368.
- Olivier, F., & Wotherspoon, S. J. (2006). Distribution and abundance of Wilson's storm petrels *Oceanites oceanicus* at two locations in East Antarctica: Testing habitat selection models. *Polar Biology*, 29(10), 878–892.
- Oppel, S., Meirinho, A., Ramírez, I., Gardner, B., O'Connell, A. F., Miller, P. I., & Louzao, M. (2012). Comparison of five modelling techniques to predict the spatial distribution and abundance of seabirds. *Biological Conservation*, 156, 94–104.

- Orben, R. A., Fleishman, A. B., Borker, A. L., Bridgeland, W., Gladics, A. J., Porquez, J., Sanzenbacher, P., Stephensen, S. W., Swift, R., & McKown, M. W. (2019). Comparing imaging, acoustics, and radar to monitor Leach's storm-petrel colonies. *PeerJ*, 7, e6721.
- Paleczny, M., Hammill, E., Karpouzi, V., & Pauly, D. (2015). Population trend of the world's monitored seabirds, 1950-2010. *PloS One*, 10(6), e0129342.
- Pardo, D., Forcada, J., Wood, A. G., Tuck, G. N., Ireland, L., Pradel, R., Croxall, J. P., & Phillips, R. A. (2017). Additive effects of climate and fisheries drive ongoing declines in multiple albatross species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(50), E10829–E10837.
- Parker, G. C., French, R. K., & Muller, C. G. (2020). First northern giant petrel (*Macronectes halli*) breeding population survey and estimate. *Notornis*, 67(1), 357–368.
- Parker, G. C., & Rexer-Huber, K. (2015). Literature review of methods for estimating population size of burrowing petrels based on extrapolations from surveys. *Report Prepared by Parker Conservation. Department of Conservation, Wellington.*
- Parker, G. C., & Rexer-Huber, K. (2016). Guidelines for designing burrowing petrel surveys to improve population estimate precision. *Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels.*
- Patterson, D. L., Woehler, E. J., Croxall, J. P., Cooper, J., Poncet, S., Hunter, S., & Fraser, W. R. (2008). Breeding distribution and population status of the Northern Giant Petrel *Macronectes halli* and Southern Giant Petrel *M. giganteus*. *Marine Ornithology*, 36, 115–124.
- Pauly, D., Watson, R., & Alder, J. (2005). Global trends in world fisheries: Impacts on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1453), 5–12.
- Penn, J. L., & Deutsch, C. (2022). Avoiding ocean mass extinction from climate warming. *Science*, 376(6592), 524–526. <https://doi.org/10.1126/science.abe9039>
- Péron, C., Authier, M., Barbraud, C., Delord, K., Besson, D., & Weimerskirch, H. (2010). Interdecadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. *Global Change Biology*, 16(7), 1895–1909.

- Péron, C., Delord, K., Phillips, R. A., Charbonnier, Y., Marteau, C., Louzao, M., & Weimerskirch, H. (2010). Seasonal variation in oceanographic habitat and behaviour of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. *Marine Ecology Progress Series*, *416*, 267–284.
- Phillips, R. A., Gales, R., Baker, G. B., Double, M. C., Favero, M., Quintana, F., Tasker, M. L., Weimerskirch, H., Uhart, M., & Wolfaardt, A. (2016). The conservation status and priorities for albatrosses and large petrels. *Biological Conservation*, *201*, 169–183. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.017>
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, *19*(1), 181–197.
- Piatt, J. F., Sydeman, W. J., Sydeman, W. J., Piatt, J. F., & Browman, H. I. (2007). Seabirds as indicators of marine ecosystems. *MARINE ECOLOGY-PROGRESS SERIES-*, *352*, 199.
- Pistorius, P. A., Baylis, A., Crofts, S., & Pütz, K. (2012). Population development and historical occurrence of king penguins at the Falkland Islands. *Antarctic Science*, *24*(5), 435–440. <https://doi.org/10.1017/S0954102012000302>
- Pohl, B., Saucède, T., Favier, V., Pergaud, J., Verfaillie, D., Féral, J.-P., Krasniqi, Y., & Richard, Y. (2021). Recent climate variability around the Kerguelen Islands (Southern Ocean) seen through weather regimes. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, *60*(5), 711–731.
- Poncelet, E., Barbraud, C., & Guinet, C. (2010). Population dynamics of killer whales (*Orcinus orca*) in the Crozet Archipelago, southern Indian Ocean: A mark-recapture study from 1977 to 2002. *J. Cetacean Res. Manage.*, *11*(1), 41–48.
- Quillfeldt, P., & Masello, J. F. (2013). Impacts of climate variation and potential effects of climate change on South American seabirds—a review. *Marine Biology Research*, *9*(4), 337–357.
- Ratcliffe, N., Vaughan, D., Whyte, C., & Shepherd, M. (1998). Development of playback census methods for Storm Petrels *Hydrobates pelagicus*. *Bird Study*, *45*(3), 302–312.

- Rayner, M. J., Clout, M. N., Stamp, R. K., Imber, M. J., Brunton, D. H., & Hauber, M. E. (2007). Predictive habitat modelling for the population census of a burrowing seabird: A study of the endangered Cook's petrel. *Biological Conservation*, *138*(1–2), 235–247.
- Renner, H. M., Reynolds, J. H., Sims, M., & Renner, M. (2011). Evaluating the power of surface attendance counts to detect long-term trends in populations of crevice-nesting auklets. *Environmental Monitoring and Assessment*, *177*, 665–679.
- Rexer-Huber, K., Parker, G., Ryan, P., & Cuthbert, R. (2014). Burrow occupancy and population size in the Atlantic Petrel *Pterodroma incerta*: A comparison of methods. *Marine Ornithology*, *42*, 137–141.
- Ripple, W. J., Larsen, E. J., Renkin, R. A., & Smith, D. W. (2001). Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation*, *102*(3), 227–234. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00107-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00107-0)
- Rivalan, P., Barbraud, C., Inchausti, P., & Weimerskirch, H. (2010). Combined impacts of longline fisheries and climate on the persistence of the Amsterdam Albatross *Diomedea amsterdamensis*. *Ibis*, *152*(1), 6–18. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00977.x>
- Rodríguez, A., Arcos, J. M., Bretagnolle, V., Dias, M. P., Holmes, N. D., Louzao, M., Provencher, J., Raine, A. F., Ramirez, F., & Rodriguez, B. (2019). Future directions in conservation research on petrels and shearwaters. *Frontiers in Marine Science*, *6*, 94.
- Ronconi, R. A., & Burger, A. E. (2009). Estimating seabird densities from vessel transects: Distance sampling and implications for strip transects. *Aquatic Biology*, *4*(3), 297–309.
- Ronconi, R. A., Lascelles, B. G., Langham, G. M., Reid, J. B., & Oro, D. (2012). The role of seabirds in Marine Protected Area identification, delineation, and monitoring: Introduction and synthesis. *Biological Conservation*, *156*, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.016>
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Shiomi, K., Barbraud, C., Angelier, F., Delord, K., Poupart, T., Koubbi, P., & Raclot, T. (2018). Two recent massive breeding failures in an Adélie penguin colony call for the creation of a marine protected area in D'Urville Sea/Mertz. *Frontiers in Marine Science*, *5*, 264.

- Rounsevell, D. E., & Copson, G. R. (1982). Growth rate and recovery of a king penguin, *Aptenodytes patagonicus*, population after exploitation. *Wildlife Research*, *9*(3), 519–525.
- Rousseau, Y., Watson, R. A., Blanchard, J. L., & Fulton, E. A. (2019). Evolution of global marine fishing fleets and the response of fished resources. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(25), 12238–12243. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820344116>
- Ryan, P. G., Jones, M. G., Dyer, B. M., Upfold, L., & Crawford, R. J. (2009). Recent population estimates and trends in numbers of albatrosses and giant petrels breeding at the sub-Antarctic Prince Edward Islands. *African Journal of Marine Science*, *31*(3), 409–417. <https://doi.org/10.2989/AJMS.2009.31.3.13.1001>
- Sagar, P. M., Amey, J., Scofield, R. P., & Robertson, C. J. R. (2015). Population trends, timing of breeding and survival of Salvin’s albatrosses (*Thalassarche salvini*) at Proclamation Island, Bounty Islands, New Zealand. *Notornis*, *62*(1), 21–29.
- Sagar, P. M., & Stahl, J.-C. (2005). Increases in the numbers of breeding pairs in two populations of Buller’s Albatross (*Thalassarche butteri butteri*). *Emu-Austral Ornithology*, *105*(1), 49–55.
- Sala, E., Mayorga, J., Bradley, D., Cabral, R. B., Atwood, T. B., Auber, A., Cheung, W., Costello, C., Ferretti, F., Friedlander, A. M., Gaines, S. D., Garilao, C., Goodell, W., Halpern, B. S., Hinson, A., Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Leprieur, F., McGowan, J., ... Lubchenco, J. (2021). Protecting the global ocean for biodiversity, food and climate. *Nature*, *592*(7854), Article 7854. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03371-z>
- Schumann, N., Dann, P., Hoskins, A. J., & Arnould, J. P. (2013). Optimizing survey effort for burrow-nesting seabirds. *Journal of Field Ornithology*, *84*(1), 69–85.
- Shokralla, S., Spall, J. L., Gibson, J. F., & Hajibabaei, M. (2012). Next-generation sequencing technologies for environmental DNA research. *Molecular Ecology*, *21*(8), 1794–1805. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05538.x>
- Sibert, J., Hampton, J., Kleiber, P., & Maunder, M. (2006). Biomass, Size, and Trophic Status of Top Predators in the Pacific Ocean. *Science*, *314*(5806), 1773–1776. <https://doi.org/10.1126/science.1135347>

- Sillett, T. S., Chandler, R. B., Royle, J. A., Kéry, M., & Morrison, S. A. (2012). Hierarchical distance-sampling models to estimate population size and habitat-specific abundance of an island endemic. *Ecological Applications*, 22(7), 1997–2006. <https://doi.org/10.1890/11-1400.1>
- Southwell, C., & Emmerson, L. (2015). Remotely-operating camera network expands Antarctic seabird observations of key breeding parameters for ecosystem monitoring and management. *Journal for Nature Conservation*, 23, 1–8.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 476–494.
- Sydeman, W. J., Poloczanska, E., Reed, T. E., & Thompson, S. A. (2015). Climate change and marine vertebrates. *Science*, 350(6262), 772–777. <https://doi.org/10.1126/science.aac9874>
- Terauds, A., Gales, R., Baker, G. B., & Alderman, R. (2006). Population and survival trends of Wandering Albatrosses (*Diomedea exulans*) breeding on Macquarie Island. *Emu-Austral Ornithology*, 106(3), 211–218.
- Thaxter, C. B., Lascelles, B., Sugar, K., Cook, A. S., Roos, S., Bolton, M., Langston, R. H., & Burton, N. H. (2012). Seabird foraging ranges as a preliminary tool for identifying candidate Marine Protected Areas. *Biological Conservation*, 156, 53–61.
- Thiebot, J.-B., Delord, K., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2014). Stage-dependent distribution of the critically endangered Amsterdam albatross in relation to Economic Exclusive Zones. *Endangered Species Research*, 23(3), 263–276.
- Thiebot, J.-B., Demay, J., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2015). The rime of the modern mariner: Evidence for capture of yellow-nosed albatross from Amsterdam Island in Indian Ocean longline fisheries. *Polar Biology*, 38, 1297–1300.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R., Marques, T. A., & Burnham, K. P. (2010). Distance software: Design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 5–14.
- Thompson, W. L., White, G. C., & Gowan, C. (1998). *Monitoring vertebrate populations*. Elsevier.

- Thomson, R. B., Alderman, R. L., Tuck, G. N., & Hobday, A. J. (2015). Effects of climate change and fisheries bycatch on shy albatross (*Thalassarche cauta*) in Southern Australia. *PLoS One*, *10*(6), e0127006.
- Topor, Z. M., Rasher, D. B., Duffy, J. E., & Brandl, S. J. (2019). Marine protected areas enhance coral reef functioning by promoting fish biodiversity. *Conservation Letters*, *12*(4), e12638.
- Trathan, P. N. (2004). Image analysis of color aerial photography to estimate penguin population size. *Wildlife Society Bulletin*, *32*(2), 332–343.
- Trucchi, E., Gratton, P., Whittington, J. D., Cristofari, R., Le Maho, Y., Stenseth, N. C., & Le Bohec, C. (2014). King penguin demography since the last glaciation inferred from genome-wide data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1787), 20140528. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0528>
- Tuck, G. N., Polacheck, T., & Bulman, C. M. (2003). Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biological Conservation*, *114*(1), 1–27.
- Velarde, E., Anderson, D. W., & Ezcurra, E. (2019). Seabird clues to ecosystem health. *Science*, *365*(6449), 116–117.
- Virgili, A., Lambert, C., Pettex, E., Dorémus, G., Van Canneyt, O., & Ridoux, V. (2017). Predicting seasonal variations in coastal seabird habitats in the English Channel and the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *141*, 212–223.
- Walker, J., & Taylor, P. (2017). Using eBird data to model population change of migratory bird species. *Avian Conservation and Ecology*, *12*(1).
- Walpole, M. J., & Leader-Williams, N. (2002). Tourism and flagship species in conservation. *Biodiversity and Conservation*, *11*(3), 543–547.
- Weimerskirch, H. (2018). Linking demographic processes and foraging ecology in wandering albatross—Conservation implications. *Journal of Animal Ecology*, *87*(4), 945–955.
- Weimerskirch, H., Bouard, F. L., Ryan, P. G., & Bost, C. A. (2018). Massive decline of the world's largest king penguin colony at Ile aux Cochons, Crozet. *Antarctic Science*, *30*(4), 236–242. <https://doi.org/10.1017/S0954102018000226>

- Weimerskirch, H., Collet, J., Corbeau, A., Pajot, A., Hoarau, F., Marteau, C., Filippi, D., & Patrick, S. C. (2020). Ocean sentinel albatrosses locate illegal vessels and provide the first estimate of the extent of nondeclared fishing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(6), 3006–3014.
- Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., Le Bouard, F., Ryan, P. G., Fretwell, P., & Marteau, C. (2018). Status and trends of albatrosses in the French southern territories, western Indian Ocean. *Polar Biology*, *41*, 1963–1972.
- Weimerskirch, H., & Wilson, R. P. (2000). Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature*, *406*(6799), 955–956.
- Weimerskirch, H., Zotier, R., & Jouventin, P. (1989). The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu*, *89*(1), 15–29.
- Whitehead, T. O., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., & Ryan, P. G. (2016). Habitat use and diving behaviour of macaroni *Eudyptes chrysolophus* and eastern rockhopper *E. chrysocome filholi* penguins during the critical pre-moult period. *Marine Biology*, *163*(1), 1–20.
- Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic press.
- Wilson, R. P., Grémillet, D., Syder, J., Kierspel, M. A., Garthe, S., Weimerskirch, H., Schäfer-Neth, C., Scolaro, J. A., Bost, C.-A., & Plötz, J. (2002). Remote-sensing systems and seabirds: Their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, *228*, 241–261.
- Wiltshire, A., & Hamilton, S. (2003). Population estimate for northern giant petrels (*Macronectes halli*) on Antipodes Island, New Zealand. *Notornis*, *50*(3), 128–132.
- Wolfaardt, A., & Phillips, R. (2013). *Guideline census methodologies for albatrosses and petrels*. *Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels*. ACAP.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J., & Watson, R. (2006). Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*, *314*(5800), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>

- Yoccoz, N. G. (2012). The future of environmental DNA in ecology. *Molecular Ecology*, *21*(8), 2031–2038. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05505.x>
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(8), 446–453.
- Zacharias, M. A., & Roff, J. C. (2001). Use of focal species in marine conservation and management: A review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *11*(1), 59–76.
- Zulian, V., Miller, D. A. W., & Ferraz, G. (2021). Integrating citizen-science and planned-survey data improves species distribution estimates. *Diversity and Distributions*, *27*(12), 2498–2509. <https://doi.org/10.1111/ddi.13416>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(1), 3–14.
- Žydelis, R., Bellebaum, J., Österblom, H., Vetemaa, M., Schirmeister, B., Stipniece, A., Dagys, M., van Eerden, M., & Garthe, S. (2009). Bycatch in gillnet fisheries – An overlooked threat to waterbird populations. *Biological Conservation*, *142*(7), 1269–1281. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.025>

Annexe 1

Autres résultats et analyses

Participation majeure : Anaïs Dasnon, Adrien Chaigne, Célia Lesage, Fabrice Lebouard et Christophe Barbraud

Remerciements : Alizé Rioux, Nolwenn Trividic, Aymeric Bodin et toutes les autres personnes ayant participé aux comptages, au traitement des données et aux analyses.

Contexte

Un des objectifs majeurs du plan de gestion de la réserve naturelle des terres australes françaises est d'"affiner les estimations d'effectifs et la cartographie des oiseaux nicheurs". Dans ce contexte une quantité importante de données de comptages et d'observations d'oiseaux marins ont été récoltées et seule une partie a été analysée ou utilisée jusqu'à présent. Au cours de ma thèse, j'ai été amenée à travailler sur l'analyse de jeux de données de détection de distance sur transect de plusieurs espèces afin de compléter les connaissances ou les suivis des oiseaux marins. De plus, sous l'initiative et la gestion de Célia Lesage, nous avons effectué pour la première fois les comptages des skuas subantarctiques dans toutes les zones les plus propices à leur présence sur l'île de La Possession, permettant ainsi de mieux connaître leur distribution et d'évaluer leur densité.

La méthode de détection sur transect a été appliquée au comptage des canards d'Eaton de Kerguelen (*Anas eatoni eatoni*), des pétrels géants subantarctiques (*Macronectes halli*) sur la Péninsule Courbet à Kerguelen, des skuas subantarctiques (*Catharacta antarctica lonnbergi*) et des pétrels plongeurs de Géorgie du Sud (*Pelecanoides georgicus*) sur l'île de La Possession à Crozet.

Nous présentons ici les principaux résultats de ces analyses qui sont brièvement discutés. Les informations sur les concepts de la méthode de distance de détection sur transects ou sur les espèces étudiées sont indiquées dans le chapitre Matériels et Méthodes généraux.

Pétrel plongeur de Géorgie du Sud

Méthodes

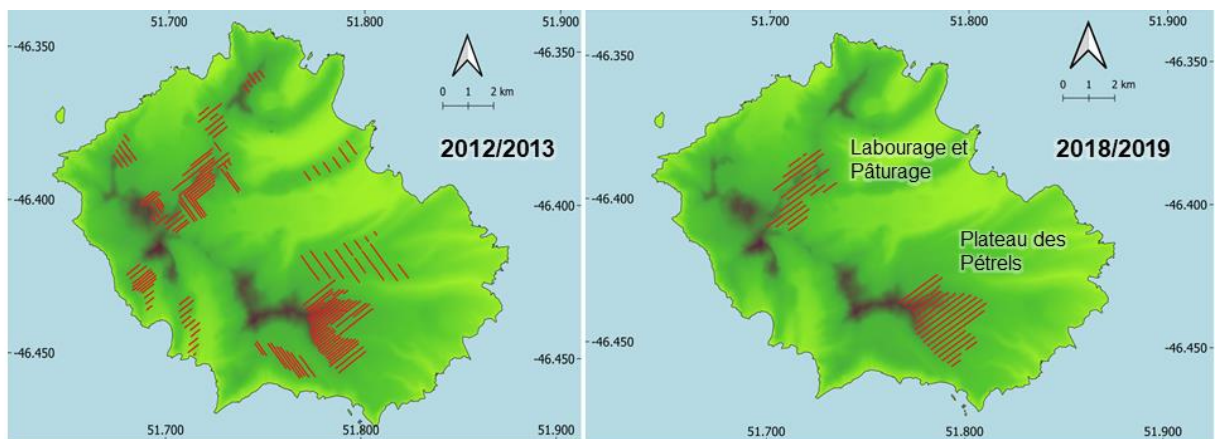


Figure 1 : Carte des transects prospectés (en rouge) des terriers de pétrels plongeurs de Géorgie du sud sur l'île de La Possession lors des étés austraux 2012/2013 et 2018/2019.

Les terriers de pétrel plongeur de Géorgie du Sud ont été prospectés par distance de détection sur transect à deux occasions sur l'île de La Possession. La première session de prospection a eu lieu entre le 20 novembre 2012 et le 14 janvier 2013 sur neuf sites de La Possession et entre le 20 novembre 2018 et le 26 décembre 2018 aux sites de Pâturage et Labourage et du Plateau des Pétrels (Figure 1). La distance entre les transects était de 200 mètres, excepté en 2012/2013 sur les zones de Pâturage et Labourage et du Plateau des Pétrels où elle était de 100 mètres.

Pour les analyses menées sur les données 2012/2013, tous les terriers jugés favorables à la présence de l'espèce ont été retenus (508 terriers favorables sur 855 terriers détectés au total), même en l'absence de traces d'occupation ou de réponse à la repasse. Pour les analyses menées sur les données de 2018, seuls les terriers présentant des signes d'occupation ou pour lesquels la réponse à la repasse a été positive ont été retenus (327 terriers retenus sur 553 au total). Les analyses des données récoltées en

2012/2013 ont été effectuées manuellement avec le logiciel Distance, antérieurement à mon travail de thèse (Barbraud et al., 2020). Le modèle retenu pour la modélisation de la probabilité de détection en fonction de la distance utilisait une fonction uniforme avec une fonction d'ajustement cosinus et les données étaient contraintes à quatre classes de distance. Les analyses des données de 2018 ont été menées avec les packages R "Distance" et "mrds". Le modèle retenu utilisait une fonction hazard-rate, une fonction d'ajustement cosinus et les données étaient contraintes à sept classes de distance.

Résultats et discussion

En 2012/2013 une densité moyenne de 13.90 (0.16 CV) terriers par hectare a été estimée sur l'ensemble des sites prospectés et la probabilité de détection était de $p = 0.62$ (0.03 CV). En 2018/2019, ce sont en moyenne 10.67 (0.31 CV) terriers par hectare estimés sur l'ensemble des sites du Plateau des pétrels et de Labourage et Pâturage et la probabilité de détection était de $p = 0.28$ (0.06 CV). Bien qu'effectués sur la même île, les différences dans l'aire d'échantillonnage et dans l'emplacement des transects ne permettent pas une comparaison directe des estimations de densité.

La prospection de 2012/2013 (la première à avoir été effectuée sur l'île de La Possession pour cette espèce) a permis de mettre en évidence les zones à forte concentration de pétrels plongeurs de Géorgie du Sud, ainsi que les zones où l'espèce, malgré un habitat apparemment favorable, est absente. Cette campagne de comptages a demandé des efforts colossaux (29 jours et 18 personnes au total). En 2018/2019, en ciblant certaines zones d'importance pour l'espèce, il a été possible d'estimer une densité à partir d'un effort d'échantillonnage deux fois moins important. La prospection du pétrel plongeur de Géorgie du Sud peut être rendue pénible par la nature du terrain, fortement en pente et composé de scories donc instable, et ces prospections sont susceptibles d'endommager les terriers sensibles au piétinement, autant d'arguments en faveur d'une diminution de l'effort d'échantillonnage pour de futures prospections. Cependant, l'estimation de la densité avait une précision de l'estimation de la densité deux fois moins importante en 2018/2019 qu'en 2012/2013 et qui complique la détection de variations temporelles. La grande différence dans les estimations de probabilité de détection pourrait faire penser que le biais lié à l'observateur est important sur la prospection de cette espèce. A

l'avenir il serait intéressant de reconduire des prospections avec la même méthode dans les zones du Plateau des pétrels et de Labourage et Pâturage mais avec un intertransect de 100 m ce qui permettrait d'augmenter la précision et à terme d'inférer des tendances fiables.

