



HAL
open science

Étude de la dynamique d'un système proies-prédateur d'oiseaux marins en Antarctique

Lise Viollat

► **To cite this version:**

Lise Viollat. Étude de la dynamique d'un système proies-prédateur d'oiseaux marins en Antarctique. Sciences du Vivant [q-bio]. 2021. dumas-03572822

HAL Id: dumas-03572822

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03572822>

Submitted on 14 Feb 2022

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

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

AGROCAMPUS OUEST

CFR Angers CFR Rennes

<p>Année universitaire :2020 - 2021 Spécialité : Agronomie Spécialisation (et option éventuelle) : MODE – Modélisation en écologie</p>	<p>Mémoire de fin d'études</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> de master d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de Montpellier SupAgro (étudiant arrivé en M2)</p> <p><input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)</p>
--	---

ETUDE DE LA DYNAMIQUE D'UN SYSTEME PROIES-PREDATEUR D'OISEAUX MARINS EN ANTARCTIQUE

Par : Lise VIOLLAT



Illustrations par Lise Viollat

Soutenu à Rennes

le 15 juin 2021

Devant le jury composé de : Marie-Pierre Etienne, Manuel Plantegenest

Maîtres de stage : Christophe Barbraud, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC),
Maud Quéroué & Olivier Gimenez, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE)

Enseignant référent : Frederic Hammelin

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier mes encadrants, Christophe Barbraud, Olivier Gimenez et Maud Quéroüé pour leur disponibilité, leur patience, leur écoute et leurs précieux conseils. Merci infiniment pour tout ce qu'ils ont pu m'apporter au cours de ce stage. Ce fut un réel plaisir de travailler avec cette équipe.

Je tiens aussi à remercier Karine Delord pour son aide précieuse sur les données et Nathan Pacoureau pour avoir exploré les méandres des archives du CNRS et avoir construit une si belle matrice d'histoire de vie des labbes.

Merci à tous les volontaires des services civiques de l'IPEV dans les Terres Australes Antarctiques Française, sans qui je n'aurais jamais eu la chance de travailler sur des données aussi riches.

Je tiens aussi à remercier l'ensemble du CEBC pour leur accueil, leur écoute et leur sympathie. Merci aux autres stagiaires et tous ceux qui sont passés par la coloc Chizéennes qui ont su égayer les soirées et week-ends au CEBC.

Mention spéciale à Gwenndie, ma collègue de bureau qui a partagé mes moments d'énerverment contre R et Excel mais aussi mes moments de doute. Merci pour son agréable compagnie. Merci aussi à Ilona, pour avoir su trouver les mots justes au bon moment et m'avoir motivé à continuer en thèse.

Et un immense merci à Lena, Lillian et Romuald pour m'avoir toujours soutenu. Merci pour leur aide si précieuse.

LISTES DES ABREVIATIONS

IPM : modèle intégré de population (Integrated population modèle)

μ : survie apparente

β : probabilité de se reproduire

ϕ : succès reproducteur

δ : succès reproducteur avec deux poussins

B : statut reproducteur

NB : statut non reproducteur

FB : statut reproducteur en échec

SB1 : statut reproducteur ayant élevé avec succès un poussin

SB2 : statut reproducteur ayant élevé avec succès 2 poussins

Labbes \bar{B} : labbes s'étant reproduit pendant l'année précédente

Labbes \bar{NB} : labbes de ne s'étant pas reproduit pendant l'année précédente

T° : température de l'air

SIC : concentration en glace de mer

SSTa : anomalies de température à la surface de la mer

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
MATERIEL ET METHODES	3
1- Espèces étudiées	3
A- Labbe de McCormick.....	3
B- Manchot Adélie	3
C- Manchot empereur	4
D- Interactions entre les espèces	4
2- Modèle intégré de population (IPM) des labbes de McCormick	5
A- Données de comptage et de capture-recapture.....	5
B – Modèles de populations intégrés (IPM)	6
B.1 Modèle à espaces d'états	7
B.2 Données de comptage.....	8
B.3 Données de capture-recapture	8
B.4 Vraisemblance jointe.....	9
3- Modèle à espaces d'états des manchots Adélie	9
A - Données de comptage	9
B – Modèle	10
4- Impact de la prédation, de la densité-dépendance intraspécifique et des variables climatiques sur les paramètres démographiques des labbes et des manchots Adélie	10
A- Covariables.....	10
A.1 Interactions proies-prédateur.....	10
A.2 Densité-dépendance intraspécifique	11
A.3 Variables climatiques	11
B- Analyses des différents effets	13
5- Implémentation des modèles	14
RESULTATS	14
1 - IPM des labbes de McCormick	14
2- Modèle à espaces d'états des manchots Adélie	16
3- Effets de la prédation, de la densité-dépendance intraspécifique et des variables climatiques sur les paramètres démographiques des labbes et des manchots Adélie	16
A- Labbe de McCormick.....	16
B- Manchots Adélie	19
DISCUSSION	19
1- Effet du statut reproducteur de l'année précédente	20
A- Survie apparente.....	20

B- Succès reproducteur	20
C- Facteurs extrinsèques	21
2- Relations interspécifiques	21
A- Charognage sur les manchots empereurs	21
B- Prédation sur les manchots Adélie	22
C- Effet de la pression de prédation sur le succès reproducteur des manchots Adélie.....	23
3-Densité-dépendance intraspécifique.....	23
A- Effet de la densité-dépendance sur la dynamique des labbes de McCormick	23
B- Effet de la densité-dépendance sur le succès reproducteur des manchots Adélie	24
4- Effets des variables climatiques sur les paramètres démographiques des labbes et des manchots Adélie	24
A- Conditions environnementales pendant le printemps austral	24
A1. Effets positifs sur les paramètres démographiques des labbes.....	24
A2. Effets négatifs sur les paramètres démographiques des labbes	25
A3. Effets sur les paramètres démographiques des manchots Adéliés	25
B- Conditions environnementales pendant l'été austral	25
C- Conditions environnementales pendant la période d'hivernage	26
5- Limites et perspectives	26
CONCLUSION	28
REFERENCES	
ANNEXE 1 : Comparaison de l'estimation des paramètres démographiques des labbes de McCormick par inférence fréquentiste et par IPM	
ANNEXE 2 : Variations temporelles des covariables	
ANNEXE 3 : Estimation de l'abondance des différents statuts reproducteurs de la population de labbes de McCormick par IPM	

INTRODUCTION

Les écosystèmes marins sont constitués d'un grand nombre d'espèces aux dynamiques complexes et interagissant de multiples façons les unes avec les autres. Cependant, la composition et la dynamique de ces écosystèmes sont difficiles à étudier et à quantifier (Godfray & May, 2014). En effet, il faut tenir compte des interactions complexes les structurants (relations interspécifiques ou intraspécifiques) et des facteurs environnementaux. Des fluctuations et des changements dans les conditions environnementales peuvent interagir avec les différents processus régissant les systèmes biologiques (Stenseth et al., 2002), et d'autant plus dans les écosystèmes polaires, très sensibles aux changements globaux (Smith et al., 1999). Les réponses face aux fluctuations des différents facteurs extrinsèques (conditions climatiques, disponibilité de nourriture) peuvent différer selon les espèces (Grosbois et al., 2008 ; Jenouvrier, 2013), et entraîner des modifications de structure, d'interactions et de diversité au sein des communautés (Thomas et al., 2004).

Etudier les réponses aux fluctuations environnementales espèce par espèce peut potentiellement négliger le rôle joué par les différentes interactions interspécifiques (Quéroué et al., 2021). Par ailleurs, de nombreux facteurs intrinsèques, comme des effets de densité-dépendance ou des caractéristiques individuelles (taille, âge, stades ontogéniques) peuvent influencer la structure et les variations d'une population (Ashmole, 1963 ; Kramer et al., 2009). Comprendre les rôles et l'importance des facteurs intrinsèques et extrinsèques sur la dynamique des populations est cruciale dans le cadre du changement global (Pacoureau, 2018). Pour cela, il est nécessaire d'avoir une approche multi-traités (survie, recrutement, paramètres de reproduction...), et non pas uniquement axée sur l'abondance (Cook et al., 2014 ; Horswill et al., 2016 ; Perkins et al., 2018), ainsi que de prendre en compte la structure des populations (juvéniles, adultes, reproducteurs, non reproducteurs, ...), afin de mieux comprendre la dynamique des communautés (Miller & Rudolf, 2011).

Les oiseaux marins, en tant que prédateurs longévifs supérieurs, sont des modèles de choix pour étudier les mécanismes au sein de ces écosystèmes et l'impact des changements globaux sur les écosystèmes marins (Regehr & Montevecchi, 1997 ; Cook et al., 2014 ; Velarde et al., 2019). Occupant majoritairement des positions hautes dans les niveaux trophiques, ils intègrent les impacts des changements climatiques subis par les niveaux trophiques inférieurs (Barbraud & Weimerskirch, 2001 ; Jenouvrier et al., 2003 ; Piatt et al., 2007). Plus faciles à étudier sur le long terme que d'autres prédateurs marins, notamment grâce à leur reproduction sur la terre ferme dans des colonies, ils permettent de rendre accessible certains processus écologiques à large échelle spatiale et temporelle (Stenseth et al. 2002 ; Hazen et al., 2019 ; Velarde et al., 2019). De plus, de nombreux travaux ont démontré que des processus ascendants (limitation par les ressources) ainsi que des processus descendants (limitation par la prédation) affectent simultanément et différemment les paramètres démographiques des populations d'oiseaux marins (Votier et al., 2008 ; Horswill et al. 2014 ; 2016 ; Sauser et al., 2021). Il est donc essentiel de quantifier l'importance relative des conditions environnementales et des effets proies-prédateurs sur la dynamique des populations d'oiseaux marins (Quéroué et al., 2021), et ainsi mieux appréhender l'impact des processus descendants et ascendants.

L'objectif de notre étude est de comprendre l'effet des interactions inter et intraspécifiques ainsi que des conditions environnementales sur les paramètres démographiques d'un prédateur et de ses proies. Cette étude porte sur un système proies-prédateur combinant 31 années de données de capture-recapture et de comptage de trois populations d'oiseaux marins nichant sur l'archipel de Pointe-Géologie, en Antarctique : le labbe de McCormick (*Stercorarius maccormicki*), et de ses deux proies principales pendant la saison de reproduction, le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le

manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*). Les espèces étudiées ici jouent des rôles majeurs dans le fonctionnement de l'écosystème polaire Antarctique, en tant que prédateurs supérieurs, mais aussi comme espèces fortement liées à la banquise pour les manchots (Ainley, 2002 ; Massom et al., 2009). Selon les données disponibles pour chaque espèce, nous avons construit différents types de modèles. Pour les labbes de McCormick, nous avons construit un modèle de population intégré (IPM) mono-spécifique basé sur les données de capture-recapture et de comptage disponibles. Les IPM permettent d'estimer les paramètres démographiques et l'abondance d'une population en utilisant différentes sources d'informations (données de comptage, données de capture-recapture...) dans une unique analyse, en tenant compte simultanément des diverses sources d'incertitudes liées à chaque type de données (Besbeas et al., 2002 ; Schaub & Abadi, 2011 ; Zipkin & Saunders, 2018). Pour les manchots Adélie, nous avons construit un modèle matriciel en classes d'âge à partir des données de comptage des couples reproducteurs et du nombre de poussins à l'envol, afin d'estimer le succès reproducteur et la survie. Concernant les manchots empereurs, nous disposons uniquement d'une série de données informant sur le nombre de poussins morts qui est utilisée en tant que covariable. Nous avons ensuite utilisé les distributions *a posteriori* des paramètres démographiques et tailles de populations estimées, par nos modèles monospécifiques dans des modèles linéaires afin d'évaluer l'effet des interactions proies-prédateur, de la densité-dépendance intraspécifique et des facteurs environnementaux dans ce système manchots-labbe.

Notre étude s'appuie sur l'hypothèse de l'existence de processus ascendants au sein de ce système proies-prédateur. Nous supposons (i) qu'une forte abondance des proies (nombre de couples de manchots Adélie et nombre de poussins morts de manchots empereurs) favoriserait la survie et les paramètres de reproduction des labbes de McCormick (Newton, 1998). A l'inverse, la prédation exercée sur les œufs et poussins de manchots Adélie par les labbes aurait un effet négatif sur le succès reproducteur des manchots Adélie (Horswill et al., 2016). (ii) Les manchots Adélie sont fortement dépendants de la glace de mer pour leurs ressources alimentaires (Ainley, 2002 ; Croxall et al., 2002 ; Forcada et al., 2006), et l'étendue de la banquise pendant la saison de reproduction joue un rôle important sur leur succès reproducteur (Emmerson et al., 2011 ; Ropert-Coudert et al., 2014 ; Barbraud et al., 2015). Nous nous attendons à un effet des conditions de glace de mer sur le succès reproducteur des manchots Adélie (Weimerskirch, 2007 ; Emmerson & Southwell, 2008 ; Barbraud et al., 2020) ainsi que sur la dynamique des labbes de McCormick, par des processus ascendants (Frederiksen et al., 2006). Nous supposons aussi que des conditions environnementales favorables pendant l'hivernage et en début de saison de reproduction permettraient aux labbes et aux manchots de développer une meilleure condition corporelle, ce qui peut diminuer le coût énergétique lié à la reproduction et ainsi favoriser le succès reproducteur (Emmerson & Southwell, 2011 ; Grilli et al., 2018 ; Dunn et al., 2020). De plus, ceci pourrait aussi entraîner une augmentation de la probabilité de se reproduire et donc des processus de densité-dépendance. Enfin, nous supposons que les conditions climatiques pendant l'été austral joueraient un rôle déterminant sur le succès reproducteur en contraignant la disponibilité alimentaire et les dépenses énergétiques des parents (Emmerson et al., 2008 ; Ropert-Coudert et al., 2014 ; Barbraud et al., 2015). (iii) La densité-dépendance intraspécifique pourrait avoir des effets négatifs sur la survie et le succès reproducteur en augmentant la compétition pour les ressources alimentaires et pour les sites de nidification de bonne qualité (Hunt et al., 1986 ; Dhondt et al., 1992 ; Turchin et al., 1995 ; Newton, 1998).

MATERIEL ET METHODES

1- Espèces étudiées

Nous étudions les populations de labbes de McCormick, de manchots Adélie et de manchots empereurs de l'archipel de Pointe-Géologie en Terre Adélie, près de la base Antarctique française de Dumont d'Urville (66°40' S, 140°01' E), où les labbes et les manchots Adélie nichent pendant l'été austral (octobre - février) et où se reproduit le manchot empereur pendant l'hiver austral (avril-décembre).

A- Labbe de McCormick

Les labbes de McCormick (ordre : *Charadriiformes*, Famille : *Stercorariidae*) sont de grands oiseaux marins, se reproduisant sur toute la côte Antarctique, souvent à proximité de colonies de manchots Adélie. Les labbes possèdent un régime alimentaire très varié ainsi que de nombreuses techniques d'alimentation différentes selon la localité de la population ou la saison. En mer, ils se nourrissent surtout de poissons et de crustacés (Le Morvan et al., 1967) et à terre, d'œufs et de poussins de manchots ou de pétrels et de cadavres (Jouventin & Guillotin, 1979 ; Ainley, 2002). Fortement territoriaux durant la saison de reproduction, les labbes sont fidèles à leur site de reproduction et à leur partenaire (Eklund, 1961 ; Jouventin & Guillotin, 1979 ; Ainley et al., 1990). Le couple se forme en octobre (Tableau 1) et pond en général 2 œufs qui éclosent aux alentours de mi-décembre. Environ 50 jours plus tard, les poussins prendront leur envol. Les parents nourrissent leurs petits jusqu'au départ du site de reproduction, vers la fin mars (Le Morvan et al., 1967). A la fin de la saison de reproduction, les labbes migrent vers la côte Est du Japon à des latitudes de 35 à 45°N, pour y passer l'hiver (Weimerskirch et al., 2015). Les juvéniles reviendront à Pointe-Géologie entre 4 et 7 ans après leur départ pour s'y reproduire la première fois (Ainley et al., 1990).

La population de labbes de McCormick a fortement augmenté depuis 1956, date d'installation de la base de Dumont d'Urville (Figure 1). Elle est désormais stable et atteint plus de 80 couples sur l'ensemble des îles de l'archipel (Pacoureau, 2018). Pour cette étude, nous nous concentrerons sur les couples des îles principales (Le Mauguen, Pétrels, Rostand, Bernard, Lamarck, Nunatak), ce qui représente une soixantaine de couple.

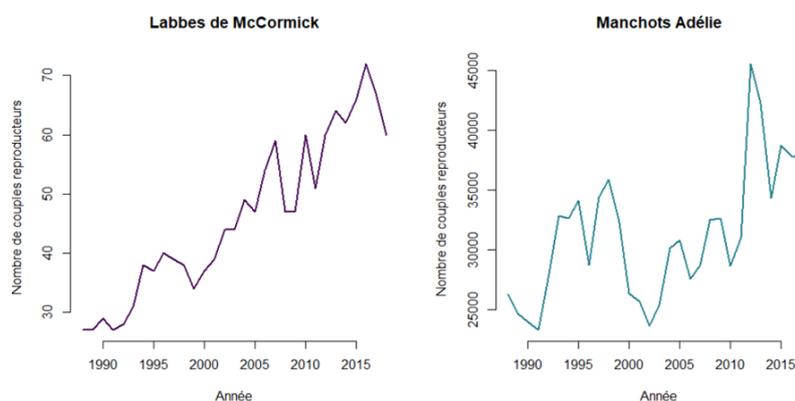


Figure 1 : Variations du nombre de couples reproducteurs depuis 1988 chez les labbes de McCormick et les manchots Adélie de Pointe-Géologie.

B- Manchot Adélie

Les manchots Adélie (Ordre : *Sphenisciformes*, Genre : *Pygoscelis*) sont des manchots de taille moyenne vivant tout autour du continent Antarctique. En période de reproduction, entre octobre et février, les Adélie se regroupent en colonies, pouvant parfois excéder plus d'un million d'individus sur

des crêtes rocheuses de la côte Antarctique ou des îles. Ils effectuent alors de nombreux allers-retours entre la colonie et la banquise où ils se nourrissent principalement de crustacés (notamment différentes espèces de krill dont le krill antarctique *Euphausia superba*). Les manchots arrivent en octobre à la colonie (Tableau 1), les mâles, en général, quelques jours avant les femelles. Le couple pond en général 2 œufs, qui mettront environ 30 jours à éclore. A partir de ce moment, les parents vont se relayer tous les 2 jours pour aller chercher de la nourriture. A la fin de février, tous les poussins quittent les nids, désormais indépendants de leurs parents (Marchant & Higgins, 1990 ; Ainley, 2002). En dehors de la période de reproduction, les manchots Adélie sont dépendants de la banquise. Ils y vivent en petits groupes et adoptent un régime plus varié, toujours majoritairement constitué de crustacés mais aussi de poissons et de céphalopodes (Ainley, 2002).

A Pointe-Géologie, la population de manchots Adélie a augmenté ces 30 dernières années (Barbraud et al., 2020), avec aujourd'hui plus 35 000 couples nicheurs (Figure 1). Pour cette étude, nous nous concentrerons sur les couples des îles principales de l'archipel (Le Mauguen, Pétrils, Rostand, Bernard, Lamarck, Nunatak), ce qui représente environ 80 % de la population reproductrice totale de l'archipel (Jenouvrier et al., 2006).