Canard d'Eaton

Méthodes

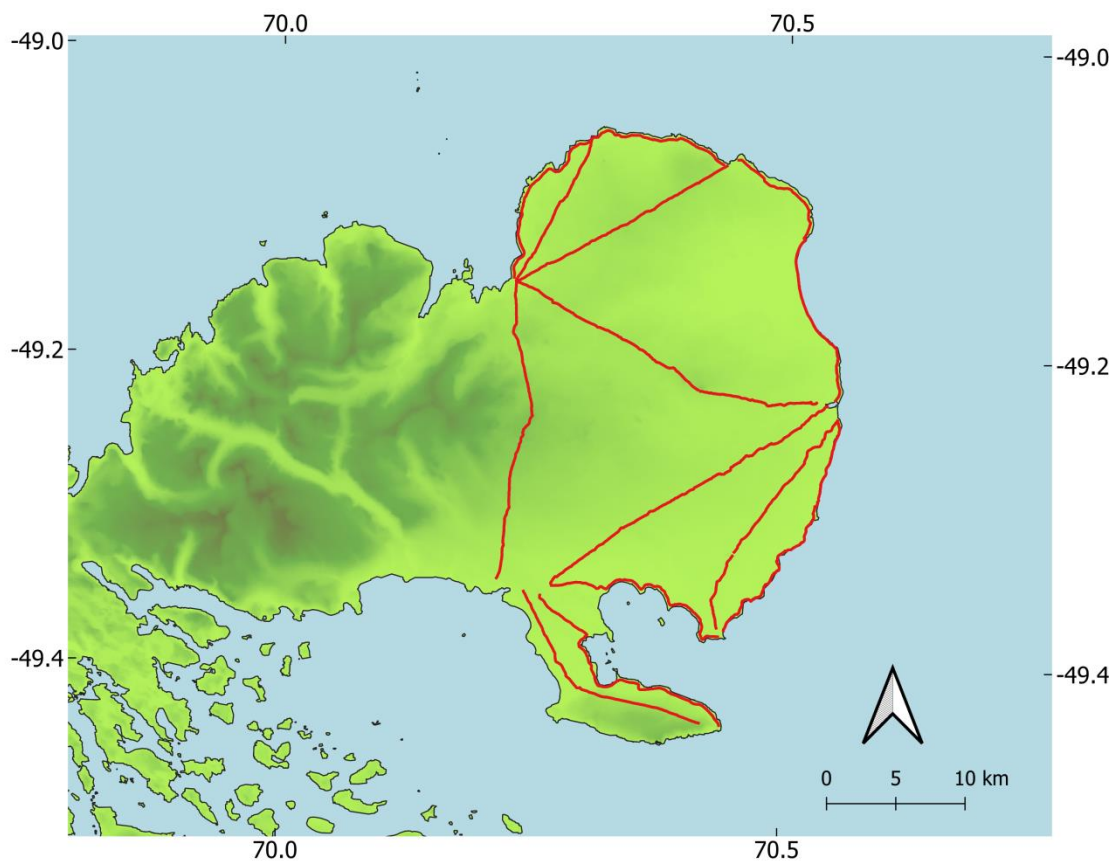


Figure 2 : Carte des transects effectués en juillet 2020 (en rouge) pour le comptage des canards d'Eaton.

Annuellement depuis 2011, au mois de juillet, en moyenne 104 km de transects sont effectués par la méthode de distance de détection sur transects sur la Péninsule Courbet (Figure 2). La méthode est adaptée aux caractéristiques propres aux canards d'Eaton. En effet, les canards d'Eaton se regroupent en hiver, l'objet détecté est donc un groupe d'individus et c'est donc le nombre d'individus composant chaque groupe est compté. L'observateur, au lieu de se placer perpendiculairement à l'objet détecté

pour mesurer la distance entre le transect et l'objet, mesure la distance entre sa position au moment de la détection et la position de l'individu ou du groupe d'individus au moment où il le détecte. Pour prendre en compte l'angle entre le transect et l'objet détecté, il mesure à la fois l'angle entre le nord et le transect et entre l'objet et le nord, permettant le calcul ultérieur de la distance perpendiculaire entre le transect et l'objet (Figure 3).

Pour la modélisation, la distance est systématiquement tronquée à 300 mètres et le modèle adapté en fonction de la répartition des données. La densité de groupes de canards estimée est multipliée à la moyenne de nombres d'individus par groupe et par l'aire d'échantillonnage estimée à 133.5 km² pour la partie côtière et à 670.3 km² pour la partie intérieure de la Péninsule Courbet, afin d'estimer l'abondance.

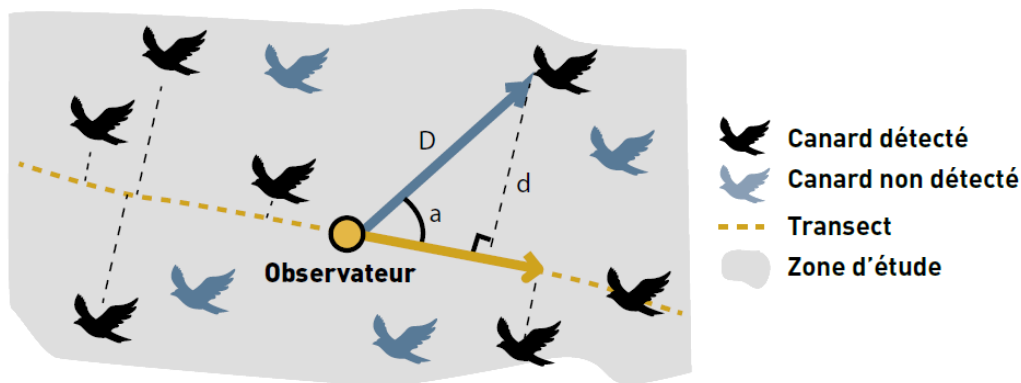


Figure 3 : Illustration de la méthode de distance de détection sur transect adaptée au comptage du canard d'Eaton issue de la revue Espaces naturels n° 65 janvier - mars 2019, pp 45-46 (<http://www.espaces-naturels.info>).

Résultats et discussion

La probabilité de détection moyenne était de 0.68 ± 0.14 (écart-type) sur les transects côtiers et de 0.70 ± 0.12 sur les transects intérieurs. La détectabilité des groupes de canards varie donc peu d'une année à l'autre et la proximité des transects avec la côte ne semble pas avoir d'influence sur la détectabilité des groupes. La taille des groupes était en moyenne de 17.8 ± 4.7 individus sur la côte et de 8.6 ± 4.0 dans les terres. L'abondance estimée de canards d'Eaton variait entre 19084 individus en 2012 et 42769 individus en 2020 sur les transects côtiers, et elle variait entre 4872 individus en 2013 et 22924

individus en 2012 sur les transects intérieurs (Figure 4). L'abondance n'a pas été estimable pour l'année 2014 sur les transects intérieurs. Les importantes incertitudes entourant les estimations laissent à penser que cette méthode ne permettra de détecter des variations d'abondance dans la population de canards d'Eaton que sur le long terme.

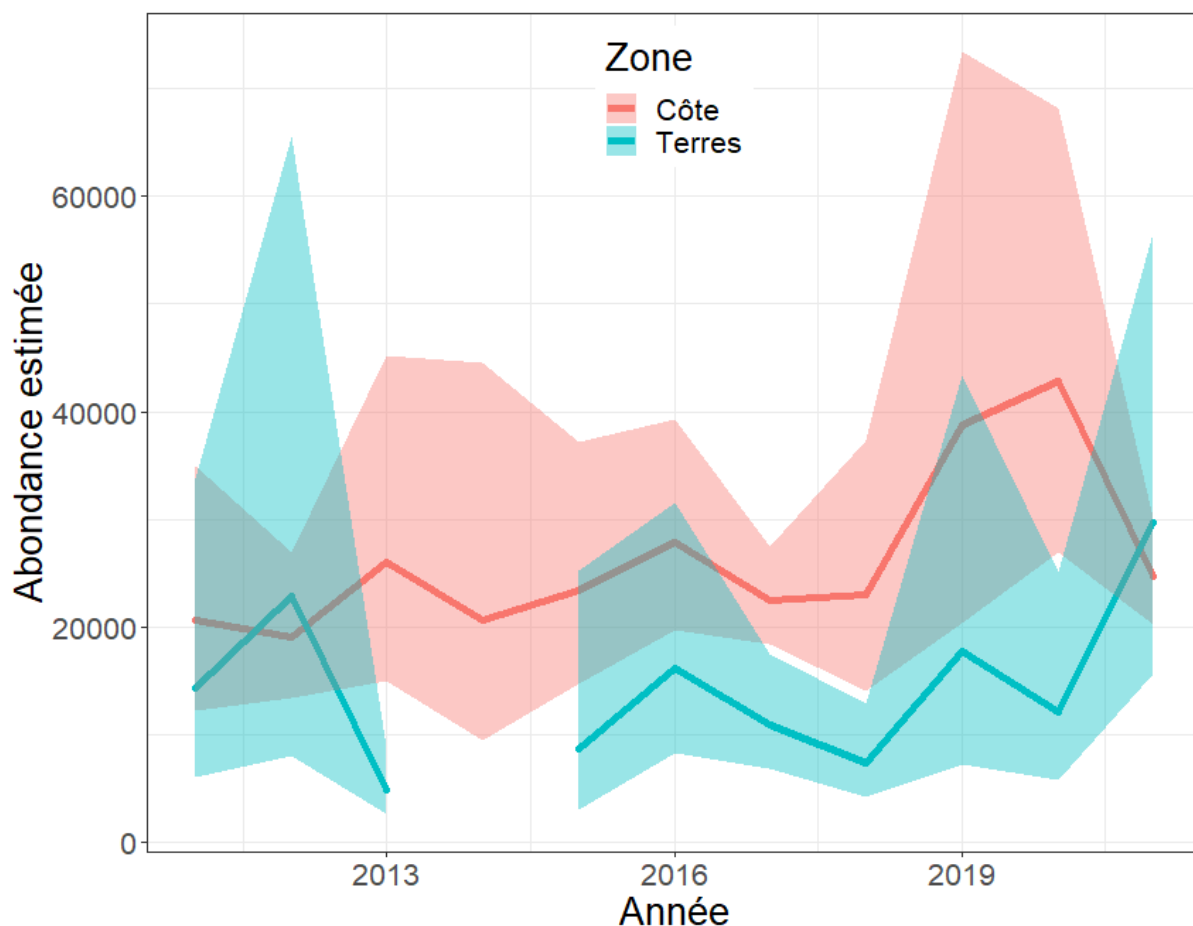


Figure 4 : Estimation de l'abondance des canards d'Eaton sur les transects intérieurs (en bleu) et côtiers (en rouge) de la Péninsule Courbet à Kerguelen. Les rubans représentent les intervalles de confiance à 95%.

Pétrel géant subantarctique

Méthodes

Les pétrels géants subantarctiques ont été prospectés sur la Péninsule Courbet durant les mois de septembre et octobre 2011 et 2016 selon un protocole identique. Afin de compter les couples

reproducteurs, les transects sont placés selon une alternance de 1 km le long de la côte, 1.5 km en transverse et 1 km à l'intérieur des terres (Figure 5). Pour des raisons météorologiques et de praticité du terrain, les prospections n'ont pas pu suivre totalement les transects prévus au sud de la péninsule donc seules les données des parties est et nord ont été conservées pour les analyses. Pour les besoins des analyses, les observations ont été tronquées à 300 m de distance d'observation. Les analyses ont été faite avec les packages r "distance" et "mrds".

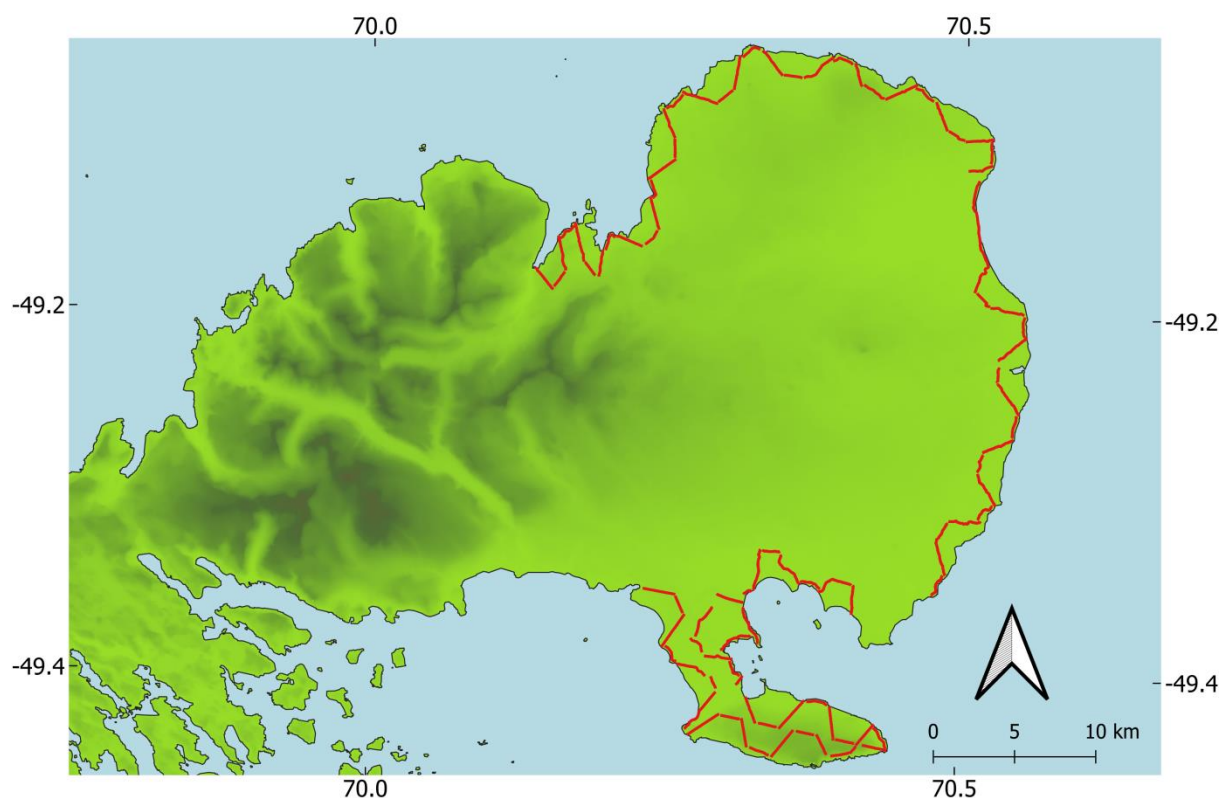


Figure 5 : Carte des transects effectués en 2016 (en rouge) pour le comptage des pétrels géants subantactiques.

Résultats et discussion

La probabilité de détection était de 0.50 ± 0.09 (CV) en 2016 et 0.71 ± 0.08 (CV) en 2011. La densité estimée de pétrels géants subantarctique était de 0.04 couples reproducteurs/ha ± 0.29 (CV) en 2011/2012 et de 0.02 couples reproducteurs/ha ± 0.22 (CV) en 2016/2017. Ces estimations ont été calculées à partir de données récoltées à partir de méthodes similaires, elles sont donc comparables. Cependant les importantes incertitudes dans l'estimation de la densité ne permettent pas de conclure à

une différence entre 2011 et 2016. Les environnements au nord et au sud de la Péninsule Courbet sont assez différents sur les transects les plus à l'intérieur des terres. Au nord, le terrain est relativement dégagé là où au sud il est parsemé de touffes de végétation qui masquent la vue et pourraient baisser la détectabilité des individus. La progression est aussi plus difficile au sud et en 2016, alors qu'il y a eu des précipitations de neige importantes lors des prospections, les observateurs n'ont pas pu effectuer l'intégralité des transects.

Skua subantarctique

Méthodes

Les comptages de skuas subantarctiques ont été effectués durant la seconde moitié de novembre 2020 sur les sites de La Pérouse, la petite partie la plus au nord de Pointe Basse et la partie la plus au sud des falaises côtières, sur le site de la Crique de Noël et durant la seconde moitié de novembre 2021 sur les autres sites (Figure 6). Les transects étaient placés à 100 m de distance les uns des autres, et orientés de manière à faciliter la progression des observateurs selon la topographie. Toute observation de skua, reproducteur ou non, était notée. Si un groupe de skuas était détecté, le nombre d'individu était noté et les skuas étaient considérés comme reproducteurs lorsqu'ils étaient vus en couple ou sur nid. Les analyses ont été menées uniquement sur les couples reproducteurs et ont été faites avec les packages R "distance" et "mrds".

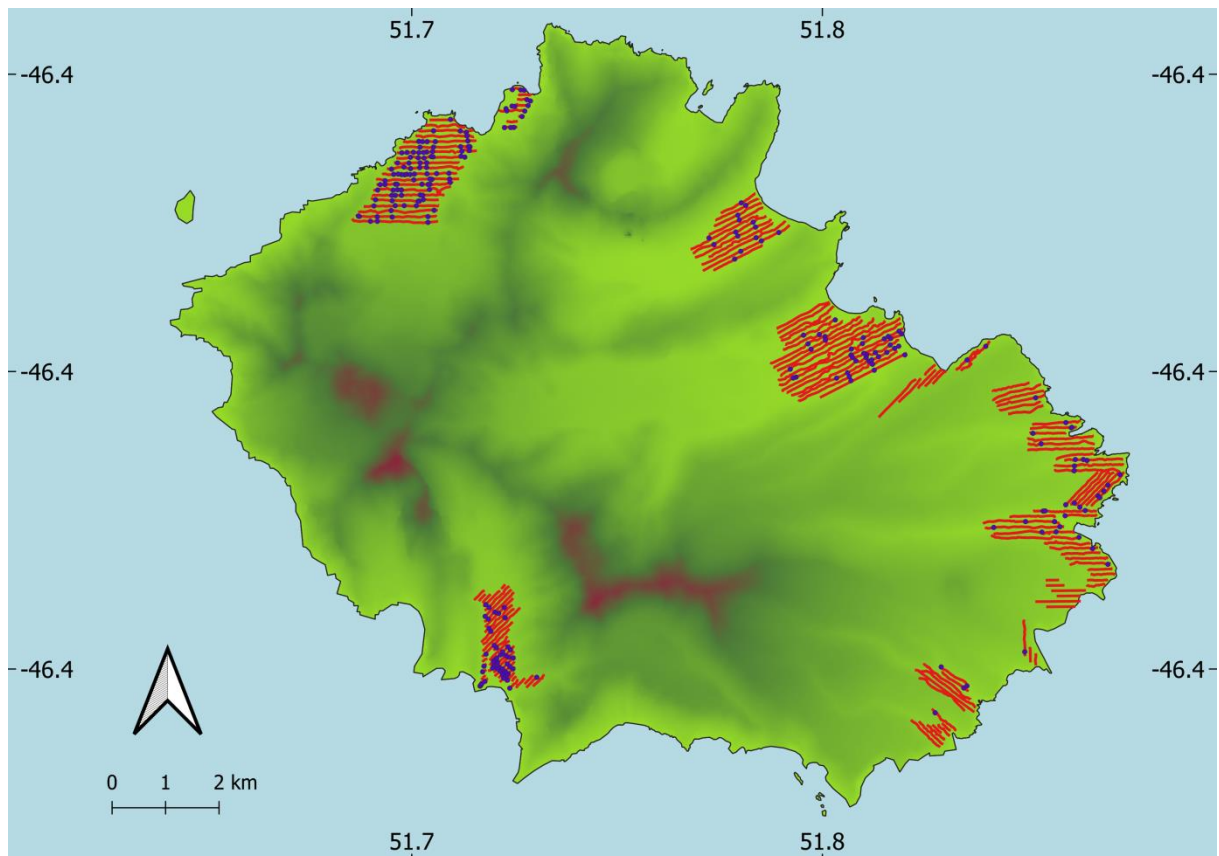


Figure 6 : Carte des transects (en rouge) et des détections (points bleus) effectués durant les étés austraux 2020/2021 et 2021/2022 pour le comptage des skuas subantarctiques

Résultats et discussion

Sur l'ensemble des prospections, 299 détections de skuas ont été réalisées pour un total de 439 individus comptés dont 133 couples reproducteurs. La probabilité de détection sur l'ensemble de La Possession était de 0.58 ± 0.06 (CV) et la densité de couples reproducteurs de skuas subantarctiques estimée était de 0.09 couples/ha ± 0.12 (CV). Sur les sites de Pointe Basse et La Pérouse (zones à forte densité apparente), la probabilité de détection était de 0.73 ± 0.08 (CV) et la densité était de 0.14 couples/ha ± 0.15 (CV). Sur les sites de "falaises côtières" (toutes les zones à l'est de l'île) la probabilité de détection était de 0.47 ± 0.16 (CV) et la densité estimée était de 0.07 couples/ha ± 0.21 (CV). Cette prospection des skuas subantarctiques de l'île de La Possession est inédite et permet d'établir un état des lieux de la distribution et de la densité de la population qui servira d'appuis aux futures prospections et suivis de population.

Annexe 2



Etude des populations d'oiseaux marins par suivi bioacoustique dans les
Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF)

Sébastien Arriubergé

Encadrants : Anaïs Dasnon, David Pinaud

Co-encadrants : Christophe Barbraud, Célia Lesage

Licence Professionnelle Etude et Développement des Espaces Naturels

Université de Montpellier



Résumé : Etude des populations d'oiseaux marins par bioacoustique dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF)

Recenser les oiseaux marins à nidification hypogée demande souvent l'usage de protocoles invasifs. L'utilisation de la bioacoustique permet de réduire l'impact de ces protocoles. La quantité de données enregistrées en acoustique nécessite la mise au point d'une méthode d'automatisation de détection des cris d'intérêt. Pour cela, plusieurs méthodes ont été testées, dans le but de détecter les cris de pétrels à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) de l'île de la Possession. Il ressort de ce stage que le meilleur outil disponible est l'utilisation d'indices acoustiques calculés par le logiciel Kaleidoscope, qui sont ensuite utilisés par un algorithme de classification automatique, le Random Forest, pour prédire la présence ou l'absence de cris de pétrels. Les autres outils de détection automatique testés n'étaient pas assez efficaces, ce qui peut être dû aux conditions météorologiques des îles subantarctiques, à la méthode de détection en elle-même ou à des banques de sons de référence trop réduites. Ces outils sont probablement améliorables par l'enrichissement de ces banques de référence.

Mots-clés : nidification hypogée, recensement, pétrel à menton blanc, cri, détection automatisée.

Abstract : Monitoring seabirds population by bioacoustics in « Terres Australes et Antarctiques Françaises » (TAAF)

Monitoring of burrowing seabirds requires the use of invasive protocols. Bioacoustics provide an alternative less impactful. However, the huge amount of data recorded demands the development of an automated detection of calls of interest. Several methods have been tested here, with the aim to detect White-Chinned Petrels (*Procellaria aequinoctialis*) calls of Possession Island. This study found that the best tool available for that is the use of acoustic indices, calculated by the software Kaleidoscope, which are then used by an automated classifier called Random Forest, to predict the absence or presence of petrel calls. The other automated detection tools tested were not effective enough, maybe due to unfavorable weather conditions in the records, detection method itself, or too small reference sounds banks. Those tools might be improved by adding sounds to these reference banks.

Mots-clés : burrowing, monitoring, White-Chinned Petrel, call, automated detection.

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Anaïs Dasnon et David Pinaud, pour m'avoir donné l'opportunité de travailler sur la bioacoustique et pour leur encadrement de qualité. Merci à eux pour tout ce qu'ils m'ont appris, toujours avec bienveillance et encouragements. Merci à Christophe Barbraud pour ses retours et ses conseils qui m'ont beaucoup aidé.

Merci à toute l'équipe terrain pour leur travail de récupération de données à Crozet (Célia Lesage, Alizé Rioux, Nolwenn Trividic et Anaïs Dasnon) ainsi qu'à Amsterdam.

Merci également à l'administration des Terres Australes et Antarctiques Françaises, notamment Clément Quétel, toujours à l'écoute et répondant toujours à mes problèmes.

Merci à toute l'équipe du laboratoire du CEBC, pour leur bon accueil et leurs conseils.

Je remercie notamment tous les stagiaires du CEBC, qui ont fait de mon séjour un moment inoubliable et agréable. Mention spéciale à Yonina ainsi qu'au bureau M2 -Charlotte, Loriane, Lisa, Maïwenn, Loïz, Maureen et Apolline-, d'avoir fourni un environnement de travail joyeux et grâce à qui il était toujours plaisant de venir travailler. Je remercie Charlotte et Loriane pour avoir rendu le mois d'août moins austère.

Merci à l'équipe Albatros, Laure, Tom, Justine, encore Loriane et plus récemment Juliette, pour les rires, la bonne humeur et les sorties nocturnes à la mare.

Merci à l'équipe Ragondin, Clément, Margot, Zoé, encore Charlotte et Loïz, de m'avoir fait rire autant et d'avoir épicé la vie du CEBC grâce à leurs ragots.

Merci à l'équipe Busard d'avoir fait briller les autres équipes et bravo à l'équipe Sarcelle pour votre existence et persévérance.

Sommaire

I) Introduction	1
II) Présentation de l'étude dans laquelle le stage s'insère : le suivi de la population de pétrels à menton blanc (<i>Procellaria aequinoctialis</i>) de l'île de la Possession, dans l'archipel des Crozet	3
III) Détection automatique des cris d'intérêt dans les données acoustiques	3
a) Préambule.....	3
b) La fonction Threshold du package R Bioacoustics	4
c) Le package R MonitoR.....	5
d) Le logiciel AviaNZ	5
e) Le logiciel Kaleidoscope.....	5
IV) Résultats	6
a) Efficacité des différents outils de détection automatique.....	6
b) Classification à partir des indices acoustiques	7
V) Discussion	7
a) Efficacité des logiciels et outils testés.....	7
b) Recommandations pour les futurs protocoles	9
c) Perspectives.....	10
VI) Conclusion	10

I) Introduction

La dégradation de la biodiversité, traduite par un déclin de la diversité des espèces et de leur abondance, est un phénomène global qui s'est renforcé avec la révolution industrielle (Hunter, 2007). Ces déclins touchent tous les groupes taxonomiques. Parmi les oiseaux, les oiseaux marins sont l'un des groupes les plus menacés, sujets à des déclins importants dus à différentes menaces : pêche, changement climatique, introduction de mammifères sur les lieux de nidification (Barbraud et al., 2012 ; Croxall et al., 2012). De plus, les oiseaux marins, en tant que prédateurs aux sommets des réseaux trophiques, jouent un rôle important d'indicateurs de l'état des milieux océaniques (Parsons et al., 2008). Leur état de conservation reflète celui du milieu qu'ils occupent (Diamond et Devlin, 2003). Il est donc primordial d'accroître les connaissances sur les populations d'oiseaux marins afin de comprendre et suivre leurs dynamiques, et d'appliquer des mesures de conservation adaptées (Croxall et al., 2012), en faisant notamment des dénombrements réguliers des effectifs.

Les suivis des populations d'oiseaux marins ont souvent lieu sur leurs sites de reproduction, car ces espèces, pélagiques, se dispersent grandement en mer hors de la période de nidification (Ballance, 2007). Le dénombrement est cependant rendu difficile par l'isolement et le caractère accidenté des milieux dans lesquels les colonies sont situées (Schumann et al., 2013). Certaines espèces, diurnes et nichant sur le sol, peuvent être suivies par comptage direct ou photographie aérienne (Edney et al., 2021). C'est le cas par exemple des fous de Bassan (*Morus bassanus*) (Chardine et al., 2013) ou des manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*) (Barber-Meyer et al., 2007). Pour d'autres, comme les Procellariidae et Hydrobatidae, le recensement est rendu encore plus difficile car ces espèces se reproduisent dans des terriers (nidification hypogée) et sont pour la plupart nocturnes (Winkler et al., 2020 ; Mougeot & Bretagnolle, 2000 ; Warham, 1996). Les méthodes de suivis doivent donc être différentes, mieux adaptées à cette écologie, mais elles sont plus coûteuses en temps et en personnel. De plus, les protocoles de recensement des espèces à nidification hypogée nécessitent souvent d'être intrusif et de perturber les oiseaux (repasser notamment) (Schumann et al., 2013, Warham, 1996). Ce dérangement peut entraîner des conséquences sur leur succès reproducteur mais aussi sur leur environnement (Watson et al., 2014).

Pour pallier ces différents problèmes, il existe une méthode en développement depuis plusieurs années : la bioacoustique. La bioacoustique possède de multiples avantages : elle permet de suivre une population en limitant le dérangement à tout moment, de jour comme de nuit, grâce à la pose sur le terrain d'enregistreurs autonomes programmables (Buxton & Jones, 2012). Le manque de détectabilité à vue des oiseaux marins nocturnes peut être compensé par l'estimation de leur importante activité vocale nocturne, ce qui rend pertinentes les méthodes acoustiques

pour le suivi de ces espèces (Dufour et al., 2016). Cette technique permet de réduire la présence de l'humain sur les lieux de reproduction à des intervalles éloignés (Borker et al., 2014). Elle permet également de récolter sur une longue durée avec un effort constant de suivi une quantité considérable de données, la limite étant la capacité de stockage et l'approvisionnement en énergie. Cette quantité de données pose cependant des questions de traitement des données, le traitement manuel étant impossible au vu du nombre important de sons récoltés (plusieurs To) (Zhao et al., 2017). Grâce aux développements de l'informatique et de la puissance de calcul, les possibilités de traiter automatiquement les données acoustiques par différentes méthodes de classification permettent de limiter le temps et le coût de l'analyse des données (Blumstein et al., 2011). Cependant, aucune méthode de traitement automatique des données acoustiques n'est fiable à 100% et chaque étude nécessite souvent en amont un développement analytique pour ajuster la méthode aux contraintes du suivi. La bioacoustique étant une discipline récente, il reste encore beaucoup à explorer pour pouvoir l'appliquer en routine à tous les suivis (Borker et al., 2014), notamment dans les réserves naturelles.

La Réserve naturelle nationale des Terres Australes Françaises (RNN TAF) héberge d'importantes populations d'oiseaux marins qui sont régulièrement dénombrées (Duriez & Delord, 2012), en collaboration avec des laboratoires scientifiques dans le cadre de programmes de recherche. Cependant, certaines espèces, comme les Procellariidae, étant donné leurs caractéristiques écologiques, ne bénéficient pas encore de suivis à la hauteur des enjeux de conservation (Dillingham & Fletcher, 2011 ; Brooke, 2004). Pour l'étude à laquelle je participe dans ce stage, l'objectif est de (1) relier l'activité vocale de pétrels à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) à leur densité de couples nicheurs et (2) de dresser un premier inventaire intensif de la diversité des espèces à nidification hypogée de l'île d'Amsterdam. L'utilisation de la bioacoustique s'inscrit dans une volonté d'accroître les connaissances sur les populations d'oiseaux de la RNN TAF tout en limitant l'impact environnemental des techniques d'inventaire et les rendre moins invasives, qui sont des objectifs du plan de gestion 2018-2027 de la réserve. Pour ce rapport, on se concentrera sur la première étude, concernant les pétrels. Si des études de bioacoustique ont déjà été menées sur des espèces à nidification hypogée (Linares et al., 2022 ; Arneill et al., 2020 ; Brownlie et al., 2020 ; Opper et al., 2014 ; Buxton & Jones, 2012 ; Goh, 2011), elles restent peu nombreuses et les méthodes utilisées dans ces études nécessitent d'être adaptées aux autres espèces pour être utilisées dans d'autres études. L'enjeu du stage est donc de trouver une méthode d'analyse acoustique efficace et simple d'utilisation pour la détection automatique des cris de pétrels à menton blanc. Pour cela, j'ai exploré plusieurs méthodes existantes afin d'éclairer au mieux les gestionnaires sur leurs possibilités d'utilisation pour le recensement de cette espèce et d'élargissement à d'autres espèces à suivis délicats, notamment les Procellariidae.

II) Présentation de l'étude dans laquelle le stage s'insère : le suivi de la population de pétrels à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) de l'île de la Possession, sur l'archipel de Crozet.

Le pétrel à menton blanc (fig. 1) est une espèce de la famille des Procellariidae vivant dans l'Hémisphère Sud. Pélagique, il ne retourne sur la terre ferme que pour nicher, entre septembre et avril (Carboneras et al., 2020, Warham, 1996). Ces pétrels se reproduisent en colonies, qui se situent sur les îles du Sud des océans Atlantique, Indien et Pacifique (fig. 1). Cette espèce décline depuis les années 70 (Barbraud et al., 2008), ce qui lui a valu d'être classée Vulnérable (VU) sur la liste de l'International Union for the Conservation of Nature (IUCN) en 2000 (Carboneras et al., 2020).

La population étudiée ici se situe sur l'archipel des Crozet, plus précisément sur l'île de la Possession, qui est la plus grande de l'archipel (150 km²). L'archipel est caractérisé par un climat de type subantarctique, très pluvieux, et venteux (Jouventin et al., 1985).

Cette population est suivie depuis les années 1970 par des comptages exhaustifs, et une dératisation partielle des colonies ainsi que des mesures de contrôle de la pêche ont permis d'obtenir de bons résultats de conservation (Dasnon et al., 2022 ; Barbraud et al., 2008 ; Jouventin et al., 2003). L'utilisation de la bioacoustique pour cette espèce est pertinente puisqu'elle a une forte activité vocale, principalement nocturne et dans les terriers (Warham, 1996). Une seule étude précédente a utilisé la bioacoustique pour suivre cette espèce (Linares et al., 2022), mais elle n'est pas allée jusqu'à relier l'activité vocale à la densité de nids occupés. Le but ici est de tester des méthodes non utilisées par Linares et al. (2022) pour détecter automatiquement les cris de pétrels à menton blanc (fig. 2). Douze enregistreurs Song Meter 4 (SM4) de Wildlife Acoustics ont été disposés sur l'île de la Possession entre novembre 2021 et mars 2022 (fig. 3). Ces SM4 enregistraient en continu à partir d'une heure avant le coucher du soleil jusqu'à deux heures après le coucher du soleil, en continu de deux heures avant le lever de soleil jusqu'à une heure après le lever de soleil et une minute toutes les 10 minutes le reste de la nuit.

III) Analyse des données acoustiques

a) Préambule

Pour la détection automatique, deux logiciels (AviaNZ et Kaleidoscope) et deux packages R (bioacoustics et monitoR) ont été testés (R Core Team, 2021). L'objectif était de tester la performance de ces différents outils à détecter les cris de pétrels à menton blanc. Les études précédentes, traitant d'autres espèces, tentaient de détecter tous les cris, pour étudier un nombre de cris par minute par exemple (Oppel et al., 2014). Etant donné la spécificité du cri de ce pétrel



Fig. 1 : Répartition de reproduction et dispersion du pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*) (photo en haut à droite). Source de la carte : Carboneras et al., 2020.

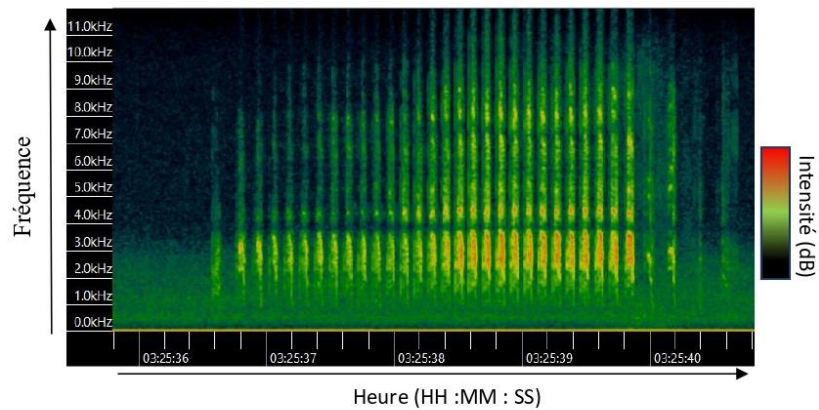


Fig. 2 : Spectrogramme d'une strophe (succession de cris courts) de pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*).



Fig. 3 : Carte de l'emplacement des SM4 sur l'île de la Possession (archipel des Crozet) (Autrice de la carte : Anaïs Dasnon).

(enchaînements très rapides de petites notes) (Fig 2), ainsi que le grand nombre de chevauchements entre les cris, il a été choisi d'étudier le nombre de portions de sons contenant des cris de pétrels plutôt que le nombre de cris en lui-même. En divisant les enregistrements en petites portions de 4 secondes, on considérera que toute portion de 4 secondes ayant au moins une détection est une portion « positive » et toute portion sans détection est une portion « négative ». Ainsi, le résultat ne sera pas un nombre de cris mais un nombre de portions positives. Une détection est un événement acoustique considéré par un logiciel, selon des paramètres variés. Chaque logiciel/outil testé durant ce stage utilise une méthode de détection différente, ce qui sera développé dans les parties suivantes.

Afin de comparer l'efficacité de chaque logiciel ou outil, une base de sons de référence a été créée : 1395 sons de 4 secondes ont été choisis aléatoirement entre tous les enregistreurs, mais sur une même période : novembre et décembre. Les sons choisis avaient des conditions environnementales aléatoires en termes de vent, précipitations et présence d'autres espèces. Pour chacun de ces sons, l'absence ou la présence de cris de pétrels ont été codées par 0 ou 1 respectivement. Au total, 1093 sons ne contenaient pas de cris de pétrels et 302 en contenaient (Tab. 1). Pour évaluer l'efficacité d'un logiciel, nous comparons la réalité à ce qui est détecté par le logiciel ou l'outil. Pour cela, plusieurs taux sont utilisés : le taux de Vrais Positifs (un son positif détecté comme positif), Vrais Négatifs (un son négatif détecté comme négatif), Faux Positifs (un son négatif détecté comme positif) et Faux Négatifs (un son positif détecté comme négatif) (Tab. 2). Il est important de minimiser les erreurs de spécificité (faux positifs) et de sensibilité (faux négatifs).

b) La fonction Threshold du package R Bioacoustics.

Bioacoustics est un package disponible sur R (Marchal et al., 2022b ; R Core Team, 2021), qui a initialement été développé pour la détection acoustique des chiroptères mais qui peut également être utilisé pour la détection de l'activité acoustique d'oiseaux (Scott, 2012). Pour détecter un événement acoustique, cette fonction utilise l'intensité d'un son (en dB) comparée au « bruit de fond » (*Signal to Noise Ratio*, SNR). Un pic d'intensité sera alors considéré comme un événement acoustique (Scott, 2012). La fonction dispose de 27 paramètres qui permettent de mieux cibler les sons d'intérêt en fonction de plusieurs critères, comme l'angle threshold, formé sur le spectrogramme par la fréquence du début du cri, celle du maximum d'intensité et celle de la fin du cri (Scott, 2012). Cela permet d'éviter que tous les sons qui ressortent du bruit de fond soient détectés comme étant des cris de pétrels à menton blanc. Plusieurs configurations de ces paramètres ont donc été testées pour retenir seulement la meilleure, dont le tableau 3 montre les paramètres sélectionnés. Avec cette fonction, ce sont principalement les syllabes (ou les notes), composant une strophe qui sont détectées. Si la fonction détecte au moins un cri par portion, cette portion est considérée comme positive, sinon elle est considérée comme négative.

Tab. 1 : Nombre de sons sélectionnés pour tester les outils, par enregistreur et par présence ou absence de cris de pétrels. (Les noms des SM4 sont les noms des lieux où ils ont été posés)

SM4	BASE01	BASE02	BASE03	BASE04	BASE05	BASE06	BASE07	BASE08	BASE09	BASE10	POBA01	POBA12	Total
Absence de cris de pétrels	61	119	120	92	54	93	105	100	58	69	135	87	1093
Présence de cris de pétrels	14	1		43	96	12	30	35	47	21		3	302
Total	75	120	120	135	150	105	135	135	105	90	135	90	1395

Tab. 2 : Explication des taux utilisés pour comparer la vérité à ce qui est détecté par les outils d'automatisation (en rouge les erreurs de détection).

		Détecté	
		Absence	Présence
Vérité	Absence	TN (Vrai Négatif)	FP (Faux Positif)
	Présence	FN (Faux Négatif)	TP (Vrai Positif)

Tab. 3 : Description des paramètres utilisés (uniquement ceux différents des paramètres par défaut) pour la détection automatique des cris de pétrels par la fonction Threshold du package Bioacoustics

time_exp	Facteur d'expansion de temps	1
min_dur	Durée minimale d'un évènement acoustique (ms)	0
max_dur	Durée maximale d'un évènement acoustique (ms)	100
min_TBE	Durée minimale entre deux évènements acoustiques (ms)	2
max_TBE	Durée maximale entre deux évènements acoustiques (ms)	5000
LPF	Filtre passe-bas (Hz)	10000
HPF	Filtre passe-haut (Hz)	1000
SNR_thr	Limite basse d'évènement acoustique (dB)	8
angle_thr	Limite basse d'angle d'évènement acoustique (°)	45

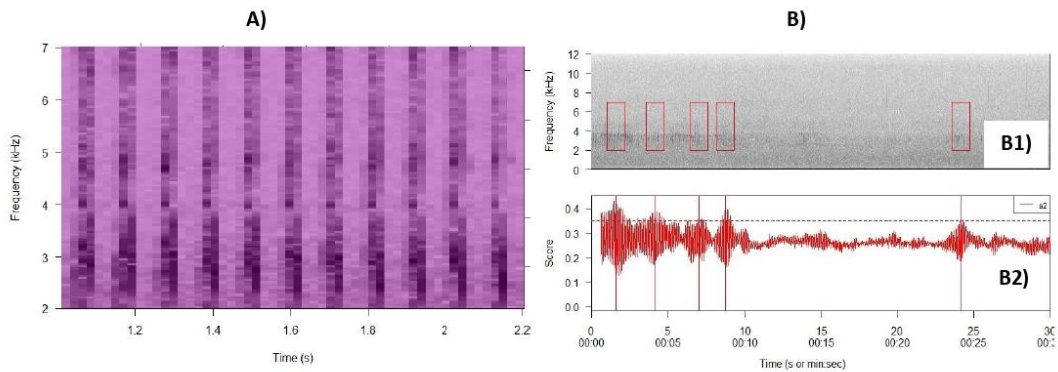


Fig. 4 : Son de référence (A) et sa détection dans un enregistrement contenant des cris de pétrels à menton blanc. Le seuil de détection (B2) est fixé à 0.35. Dès que le score de probabilité franchit ce seuil, il y a détection (B1).

c) Le package R MonitoR

Ce package R (Hafner & Katz, 2018 ; R Core Team, 2021) utilise la corrélation croisée (*cross-correlation*) entre les spectrogrammes pour détecter les cris d'intérêts. Un *template* (spectrogramme du son de référence) est utilisé par le package pour retrouver un son similaire dans les enregistrements (Towsey et al., 2012). Des scores de corrélation sont calculés entre le template et l'enregistrement et on considère un dépassement d'un seuil donné comme étant une détection (fig. 4). Il est possible d'ajouter les templates pour que plus de sons soient détectés et capter plus de variabilité des sons d'intérêt. Pour les pétrels, 4 configurations ont été testées, avec des templates et des seuils de détections différents (tab. 4). Les seuils de détections ont été fixés après test de l'efficacité du template. Si un template détecte trop de Faux Positifs, son seuil de détection est diminué. Pour des raisons de temps de calcul, un maximum de 8 templates par configuration a été utilisé. Comme auparavant, toute portion de 4 secondes ayant au moins une détection sera considérée comme positive.

d) Le logiciel AviaNZ

AviaNZ a été développé en Nouvelle-Zélande, pour suivre par bioacoustique les populations d'espèces à enjeux endémiques, comme les Kiwis (*Apteryx sp.*) (Marsland et al., 2019). Le logiciel peut être reconfiguré pour l'utiliser pour d'autres espèces. En créant une banque de sons de référence, le logiciel permet par machine learning de trouver les sons d'intérêt dans les enregistrements (Marsland et al., 2019). Là encore, plusieurs configurations de banque de référence ont été établies (Tab. 5), en prenant des sons de référence venant d'autres enregistrements que ceux de la banque de référence établie précédemment (Tab. 1). AviaNZ utilise la méthode du « wavelet decomposition » pour la détection des cris, qui décompose le son en plusieurs parties et élimine les parties avec une faible intensité, jusqu'à ce que seul le son d'intérêt soit isolé (Priyadarshani et al., 2016). Pour chaque portion de 4 secondes, le logiciel renseigne sur la présence ou l'absence de cris de pétrels à menton blanc.

e) Le logiciel Kaleidoscope

Kaleidoscope est un logiciel très utilisé en acoustique. Il décompose le son (zero-crossing) pour détecter les cris (Dong & Jia, 2020). Dû à cette technique, seule la détection d'événements acoustiques, indépendamment du fait que ce soit un cri de pétrel à menton blanc ou non a été effectuée. Pour chaque portion contenant des cris de pétrels, les pourcentages de réussite (Vrais Positifs) et d'échec (Faux Négatifs) du logiciel à détecter les cris ont été notés. Seule la sensibilité a donc été testée. Kaleidoscope permet également, pour chaque son détecté, de calculer 25 indices acoustiques (tab. 6). Les indices ont ensuite été utilisés pour effectuer une classification supervisée des enregistrements par méthode de Random Forest (package R randomForest) (R Core Team, 2021 ; Liaw & Wiener, 2002), comme l'avaient fait Linares et al. dans leur étude (2022). Linares et al. (2022) ont cependant utilisé leurs propres indices acoustiques calculés manuellement, mais les indices calculés automatiquement par Kaleidoscope n'ont pas été testés.

Tab. 4: Seuil de corrélation défini à partir duquel on considère qu'il y a une détection, pour chaque template et chaque configuration utilisée avec monitoR.

Configuration \ Template	tmp_pmb	tmp_pmb_2	tmp_pmb_3	tmp_pmb_4	tmp_pmb_5	tmp_pmb_6	tmp_pmb_7	tmp_pmb_8
A	0,35	0,5	0,3	0,5	0,3	0,5	0,5	0,5
B	0,35	0,5	0,3	0,5	0,3	0	0,5	0,5
C	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0	0,5	0,5
D	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0	0,5	0,4

Tab. 5: Nombre de segments utilisés et leurs caractéristiques pour les filtres dans AviaNZ.

Configuration	AviaNZ_17	AviaNZ_28	AviaNZ_30	AviaNZ_31
Segments utilisés pour les filtres	Durée et conditions variables	Durée fixe (4s) et conditions variables	Durée fixe (4s) et conditions sans vent uniquement	Durée fixe (4s), conditions sans vent, et cris de bonne qualité (bien audibles)
Nombre de segments utilisés	247	216	225	275

Tab. 6: Indices acoustiques calculés grâce à Kaleidoscope et leur détail.

Indice	Détail	Indice	Détail
MEAN	Fréquence moyenne	ACI	Mesure d'amplitude de l'intensité du son
SD	Ecart-type de la fréquence moyenne	ADI	Calcul de la diversité des fréquences grâce à l'indice de Shannon
SEM	Erreur standard de la fréquence moyenne	AEI	Calcul de la diversité des fréquences grâce à l'indice de Gini
MEDIAN	Fréquence médiane	BI	Aire sous la courbe de log amplitude du spectre (intensité x fréquence)
MODE	Fréquence modale	BGN	Estimation du bruit de fond
Q25	1er quartile de la fréquence	SNR	Signal to Noise Ratio
Q75	3ème quartile de la fréquence	ACT	La part du son qui dépasse le seuil de détection
IQR	Répartition interquartile	EVN	Nombre d'évènements acoustiques par seconde
SKEW	"Skewness", une mesure d'asymétrie	LFC	La part du son qui dépasse le seuil de détection entre 0 et 1 kHz
KURT	"Kurtosis", une mesure de pic de fréquence	MFC	La part du son qui dépasse le seuil de détection entre 1 et 8 kHz
SFM	Mesure d'amplitude de fréquence	HFC	La part du son qui dépasse le seuil de détection entre 8 et 11,25 kHz
SH	Entropie de Shannon	CENT	Fréquence moyenne relative du Nyquist
NDSI	Ratio entre les fréquences situées entre 1kHz et 2kHz et les fréquences situées entre 2kHz et 8kHz		

Le Random Forest est un algorithme de classification basé sur des arbres décisionnels. 75% (n=1046) de la banque de son de référence a été utilisée pour entraîner le modèle et 25% (n=349) pour le tester. Le modèle renseigne un score de 0 à 1 qui correspond à la probabilité de la présence de cris de pétrels à menton blanc dans la portion.

L'efficacité de la classification en fonction du score du modèle a été évaluée par l'Area Under Curve (AUC). La valeur de l'AUC varie entre 0 et 1, une valeur en dessous de 0.6 indique une mauvaise performance du modèle, une valeur supérieure à 0.9 indique une excellente performance et une valeur entre 0.6 et 0.9 indique une utilité du modèle (Oppel et al., 2012). La significativité des différences de score de modèle entre les portions positives et négatives a été vérifiée grâce à un test de Wilcoxon (après test de Shapiro pour tester la normalité, p-value <0.001). Le traçage de la courbe ROC (Taux de Vrai Positifs et Faux Positifs en fonction du score du modèle) permet d'obtenir graphiquement l'Index de Youden, seuil du score optimal pour lequel on aura le meilleur compromis entre les taux de Vrais et Faux Positifs (Fluss et al., 2005).

IV) Résultats

a) Efficacité des différents outils de détection automatique.