C- Manchot empereur

Les manchots empereurs (Ordre : *Sphenisciformes*, Genre : *Aptenodytes*) sont des manchots de grande taille, vivants tout autour du continent Antarctique, particulièrement dépendants de la banquise (Barbraud et al., 2011 ; Jenouvrier et al., 2014 ; 2019). En effet, ce sont les seuls oiseaux à se reproduire directement sur la banquise pendant l'hiver austral (Jouventin et al., 1995). Chaque année, en avril, les manchots empereurs retournent au même endroit où ils forment des colonies de plusieurs milliers d'individus (Fretwell et al., 2014). La femelle pondra un unique œuf qui sera gardé précieusement entre les pattes du mâle jusqu'à son éclosion en juillet (Tableau 1). Une fois, l'œuf éclos, les parents vont effectuer à tour de rôle des allers-retours vers l'océan ou des polynies pour chercher de la nourriture (Williams, 1995). Au printemps (septembre-octobre), les poussins sont assez grands pour réguler eux-mêmes leur température et se passer de la protection de leurs parents. Ils se regroupent alors en crèches. En décembre, tous les adultes et les poussins ayant transformé leur duvet en plumes partent en mer. Cinq à six ans plus tard, ils atteignent la maturité sexuelle et retourneront à la colonie pour se reproduire à leur tour (Williams, 1995). En dehors de la saison de reproduction (janvier-mars), les manchots vivent exclusivement dans l'océan et sur la banquise flottante en petits groupes et se nourrissent de poissons, crustacés (krill) et céphalopodes (Borboroglu & Boersma, 2015).

A Pointe-Géologie, la population de manchots empereurs compte plus de 3500 couples reproducteurs (Barbraud et al., 2011).

D- Interactions entre les espèces

Sur l'archipel de Pointe-Géologie, pendant leur reproduction, les labbes se nourrissent presque exclusivement de manchots.

Les relations entre les labbes de McCormick et les manchots Adélie sont complexes. En effet, les labbes sont à la fois des prédateurs directs et des charognards. D'après Ainley (2002), le consensus actuel est que les labbes seraient en réalité plus majoritairement charognards que prédateurs. La proportion d'œufs consommés par les labbes représente environ 30% des œufs pondus par les manchots, entre 12% et 63% selon la colonie et l'année (Young, 1994 ; Ainley, 2002). Toutefois, il s'agit majoritairement d'œufs perdus ou laissés exposés (par exemple par des jeunes individus en première reproduction, par des manchots ayant désertés le nid, ou d'œufs oubliés par des parents ; Ainley, 2002). Les labbes

peuvent aussi s'attaquer à des poussins capables de survivre en dehors du nid. Toutefois, seuls les poussins les plus petits sont vulnérables à la prédation par les labbes. La majorité des poussins de manchots Adélie prélevés par les labbes sont plus petits et plus faibles que la moyenne, et donc moins susceptibles de survivre jusqu'à l'envol (Eklund, 1961 ; Sladen, 1958). Lorsqu'ils dépassent les 2 kg (autour de 3 à 4 semaines), les poussins Adélie deviennent invulnérables aux labbes (Ainley, 2002).

A l'arrivée des labbes à Pointe-Géologie, les poussins de manchots empereurs sont déjà trop grands pour être attaqués vivants. Ainsi les labbes ont un rôle exclusivement charognard, ne se nourrissant que des poussins de manchots empereurs morts (Williams, 1995).

Le cycle de reproduction des labbes est synchronisé avec les cycles de reproduction des manchots (Tableau 1). Dès leur arrivée en Terre Adélie en octobre et jusqu'à la débâcle de la banquise en janvier ou février, les labbes se nourrissent des poussins morts ou mourants de manchots empereurs (Pryor, 1968). A partir de novembre, les labbes vont majoritairement se nourrir des œufs et poussins de manchots Adélie (Jouventin & Guillotin, 1979 ; Ainley et al., 1990).

Tableau 1 : Phénologie de reproduction des labbes de McCormick et de ses deux proies principales : le manchot empereur et le manchot Adélie pendant la période estivale sur l'archipel de Pointe-Géologie (d'après Pacoureau, 2018 et Jouventin et al., 1995). La période de "Reproduction" inclue la période de formations des couples, la période de ponte et l'incubation des œufs.

	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Fev	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Aout
Labbe de McCormick		Reproduction	Ecllosion	Elevage des poussins								
Manchot Adélie		Repro.	Eclo.	Elevage des poussins								
Manchot empereur	Elevage des poussins							Reproduction		Eclo.		

2- Modèle intégré de population (IPM) des labbes de McCormick

A- Données de comptage et de capture-recapture

Les couples reproducteurs de labbes de McCormick sont suivis depuis 1968 sur l'archipel de Pointe-Géologie, grâce au travail des volontaires en service civique du programme 109 "Oiseaux et mammifères marins sentinelles des changements globaux dans l'océan austral", soutenu par l'institut polaire français Paul-Emile Victor (IPEV). Chaque année, la localisation des différents nids durant la période de ponte est repérée. La zone occupée par la colonie étant relativement petite (environ 80 ha), avec peu de couples se reproduisant annuellement (environ 60), une végétation absente et le comportement exubérant des labbes pour défendre leur territoire, on estime ainsi que tous les nids actifs parviennent à être détectés (Pacoureau, 2018). Une grande partie de la population est équipée de bagues d'identification (métal et Darvik, une bague en plastique pouvant être lue à distance avec des jumelles). Pour notre étude, nous avons utilisé uniquement les données correspondants à la période 1988-2018 (soit 31 ans), certaines covariables utilisées pour les analyses n'étant pas disponibles auparavant.

Deux types de données collectées chaque année sont ici utilisés : le nombre de couples reproducteurs (données de comptage) et les données de capture-recapture (statuts reproducteurs des individus bagués). Plusieurs visites sont effectuées annuellement sur chaque nids à des moments précis suivant la phénologie des labbes afin d'identifier les individus et leurs statuts reproducteurs. Ces derniers sont définis comme :

- **reproducteur** (B) : individu ayant pondu un ou deux œufs
- **non reproducteur** (NB) : individu n'ayant pondu aucun œuf

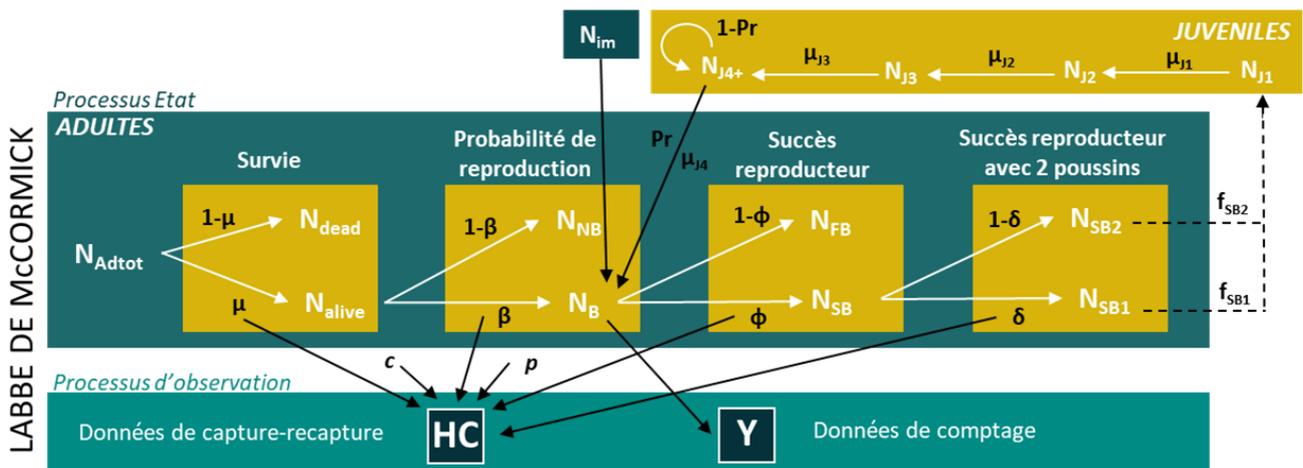
- **reproducteur en échec (FB)** : individu reproducteur dont les œufs n'ont pas éclos et/ou les poussins n'ont pas survécu jusqu'à l'envol
- **reproducteur ayant élevé avec succès un poussin (SB1)** : individu reproducteur dont un seul poussin a survécu jusqu'à l'envol
- **reproducteur ayant élevé avec succès 2 poussins (SB2)** : individu reproducteur dont les deux poussins ont survécu jusqu'à l'envol.

Il existe aussi un statut incertain lorsqu'il est difficile d'identifier avec certitude le statut reproducteur.

Les juvéniles ne retournent à la colonie que lorsqu'ils atteignent l'âge adulte pour s'y reproduire pour la première fois (à partir de 4 ans ou plus), nous n'avons pas de données sur les états juvéniles des labbes de McCormick de Pointe-Géologie.

B – Modèles de populations intégrés (IPM)

Afin d'estimer l'abondance et les paramètres démographiques des labbes (survie, probabilité et succès reproducteur), nous avons construit un IPM combinant les données de comptage et de capture-recapture disponibles, structuré en différents stades correspondant aux étapes de l'histoire de vie des labbes (Figure 2). Le modèle utilisé ici est dérivé d'un modèle développé pour les labbes



subantarctiques (*Catharacta lönnerbergi*) par Quéroué et al. (2021), adapté à l'écologie et aux données des labbes de McCormick.

Figure 2 : Structure du modèle IPM des labbes de McCormick

En blanc les différents états et en noir les paramètres. Deux types de données ont été utilisés : les histoires de capture (HC) provenant des données de capture-recapture et le nombre de couples reproducteurs (Y) issu des données de comptage. La probabilité de survie apparente des adultes (μ), la survie apparente des juvéniles (μ_{j1} à μ_{j4}), la probabilité de se reproduire (β), le succès reproducteur (ϕ) et le succès reproducteur avec 2 poussins (δ), la probabilité de première reproduction (Pr), la probabilité de détection (p) et la probabilité d'affectation à un état (c) sont les paramètres estimés par le modèle. La fécondité (f_{SB1} et f_{SB2}) est fixée selon le statut reproducteur (avec 1 poussin : SB1 ou 2 poussins : SB2). Le nombre d'individus adultes (N_{Adtot}), morts (N_{dead}), en vie (N_{alive}), reproducteurs (N_B), non reproducteurs (N_{NB}), reproducteurs ayant échoué (N_{FB}), reproducteurs ayant réussi à élever 1 poussin (N_{SB1}), les reproducteurs ayant réussi à élever 2 poussins (N_{SB2}) et le nombre de juvéniles de 1 à 4 ans ou plus (N_{J1} à N_{J4+}) sont les états estimés par le modèle. Le nombre d'immigrants (N_{im}) est un vecteur fixe.

B.1 Modèle à espaces d'états

Nous allons ici détailler le processus état, suivant la chronologie biologique des labbes. Nous avons utilisé des distributions de Poisson (Po) et binomiales (Bin) afin de prendre en compte la stochasticité démographique.

Production des labbes juvéniles : Le nombre de labbes juvéniles âgés de 0 à 1 ans (N_{J1}), c'est-à-dire le nombre de poussins produits par les reproducteurs ayant réussi leur reproduction (N_{SB1} et N_{SB2}) selon leur fécondité ($f_{SB1} = 1$, $f_{SB2} = 2$, avec un sexe ratio de 0.5) à l'année t , est estimé par une distribution de Poisson : $N_{J1,t} \sim Po(0.5 \times f_{SB1} \times N_{SB1} + 0.5 \times f_{SB2} \times N_{SB2})$.

Survie juvénile : Les nombres de juvéniles entre 1 et 2 ans (N_{J2}), entre 2 et 3 ans (N_{J3}), et entre 3 et 4 ans (N_{J4}) sont modélisés à l'aide d'une distribution binomiale : $N_{Ji,t} \sim Bin(\mu_{Ji}, N_{Ji,t-1})$, avec i l'âge de l'état juvénile (de N_{J2} à N_{J4}), μ_{Ji} la survie apparente entre 1 et 2 ans (μ_{J1}), entre 2 et 3 ans (μ_{J2}) et entre 3 et 4 ans (μ_{J3}). N'ayant aucune information disponible sur les labbes pendant leur phase juvénile, on estime que la survie apparente des juvéniles augmente avec l'âge, les oiseaux devenant plus efficaces pour trouver leur nourriture ou pour éviter les prédateurs en acquérant de l'expérience (Greig et al., 1983 ; Ainley et al., 1990 ; Daunt et al., 2007 ; Grande et al., 2009 ; Fay et al., 2015). On a ainsi : $\text{logit}(\mu_{Ji}) = \lambda_1 + \lambda_2 i$ avec μ_{Ji} la survie apparente, i l'âge de l'état juvénile (de N_{J1} à N_{J4}), λ_1 l'intercept et λ_2 la pente fixée positive.

Première reproduction des juvéniles : Chez les labbes, les premières tentatives de reproduction commencent à l'âge de 4 ans. Soit Pr la probabilité pour un labbe de tenter sa première reproduction, on a : $N_{J4B,t} \sim Bin(Pr_t, \mu_{J4} \times N_{J4+,t-1})$, le nombre d'individus de 4 ans qui ont tenté de se reproduire et $N_{J4NB,t} = \mu_{J4} \times N_{J4+,t-1} - N_{J4B,t}$, le nombre d'individus de 4 ans n'ayant pas tenté de se reproduire, avec μ_{J4} la survie apparente pour l'état N_{J4+} . N_{J4+} est composé des individus n'ayant pas tenté de se reproduire (N_{J4NB}) et les individus âgés entre 3 et 4 ans (N_{J4}).

Survie des adultes : On modélise le nombre d'adultes survivants à l'année t parmi le nombre d'adultes total à l'année $t-1$ selon une survie apparente des adultes μ avec une distribution binomiale: $N_{\text{alive},t} \sim Bin(\mu_{t-1}, N_{\text{adtot},t-1})$, avec $N_{\text{adtot},t}$ la somme des individus reproducteurs et non reproducteurs de l'année t calculé comme étant : $N_{\text{adtot},t} = N_{B,t} + N_{NB,t}$

Probabilité de reproduction : Soit β la probabilité de se reproduire, on modélise le nombre d'individus s'étant reproduits ou non parmi les adultes ayant survécu avec une distribution binomiale: $N_{B\text{ alive},t} \sim Bin(\beta_t, N_{\text{alive},t})$, les individus reproducteurs ayant survécu et $N_{NB,t} = N_{\text{alive},t} - N_{B\text{ alive},t}$, les individus non reproducteurs ayant survécu. Le nombre total d'individus reproducteurs est ainsi défini par les individus reproducteurs ayant survécu ($N_{B\text{ alive}}$), le nombre de juvénile ayant tenté de se reproduire pour la première fois (N_{J4B}) et les immigrants, c'est-à-dire les nouveaux individus observés pour la première fois à la colonie (N_{im}) : $N_{B,t} = N_{B\text{ alive},t} + N_{J4B,t} + N_{im,t}$

Succès reproducteur : Le nombre d'individus ayant échoué leurs reproductions (N_{FB}) et d'individus ayant réussi leur reproduction (N_{SB}) sont modélisés suivant une distribution binomiale, avec ϕ la probabilité d'un succès reproducteur : $N_{SB,t} \sim Bin(\phi_{t-1}, N_{B,t})$, le nombre d'individus ayant réussi leur reproduction et $N_{FB,t} = N_{B,t} - N_{SB,t}$, le nombre d'individus ayant échoué leur reproduction. Un individu reproducteur ayant réussi sa reproduction peut avoir un (N_{SB1}) ou deux poussins (N_{SB2}), modélisés suivant une distribution binomiale avec δ la probabilité d'avoir un succès reproducteur avec deux poussins. Le nombre d'individus ayant réussi à élever 2 poussins est calculé comme étant $N_{SB2,t} \sim Bin(\delta_{t-1}, N_{SB,t})$ et le nombre d'individus ayant réussi à élever 1 poussins et $N_{SB1,t} = N_{SB,t} - N_{SB2,t}$.

B.2 Données de comptage

Une équation d'observation permet de faire le lien entre le nombre de couples de labbes (N_B) estimé par le modèle et le nombre réel de couples observés (Y) à l'année t , en prenant en compte une erreur d'observation ε_t , selon une distribution normale : $Y_t \sim N(N_{B,t}, \varepsilon_t)$, avec $\varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2_y)$, ε le terme d'erreur et σ^2_y la variance. On a ainsi la vraisemblance suivante : $L_{Co}(Y | \mu_{J1}, \mu_{J2}, \mu_{J3}, \mu_{J4}, Pr, \mu, \beta, \gamma, \delta, N_B)$ pour les données de comptage.

B.3 Données de capture-recapture

Afin d'estimer les paramètres démographiques à partir des données de capture-recapture des labbes, nous avons utilisé un modèle de capture-recapture multi-états (Kéry & Schaub, 2012). Ce modèle fait intervenir cinq états : NB, FB, SB1, SB2, D (mort), ainsi que six événements : non observé, observé en tant que NB, observé en tant que FB, observé en tant que SB1, observé en tant que SB2, observé mais avec un statut incertain.

Les paramètres démographiques suivants ont été estimés pour les labbes de McCormick : la probabilité de survie apparente (μ), la probabilité de se reproduire (β), le succès reproducteur (ϕ) et le succès reproducteur avec 2 poussins (δ). Ce modèle permet de prendre en compte une potentielle détection imparfaite ou une incertitude lors de l'affectation d'un individu à un état (Gimenez et al., 2012). On estime ainsi deux paramètres additionnels : la probabilité de détection (p) et la probabilité d'assignation d'un individu d'état incertain à son état réel (c). Tous les paramètres, excepté (c), comportent un effet temporel aléatoire annuel.

	Non observé	observé en tant que NB	observé en tant que FB	observé en tant que SB1	observé en tant que SB2	observé avec un statut incertain
NB	$1 - pNB(t)$	$pNB(t).cNB$	0	0	0	$pNB(t).(1 - cNB)$
FB	$1 - pB(t)$	0	$pB(t).cFB$	0	0	$pB(t).(1 - cFB)$
SB1	$1 - pB(t)$	0	0	$pB(t).cSB1$	0	$pB(t).(1 - cSB1)$
SB2	$1 - pB(t)$	0	0	0	$pB(t).cSB2$	$pB(t).(1 - cSB2)$
D	1	0	0	0	0	0

Matrice 1 : Matrice d'observation, avec p la probabilité de détection d'un individu pendant un événement de capture-recapture et c la probabilité d'affectation d'un individu à son état réel. On a en ligne les états des individus : NB, FB, SB1, SB2, D (morts) et en colonne les événements : non observé, observé en tant que NB, observé en tant que FB, observé en tant que SB1, observé en tant que SB2 et observé avec un statut incertain.

La transition d'un individu à un état durant la saison de reproduction t dépend de son statut reproducteur à la saison de reproduction précédente $t-1$: les individus de statut reproducteur (B) représentent les individus qui se sont reproduits la saison précédente (individus d'état FB, SB1 ou SB2) et les individus de statut non reproducteur (NB) représentent les individus s'étant déjà reproduits dans leur vie mais qui n'ont pas essayé de se reproduire à la saison précédente. Ainsi, les paramètres démographiques d'un individu sont dépendants de son statut reproducteur de l'année précédente (soit reproducteur B, soit non reproducteur NB).

	NB _{t+1}	FB _{t+1}	SB1 _{t+1}	SB2 _{t+1}	D _{t+1}
NB _t	$\mu NB(t).(1 - \beta NB(t))$	$\mu NB(t).\beta NB(t).(1 - \phi NB(t))$	$\mu NB(t).\beta NB(t).\phi NB(t).(1 - \delta NB(t))$	$\mu NB(t).\beta NB(t).\phi NB(t).\delta NB(t)$	$(1 - \mu NB(t))$
FB _t	$\mu B(t).(1 - \beta B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).(1 - \phi B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).\phi B(t).(1 - \delta B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).\phi B(t).\delta B(t)$	$(1 - \mu B(t))$
SB1 _t	$\mu B(t).(1 - \beta B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).(1 - \phi B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).\phi B(t).(1 - \delta B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).\phi B(t).\delta B(t)$	$(1 - \mu B(t))$
SB2 _t	$\mu B(t).(1 - \beta B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).(1 - \phi B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).\phi B(t).(1 - \delta B(t))$	$\mu B(t).\beta B(t).\phi B(t).\delta B(t)$	$(1 - \mu B(t))$
D _t	0	0	0	0	1

Matrice 2 : Matrice de transition d'un individu de statut NB, FB, SB1, SB2 ou D à l'année t (en ligne) vers les statuts NB, FB, SB1, SB2, D à l'année $t+1$ (en colonne), avec la probabilité de survie apparente (μNB pour les non

reproducteurs et μ_B pour les reproducteurs à l'année précédente), la probabilité de se reproduire (β_{NB} pour les non reproducteurs et β_B pour les reproducteurs à l'année précédente), le succès reproducteur (ϕ_{NB} pour les non reproducteurs et ϕ_B pour les reproducteurs à l'année précédente) et le succès reproducteur avec 2 poussins (δ_{NB} pour les non reproducteurs et δ_B pour les reproducteurs à l'année précédente).

La vraisemblance est ainsi notée : $L_{CR}(\mathbf{HC} | \mu, \beta, \phi, \delta, \rho, c)$ pour les données de capture-recapture pour les labbes, avec HC les histoires de capture.

Les résultats obtenus pour la partie capture-recapture de l'IPM des labbes ont été comparés à ceux obtenus en inférence fréquentiste (Annexe 1).

B.4 Vraisemblance jointe

La vraisemblance jointe utilisée pour réaliser l'IPM pour les labbes est donc le produit de la vraisemblance pour les données de comptage (LCO) et la vraisemblance pour les données de capture-recapture (LCR) :

$$L_{IPM}(\mathbf{Y}, \mathbf{HC} | \mu_{J1}, \mu_{J2}, \mu_{J3}, \mu_{J4}, Pr, \mu, \beta, \gamma, \delta, N_B, \rho, c) = L_{CO}(\mathbf{Y} | \mu_{J1}, \mu_{J2}, \mu_{J3}, \mu_{J4}, Pr, \mu, \beta, \gamma, \delta, N_B) + LCR(\mathbf{HC} | \mu, \beta, \phi, \delta, \rho, c) \quad (1)$$

3- Modèle à espaces d'états des manchots Adélie

Afin d'estimer l'abondance et le succès reproducteur des manchots Adélie, nous avons construit un modèle à espaces d'états en inférence bayésienne, structuré en différents états correspondants aux étapes de l'histoire de vie des manchots, et ce à partir des données de comptage des couples et des poussins (Figure 3).

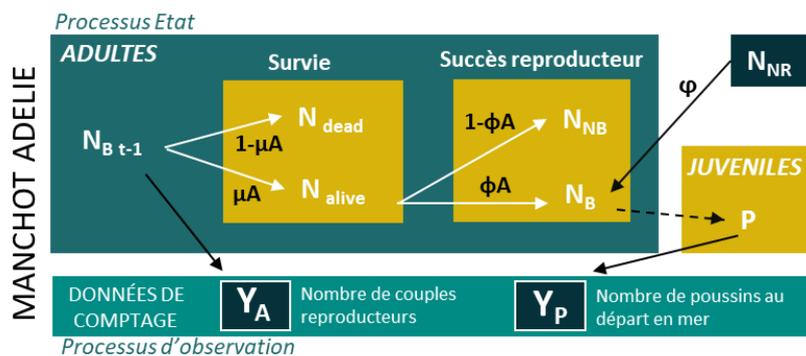


Figure 3 : Structure du modèle à espaces d'états pour les manchots Adélie

En blanc les différents états et en noir les paramètres. On utilise comme données le nombre de couple reproducteurs (Y_A) et le nombre de poussins au départ en mer (Y_P), des données de comptage. La probabilité de survie apparente des adultes (μ) et le succès reproducteur (ϕ) sont les paramètres estimés par le modèle. Le taux de recrutement (ϕ) est fixe. Le nombre d'adultes reproducteurs (N_B), en vie (N_{alive}), morts (N_{dead}) et le nombre d'adultes non reproducteurs (N_{NB}) et le nombre de poussins à l'envol (P) sont les variables étant estimées par le modèle. N_{NR} correspond au nombre de nouveaux reproducteurs.

A - Données de comptage

Nous avons utilisé le nombre de couples reproducteurs et le nombre de poussins prêt à partir en mer sur les îles principales de l'archipel de Pointe-Géologie.

Les couples reproducteurs ont été dénombrés visuellement, entre le 15 et le 18 novembre, pendant la période de ponte. Les grandes colonies (> 100 couples) ont été divisées en différents secteurs, puis additionnées pour obtenir une estimation de la colonie totale. Dans les petites colonies (< 100

couples), les couples ont été comptés individuellement. Le premier comptage complet des couples reproducteurs de Pointe-Géologie a été réalisé en 1984. Les poussins vivants ont été dénombrés juste avant leur départ en mer, entre le 3 et le 6 février, depuis la saison de reproduction de 1992.

B – Modèle

Afin d'estimer l'abondance et les paramètres démographiques des manchots Adélie (survie des adultes reproducteurs et succès reproducteur), nous avons construit un modèle structuré en deux stades à partir des données de comptage des couples et des poussins.

Survie des adultes reproducteurs : On modélise le nombre de couples d'adultes reproducteurs survivants à l'année t parmi le nombre d'adultes reproducteurs de l'année $t-1$ selon une survie apparente des adultes μ_A avec une distribution binomiale : $N_{\text{alive}, t} \sim \text{Bin}(\mu_A, N_{B, t-1})$.

Adultes en reproduction : On estime que tous les adultes reproducteurs en vie à l'année t (N_{alive}) se reproduisent. Chaque année, de nouveaux reproducteurs (N_{NR}) arrivent à la colonie, soit issus de l'immigration, soit des juvéniles pour leur première reproduction. On fixe un taux de recrutement φ , équivalent à 30% de la population de reproducteur d'après les résultats de Hinke et al. (2014). Le nombre de nouveaux reproducteurs est calculé comme : $N_{\text{NR}, t} = \varphi \times N_{\text{alive}, t}$ et le nombre total d'individus reproducteurs comme : $N_{B, t} = N_{\text{alive}, t} + N_{\text{NR}, t}$.

Succès reproducteur : On estime le nombre de poussins au départ en mer issus de la saison de reproduction t (P) selon une distribution de Poisson. Soit ϕ_A , le succès reproducteur, le nombre de poussin au départ en mer est calculé comme : $P_t \sim \text{Po}(N_{B, t} \times \phi_A)$.

Deux équations d'observations permettent de faire le lien entre le nombre de couples de manchots Adélie (N_B) et le nombre de poussins à l'envol (P) estimés par le modèle et le nombre réel de couples observés (Y_{AB}) et de poussins à l'envol (Y_{AP}) à l'année t , en prenant en compte une erreur d'observation ϵ_t , avec $\epsilon_t \sim N(0, \sigma^2_y)$, ϵ le terme d'erreur et σ^2_y la variance, selon une distribution normale : $Y_{A, t} \sim N(N_{B, t}, \epsilon_t)$ et $Y_{P, t} \sim N(P_t, \epsilon_t)$.

On a ainsi les vraisemblances suivantes : $L_{AB}(Y_A | \mu_A, \varphi, N_B)$ et $L_{AP}(Y_P | \phi_A, P)$ pour les données de comptage des manchots Adélie.

4- Impact de la prédation, de la densité-dépendance intraspécifique et des variables climatiques sur les paramètres démographiques des labbes et des manchots Adélie

A- Covariables

Les variations temporelles des covariables au cours de la période étudiée (1988-2018) sont visibles en Annexe 2.

A.1 Interactions proies-prédateur

Afin d'estimer les effets des interactions proies-prédateur au sein du système manchots-labbe, nous avons utilisé le nombre de labbes adultes (reproducteurs et non reproducteurs) dans la population (N_{Labbes}) et le nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie ($N_{\text{Adélie}}$) estimés par les modèles (moyenne *a posteriori*). Nous avons aussi utilisé comme covariable le nombre de poussins morts de manchots empereurs. Les poussins morts de manchots empereurs sont dénombrés quotidiennement de fin juillet à décembre.

Nous prédisons qu'un grand nombre de couples de manchots Adélie ou un grand nombre de poussins morts de manchots empereurs fournira davantage de ressources de nourriture pour les labbes et serait donc favorable pour leur succès reproducteur (paramètres ϕ et δ ; Newton, 1979). Les poussins de manchots empereurs étant présents en début de reproduction, on pourrait aussi s'attendre à ce qu'un grand nombre de poussins morts puisse favoriser la probabilité de reproduction des labbes (β). Un grand nombre de manchots Adélie ou de poussins de manchots empereurs morts garantirait ainsi une ressource de nourriture plus importante pour les labbes, durant la saison de reproduction, augmentant ainsi leur probabilité de survie (μ). A l'inverse, nous pouvons nous attendre à un effet négatif du nombre de couples de labbes sur le succès reproducteur des manchots Adélie dû à la prédation sur les œufs et les poussins (Horswill et al., 2016).

A.2 Densité-dépendance intraspécifique

Afin d'estimer l'effet de la densité-dépendance au sein des populations de labbes et de manchots Adélie sur leurs paramètres démographiques, nous avons utilisé le nombre de labbes adultes (reproducteurs et non reproducteurs) dans la population (N_{Labbes}) et le nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie ($N_{\text{Adélie}}$) estimés par les modèles.

Nous supposons un effet négatif du nombre d'individus d'une même espèce au sein de la colonie sur la survie et les paramètres de reproduction de l'espèce. Un nombre d'individus plus important augmenterait la compétition pour les lieux optimaux de nidification, les ressources alimentaires et les dépenses énergétiques (Hunt et al., 1986 ; Dhondt et al., 1992 ; Turchin et al., 1995 ; Newton, 1998). Les labbes et les manchots Adélie seraient alors moins efficaces pour élever leurs poussins avec des succès reproducteurs (ϕ , δ) inférieurs. De plus, les labbes étant très territoriaux et violents envers les autres oiseaux étrangers qui pénètrent leur territoire (Spellberg, 1971 ; Pacoureau, 2018), cela peut aussi entraîner un impact négatif sur leur survie (μ).

A.3 Variables climatiques

Trois variables climatiques ont été testées selon l'écologie des labbes et des manchots Adélie :

- **la température de l'air (T°)** durant la saison de reproduction mesurée quotidiennement à la station de Dumont d'Urville située dans l'archipel de Pointe-Géologie (île des Péterls). Les données sont disponibles *via* le British Antarctic Survey :

(<https://legacy.bas.ac.uk/met/READER/data.html>).

- **la concentration mensuelle de glace de mer (SIC)** dans la zone de Dumont d'Urville (65°50'-66°50' N, 139°50'-140°50' E) durant la saison de reproduction. Cette zone correspond à la principale zone de recherche de nourriture des manchots empereurs, manchots Adélie et des labbes nichant à Pointe-Géologie. La valeur de concentration en glace de mer représente la fraction de cette zone couverte par la banquise. Les données sont disponibles ici :

http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOlv2/.monthly/.sea_ice/index.html.

- **les anomalies de température à la surface de la mer (SSTa)** pour la période de non-reproduction (mai-juin) dans l'Est de la mer du Japon (32°50'-44°50' N, 139°50'-149°50'E). Les SSTa sont utilisées comme indicateurs de l'abondance alimentaire dans l'aire d'hivernage des labbes. Les données sont disponibles ici :

http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/.Reyn_SmithOlv2/.monthly/.ssta/

Les données mensuelles SIC et les températures de l'air ont été respectivement moyennées en deux périodes : fin hiver-printemps (septembre-novembre) et été (décembre-mars). La première période correspond aux conditions environnementales en début de cycle de reproduction pour les labbes et les manchots Adélie (arrivée, parades nuptiales, préparation du nid, ponte, incubation). La seconde période reflète les conditions climatiques que subissent les poussins et les adultes pendant la période d'élevage des poussins. Concernant les manchots Adélie hivernant autour du continent Antarctique, seules les effets des températures de l'air et la concentration de glace pendant la période de reproduction seront étudiés.

En tant qu'oiseaux prédateurs plongeurs non volants, les manchots Adélie sont particulièrement sensibles aux changements des conditions de l'océan Austral. Cette sensibilité est encore plus importante pendant la période de reproduction où l'aire et la durée de prospection alimentaire sont limitées (Weimerskirch, 2007 ; Barbraud et al., 2020). De plus, l'abondance et la distribution de leur nourriture principale, les crustacés (krill antarctique *Euphausia superba* et krill des glaces *E. crystallorophias*) dépendent entièrement des conditions de glace (Ainley, 2002 ; Flores et al., 2012).

Nous supposons un effet négatif des températures de l'air plus basses sur les succès reproducteurs (ϕ , δ) des labbes et des manchots Adélie (ϕ_A), notamment au printemps (septembre-novembre). Des températures basses demandent un coût énergétique supplémentaire (thermorégulation et perte d'eau), ce qui handicaperait les individus pour leur reproduction, avec par exemple des œufs plus petits et donc une probabilité de survie des poussins et des œufs durant les stades précoces moins élevée (Spellerberg, 1969 ; Emmerson & Southwell, 2011).

De nombreuses études ont montré un lien entre le succès reproducteur des manchots Adélie et la disponibilité en krill et les conditions de glace de mer près de la colonie (Marchant & Higgins, 1990 ; Ainley, 2002 ; Emmerson & Southwell, 2008 ; Emmerson et al., 2011 ; Barbraud et al., 2015 ; Barreau et al., 2019). Une étendue de la banquise trop faible en début de saison de reproduction (septembre-novembre) entraînerait une chute du succès reproducteur (ϕ_A) due au manque de ressources alimentaires comme le krill (Barreau et al., 2019). Une grande concentration de glace de mer en été (décembre-février) augmenterait le temps de trajet entre l'océan et la colonie, et donc les dépenses énergétiques afin d'assurer l'élevage des poussins (Emmerson & Southwell, 2008 ; Barbraud et al., 2015), pouvant ainsi entraîner une baisse du succès reproducteur (Ropert-Coudert et al., 2014 ; Barbraud et al., 2015). Nous faisons donc l'hypothèse d'un effet négatif de fortes concentrations de glace de mer sur le succès reproducteur des manchots Adélie (ϕ_A). Nous attendons des effets similaires entre les labbes et les Adélie, témoignant d'un processus ascendant, et donc des effets négatifs de fortes concentrations de glace de mer sur les succès reproducteurs (ϕ , δ) des labbes.

De fortes anomalies de températures sont le reflet de mauvaises conditions climatiques pour le développement du zooplancton, et donc d'une plus faible disponibilité de nourriture pour les labbes, par répercussion le long du réseau trophique (Frederiksen et al., 2006 ; Barbraud et al., 2012 ; Weimerskirch et al. 2015 ; Hazen et al., 2019). Nous supposons ainsi un effet négatif de SSTa élevées pendant la période d'hivernage sur la survie des labbes (μ) mais aussi sur les paramètres de reproduction (β , ϕ , δ) par des processus de "carry-over effects", c'est-à-dire des processus rencontrés par un individu pendant une saison et qui vont influencer sa valeur sélective lors de la saison suivante (Norris, 2005 ; Harrison et al., 2011 ; O'Connor et al., 2014).

B- Analyses des différents effets

Afin d'évaluer les effets de la prédation, de la densité-dépendance intraspécifique et des variables climatiques sur les différents paramètres démographiques de labbes et des manchots Adélie, nous avons construit une série de régressions linéaires multivariées en inférence bayésienne.

Nous souhaitons expliquer les paramètres démographiques par différentes variables explicatives : abondances estimées par l'IPM des labbes et par le modèle à espaces d'états des manchots Adélie, les données environnementales [température de l'air entre septembre et novembre (T°_{SN}) et entre décembre et mars (T°_{DM}), concentration en glace de mer entre septembre et novembre (SIC_{SN}) et entre décembre et mars (SIC_{DM}) et anomalies de température à la surface de la mer pendant l'hivernage ($SSTa$)] et le nombre de poussins morts de manchots empereurs (N_{Pemp}).

$$\text{logit}(\gamma\text{param}_i) = \alpha + bN_{\text{adelie}} \times N_{\text{adelie}i} + bN_{\text{labbe}} \times N_{\text{labbe}i} + bN_{\text{Pemp}} \times N_{\text{Pemp}i} + bT^{\circ}_{SN} \times T^{\circ}_{SNi} + bT^{\circ}_{DM} \times T^{\circ}_{DMi} + bSIC_{SN} \times SIC_{SNi} + bSIC_{DM} \times SIC_{DMi} + bSSTa \times SSTai \quad (2)$$

de vraisemblance $\gamma\text{param}_i \sim N(\gamma\phi_B, \sigma^2_\gamma)$

avec param_i le paramètre démographique que l'on observe [μ , β , ϕ , ou δ selon l'état à la précédente saison de reproduction (reproducteur/non-reproducteur) pour les labbes, μ_A et ϕ_A pour les manchots Adélie], σ^2_γ la variance, α l'ordonnée à l'origine, bN_{adelie} , l'effet de la prédation sur les manchots Adélie, bN_{labbe} l'effet de la densité-dépendance intraspécifique, bN_{Pemp} l'effet du charognage sur les poussins morts de manchots empereurs, bT°_{SN} l'effet de la température de l'air entre septembre et novembre, bT°_{DM} l'effet de la température de l'air entre décembre et mars, $bSIC_{SN}$ l'effet de la concentration de glace de mer entre septembre et novembre, $bSIC_{DM}$ l'effet de la concentration de glace de mer entre décembre et mars, et $bSSTa$ l'effet des anomalies de température de surface de la mer pendant la période d'hivernage. On pose un prior non informatif pour chaque effet : $b_{\text{effet}} \sim N(0, -100)$.

Toutes les covariables ont été standardisées, les valeurs de pente sont donc comparables entre elles. Nous avons calculé les intervalles de crédibilité (CRI) à 80% pour les différents effets testés, ainsi que les probabilités d'avoir une valeur de pente négative (PN) ou d'avoir une valeur de pente positive (PP). Un effet est dit significatif lorsque sa probabilité d'être négatif (PN) est supérieur à 80% ou inférieur à 20% (équivalent à une probabilité d'être positif (PP) à 80%).

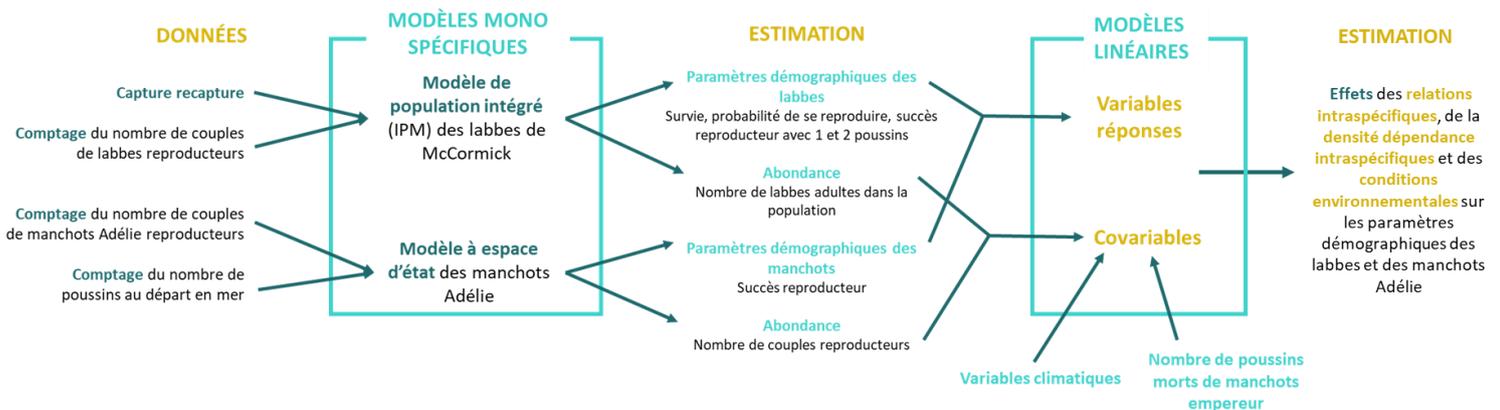


Figure 4 : Schéma synthétique des différents modèles et données utilisés dans cette étude

5- Implémentation des modèles

Les distributions bayésiennes *a posteriori* de chaque modèle (IPM, modèle à espaces d'états des manchots Adélie et régressions linéaires) ont été approximées par des algorithmes de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC). Deux chaînes MCMC de 30 000 itérations ont été effectuées et 20 000 ont été conservées pour l'analyse des résultats. Les diagnostics de convergence de Gelman Rubin (Brooks & Gelman, 1998) sont inférieurs à 1.5 (valeurs recommandées) pour chaque paramètre. Ces analyses ont été réalisées en utilisant JAGS (Plummer, 2014 ; version 4.3.0) et le programme R (R Core Team, 2020 ; R version 4.0.5).