On observe des différences conséquentes pour les deux types d'erreurs entre les outils. L'outil avec les plus hauts taux de Vrai Positifs est MonitoR. Les taux de Vrais Positifs pour les configurations A et B sont sensiblement les mêmes (91.5% et 91.3% respectivement) (Fig. 5). On note une diminution de ce taux pour les configurations C et D. Les plus hauts taux de Faux Positifs, correspondant à des erreurs de spécificité, se trouvent également avec l'outil MonitoR. Les configurations A et B ont des taux de Faux Positifs au-dessus de 75%, tandis que ceux des configurations C et D sont plus bas, autour de 45%. La fonction Threshold du package Bioacoustics permet d'obtenir un taux de Vrais Positifs de 44.0% et un taux de Faux Positifs de 26.9% (Fig. 5). Avec AviaNZ, le taux de Faux Positifs varie peu entre les configurations, oscillant autour de 15%. Le plus haut taux observé de Vrais Positifs revient à la configuration 31, avec 38.7%, suivi de AviaNZ_28 (31.5%), puis AviaNZ_17 (27.8%) et enfin AviaNZ_30 (24.5%) (Fig. 5). AviaNZ est l'outil avec les taux de Vrais Positifs les plus bas, mais il obtient également les meilleurs résultats en termes de Faux Positifs (les plus bas taux).

Enfin, pour le logiciel Kaleidoscope, dont seule l'information de sensibilité est disponible, le taux de Vrai Positifs est de 36.8% (donc 63.2% de Faux Négatifs).

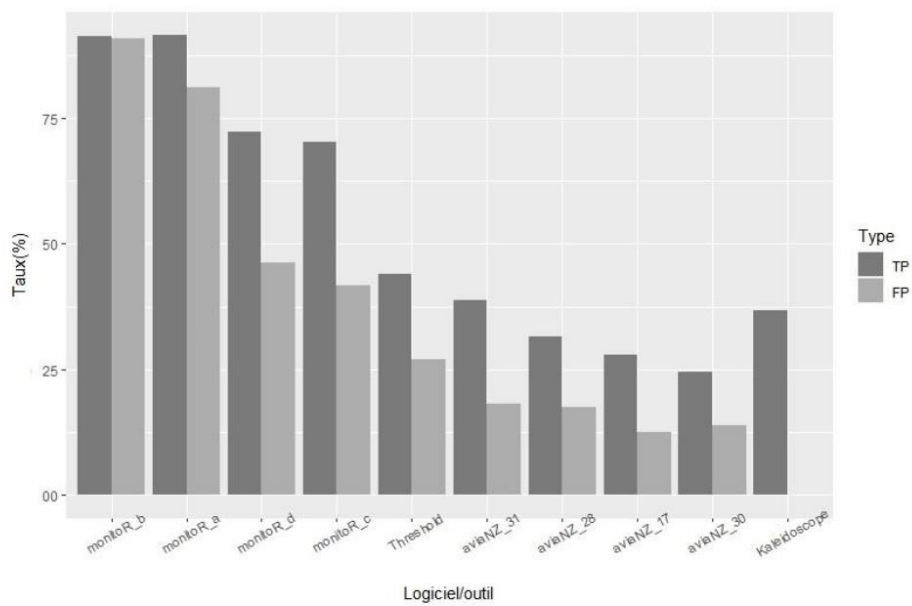


Fig. 5 : Taux de Vrais Positifs (TP) et Faux Positifs (FP) détectés pour chaque logiciel et outil.

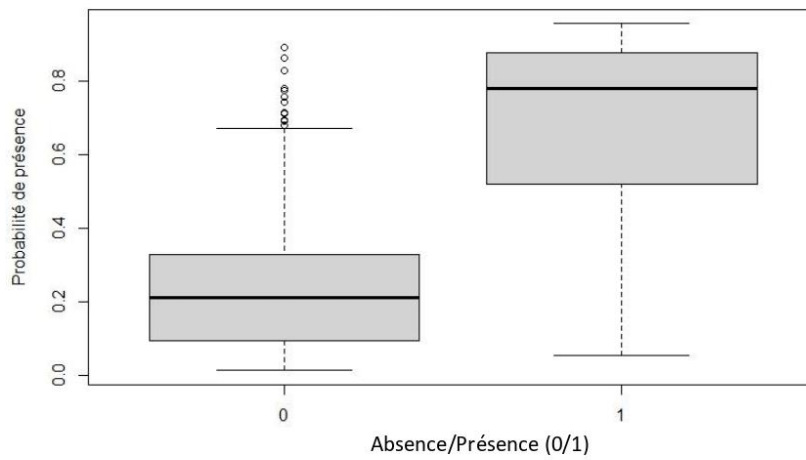


Fig. 6 : Probabilité de présence calculée par le modèle de Random Forest grâce aux indices acoustiques, en fonction de la réelle présence ou absence de cris dans les enregistrements.

b) Classification à partir des indices acoustiques

Le test de Wilcoxon (p-value <0.001) a permis de mettre en évidence que la probabilité de détection donnée par le modèle était significativement plus grande pour les portions positives que négatives (Fig.6). Les résultats du modèle étaient fortement corrélés à la présence ou l'absence de pétrels (AUC=0.84). Le seuil donné par l'AUC, grâce au point optimal de Youden, est de 0.38. En considérant que si le score du modèle est au-dessus du seuil de 0.38, une portion est positive et qu'en-dessous elle est négative, le taux de Vrais Positifs égale 82.4% et le taux de Faux Positifs égale 12.7% (Fig.7). En comparant ces résultats à ceux de tous les autres outils, le taux de Faux Positifs est donc le plus bas avec la classification des indices acoustiques par la méthode de Random Forest et le taux de Vrais Positifs est le 3^{ème} plus élevé.

V) Discussion

a) Efficacité des logiciels et outils testés

La classification par Random Forest à partir des indices acoustiques semble prometteuse, en obtenant, de loin, les meilleurs taux de Vrais Positifs et Faux Positifs combinés. Cette méthode a déjà fait ses preuves en acoustique, et notamment chez le pétrel à menton blanc (Linares et al., 2022). Cependant, Linares et al. (2022) avaient utilisé une sélection d'indices acoustiques calculés sur R (R Core Team, 2021). Il a donc ici été montré que les indices calculés automatiquement par Kaleidoscope sont également efficaces, même si en moindre mesure (Linares et al. (2022) avaient obtenu une AUC de 0.93, à comparer à 0.84 de cette étude). Ces résultats restent à vérifier, notamment en appliquant le modèle aux données de toute la saison. En effet, les sons qui ont entraîné le modèle sont tous issus des mois de novembre et de décembre, durant lesquels les pétrels à menton blanc sont en incubation (Warham, 1996). Il se peut donc que dans les mois qui suivent, la naissance des poussins et/ou l'arrivée d'autres espèces dans les colonies modifient l'usage des indices acoustiques. Il faudrait donc calibrer les indices sur toute la saison de reproduction du pétrel en fonction de sa phénologie.

Pour tous les logiciels et outils qui cherchent à détecter les cris des pétrels, en revanche, aucun ne semble optimal pour notre étude. On observe que les outils dont résultent les plus hauts taux de Vrais Positifs sont aussi ceux avec lesquels les taux de Faux Positifs sont les plus hauts. Ces outils ont donc une bonne sensibilité mais une mauvaise spécificité. Cela veut dire que ces logiciels détectent quasiment toutes les portions comme contenant des cris de pétrels.

MonitoR est l'outil qui a donné les plus hauts taux de Faux Positifs. En observant les résultats des premières configurations A et B, il a été décidé d'augmenter les seuils de détection pour les configurations suivantes. Cela a eu pour effet de diminuer grandement les taux de Faux Positifs, mais ils restaient assez hauts. Le template 6 a tout de suite été éliminé après la première configuration en raison de son trop fort taux de détection (tab. 4).

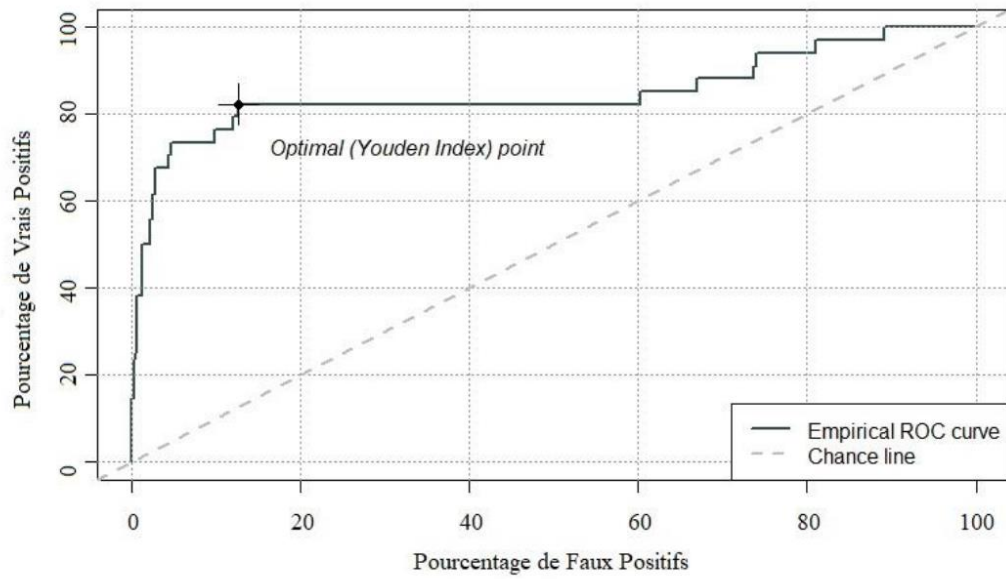


Fig. 7 : Courbe ROC pour le modèle de Random Forest, avec le seuil optimal de Youden (point le plus haut à gauche de la courbe).

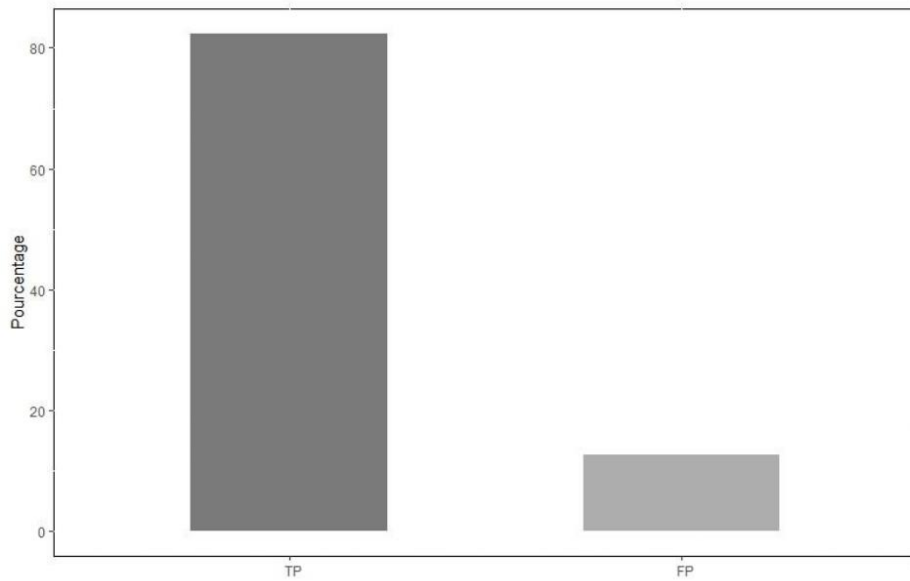


Fig. 8 : Pourcentage de Vrais Positifs (TP) et Faux Positifs (FP) après section au seuil indiqué par la courbe ROC (voir fig 7).

Le défaut de MonitoR est que les templates travaillent tous indépendamment les uns des autres, il n'y a pas de « machine learning » qui permette de classifier les cris et de les retrouver dans les enregistrements. De plus, étant donné la spécificité du cri du pétrel (succession de syllabes identiques à large variation de fréquence et très rapides), les templates ne contenaient pas seulement les syllabes du cri, mais également les segments inter-syllabes, donc composés de bruits de fond. Il se peut donc que la fonction ait cherché également les éléments de bruit de fond dans les portions, ce qui expliquerait les fortes erreurs de spécificité (haut taux de Faux Positifs).

A l'inverse, AviaNZ semble avoir une très bonne spécificité, mais une mauvaise sensibilité. Une possible amélioration à apporter serait d'augmenter le nombre de segments utilisés pour les filtres. En effet, à l'heure actuelle, les outils les plus efficaces sont ceux qui ont accès aux plus grandes banques de références sonores, comme BirdNet avec la banque de son Xeno-Canto (Kahl et al., 2021). AviaNZ fonctionne bien pour les espèces néo-zélandaises car un grand nombre de cris de référence ont été accumulés au fil des années pour entraîner le logiciel (Marsland et al., 2019). Notre banque de référence, dans cette étude, n'a jamais dépassé les 300 segments, il y avait donc peu de chances que l'outil soit aussi efficace que BirdNet par exemple (> 400 enregistrements par espèce, contenant souvent plusieurs segments) (Kahl et al., 2020).

Il faut garder à l'esprit, et c'est particulièrement vrai pour la fonction Threshold et AviaNZ, que les outils ont souvent été développés pour une étude et une espèce bien précise. Ils sont donc efficaces sur leur espèce mais rien ne garantit qu'ils le soient pour étudier d'autres espèces. C'est pour cela qu'il faut toujours un temps de recalibration des outils à l'espèce cible. La fonction Threshold, par exemple, fonctionne bien sur la grive de Bicknell (*Catharus bicknelli*) (Marchal et al., 2022b), qui possède un cri peu variable, à haute fréquence donc bien isolé du bruit de fond (souvent situé dans les basses fréquences), et également plus long qu'une syllabe de pétrel à menton blanc. Cette fonction a obtenu des résultats plutôt médiocres pour notre étude, plus de la moitié des cris de pétrels n'ayant pas été détectés.

Pour le logiciel Kaleidoscope, pourtant très utilisé en acoustique, seule la sensibilité a été observée. Le logiciel se base sur une technique de détection rapide, mais peu efficace (Zero-crossing). L'étude précédente de Linares et al. (2022) a écarté son utilisation pour la détection des cris de pétrels à menton blanc. D'autres études ont démontré l'inefficacité de Kaleidoscope pour détecter les cris d'intérêt (Marchal et al., 2022a).

L'inefficacité des différents logiciels ou outils à détecter les cris de pétrels pourrait être due aux conditions météorologiques. En effet, les enregistreurs SM4 étaient placés pour cette étude dans des environnements très venteux, et pluvieux, typiques des écosystèmes insulaires subantarctiques (Jouventin et al., 1985). Ces conditions ont pour effet de créer des bruits parasites sur les enregistrements, qui compliquent la détection automatique. De plus, cette pollution sonore se situe dans les mêmes fréquences que les cris de pétrels à menton blanc (Linares et al., 2022). Une solution pour pallier ce problème serait de retirer les sons des jours, ou idéalement des heures, pour lesquels il y a beaucoup de vent. Cela veut dire qu'il faudrait fixer une limite de vitesse et direction du vent à partir de laquelle on considérera que les cris d'intérêt ne sont plus détectables, en faisant attention au biais que peut entraîner une saisonnalité du vent ou de localisation de l'enregistreur.

La spécificité du cri du pétrel à menton blanc, pourrait aussi participer à la faible efficacité de détection par ces outils. Lorsque plusieurs individus chantent en même temps, leurs cris se chevauchent et on observe sur les spectrogrammes des « bandes » de cris pouvant durer plusieurs minutes. Les logiciels et outils auraient donc du mal à isoler les cris pour les détecter (Linares et al., 2022).

b) Recommandations pour les futurs protocoles

Ce stage permet de formuler quelques recommandations qui permettraient de faciliter la mise en place de la détection automatique des cris d'intérêt, notamment au niveau des paramètres des enregistreurs sur le terrain. N'ayant utilisé qu'un canal d'enregistrement pour chacun des outils testés, il me paraît inutile de continuer à enregistrer systématiquement en stéréo (deux canaux d'enregistrement). La stéréo peut être utilisée si l'on souhaite localiser des individus (Stepanian et al., 2016). Cependant, pour les études concernées ici, le but est de recenser des effectifs ou des espèces, et leur localisation précise a peu d'importance. Enregistrer en mono (un seul canal d'enregistrement) ne serait donc pas préjudiciable et permettrait de gagner la moitié de la place de stockage. Je recommande de standardiser les paramètres des enregistreurs, pour chaque étude, c'est-à-dire garder les mêmes paramètres de filtres (passe-haut ou passe-bas), de gains ou de taux d'acquisition. Pour ce dernier, je recommande de conserver 24kHz. Avec ce paramètre, il est possible d'enregistrer de 0 à 12kHz, ce qui est suffisant pour les oiseaux, dont les cris dépassent rarement 10 kHz de fréquence (Wroza, 2019). Un taux plus bas serait insuffisant et un taux plus haut augmenterait la taille des fichiers inutilement. Concernant les durées d'enregistrement, elles doivent dépendre de l'effort d'échantillonnage à effectuer. Il n'y avait pas besoin d'enregistrer en continu sur les colonies de pétrels à menton blanc, puisqu'on connaissait leur présence sur le site. On peut cependant privilégier un effort d'échantillonnage plus important pour les sites dont on ne connaît pas la diversité, comme sur l'île d'Amsterdam.

Le but du stage était également de trouver un logiciel ou outil qui soit facilement utilisable par les techniciens de la réserve. Ce critère évince les packages R Bioacoustics et MonitoR, longs à mettre en place et de toute façon peu efficaces. AviaNZ, pour l'instant, n'est pas utilisable. Cependant, si dans les années à venir, une banque de sons suffisamment grande est créée, ce logiciel pourrait se révéler efficace. Son ergonomie le rend facile à utiliser.

Kaleidoscope semble pour l'instant le logiciel à privilégier pour l'étude du pétrel à menton blanc, avec sa possibilité de calculs d'indices acoustiques. De plus, Kaleidoscope possède un outil de classification (clustering) qui permet de classer les sons par leur ressemblance et ainsi d'identifier rapidement les espèces présentes. Il serait donc utilisable pour des inventaires. Ce logiciel a également l'avantage d'être très rapide. Le bémol est que le clustering se base sur la détection de Kaleidoscope, qui n'est pas optimale. L'efficacité du clustering de Kaleidoscope reste à tester pour l'étude d'Amsterdam, ce qui constituera le travail pour le reste du stage.

c) Perspectives

La bioacoustique étant une discipline en plein développement, la montée de nouveaux outils va considérablement augmenter l'efficacité de l'automatisation de la détection des cris d'intérêts, ainsi que sa facilité d'utilisation. L'application BirdNet, par exemple, grâce au *Convolutional Neural Network* (CNN), qui se sert de la reconnaissance d'images pour classifier les spectrogrammes, est très efficace (Kahl et al., 2021). AviaNZ propose également d'étendre les filtres avec de la CNN (Marsland & AviaNZ Team, 2020). Malheureusement, la mise en place de la technique sur ce logiciel est très longue et après deux essais, nous avons dû constater que les ordinateurs disponibles n'étaient pas assez puissants pour entraîner la CNN. BirdNet a brièvement été testée durant ce stage mais elle ne permet pour l'instant une utilisation qu'en Néarctique et Paléarctique Occidentale (Kahl et al., 2021). De futurs développements sont prévus dans le reste du monde, après enrichissement de la banque de sons de références Xeno-Canto.

VI) Conclusion

Ce stage a permis en premier lieu de mettre en lumière tous les défis que pose l'utilisation de la bioacoustique pour l'étude des populations d'oiseaux. Si la technique possède de multiples avantages, notamment son faible impact sur l'environnement, elle nécessite toujours une période de calibration plus ou moins longue pour s'appliquer. Le stage a permis de tester les différentes techniques à disposition aujourd'hui, ainsi que leurs avantages et inconvénients. Pour le pétrel à menton blanc, ce sera le Random Forest qui sera utilisé dans le futur, après quelques ajustements, notamment pour prendre en compte le vent. Kaleidoscope reste le logiciel à privilégier. Malgré un faible taux de détection, sa possibilité de calculs d'indices acoustiques, sa rapidité et son ergonomie font de lui l'outil le plus facilement utilisable en pratique.

Bibliographie.

- Arneill, G. E., Critchley, E. J., Wischniewski, S., Jessopp, M. J., & Quinn, J. L.** (2020). Acoustic activity across a seabird colony reflects patterns of within-colony flight rather than nest density. *Ibis*, *162*(2), 416-428.
- Ballance, L. T.** (2007). Understanding seabirds at sea: why and how? *Why and How*, 10.
- Barber-Meyer, S. M., Kooyman, G. L., & Ponganis, P. J.** (2007). Estimating the relative abundance of emperor penguins at inaccessible colonies using satellite imagery. *Polar Biology*, *30*(12), 1565-1570.
- Barbraud, C., Rolland, V., Jenouvrier, S., Nevoux, M., Delord, K., & Weimerskirch, H.** (2012). Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: A review. *Marine Ecology Progress Series*, *454*, 285-307.
- Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K., & Weimerskirch, H.** (2008). Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *Journal of Applied Ecology*, *45*, 1460-1467.
- Blumstein, D. T., Mennill, D. J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., Deppe, J. L., Krakauer, A. H., Clark, C., Cortopassi, K. A., Hanser, S. F., McCowan, B., Ali, A. M., & Kirschel, A. N. G.** (2011). Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: Applications, technological considerations and prospectus: Acoustic monitoring. *Journal of Applied Ecology*, *48*(3), 758-767.
- Borker, A. L., Mckown, M. W., Ackerman, J. T., Eagles-Smith, C. A., Tershy, B. R., & Croll, D. A.** (2014). Vocal Activity as a Low Cost and Scalable Index of Seabird Colony Size: Automated Acoustic Seabird Monitoring. *Conservation Biology*, *28*(4), 1100-1108.
- Brooke, M.** (2004). Albatrosses and petrels across the world. Oxford: Oxford University Press.
- Brownlie, K. C., Monash, R., Geeson, J. J., Fort, J., Bustamante, P., & Arnould, J. P. Y.** (2020). Developing a passive acoustic monitoring technique for Australia's most numerous seabird, the Short-tailed Shearwater (*Ardenna tenuirostris*). *Emu - Austral Ornithology*, *120*(2), 123-134.
- Buxton, R. T., & Jones, I. L.** (2012). Measuring nocturnal seabird activity and status using acoustic recording devices: Applications for island restoration: Acoustic Monitoring of Nocturnal Seabirds. *Journal of Field Ornithology*, *83*(1), 47-60.
- Carboneras, C., F. Jutglar, E. de Juana, and G. M. Kirwan** (2020). *White-chinned Petrel* (*Procellaria aequinoctialis*), version 1.0. In *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Chardine, J. W., Rail, J.-F., & Wilhelm, S.** (2013). Population dynamics of Northern Gannets in North America, 1984-2009: Northern Gannet Population Dynamics. *Journal of Field Ornithology*, *84*(2), 187-192.
- Croxall, J. P., Butchart, S. H. M., Lascelles, B., Stattersfield, A. J., Sullivan, B., Symes, A., & Taylor, P.** (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, *22*(1), 1-34.
- Dasnon, A., Delord, K., Chaigne, A., & Barbraud, C.** (2022). Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. *Journal of Applied Ecology*, *59*(7), 1674-1685.

- Diamond, A. W., & Devlin, C. M.** (2003). Seabird as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on Machias Seal Island. *Environmental Monitoring and Assessment*, 88(1/3), 153-181.
- Dillingham, P. W., & Fletcher, D.** (2011). Potential biological removal of albatrosses and petrels with minimal demographic information. *Biological Conservation*, 144(6), 1885-1894.
- Dong, X., & Jia, J.** (2020). Advances in Automatic Bird Species Recognition from Environmental Audio. *Journal of Physics: Conference Series*, 1544(1), 012110.
- Dufour, O., Gineste, B., Bas, Y., Le Corre, M., & Artières, T.** (2016). First automatic passive acoustic tool for monitoring two species of procellariids (*Pterodroma barau* and *Puffinus bailloni*) on Reunion Island, Indian Ocean. *Ecological Informatics*, 35, 55-60.
- Duriez, O., & Delord, K.** (2012). Manchots, pétrels et albatros : Oiseaux des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF). *Ornithos 19-3: 162-183*.
- Edney, A. J., & Wood, M. J.** (2021). Applications of digital imaging and analysis in seabird monitoring and research. *Ibis*, 163(2), 317-337.
- Fluss, R., Faraggi, D., & Reiser, B.** (2005). Estimation of the Youden Index and its Associated Cutoff Point. *Biometrical Journal*, 47(4), 458-472.
- Goh, M.** (2011). Developing an automated acoustic monitoring system to estimate abundance of Cory's Shearwaters in the Azores. 59.
- Hafner S. & Katz J.** (2018). _monitoR: Acoustic template detection in R. R package version 1.0.7
- Hunter, P.** (2007). The human impact on biological diversity : How species adapt to urban challenges sheds light on evolution and provides clues about conservation. *EMBO Reports*, 8(4), 316-318.
- Jouventin, P., Bried, J., & Micol, T.** (2003). Insular bird populations can be saved from rats : A long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet archipelago). *Polar Biology*, 26(6), 371-378.
- Jouventin, P., Mougin J.-L., Stahl J.-C. & Weimerskirch, H** (1985). Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet islands. *Journal of Ornithological Society of New-Zealand*. 32(3). 157-220
- Kahl, S., Wood, C. M., Eibl, M., & Klinck, H.** (2021). BirdNET : A deep learning solution for avian diversity monitoring. *Ecological Informatics*, 61, 101236.
- Liaw A., & Wiener M.** (2002). Classification and Regression by randomForest. *R News* 2(3), 18--22
- Linares, C. G., Phillips, R. A., & Buxton, R. T.** (2022). Monitoring vocal activity and temporal patterns in attendance of White-chinned Petrels using bioacoustics. *Emu - Austral Ornithology*, 1-12.
- Marchal, J., Fabianek, F., & Aubry, Y.** (2022a). Software performance for the automated identification of bird vocalisations : The case of two closely related species. *Bioacoustics*, 31(4), 397-413.
- Marchal, J., Fabianek, F., & Aubry, Y.** (2022b). Bioacoustics: Analyse Audio Recordings and Automatically Extract Animal Vocalizations. R package version 0.2.8.
- Marsland, S. & AviaNZ Team.** (2020). The AviaNZ Bioacoustic Analysis Software. 28p.

- Marsland, S., Priyadarshani, N., Juodakis, J., & Castro, I.** (2019). AviaNZ: A future-proofed program for annotation and recognition of animal sounds in long-time field recordings. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(8), 1189-1195.
- Mougeot, F., & Bretagnolle, V.** (2000). Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology*, *31*(3), 376-386.
- Oppel, S., Hervias, S., Oliveira, N., Pipa, T., Silva, C., Geraldes, P., Goh, M., Immler, E., & McKown, M.** (2014). Estimating population size of a nocturnal burrow-nesting seabird using acoustic monitoring and habitat mapping. *Nature Conservation*, *7*, 1-13.
- Oppel, S., Meirinho, A., Ramirez, I., Gardner, B., O'Connell, A. F., Miller, P. I., & Louzao, M.** (2012). Comparison of five modelling techniques to predict the spatial distribution and abundance of seabirds. *Biological Conservation*, *156*, 94-104.
- Parsons, M., Mitchell, I., Butler, A., Ratcliffe, N., Frederiksen, M., Foster, S., & Reid, J. B.** (2008). Seabirds as indicators of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, *65*(8), 1520-1526.
- Priyadarshani, N., Marsland, S., Castro, I., & Punchihewa, A.** (2016). Birdsong Denoising Using Wavelets. *PLOS ONE*, *11*(1),
- R Core Team.** (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*.
- Schumann, N., Dann, P., Hoskins, A. J., & Arnould, J. P. Y.** (2013). Optimizing survey effort for burrow-nesting seabirds: *Survey Effort for Burrow-Nesting Seabirds*. *Journal of Field Ornithology*, *84*(1), 69-85.
- Scott, C. D.** (2012). Automated techniques for bat echolocation call analysis. Integrative and comparative biology. Leeds University.
- Stepanian, P. M., Horton, K. G., Hille, D. C., Wainwright, C. E., Chilson, P. B., & Kelly, J. F.** (2016). Extending bioacoustic monitoring of birds aloft through flight call localization with a three-dimensional microphone array. *Ecology and Evolution*, *6*(19), 7039-7046.
- Towsey, M., Planitz, B., Nantes, A., Wimmer, J., & Roe, P.** (2012). A toolbox for animal call recognition. *Bioacoustics*, *21*(2), 107-125.
- Warham, J.** (1996). The behaviour, population biology and physiology of the Petrels. Academic Press. 613 p.
- Watson, H., Bolton, M., & Monaghan, P.** (2014). Out of sight but not out of harm's way: Human disturbance reduces reproductive success of a cavity-nesting seabird. *Biological Conservation*, *174*, 127-133.
- Winkler, D. W., Billerman S. M., & Lovette I. J.** (2020). *Shearwaters and Petrels* (Procellariidae), version 1.0. Birds of the World (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology.
- Wroza, S.** (2019). Les oiseaux par le son. Delachaux et Niestlé. 143p.
- Zhao, Z., Zhang, S., Xu, Z., Bellisario, K., Dai, N., Omrani, H., & Pijanowski, B. C.** (2017). Automated bird acoustic event detection and robust species classification. *Ecological Informatics*, *39*, 99-108.

Annexe 3

Supplementary materials

Evidence for fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations

Anaïs Dasnon^{1,2}, Karine Delord¹, Adrien Chaigne², Christophe Barbraud¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

² Réserve Naturelle Nationale des Terres Australes Françaises, TAAF, rue Gabriel Dejean, 97458 Saint-Pierre, France

Corresponding author: Anaïs Dasnon. E-mail: anais.dasnon@taaf.re

Appendix S1: Details about surveys

Capture-mark-recapture survey

At Possession Island, capture mark recapture (CMR) surveys occurred every year from the 1985/1986 breeding season to the 2017/2018 breeding season on the colony situated at Station de Pompape. Five visits were made on 200 monitored burrows during each breeding season, from November to April. Three visits were made in December just after egg laying in order to identify the birds present in burrows and their breeding status (breeder if an egg was laid, nonbreeder otherwise). The first visit in early December was made early in the breeding season of the white-chinned petrel (peak laying of white-chinned petrels at Possession Island is around 22 of November and laying is fairly synchronised) with the aim of discriminate individuals that attempted to breed but failed just after laying from those that were actually non-breeder individuals. Egg shell presence was also checked for during burrows visits to help ascertain breeding status. Adult individuals captured for the first time were marked with a unique stainless ring allowing their identification. At the end of January, a fourth visit was made to assess whether hatching occurred or not. Finally, in late March, before the first date of fledging recorded at Possession Island (early April), the last visit determined if chicks fledged or not, and fledglings were marked with a unique ring. If chicks fledged, the adults associated with the burrow were considered successful breeders, and non-successful breeders otherwise.

Line-transect distance sampling survey

Line-transect surveys were conducted at Pointe Basse, Possession Island, during the 2011/2012 (hereafter 2011) and the 2017/2018 (hereafter 2017) breeding seasons to continue the monitoring of the population trend reported in (Barbraud et al., 2008). Line transects surveys in 2011 and 2017 were both conducted during incubation in early-December. The start of the first line-transect was randomly chosen and others arranged in parallel at 200 meters distance from each other (Figure S2), covering the same area of favourable vegetation for white-chinned petrel breeding both years. The position of the observer along the lines was recorded every 0.01 km such as the position of each detected burrow using a hand-held GPS. For each detection of a burrow from the line, the perpendicular distance between the transect and the burrow was measured using a measuring tape or a telemeter.

Beforehand, in 1983 and then in 2004, exhausting counts were conducted in several areas of Possession Island, including the Pointe Basse area, following the same favourable vegetation patches and allowing comparison between the 1983 and the 2004 surveys (Marteau, 2008).

Burrow occupancy was determined using acoustic playback and the observation of frequentation indices: presence of a bird in the burrow, feces, egg shell, chick or adult feathers, dead chick, scraped

ground or vegetation, or footprints. A burrow was considered as occupied if there was at least one frequentation index, response to play-back and/or a white-chinned petrel observation.

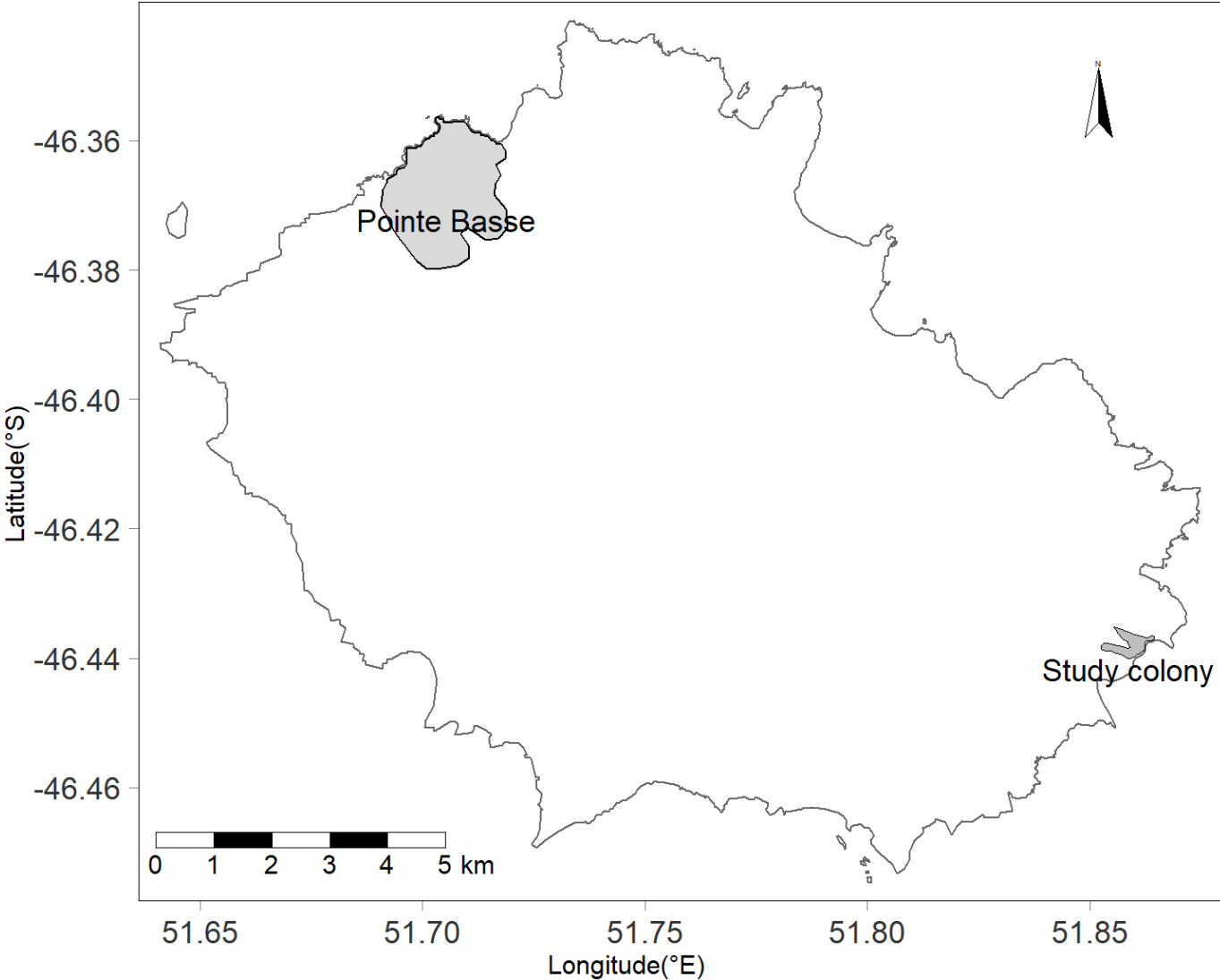


Figure S1: Areas of the colony surveyed by distance sampling at Pointe Basse and the study colony surveyed by capture-mark-recapture method (grey polygons), Possession Island, Crozet archipelago, Southern Indian Ocean.

Appendix S2: Modelling breeding population density

Our aim was to compare densities of occupied burrows estimated from line transect distance sampling conducted in 2011 and 2017 with those reported in Barbraud et al., (2008) in the same area for 1983 and 2004, and make inference on the trend in breeding densities of white-chinned petrels over time. We modelled burrow detection probability and breeding population density using conventional distance sampling method (Buckland et al., 2001) with the software Distance v7.3 (Thomas et al., 2010). The occupancy rate was calculated as the proportion of burrows that presented frequentation indices and/or response to playback and was included with its standard error as a multiplier in the selected model to estimate the density of active burrows (Barbraud et al., 2009).

Using the conventional distance sampling method requires several assumptions to be fulfilled: (1) Objects identified must be motionless. By definition, that was the case for white-chinned petrel burrows. (2) Detection probability at distance zero meters (i.e. on the line transect) must be one. This condition was verified using two observers walking one behind the other and by checking that the first observer did not miss burrows situated less than one meter from the line. (3) The distance between the observer and the object must be measured precisely. The measuring tape and telemeter had 0.1 meter and one-meter precision, respectively. (4) Detections must be independent events. This point may be a cause of bias because white-chinned petrels concentrate their burrows in dense vegetation patches which were visible from along and may attract the attention of the observer. Thus, additional burrows detected while walking from the line transect to the burrow initially detected from the line, but not detected from the line, were not included in the analysis. Observers also walked at the same speed along all the lines. During each survey the burrows detected and burrow occupancy were noted using the observation of frequentation indices (feathers, dropping, scratches at the burrow entrance, fresh vegetation at the entrance) and acoustic play-back (Berrow, 2000; Barbraud et al., 2009).

Datasets were truncated at a distance of 20 meters from the line transect, distance at which burrows detection was close to zero (Barbraud et al., 2009). Detection distances were then classified in four to nine equal distance classes and probability of detection were modelled with a half-normal, hazard-rate or uniform function and adjustment functions (cosinus, Hermite polygone and polynomial). Model selection was based on the lowest Akaike Information Criterion (AIC) between models in a same class of distance (with a tolerance for a difference of two points of AIC, (Burnham & Anderson, 2002)), then on the goodness of fit of the model (p-value), and finally on the lowest density and detection probability coefficients of variation (Buckland et al., 2001). Detection probability form the selected models are shown on Figure 1 S3 and Figure 2 S3.

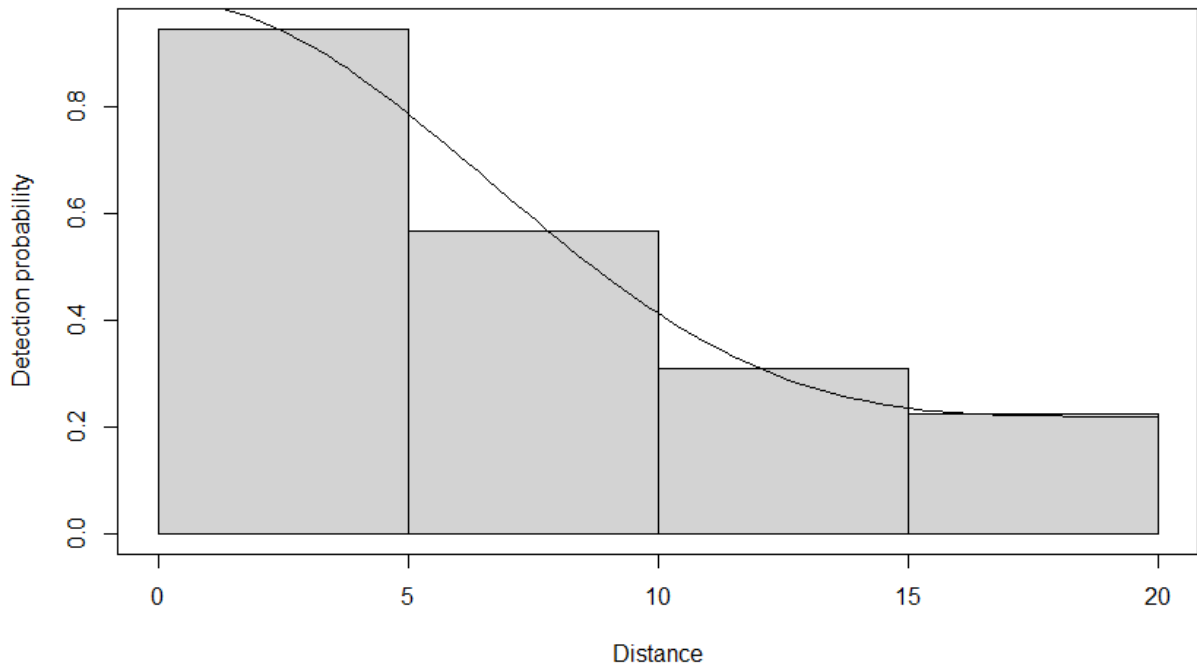


Figure 1 S2: Probability of detection of white chinned petrel burrows at Pointe Basse in 2011 modelled with a uniform function and a cosine adjustment (selected model). The dataset was binned in four classes of distance. GOF of the model: $P = 0.771$, effective strip width = 9.40 m. Detection probability = 0.47 ± 0.04 .

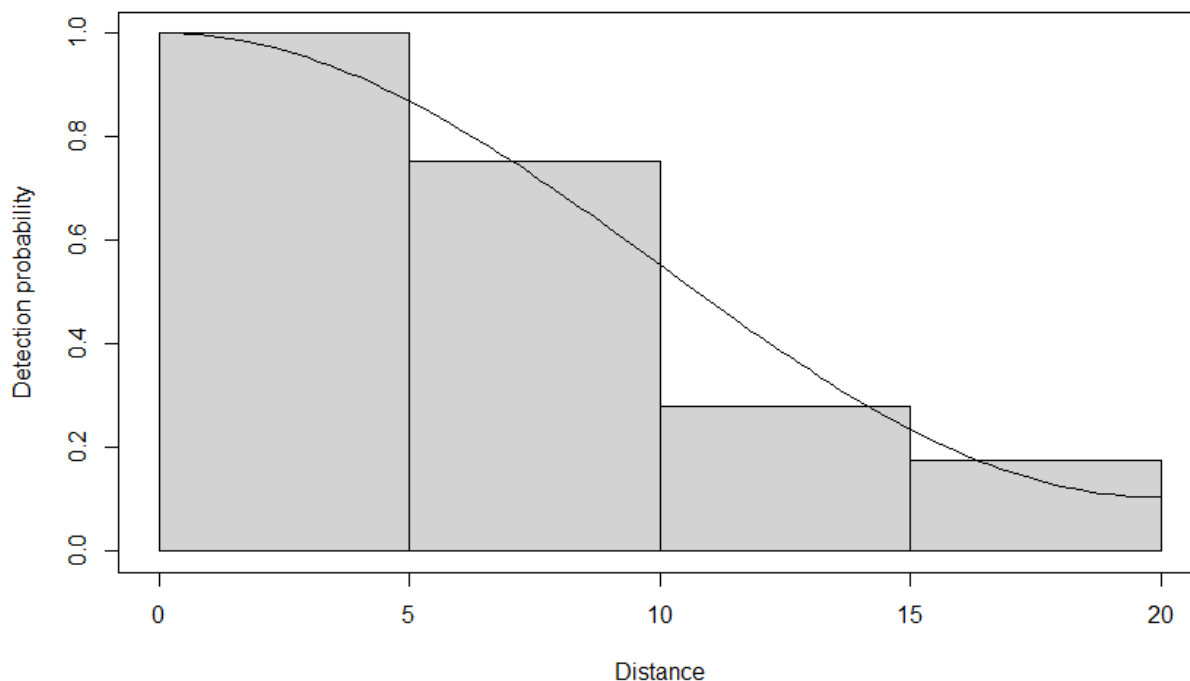


Figure 2 S2: Probability of detection of white chinned petrel burrows at Pointe Basse in 2017 modelled with a uniform function and a cosine adjustment (selected model). The dataset was binned in four classes of distance. GOF of the model: $P = 0.350$, effective strip width = 11.0 m. Detection probability = 0.55 ± 0.03 .

Year	N	ΔAIC	AIC	ESW	D	CI-	CI+	CV(D)	GOF	P	CV(P)
2011	119	0.05	285.80	9.40	5.65	4.09	7.81	15.82	0.77	0.47	9.37
2017	126	0.25	303.85	11.04	5.68	3.76	8.58	18.85	0.35	0.55	5.06

Table 1 S2: Modelling white-chinned petrels burrow detection probability (P) and density (D) with 95% lower and upper confidence intervals (CI- and CI+) at Pointe Basse, Possession Island. N: number of detected burrows, ΔAIC : difference in Akaike Information Criterion between the selected model and the model with the lowest AIC, ESW: effective strip width, GOF: goodness of fit of the model, CV: coefficient of variation (in %).

Appendix S3: Modelling demographic parameters and model selection

Adult demographic parameters

We considered observations of individuals during the period 1986-2017 to build encounter histories. We discarded the capture-recapture data from the 1985-1986 survey because it was the first year of implementation of the protocol. This resulted in capture histories of 842 adult individuals. The sex of individuals was unknown (the species is not dimorphic). To estimate demographic parameters while taking account of imperfect detectability of marked individuals and uncertainty in breeding status (some individuals were observed as breeders but with a not confirmed breeding status), we used multi-event capture-mark-recapture (MECMR) models (Pradel, 2005). We started with a general model with all parameters varying freely with time independently for every breeding state. However, this model was not full rank (i.e. it was not possible to estimate all the parameters in this model (Hunter & Caswell, 2009)). This was likely due to the very few observations of non-breeder individuals that usually do not return at the colony. A common source of rank-deficiency in multi-event CMR models is the estimation of survival probability between the last two capture events. We thus constrained the state assignment probability, the capture probability for NB individuals and the survival probability for NB individuals to be constant, and constrained the survival probability estimates to be equal for the two last time steps. All other parameters were modelled varying freely with time and state. This constrained model was full rank.

Pattern matrix used in E-SURGE:

Survival-transition matrix:

$$\phi = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{NB} & \text{FB} & \text{SB} & \text{Dead} \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} s_{NB}(1 - \beta_{NB}) & s_{NB}\beta_{NB}(1 - \gamma_{NB}) & s_{NB}\beta_{NB}\gamma_{NB} & 1 - s_{NB} \\ s_{FB}(1 - \beta_{FB}) & s_{FB}\beta_{FB}(1 - \gamma_{FB}) & s_{FB}\beta_{FB}\gamma_{FB} & 1 - s_{FB} \\ s_{SB}(1 - \beta_{SB}) & s_{SB}\beta_{SB}(1 - \gamma_{SB}) & s_{SB}\beta_{SB}\gamma_{SB} & 1 - s_{SB} \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} & \begin{matrix} \text{NB} \\ \text{FB} \\ \text{SB} \\ \text{Dead} \end{matrix} \end{matrix},$$

Event matrix:

$$B = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Not seen} & \text{NB} & \text{FB} & \text{SB} & \text{B} \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} 1 - p_{NB} & p_{NB} & 0 & 0 & 0 \\ 1 - p_{FB} & 0 & p_{FB}\delta_{FB} & 0 & p_{FB}(1 - \delta_{FB}) \\ 1 - p_{SB} & 0 & 0 & p_{SB}\delta_{SB} & p_{SB}(1 - \delta_{SB}) \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} & \begin{matrix} \text{NB} \\ \text{FB} \\ \text{SB} \\ \text{Dead} \end{matrix} \end{matrix},$$

Parameter	Definition
s	Probability that an individual in state S at time t survives to time $t + 1$ and does not permanently emigrate from the study area
β	Probability that an individual in state S at time t breeds at time $t + 1$ given that it survives to $t + 1$
γ	Probability that an individual in state S at time t breeds successfully at time $t + 1$ given that it survives to and breeds at time $t + 1$
p	Probability that an individual in state S at time t is encountered at time t
δ	Probability that the state of an individual is observed given that it is in state S at time t and encountered at time t

Table 1 S3: Definition of parameters used in the multievent mark–recapture model

Constraint phrases used in E-SURGE (GEMACO) for the MECMR general model:

s : f(1)+f(2,3).t(1_29,30:31)

β : f.to.t

γ : f.to.t

p : firste+nexte.[to(2) + to(3, 4).t]

δ : to

Recruitment and juvenile survival probabilities

Capture histories were coded considering three events corresponding to field observation: 0 = not observed, 1 = captured and marked as a chick, 2 = seen as a breeder at least once during the study. The dead state was not observable. In this model all parameters were age dependent. Individuals seen on an egg during one breeding season were considered as recruited for breeding for the following seasons. Juveniles generally do not return to their birth colony until their first reproduction, i.e., until they recruit. In our study, youngest recruited birds had five years old, so remained in an unobservable state before this age. Thus, survival probability was estimated by constraining to one the survival probability from ages 2 to 4 included, allowing us to estimate the survival probabilities from fledgling to five years old. We constrained recapture probability to be the same for all age classes since age dependence caused rank deficiency. We then tested different models according to maximum age of recruitment, from six to twelve years old. Beyond five years old, survival probability was modelled as a factor of age from six to twelve years old in order to estimate the age at which survival stabilizes. We finally tested the effect of time on the probability of juvenile survival from one to five years old.