RESULTATS

1 - IPM des labbes de McCormick

Le modèle *a posteriori* montre un bon ajustement aux données de comptage des couples reproducteurs de labbes de McCormick (Figure 5). On peut voir que le nombre d'individus reproducteurs a doublé en 30 ans.

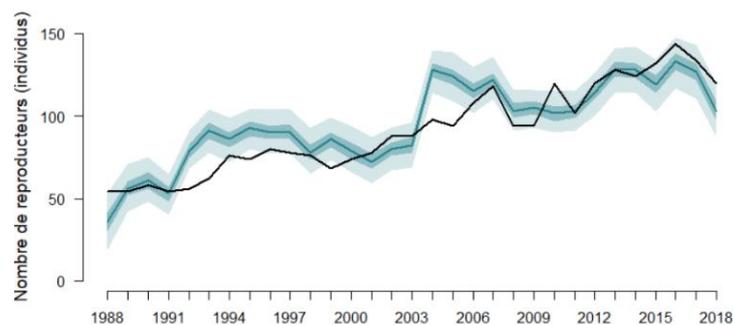


Figure 5 : Nombre d'individus reproducteurs estimé avec l'IPM (la ligne en bleu représente la moyenne et les zones en nuances de couleur représentent les intervalles de crédibilité de 50 % et 95 %) selon les années (1988-2018). La courbe noire représente le nombre observé de labbes reproducteurs (données de comptages).

Dans notre modèle, nous estimons les paramètres démographiques des labbes de McCormick selon leur statut reproducteur de l'année précédente : individus reproducteurs l'année précédente notés "labbes \bar{B} " et labbes non reproducteurs l'année précédente notés "labbes \overline{NB} ".

Tableau 2 : Valeurs estimées par le modèle IPM des différents paramètres démographiques des labbes de McCormick, selon le statut reproducteur de l'année précédente (B : reproducteur, NB : non reproducteur).

	μ		β		ϕ		δ	
	B	NB	B	NB	B	NB	B	NB
Moyenne	0.917	0.959	0.84	0.107	0.664	0.535	0.254	0.182
Ecart type	0.027	0.029	0.039	0.023	0.057	0.108	0.059	0.072
Erreur standard	0.004	0.004	0.008	0.006	0.03	0.024	0.014	0.005

La survie apparente (μ) des individus est constante pour les labbes \bar{B} ou labbes \overline{NB} (Figure 6). Elle est légèrement plus élevée pour les labbes \bar{B} (Tableau 2). La probabilité de se reproduire (β) est stable dans le temps et est beaucoup plus faible pour les labbes \overline{NB} . Le succès reproducteur (ϕ) est très similaire pour les deux statuts, légèrement plus élevé pour les labbes \bar{B} , avec une tendance temporelle décroissante pour tous les individus indépendamment de leurs statuts reproducteur de l'année

précédente. Le succès reproducteur avec 2 poussins (δ) est stable au cours du temps pour les labbes \bar{B} et labbes \bar{NB} .

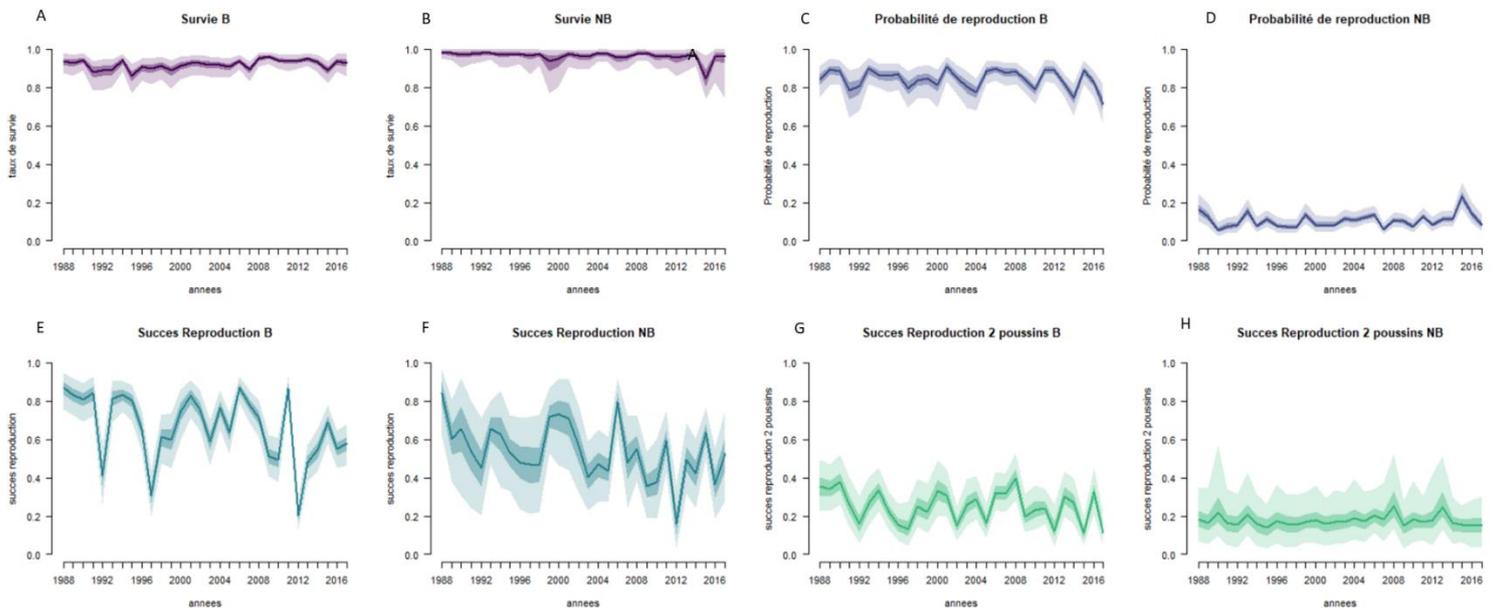


Figure 6 : Estimation des différents paramètres démographiques des labbes de McCormick au cours du temps (1988-2018) avec (A, B) la survie apparente μ , (C, D) la probabilité de se reproduire β , (E, F) le succès reproducteur ϕ , et (G, H) le succès reproducteur avec 2 poussins δ selon le statut reproducteur de l'année précédente : reproducteur (B), non reproducteur (NB) respectivement. La courbe colorée représente la médiane des distributions *a posteriori* et les zones colorées représentent les intervalles de crédibilité de 50% et 95% respectivement.

Dans le modèle, on estime aussi la probabilité de capture des labbes de McCormick. Elle est élevée et stable pour les labbes \bar{B} 0.949 ± 0.032 , et beaucoup plus faible pour les labbes \bar{NB} 0.241 ± 0.038 . On observe toutefois une tendance à l'augmentation de la probabilité de capture des labbes \bar{NB} (Figure 7).

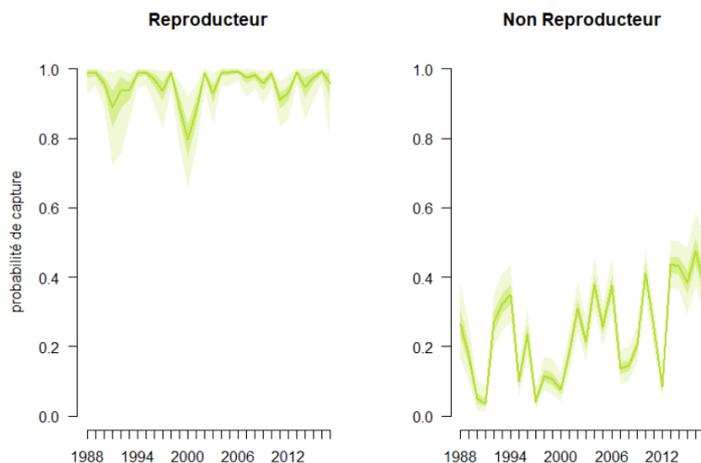


Figure 7 : Estimation de la probabilité de capture des labbes de McCormick selon le statut reproducteur de l'année précédente au cours du temps (1988-2018). La courbe colorée représente la médiane des distributions *a posteriori* et les zones colorées représentent les intervalles de crédibilité de 50% et 95% respectivement.

2- Modèle à espaces d'états des manchots Adélie

Le modèle *a posteriori* montre un très bon ajustement aux données de comptage des couples reproducteurs et des poussins au départ en mer de manchots Adélie (Figure 9A et 9B). On peut observer une augmentation du nombre d'individus reproducteurs à Pointe-Géologie.

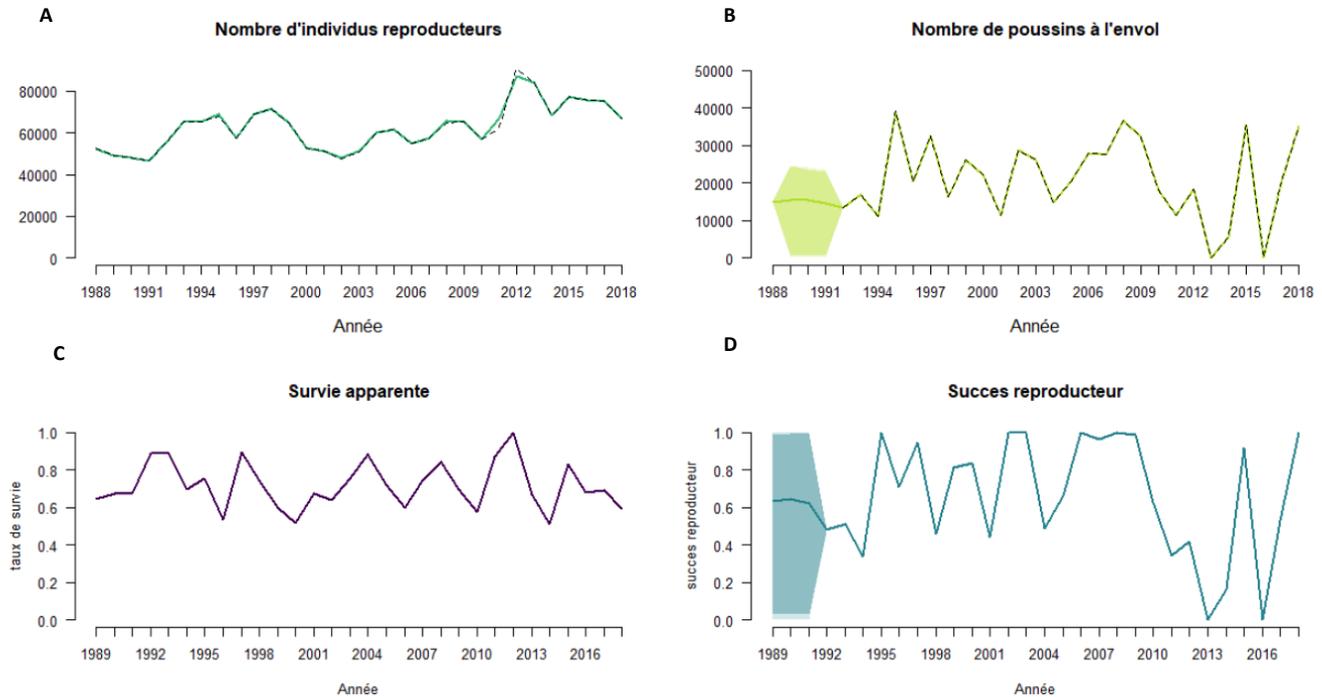


Figure 9 : Estimation du (A) nombre d'individus reproducteurs et du (B) nombre de poussins au départ en mer estimé par le modèle à espaces d'états au cours du temps (1988/2018). La courbe en pointillé noire représente le nombre observé de manchots reproducteurs et de poussin au départ en mer (données de comptages). Estimations de (C) la survie apparente (μ_A) et (D) du succès reproducteur (ϕ_A) des manchots Adélie. La courbe colorée représente la médiane des distributions *a posteriori* et les zones colorée représentent les intervalles de crédibilité de 50% et 95% respectivement. Les intervalles de crédibilité de 50% et 95% du succès reproducteur et du nombre de poussins estimé sont très larges pour les premières années car nous ne disposons pas d'observation du nombre de poussin au départ en mer pour ces années-là.

La survie apparente (μ_A) des manchots Adélie est stable au cours du temps (moyenne : 0.709 ± 0.128). Le succès reproducteur (ϕ_A) varie beaucoup selon les années, avec une valeur moyenne de 0.639 ± 0.300 .

3- Effets de la prédation, de la densité-dépendance intraspécifique et des variables climatiques sur les paramètres démographiques des labbes et des manchots Adélie

A- Labbe de McCormick

Les résultats obtenus pour l'estimation des différents effets estimés par les modèles linéaires sont résumés dans le tableau 3 et la figure 8.

Charognage sur les poussins de manchots empereurs : Un nombre important de poussins morts de manchots empereurs, a un effet positif sur la survie des labbes $\overline{NB} \mu_{NB}$ (0.163 ± 0.194 , PP = 82%), sur les succès reproducteurs des labbes $\overline{B} \phi_B$ (0.166 ± 0.206 , PP = 80%) et $\overline{NB} \phi_{NB}$ (0.216 ± 0.205 , PP = 87%) et sur le succès reproducteur avec 2 poussins des labbes $\overline{B} \delta_B$ (0.381 ± 0.217 , PP = 96%). On observe

aussi un effet significatif négatif du nombre de poussins morts sur la probabilité de se reproduire des labbes $\bar{B} \beta_B$ (-0.334 ± 0.243 , PN = 91%).

Prédation sur les manchots Adélie : On observe des effets négatifs significatifs du nombre de manchots Adélie reproducteurs sur la survie des labbes $\bar{B} \mu_B$ (-0.381 ± 0.277 , PN = 92 %) et des labbes $\bar{NB} \mu_{NB}$ (-0.216 ± 0.259 , PN = 81%), sur les succès reproducteurs des labbes $\bar{B} \phi_B$ (-0.704 ± 0.261 , PN = 99%) et $\bar{NB} \phi_{NB}$ (-0.4 ± 0.272 , PN = 94 %) ainsi que sur le succès reproducteurs avec 2 poussins pour les labbes $\bar{B} \delta_B$ (-0.545 ± 0.279 , PN = 97%).

Densité-dépendance intraspécifique : On observe un effet significatif négatif du nombre de labbes dans la population totale sur le succès reproducteur des labbes $\bar{NB} \phi_{NB}$ (-0.239 ± 0.261 , PN = 83%).

Tableau 3 : Estimation des coefficients de régressions entre les covariables (densité-dépendance intraspécifique, charognage des poussins de manchots empereurs, prédation sur les manchots Adélie, T°: de la température de l'air, SIC: de la concentration en glace de mer entre septembre et novembre et entre décembre et mars, SSta: anomalies de température à la surface de la mer du Japon entre mai et juin) sur les paramètres démographiques des labbes de McCormick (μ : survie apparente, β : probabilité de reproduction, ϕ : succès reproducteur, δ : succès reproducteurs avec 2 poussins) selon le statut reproducteur de l'année précédente, reproducteur (B) ou non reproducteur (NB). La valeur Estimation correspond à la valeur moyenne de l'effet estimé par le modèle (pente), 10% et 90% correspondent aux bornes de l'intervalle de crédibilité à 80% et PN correspond à la probabilité d'avoir une valeur négative. Les valeurs en gras sont les effets significatifs.

Parametre	Densité dépendance				Charognage sur les manchots empereurs				Prédation sur les manchots Adélie			
	Estimation	10%	90%	PN	Estimation	10%	90%	PN	Estimation	10%	90%	PN
μ_B	0.067	-0.281	0.421	0.403	-0.072	-0.345	0.198	0.629	-0.381	-0.727	-0.034	0.921
μ_{NB}	0.038	-0.268	0.338	0.431	0.163	-0.073	0.412	0.188	-0.216	-0.525	0.088	0.814
β_B	0.068	-0.328	0.459	0.413	-0.334	-0.650	-0.017	0.915	-0.068	-0.470	0.337	0.595
β_{NB}	-0.044	-0.442	0.334	0.556	-0.087	-0.406	0.219	0.649	0.229	-0.168	0.607	0.221
ϕ_B	0.045	-0.285	0.366	0.422	0.166	-0.090	0.426	0.200	-0.704	-1.032	-0.376	0.994
ϕ_{NB}	-0.239	-0.567	0.081	0.831	0.216	-0.039	0.467	0.130	-0.400	-0.731	-0.080	0.945
δ_B	-0.050	-0.383	0.289	0.580	0.381	0.117	0.651	0.031	-0.545	-0.888	-0.182	0.976
δ_{NB}	0.074	-0.332	0.492	0.420	-0.126	-0.452	0.202	0.679	-0.125	-0.556	0.295	0.643

Parametre	T° septembre-novembre				T° decembre-mars				SIC septembre-novembre			
	Estimation	10%	90%	PN	Estimation	10%	90%	PN	Estimation	10%	90%	PN
μ_B	0.187	-0.069	0.441	0.174	0.007	-0.277	0.279	0.481	-0.196	-0.481	0.102	0.800
μ_{NB}	0.378	0.114	0.616	0.020	0.011	-0.238	0.530	0.472	0.348	0.087	0.609	0.043
β_B	-0.045	-0.326	0.252	0.594	-0.104	-0.391	0.200	0.685	0.299	-0.038	0.625	0.132
β_{NB}	-0.100	-0.397	0.219	0.678	-0.053	-0.361	0.256	0.582	-0.223	-0.549	0.102	0.806
ϕ_B	0.166	-0.083	0.423	0.200	-0.262	-0.506	-0.101	0.912	-0.117	-0.387	0.159	0.710
ϕ_{NB}	0.131	-0.107	0.374	0.242	-0.330	-0.596	-0.086	0.952	-0.269	-0.547	0.008	0.891
δ_B	0.226	-0.031	0.475	0.132	-0.180	-0.432	0.082	0.820	-0.057	-0.358	0.228	0.589
δ_{NB}	0.074	-0.245	0.393	0.383	0.078	-0.255	0.410	0.379	0.046	-0.302	0.399	0.430

Parametre	SIC decembre-mars				SSTa			
	Estimation	10%	90%	PN	Estimation	10%	90%	PN
μ_B	0.700	0.338	1.066	0.011	-0.029	-0.261	0.207	0.566
μ_{NB}	-0.124	-0.453	0.200	0.686	-0.243	-0.448	-0.037	0.928
β_B	0.063	-0.350	0.470	0.433	-0.188	-0.443	0.081	0.827
β_{NB}	-0.057	-0.465	0.357	0.570	-0.150	-0.449	0.112	0.770
ϕ_B	-0.073	-0.426	0.279	0.605	0.045	-0.182	0.270	0.394
ϕ_{NB}	-0.171	-0.530	0.175	0.731	0.087	-0.129	0.309	0.310
δ_B	0.232	-0.205	0.666	0.233	0.271	0.029	0.511	0.078
δ_{NB}	0.323	-0.209	0.865	0.214	-0.069	-0.356	0.215	0.615

Température de l'air entre septembre et novembre : Des températures plus hautes pendant le printemps austral ont un effet positif sur la survie apparente des labbes $\bar{B} \mu_B$ (0.187 ± 0.229 , PP = 83%) et des labbes $\overline{NB} \mu_{NB}$ (0.387 ± 0.180 , PP = 98%), ainsi que sur le succès reproducteur des labbes $\bar{B} \phi_B$ (0.166 ± 0.194 , PP = 80%) et leur succès reproducteur avec deux poussins δ_B (0.226 ± 0.194 , PP = 87%).

Température de l'air entre décembre et mars : On observe un effet négatif de fortes températures pendant l'hiver austral sur le succès reproducteur des labbes $\bar{B} \phi_B$ (-0.262 ± 0.202 , PN = 91%) et deux poussins δ_B (-0.18 ± 0.205 , PN = 82%) ainsi que sur celui des labbes $\overline{NB} \phi_{NB}$ (-0.33 ± 0.199 , PN = 95%)

Concentration en glace de mer entre septembre et novembre : On remarque qu'une importante concentration en glace de mer au printemps a un effet négatif sur la survie des labbes $\bar{B} \mu_B$ (0.196 ± 0.229 , PN = 80%), ainsi que sur la probabilité de se reproduire β_{NB} (-0.223 ± 0.259 , PN = 80%) et sur le succès reproducteur des labbes $\overline{NB} \phi_{NB}$ (-0.269 ± 0.215 , PN = 89 %). On observe aussi un effet positif de cette concentration en glace sur la survie des labbes $\overline{NB} \mu_{NB}$ (0.378 ± 0.203 , PP = 0.96%) et sur la probabilité de se reproduire des labbes $\bar{B} \beta_B$ (0.299 ± 0.259 , PP = 87%).