Pattern matrix used in E-SURGE:

Survival-transition matrix:

$$\Phi = \begin{matrix} & \begin{matrix} 1 & 2 & \text{Dead} \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} s_{j1}(1-r) & s_{j1}r & 1-s_{j1} \\ 0 & s_{j2} & 1-s_{j2} \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} & \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ \text{Dead} \end{matrix} \end{matrix},$$

Event matrix:

$$B = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Not} & 1 & 2 \\ \text{seen} \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1-p_j & 0 & p_j \\ 1 & 0 & 0 \end{pmatrix} & \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ \text{Dead} \end{matrix} \end{matrix},$$

Constraint phrases used in E-SURGE (GEMACO) for the MSCMR general model:

s_j : from(1 2).t(1:27).[a(1)+a(2:4)+a(5:6)]+from(1 2).a(7:13)

r : from.to.a(1:4,5_7)

p : firste+nexte.[to(3).a(1:4,5:13)+to(2)]

Survival	Recruitment	K	QAICc	ΔQAICc	Deviance
	5_12	12	453.4	10.3	1107.1
	5_11	11	451.6	8.5	1107.7
	5_10	10	449.6	6.5	1107.9
Three age classes: 1:4, 5:12 and 13+ years old	5_9	9	448.1	5.0	1109.4
	5_8	8	446.2	3.1	1109.6
	5_7	7	444.2	1.1	1109.7
	5_6	6	443.1	0.0	1112.1
1:4, 5_12, 13+		14	455.2	27.6	1101.3
1:4, 5_11, 12+		13	452.7	25.1	1100.2
1:4, 5_10, 11+		12	448.2	20.6	1093.8
1:4, 5_9, 10+		11	444.1	16.4	1088.3
1:4, 5_8, 9+	5_7	10	438.6	10.9	1079.3
1:4, 5_7, 8+		9	433.1	5.4	1070.5
1:4, 5_6, 7+		8	429.7	2.0	1067.0
1:4, 5, 6+		7	428.5	0.8	1069.3
1:4, 5:6, 7+		7	427.7	0.0	1067.1
1:4 not depending of time, 5:6, 7+,		7	427.7	0.0	1067.1
	5_7				
1:4 depending of time, 5:6, 7+,		33	467.0	39.3	1029.7

Table 2 S3: Modelling early-life survival and recruitment (i.e. first return at the colony as breeder) probabilities of white chinned petrels at Possession Island, 1986-2017. K: number of estimated parameters, QAIC: quasi-Akaike Information Criterion. n+: age class of n years old and older, n_m: the parameter was modelled as varying from n years old to m years old, n:m: the parameter was modelled from n to m years old as a single age class. In bold: selected model following lowest QAICc. Recapture probability was modelled as constant.

Parameter	Breeding state at t - 1	Model	K	Deviance	F	P-value	R ²
		Varying with time	314	13105.4			
<i>s</i>	SB	Linear trend	286	13147.1	0.19	0.660	<0.01
		Constant	285	13147.4			
	FB	Linear trend	286	13162.9	0.09	0.770	<0.01
		Constant	285	13163.1			
β	SB	Linear trend	285	13161.8	0.41	0.529	0.02
		Constant	284	13161.8			
	FB	Linear trend	285	13145.8	5.25	0.030	0.19
		Constant	284	13155.1			
	NB	Linear trend	285	13206.4	0.03	0.860	<0.01
		Constant	284	13206.5			
γ	SB	Linear trend	285	13183.6	6.79	0.015	0.24
		Constant	284	13208.7			
	FB	Linear trend	285	13158.9	4.62	0.040	0.17
		Constant	284	13169.5			
	NB	Linear trend	285	13138.8	2.47	0.130	0.09
		Constant	284	13142.0			

Table 3 S3: Testing for linear trends on population parameters according to breeding state at t - 1. *s*: survival probability, β : breeding probability and γ : success probability. SB: successful breeder, FB: failed breeder, NB: non-breeder. K: number of estimated parameters, F: Fisher and Snedecor F-test value, R²: Coefficient of determination.

Goodness of fit tests and model selection

We ran the test on the JollyMoVe (Brownie et al., 1993) umbrella model for multistate data (Tables 4 S4 & 5 S4). There was a lack of fit due to transient and to trap-dependance in the MSCMR model, after transforming it into a one-stage model for testing. We considered that transient issues were fixed with the introduction of two states in the capture histories (juveniles and adults) and we calculated the overdispersion coefficient to account for remaining GOF issues in order to take it into account in the model selection.

We performed model selection using the software E-SURGE 2.1.4 (Choquet et al., 2009). Model selection was done using the AIC corrected for small samples size (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). The best model was the lowest AICc model, and we considered that two models i and j were different when the $\Delta AICc$ was greater than 2, where $\Delta AICc = AICc_i - AICc_j$ (Anderson & Burnham, 2002). Following (Anderson & Burnham, 2002; Arnold, 2010), we report all models and discuss support of alternative models depending on the level of reduction in deviance. If an alternative model was within 2 AICc units from the best model and with larger value of the deviance we considered the best model as supported (Burnham & Anderson, 2002). We first modelled the recapture probability and then the demographic parameters one by one.

Test	χ^2	df	p value
WBWA	91.43	68	0.03
3G.SR	74.44	76	0.53
3G.Sm	249.54	265	0.74
M.ITEC	13.79	5	0.02
M.LTEC	3.49	3	0.32
Sum of tests	432.70	417	0.29

Table 4 S3: GOF test of multi-event capture-mark-recapture model on white-chinned petrel adult capture-histories dataset from Possession Island (Crozet Archipelago, 1986-2017). WBWA: test for memory, 3G.SR: test for transience, 3G.Sm: complementary test, M.ITEC: test for trap-dependence, M.LTEC: complementary test, df: degrees of freedom, χ^2 : Pearson chi-square statistics.

Test	χ^2	df	P value
3.SR	446.41	21	<0.001
3.SM	33.33	12	<0.001
2.CT	72.36	21	<0.001
2.CL	51.48	28	<0.001
Sum of tests	603.59	82	<0.001

Table 5 S4: GOF test of multi-state capture-mark-recapture model on white-chinned petrel sub-adults capture-histories dataset from Possession Island (Crozet Archipelago, 1986-2017). 3.SR: test for transients, 3.SM: complementary test, 2.CT: test for trap-dependence, 2.CL: complementary test, df: degrees of freedom, χ^2 : Pearson chi-square statistics.

Appendix S4: Matrix population model

Recruitment occurred from five to seven years old. We used estimations of demographic parameters from the MSCMR and MECMR model selection for recruitment and adult parameters respectively (Table 1 S5). Since true juvenile survival was underestimated due to natal dispersal outside the monitored burrows, we fixed survival from fledgling to one year old at 0.7 following (Barbraud et al., 2008). Survival from seven years old to adult breeding states was constrained to be equal to survival of adults in the successful breeder state. Then, survival of age classes between one to seven years old was modelled following a logarithmic function.

Since we were not able to estimate time and age-dependent juvenile survival and recruitment due to limitation of the chick CMR dataset, we could not estimate process variance and these parameters were assumed constant. A total of 100 steps and 1000 trajectories using Monte Carlo simulations were run for each model. All models were performed using the software ULM 6.0. (Legendre & Clobert, 1995).

Scenarios for population matrix model										
	Rat	Trawl	Longline	Mitigation	(1) Trawl ¹ No rat control ³	(2) Longline ² No rat control	(3) Longline Rat control ⁴	(4) Longline mitigation ⁵ No rat control	(5) Longline mitigation Rat control	(6) No additive mortality Rat control
A					s, β, γ	γ		γ		
B						s, β	s, β, γ			
C								s, β	s, β, γ	β, γ

¹ trawl fishery, ² demersal longline fishery, ³ no control of rat population, ⁴ control of rat population, ⁵ mitigation measures applied to reduce demersal longline fishery bycatch

Table 1 S4: Scenarios used to model population growth rate. No additive mortality: survival estimate from the intercept of the negative linear relationship between number of hooks in demersal longline fisheries and survival of breeding individuals. Demographic parameters: survival s , breeding β , success γ .

Parameter	Entire period (1986-2017)	(1) Trawl No control	(2) Longline rat control	(3) Longline rat Rat control	(4) Longline mitigation No control	(5) Longline mitigation rat Rat control	(6) No additive mortality Rat control
s_{j1}	0.700	0.700	0.700	0.700	0.700	0.700	0.700
s_{j2}	0.761	0.736	0.780	0.761	0.775	0.775	0.761
s_{j3}	0.796	0.757	0.826	0.797	0.819	0.819	0.796
s_{j4}	0.821	0.772	0.860	0.822	0.850	0.850	0.821
s_{j5}	0.841	0.784	0.885	0.841	0.874	0.874	0.841
s_{j6}	0.857	0.793	0.906	0.857	0.893	0.893	0.857
s_{j7}	0.870	0.801	0.924	0.871	0.910	0.910	0.870
r_5	0.062	0.062	0.062	0.062	0.062	0.062	0.062
r_6	0.314	0.314	0.314	0.314	0.314	0.314	0.314
r_7	1	1	1	1	1	1	1
S_{SB}	0.870[0.010]	0.801[0.025]	0.871[0.002]	0.871[0.002]	0.910[0.003]	0.910[0.003]	0.924
S_{FB}	0.844[0.011]	0.881[0.003]	0.810[0.012]	0.810[0.012]	0.853[0.011]	0.853[0.011]	0.924
S_{NB}	0.844[0.011]	0.881[0.003]	0.810[0.012]	0.810[0.012]	0.853[0.011]	0.853[0.011]	0.853[0.011]
β_{SB}	0.870[0.022]	0.881[0.009]	0.802[0.043]	0.802[0.043]	0.922[0.003]	0.922[0.003]	0.922[0.003]
β_{FB}	0.825[0.020]	0.772[0.041]	0.832[0.015]	0.832[0.015]	0.847[0.012]	0.847[0.012]	0.847[0.012]
β_{NB}	0.350[0.064]	0.443[0.091]	0.256[0.039]	0.256[0.039]	0.380[0.062]	0.380[0.062]	0.380[0.062]
γ_{SB}	0.544[0.064]	0.214[0.041]	0.214[0.041]	0.579[0.035]	0.693[0.013]	0.214[0.041]	0.693[0.013]
γ_{FB}	0.496[0.045]	0.323[0.040]	0.323[0.040]	0.546[0.068]	0.546[0.010]	0.323[0.040]	0.546[0.010]
γ_{NB}	0.489[0.084]	0.293[0.032]	0.293[0.032]	0.536[0.087]	0.555[0.062]	0.293[0.032]	0.555[0.062]
σ	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500

Table 2 S4: Demographic parameters and associated temporal variances used to model population growth rate of the white-chinned petrel at Possession Island according to six scenarios [(1) to (6)] of fishing practices and management, and according to rat presence or rat control. SB: breeders that successfully fledged a chick, FB: breeders that failed fledging a chick, NB: non-breeders, jn: juvenile of n year(s). s : survival probability, β : breeding probability, γ : success probability, σ : sex-ratio, r : recruitment probability.

Appendix S5: Assessing covariates effect on demographic parameters

Fishing effort data

We used fishing effort data, in number of hooks, obtained from the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC, <https://iotc.org>), the Commission for the Conservation of Southern Bluefin Tuna (CCSBT, www.ccsbt.org), the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT, <https://iccat.int>) and the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR, www.ccamlr.org). We selected data depending on the type of fisheries (longlines only), the quality of the data (we selected aggregated data with a 5x5 degrees cell precision or more accurate), the area (longitude/ latitude) and the month of the year corresponding the spatio-temporal distribution of white-chinned petrels throughout the year (Figure 1 S6). To test for the effect of fishing effort in the wintering area of the white-chinned petrel (defined according to Péron (2011)), we used ICCAT and CCSBT data (ICCAT_w and CCSBT_w). We used CCAMLR data in the CCAMLR area 58.6 during the reproduction period (CCAMLR_r) and CCAMLR areas 58.6, 58.4.4 and 58.4.2 during the chick rearing (CCAMLR_cr) according to the foraging distribution based on Catard et al. (2000). Illegal, unreported and unregulated (IUU) fishing effort data came from CCAMLR fishery reports (Agnew & Kirkwood, 2005; CCAMLR, 2018), and hake fishing effort (in kilo tons) data in the Namibian EEZ came from Sea Around Us database <http://www.seaaroundus.org>. We focused on fishery effects on adult survival probability and probability of success because of their hypothesized sensitivity to accidental bycatch.

Climate data

Sea surface temperature anomalies (SSTa) and sea ice concentration (SIC) data were downloaded from <http://iridl.ldeo.columbia.edu>. Sea surface temperature (SST) and chlorophyll a concentration (Chla) were downloaded from <https://earthdata.nasa.gov>. We tested the effect of SSTa, SST and Chla in the white-chinned petrel wintering area (SSTa_w, SST_w, Chla_w) from June to August at time t on the survival, breeding and success at time t+1. Chla dataset were available only from 2002 to 2017. We tested the effect of SSTa and SST in the foraging area during reproduction (pre-laying, laying, incubation; SSTa_r, SST_r), and of SSTa, SST and SIC in foraging areas during chick rearing (SSTa_cr, SST_cr, SIC_cr) at time t on breeding success at time t. Southern oscillation index (SOI) data, download from <https://crudata.uea.ac.uk> and southern annular mode (SAM) data from <https://legacy.bas.ac.uk>, were tested on survival, breeding and success. An annual mean of SAM was tested without time lag. We tested for a multivariate cross-correlation between SOI and SSTa in the white-chinned petrel breeding area in order to know if there was a lag between variations in SOI and

its consequences on climate around Crozet (Guinet et al., 1998). We found that SSTa was influenced by SOI with a one-year lag. We thus tested annual mean from year t-1 of SOI on white-chinned petrel demographic parameters at year t (Figure 2 S6).

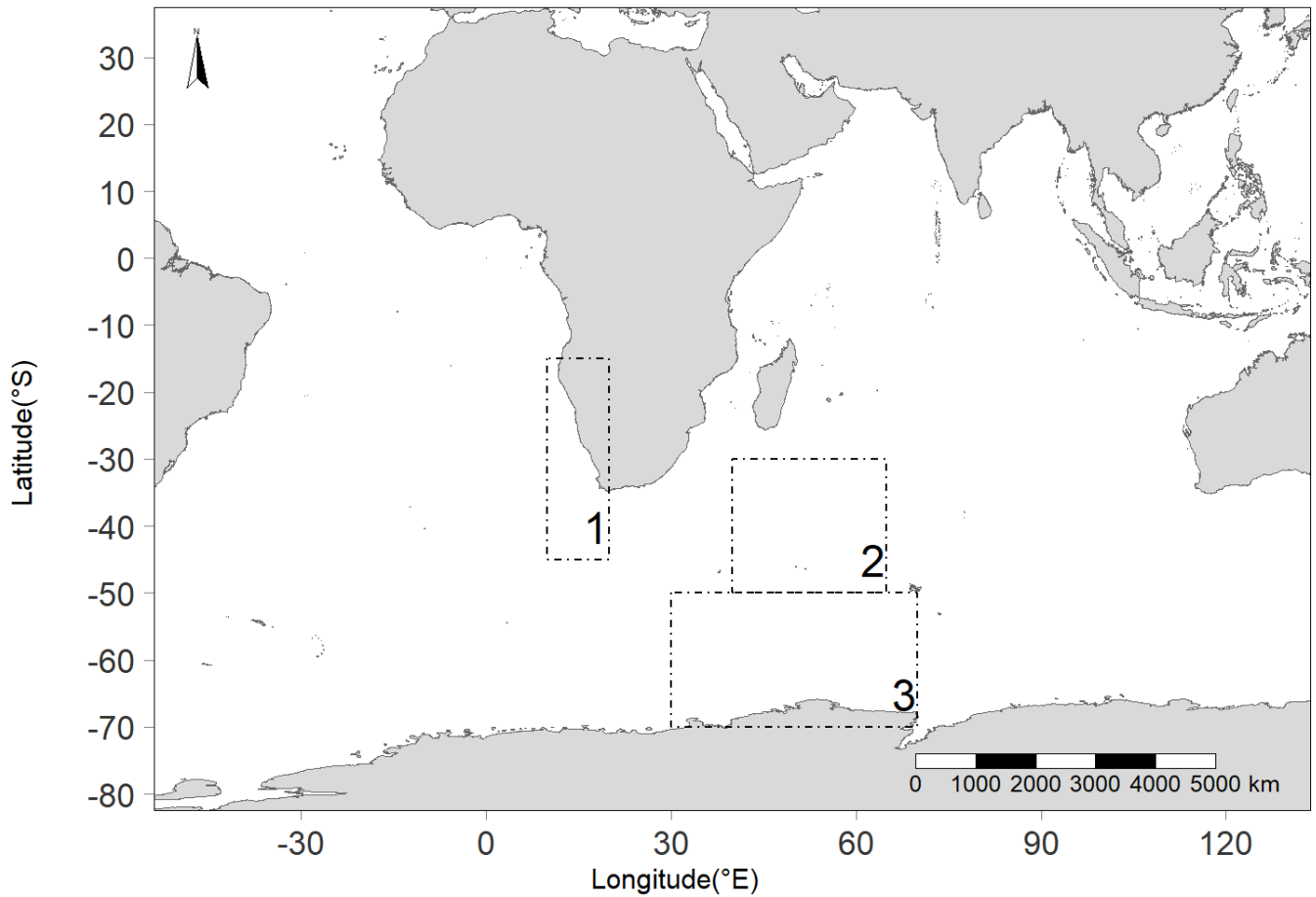


Figure 1 S5: Distribution areas (dotted lines) of white chinned petrels breeding on Possession Island: 1: wintering area from June to August, 2: breeding area from October to January and 3: chicks rearing area from February to April.

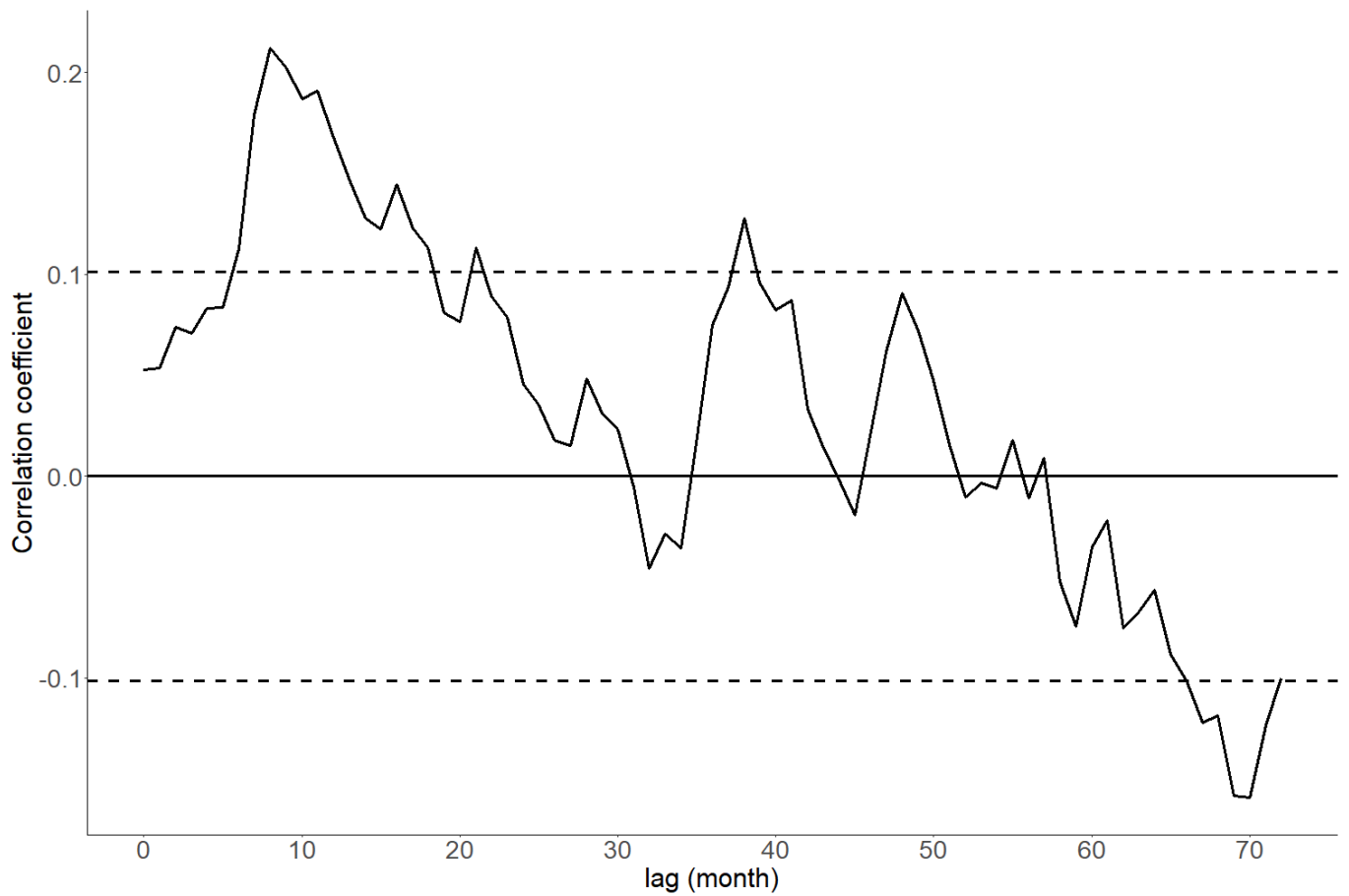


Figure 2 S5: Lagged cross-correlation between the SSTa from white-chinned petrel breeding area around Crozet Island from 1987 to 2017 and the southern oscillation index. Dashed lines indicate statistical significance of the coefficient correlation at the threshold $p = 0.05$.

Covariate	Ecological hypothesis	Area	Period	Unity	Parameters
SIC_cr	Positive effect on breeding success due to higher krill abundance when SIC increases (Loeb et al., 1997)	3	Feb-Apr	IU	γ
SAM	Positive values of SAM could impact food availability, survival and breeding success (Sallée et al., 2010)	global	Annual	hPa	γ, β, s
SOI	Negative values of SOI could impact survival and breeding success (Guinet et al., 1998; Narayanasetti et al., 2016)	global	Annual	IU	γ, β, s
SST_w and SSTa_w	Negative effect on breeding success through reduced food availability during breeding (Quillfeldt & Masello, 2013)	1	June-Aug	°C	γ, β, s
SST_r and SSTa_r		2	Oct-Jan	°C	γ
SST_cr and SSTa_cr		3	Feb-Apr	°C	γ
Chla_w	Used as an index of food availability	1	June-Aug	mg m ⁻³	γ, β, s

Table 1 S5: Climate covariates used in ANODEV tests on demographic parameters: s, β and γ are respectively the survival, breeding and breeding success probabilities. SIC: sea ice concentration, SAM: southern annular mode, SOI: southern oscillation index, SSTa: sea surface temperature anomalies. The suffix $_p$ indicates the white chinned petrel distribution area used to covariate selection: $_cr$: chick rearing, $_w$: wintering, $_r$: breeding.

Covariate	Ecological hypothesis	Area	Period	Unity	Parameters
Trawl	Negative effect on survival due to additive mortality (Croxall, 2008)	Namibian EEZ	Annual	Kilo tons	s
IUU		CCAMLR 58.6 area	Annual	Kilo tons	γ, s
CCAMLR_r	Negative effect on survival due to additive mortality (Barbraud et al., 2008) and on success due to widowing (Mills & Ryan, 2005)	CCAMLR 58.6 area	Oct-Jan	Nb of hooks	γ, s
CCAMLR_cr		CCAMLR 58.6, 58.4.4 and 58.4.2 areas	Feb-Apr	Nb of hooks	γ, s
IOTC_r		2	Oct-Jan	Nb of hooks	γ, s
ICCAT_w		1	June-Aug	Nb of hooks	s
CCSBT_w		1	June-Aug	Nb of hooks	s

Table 2 S5: Fisheries covariates used in ANODEV tests on demographic parameters: s , β and γ are respectively the survival, breeding and breeding success probabilities. Trawl: Trawl fishing tonnage, IUU: illegal, unregulated and unreported fisheries. The suffix _p indicates the white chinned petrel distribution area used to covariate selection: _cr: chick rearing, _w: wintering, _r: breeding.

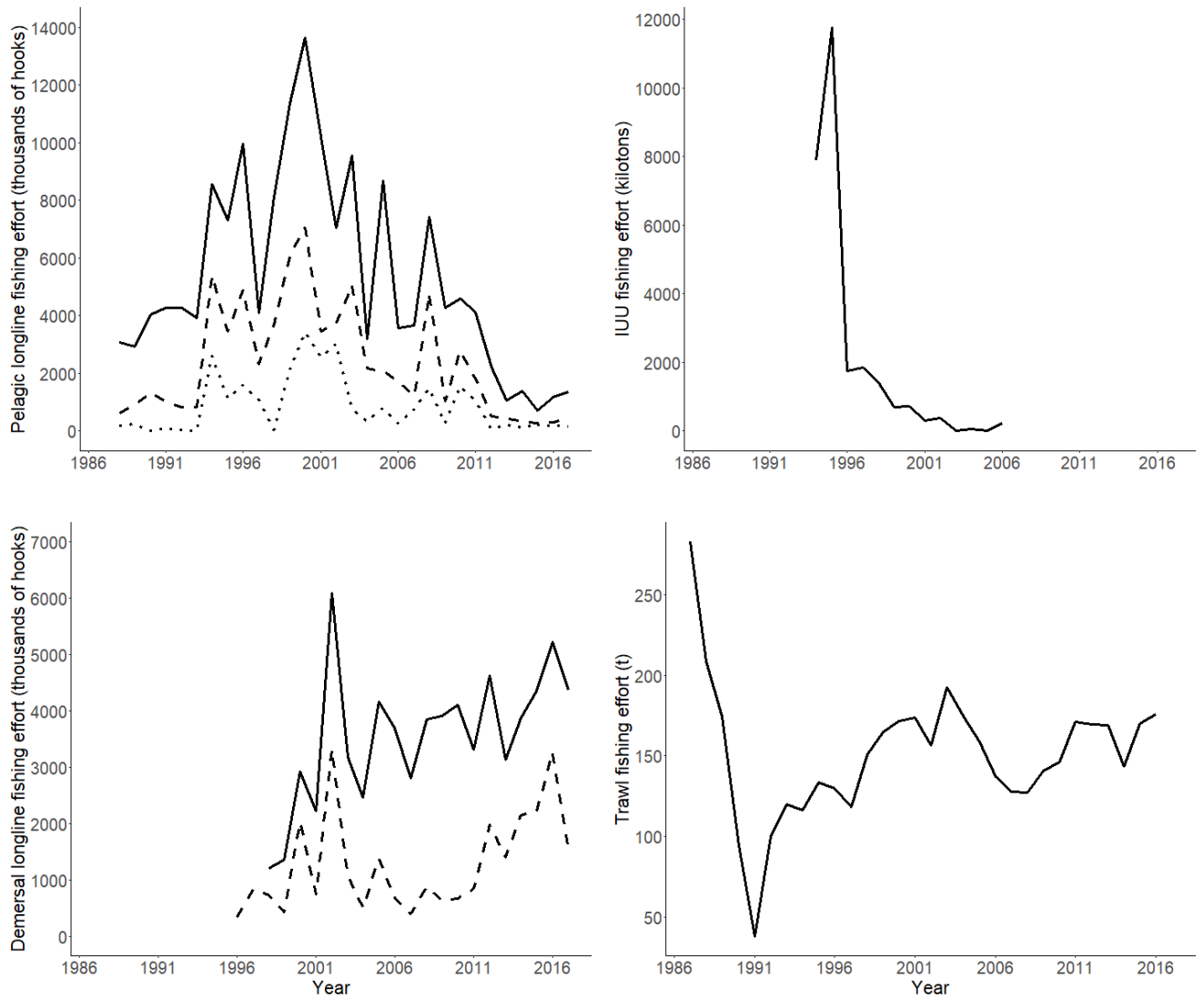


Figure 3 S5: Variations in summed pelagic longline fishing effort (solid line: data from the CCSBT, dashed line: data from the ICCAT, dotted line: data from the IOTC), summed demersal longline fishing effort (solid line: data from the 58.6 CCAMLR area, dashed line: data from the 58.4.4 and 58.4.2 CCAMLR areas), IUU: illegal, unregulated and unreported data from the 58.6 CCAMLR area and hakes trawling fishing effort from Namibian EEZ.

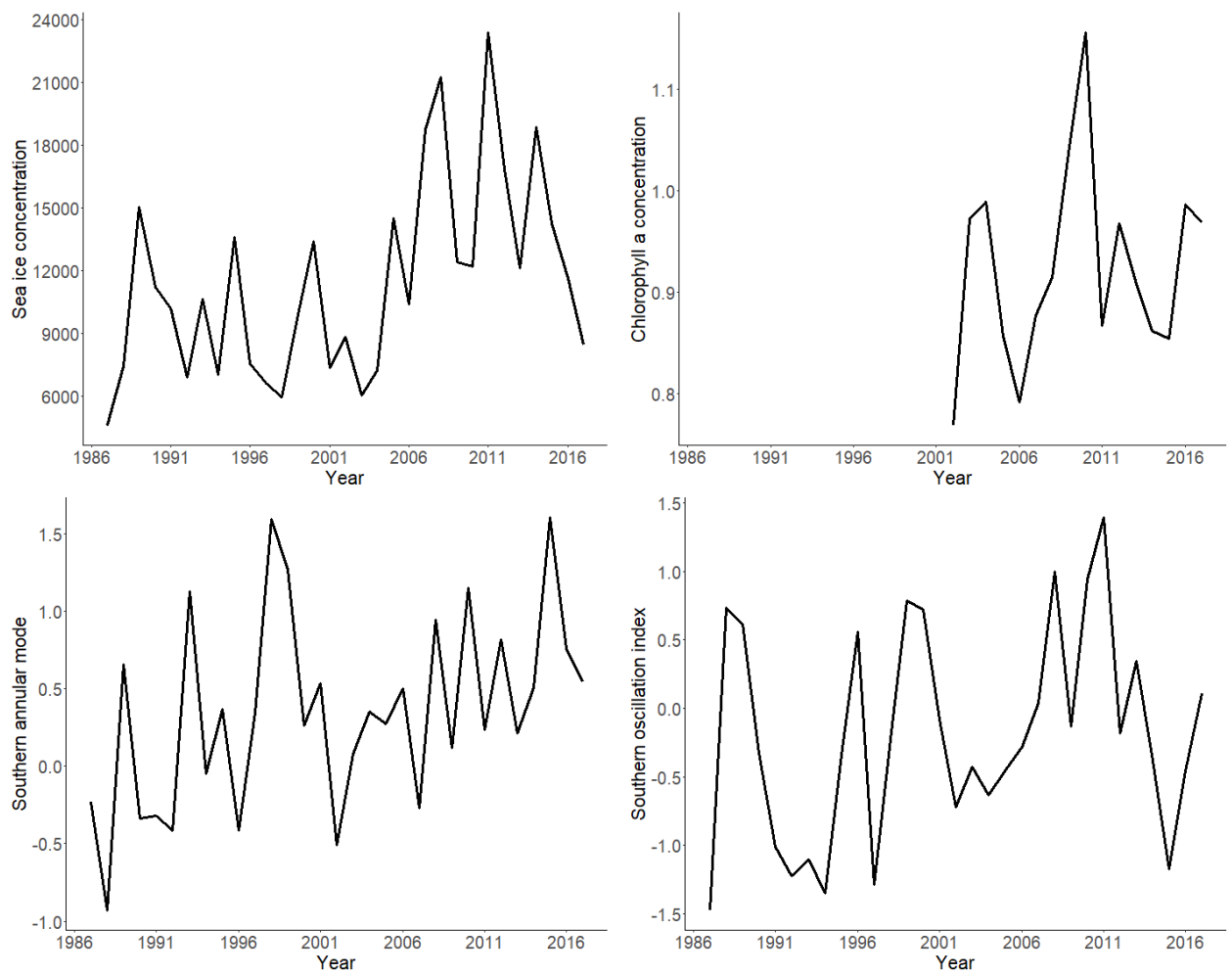


Figure 4 S5: Sum of sea ice concentrations in white-chinned petrel foraging areas during chick rearing, variations in annual mean of concentration in chlorophyll a in white-chinned petrel wintering area, annual mean of southern annular mode and annual mean of southern oscillation index.

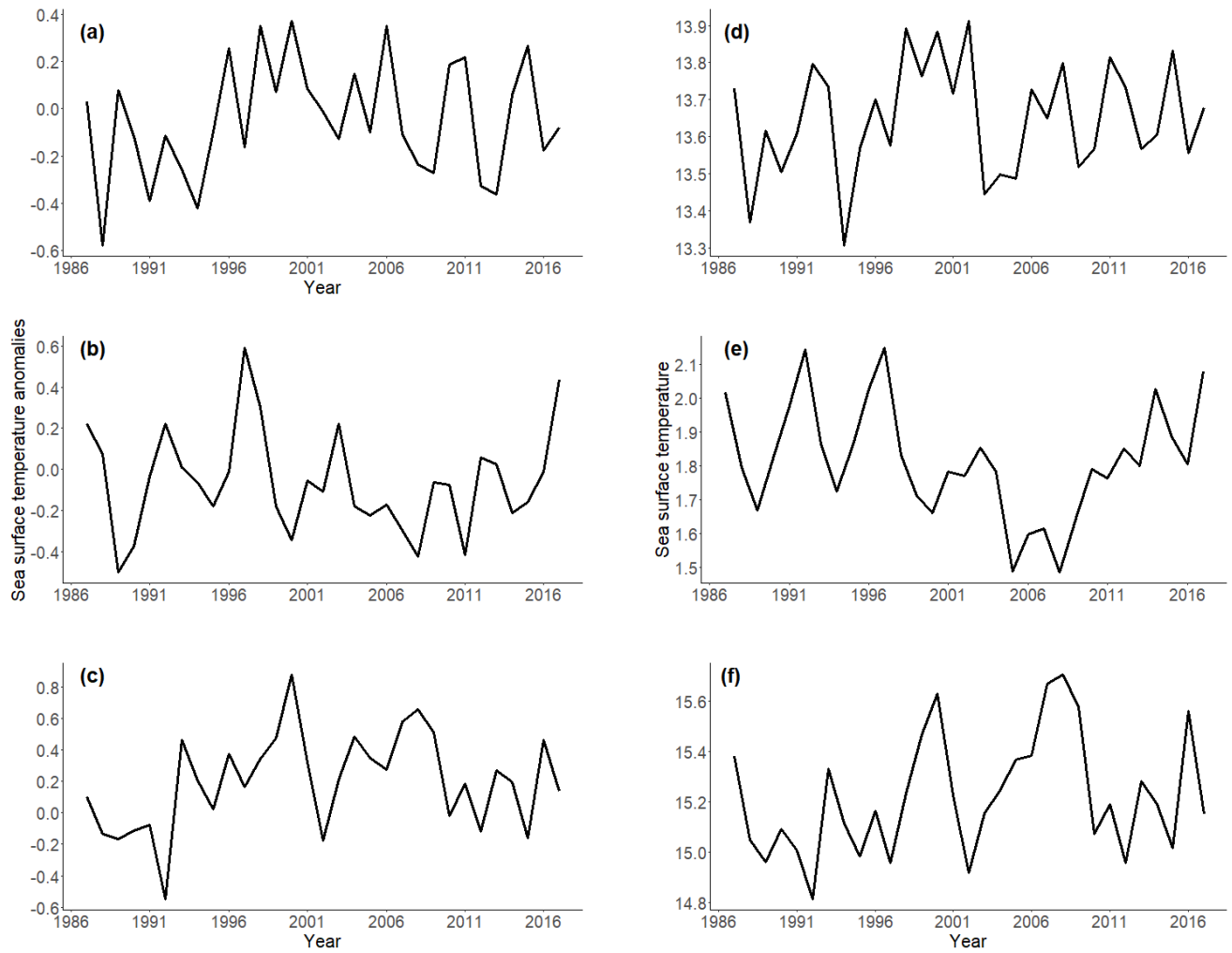


Figure 5 S5: Variations in annual mean of sea surface temperature anomalies in (a) white-chinned petrel breeding area, (b) wintering area and (c) foraging area during chick rearing, and variations in annual sea surface temperature in (d) white-chinned petrel breeding area, (e) wintering area and (f) foraging area during chick rearing.

Covariate	Phenological period	Effect on tested parameter					
		s , SB	s , FB	β , SB	β , FB	γ , SB	γ , FB
Fisheries							
Demersal longline fishing effort	Breeding	-	0	NT	NT	0	0
	Chick rearing	0	0	NT	NT	0	0
Pelagic longline fishing effort	Breeding	0	0	NT	NT	0	0
	Wintering	0	0	NT	NT	NT	NT
Trawl fishing tonnage	Wintering	0	0	NT	NT	NT	NT
IUU fishing effort	Breeding	0	0	NT	NT	0	0
Climate							
SAM	All year	0	0	0	0	0	0
SOI	All year	0	0	0	0	0	0
SOL ₁	Previous year	0	0	0	0	0	0
SSTa	Breeding	NT	NT	NT	NT	+	0
	Chick rearing	NT	NT	NT	NT	-	0
	Wintering	0	0	0	0	0	+
SIC	Chick rearing	NT	NT	NT	NT	+ ; +/-	0
SIC _{detrend}	Chick rearing	NT	NT	NT	NT	0	NT
	Breeding	NT	NT	NT	NT	0	0
SST	Chick rearing	NT	NT	NT	NT	-	0
	Wintering	0	0	0	0	0	0
Chla	Wintering	0	0	0	0	0	0

Table 3 S5: Effect of covariates on demographic parameters of white-chinned petrels at Possession Island, 1987-2017. s : survival, β : breeding, γ : success, SB: successful breeder, FB: failed breeder. -: negative linear effect, +: positive linear effect, +/-: positive effect of B1 and negative effect of B2 in the quadratic relationship ($\text{Logit}(s, \gamma) = \text{Intercept} + B1*\text{covariate} + B2*\text{covariate}^2$), 0: no effect detected, NT: not tested. IUU: illegal, unregulated and unreported fisheries, SAM: southern annular mode, SOI and SOI₋₁: southern oscillation index without or with a one-year lag respectively. SSTa: sea surface temperature anomalies, SIC and SIC_{detrend}: sea ice concentration and detrended sea ice concentration respectively.

Covariate	df	F-statistic	P-value	R ²	slope	intercept
Fisheries						
CCAMLR_r	20	4.407	0.049	0.18	57506	-114112866
CCAMLR_cr	18	5.028	0.038	0.22	64557	-127394902
Trawl	28	0.232	0.634	0.01	0.4312	-711.8328
IOTC_r	28	0.317	0.578	0.01	-11933	24770446
IUU	11	11.450	0.006	0.51	-656.600	1315267.300
ICCAT	29	1.542	0.224	0.05	-31879	65249104
CCSBT	29	5.750	0.023	0.17	-78186	159509421
Climate						
SAM	29	6.589	0.016	0.19	0.030	-58.81332
SIC	29	8.976	0.006	0.24	253.550	-496148.650
SOI	29	1.948	0.173	0.06	0.02141	-43.062
SSTa_r	29	0.766	0.389	0.03	0.004	-8.720
SSTa_cr	29	0.107	0.747	<0.01	-0.002	3.280
SSTa_w	29	2.245	0.145	0.07	0.009	-17.670

Table 4 S5: Linear regression of covariates as a function of time from 1986 to 2017. df: number of degrees of freedom, F-statistic: Fisher and Snedecor F-test value, R²: coefficient of determination. SIC: sea ice concentration, SAM: southern annular mode, SOI: southern oscillation index, SSTa: sea surface temperature anomalies, Hakes: trawl fishing tonnage, IUU: illegal, unregulated and unreported fisheries. The suffix _p indicates the white chinned petrel distribution area used to covariate selection: _cr: chick rearing, _w: wintering, _r: breeding.

Appendix S6: Analysis of deviance (ANODEV) tests

We used likelihood ratio tests and analyses of deviance (ANODEV) (Grosbois et al., 2008) to test for temporal trends on demographic parameters and to assess the effects of covariates. Each test needs the calculation of the deviance of three MECMR models: first, a constant model, noted *cst*, where the demographic parameter of interest is not a factor of time. Second, a time-dependent model, noted *t*, where the demographic parameter of interest is a factor of time. Third, a covariate model, noted *co*, where the demographic parameter of interest is a function of the covariate.

The F statistic was calculated as:

$$Ftest_{cst/co/t} = \frac{\left(\frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_{co})}{J-1}\right)}{\hat{\epsilon}} \quad (1)$$

$$\text{where } \hat{\epsilon} = \frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_t)}{n-J} \quad (2)$$

and *n* is the number of parameters estimated in the time dependent model, *J* is the number of parameters used in the model constrained by the covariate. $Dev(F_{cst})$, $Dev(F_t)$ and $Dev(F_{co})$ are deviances of constant model, time and covariate (or trend) dependent models respectively. This F statistic was compared to the value from the Fisher and Snedecor table with $\alpha = 0.05$, $df = J - 1$ and $n - J$. When a linear trend were detected on both the demographic parameter and the environmental variable (Table 2 S6), the ANODEV test were applied with detrended variables (Grosbois et al., 2008). All covariates were standardized. As the number of climate covariate was relatively high, we controlled for the false discovery rate of ANODEV by comparing raw P values with Benjamini-Hochberg adjusted P values (Benjamini & Hochberg, 1995).

The proportion of deviance explained by covariates was estimated following (Skalski, 1996):

$$R^2 = \frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_{co})}{Dev(F_{cst}) - Dev(F_t)} \quad (3)$$

and represented the part of the deviance that was explained by the covariate.

Covariate	Area	Parameter	Breeding state at t - 1	K	AICc	Deviance	F	P-value	Corrected P-value	R ²
SAM	Global	s	SB	286	13717.7	13145.7	1.18	0.286	0.810	0.04
			FB	286	13732.8	13160.8	1.11	0.301	0.546	0.04
		β	SB	285	13730.1	13160.1	1.27	0.269	0.515	0.04
			FB	285	13723.4	13153.4	0.95	0.338	0.492	0.03
		γ	SB	285	13773.7	13203.7	1.4	0.246	0.338	0.05
			FB	285	13739.4	13169.4	0.02	0.891	0.891	< 0.01
SOI	Global	s	SB	286	13716.0	13144.0	0.08	0.776	0.810	0.08
			FB	286	13734.8	13162.8	0.10	0.752	0.902	<0.01
		β	SB	285	13731.1	13161.1	0.03	0.872	0.872	0.03
			FB	285	13724.2	13154.2	0.49	0.488	0.492	0.02
		γ	SB	285	13771.4	13201.4	2.05	0.163	0.256	0.07
			FB	285	13738.9	13168.9	0.28	0.599	0.659	0.01
SOL ₁	Global	s	SB	286	13718.7	13146.7	0.46	0.501	0.810	0.02
			FB	286	13735.0	13163.0	0.01	0.910	0.910	<0.01
		β	SB	285	13731.0	13161.0	0.81	0.375	0.515	0.03
			FB	285	13723.7	13153.7	0.82	0.374	0.492	0.03
		γ	SB	285	13777.4	13207.4	0.35	0.557	0.605	0.01
			FB	285	13735.8	13165.8	1.68	0.206	0.378	0.06
SIC	Chick rearing	γ	SB	285	13757.4	13187.4	5.97	0.021	0.086	0.21
			FB	285	13735.7	13165.7	1.74	0.198	0.378	0.06
SIC _{detrended}	Chick rearing	γ	SB	286	13754.3	13182.3	0.49	0.490		0.02

Table 1 S6: Testing for the **linear** effects of climate covariates on s (survival), β (breeding) and γ (success) probabilities according to success state at t - 1. FB: failed breeder, SB: successful breeder, K: number of estimated parameters, F: Fisher and Snedecor F-test value, R²: Coefficient of determination. SIC: sea ice concentration, SAM: southern annular mode, SOI: southern oscillation index, SSTa: sea surface temperature anomalies, SST: sea surface temperature, Chla: chlorophyll a concentration. Corrected P-value: Benjamini-Hochberg corrected P-value.

Table 1 S6 (continued):

SSTa	<i>s</i>	SB	286	13719.0	13147.0	0.26	0.610	0.810	0.01	
		FB	286	13732.3	13160.3	1.36	0.253	0.546	0.05	
	Wintering	β	SB	285	13729.2	13159.2	1.73	0.199	0.515	0.06
		FB	285	13723.8	13153.8	0.76	0.391	0.492	0.03	
	γ	SB	285	13776.4	13206.4	0.63	0.435	0.532	0.02	
		FB	285	13720.3	13150.3	8.67	0.006	0.066	0.3	
	Breeding	γ	SB	285	13761.5	13191.5	4.81	0.037	0.086	0.17
			FB	285	13738.0	13168.0	0.65	0.425	0.584	0.02
	Chick rearing	γ	SB	285	13762.1	13192.1	4.65	0.039	0.086	0.16
			FB	285	13735.5	13165.5	1.81	0.189	0.378	0.06
SST	<i>s</i>	SB	286	13715.0	13143.0	2.97	0.096	0.576	0.11	
		FB	286	13733.3	13161.3	0.85	0.364	0.546	0.03	
	Wintering	β	SB	285	13731.3	13161.3	0.64	0.429	0.515	0.02
		FB	285	13724.2	13154.2	0.48	0.492	0.492	0.02	
	γ	SB	285	13752.9	13182.9	7.23	0.012	0.086	0.25	
		FB	285	13732.6	13162.6	3.10	0.089	0.326	0.11	
	Breeding	γ	SB	285	13764.2	13194.2	4.07	0.053	0.097	0.14
			FB	285	13738.6	13168.6	0.40	0.533	0.651	0.01
	Chick rearing	γ	SB	285	13760.4	13190.4	5.14	0.031	0.086	0.18
			FB	285	13730.4	13160.4	4.09	0.052	0.286	0.14
Chla	<i>s</i>	SB	301	13734.0	13132.0	0.06	0.810	0.810	<0.01	
		FB	301	13745.9	13143.9	2.32	0.138	0.546	0.15	
	Wintering	β	SB	300	13727.1	13127.1	1.54	0.235	0.515	0.11
		FB	300	13720.3	13120.3	1.75	0.207	0.492	0.13	
	γ	SB	300	13761.0	13161.0	0.28	0.605	0.605	0.02	
		FB	300	13735.9	13135.9	0.79	0.389	0.584	0.06	

Covariate	Area	Parameter	Breeding		K	AICc	Deviance	F	P-value	R ²
			state at t - 1							
Demersal longline fishing effort	Breeding	<i>s</i>	SB	295	13715.4	13125.4	5.85	0.026	0.31	
			FB	295	13740.8	13150.8	0.10	0.750	<0.01	
		γ	SB	294	13756.2	13168.2	0.06	0.814	<0.01	
			FB	294	13731.7	13143.7	0.96	0.339	0.05	
	chick rearing	<i>s</i>	SB	297	13724.4	13130.4	2.77	0.115	0.16	
			FB	297	13741.6	13147.6	1.09	0.311	0.06	
		γ	SB	296	13755.9	13163.9	0.07	0.788	<0.01	
			FB	296	13733.4	13141.4	0.09	0.770	0.01	
Pelagic longline fishing effort	Breeding (IOTC)	<i>s</i>	SB	286	13718.5	13146.5	0.65	0.430	0.02	
			FB	286	13734.8	13162.8	0.14	0.710	<0.01	
		γ	SB	285	13773.2	13201.2	2.06	0.163	0.07	
			FB	285	13740.5	13168.5	0.47	0.497	0.02	
	Winterin g (CCSBT)	<i>s</i>	SB	286	13719.1	13147.1	0.25	0.618	0.01	
			FB	286	13734.8	13162.8	0.10	0.750	<0.01	
		γ	SB	286	13718.0	13146.0	0.94	0.340	0.03	
			FB	286	13735.0	13163.0	0.01	0.917	<0.01	
Trawl fishing effort	Winterin g	<i>s</i>	SB	286	13719.3	13147.3	0.08	0.775	<0.01	
		FB	286	13728.5	13156.5	3.16	0.086	0.11		
IUU fishing effort	Breeding	<i>s</i>	SB	303	13726.5	13120.5	0.91	0.338	0.09	
			FB	303	13731.5	13125.5	0.57	0.447	0.06	
		γ	SB	302	13154.2	13148.2	0.32	0.586	0.03	
			FB	302	13741.2	13135.2	0.59	0.460	0.05	

Table 2 S6: Testing for the **linear** effects of fisheries covariates on *s* (survival), β (breeding) and γ (success) probabilities according to success state at t - 1. FB: failed breeder, SB: successful breeder, K: number of estimated parameters, F: Fisher and Snedecor F-test value, R²: Coefficient of determination. (RFMO): indicate from which RFMO the data came from.