Concentration en glace de mer entre décembre et mars : Une importante concentration de glace pendant l'été austral a un effet positif sur la survie des labbes $\bar{B} \mu_B$ (-0.7 ± 0.293 , PP = 99%)

Anomalies de température à la surface de la mer du Japon entre mai et juin : Lorsqu'il y a des anomalies de température positives pendant l'hivernage, on observe un effet négatif sur la survie des labbes $\overline{NB} \mu_{NB}$ (-0.243 ± 0.169 , PN = 92%) et sur la probabilité de se reproduire des labbes $\bar{B} \beta_B$ (-0.188 ± 0.214 , PN = 82%). On observe aussi un effet positif de ces anomalies positives sur le succès reproducteur avec deux poussins des labbes $\bar{B} \delta_B$ (0.271 ± 0.185 , PP = 93%).

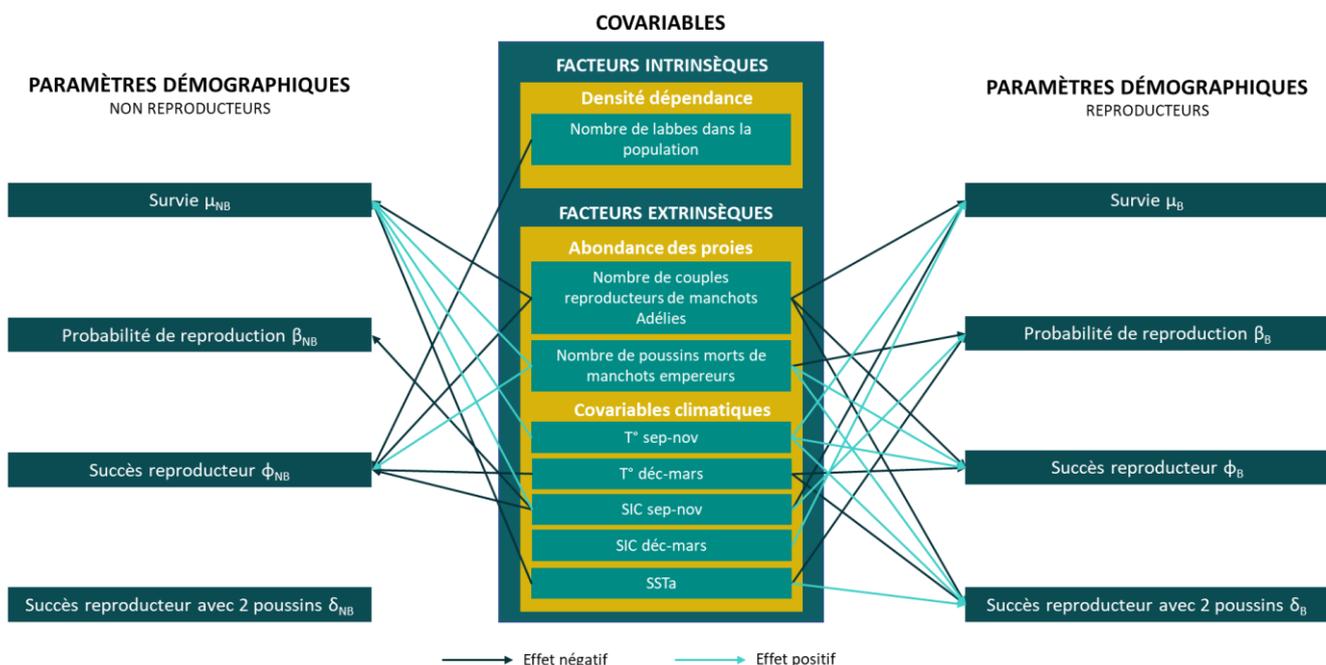


Figure 8 : Schéma récapitulatif des effets des facteurs intrinsèques (densité-dépendance intraspécifique) et extrinsèques (abondance des proies : nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie et de poussins morts de manchots empereur, covariables climatiques: (T°) température de l'air et (SIC) concentration en glace de mer entre septembre et novembre et entre décembre et mars, (SSTa) anomalies de température de la surface de la mer du Japon entre mai et juin) sur les paramètres démographiques des labbes de McCormick selon leur statut reproducteur de l'année précédente (reproducteur ou non reproducteur)

B- Manchots Adélie

Les estimations des différents effets par les modèles linéaires sont résumées dans le tableau 4 et la figure 10.

On observe un effet significatif négatif de la densité-dépendance au sein de la population de manchots adéliés (-0.458 ± 0.279 , PN= 95%), des conditions climatiques pendant l'été austral (décembre-mars), c'est-à-dire la température de l'air (-0.254 ± 0.192 , PN = 90%) et de la concentration en glace (-0.538 ± 0.273 , PN = 95%) sur le succès reproducteur des manchots Adélie ϕ_A . A l'opposé, on observe un effet positif des conditions climatiques au printemps (septembre-novembre) aussi bien pour les températures de l'air (0.33 ± 0.194 , PP = 97%) et la concentration en glace (0.275 ± 0.205 , PP = 95%), ainsi que de la prédation exercée par les labbes de McCormick (0.695 ± 0.217 , PP = 0.0215) sur le succès reproducteur des manchots Adélie ϕ_A .

Tableau 4 : Effets de la densité-dépendance intraspécifique, de la prédation par les labbes de McCormick, de la température de surface (T°) et de la concentration en glace de mer (SIC) entre septembre et novembre et entre décembre et mars sur le succès reproducteur ϕ_A des manchots Adélie. La valeur Estimation correspond à la valeur moyenne de l'effet estimé par le modèle (pente), 10% et 90% correspondent aux bornes de l'intervalle de crédibilité à 80% et PN correspond à la probabilité d'avoir une valeur négative. Les valeurs en gras sont les effets significatifs

Covariable	Succès reproducteur des manchots Adélie			
	Estimation	10%	90%	PN
Densité dépendance	-0.458	-0.803	-0.110	0.949
Prédation	0.695	0.256	1.113	0.021
T° septembre-novembre	0.330	0.073	0.590	0.054
T° décembre-mars	-0.254	-0.514	-0.006	0.909
SIC septembre-novembre	0.275	-0.052	0.594	0.133
SIC décembre-mars	-0.538	-0.950	-0.134	0.957

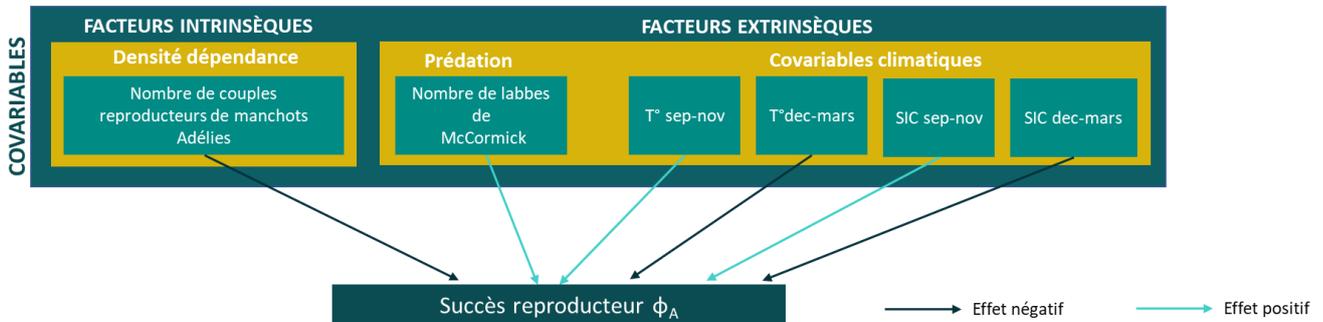


Figure 10 : Schéma récapitulatif des effets des facteurs intrinsèques (densité-dépendance intraspécifique) et extrinsèques (pression de prédation : nombre de labbes de McCormick, covariables climatiques : (T°) température de l'air et (SIC) concentration en glace de mer entre septembre et novembre et entre décembre et mars) sur le succès reproducteur ϕ_A des manchots Adélie.

DISCUSSION

L'objectif de notre étude était de comprendre les différents mécanismes influençant la dynamique d'un système proies-prédateur d'oiseaux marins. Notre étude a permis dans un premier temps d'estimer différents paramètres démographiques et les tailles de populations pour deux espèces

d'oiseaux marins : le labbe de McCormick et le manchot Adélie. Ces estimations nous ont permis d'analyser les effets des relations proies-prédateur, de la densité-dépendance intra spécifique et de l'environnement sur la dynamique de ce systèmes proies-prédateur. Notre système d'oiseaux marins semble être influencé majoritairement par des processus ascendants. Plus précisément, nos résultats montrent que la démographie des labbes de McCormick est particulièrement dépendante de l'abondance de ses proies, notamment des manchots Adélie, et des conditions environnementales pendant l'été austral. La démographie des manchots Adélie est principalement gouvernée par la pression de prédation et par les conditions environnementales en hiver.

1- Effet du statut reproducteur de l'année précédente

Nos résultats montrent une différence des paramètres démographiques des labbes de McCormick en fonction de leur statut reproducteur de l'année précédente. Les individus non reproducteurs l'année précédente (labbes \overline{NB}) représentent une partie importante de la population de labbes (Annexe 3). Il s'agit en grande partie d'individus ayant atteint la maturité sexuelle mais qui ne se reproduisent pas (Penteriani et al., 2011). Cela peut être dû à de mauvaises conditions physiologiques (maladies, peu de réserves énergétiques), d'individus n'ayant pas de partenaire ou de territoires de reproduction (Ashmole, 1963), ou d'individus sautant une saison de reproduction. Sauter la reproduction lorsque les conditions physiques ou environnementales sont mauvaises est une stratégie très courante chez les oiseaux marins afin de maximiser leur valeur sélective (Erikstad et al., 1998 ; Jenouvrier et al., 2005 ; Cubaynes et al., 2011). Cette stratégie a pu être observée chez les labbes de Pointe-Géologie avec certains individus se reproduisant certaines années mais pas d'autres. Toutefois, le nombre d'individus sautant une saison de reproduction reste minoritaire, comparé au nombre d'individus non reproducteurs ne s'étant encore jamais reproduits. Les individus non reproducteurs représentent une part importante de la population, pouvant atteindre plus de la moitié des individus certaines années à Pointe-Géologie (Micol & Jouventin, 2001). Ils jouent ainsi un rôle non négligeable dans la dynamique de population (Penteriani et al., 2011).

A- Survie apparente

Nous nous attendions à observer une moins bonne survie pour les labbes \overline{NB} par rapport à celle des individus reproducteurs l'année précédente (labbes \overline{B}), due potentiellement à une moins bonne condition physique des labbes \overline{NB} (Ashmole, 1963). Cependant, nous observons une survie légèrement plus élevée pour les labbes \overline{NB} que pour les labbes \overline{B} . Ce résultat peut mettre en évidence les coûts énergétiques liés à la reproduction (Williams, 1966 ; Stearns, 1992). L'élevage des poussins impose aux parents une augmentation de la dépense énergétique (Drent & Daan, 1980 ; Weimerskirch, 1990). L'énergie dépensée par les parents pour garantir la survie de leurs progénitures, pour les nourrir et défendre leur territoire (Townsend & Anderson, 2006) augmente au fil de la saison de reproduction (Weimerskirch & Lys, 2000) ce qui a un effet négatif sur la condition corporelle des labbes \overline{B} (Grilli et al., 2018) et donc sur leur survie. Les labbes \overline{NB} n'ayant pas d'investissements énergétiques dans la reproduction auraient donc plus de réserves énergétiques disponibles, une meilleure condition corporelle et ainsi une survie plus élevée (Ainley et al., 1990). Toutefois, les résultats entre la survie des labbes \overline{B} et \overline{NB} restent très similaires, la survie des labbes \overline{B} étant aussi très haute. On peut donc supposer que le coût énergétique de la reproduction n'est pas très élevé chez les labbes de McCormick.

B- Succès reproducteur

Le nombre de sites de reproduction de bonne qualité sur l'archipel étant limité et les labbes étant des oiseaux longévifs, il peut être très difficile pour les individus non reproducteurs d'avoir accès à un territoire pour tenter de se reproduire (Young, 1972 ; Pacoureau et al., 2018). Cette hypothèse est conforme à nos résultats qui montrent une probabilité de reproduction très faible des labbes \overline{NB} par rapport à celle des labbes \overline{B} . On observe aussi que le succès reproducteur ou la probabilité d'avoir deux

poussins sont légèrement inférieurs chez les labbes \overline{NB} comparés aux labbes \overline{B} . Effectuant souvent leur première reproduction, les labbes \overline{NB} sont moins expérimentés dans l'élevage des poussins et à la défense de leur territoire, conduisant à davantage d'échecs reproducteurs.

C- Facteurs extrinsèques

Les différences observées de réponses des paramètres démographiques face aux facteurs extrinsèques étudiés ici comme l'abondance des proies et les conditions climatiques entre labbes \overline{B} et labbes \overline{NB} pourraient laisser supposer des différences dans les stratégies de recherches alimentaires se répercutant l'année suivante par des processus de carry-over.

2- Relations interspécifiques

Nous avons prédit une amélioration des performances reproductives (probabilité de reproduction et succès reproducteur) et une survie plus élevée lorsque la nourriture est abondante (œufs et poussins de manchots Adélie et poussins morts de manchots empereurs). Notre étude a mis en évidence un effet direct de l'abondance de certaines proies majoritaires sur les paramètres démographiques des labbes. Les effets liés à l'abondance des manchots Adélie sur le succès reproducteur des labbes sont plus importants que les effets liés à l'abondance des manchots empereurs.

A- Charognage sur les manchots empereurs

Nos résultats montrent un effet positif du nombre de poussins morts de manchots empereurs sur le succès reproducteur et sur la probabilité d'avoir deux poussins des labbes \overline{B} , ainsi que sur le succès reproducteur des labbes \overline{NB} . Pour assurer l'élevage des poussins, les labbes ont besoin d'énormément de réserves énergétiques (Williams, 1966). En effet, l'élevage est particulièrement coûteux en énergie (Drent & Daan, 1980), ce qui affecte leur condition corporelle (Grilli et al., 2018). Il est donc indispensable pour les reproducteurs d'avoir une bonne condition corporelle en début de reproduction afin de garantir le bon déroulé de celle-ci. Majoritairement consommés en début de saison de reproduction, avant que les manchots Adélie arrivent (Pacoureaux, 2018), les poussins morts de manchots empereurs semblent être une ressource alimentaire importante pour les labbes. Disponibles facilement, les poussins morts étant accessibles sur la surface de la banquise, cette ressource permettrait aux labbes d'acquérir une bonne condition corporelle en début de reproduction et de ainsi mieux élever leurs poussins.

De même, une nourriture abondante au début de la saison de reproduction augmenterait la proportion d'individus atteignant une condition corporelle suffisante pour assurer la reproduction, et on observerait alors une augmentation de la probabilité de reproduction, comme observé chez plusieurs espèces telles l'otarie du Cap, *Arctocephalus pusillus* (Guinet et al., 1998), le python d'eau *Liasis fuscus* (Madsen & Shine, 1999), l'oie des neiges *Anser caerulescens* (Reed et al., 2004) ou encore le bouquetin *Capra ibex* (Toügo et al., 2002). Cependant, nous obtenons un résultat contre-intuitif : le nombre de poussins morts de manchots empereurs a un effet négatif sur la probabilité des labbes \overline{B} à se reproduire. Cet effet négatif pourrait être indirectement lié à l'abondance des proies et refléter davantage la réponse à des conditions climatiques jouant la fois sur le nombre de poussins morts et sur la probabilité de se reproduire des labbes. De fortes étendues et concentrations de glace pendant la période d'élevage des poussins empereurs ont un effet négatif sur le succès reproducteur des manchots (Massom et al., 2009 ; Jenouvrier et al., 2012). Ces mêmes conditions pourraient affecter les labbes en début de saison de reproduction, et donc diminuer leur probabilité à se reproduire.

On observe aussi un effet positif du nombre de poussins morts de manchots empereurs sur la survie des labbes \overline{NB} . On peut ainsi supposer que les individus \overline{NB} se nourrissent, pour leur consommation

personnelle, davantage de carcasses de poussins empereurs que les labbes \bar{B} . Cela pourrait indiquer des stratégies de recherches alimentaires différentes entre les individus reproducteurs et non reproducteurs.

B- Prédation sur les manchots Adélie

Les labbes de McCormick de Pointe-Géologie sont dépendants des manchots Adélie comme ressources alimentaires pendant la saison de reproduction. Nicher près des colonies de manchots pourrait apporter une certaine sécurité alimentaire aux labbes (Ainley, 2002) et une stabilité temporelle de la disponibilité de cette ressource alimentaire du fait que les manchots reviennent aux mêmes endroits tous les ans pour se reproduire (Pezzo et al., 2001). La plupart des territoires des labbes incluent une ou plusieurs colonies de manchots Adélie qui constituent le garde-manger des labbes et qu'ils défendent farouchement contre d'autres labbes (Trillmich, 1978). Nous avons supposé que plus le nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie est important, plus il y a de nourriture disponible pour les labbes, ce qui impacterait positivement leur survie et leurs paramètres de reproduction. Cependant, nos résultats montrent un effet négatif du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie sur la survie et sur le succès reproducteur des labbes \bar{B} et \overline{NB} , ainsi que sur le succès reproducteur avec deux poussins des labbes \bar{B} , et aucun effet sur les probabilités de se reproduire.

L'effet négatif sur la survie et les paramètres de reproduction des labbes \bar{B} pourrait être dû à de la compétition entre les labbes pour les œufs et les poussins des manchots. Des combats territoriaux entre labbes, pouvant entraîner leurs morts ont déjà été observés lorsque leurs territoires sont proches d'une ou plusieurs colonies de manchots.

Pacoureaux et al. (2019) ont mis en évidence un effet positif du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie sur la probabilité de reproduction des individus âgés de plus de 7 ans, sur la même population de labbes. Lorsque le nombre de couples reproducteurs dans la population de labbes augmente, les individus moins expérimentés ou moins combattifs se reproduisent sur des sites de moins bonnes qualités (McPeck et al., 2001 ; Kokko et al., 2004), ce qui pourrait augmenter les échecs reproducteurs (Pacoureaux et al., 2019). Cependant, Pacoureaux et al. (2019) ont utilisé un modèle différencié en classes d'âge, ce qui n'est pas le cas dans notre modèle où les paramètres démographiques sont exprimés uniquement selon le statut reproducteur, ce qui pourrait masquer l'effet du nombre de couples de manchots sur la probabilité de se reproduire.

Si l'on a longtemps pensé que les labbes étaient dépendants des colonies de manchots Adélie pendant leur saison de reproduction et que le nombre de couple d'Adélie serait la limitation principale de la croissance des populations de labbes (Sladen, 1958 ; Eklund, 1961), on sait aujourd'hui que ce n'est pas le cas. En effet, il existe des colonies de labbes indépendantes des colonies de manchots (Ainley et al., 1986 ; Young, 1994). Dans certaines localités, des labbes ont été observés se nourrissant exclusivement de pétrels (Barbraud, 1999) ou majoritairement en mer pendant la saison de reproduction (Hemmings, 1984). Par exemple, lorsque les labbes de McCormick vivent en sympatrie avec les labbes subantarctiques (*Catharacta lonnbergi*), les labbes de McCormick consomment généralement plus de poissons, tandis que les labbes subantarctiques consomment avant tout d'autres oiseaux dont des manchots (Trivelpiece & Volkman, 1982 ; Hemmings, 1984 ; Pietz, 1987 ; Malzof & Quintana, 2008 ; Montalti et al., 2009). Cette variété de régimes alimentaires pourrait expliquer les différences de réponses face aux facteurs extrinsèques que l'on observe entre labbes \bar{B} et labbes \overline{NB} . Les labbes \overline{NB} consomment peut-être moins de manchots Adélie que les labbes \bar{B} car les manchots sont farouchement gardés par les couples de labbes reproducteurs (Young, 1963). Les labbes \overline{NB}

seraient ainsi contraints de se nourrir à partir d'autres ressources de nourriture pendant la saison de reproduction.