Covariate	Area	Parameter	Breeding state at t - 1	K	AICc	Deviance	F	P-value	Corrected P-value	R ²
SAM	Global	s	SB	287	13735.8	13161.8	0.30	0.741	0.890	0.02
			FB	297	13720.5	13126.5	1.52	0.237	0.711	0.27
		β	SB	286	13732.5	13160.5	0.51	0.607	0.856	0.04
			FB	286	13726.5	13154.5	0.15	0.861	0.904	0.01
		γ	SB	286	13779.6	13207.6	0.15	0.863	0.863	0.01
			FB	286	13737.3	13165.3	0.93	0.408	0.641	0.07
SOI	Global	s	SB	287	13717.5	13143.5	1.25	0.301	0.860	0.23
			FB	287	13725.8	13151.8	2.63	0.090	0.540	0.19
		β	SB	286	13731.8	13159.8	0.70	0.507	0.856	0.05
			FB	286	13725.8	13153.8	0.35	0.707	0.904	0.03
		γ	SB	286	13756.0	13184.0	3.34	0.050	0.137	0.24
			FB	286	13730.6	13158.6	2.37	0.112	0.457	0.17
SOL ₁	Global	s	SB	287	13716.8	13142.8	6.53	0.005	0.030	0.11
			FB	287	13735.9	13161.9	0.27	0.766	0.828	0.02
		β	SB	286	13734.0	13162.0	0.16	0.856	0.856	0.01
			FB	286	13726.6	13154.6	0.14	0.866	0.904	0.01
		γ	SB	286	13779.2	13207.2	0.20	0.818	0.863	0.42
			FB	286	13736.9	13164.9	1.00	0.382	0.641	0.07
SIC	Chick rearing	γ	SB	286	13754.6	13182.6	3.53	0.043	0.137	0.25
			FB	286	13735.4	13163.4	1.33	0.281	0.618	0.10

Table 3 S6: Testing for the quadratic effects of climate covariates on s (survival), β (breeding) and γ (success) probabilities according to success state at t - 1. FB: failed breeder, SB: successful breeder, K: number of estimated parameters, F: Fisher and Snedecor F-test value, R²: Coefficient of determination. SIC: sea ice concentration, SAM: southern annular mode, SOI: southern oscillation index, SSTa: sea surface temperature anomalies, SST: sea surface temperature, Chla: chlorophyll a concentration. Corrected P-value: Benjamini-Hochberg corrected P-value.

Table 3 S6 (continued):

SSTa	<i>s</i>	SB	287	13720.2	13146.2	0.38	0.686	0.890	0.03	
		FB	287	13736.2	13162.2	0.19	0.828	0.828	0.01	
	Wintering	β	SB	286	13722.5	13150.5	2.96	0.068	0.408	0.21
			FB	286	13725.3	13153.3	0.50	0.612	0.904	0.04
		γ	SB	286	13777.4	13205.4	0.44	0.650	0.794	0.03
			FB	286	13722.0	13150.0	4.26	0.024	0.264	0.30
	Breeding	γ	SB	286	13762.6	13190.6	2.45	0.104	0.143	0.18
			FB	286	13741.4	13169.4	0.02	0.982	0.982	<0.01
	Chick rearing	γ	SB	286	13762.1	13190.1	2.51	0.099	0.143	0.18
			FB	286	13738.5	13166.5	0.65	0.527	0.725	0.05
	SST	<i>s</i>	SB	287	13718.7	13144.7	0.87	0.430	0.860	0.06
			FB	287	13735.1	13161.1	0.45	0.643	0.828	0.03
Wintering		β	SB	286	13733.3	13161.3	0.32	0.730	0.856	0.02
			FB	286	13726.7	13154.7	0.10	0.904	0.904	0.01
		γ	SB	286	13753.4	13181.4	3.69	0.038	0.137	0.26
			FB	286	13732.7	13160.7	1.92	0.166	0.457	0.14
Breeding		γ	SB	286	13762.5	13190.5	2.47	0.103	0.143	0.18
			FB	286	13739.9	13167.9	0.34	0.713	0.871	0.02
Chick rearing		γ	SB	286	13760.4	13190.4	2.48	0.102	0.143	0.18
			FB	286	13730.4	13160.4	1.98	0.157	0.457	0.14
Chla		<i>s</i>	SB	302	13735.8	13131.8	0.08	0.924	0.924	0.01
			FB	302	13744.9	13140.9	0.62	0.543	0.828	0.10
	Wintering	β	SB	301	13729.4	13127.4	0.64	0.544	0.856	0.10
			FB	301	13720.5	13118.5	1.48	0.263	0.904	0.23
		γ	SB	301	13763.5	13161.5	0.07	0.010	0.110	0.01
			FB	301	13739.1	13137.1	0.14	0.873	0.960	0.02

Covariate			Paramete	Breeding						
* fishing effort	Area		r	state at t - 1	K	AICc	Deviance	F	P-value	R ²
SAM	Global	<i>s</i>		SB	297	13720.5	13126.5	1.52	0.232	0.27
				FB	297	13743.0	13149.0	0.25	0.864	0.04
SOI	Global	<i>s</i>		SB	297	13723.6	13129.6	0.91	0.448	0.16
				FB	297	13745.0	13151.0	<0.01	1.000	<0.01
SOI ₁	Global	<i>s</i>		SB	297	13720.2	13126.2	1.58	0.218	0.28
				FB	297	13742.7	13148.7	0.29	0.832	0.05
SSTa	Wintering	<i>s</i>		SB	297	13723.3	13129.3	0.97	0.422	0.17
				FB	297	13743.7	13149.7	0.16	0.923	0.03
SST	Wintering	<i>s</i>		SB	297	13722.7	13128.7	1.10	0.367	0.19
				FB	297	13743.3	13149.3	0.21	0.890	0.04
Chla	Wintering	<i>s</i>		SB	303	13731.0	13125.0	0.97	0.428	0.27
				FB	303	13749.8	13143.8	0.11	0.951	0.03

Table 4 S6: Testing for the effects of the interaction between longline fisheries effort and climate covariates on *s*: survival probability, according to success state at t - 1. FB: failed breeder, SB: successful breeder, K: number of estimated parameters, F: Fisher and Snedecor F-test value, R²: Coefficient of determination. SIC: sea ice concentration, SAM: southern annular mode, SOI: southern oscillation index, SSTa: sea surface temperature anomalies, SST: sea surface temperature, Chla: chlorophyll a concentration.

Appendix S7: Relationships between demographic parameters of white-chinned petrels and covariates

We did not find any significant effect of the interaction between longline fishing effort and climate covariates on survival probabilities. When a P-value was <0.05 while testing for the effect of the environmental covariate on a demographic parameter, we took account of this result only when the mathematical parameters (i.e. Intercept, B1 and B2 in the relationship: $\text{Logit}(s, \gamma) = \text{Intercept} + B1 * \text{covariate} + B2 * \text{covariate}^2$) did not include zero into their confidence intervals (Table S8).

Covariate tested	Parameter	Breeding state at t - 1	Intercept	B1	B2
Demersal longline fishing effort	s	SB	2.50 [2.16 ; 2.84]	-0.51 [-0.77 ; -0.25]	0
SOI-1 quadratic		SB	2.25 [1.99 ; 2.52]	-0.01 [-0.23 ; 0.22]	-0.28 [-0.53 ; -0.04]
SIC	γ	SB	0.32 [0.14 ; 0.50]	0.31 [0.17 ; 0.45]	0
SIC quadratic		SB	0.28 [0.11 ; 0.45]	1.67 [0.69 ; 2.64]	-1.27 [-2.26 ; -0.27]
SOI quadratic		SB	0.34 [0.09 ; 0.60]	0.27 [0.08 ; 0.46]	1.08 [-0.08 ; 2.24]
SSTa_w		FB	-0.04 [-0.22 ; 0.13]	0.35 [0.17 ; 0.53]	0
SSTa_w quadratic		FB	-0.14 [-0.31 ; 0.03]	0.46 [0.21 ; 0.71]	-0.20 [-0.46 ; 0.07]
SSTa_r		SB	0.40 [0.25 ; 0.55]	0.33 [0.17 ; 0.50]	0
SSTa_cr		SB	0.41 [0.22 ; 0.59]	-0.39 [-0.59 ; -0.20]	0
SSTa_cr quadratic		SB	0.39 [0.21 ; 0.57]	-0.35 [-0.56 ; -0.14]	-0.10 [-0.38 ; 0.18]
SST_cr		SB	0.37 [0.20 ; 0.54]	-0.31 [-0.46 ; -0.16]	0
SST_cr quadratic		SB	0.37 [0.19 ; 0.55]	1.69 [-3.95 ; 7.32]	-2.06 [-7.73 ; 3.62]

Table S7: Estimated parameters of the significant (ANODEV tests, P-value < 0.05) relationships between white-chinned petrel survival (*s*) and success (*γ*) probabilities according to success state at t - 1. FB: failed breeder, SB: successful breeder, and environmental covariates: SIC: sea ice concentration, SOI: southern oscillation index, SSTa: sea surface temperature anomalies. Parameters correspond to the relationship $\text{Logit}(s, \gamma) = \text{Intercept} + B1 \cdot \text{covariate} + B2 \cdot \text{covariate}^2$. Intercept, B1 and B2 are presented on the logit scale with 95% confidence intervals in brackets.

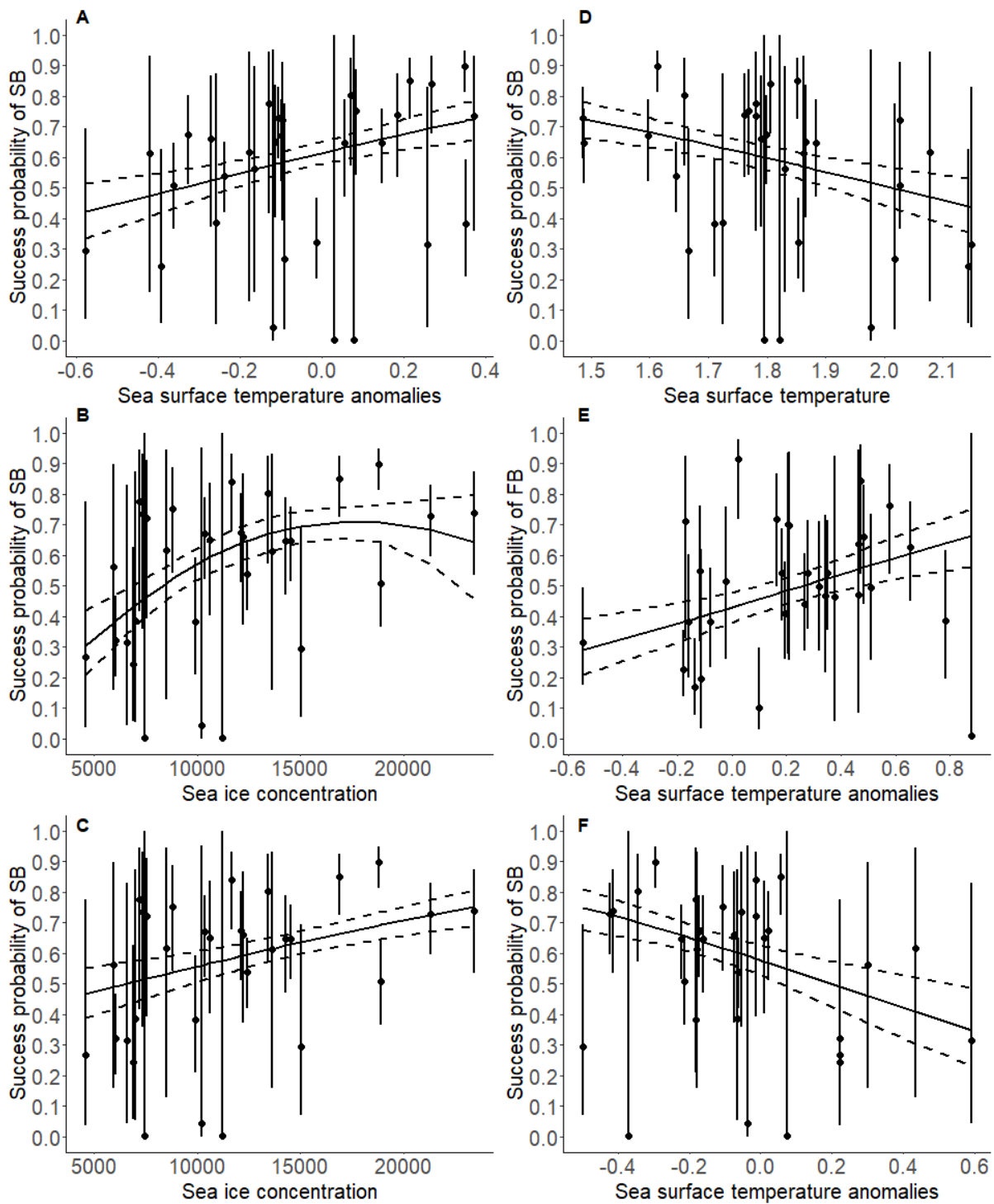


Figure S7: Relationships between breeding success probability of white-chinned petrel and (A) sea surface temperature anomalies in the foraging area during chick rearing, (B and C) sea ice concentration in the foraging and between annual adult survival probabilities, (D) sea surface temperature in the foraging area during chick rearing, (E) sea surface temperature anomalies in the wintering area and (F) sea surface temperature anomalies in the foraging area during breeding. Error bars indicate 95% confidence intervals. The modelled relationship between the demographic parameter and the climate covariate is indicated by the black line. Dotted lines indicate 95%

confidence intervals. SB: individuals that were successful breeders at time t -1; FB: individuals that were failed breeder at time t-1.

Appendix S8: Sensitivity analysis of demographic parameters to covariates

We considered the sensitivity of λ to demographic parameters and the sensitivity of demographic parameters to covariates (estimated from the partial derivative of the parameter with respect to each covariate):

$$\frac{d\lambda}{dc^T} = \frac{d\lambda}{d\theta^T} \frac{d\theta}{dc^T}$$

The first term on the right side describes the sensitivity of λ to demographic parameter θ and the second term the sensitivity of demographic parameter (θ) to covariate c . Interpretation of sensitivities can be complex, as environmental variables are measured in different units. Therefore, the sensitivity of λ to changes in a covariate X can be difficult to compare with sensitivities to the covariate Y . Elasticity analysis estimates the effect of a proportional change in covariates on population growth. Thus, we estimated elasticity of λ to environmental covariates by considering sensitivity of λ to environmental covariates and scaled covariates between 0 and 1.

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

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

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

In the case of quadratic relationships between demographic parameters and covariates, the sensitivity was:

$$S = \frac{\partial \theta}{\partial X} = (2\hat{\beta}_2 X + \hat{\beta}_1)(\hat{\theta} - \hat{\theta}^2)$$

where $\text{logit}(\hat{\theta}) = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2$

Following (Pacoureaux et al., 2019), in order to have comparable sensitivities for linear and quadratic regression models, sensitivities were calculated on the slope of the secant lines of the curve before and after the inflexion point (*i.e.* we broke the quadratic curve in two linear regressions). Sensitivity thus represented the linear sensitivity of a demographic trait to a given range of values of a covariate.

Covariate	Sensitivity	Elasticity
CCAMLR_r	-0.0129	-0.0042
SIC	0.0043	0.0016
SIC ²	0.0083	0.0031
SSTa_r	0.0046	0.0027
SSTa_cr	-0.0055	-0.0023
SSTa_w	0.0041	0.0022
SST_cr	-0.0044	-0.0019

Table S8: Sensitivities and elasticities of white chinned petrel population growth rate to environmental covariates. CCAMLR: demersal longline fishing effort from the 58.6 CCAMLR area, SIC: sea ice concentration, SSTa: sea surface temperature anomalies, SOI-1: southern oscillation index at t-1, SST: sea surface temperature. The suffix indicates the white chinned petrel distribution area used during covariate selection: cr: chick rearing, w: wintering, r: breeding.

Period: — 1987-2017 — 1987-1993 — 1994-2004 — 2005-2017

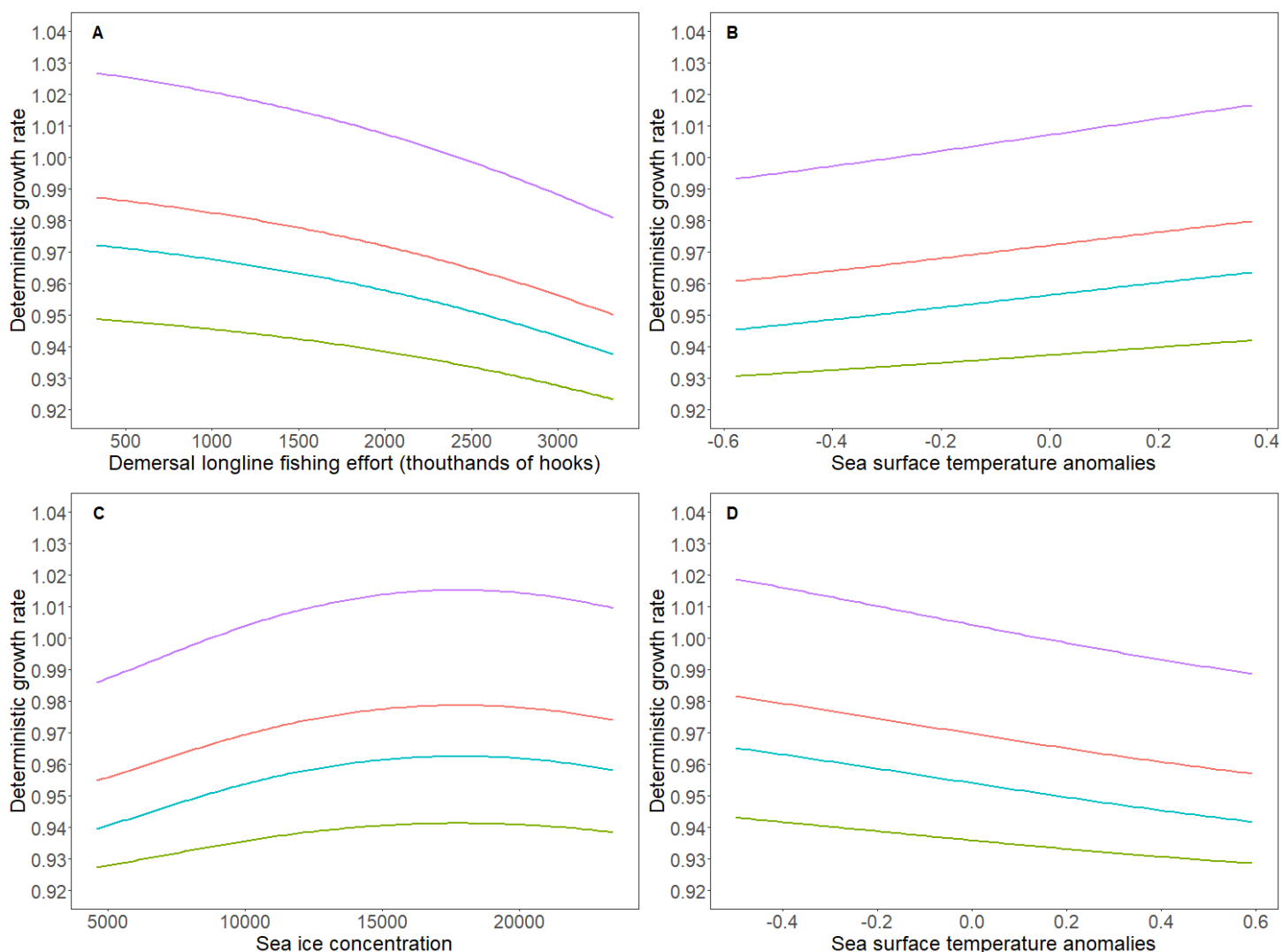


Figure S8: Deterministic growth rate of white-chinned petrels at Possession Island as a function of A: the effect of demersal longline fisheries effort in Crozet French EEZ on survival of successful breeders, B: the effect of mean sea surface temperature anomalies in the foraging area during breeding on breeding success of successful breeders, C: the effect of the sum of sea ice concentrations over the foraging area during chick rearing, and D: the effect of mean sea surface temperature anomalies in the foraging area during chick rearing on breeding success of successful breeders. Population growth rate was calculated using mean values of demographic parameters estimated for the entire study period and for the three periods corresponding to fisheries and rat predation management (see Methods).

Annexe 4

Draft Report of the Working Group on Incidental Mortality Associated with Fishing (Hobart, Australia, 10 to 14 October 2022)

Agenda Item No. 5.2

Seabird incidental mortality and risk assessments in CCAMLR fisheries

5.2.1 WG-IMAF-2022/P01 reported on the effects of by-catch mitigation measures on the demography of white-chinned petrels (*Procellaria aequinoctialis*) at Possession Island (Crozet Islands). This population declined by 40% from 1983 to 2004, because of by-catch in longline and trawl fisheries, and reduced breeding success resulting from predation by rats. Both modelled population growth rate and observed breeding densities increased after the mid-2000s, which could be explained by the improvement in survival following implementation of by-catch mitigation measures, in breeding success following local control of rats, and changes in climatic conditions on foraging grounds.

5.2.2. The Working Group recognised that the study was particularly valuable in demonstrating the conservation benefit of effective fisheries by-catch mitigation for a wide-ranging seabird species that overlapped extensively with fishing fleets in local and international waters. A low by-catch rate of white-chinned petrels, which are active during both daylight and darkness, and capable of diving to >10 m, likely also indicated low by-catch rates of other, more susceptible, seabird species.

5.2.3 The Working Group noted that it took several years for the recommended mitigation measures to be fully effective, and that it required the implantation of the seasonal closure in Division 58.5.1 in 2010 for seabird by-catch to be reduced to very low levels. By comparison, seabird by-catch dropped substantially in Subarea 58.6 even without a closed season.

5.2.4 The Working Group also recognised that there were potentially lessons to be learned by CCAMLR from the further development of mitigation methods in fisheries in the French exclusive economic zone (EEZ), such as the long aerial extent (300 m) of streamer lines used on some vessels.

5.2.5 The Working Group also noted that fishing operators were finding it difficult to get integrated weight longlines recycled, and that it would be desirable to find an alternative to lead for use in demersal longline fisheries.

Estimation des populations d'oiseaux marins à nidification hypogée ou en habitats complexes : optimisation des méthodes dans les Terres Australes Françaises

Face à la perte massive de la biodiversité, il devient urgent d'accroître nos connaissances sur les populations afin de pouvoir mettre en place rapidement des mesures de conservation efficaces. Les oiseaux marins figurent parmi les plus menacées et méconnues des espèces d'oiseaux. Nombre de leurs espèces nichent sur des territoires isolés, en terriers ou dans des zones inaccessibles pour l'homme. Les méthodes de prospection traditionnelles sont majoritairement utilisées pour le suivi des populations d'oiseaux marins, mais leur efficacité reste incertaine. Par ailleurs, les nouveaux outils d'acquisition de données et d'analyses proposent de nouvelles perspectives mais restent trop peu éprouvés.

Cette thèse propose, dans le contexte de la Réserve naturelle nationale des Terres australes françaises, d'explorer l'efficacité des méthodes traditionnelles pour l'estimation des populations de deux espèces à nidification côtière, de tester la bioacoustique comme nouvelle méthode d'estimation des oiseaux marins à nidification hypogée, et d'utiliser des données de comptage et de suivi démographique d'une population en déclin pour tester l'efficacité de la mise en place de mesures de conservation.

Les méthodes de prospection traditionnelles sont les plus robustes et peuvent être utilisées efficacement pour l'estimation et le suivi des populations d'oiseaux marins. Ces méthodes peuvent être complétées par l'utilisation des nouvelles technologies, notamment la bioacoustique pour les prospections des espèces à nidification hypogée. La combinaison des méthodes et la compréhension solide de la biologie et de l'écologie des espèces permettra de les conserver efficacement sur le long-terme.

Mots-clés : méthodes de suivi, oiseaux marins, populations, bioacoustique, conservation

Estimating seabird populations nesting in burrows or in complex habitats: methodological optimisation in the Terres Australes Françaises

Facing the massive loss of biodiversity, it is crucial to increase our knowledge about populations in order to rapidly implement effective conservation measures. Seabirds are among the most threatened and little-known of all bird species. Many of their species nest in isolated territories, in burrows or in areas inaccessible to man. Traditional survey methods are mainly used to monitor seabird populations, but their effectiveness remains uncertain. In addition, new data acquisition and analysis tools offer new perspectives, but remain too untested.

This thesis proposes, in the context of the Réserve naturelle nationale des Terres australes françaises, to explore the effectiveness of traditional methods for estimating the populations of two coastal-nesting species, to test bioacoustics as a new method for estimating burrowing seabirds populations, and to use count and demographic monitoring data from a declining population to test the effectiveness of implementing conservation measures.

Traditional survey methods are the most robust and can be used effectively to estimate and monitor seabird populations. These methods can be supplemented by the use of new technologies, in particular bioacoustics for surveys of hypogean nesting species. The combination of these methods and a sound understanding of the biology and ecology of the species will enable them to be conserved effectively over the long term.

Keywords : Monitoring, seabirds, populations, bioacoustics, conservation

Centre d'études biologiques de Chizé - CNRS
405 Route de Prissé la Charrière,
79360 VILLIERS-EN-BOIS