C- Effet de la pression de prédation sur le succès reproducteur des manchots Adélie

Nous supposons un effet négatif du nombre de labbes sur le succès reproducteur des manchots Adélie dû à la prédation des labbes sur les œufs et les poussins. Cependant, au vu du très faible nombre de labbes comparé au nombre de couples d'Adélie présents à Pointe-Géologie (en moyenne 60 couples de labbes et 35000 couples de manchots Adélie), nous nous attendions à un effet faible de cette prédation. En effet, des résultats précédents indiquent que les labbes n'auraient pas d'impact majeur sur la reproduction des manchots (Young, 1994 ; Ainley, 2002). Ainley (2002) suppose même que les labbes auraient un rôle majoritairement de charognards, se nourrissant des œufs et poussins perdus de manchots, mais aussi des poussins les plus faibles qui n'auraient sûrement pas survécu jusqu'à leur départ en mer. La prédation par les skuas ne représenterait que 1 à 2% des causes de mortalité des œufs et des poussins de manchots Adélie (Sladen, 1958 ; Ainley, 2002).

Cependant, nos résultats montrent un effet positif du nombre de labbes sur le succès reproducteur des manchots. Ceci pourrait être dû à un effet indirect des conditions environnementales favorisant à la fois un plus grand nombre de labbes et un meilleur succès reproducteur de manchots.

La prédation des labbes pourrait aussi avoir un effet positif direct. En prédatant les individus les plus faibles avec peu de chances de survie, les labbes diminuent le nombre de poussins par couvée ce qui permet aux parents de centrer tous leurs efforts et investissements énergétiques sur un seul poussin au lieu de deux, réduisant ainsi le risque d'échouer leur reproduction sur les deux poussins (Weimerskirch, 2002).

3-Densité-dépendance intraspécifique

La densité-dépendance est un processus clé de la dynamique des populations d'oiseaux (Turchin, 1995 ; Newton, 1998). Plus le nombre d'individus présents au même endroit est important plus la compétition intraspécifique pour les ressources (Charnov et al., 1976), les comportements territoriaux (Rodenhouse et al., 1997) et la transmission de maladies ou de parasites augmentent (Coulson, 2002).

A- Effet de la densité-dépendance sur la dynamique des labbes de McCormick

Les labbes de McCormick sont des oiseaux très territoriaux qui défendent farouchement leur territoire dès leur arrivée à la colonie jusqu'à la fin de la saison de reproduction (Spellerberg, 1971). Un effet négatif de cette densité-dépendance, lié au nombre limité de sites de reproduction de qualité a été mis en évidence chez plusieurs espèces d'oiseaux longévifs présentant des comportements territoriaux, comme le pygargue à tête blanche *Haliaeetus leucocephalus* (Turrin & Watts, 2014), le labbe subantarctique *Catharacta lonnbergi* (Phillips et al., 2004 ; Quéroué et al., 2021), le grand labbe *Catharacta skua* (Furness, 2015), et le vautour fauve *Gyps fulvus* (Fernandez et al., 1998). Défendre un territoire peut être coûteux en énergie et peut limiter l'investissement énergétique dans la reproduction, ou augmenter les risques de mortalité lors des combats (Pacoureaux et al., 2018).

Au vu de la promiscuité des nids à Pointe-Géologie (environ 70 couples sur 2 km²) et de la proximité avec des individus non reproducteurs, nous avons supposé un effet fort de la densité-dépendance sur les paramètres démographiques des labbes. Nos résultats montrent que la densité-dépendance aurait un effet négatif uniquement sur le succès reproducteur des labbes \overline{NB} . Lorsqu'il y a plus de couples reproducteurs, il y a probablement moins de sites de bonne qualité disponibles. Les labbes \overline{NB} , souvent moins expérimentés et/ou avec une capacité de compétition inférieure, seraient alors

relégués à des sites de moins bonnes qualités (Dhondt et al., 1992 ; Ferrer & Donazar, 1996 ; Krüger & Lindström, 2001 ; McPeck et al., 2001 ; Kokko et al., 2004), c'est-à-dire des nids plus exposés aux vents et aux accumulations des eaux de ruissellement issues de la fonte des glaces et de la neige, ce qui pourrait augmenter les échecs reproducteurs.

Pacoureaux et al. (2019) ont mis en évidence un effet négatif de la densité-dépendance sur la probabilité de reproduction des individus âgés de plus de 7 ans, sur cette même population. Plus le nombre de couples dans la population est important, moins les labbes se reproduisent. Cependant, Pacoureaux et al. (2019) ont utilisé un modèle différencié en classes d'âge et non selon le statut reproducteur. Dans notre étude, tous les âges depuis la première reproduction sont confondus, ce qui pourrait empêcher la détection de cet effet sur la probabilité de se reproduire.

B- Effet de la densité-dépendance sur le succès reproducteur des manchots Adélie

Nous avons mis en évidence un effet négatif du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie sur leur succès reproducteur. Lors de la saison de reproduction, les manchots Adélie de Pointe-Géologie recherchent leur nourriture et celle de leurs poussins dans une zone géographique relativement restreinte à quelques kilomètres ou dizaines de kilomètres des colonies (Widmann et al., 2015). Ainsi, un nombre plus important de manchots reproducteurs accentuerait la compétition pour les ressources alimentaires disponibles ainsi que les dépenses énergétiques, ce qui pourrait nuire à la croissance des poussins, et conduire à des échecs reproducteurs (Ballance et al., 2009). De plus, comme pour les labbes, les emplacements favorables pour les colonies de manchots Adélie sont limités. Ainsi, si la population reproductrice est importante, certains couples peuvent être contraints à occuper des sites de reproduction de mauvaise qualité, ce qui peut diminuer leur succès reproducteur (Dhondt et al., 1992 ; Ferrer & Donazar, 1996 ; Krüger & Lindström, 2001 ; McPeck et al., 2001 ; Kokko et al., 2004).

4- Effets des variables climatiques sur les paramètres démographiques des labbes et des manchots Adélie

Nos résultats montrent que ces deux populations d'oiseaux marins sont affectées par des facteurs environnementaux mais que ces facteurs n'affectent pas les paramètres démographiques de la même façon.

A- Conditions environnementales pendant le printemps austral

A1. Effets positifs sur les paramètres démographiques des labbes

On observe un effet positif de la température de l'air plus haute au printemps (septembre-novembre) sur la survie des labbes \bar{B} et \overline{NB} , ainsi que sur le succès reproducteur des labbes \bar{B} . Nous avons supposé ce résultat car lorsque l'air est plus chaud, les dépenses énergétiques engendrées par la thermorégulation sont moins importantes, ce qui pourrait garantir une meilleure condition corporelle en début de reproduction, et donc un coût de reproduction inférieur (Dunn et al., 2020).

Nous observons également un effet positif des fortes concentrations de glace de mer (SIC) sur la survie des labbes \overline{NB} . Lorsque la banquise est plus étendue, les manchots empereurs doivent effectuer des allers-retours beaucoup plus longs et plus loin pour chercher de la nourriture, ce qui entraîne une mortalité plus importante des poussins (Massom et al., 2009). Celle-ci pourrait bénéficier aux labbes \overline{NB} et à leur survie, ce qui pourrait corroborer l'hypothèse que les non reproducteurs utilisent

davantage les poussins morts de manchots empereurs comme ressources alimentaires que les labbes \bar{B} .

De fortes SIC aux printemps semblent aussi avoir un effet positif sur la probabilité de reproduction des labbes \bar{B} . De fortes SIC pourraient être la conséquence de conditions favorables pour les labbes, qui permettraient à plus d'individus d'atteindre une conditions corporelle suffisante pour la reproduction.

A2. Effets négatifs sur les paramètres démographiques des labbes

Nos résultats montrent que d'importantes SIC au printemps ont un effet négatif sur la survie des labbes \bar{B} et sur la probabilité de reproduction et le succès reproducteur des labbes \overline{NB} . Ces effets négatifs pourraient être des effets de densité-dépendance, liée à l'effet positif des SIC sur la probabilité de se reproduire des labbes \bar{B} . En effet, lorsqu'un nombre plus important de labbes \bar{B} se reproduisent, les sites de reproduction de bonnes qualités étant limités, cela va réduire les chances pour les labbes \overline{NB} d'accéder à la reproduction ou de réussir à élever leurs poussins. De plus, les labbes étant des oiseaux territoriaux, la compétition pour les sites de reproduction peut entraîner des combats, pouvant parfois aller jusqu'à la mort (Spellberg, 1971 ; Pacoureau, 2018). Ceci augmenterait la mortalité et affecterait la condition physique des labbes \bar{B} en début de reproduction.

A3. Effets sur les paramètres démographiques des manchots Adélie

Concernant les manchots Adélie, on observe que les conditions environnementales au printemps (température de l'air et concentration en glace de mer) ont un effet positif sur le succès reproducteur. Ces résultats sont en accord avec nos prédictions. Lorsque la température de l'air est plus haute et la banquise plus étendue en début de saison de reproduction, cela traduit des conditions environnementales meilleures (moins de coûts de thermorégulation et une meilleure disponibilité alimentaire), qui permettraient aux Adélie de développer une meilleure condition corporelle en début de saison de reproduction et ainsi d'avoir un meilleur succès de reproduction.

B- Conditions environnementales pendant l'été austral

On observe un effet négatif de hautes températures de l'air entre décembre et mars sur les succès reproducteurs des labbes et des manchots Adélie. De fortes températures pourraient être la conséquence d'autres variables climatiques (vent, ou courant océanique par exemple) engendrant des baisses dans la disponibilité alimentaire comme le krill. S'il y a moins de ressources marines, cela pourrait avoir un impact important sur le succès reproducteur des deux espèces étudiées ici. De fortes températures de l'air pourraient aussi augmenter la probabilité d'avoir de la pluie en Terre Adélie, ce qui pourrait augmenter la mortalité des poussins (Ropert-Coudert et al., 2014).

Le succès reproducteur des manchots Adélie est aussi impacté par de fortes concentrations de glaces pendant l'été austral (décembre-mars). Cette période coïncide avec l'élevage des poussins pour les manchots, pendant laquelle les parents doivent effectuer de nombreux allers-retours entre l'océan et la colonie pour chercher de la nourriture. Si la banquise est trop étendue, les parents doivent se déplacer beaucoup plus loin, ce qui diminue la fréquence de nourrissage des poussins et augmente les risques de mortalité (Ainley, 2002 ; Emmerson & Southwell, 2008 ; Ropert-Coudert, 2014 ; Barbraud, 2015). Cette forte mortalité des poussins de manchots Adélie pourrait expliquer l'effet positif des SIC sur la survie des labbes reproducteurs. En fin de saison de reproduction, les labbes pourraient ainsi profiter de la forte disponibilité alimentaire offerte par la mortalité des poussins de manchots pour compenser les coûts énergétiques liés à la reproduction et à l'élevage des poussins.

Lorsque l'on observe les tailles des effets, on remarque que la concentration de la glace de mer en été a un effet très important sur la survie des labbes \bar{B} . Ce résultat met en lumière l'important coût énergétique lié à la reproduction et à l'élevage des poussins, d'autant plus fort lorsque les conditions climatiques sont mauvaises ou que les ressources alimentaires sont faibles (Jenouvrier et al., 2005). On remarque aussi un effet important de cette concentration en glace sur le succès reproducteur des manchots Adélie, ce qui appuie l'hypothèse que l'étendue de la banquise est une contrainte majeure lors de la saison de reproduction de cette espèce, en conditionnant la disponibilité alimentaire et les coûts énergétiques alloués à la reproduction.

C- Conditions environnementales pendant la période d'hivernage

De fortes anomalies de températures à la surface de la mer (SSTa) sont généralement le reflet de mauvaises conditions trophiques au sein des écosystèmes marins (Barbraud et al., 2012 ; Weimerskirch et al., 2015). Nos résultats montrent que des SSTa élevées pendant la période d'hivernage ont un effet négatif sur la survie des labbes \bar{NB} et sur la probabilité de se reproduire des labbes \bar{B} . Cela pourrait indiquer que les changements dans la disponibilité des ressources alimentaires dus aux hautes SSTa ont un effet sur la condition corporelle des labbes qui se répercutent par des processus de "carry-over effects" pendant la saison de reproduction (Norris, 2005 ; Harrison et al., 2011 ; O'Connor et al., 2014). En effet, afin de maximiser leur valeur sélective, les oiseaux marins de plus faible condition corporelle ont tendance à ne pas se reproduire (Erikstad et al., 1998 ; Jenouvrier et al., 2005 ; Cubaynes et al., 2011).

On observe aussi un effet positif des SSTa sur le succès reproducteur avec deux poussins des labbes reproducteurs. Cet effet semble contre-intuitif. Toutefois il pourrait être lié à l'effet négatif des SSTa sur la probabilité de se reproduire. En effet, si lors des années de fortes anomalies de SSTa on a une plus faible probabilité de reproduction due à de plus faibles conditions corporelles, cela peut indiquer que seuls les individus en très bonne condition corporelle ou particulièrement expérimentés à la reproduction se reproduisent. Cela réduirait aussi la compétition, ce qui permettrait d'augmenter la probabilité d'observer un succès reproducteur sur deux poussins.

5- Limites et perspectives

Notre étude a mis en évidence le rôle de processus ascendants dans la dynamique de ce système proies-prédateur : la dynamique des labbes de McCormick et des manchots Adélie est majoritairement gouvernée par les ressources alimentaires, et donc par les conditions environnementales dont les effets se répercutent sur l'ensemble du réseau trophique par des processus ascendants.

Toutefois les conclusions et hypothèses que nous formulons ici, restent spécifiques à ce système proies-prédateur de l'archipel de Pointe-Géologie et ne sont pas nécessairement applicables à l'échelle des espèces ou à d'autres systèmes similaires dans d'autres localités géographiques (Pezzo et al., 2001 ; Montalti et al., 2009). En effet, bien que notre étude éclaire notre compréhension de ce système proies-prédateur, il existe de nombreux autres paramètres et processus qui peuvent impacter la démographie des labbes et des manchots mais que nous n'avons pas identifiés ici (Godfray & May, 2014). Ainsi, des individus d'autres populations évoluant dans un système similaire mais dans une localité différente peuvent être soumis à d'autres processus et facteurs environnementaux. Des individus des mêmes espèces peuvent aussi évoluer dans des systèmes différents avec d'autres ressources alimentaires ou d'autres types d'interactions avec d'autres espèces partageant une niche écologique similaire. C'est par exemple le cas en Antarctique entre les labbes de McCormick et les labbes subantarctique (Trivelpiece & Volkman, 1982 ; Hemmings, 1984 ; Pietz, 1987 ; Malzof &

Quintana, 2008 ; Montalti et al., 2009) ou entre manchots Adélie et manchots à jugulaires (Lynnes et al., 2002).

Estimer et comprendre en détail les mécanismes très complexes entre les conditions environnementales et leurs effets sur la démographie des labbes et des manchots reste un véritable défi. Plusieurs études ont mis en évidence des effets multi-facteurs des conditions climatiques sur la démographie des oiseaux marins, impliquant parfois des réponses décalées dans le temps, indirectes, ou non linéaires (Jenouvrier, 2013), que nous n'avons pas pris en compte ici. Il pourrait être intéressant de développer la compréhension de ces mécanismes environnementaux en utilisant des modèles non linéaires ou avec un décalage dans le temps.

Notre objectif ultime était initialement de rassembler les deux modèles monospécifiques (labbes de McCormick et manchot Adélie) en un modèle IPM multi-spécifique, tout en utilisant des covariables climatiques et la covariable manchot empereur, et ce afin de pouvoir évaluer les rôles des effets des interactions proies-prédateur, de la densité-dépendance intraspécifique et des covariables climatiques dans ce système proies-prédateur avec une approche unifiée. L'intérêt des IPM multi-spécifiques est qu'ils permettent de quantifier des interactions au sein des espèces et entre les espèces tout en intégrant des covariables climatiques et sont ainsi très bien adaptés à notre question. Cela nous permettrait d'utiliser les abondances estimées par le modèle pour une espèce pour analyser ses effets sur les paramètres démographiques de l'autre espèce aussi estimé par le même modèle. L'utilisation d'une unique analyse permet de tenir compte de toutes les sources d'incertitudes. Incorporer plusieurs sources de données différentes permettrait de développer des modèles écologiques complexes et d'étudier l'effet de nombreuses covariables tout en propageant l'incertitude liée aux données et au modèle (Péron & Koons, 2012 ; Barraquand & Gimenez, 2019 ; Quéroué et al., 2021). Cependant, la réalisation de ce modèle IPM multi-spécifique, demandant un temps de calcul de plusieurs jours, n'a pas pu être utilisée pour présenter les résultats dans ce rapport. De plus dans nos modèles linéaires, nous avons utilisé comme covariables la moyenne *a posteriori* du nombre des labbes adultes dans la population et du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie estimés par nos modèles. Cependant, tester les effets en dehors des différents modèles ne permet pas de prendre en compte l'incertitude dans l'estimation des paramètres et l'erreur associée à chacune de ces covariables. Assembler les 3 types de modèles utilisés ici (IPM des labbes, modèle à espaces d'états des manchots Adélie et modèles linéaires) en un seul IPM multi-spécifique serait un moyen de prendre en compte cette incertitude liée aux données, et de la propager à toutes les étapes.

D'autre part, la construction d'un IPM multi-spécifique reste contrainte par les données disponibles. Si nous avions des données de capture-recapture également disponibles sur les manchots Adélie nous aurions pu affiner l'impact de la prédation, de la densité-dépendance et des variables climatiques sur la dynamique de cette espèce, par exemple en identifiant des classes d'âge plus sensibles à certains paramètres que d'autres. Une autre perspective intéressante serait l'étude des effets des conditions climatiques pendant les premières années de vie des labbes et des manchots Adélie qui pourrait être déterminante pour la survie des individus, leur probabilité à se reproduire à un certain âge et leurs succès reproducteur lors de leur première reproduction (Abadi et al., 2017). Toutefois, notre modèle reste relativement limité dans sa capacité à estimer les paramètres démographiques et l'abondance des stades juvéniles des labbes, dû au manque de données. En effet, les labbes ne reviennent à la colonie que lorsqu'ils atteignent leur maturité sexuelle (à partir de 4 ans) et nous n'avons aucune information pendant leur vie en mer. De plus, nous ne disposons pas de données de capture-recapture pour les manchots Adélie. Il nous est ainsi très difficile de tester les effets des conditions climatiques

rencontrées par les juvéniles sur leurs paramètres démographiques et l'impact sur la démographie de la population.

L'un des points intéressants de notre approche est l'estimation des paramètres démographiques selon le statut reproducteur de l'année précédente. Cela nous a permis de mettre en évidence des différences de réponse face aux facteurs climatiques entre reproducteurs et non reproducteurs. On peut ainsi penser que les stratégies de recherche alimentaire et les comportements des individus changent selon leur statut reproducteur. D'autres études ont mis en lumière des différences de réponse selon les classes d'âge des individus (Pardo et al., 2013 ; Pacoureau et al., 2019). Il serait alors intéressant de mélanger les deux approches en étudiant les réponses avec des paramètres démographiques des labbes de McCormick face aux facteurs environnementaux à la fois selon la classe d'âge et le statut reproducteur. Cela nous permettrait de mieux comprendre le fonctionnement de la population de labbes.

Enfin, une perspective supplémentaire serait d'évaluer la contribution relative des différents effets étudiés ici sur le taux de croissance et la dynamique globale des populations de labbes de McCormick et de manchots Adélie de l'archipel de Pointe-Géologie. Cela nous permettrait de mieux comprendre les paramètres les plus susceptibles d'affecter la dynamique de ces espèces et comment anticiper leur évolution face à des changements dans l'environnement.

CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons cherché à mettre en évidence les effets des relations intra et interspécifiques et des conditions environnementales sur la démographie d'un prédateur, le labbe de McCormick et de l'une de ses proies principales, le manchot Adélie.

Notre étude apporte une compréhension supplémentaire des processus sous-jacents qui façonnent la dynamique de la population de labbes selon l'abondance de ses proies, la densité-dépendance intraspécifique et les conditions climatiques. Nous avons aussi mis en lumière une différence de réponses à ces différents facteurs selon le statut reproducteur de l'année précédente des individus. Ces résultats confirment le caractère résilient des labbes de McCormick aux conditions environnementales, le nombre de couples reproducteurs augmentant depuis plus de 30 ans en Terre Adélie malgré d'importantes variations dans l'abondance des proies et des conditions climatiques.

De même, nous avons pu mettre en évidence que le succès reproducteur des manchots était aussi soumis à des effets de la densité-dépendance, de la prédation et des conditions environnementales.

Ainsi, on peut conclure que la dynamique de ce système proies-prédateur est gouverné par des processus ascendants et par la densité-dépendance. Toutefois, ces processus restent encore complexes à évaluer et la dynamique de ces deux espèces dépend sûrement de nombreux autres paramètres non identifiés ici.

La prochaine étape de ce travail serait la réalisation d'un IPM multi-spécifique afin de prendre en compte les interactions des deux espèces et les covariables environnementales dans une seule analyse et ainsi améliorer notre compréhension des dynamiques des espèces et du fonctionnement de ce système, tout en prenant en compte l'incertitude liée aux données.

REFERENCES

- Abadi F, Barbraud C, Gimenez O** (2017) Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins, *Global Change Biology* **23**:1353-1359
- Ainley DG, Morrell SH, Wood RC** (1986) South Polar Skua Breeding Colonies in the Ross Sea Region, Antarctica. *Notornis* **33**: 155-163
- Ainley DG, Ribic CA, Wood RC** (1990) A Demographic Study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier. *Journal of Animal Ecology* **59**: 1-20
- Ainley DG** (2002) The Adélie penguin: bellwether of climate change. Columbia University Press
- Ashmole NP** (1963) The regulation of 172 numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* **103**: 458-473
- Ballance LT, Ainley DG, Ballard, Barton K** (2009) An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*. *Journal of Avian Biology* **40**: 279-288
- Barbraud C** (1999) Subspecies-Selective Predation of Snow Petrels by Skuas. *Oikos* **86**: 275-282
- Barbraud C & Weimerskirch H** (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**: 183-186
- Barbraud C, Gavriilo M, Mizin Y, Weimerskirch H** (2011) Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. *Antarctic Science* **23**: 461-468
- 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, Delord K, Weimerskirch H** (2015) Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. *Royal Society Open Science* **2**: 140456
- Barbraud C, Delord K, Bost CA, Chaigne A, Marteau C, Weimerskirch H** (2020) Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biology* **43**: 835-850
- Barraquand F, Gimenez O** (2019) Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species, *Ecological Modelling* **411**: 108713
- Barreau E, Ropert-Coudert Y, Delord K, Barbraud C, Kato-Ropert A** (2019) Scale matters: sea ice and breeding success of Adélie penguins. *Polar Biology* **42**: 1405-1410
- Besbeas P, Freeman SN, Morgan BJT, Catchpole EA** (2002) Integrating Mark-Recapture-Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. *Biometrics* **58**: 540-547
- Borboroglu PG & Boersma PD** (2015) Penguins: Natural History and Conservation. University of Washington Press
- Brooks SP & Gelman A** (1998) General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **7**: 434-455
- Charnov EL, Orians GH, Hyatt K** (1976) Ecological implications of resource depression. *American Naturalist* **110**: 247-259

- Cook ASCP, Dadam D, Mitchell I, Ross-Smith VH, Robinson RA** (2014) Indicators of seabird reproductive performance demonstrate the impact of commercial fisheries on seabird populations in the North Sea. *Ecological Indicators* **38**: 1-11
- Coulson JC** (2002) Colonial Breeding in Seabirds, *Biology of Marine Birds*, Chapter 5. CRC Marine Biology
- Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ** (2002) Environmental Change and Antarctic Seabird Populations. *Science* **297**: 1510-1514
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA, Gimenez O** (2011) To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letters* **7**: 303-306
- Daunt F, Afanasyev V, Adam A, Croxall JP, Wanless S** (2007) From cradle to early grave: Juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Animal Behaviour* **3**: 371-374
- Dhondt AA, Kempenaers B, Adriaensen F** (1992) Density-Dependent Clutch Size Caused by Habitat Heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* **61**: 643-648
- Drent RH & Daan S** (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* **68**: 225-252
- Dunn RE, Wanless S, Daunt F, Harris MP, Green JA** (2020) A year in the life of a North Atlantic seabird: behavioural and energetic adjustments during the annual cycle. *Scientific Reports* **10**: 5993
- Eklund CR** (1961) Distribution and Life History Studies of the South-Polar Skua. *Bird-Banding* **32**: 187-223
- Emmerson L, Southwell C** (2008) Sea ice cover and its influence on Adélie penguin reproductive performance. *Ecology* **89**: 2096-2102
- Emmerson L, Southwell C** (2011) Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *Oecologia* **167**: 951-965
- Emmerson L, Pike R, Southwell C** (2011) Reproductive consequences of environment-driven variation in Adélie penguin breeding phenology. *Marine Ecology Progress Series* **440**: 203-216
- Erikstad KE, Fauchald P, Tveraa T, Steen H** (1998) On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* **79**: 1781-1788
- Fay R, Weimerskirch H, Delord K, Barbraud C** (2015) Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* **84**: 1423-1433
- Fernandez C, Azkona P, Donazar JA** (1998) Density-dependent effects on productivity in the Griffon Vulture *Gyps fulvus*: the role of interference and habitat heterogeneity. *Ibis* **140**: 64-69
- Ferrer M & Donazar JA** (1996) Density-Dependent Fecundity by Habitat Heterogeneity in an Increasing Population of Spanish Imperial Eagles. *Ecology* **77**: 69-74
- Flores H, van Franeker JA, Siegel V, Haraldsson M, Strass V, Meesters EH, Bathmann U, Wolff WJ** (2012) The Association of Antarctic Krill *Euphausia superba* with the Under-Ice Habitat. *PLoS ONE* **7**: e31775
- Forcada J, Trathan PN, Reid K, Murphy EJ, Croxall JP** (2006) Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. *Global Change Biology* **12**: 411-423.

Frederiksen M, Edwards M, Richardson AJ, Halliday NC, Wanless S (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* **75**: 1259-1268

Fretwell PT, Trathan PN, Wienecke B, Kooyman GL (2014) Emperor Penguins Breeding on Ice shelves. *PLoS ONE* **9**: e85285

Furness RW (2015) Density dependence in seabirds: Great Skuas *Stercorarius skua* start to breed at a younger age when conditions are better. *Ringing & Migration* **30**: 43-50

Gimenez O, Lebreton JD, Gaillard JM, Choquet R, Pradel R (2012) Estimating demographic parameters using hidden process dynamic models. *Theoretical Population Biology* **82**: 307-316

Godfray H CJ & May M M (2014) Open questions: are the dynamics of ecological communities predictable? *BMC Biology* **12**: 22

Grande JM, Serrano D, Tavecchia G, Carrete M, Ceballos O, Díaz-Delgado R, Tella JL, Donazar JA (2009) Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. *Oikos* **118**: 580-590

Greig SA, Coulson JC, Monaghan P (1983) Age-Related differences in foraging success in the herring gull (*Larus Argentatus*). *Animal Behaviour* **31**: 1237-1243

Grilli MG, Pari M, Ibañez A (2018) Poor body conditions during the breeding period in a seabird population with low breeding success. *Marine Biology* **165**: 142

Grosbois V, Gimenez O, Gaillard JM, Pradel R, Barbraud C, Clobert J, Møller AP, Weimerskirch H (2008) Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews* **83**: 357-399

Guinet C, Roux JP, Bonnet M, Mison V (1998) Effect of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. *Canadian Journal of Zoology* **76**:1418–1424

Harrison XA, Blount JD, Inger R, Norris DR, Bearhop S (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* **80**: 4-18

Hazen EL, Abrahms B, Brodie S, Carroll G, Jacox MG, Savoca MS, Scales KL, Sydeman WJ, Bograd SJ (2019) Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Frontiers in Ecology and the Environment* **17**: 565-574

Hemmings (1984) Aspects of the breeding biology of McCormick's Skua *Catharacta maccormicki* at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey* **65**: 65-79

Hinke JT, Trivelpiece SG, Trivelpiece WZ (2014) Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) survival rates and their relationship to environmental indices in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology* **37**: 1797-1809

Horswill C, Matthiopoulos J, Green JA, Meredith MP, Forcada J, Peat H, Preston M, Trathan PN, 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**: 1057-1067

Horswill C, Ratcliffe N, Green JA, Phillips RA, Trathan PN, Matthiopoulos J (2016) Unravelling the relative roles of top-down and bottom-up forces driving population change in an oceanic predator. *Ecology* **97**: 1919-1928

Hunt GL, Eppley ZA, Schneider DC (1986) Reproductive performance of seabirds: the importance of population and colony size. *The Auk* **103**: 306-317

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

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology* **86**: 2889-2903

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar Biology* **29**: 413-423

Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, Barbraud C, Weimerskirch H, Serreze M, Caswell H (2012) Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. *Global Change Biology* **18**: 2756-2770

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

Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, Serreze M, Barbraud C, Weimerskirch H, Caswell H (2014) Projected continentwide declines of the emperor penguin under climate change. *Nature Climate Change* **4**: 715-718

Jenouvrier S, Holland M, Iles D, Labrousse S, Landrum L, Garnier J, Caswell H, Weimerskirch H, LaRue M, Ji R, Barbraud C (2019) The Paris Agreement objectives will likely halt future declines of emperor penguins. *Global Change Biology* **26**: 1170-1184

Jouventin P & Guillotin M (1979) Socioécologie du skua Antarctique à Pointe Géologie. *La Terre et la Vie, Revue d'écologie* **33**: 109-127

Jouventin P, Barbraud C, Rubin M (1995) Adoption in the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*. *Animal Behavior* **50**: 1023-1029

Kéry M & Schaub M (2012) Bayesian Population Analysis Using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press

Kokko H, Harris MP, Wanless S (2004) Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology* **73**: 367-376.

Kramer AM, Dennis B, Liebhold AM, Drake MD (2009) The evidence for Allee effects. *Population Ecology* **51**: 341-354

Krüger O & Lindström J (2001) Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Animal Ecology* **70**: 173-181

Le Morvan P, Mouglin JL, Prevost J (1967) Ecologie du skua antarctique (*Stercorarius skua maccormicki*) dans L'Archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau* **37**: 193-220

Lynnes AS, Reid K, Croxall JP, Trathan PN (2002) Conflict or co-existence? Foraging distribution and competition for prey between Adélie and chinstrap penguins. *Marine Biology* **141**: 1165-1174

Madsen T, Shine R (1999) The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology* **68**: 571-580

Malzof SL & Quintana RD (2008) Diet of the south polar skua *Catharacta maccormicki* and the brown skua *C. antarctica lonnbergi* at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Polar Biology* **31**: 827-835

Marchant S & Higgins PJ (1990) Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds. Volume 1, Ratites to ducks; Part A, Ratites to petrels. Oxford University Press. 125-126, 158-173

Massom R, Hill K, Barbraud C, Adams N, Ancel A, Emmerson L, Pook M (2009) Fast ice distribution in Adélie Land, East Antarctica: interannual variability and implications for emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. Marine Ecology Progress Series **374**: 243-257

McPeck MA, Rodenhouse NL, Holmes RT, Sherry TW (2001) A general model of site-dependent population regulation: population-level regulation without individual-level interactions. *Oikos* **94**: 417-424

Micol T & Jouventin P (2001) Long-term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie (Terre Adélie): human impact compared with environmental change. *Polar Biology* **24**: 175–185.

Miller TEX & Rudolf VHW (2011) Thinking inside the box: community-level consequences of stage-structured populations. *Trends in Ecology and Evolution* **26**: 457-466

Montalti D, Casaux R, Coria N, Soave G, Grilli MG (2009) The importance of fish in the diet of the South Polar Skua (*Stercorarius maccormicki*) at the South Shetland Islands, Antarctica. *Emu* **109**: 305-309

Newton I (1998) Population limitation in birds. Academic Press

Norris DR (2005) Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos* **109**: 178-186

O'Connor CM, Norris DR, Crossin GT, Cooke SJ (2014) Biological carryover effects: linking common concepts and mechanisms in ecology and evolution. *Ecosphere* **5**: 28

Pacoureaux N (2018) Influence de la variabilité climatique, de l'abondance de proies, de la densité-dépendance et de l'hétérogénéité individuelle chez des prédateurs supérieurs longévifs : de l'individu à la population. Thèse – Université de la Rochelle, Ecole doctorale Euclide

Pacoureaux N, Authier M, Delord, Barbraud C (2018) Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. *Oecologia* **189**: 279-291

Pacoureaux N, Delord K, Jenouvrier S, Barbraud C (2019) Demographic and population responses of an apex predator to climate and its prey: a long-term study of South Polar Skuas. *Ecological Monographs*, **89**: e01388

Pardo D, Barbraud C, Authier M, Weimerskirch H (2013) Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology* **94**: 208-220

Penteriani V, Ferrer M, Delgado MM (2011) Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations. *Animal Conservation* **14**: 233-241

Péron G & Koons DN (2012) Integrated modeling of communities: parasitism, competition, and demographic synchrony in sympatric ducks. *Ecology* **93**:2456-2464

Perkins A, Ratcliffe N, Suddaby D, Ribbands B, Smith C, Ellis P, Meek E, Bolton M (2018) Combined bottom-up and top-down pressures drive catastrophic population declines of Arctic skuas in Scotland. *Journal of Animal Ecology* **97**: 1573-1586

Pezzo F, Olmastroni S, Corsolini S, Focardi S (2001) Factors affecting the breeding success of the south polar skua *Catharacta maccormicki* at Edmonson Point, Victoria Land, Antarctica. *Polar Biology* **24**: 389-393

Piatt JF, Harding AMA, Shultz M, Speckman SG, van Pelt TI, Drew GS, Kettle AB (2007) Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Marine Ecology Progress Series* **352**: 221-234

Pietz P (1987) Feeding and nesting ecology of sympatric south polar and brown skuas. *The Auk* **104**: 617-627

Phillips RA, Phalan B, Forster IP (2004) Diet and long-term changes in population size and productivity of brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi* at Bird Island, South Georgia. *Polar Biology* **27**: 555-561

Plummer M (2014) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. International workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003)

Pryor ME (1968) The Avifauna of Haswell Island, Antarctica. *Antarctic bird Studies, Antarctic research series, American Geophysical Union* **12**: 57-82

Quéroué M, Barbraud C, Barraquand F, Turek D, Delord K, Pacoureaux N, Gimenez O (2021) Multispecies integrated population model reveals bottom-up dynamics in a seabird predator-prey system. *Ecological Monographs*. Accepted Author Manuscript

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

Reed ET, Gauthier G, Giroux J-F (2004) Effects of spring conditions on breeding propensity of greater snow goose females. *Animal Biodiversity and Conservation* **27**: 35-46

Regehr HM & Montevecchi WA (1997) Interactive effects of food shortage and predation on breeding failure of black-legged kittiwakes: indirect effects of fisheries activities and implications for indicator species. *Marine Ecology Progress Series* **155**: 249-260

Rodenhouse NL, Sherry TW, Holmes RT (1997) Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* **78**: 2025-2042

Roport-Coudert Y, Kato A, Meyer X, Pellé M, MacIntosh AJJ, Angelier F, Chastel O, Widmann M, Arthur B, Raymond B, Raclot T (2014) A complete breeding failure in an Adélie penguin colony correlates with unusual and extreme environmental events. *Ecography* **38**: 111-113

Sauser C, Delord K, Barbraud C (2021) Demographic sensitivity to environmental forcings: a multi-trait, multi-colony approach. *Oikos* **130**: 943-957

Schaub M & Abadi F (2011) Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology* **22**: 535-549

Sladen WJL (1958) The pygoscelid penguins, I. Methods of study, II. The Adélie Penguin. *Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports* **17**:1-97

Smith RC, Ainley D, Baker K, Domack E, Emslie S, Fraser B, Kenett J, Leventer A, Mosley-Thompson E, Stammerjohn S, Verne M (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience* **49**: 393-404

Spellerberg IF (1969) Incubation temperatures and thermoregulation in the McCormick Skua. *The Condor* **71**: 59-67

Spellerberg IF (1971) Aspects of McCormick Skua breeding biology. *Ibis* **113**: 357-363

Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press

Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**: 1292-1295

Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* **427**: 145-148

Toügo C, Gaillard JM, Gauthier D, Girard I, Martinot JP, Michallet J (2002) Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under contrasting environments. *Écoscience* **9**: 427-433

Townsend HM & Anderson JD (2007) Assessment of costs of reproduction in a pelagic seabird using multistate mark–recapture models. *Evolution* **61**: 1956-1968

Trillmich F (1978) Feeding Territories and Breeding Success of South Polar Skuas. *The Auk* **95**: 23-33

Trivelpiece W & Volkman NJ (1982) Feeding strategies of sympatric South Polar *Catharacta maccormicki* and Brown Skuas *C. lonnbergi*. *Ibis* **124**: 50-54

Turchin P (1995) Population regulation: old arguments and a new synthesis, *Population dynamics: new approaches and synthesis*, Chapter 2. Academic press 19-39

Turrin C & Watts BD (2014) Intraspecific intrusion at Bald Eagle nests. *Ardea* **102**: 71-78

Velarde E, Anderson DW, Ezcurra E (2019) Seabird clues to ecosystem health. *Science* **365**: 116-117

Votier SC, Heubeck M, Furness RW (2008) Using inter-colony variation in demographic parameters to assess the impact of skua predation on seabird populations. *Ibis* **150**: 45-53

Weimerskirch H (1990) Weight loss of Antarctic Fulmars *Fulmarus glacialis* during incubation and chick brooding. *Ibis* **132**: 68-77

Weimerskirch H & Lys P (2000) Seasonal changes in the provisioning behaviour and mass of male and female wandering albatrosses in relation to the growth of their chick. *Polar Biology* **23**: 733-744

Weimerskirch H (2002) Seabird Demography and Its Relationship with the Marine Environment, *Biology of Marine Birds*, Chapter 5. CRC Marine Biology

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **54**: 211-223

Weimerskirch H, Tarroux A, Chastel O, Delord K, Cherel Y, Descamps S (2015) Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three oceans. *Marine Ecology Progress Series* **538**: 229-237

Widmann M, Kato A, Raymond B, Angelier F, Arthur B, Chastel O, Pellé M, Raclot T, Ropert-Coudert Y (2015) Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. *Movement Ecology* **3**: 30

Williams GC (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* **100**: 687-690

Williams TD (1995) *The penguins: Spheniscidae*. Oxford University Press

Young EC (1963) Feeding Habits of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. Ibis **105**: 301-318.

Young EC (1972) Territory establishment and stability in McCormick's Skua. Ibis **114**: 234-244

Young EC (1994) Skua and Penguin: Predator and Prey. Cambridge University Press

Zipkin EF & Saunders SP (2018) Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biological Conservation **217**: 240-250

ANNEXE 1 : COMPARAISON DE L'ESTIMATION DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DES LABBES DE MCCORMICK PAR INFERENCE FREQUENTISTE ET PAR IPM

E-Surge (multiEvent SURvival Generalized Estimation) est un logiciel permettant de lier des données de capture-recapture à un modèle multi-événement. L'une des particularités d'E-Surge est de pouvoir prendre en compte des transitions spécifiques entre les différents états du modèle (processus en plusieurs étapes). Le logiciel utilise l'inférence fréquentiste afin d'estimer les différents paramètres de modèles complexes dépendants d'état et du temps, en optimisant un maximum de vraisemblance et des contraintes linéaires entre les différents paramètres selon un modèle linéaire généralisé (GLM, Choquet et al., 2009)

Pour cette étude, nous avons utilisé la version du logiciel E-SURGE V 2.2.3.

Le modèle utilisé pour estimer les paramètres de survie, de probabilité de reproduction et de succès reproducteur avec 1 ou 2 poussins des labbes McCormick est le même que le modèle utilisé pour les données de capture-recapture dans le modèle de populations intégrés (IPM, voir 2.B.3)

Nous obtenons des estimations des paramètres démographiques des labbes de McCormick très similaires entre les résultats obtenus avec E-surge et ceux obtenus avec la partie capture-recapture de l'IPM des labbes de McCormick, avec des tendances très proches (voir figure 1).

Nous avons comparé l'estimation des paramètres démographiques des labbes de McCormick entre un modèle multi-événement (en utilisant E-surge) et notre modèle IPM (en utilisant Jags, voir 2.B.3). Cette comparaison nous permet de valider la véracité de l'estimation des paramètres que l'on obtient avec notre IPM. Nous obtenons ici des valeurs d'estimations et des tendances de variation temporelle très similaires pour les paramètres estimés des labbes de McCormick par le modèle multi-événement via E-surge et notre modèle IPM (Figure 1).

La similitude de résultat entre les deux modèles permet de valider la véracité de l'estimation de ces paramètres démographiques.

REFERENCE

Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009) Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. In: Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ (2009) Modeling Demographic Processes In Marked Populations. Springer 845–865

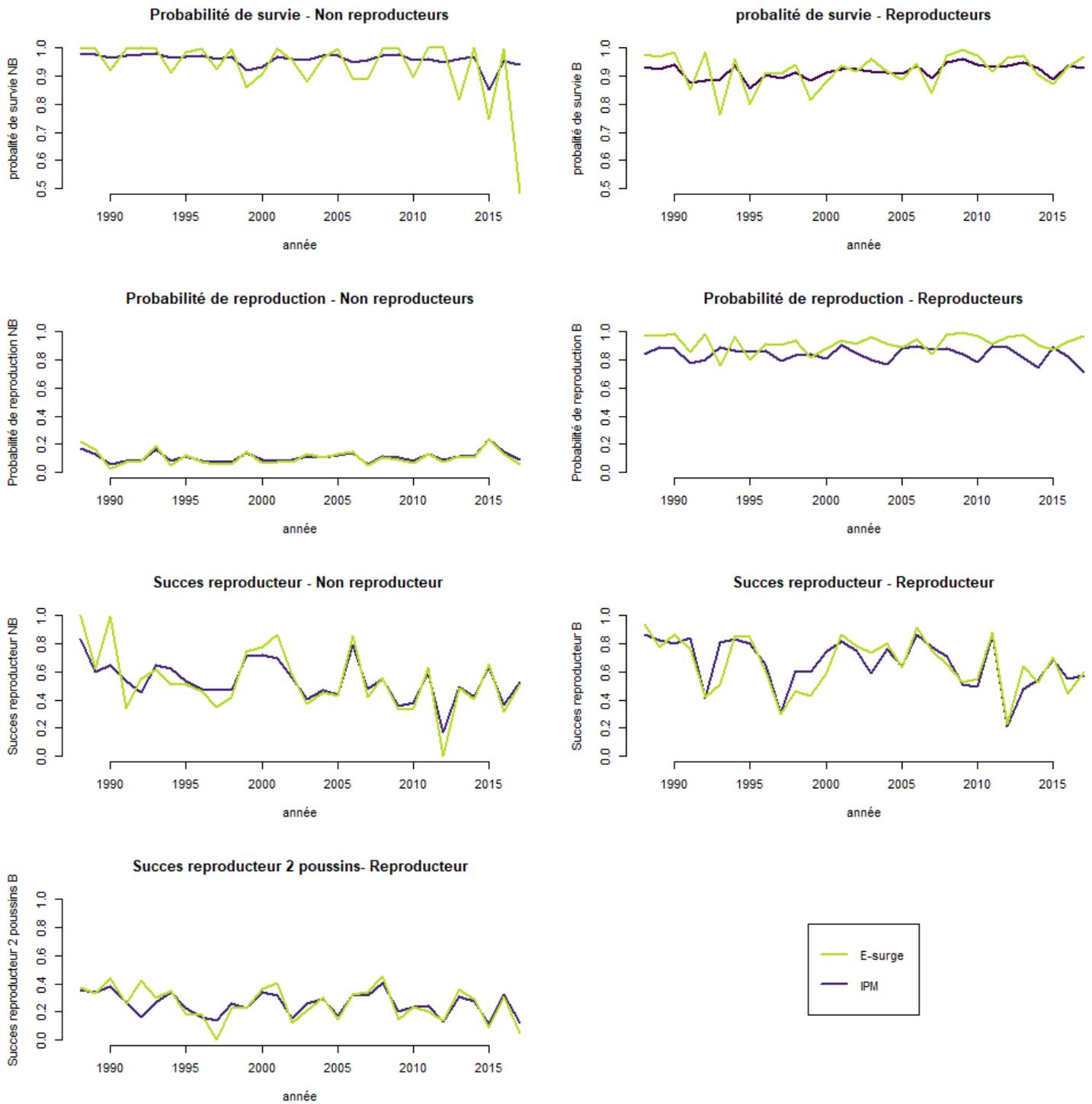


Figure 1 : Estimation des paramètres démographiques des labbes de McCormick selon le statut reproducteur de l'année précédente par deux méthodes : en vert par le logiciel E-Surge, en violet par un IPM mono-spécifique (avec B individus reproducteurs et NB individus non reproducteurs)

ANNEXE 2 : VARIATIONS TEMPORELLES DES COVARIABLES

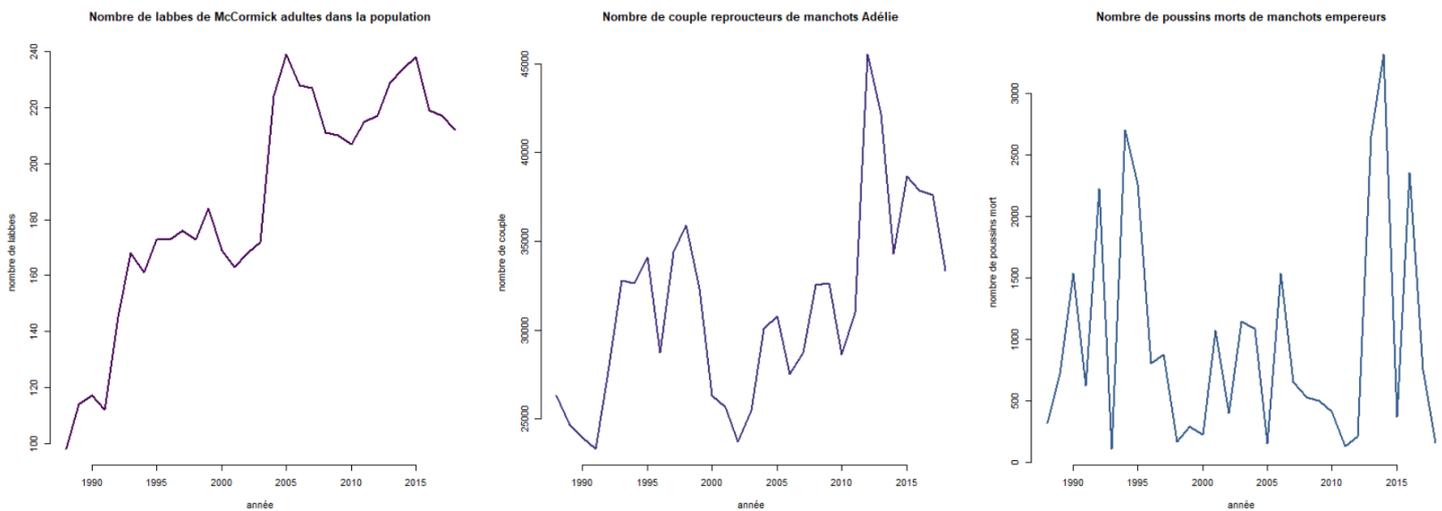


Figure 1 : (A) Evolution du nombre de labbes adultes dans la population de labbes de McCormick de Pointe-Géologie, valeurs estimées par l'IPM. (B) Evolution temporelle du nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie à la colonie de Pointe-Géologie. (C) Evolution du nombre de poussins morts de manchots empereurs à Pointe-Géologie. Le nombre de couples reproducteurs de manchots Adélie et le nombre de poussins morts de manchots empereurs représentent l'abondance des proies des labbes de McCormick.

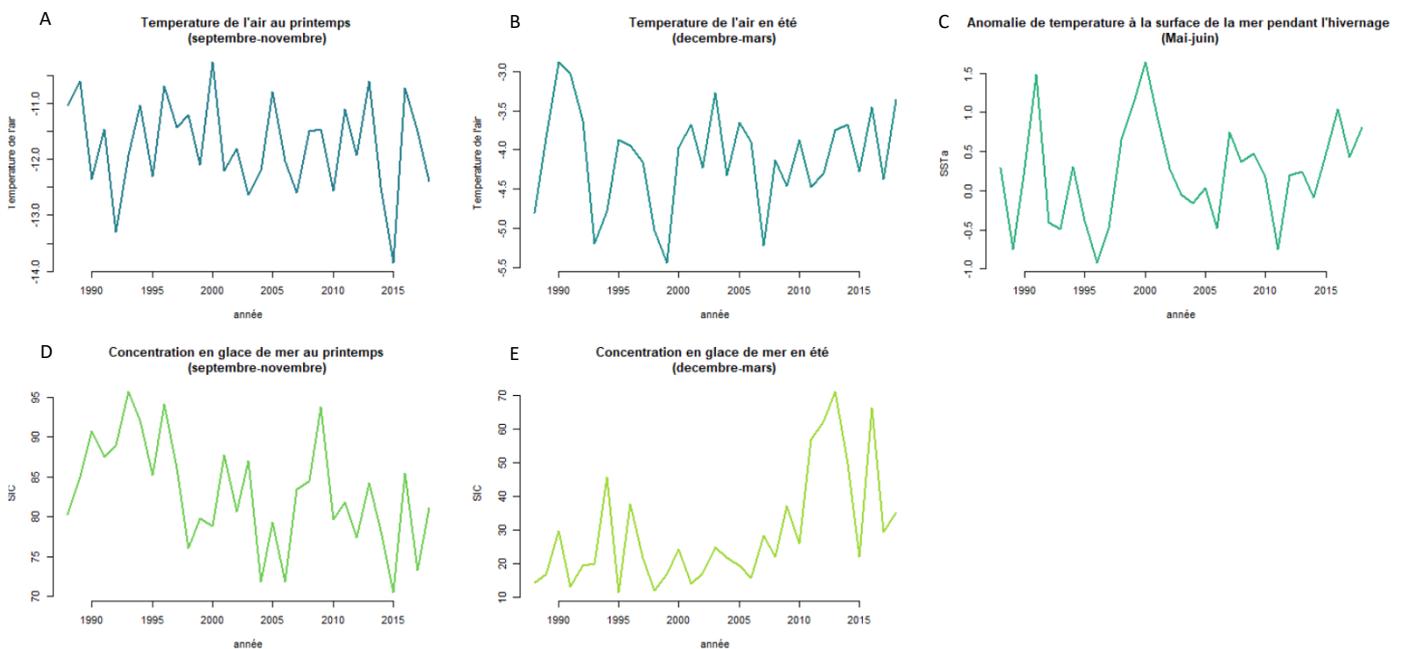
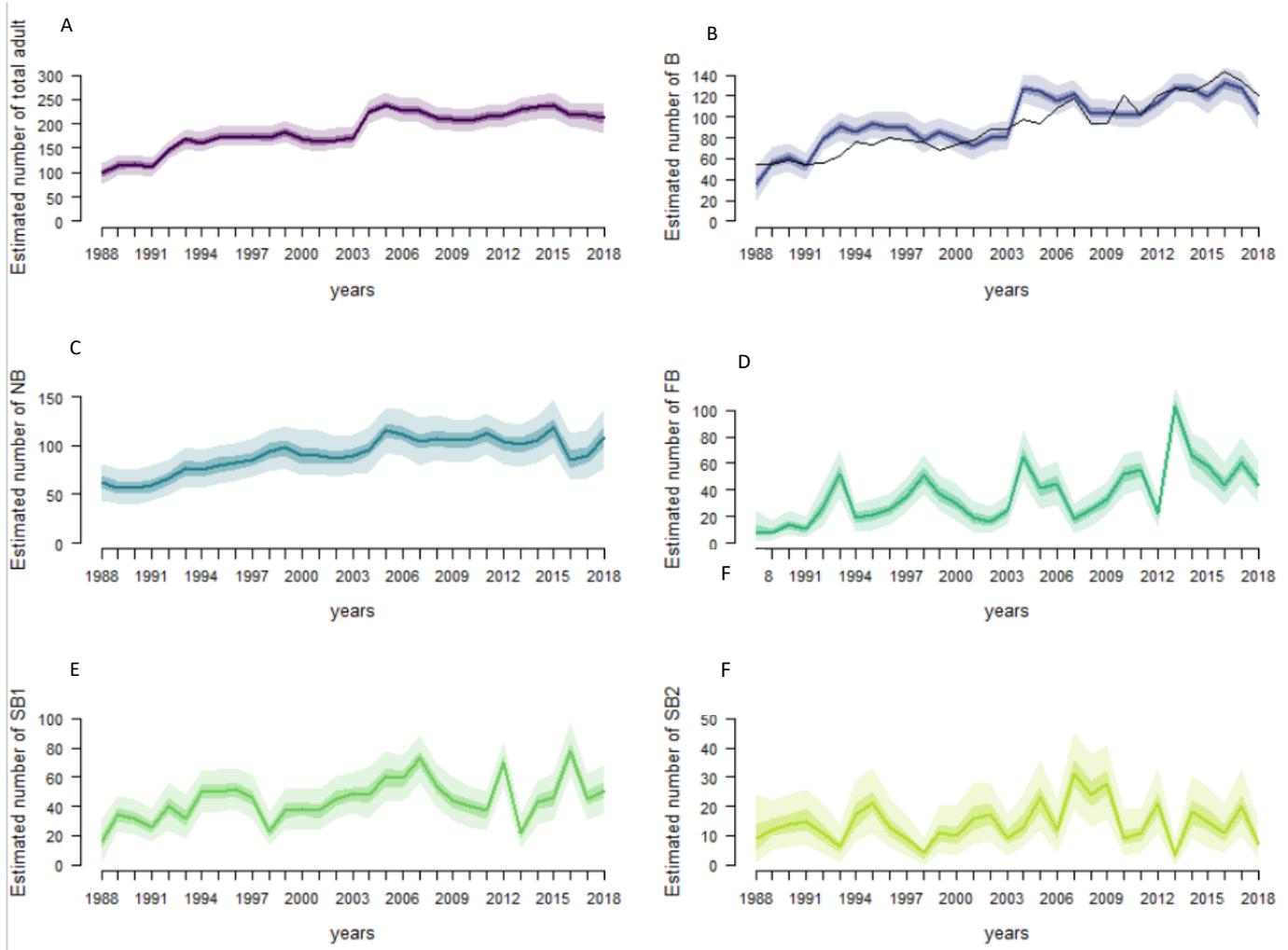


Figure 2 : Variation temporelle des covariables climatiques (A) Température de l'air pendant le printemps austral (septembre-novembre). (B) Température de l'air pendant l'été austral (décembre-mars). (C) Anomalies de température à la surface de la mer (SSTa) du Japon pendant la période d'hivernage (mai-juin). (D) Concentration en glace de mer (SIC) pendant le printemps austral (septembre-novembre). (E) Concentration en glace de mer (SIC) pendant l'été austral (décembre-mars)

ANNEXE 3 : ESTIMATION DE L'ABONDANCE DES DIFFERENTS STATUTS REPRODUCTEURS DE LA POPULATION DE LABBES DE MCCORMICK PAR IPM



Abondance estimée par l'IPM des labbes de McCormick selon leur statut reproducteur.

La courbe colorée représente la médiane des distributions *a posteriori* et les zones colorées représentent les intervalles de crédibilité de 50% et 95% respectivement.

(A) Nombre de labbes adultes totaux dans la population. (B) Nombre de labbes reproducteurs. La courbe noire correspondant aux données observées (comptages) dans la population et qui ont servis à construire l'IPM. (C) Nombre de labbes non reproducteurs. (D) Nombre d'individus reproducteurs ayant échoué leur reproduction. (E) Nombre de labbes reproducteurs ayant réussi leur reproduction avec un poussin. (F) Nombre de labbes reproducteurs ayant réussi leur reproduction avec deux poussins.

 agriculture • alimentation • environnement	Diplôme : Ingénieur agronome/ Master Spécialité : Agronome Spécialisation / option : Modélisation en écologie (MODE) Enseignant référent : Frederic Hamelin
Auteur : LISE VIOLLAT Date de naissance* : 07/11/1998	Organisme d'accueil : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) Adresse : 405 Route de Prissé la Charrière 79360 Villiers-en-Bois
Nb pages : 40 Annexe(s) : 3	
Année de soutenance : 2021	Maîtres de stage : Christophe Barbraud, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) ; Maud Quéroué & Olivier Gimenez, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE)
Titre français : Etude de la dynamique d'un système proies-prédateur d'oiseaux marins en Antarctique Titre anglais : Dynamics of a prey-predator system of marine birds in Antarctica	
<p>Résumé : L'objectif de notre étude est d'évaluer les effets des interactions inter et intraspécifiques et des conditions environnementales sur les paramètres démographiques d'un système proies-prédateur de trois populations d'oiseaux marins nichant en Antarctique : le labbe de McCormick (<i>Stercorarius maccormicki</i>), et de ses deux proies principales pendant la saison de reproduction, le manchot Adélie (<i>Pygoscelis adeliae</i>) et le manchot empereur (<i>Aptenodytes forsteri</i>). Ces oiseaux marins jouent des rôles majeurs dans le fonctionnement de l'écosystème polaire. Nous avons construit deux modèles monospécifiques : un modèle de population intégré (IPM) à partir de données de comptage et de capture-recapture pour les labbes et un modèle à espaces d'états à partir de données de comptage pour les manchots Adélie, afin d'estimer leurs paramètres démographiques et leurs abondances. Nous utilisons ensuite des modèles linéaires en inférence bayésienne afin d'évaluer l'effet de covariables climatiques et de l'abondance du prédateur et de ses proies sur la distribution <i>a posteriori</i> des paramètres estimés par les deux modèles. Nos résultats montrent que la démographie des labbes et des manchots Adélie est sensible à la densité-dépendance intraspécifique, aux interactions interspécifiques et aux conditions environnementales. Ce système est donc gouverné par des processus ascendants et par la densité-dépendance. Nous avons aussi mis en évidence des différences de réponses face aux facteurs intrinsèques et extrinsèques des labbes selon leurs statuts reproducteurs de l'année précédente.</p>	
<p>Abstract: One of the greatest challenges of population ecology is to assess the complex mechanisms of climate and interspecific relationships on population dynamics. The aim of our study is to understand the effect of inter, intraspecific interactions and environmental conditions on the demographic parameters of a prey-predator system of three seabirds' populations nesting at Pointe-Géologie archipelago, Antarctica, which play major roles in the polar ecosystem: the south polar skua (<i>Stercorarius maccormicki</i>), and its two main preys during the breeding season, the Adélie penguin (<i>Pygoscelis adeliae</i>) and the emperor penguin (<i>Aptenodytes forsteri</i>). We built two monospecific models: an integrated population model (IPM) from count and capture-recapture data for the skuas and a state-space model from count data for Adélie penguins, to estimate their demographic parameters and their abundances. We then used Bayesian linear models to evaluate the effects of climatic covariates and of the abundance of predators and their prey on the posterior distribution of the parameters estimated by the two models. Our results show that the demography of skuas and Adélie penguins is sensitive to intraspecific density-dependence, interspecific interactions, and environmental conditions. This system is, therefore, drive-by top-down processes and by density dependence. We also highlighted differences in responses to the intrinsic and extrinsic factors of skuas according to their reproductive status of the previous year.</p>	
<p>Mots-clés : Modèle à espaces d'états, modèle de population intégré (IPM), oiseaux marins, systèmes proies-prédateur, démographie, inférence bayésienne</p> <p>Key Words: State-space model, integrated population model (IPM), seabirds, prey-predator systems, demography, Bayesian inference</p>	

* Élément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires