

Thèse de doctorat de l'Université Paris 6

Spécialité : Biologie des populations et écologie

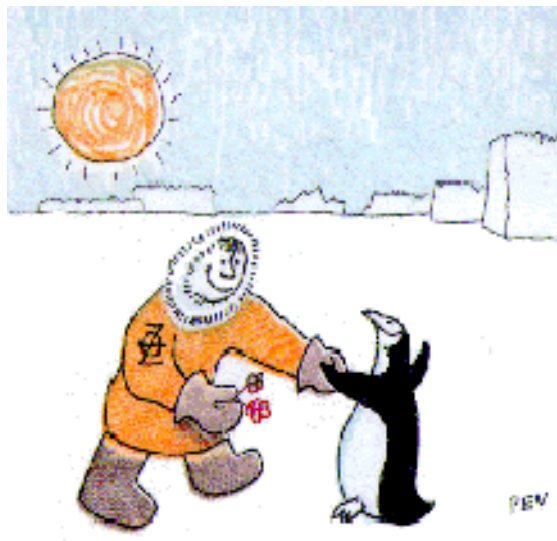
Ecole doctorale : Diversité du vivant

Présentée par : Stéphanie Jenouvrier

Pour obtenir le grade de DOCTEUR de L'UNIVERSITE PARIS 6

Influence de la variabilité environnementale sur les stratégies
démographiques des populations de prédateurs supérieurs :

La communauté d'oiseaux marins en Antarctique



Soutenu le 15 décembre 2004

Devant le jury composé de :

Dr. Henri Weimerskirch, Directeur de thèse

Dr. Hall Caswell, Examineur

Dr. John Croxall, Rapporteur

Dr. Bernard Cazelles, Examineur

Dr. Jean-Michel Gaillard, Rapporteur

Dr. Jean Clobert, Examineur

Dr. Christophe Barbraud, Co-directeur de thèse, Membre invité

«La production capitaliste (...) perturbe le courant de circulation de la matière entre l'homme et le sol; c'est à dire qu'elle empêche le retour au sol de ces éléments que l'homme consomme afin de se nourrir et de se vêtir; en conséquence elle fait violence au conditionnement nécessaire à une durable fertilité des sols (...) en outre chaque progrès de l'agriculture capitaliste représente un progrès, non seulement dans l'art de dépouiller le travailleur mais dans celui d'appauvrir la terre (...) c'est ainsi que la production capitaliste en développant la technologie (...) ne fait qu'épuiser les sources originaires de toute richesse: la terre et les travailleurs»

Karl Marx (1818-1883)

Remerciements

Un grand merci à

l'Ecole Doctorale Diversité du Vivant d'avoir financé ma thèse et ma participation à plusieurs colloques, et plus particulièrement Mr Barbault et Mme Nguyen-Van...

Henri Weimerskirch d'avoir accepté de m'encadrer en thèse malgré mon sale caractère...

Patrick Duncan pour m'avoir accueilli au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé...

Christophe Barbraud, Dominique Besson et Bernard Cazelles pour leur aide précieuse, leur soutien, leur patience et leur bonne humeur...

Young Park pour notre collaboration fructueuse...

Les membres du jury : Hall Caswell, John Croxall, Jean-Michel Gaillard, et Jean Clobert, pour avoir accepté de jugé ce travail malgré un emploi du temps très chargé...

Tous les volontaires à l'aide techniques qui ont récoltés les données depuis une quarantaine d'années, et plus particulièrement Armelle Lagarde et Rodolphe Bernard pour leur amitié, leur aide sur le terrain pendant ma campagne d'été en Terre Adélie, et la gestion de l'envoi de données...

Vivien Chartendrault, Nicolas Delelis et Cecile Vanpe pour leur aide sur le terrain pendant ma campagne d'été à Kerguelen...

Le conseil Général des Deux-Sèvres d'avoir financé ma participation à un colloque...

Mes amis qui m'ont aidé au cours de ma thèse : Frédéric Angelier, Gwen Beauplet, François Brishoux, Laetitia Buisson, Karine Delord, Thimothée Cook, Thomas Decornulier, Sophie Grange, Amélie Lescroel, Marie Nevoux, Pierre-Yves Perroi, Cédric Marteau, David Pinaud...

Tous mes amis qui m'ont soutenu ...

Ma famille et Hendrik...

Listes des figures

Figure 1 : Série temporelle des anomalies de température de surface à l'échelle globale (terres + océans).	15
<i>Time series showing the combined global land and marine surface temperature record.</i>	15
Figure 2 : Schéma des modifications potentielles de la composition et de la structure des communautés dues à l'augmentation des gaz à effet de serre.	17
<i>Potential pathways of community change due to the enhanced greenhouse effect</i>	18
Figure 3 : Impact des fluctuations de l'environnement sur la dynamique des populations.	24
<i>Effect of environmental fluctuations on population dynamics.</i>	25
<hr/>	
Figure I.1 : Carte de l'Antarctique. <i>Map of Antarctica.</i>	39
Figure I.2 : Carte de l'Océan Austral et positions des principales structures hydrologiques.	41
<i>Antarctic Circulation Pattern.</i>	41
Figure I.3 : Schéma de propagation de l'Onde Circumpolaire Antarctique.	43
<i>Simplified shematic summary of the propagation of the Antarctic Circumpolar Wave</i>	43
Figure I.4 : Présentation des températures de l'air et de l'étendue de glace publiées précédemment.	47
<i>Air temperature and sea ice extent data published previously.</i>	47
Figure I.5 : Données de l'acide méthane sulfonique et de l'étendue de glace maximum (Curran <i>et al.</i> 2003). ..	47
<i>Law Dome MSA record and maximum sea ice extent (Curran et al. 2003).</i>	48
Figure I.6 : Réseau trophique de l'Océan Austral.	51
<i>FoodWeb of the Southern ocean.</i>	51
Figure I.7 : Espèces proies des oiseaux marins de l'Océan Austral. <i>Prey of Antarctic seabirds.</i>	53
Figure I.8 : (a) Carte de la situation de la Terre Adélie en Antarctique.	57
<i>(a) Map of Terre Adélie localization in Antarctica.</i>	57
(b) Carte de l'archipel de Pointe Géologie.	58
<i>(b) Map of Pointe Géologie archipelago.</i>	58
Figure I.9 : Contrôle de bague d'un fulmar antarctique. <i>Reading of the ring of an Antarctic fulmar.</i>	66
Figure I.10 : Nombre de nids suivis dans les trois colonies de pétrels des neiges entre 1963 et 2001.	67
<i>Number of nests monitored for the three colony of snow petrel between 1963 and 2001.</i>	67
Figure I.11 : Variations mensuelles des températures de l'air, des pressions atmosphériques de l'air, des températures de surface de la mer, des concentrations de glace et des étendues de glace.	70
<i>Monthly of air temperature, air atmospheric pressure, sea surface temperature, sea ice concentration and sea ice extent.</i>	70
Figure I.12 : Relation entre l'étendue de glace mensuelle calculée à partir des concentrations de glace et celle calculée par le Dr Jacka.	72
<i>Relationship between monthly sea ice extent calculated from ice concentrations and calculated by Dr. Jacka.</i> ..	72
Figure I.13 : Analyses d'ondelettes des variations mensuelles des températures de l'air, des pressions atmosphériques de l'air, des températures de surface de la mer, des concentrations de glace et des étendues de glace.	74
<i>Wavelet analysis of monthly variability of air temperature, air atmospheric pressure, sea surface temperature, sea ice concentration and sea ice extent.</i>	74
Figure I.14 : Description des événements El Niño et La Niña.	77
<i>El Niño and La Niña description.</i>	77
Figure I.15 : Variations mensuelles du SOI entre 1866 et 2002.	80
<i>Interannual variation of the SOI between 1866 and 2002.</i>	80
Figure I.16 : Analyses d'ondelettes des variations mensuelles du SOI entre 1866 et 2002.	81
<i>Wavelet analysis of monthly SOI between 1866 and 2002.</i>	81
Figure I.17 : Corrélations des anomalies de température de surface de la mer avec le SOI.	82
<i>Correlation of sea surface temperature anomalies With SOI time series.</i>	82
Figure I.18 : Analyses d'ondelettes des relations entre le SOI et les températures de surface de la mer.	83
<i>Wavelet analysis of the relationship between monthly SOI and sea surface temperature.</i>	83
Figure I.19 : Analyses d'ondelettes des relations entre le SOI et les températures de l'air.	85
<i>Wavelet analysis of the relationship between monthly SOI and air temperature.</i>	85

Figure I.20 : Analyses d'ondelettes des relations entre le SOI et les pressions atmosphériques.	86
<i>Wavelet analysis of the relationship between monthly SOI and atmospheric pressure.</i>	86
Figure I.21 : Analyses d'ondelettes des relations entre le SOI et l'étendue de la glace.....	87
<i>Wavelet analysis of the relationship between monthly SOI and sea ice extent.</i>	87
Figure I.22 : Analyses d'ondelettes des relations entre le SOI et les concentrations de glace.....	88
<i>Wavelet analysis of the relationship between monthly SOI and sea ice concentrations.</i>	88
Figure I.23 : Schéma des intervalles où sont moyennées les variables climatiques locales.	91
<i>Specifications of the intervals where the local climatic data were averaged</i>	92
Figure I.24 : Analyses d'ondelettes des variations annuelles des températures de l'air pendant l'été et l'hiver.	94
<i>Wavelet analysis of the annual variation of air temperature during summer and winter.</i>	94
Figure I.25 : Analyses d'ondelettes des variations annuelles de l'étendue de la glace pendant l'été et l'hiver, et de l'étendue maximale de la glace.....	96
<i>Wavelet analysis of the annual variation of sea ice extent during summer and winter, and maximum sea ice extent</i>	96
Figure I.26 : Variations inter-annuelles des températures de surface de la mer et des concentrations de glace pendant l'hiver et l'été.....	97
<i>Inter-annual variations of sea surface temperature and sea ice concentration during summer and winter.</i>	97
Figure I.27 : Analyses d'ondelettes des variations annuelles du SOI.	98
<i>Wavelet analysis of the annual variation of SOI.</i>	98
Figure I.28 : Analyses d'ondelettes des relations entre le SOI et les températures de l'air en hiver.	99
<i>Wavelet analysis of the relationship between monthly SOI and winter air temperature.</i>	99
<hr/>	
Figure II.1 : Probabilités de détection des trois espèces	111
<i>Capture probabilities of the three species.</i>	111
Figure II.2 : Survies adultes des trois espèces.	112
<i>Adult survival probabilities of the three species.</i>	112
Figure II.3 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et les températures de l'air pendant l'hiver.	118
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar breeding success and winter air temperature.</i> ...	118
Figure II.4 : Phases entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et les températures de l'air en hiver ..	119
<i>Phase of the southern fulmar breeding success and winter air temperature.</i>	119
Figure II.5 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et les températures de l'air pendant l'été.	120
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar breeding success and summer air temperature</i>	120
Figure II.6 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et l'étendue de glace pendant l'été.	121
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar breeding success and sea ice extent.</i>	121
Figure II.7 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et le SOI.....	122
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar breeding success and SOI.</i>	122
Figure II.8 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et l'étendue de glace pendant l'été.	125
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel breeding success and air temperature during winter</i>	125
Figure II.9 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et les températures de l'air en été.....	126
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel breeding success and summer air temperature.</i>	126
Figure II.10 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et l'étendue de la glace en hiver	127
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel breeding success and sea ice extent during winter.</i> ..	127
Figure II.11 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et l'étendue de la glace en été.....	128
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel breeding success and sea ice extent during summer.</i>	128
Figure II.12 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et le SOI.....	129
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel breeding success and SOI between 1963 and 2002.</i>	129

Figure II.13 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du manchot empereur et les températures de l'air pendant l'été.....	
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin breeding success and summer air temperature.....</i>	132
Figure II.14 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du manchot empereur et les températures de l'air en hiver.	133
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin breeding success and winter air temperature.</i>	133
Figure II.15 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du manchot empereur et l'étendue de la glace en été.....	134
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin breeding success and summer sea ice extent. .</i>	134
Figure II.16 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du manchot empereur et l'étendue de la glace en hiver.	135
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin breeding success and winter sea ice extent. ...</i>	135
Figure II.17 : Analyses d'ondelettes des relations entre le succès reproducteur du manchot empereur et le SOI.....	136
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin breeding success and SOI.</i>	136
Figure II.18 : Nombre de reproducteurs locaux, nombre d'immigrants et nombre de recrues locales de pétrels des neiges.....	138
<i>Number of local breeders, number of immigrants and number of local recruits for the snow petrel.....</i>	138
Figure II.19 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de fulmars antarctiques et l'étendue de la glace en hiver.....	141
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar population size and sea ice extent during winter.....</i>	141
Figure II.20 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de fulmars antarctiques et l'étendue de la glace en été.....	142
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar population size and sea ice extent during summer.....</i>	142
Figure II.21 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de fulmars antarctiques et le SOI.....	143
<i>Wavelet analysis of the relationship between southern fulmar population size and SOI.....</i>	143
Figure II.22 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population du pétrel des neiges et les températures pendant l'hiver.	145
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel population size and air temperature during Winter.</i>	145
Figure II.23 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de pétrels des neiges et la température de l'air en été.....	146
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel population size and air temperature during summer.....</i>	146
Figure II.24 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de pétrels des neiges et le SOI.....	147
<i>Wavelet analysis of the relationship between snow petrel population size and SOI.....</i>	147
Figure II.25 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de manchots empereurs et les températures de l'air pendant l'été.....	150
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin population size and summer air temperature.</i>	150
Figure II.26 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population du manchot empereur et les températures pendant l'hiver.	151
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin population size and winter air temperature ...</i>	151
Figure II.27 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de manchots empereurs et les étendues de glace pendant l'été.....	152
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin population size and summer sea ice extent.</i>	152
Figure II.28 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de manchots empereurs et les étendues de glace pendant l'hiver.	153
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin population size and winter sea ice extent.</i>	153
Figure II.29 : Analyses d'ondelettes des relations entre la taille de la population de manchots empereurs et le SOI.....	154
<i>Wavelet analysis of the relationship between emperor penguin population size and SOI.....</i>	154

Figure II.30 : Analyses d'ondelettes des séries temporelles de taille des populations et du succès reproducteur des trois espèces.	160
<i>Wavelet analysis of populations and breeding success for the three species</i>	160
Figure II.31 : Modèle conceptuel proposé par Smith <i>et al.</i> (1999).	164
<i>The conceptual model proposed by Smith et al. (1999)</i>	164
<hr/>	
Figure III.1 : Cycle de vie du fulmar antarctique, du pétrel des neiges et du manchot empereur.	171
<i>Lifetime cycle graph for the southern fulmar, the snow petrel and the emperor penguin</i>	171
Figure III.2 : Distribution des âges de première reproduction.	173
<i>Distribution of age at first breeding</i>	173
Figure III.3 : Structure d'âge stable.	175
<i>Stable age structure</i>	175
Figure III.4 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différentes transitions de la matrice. ...	177
<i>Elasticities of population growth rate to the different matrix transitions</i>	177
Figure III.5 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différents paramètres démographiques.	179
<i>Elasticities of population growth rate to the different demographic parameters</i>	179
Figure III.6 : Variations annuelles du nombre de couples et de poussins prédits par les modèles de Leslie pour le fulmar antarctique.	182
<i>Annual variation of the number of breeding pairs and chicks predicted by Leslie matrix models for the southern fulmar</i>	182
Figure III.7 : Variations annuelles du nombre de couples et de poussins prédits par les modèles de Leslie pour le pétrel des neiges.	184
<i>Annual variation of the number of breeding pairs and chicks predicted by Leslie matrix models for the snowpetrel</i>	184
Figure III.8 : Variations annuelles du nombre de couples et de poussins prédits par les modèles de Leslie pour le manchot empereur.	185
<i>Annual variation of the number of breeding pairs and chicks predicted by Leslie matrix models for the emperor penguin</i>	185
Figure III.9 : Variations annuelles du nombre de couples et de poussins prédits par les modèles de Leslie pour le manchot empereur où les estimations de survie adulte sont corrigées par un taux de perte de bague.	186
<i>Annual variation of the number of breeding pairs and chicks predicted by Leslie matrix models for the emperor penguin where adult survival estimates were corrected by tag loss</i>	186
Figure III.10 : Cycle de vie réduit des trois espèces.	187
<i>Reduced lifetime cycle graph for the three species</i>	187
Figure III.11 : Nombre de couples des trois espèces prédits par les modèles de Leslie.	189
<i>Number of breeding for the three species predicted by Leslie matrix models</i>	189
Figure III.12 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différents paramètres démographiques.	193
<i>Elasticities of population growth rate to changes in the demographic parameters</i>	193
Figure III.13 : Analyse LTRE pour la population de fulmar antarctique.	195
<i>LTRE analysis for southern fulmar population</i>	195
Figure III.14 : Nombre de couples de manchot empereur prédit par les modèles de Leslie tenant compte des fluctuations temporelles du succès reproducteur et de la survie adulte corrigée par un taux de perte de bague.	199
<i>Number of breeding pairs for the emperor penguin predicted by matrix models taking into account the temporal variation of breeding success and adult survival corrected for a tag loss</i>	199
Figure III.15 : Nombre de couples de manchot empereur prédit par un modèle stochastique.	200
<i>Number of breeding pairs for the emperor penguin predicted by a stochastic model</i>	200
Figure III.16 : Position des espèces étudiées sur le gradient lent-rapide des traits d'histoires de vie.	202
<i>Position of studied species on the slow-fast continuum of avian life history</i>	202

Listes des tableaux

Tableau I.1 : L'Antarctique et les hommes. <i>Antarctica and humans.</i>	37
Tableau I.2 : Cycle de vie des espèces étudiées.	55
<i>Life cycles of studied species.</i>	55
Tableau I.2 : Nombre de manchots empereur bagués.	68
<i>Number of marked emperor penguins.</i>	68
Tableau I.3 : Relation entre l'étendue de glace calculée à partir de la concentration de glace et les étendues de glace calculées par le Dr Jacka.	72
<i>Linear relationship between monthly sea ice extent calculated from ice concentrations and calculated by Dr. Jacka.</i>	72
<hr/>	
Tableau II.1 : Bilan des analyses de survie.	105
<i>Synthesis of survival analyses.</i>	106
Tableau II.2 : Tests d'ajustement.	108
<i>Goodness of fit tests.</i>	108
Tableau II.3 : Modélisation des probabilités de détection et de survie adulte.	109
<i>Modeling capture and survival probabilities.</i>	110
Tableau II.4 : Bilan de l'estimation des paramètres liés à la fécondité et de leurs relations avec les variables climatiques.	114
<i>Synthesis of the estimation of the demographic parameters related to the fecundity, and their relationships with climatic variables.</i>	115
Tableau II.5 : Bilan de l'étude des relations entre le nombre de couples des quatre espèces et les variables environnementales.	137
<i>Synthesis of the relationships between the number of breeding pairs for the three species and the environmental variables.</i>	137
Tableau II.6 : Relations entre les nombres d'immigrants, de recrues locales et de reproducteur locaux et les variables environnementales.	139
<i>Relationships between the number of immigrants, of local recruits and of local breeders and climatic variables.</i>	139
Tableau II.7 : Résumé des relations entre les variables climatiques et les différents paramètres démographiques.	159
<i>Synthesis report of the relationships between environmental variables and demographic parameters.</i>	159
<hr/>	
Tableau III.1 : Taux d'accroissement observé et prédit par un modèle de Leslie linéaire et non dépendant du temps pour les trois espèces étudiées.	174
<i>Observed and predicted growth rate from a linear time invariant model for the three studied species.</i>	174
Tableau III.2 : Taux d'accroissement observé et prédit par un modèle de Leslie linéaire et non dépendant du temps basé sur le cycle réduit des trois espèces étudiées.	188
<i>Observed and predicted growth rate from a linear time invariant model based on the reduced life cycle for the three studied species.</i>	188
Tableau III.3 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différentes transitions de la matrice.	192
<i>Elasticities of population growth rate to the different transitions matrix.</i>	192

Table des matières

•	Introduction	13
	<i>I. Les changements climatiques</i>	<i>14</i>
	A. Impact du réchauffement global sur le climat	14
	B. Impact du réchauffement global sur les écosystèmes.....	16
	<i>II. L'effet des fluctuations climatiques à l'échelle des populations</i>	<i>22</i>
	A. Les processus démographiques	22
	B. Les stratégies démographiques.....	26
	C. Les réponses démographiques aux fluctuations climatiques.....	28
	<i>III. L'influence des fluctuations climatiques sur une communauté d'oiseaux marins en Antarctique</i>	<i>30</i>
	A. Les écosystèmes marins.....	30
	B. Les prédateurs supérieurs	30
	<i>IV. But de l'étude et plan de la thèse.....</i>	<i>32</i>
•	Chapitre 1 : L'environnement antarctique et les espèces étudiées	35
	<i>I. Présentation générale.....</i>	<i>36</i>
	A. Un statut particulier	36
	B. L'Antarctique : un désert de glace.....	38
	C. L'Océan Austral	40
	D. La banquise.....	44
	E. Les changements climatiques en Antarctique	45
	<i>II. Le réseau trophique en Antarctique</i>	<i>50</i>
	A. Présentation du réseau trophique.....	50
	B. Les espèces étudiées (d'après Shirihai 2002).....	54
	1) Site d'étude.....	56
	2) Fulmar antarctique.....	59
	(a) Description	59
	(b) Distribution.....	59
	(c) Alimentation	60
	(d) Reproduction	60

3) Pétrel des neiges	61
(a) Description	61
(b) Distribution.....	62
(c) Alimentation	62
(d) Reproduction	63
4) Manchot empereur.....	63
(a) Description	63
(b) Distribution.....	64
(c) Alimentation	64
(d) Reproduction	65
<i>III. Description des méthodes de suivis des populations.....</i>	<i>65</i>
A. Fulmar antarctique.....	65
B. Pétrel des neiges	66
C. Manchot empereur.....	68
<i>IV. Les variables environnementales</i>	<i>69</i>
A. Les variables locales.....	69
1) Présentation des variables.....	69
2) Analyses des séries temporelles	73
(a) Description de la périodicité des variables climatiques.....	73
(b) Relations entre les variables climatiques.....	76
B. Les variables globales.....	76
1) Mécanismes du phénomène El Niño (Philander 1990)	76
2) Le SOI	79
3) Les connections entre l'oscillation d'ENSO et le climat austral.....	81
4) Les relations entre le SOI et les conditions climatiques locales en Terre Adélie.....	83
C. Variables climatiques utilisées	88
1) Choix des variables climatiques	88
2) Variables climatiques à un pas de temps annuel	93
3) Le SOI annuel.....	98
4) Remarque.....	100

•	Chapitre 2 : Analyses descriptives des séries démographiques.....	101
	<i>I. Les paramètres démographiques.....</i>	<i>102</i>
	A. Survie adulte.....	102
	1) Méthodes.....	102
	2) Résultats.....	104
	(a) Résumé des analyses par espèce.....	104
	(b) Comparaison entre espèce.....	107
	B. Fécondité.....	113
	1) Paramètres démographiques liés à la fécondité.....	113
	2) Relations entre le succès reproducteur et les variables climatiques.....	116
	(a) Fulmar antarctique.....	116
	(b) Pétrel des neiges.....	123
	(c) Manchot empereur.....	130
	<i>II. La taille des populations.....</i>	<i>137</i>
	A. Synthèse des travaux publiés ou soumis.....	137
	B. Relations entre la taille des populations et les variables climatiques.....	139
	1) Fulmar antarctique.....	139
	2) Pétrel des neiges.....	144
	3) Manchot empereur.....	148
	<i>III. Synthèse.....</i>	<i>155</i>
	A. Impact de l'environnement sur les oiseaux marins en Antarctique.....	155
	B. Impact de la cyclicité de l'environnement sur les oiseaux marins en Antarctique.....	159
	1) Cyclicité des séries temporelles.....	159
	2) Relation entre la variabilité périodique des séries environnementales et démographiques.....	162
	(a) Taille des populations.....	162
	(b) Succès reproducteur.....	163
	C. Changement brusque de l'environnement et effet sur l'écosystème en Antarctique.....	165

. Chapitre 3 : Analyse des mécanismes démographiques	168
I. <i>Description des cycles de vie</i>	169
II. <i>Analyse prospective</i>	176
III. <i>Analyse rétrospective</i>	180
IV. <i>Comparaison des réponses démographiques des espèces</i>	186
A. Réduction du cycle de vie.....	186
B. Analyse prospective.....	190
C. Analyse rétrospective type « Life Time Response Experiments ».....	193
V. <i>Modélisation de la dynamique de la population de manchots empereurs</i>	198
VI. <i>Synthèse</i>	201
. Discussion et conclusion	207
. Bibliographie	217
. Annexes	224

. Introduction





I. Les changements climatiques

Les changements globaux de l'environnement, aujourd'hui liés aux activités anthropiques, ont en grande partie déclenché le sixième principal événement d'extinction dans l'histoire de la vie et causé de profondes modifications dans la distribution globale des organismes (Chapin *et al.* 2000). Les activités humaines ont déjà provoqué l'extinction de 5 à 20% des espèces dans différents taxons et les taux d'extinction sont 100 à 1000 fois plus importants qu'avant l'apparition de l'homme moderne (Chapin *et al.* 2000). Dans ce contexte de « crise de la biodiversité », Chapin *et al.* (2000) ont souligné l'importance du rôle des changements climatiques.

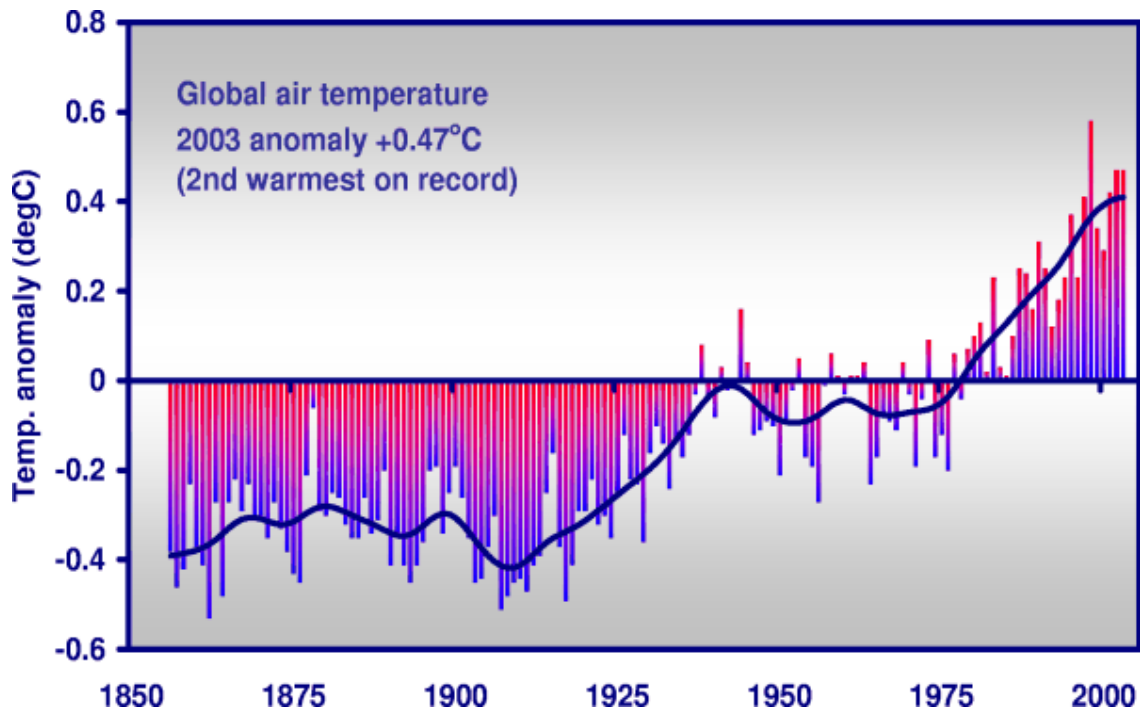
A. Impact du réchauffement global sur le climat

Les résultats issus de plusieurs études paléoclimatiques suggèrent que, depuis les dernières décennies, le climat présente des anomalies importantes et sans précédent comparé aux variations climatiques antérieures (Petit *et al.* 1999). Alors que la teneur en gaz carbonique (CO₂) était restée entre 200 et 280 parties par million (ppm) au cours des 100 000 dernières années (Petit *et al.* 1999), elle est rapidement passée de 280 à 368 ppm entre 1750 et 2000, soit une augmentation de 31%. Au cours de la même période, les teneurs en méthane (CH₄), protoxyde d'azote (N₂O) et ozone troposphérique (O₃) ont augmenté respectivement de 151%, 17% et 33% (IPCC). L'augmentation de ces gaz à effet de serre est très probablement une des causes du changement climatique global actuel (Chapin *et al.* 2000; Petit *et al.* 1999), et notamment du réchauffement à l'échelle globale de $0.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ en moyenne pendant le 20^{ème} siècle (Houghton *et al.* 2001, **Figure 1**). Cependant, cette valeur moyenne cache la complexité des changements climatiques, et l'hétérogénéité régionale de ces modifications pourrait avoir de profondes implications sur les écosystèmes, bien plus importantes que le réchauffement moyen à l'échelle globale. Les tendances de la moyenne annuelle des températures de l'air depuis 1950 mettent en évidence trois régions où le réchauffement est particulièrement rapide et important : 1) le Nord ouest de l'Amérique du Nord et la mer de Beaufort, 2) une aire autour du plateau sibérien, 3) la Péninsule Antarctique et la mer Bellingshausen.



Figure 1 : Série temporelle des anomalies de température de surface à l'échelle globale (terres + océans) de 1856 à 2003. L'année la plus chaude de la série fut 1998 (avec une température de 0.58°C au-dessus de la moyenne calculée sur la période 1961-90) suivie de 2003. Les années 90 constituent la décennie la plus chaude de la série. Cette série temporelle est compilée conjointement par l'unité de recherche climatique et le centre Britannique de Met. Office Hadley (Jean Palutikof : [http : //www.cru.uea.ac.uk/cru/info/warming/](http://www.cru.uea.ac.uk/cru/info/warming/)). L'augmentation des concentrations de gaz à effet de serre dans l'atmosphère, due aux activités humaines, est probablement la cause essentielle du réchauffement global au 20ème siècle.

Time series showing the combined global land and marine surface temperature record from 1856 to 2003. The year 2003 was the second warmest on record and the warmest year of the entire series was 1998, with a temperature of 0.58°C above the 1961-90 mean. 1990s were the warmest decade in the series. This time series is being compiled jointly by the Climatic Research Unit and the UK Met. Office Hadley Centre (Jean Palutikof : [http : //www.cru.uea.ac.uk/cru/info/warming/](http://www.cru.uea.ac.uk/cru/info/warming/)). Increased concentrations of greenhouse gases in the atmosphere due to human activities are most likely the underlying cause of warming in the 20th century.





Cette hausse des températures a d'ors et déjà eu d'importantes conséquences sur des variables physiques de l'environnement (IPCC, **Figure 2**). Du fait de la fonte des glaces et de la dilatation de l'eau, elle a entraîné au cours du XX^{ème} siècle une hausse annuelle de 1 à 2 mm du niveau des mers. Les précipitations continentales ont augmenté de 5 à 10% dans l'hémisphère nord au cours du XX^{ème} siècle, la répartition de ces pluies étant hétérogène dans l'espace et dans le temps. En effet, une augmentation des fortes précipitations est observée aux Etats Unis alors que l'intensité et la fréquence des sécheresses ont augmenté dans certaines régions d'Asie et d'Afrique. Enfin les événements « El Nino » ont été plus fréquents, plus longs et plus intenses de 1980 à 2000 (Kaplan *et al.* 1998; Timmermann *et al.* 1999).

B. Impact du réchauffement global sur les écosystèmes

Les changements climatiques influencent les différents niveaux d'organisation biologique : déclin des populations et modification des traits d'histoire de vie (fécondité, survie, etc...), extinction de certaines espèces et modification des aires de répartition, changement de composition des communautés, modification de la structure et du fonctionnement des écosystèmes (Hughes 2000; McCarty 2001; McGowan 1998; Walther *et al.* 2002, **Figure 2**). Pourtant, certains scientifiques restent sceptiques (Lomborg 2001). En effet, les phénomènes non climatiques (transformation et destruction des habitats liés aux activités humaines, introduction d'espèces invasives, etc...) dominent la plupart des modifications biotiques à une échelle locale, et sur le court terme. La relation causale entre les changements climatiques et les récents bouleversements sur les différents niveaux d'organisation biologique est difficile à mettre en évidence (Parmesan et Yohe 2003) du fait de la rareté de données physiques et biologiques à long terme et de la complexité des mécanismes impliqués dans les réponses biologiques aux fluctuations de l'environnement. Plusieurs études récentes, basées sur des méta-analyses (Parmesan et Yohe 2003; Root *et al.* 2003), ont toutefois montré que plus de 80% des changements d'abondance ou d'aire de répartition des espèces montrent des évolutions cohérentes avec la direction attendue de l'effet du réchauffement climatique, chiffre déjà avancé en 2001 par l'IPCC.



Figure 2 : Schéma des modifications potentielles de la composition et de la structure des communautés dues à l'augmentation des gaz à effet de serre. La concentration accrue en CO₂ peut agir sur l'espèce directement (par l'intermédiaire de la physiologie) et/ ou indirectement (par l'intermédiaire des changements climatiques, première ligne de boîtes). Les espèces peuvent potentiellement répondre par quatre voies (deuxième ligne), conduisant à des modifications des interactions entre espèces (troisième ligne). Ces changements pourraient alors aboutir à des extinctions ou à des changements des aires de répartition des espèces (quatrième ligne), menant finalement à de profondes transformations de la structure et de la composition des communautés (reprise de la figure 2 de Hughes 2000).

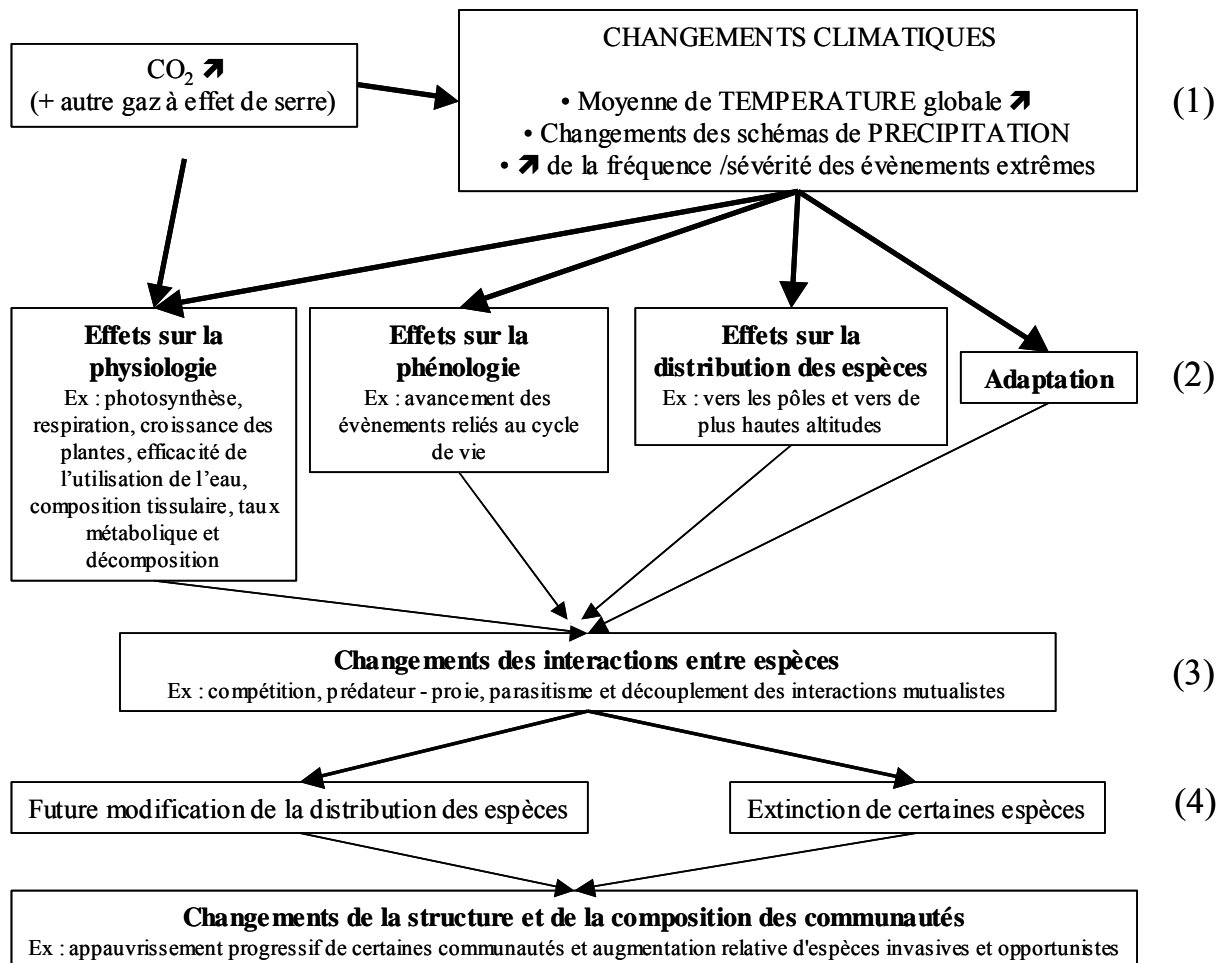
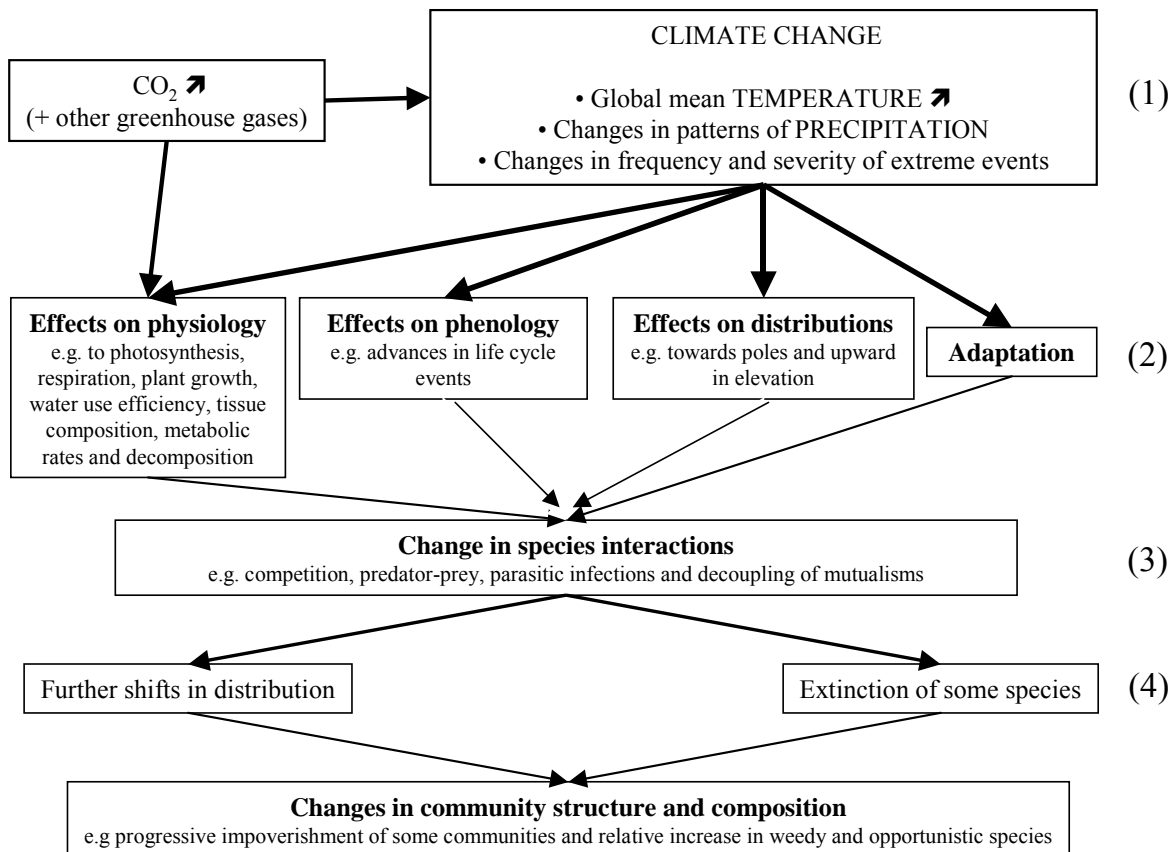
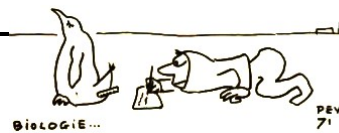




Figure 2 : Potential pathways of community change owing to the enhanced greenhouse effect. Increased CO₂ concentration will act on species directly (via physiology) and indirectly (via climate change, first tier). Individual species might potentially respond in four ways (second tier), resulting in changes in species interactions (third tier). These changes might then lead either to extinctions or to further shifts in ranges (fourth tier), ultimately leading to changes in the structure and composition of communities (Figure 2 from Hughes 2000).





Ainsi, plusieurs conséquences du réchauffement global ont déjà pu être observées : 1) des effets physiologiques directs, 2) des changements significatifs de la phénologie des animaux et végétaux, 3) une modification de leur répartition et 4) de leur abondance (**Figure 2**). Les exemples ci-dessous illustrent ces conséquences.

1) L'amplitude des variations saisonnières de concentration en CO₂ atmosphérique est corrélée à l'activité photosynthétique. Depuis 1960, celle-ci a augmenté de 20% à Hawaï et de 40% dans l'Arctique (Keeling *et al.* 2004).

2) Par observation satellitaire, Myneni *et al.* (1997) ont estimé que la durée de végétation a augmenté globalement de plus de 7 jours depuis 1970, résultat confirmé par une synthèse des données phénologiques observées depuis 30 ans en Europe (Menzel et Fabian 2004). Concernant les populations animales, Walther *et al.* (2002) indiquent que pour plusieurs espèces d'oiseaux, les migrations de printemps interviennent de 1.3 à 4.4 jours plus tôt (par décennie) et que la reproduction est avancée de 1.9 à 4.8 jours par décennie. Des synthèses pour diverses espèces (des mollusques aux mammifères, des végétaux) ont montré un avancement dans les événements phénologiques au printemps de 2.3 à 5.1 jours par décennie (Parmesan et Yohe 2003; Root *et al.* 2003).

3) Sur 35 papillons européens non migrateurs, 22 ont vu leur répartition se déplacer de 35 à 240 km vers le nord au cours du XX^{ème} siècle (Parmesan *et al.* 1999). Néanmoins, sur ces mêmes espèces, les changements des pratiques agricoles ont eu des effets bien plus graves et sont la cause de l'extinction de nombreuses espèces. Dans leur synthèse, Walther *et al.* (2002) notent entre autres, que l'aire de répartition de 12 espèces d'oiseaux de Grande Bretagne s'est déplacée en 20 ans d'environ 20 km vers le nord. Plus préoccupant pour la santé humaine, l'aire de répartition des moustiques, vecteurs de nombreuses maladies dont le paludisme, s'est déplacée vers le nord (Epstein *et al.* 1998). Une méta-analyse sur 1700 espèces a montré que la modification des aires de répartition vers les pôles est en moyenne de 6.1 km par décennie (ou mètres par décennie en altitude, Parmesan et Yohe 2003).

4) La densité des populations végétales et animales est aussi très affectée. Par exemple dans l'île de Galindez en Antarctique, les effectifs d'une petite graminée *Deschampsia antarctica* sont passés de 500 à 12 030 individus entre 1964 et 1990 (Smith 1994). Les espèces des milieux marins sont connues pour être particulièrement sensibles aux changements climatiques (Hughes 2000). Dans les eaux du courant californien, l'abondance du zooplancton a diminué de 70%, probablement à cause de l'augmentation des températures de surface de 1.2-1.6°C entre 1951 et 1993, ce qui a



réduit les remontées d'eaux froides riches en nutriments (Reid *et al.* 1998). La taille de la population d'un des prédateurs supérieurs de ce système, le puffin fuligineux (*Puffinus griseus*), étant influencée par les fluctuations des températures de surface (Veit *et al.* 1997), a décliné de 90% entre 1987 et 1994.

D'autres études sur les organismes marins associés à la côte californienne (Barry *et al.* 1995), ont montré de profondes modifications de la composition des communautés liées au réchauffement global (Hughes 2000). Ainsi, les changements climatiques peuvent aussi affecter la biodiversité en étant la cause d'extinctions de populations, en modifiant les interactions entre espèces ainsi que la structure et la composition des communautés (Chapin *et al.* 2000; Hughes 2000, **Figure 2**).

Ainsi, il existe de nombreux résultats indiquant l'effet des changements climatiques sur les divers niveaux d'organisation biologique. A l'échelle du dernier millénaire, les changements climatiques sont exceptionnels de part leur intensité, leur rapidité et leur caractère global.

Les grandes oscillations climatiques, l'oscillation australe dans le Pacifique Sud (Philander, 1990) ou l'oscillation de l'Atlantique Nord (Hurrell 1995), ont des conséquences météorologiques assez similaires à celles induites par le réchauffement global. Elles auront donc des effets semblables sur la dynamique des systèmes écologiques. De plus, le réchauffement de notre planète devrait renforcer ces grandes oscillations en modifiant leur amplitude et leur fréquence (Timmermann *et al.* 1999; Ulbrich et Christoph 1999). La variabilité climatique croissante, induite par le réchauffement global et par les oscillations climatiques, a un impact sur les variables météorologiques et ainsi sur les systèmes écologiques. Les interactions entre forçages climatiques, forçages environnementaux et caractéristiques biologiques pourront influencer, de façon plus ou moins complexe, l'évolution des populations et des communautés. Par exemple, depuis les années 1970, les biologistes décrivent des vagues de mortalité affectant des populations de batraciens, notamment dans des réserves naturelles. Il semble bien que ce phénomène soit global et lié à une succession d'effets plus ou moins indirects associés au changement global de notre environnement (Pounds *et al.* 1999; Houlahan *et al.* 2000). Pounds *et al.* (1997, 1999) ont montré que la diminution des batraciens est corrélée à des sécheresses locales qui correspondent aux phases chaudes du phénomène El Niño et au réchauffement des eaux de surface.

Il est de plus en plus clair que les populations animales sont affectées par les oscillations climatiques et par leurs modifications. Les effets putatifs de El Niño sur les écosystèmes et les



populations ont été étudiées de façon intensive (Karl *et al.* 1995; Chavez *et al.* 1999; Lima *et al.* 1999; Holmgren *et al.* 2001; Polis *et al.* 1997), le blanchiment des coraux en est un exemple (Stone *et al.* 1999). Dans l'hémisphère Nord, les fluctuations climatiques associées à l'indice NAO, qui caractérise les oscillations climatiques dans l'Atlantique Nord, affectent l'abondance du zooplancton (Fromentin et Planque 1996) et les «blooms» de phytoplanctons toxiques (Belgrano *et al.* 1999).

Les modèles climatiques prévoient d'ici 2100 une augmentation de température de 1.4°C à 5.8°C selon les scénarios, associée à des augmentations de 5 à 20% des précipitations, de 0.09 à 0.88 m du niveau de la mer ainsi qu'un accroissement des sécheresses et autres événements climatiques extrêmes (IPCC). C'est pourquoi l'étude des changements globaux a été reconnue comme une priorité internationale depuis la Convention de Rio (1992) sur la diversité biologique. Jusqu'ici, les grands programmes internationaux se sont concentrés sur l'influence des changements climatiques sur les échanges physico-chimiques océan-atmosphère-géosphère et ont permis des avancées spectaculaires (IPCC). Cependant, bien que des perturbations majeures de certains écosystèmes aient déjà été détectées (Chapin *et al.* 2000; Hughes 2000; McCarty 2001; Parmesan et Yohe 2003; Root *et al.* 2003; Walther *et al.* 2002), les effets des changements climatiques sur les écosystèmes sont restés pour l'instant difficilement prévisibles du fait des nombreuses incertitudes qui existent concernant la nature des liens et des mécanismes entre les processus physiques et biologiques (Harrington *et al.* 1999; Walther *et al.* 2002)



II. L'effet des fluctuations climatiques à l'échelle des populations

La connaissance des conséquences des fluctuations climatiques et du réchauffement sur la dynamique des populations est indispensable pour appréhender le devenir des populations, des espèces, des communautés et des écosystèmes. Beaucoup d'études théoriques et expérimentales se sont focalisées sur la relation entre diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes. Pourtant, la diversité spécifique est une information limitée, l'effet des activités anthropiques et du réchauffement global influençant tout d'abord la dynamique des populations (Chapin *et al.* 2000). De plus, les modifications d'abondance des espèces ont des conséquences importantes sur les écosystèmes via les phénomènes d'interactions inter-spécifiques au sein des communautés (Harrington *et al.* 1999; Walther *et al.* 2002). Certaines espèces ont des effets importants et disproportionnés sur les écosystèmes, dites espèces « clés de voûte » (Power *et al.* 1996). Par exemple, lorsque les populations de certains prédateurs diminuent ou disparaissent, les populations de proies explosent et épuisent leurs ressources, conduisant à une multitude d'effets écologiques en cascade (Paine 1966; Chapin *et al.* 2000).

Dans le cadre des changements globaux attendus et de l'étude de l'influence des grandes oscillations climatiques, elles-mêmes influencées par ces changements globaux (Timmermann *et al.*, 1999), l'un des challenges des écologistes est de pouvoir comprendre et de mettre en évidence les liens, toujours complexes et souvent subtils, entre forçages climatiques et dynamique des populations.

A. Les processus démographiques

La dynamique des populations a pour objectif la compréhension des processus conduisant à la structure et à la taille des populations au cours du temps (Begon *et al.* 1996). La structure d'une population peut être décrite en terme de nombre d'individus caractérisé par des attributs spécifiques comme par exemple l'âge, la taille (chez les plantes), le statut reproducteur, ect...(Williams *et al.* 2001).

Les changements temporels d'une population peuvent être décrits par la simple balance entre les gains (reproduction et immigration) et les pertes (mortalité et émigration). De manière plus détaillée, le taux d'accroissement des populations dépend de la survie adulte et du recrutement, qui intègre lui-même la survie des immatures, la fécondité et les phénomènes d'émigration et d'immigration des individus, qui restent des processus démographiques souvent difficiles à estimer



(Forero *et al.* 2002). Par ailleurs, la fécondité est fonction de la proportion de reproducteurs, de la taille de la portée, du succès reproducteur et de la croissance de la progéniture jusqu'à l'indépendance (**Figure 3**).

Les facteurs qui influencent potentiellement ces processus démographiques peuvent être classés de plusieurs façons, mais il est souvent commode de penser en terme de facteurs abiotiques ou extrinsèques et de facteurs biotiques ou intrasèques (William *et al.* 2001). Les facteurs abiotiques tel que les caractéristiques de l'environnement, et les facteurs biotiques intraspécifiques (interactions entre individus d'une même population) ou interspécifique (prédation, compétition, parasitisme...) peuvent affecter simultanément les processus démographiques et la régulation des populations. Le concept de densité- dépendance, défini par la dépendance fonctionnelle d'un paramètre démographique à l'abondance de la population (Williams *et al.* 2001), peut permettre de classer les facteurs qui influencent les processus démographiques en terme d'effet rétroactif (densité- dépendance) ou non (effet de l'environnement) (**Figure 3**). Les phénomènes de densité- dépendance rétroactifs influencent les paramètres démographiques le plus généralement de manière négative (ex : Karels *et Boonstra* 2000) mais il existe aussi des effets positifs appelés effet Allee (Allee 1931; Fujiwara *et Caswell* 2001). Les facteurs biotique et abiotique ou densité- dépendant et densité- indépendant interagissent et peuvent affecter différemment certaines classes de la population, comme par exemple différentes classes d'âge, influençant donc la structure des populations (ex : Coulson *et al.* 2001).

Une population est aussi structurée par des ensembles d'individus nés pendant la même période, appelés « cohortes ». Les cohortes sont soumises à des conditions biotiques et abiotiques différentes, et les paramètres démographiques peuvent alors varier entre cohortes (ex Gaillard *et al.* 1997), induisant des « effets cohorte » importants sur la dynamique des populations. Ces effets peuvent entraîner une réponse retardée du taux d'accroissement de la population aux conditions environnementales à travers les phénomènes de recrutement (ex Thompson *et Ollason* 2001). De plus certains paramètres démographiques, comme la survie ou la fécondité sont connus pour varier en fonction de l'âge des individus (ex : McElligott *et al.* 2001).



Figure 3 : Impact des fluctuations de l'environnement sur la dynamique des populations. Les fluctuations de l'environnement abiotique peuvent avoir un effet direct sur les paramètres démographiques via les processus physiologiques ou indirect à travers ses effets sur l'habitat et/ou la disponibilité des ressources. Il existe aussi des effets rétroactifs à travers les phénomènes de densité-dépendance qui agissent sur les différents paramètres démographiques. Par ailleurs, les conditions climatiques et de densité-dépendance au début du cycle de vie des individus varient entre cohortes et ont des conséquences très importantes sur la dynamique des populations avec un retard équivalent à l'âge du recrutement.

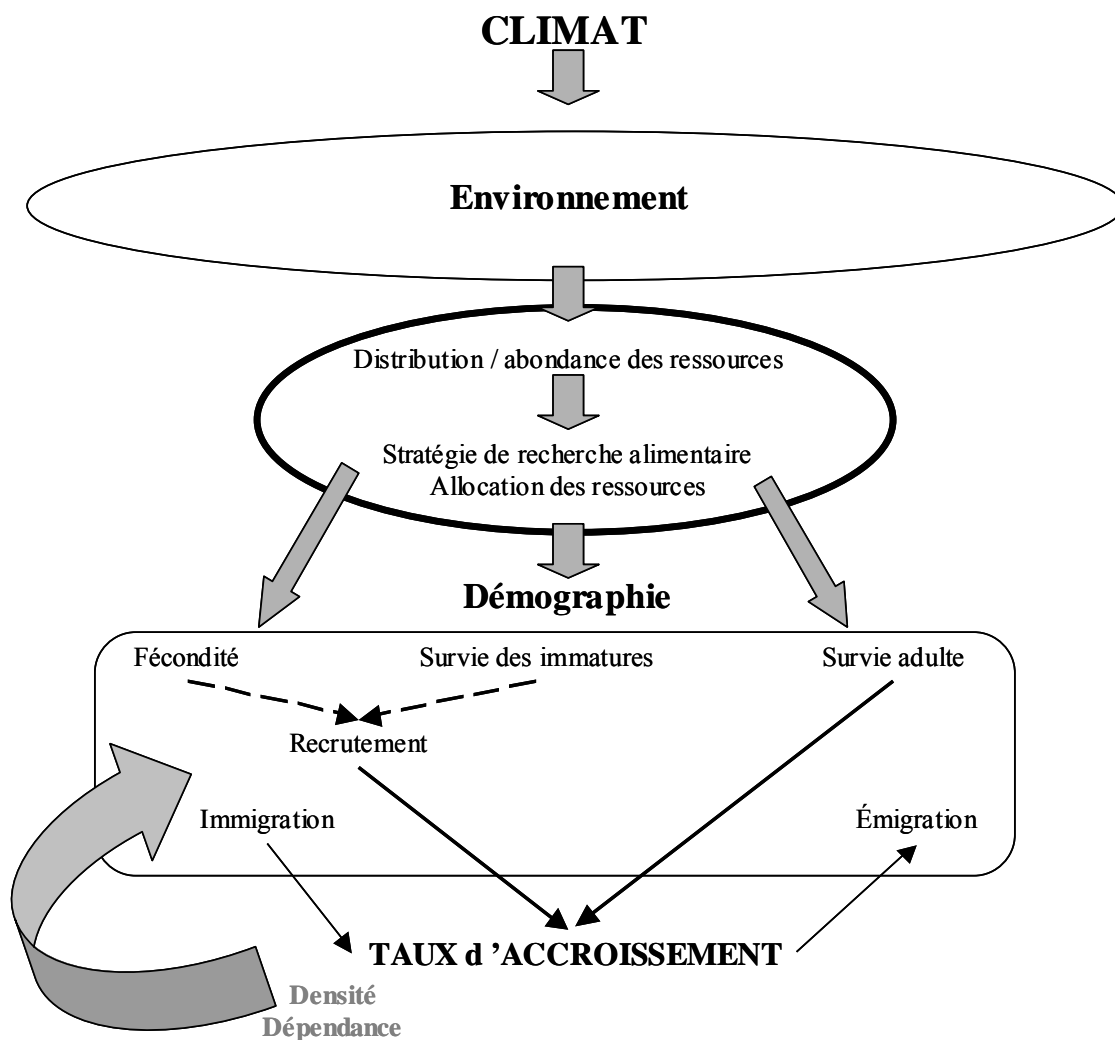
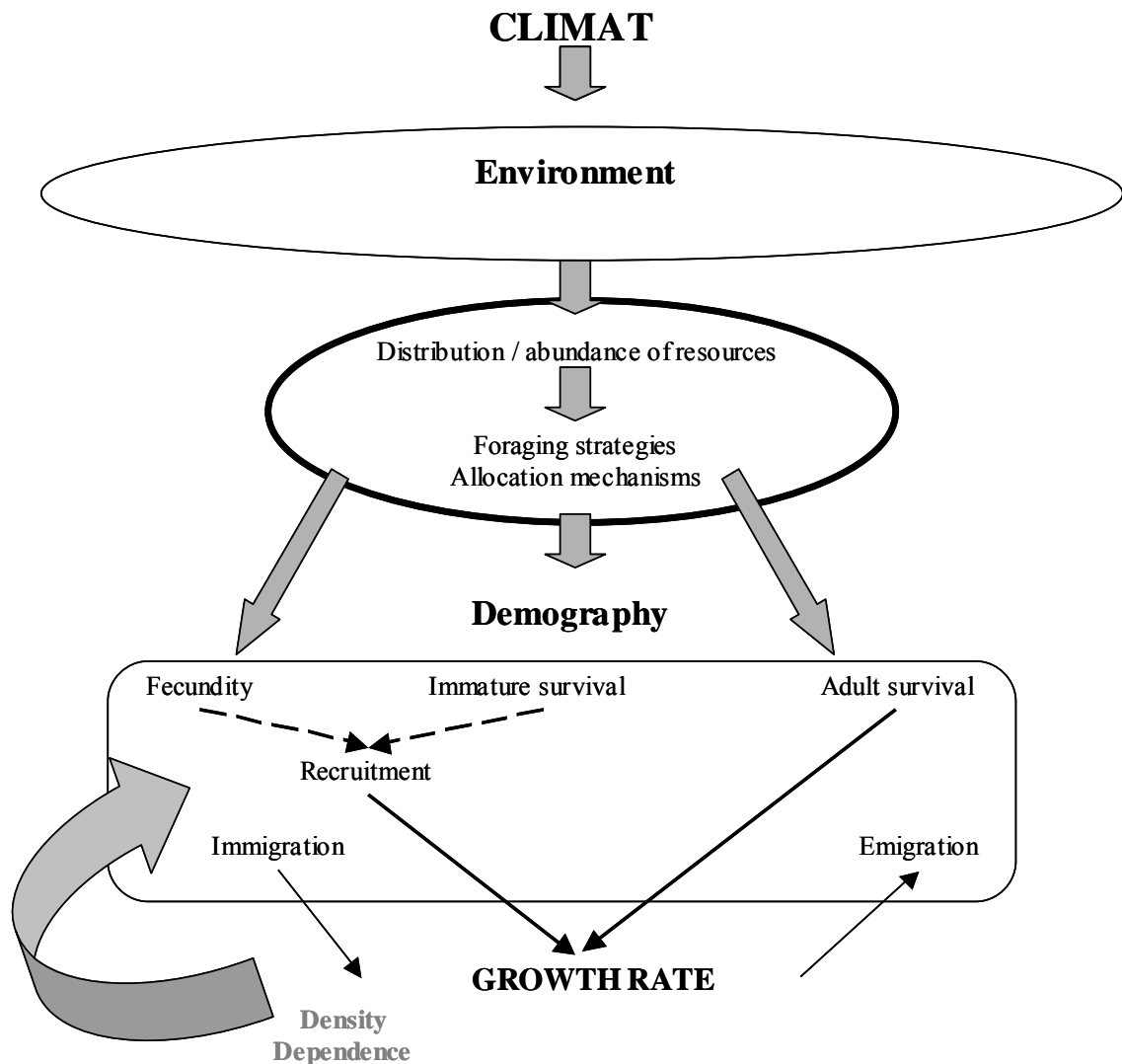




Figure 3 : Effect of environmental fluctuations on population dynamics. Environment affects the different demographic parameters, and then the population growth rate, either directly through physiological processes or indirectly through its impact on habitat and resources availability. There is also a feed back effect of density dependence on demographic parameters. Environmental and density dependent conditions experienced during early development affect population dynamics with a lag corresponding to the age at recruitment.





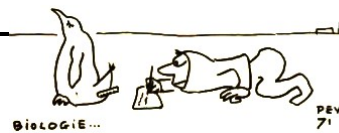
B. Les stratégies démographiques

Il existe un lien étroit entre démographie des organismes et l'évolution des traits d'histoire de vie, lien qui permet d'appréhender le rôle des forces de sélection sur les traits démographiques d'une population (Stearns 1992). En effet, la valeur des paramètres démographiques dépend à la fois des capacités d'adaptation des individus et des pressions de l'environnement dans lequel ils vivent. Ainsi, la comparaison des traits d'histoire de vie entre espèces ou populations d'une même espèce, permet d'étudier les réponses écologiques et évolutives des populations aux fluctuations de leur environnement, et met en évidence des stratégies démographiques qui décrivent des compromis évolutifs complexes entre les paramètres démographiques (Stearns 1992).

Dans le cadre de la théorie de l'évolution, on peut s'attendre à ce que les traits d'histoires de vie soient proches de leur valeur maximale, et naïvement attendre une forte fécondité, une longévité importante, et un âge de première reproduction précoce. Cependant il existe des contraintes évolutives qui d'après Futuyma (1998) peuvent être classifiées-en:

- Contraintes phylogénétiques: l'histoire de l'évolution a légué certaines caractéristiques à chaque lignée qui limitent la variation de ses traits d'histoire de vie. Par exemple, dans la plupart des groupes d'oiseaux la taille de ponte varie au sein d'une espèce et entre espèces, mais pour des raisons inconnues, toutes les espèces de l'ordre des procellariiformes pondent un seul œuf.
- Contraintes génétiques: les contraintes sur l'évolution d'un trait d'histoire de vie peuvent consister en un manque de variation génétique ou peuvent être liées à des corrélations génétiques en raison de la pleiotropie.
- Contraintes physiologiques: ces contraintes sont des compromis d'allocation des ressources d'un individu à différentes fonctions. Ces compromis peuvent se manifester par des corrélations phénotypiques négatives, entre par exemple, la fécondité et la survie future. Pour affecter le cours de l'évolution, de tel compromis doivent avoir une base génétique.

Ainsi, il existe des compromis d'allocation d'énergie entre la croissance, la maintenance et la reproduction qui ont conduit à des schémas de classifications diverses des stratégies démographiques (Futuyma 1998). L'idée de base sous-jacente à ces différentes classifications est que les espèces dont le taux reproductif est élevé seront aussi caractérisées par un taux important de mortalité. A l'inverse les espèces dont le taux reproductif est faible présenteront une longévité plus importante. Par exemple ces tactiques démographiques peuvent être classées selon un gradient rapide-lent en terme de turn-over de la population, appelé le label r-K (Mac Arthur 1962 ; MacArthur et Wilson 1967 ; Pianka 1970) et qui apparaît toujours lorsque les facteurs « taille » et



« phylogénie » sont pris en compte (Stearns 1983 pour les mammifères ; Gaillard *et al.* 1989 pour les mammifères et les oiseaux; Shine et Charnov 1992 pour les reptiles; Rochet *et al.* 2000 pour les poissons). Le paradigme du gradient r-K permet d'expliquer une certaine variabilité des tactiques démographiques mais son importance reste cependant très controversé (Reznick *et al.* 2002). En effet, une des limitations de la théorie r/K est qu'elle n'intègre ni la structure d'âge, ni les contraintes évolutives (Tuljapurkar 1990).

Peu d'études ont intégré la variabilité temporelle des paramètres démographiques dans les comparaisons des stratégies démographique entre espèces. Pourtant, les paramètres démographiques qui influencent fortement la dynamique des populations semblent varier peu, tandis que ceux qui ont un faible impact sur le taux d'accroissement des populations présentent une forte variation temporelle (Rochet *et al.* 2000 pour les poissons; Horvitz *et al.* 1997 pour les plantes; Gaillard *et al.* 1998 pour les ongulés). En effet, par l'action de la sélection naturelle, les caractéristiques des individus devraient conduire à une maximisation de la valeur moyenne et une variance minimale des traits d'histoire de vie, et ce d'autant plus que la sensibilité de la valeur sélective à ce trait d'histoire de vie est importante (Pfister 1998). Plus particulièrement, si les fluctuations environnementales affectent négativement la valeur sélective des individus alors la sélection naturelle devrait aboutir à la mise en place de mécanismes limitant au maximum les variations des traits d'histoire de vie. Ce phénomène de canalisation environnementale (Stearns & Kawecki 1994 ; Wagner *et al.* 1997 ; Gaillard et Yoccoz 2003), suppose donc que la réaction d'un trait d'histoire de vie à la variabilité environnementale soit génétiquement déterminée et puisse être soumise à la sélection naturelle. Ces prédictions théoriques issues de l'étude des traits d'histoires de vie peuvent être inférées à la population. Ainsi, sous l'hypothèse de la canalisation, la variabilité d'un paramètre démographique peut être reliée inversement avec la sensibilité du taux d'accroissement de la population à ce paramètre démographique associé (Stearns *et al.* 1995).

Par exemple, pour les oiseaux, Saether et Bakke (2000) ont souligné une relation négative entre la sensibilité du taux d'accroissement de la population à un paramètre démographique et la variation temporelle de celui-ci. Ainsi, les espèces peuvent être placées le long d'un continuum de trait d'histoire de vie analogue au label r-K. Les espèces avec une fécondité élevée et peu variable mais une faible survie, très variable, sont placées à un extrême du gradient (r). En revanche, à l'autre extrémité de ce continuum sont localisées des espèces longévives, dont la survie adulte varie peu, et la fécondité est faible et très variable (K). Plus les espèces sont longévives, plus les variations de la survie adulte ont de faibles contributions aux fluctuations du taux d'accroissement de la population.



En conséquence plusieurs questions émergent : les changements climatiques vont-ils affecter les variations temporelles des paramètres démographiques clés et modifier les tactiques démographiques ? Vont-ils ainsi favoriser certaines espèces en fonction de leurs stratégies démographiques et leurs traits d'histoire de vie associés ?

C. Les réponses démographiques aux fluctuations climatiques

Le climat est un système extrêmement complexe, régi par de multiples interactions entre l'atmosphère, l'hydrosphère, la cryosphère, et la biosphère. Le climat s'exprime à diverses échelles de temps (de la journée à la centaine de milliers d'années) et d'espace (échelle locale, régionale ou globale). Dans le cadre de l'étude des effets des variations climatiques sur la dynamique des populations, les écologistes s'intéressent généralement à l'effet des variations inter-annuelles et décadales du climat à différentes échelles spatiales :

- à un niveau local ou régional (température, précipitations, etc....)
- à un niveau global (oscillations climatiques qui traduisent des phénomènes atmosphériques à large échelle comme par exemple l'oscillation australe (SOI qui rend compte des phénomènes El Niño).

De nombreuses études ont montré que les conditions environnementales locales et les oscillations climatiques à large échelle influencent les processus écologiques et populationnels (Fretwell 1972; Newton 1998; Schreiber 2001). En particulier, l'oscillation de l'Atlantique Nord (NAO) et l'oscillation El-Niño (ENSO) affectent une grande variété de populations et d'écosystèmes (Stenseth *et al.* 2004; Stenseth *et al.* 2002; Ottersen *et al.* 2001). Plusieurs études ont souligné que les relations entre les processus écologiques et le climat paraissent mieux prédites par les oscillations climatiques à large échelle que les conditions météorologiques locales (Hallett *et al.* 2004; Stenseth *et al.* 2003). En effet, la complexité de la variabilité spatiale et temporelle du climat est réduite en de simples mesures (indices climatiques, Stenseth *et al.* 2003). Cependant l'utilisation de tels indices ajoute un niveau de complexité supérieur, à travers le lien entre les conditions climatiques locales et l'oscillation climatique à large échelle (Stenseth *et al.* 2003, **Figure 3**).

Les effets écologiques des fluctuations climatiques locales ou des oscillations climatiques peuvent être classés en trois types (Ottersen *et al.* 2001) :

- **les effets directs** impliquent une réponse écologique directe à un paramètre météorologique local, ou à une oscillation climatique si les variations de ce paramètre local sont synchronisées dans le temps et dans l'espace avec les fluctuations de cette oscillation à large échelle. Par



exemple, les effets des variables climatiques comme la température sur les taux métaboliques et donc sur les paramètres démographiques (survie, fécondité) sont des effets directs (**Figure 3**).

- **les effets indirects** sont des mécanismes qui mettent en jeu plusieurs niveaux de processus physiques et/ou biologiques entre l'effet de la variable environnementale ou de l'oscillation climatique et le trait écologique. Par exemple, les effets des conditions de l'environnement sur la dynamique des populations à travers l'impact des fluctuations climatiques sur l'habitat, la disponibilité et l'abondance des ressources, les coûts énergétiques de recherche alimentaire et de locomotion, les compromis d'allocation d'énergie, sont des effets indirects (**Figure 3**). Il existe aussi des rétroactions générées par les mécanismes démographiques, comme la densité – dépendance (**Figure 3**).
- **les effets intégrés** mettent en jeu des réponses écologiques simples mais qui ont lieu un laps de temps après le phénomène environnemental, soit à travers des mécanismes écologiques (inertie biologique), soit à travers des processus physiques (inertie physique). Par exemple, chez les espèces longévives la réponse démographique aux variations de l'environnement peut être retardée à travers les phénomènes de recrutement (**Figure 3**). Ainsi, plusieurs études ont montré que les conditions climatiques, les effets densité-dépendants, et leurs interactions au début du cycle de vie des individus varient entre cohortes et ont des conséquences très importantes sur la dynamique des populations à travers leur influence sur le succès reproducteur ou la survie des immatures (Gaillard *et al.* 1997; Lindtröm 1999; Forchhammer *et al.* 2004)

Les études récentes ont également montré que les écosystèmes peuvent changer brusquement entre deux états stables (ou régimes) et que ces changements peuvent être déclenchés par de faibles modifications environnementales (Hare et Mantua 2000; Sheffer et Carpenter 2003). Bien que la variabilité climatique intervienne à travers un large éventail d'échelles spatiales et temporelles, dans le contexte de la discussion actuelle, un régime se déroule à l'échelle d'une décennie ou plus, tandis qu'un changement de régime se produit dans un délai d'une ou quelques années. Hare et Mantua (2000) ont ainsi étudié une centaine de séries temporelles, 31 décrivant l'environnement physique et 69 décrivant des abondances de population et mis en évidence un changement de régime pendant l'hiver 1976-1977 dans le Pacifique Nord. Ils suggèrent que la détection de ces brusques changements de régime au sein des écosystèmes est plus visible dans les séries biologiques que dans les séries climatiques, soulignant l'importance du suivi des populations pour détecter les modifications profondes des écosystèmes.



III. L'influence des fluctuations climatiques sur une communauté d'oiseaux marins en Antarctique

A. Les écosystèmes marins

Les espèces des milieux marins sont particulièrement sensibles aux fluctuations climatiques et au réchauffement global (Hughes 2000). D'autre part, les écosystèmes marins constituent deux tiers de la planète et contribuent à l'essentiel de la production biologique mondiale (Mann et Lazier 1991). La forte hétérogénéité spatiale et temporelle des caractéristiques biotiques et abiotiques est un phénomène bien reconnu dans des écosystèmes marins. Les paramètres océanographiques ou les fluctuations climatiques à large échelle telles que l'oscillation El-Niño ou l'oscillation NAO (Stenseth *et al.* 2002) présentent d'importantes variations inter-annuelles et affectent fortement les milieux marins (Ottersen *et al.* 2001; Schreiber 2001). De plus, des changements de régime importants ont été mis en évidence dans l'océan Pacifique et l'Océan Austral (Ainley *et al.* 2004; Hare et Mantua 2000; Weimerskirch *et al.* 2003). Ainsi les milieux marins présentent un bon modèle d'étude pour explorer l'effet des fluctuations climatiques et du réchauffement global sur les écosystèmes.

L'Océan Austral joue un rôle prépondérant dans le climat mondial. Il présente une variabilité extrême et supporte l'un des écosystèmes marins les plus productifs (Tynan 1998). Cette variabilité peut probablement affecter tous les niveaux de l'organisation trophique et particulièrement les populations de prédateurs supérieurs (Aebischer *et al.* 1990; Croxall 1992). La communauté de prédateurs supérieurs (oiseaux marins, phoques, cétacés) de l'Océan Austral est probablement la plus importante numériquement au monde et bénéficie de la forte biomasse de leurs proies principales, le krill, les poissons et les céphalopodes (Croxall 1992).

Il existe une association très étroite entre les interactions physiques océan-glace-atmosphère et le fonctionnement de l'écosystème de l'Océan Austral. Cependant, des incertitudes majeures subsistent quant à la nature des liens et des mécanismes entre les processus physiques du système océan-glace-atmosphère et les réponses des populations des espèces de prédateurs supérieurs.

B. Les prédateurs supérieurs

Les prédateurs supérieurs exercent une influence considérable sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (McPeck 1998), leurs réponses aux fluctuations de l'environnement peuvent influencer les réponses des niveaux trophiques inférieurs (Sanford 1999).



Les prédateurs supérieurs sont souvent considérés comme des bio-indicateurs de leur milieu, car leur réponse démographique serait susceptible d'intégrer ou d'amplifier la variabilité environnementale, et ses conséquences sur les réseaux trophiques inférieurs, à de larges échelles spatiales et temporelles (Furness et Greenwood 1993; Boyds et Murray 2001). L'environnement influence la démographie des prédateurs supérieurs, soit par un effet direct des variations environnementales sur l'habitat (sites de reproduction, sites de nourrissage) et / ou sur la physiologie des individus, soit par un effet indirect sur l'abondance et la distribution des proies via les mécanismes de recherche alimentaire et d'allocation des ressources (**Figure 3**).

Plusieurs études ont montré des liens entre des paramètres physiques et biologiques de l'environnement et certains paramètres démographiques des populations de prédateurs supérieurs (Veit *et al.* 1997; Croxall *et al.* 2002; Fraser *et al.* 1992; Guinet *et al.* 1998). Cependant, il existe peu d'études quantitatives mettant en évidence l'impact de changements climatiques sur les populations de prédateurs en identifiant les mécanismes démographiques impliqués dans ces changements. En effet, les études sur la dynamique des populations sont en général basées sur des suivis de taille de population ou d'indices d'abondance et non sur des suivis individuels qui sont les seuls permettant d'estimer les causes démographiques des changements de populations. De plus, la réponse démographique des prédateurs supérieurs aux fluctuations climatiques est restée très peu prévisible car il n'existait que très peu de séries biologiques et physiques à long terme (Visser *et al.* 2003). D'autre part, il est souvent difficile de mesurer les réponses démographiques des prédateurs supérieurs aux fluctuations environnementales. Tout en dépendant très étroitement des ressources marines, les prédateurs marins supérieurs, tels que les pinnipèdes et les oiseaux se reproduisent à terre, ce qui facilite la collecte de données et le suivi à long terme de ces populations (Weimerskirch 2001). Croxall *et al.* (2002), dans une récente revue des effets des changements climatiques sur les populations d'oiseaux marins en Antarctique, soulignent que les inférences les plus plausibles au sujet des effets des fluctuations des paramètres environnementaux, comme la glace, sur l'écologie et la dynamique des populations des oiseaux antarctiques, proviennent du suivi à long terme par marquage-capture-recapture d'une communauté d'oiseaux marins se reproduisant en Terre Adélie, Antarctique. Les espèces concernées sont le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) (Barbraud et Weimerskirch 2001a) et le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) (Barbraud *et al.* 2000; Barbraud et Weimerskirch 2001b; Chastel *et al.* 1993).

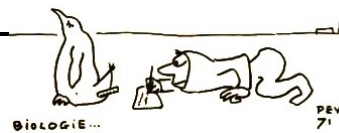


IV. But de l'étude et plan de la thèse

L'objectif de ce doctorat est donc de déterminer comment les variations du système physique océan-glace-atmosphère de l'Océan Austral affectent la dynamique des populations de plusieurs espèces de prédateurs supérieurs se reproduisant en sympatrie en Terre Adélie dans le contexte des changements climatiques. Pour atteindre cet objectif il est nécessaire d'estimer les différents paramètres démographiques, d'établir les stratégies démographiques puis d'étudier l'influence des fluctuations de l'environnement sur la taille des populations à travers ces effets sur les paramètres démographiques clés.

Le premier chapitre présente donc tout d'abord une description générale du milieu Antarctique, des paramètres environnementaux considérés et des espèces étudiées. Notre étude est basée sur une communauté d'oiseaux antarctiques, se reproduisant sur l'Archipel de Pointe Géologie, en Terre Adélie, et plus particulièrement sur le fulmar antarctique (*Fulmar glacialisoides*), le pétrel des neiges et le manchot empereur.

Le chapitre 2 présente ensuite l'estimation des paramètres démographiques (survie, proportion de reproducteurs, succès reproducteur...), la quantification de leur variabilité temporelle, et leurs réponses aux variables climatiques. Bien que plusieurs études se soient intéressées aux effets de la variabilité environnementale sur quelques paramètres démographiques des populations de prédateurs supérieurs, tels que la taille de population, le succès reproducteur ou la survie (par exemple Ainley 2002; Barbraud et Weimerskirch 2001a et b; Fraser *et al.* 1992), peu ont simultanément exploré l'influence de la variabilité de l'environnement sur plusieurs paramètres et ses conséquences sur la dynamique de la population. De plus, de nombreuses études se sont focalisées sur le manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le manchot à jugulaire (*Pygoscelis antarctica*) (Ainley 2002; Fraser *et al.* 1992; Smith 1994; Wilson *et al.* 2001), mais peu de travaux sont disponibles sur la démographie du pétrel des neiges (Barbraud *et al.* 2000; Barbraud et Weimerskirch 2001; Chastel *et al.* 1993), du fulmar antarctique (Jouventin et Weimerskirch 1991) et du manchot empereur. Les réponses démographiques sont complexes (Smith *et al.* 1999) et par exemple, l'étendue de la glace, facteur clé du fonctionnement de l'écosystème antarctique (Croxall 1992; Croxall *et al.* 2002), peut avoir des effets contrastés sur les différents paramètres démographiques d'une population. Barbraud et Weimerskirch (2001a) ont montré qu'une diminution de l'étendue de la glace diminue la survie du manchot empereur mais augmente le succès à l'éclosion. Le mécanisme proposé est une diminution de la distance entre la colonie et les lieux de nourrissage lorsque la glace diminue, augmentant ainsi le succès de la reproduction. Tandis



que lors des années de faible étendue de glace, l'abondance du krill antarctique (*Euphausia superba*) diminue, augmentant ainsi probablement la mortalité des individus. Il est donc nécessaire d'étudier l'effet de l'environnement sur le maximum de paramètres démographiques pour comprendre leurs effets sur la dynamique des populations. Afin de comprendre les processus démographiques mis en jeu dans l'impact de la variabilité environnementale sur la dynamique de la population, il est nécessaire d'étudier les stratégies démographiques.

C'est pourquoi, à partir des estimations des paramètres démographiques, des modèles de dynamique des populations seront établis (modèles matriciels du type Leslie, Caswell 2001) dans le chapitre 3. En effet, des analyses démographiques prospectives et rétrospectives (*sensu* Caswell 2001) seront donc réalisées pour identifier les paramètres démographiques les plus influents sur la dynamique de ces populations. La plupart des oiseaux marins antarctiques sont situés dans la partie extrême du gradient de trait d'histoire de vie présenté par Saether and Bakke (2000), puisqu'ils se reproduisent à un âge très avancé, ont une taille de ponte limitée, et ont une longévité importante. Ainsi, d'après l'étude empirique de Saether et Bakke (2000), une sensibilité élevée du taux de croissance à la survie adulte, mais une faible variation temporelle de ce paramètre sont attendues pour ces espèces. D'autre part, les fluctuations des paramètres associés à la reproduction seront probablement importantes mais la sensibilité du taux de croissance à la fécondité sera faible. En effet, Clobert et Lebreton (1991) ont souligné une relation mathématique entre le temps de génération et la sensibilité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte. Dès que le temps de génération est supérieur à 2 ans, la sensibilité relative du taux d'accroissement de la population devient plus importante pour la survie que la fécondité. Les trois espèces étudiées ont un temps de génération supérieur à 2 ans. D'après la relation attendue entre variabilité des traits d'histoire de vie et canalisation environnementale, ce long temps de génération devrait orienter l'ensemble des tactiques d'allocation d'énergie et des stratégies démographiques autour de la survie adulte de sorte qu'il soit maintenu le plus constant possible. Cependant, la constance d'un trait d'histoire de vie procède d'un coût en terme d'énergie. Ainsi en fonction des conditions environnementales la variabilité de la survie adulte sera plus faible que celle des paramètres de reproduction et de la survie juvénile pour lesquels le taux d'accroissement de la population est nettement moins sensible.

L'impact de la variabilité environnementale sur la taille des populations présente des réponses contrastées dans la communauté des oiseaux antarctiques (Croxall *et al.* 2002), mais aussi entre populations d'une même espèce (Smith *et al.* 1999). Ceci souligne le besoin d'une meilleure compréhension de l'impact des fluctuations environnementales sur la dynamique des populations,



via leurs effets sur les paramètres démographiques et l'importance des analyses comparatives. La discussion abordée dans le dernier chapitre, se focalisera donc sur une analyse comparative de l'influence des fluctuations climatiques sur la dynamique des populations de la communauté d'oiseaux marins et sur les stratégies démographiques de ces différentes espèces. Il est bien connu que même si les manchots ont une taille et une masse plus importante que les procellariiformes, ils se reproduisent relativement tôt et ont une plus faible espérance de vie que la plupart des pétrels (Weimerskirch 2001). Ainsi, d'après le continuum des traits d'histoire de vie souligné par Saether et Bakke (2000), le taux d'accroissement de la population sera probablement moins sensible à la survie adulte pour le manchot empereur que pour les deux espèces de pétrels (pétrel des neiges et fulmar antarctique). De plus, le manchot empereur présentera peut-être une stratégie démographique où la survie adulte est plus variable et probablement plus sensible aux variations de l'environnement que les pétrels. De même, les deux espèces de pétrels, auront probablement développé des stratégies démographiques conduisant à maximiser la survie adulte, et minimiser sa variabilité temporelle, comme une stratégie d'étalement des risques liés à la reproduction (« Bet-Hedging » Stearns 1976, Seger et Brockmann 1987). Ainsi ces espèces présenteront probablement des réponses contrastées aux variations de l'environnement, et notamment dans le contexte du réchauffement global.

Ces différents chapitres feront appel à des articles acceptés ou manuscrits soumis dans des revues internationales. En conséquence, les aspects méthodologiques ne seront pas détaillés et les chapitres suivants insisteront plus sur les résultats obtenus et leur discussion. Une conclusion générale clôt le manuscrit.

. Chapitre 1 : L'environnement antarctique et les espèces étudiées





I. Présentation générale

A. Un statut particulier

Dès le XVIII^e siècle, aventuriers et marins de tous horizons se rapprochèrent de plus en plus du continent inconnu (**Tableau I.1**). Très vite, comme toutes les terres nouvellement découvertes, l'Antarctique est convoité par des nations qui pensent avoir un droit de souveraineté. Au rang de ces pays, l'Argentine, l'Australie, le Chili, la France, le Royaume-Uni, la Nouvelle-Zélande et la Norvège. Mais en 1961, le traité de l'Antarctique met un terme à ces revendications. Le continent est déclaré zone internationale. La coopération scientifique prend le pas sur les intérêts territoriaux. Devant la nécessité de protéger cette terre, dernier bastion de la vie sauvage, les pays membres du Traité signent en 1991 le protocole de Madrid désignant l'Antarctique comme "une réserve naturelle, dévolue à la paix et à la science", réglementant les conditions des activités qui s'y déroulent, soulignant la nécessité de surveiller l'impact environnemental de ces activités et prohibant "tout exercice, autre que scientifique, en relation avec les ressources minérales".

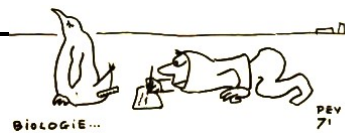


Tableau I.1 : L'Antarctique et les hommes. *Antarctica and humans.*

- Les Grecs de l'Antiquité sont les premiers à émettre l'hypothèse d'une vaste terre au sud pour contrebalancer l'existence des continents du nord.

1773 - James Cook est le premier explorateur à passer le cercle antarctique, sans toutefois s'approcher des terres.

1820 - Nathaniel Palmer, Edward Bransfield et William Smith arrivent en vue du continent antarctique.

1840 - Trois expéditions, dirigées par Dumont d'Urville, Ross et Wilkes, établissent que les terres de glace observées forment un continent.

1895 - Carsten Borchgrevink et son équipage accostent en Antarctique, à cap Adare. Ils y passeront un hiver entier.

1907-1909 - Ernest Shackleton tente de rallier le pôle Sud. Il échoue après 150 km parcourus à l'intérieur des terres.

1911 - Après 57 jours de voyage, Amundsen plante le drapeau norvégien au pôle Sud.

1928 - Premier vol au-dessus de l'Antarctique par George Wilkins.

1947 - Les Etats-Unis organisent une monumentale expédition : 4000 personnes, 13 bateaux et 23 avions permettent de cartographier de larges pans du littoral.

1957 - Au cours de l'Année géophysique internationale, une extraordinaire coopération scientifique s'instaure pour percer les mystères de l'Antarctique.

1961 - Entrée en vigueur du Traité de l'Antarctique, signé deux ans plus tôt par 12 pays.

1965 - Début du tourisme en Antarctique avec Lars-Eric Lindblad.

1991 - Le Protocole de protection de l'environnement est accepté par les nations du Traité à Madrid.



B. L'Antarctique : un désert de glace

L'Antarctique (**Figure I.1**) est situé presque entièrement au sud du Cercle Polaire Antarctique (latitude $66^{\circ}30$ sud). C'est le cinquième plus grand des sept continents avec une superficie d'environ 14,2 millions de km^2 en été, approximativement 26 fois la taille de la France. En hiver l'Antarctique double sa surface apparente sous l'effet de la glace de mer qui se forme le long des côtes. L'Antarctique est séparé en 2 grandes régions : l'Antarctique Oriental et l'Antarctique Occidental qui comprend la Péninsule Antarctique. Ces deux régions antarctiques sont séparées par les « Monts Transantarctiques », une chaîne de montagnes qui s'étend à travers tout le continent.

98 % de l'Antarctique est recouvert par la glace, ce qui représente 70% des réserves d'eau douce de la planète. Avec cette épaisse couverture de glace, l'Antarctique est le plus haut de tous les continents avec une altitude moyenne d'environ 2300 m. L'épaisseur la plus impressionnante avec 4776 m de glace, est située à 400 km de la côte de Terre Adélie, à l'endroit où la France a construit sa nouvelle base du « Dôme C », (70° Sud; 135° Est).

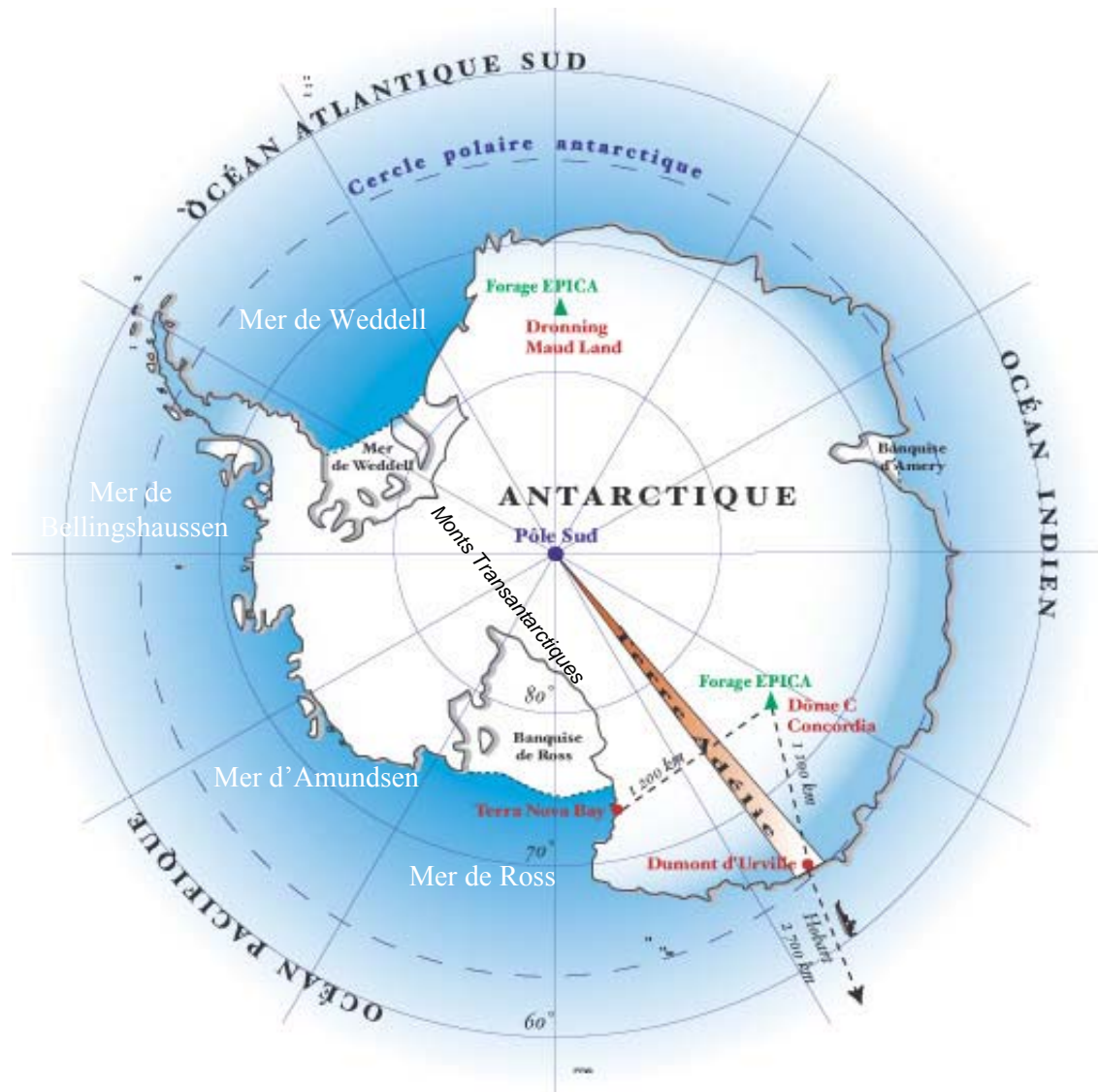
L'Antarctique est le continent le plus froid et également le plus venté. La température la plus basse jamais enregistrée sur terre, -89.6°C , a été recueillie le 21 juillet 1983 à la station russe de Vostok sur le plateau continental. Le continent antarctique est également battu par des vents violents : les vents catabatiques. Un vent d'une vitesse record de 320 km/h a été enregistré à la base française de Dumont d'Urville en juillet 1972.

L'énorme pôle de froid que constitue l'Antarctique joue, par sa taille, l'étendue de ses glaces et le régime de ses vents, un rôle primordial, bien qu'encore mal connu, dans l'équilibre météorologique de la planète.

Lichens et mousses constituent la seule flore susceptible de supporter de telles conditions. La faune présente sur le continent antarctique est principalement constituée d'invertébrés, et les organismes ont développé des adaptations au froid remarquables. Par exemple, les acariens ne sont actifs que pendant l'été austral. Pendant toute la durée de l'hiver, les individus de ces espèces sont totalement immobiles et sont congelés, leurs activités métaboliques étant stoppées. L'Océan Austral entourant l'Antarctique offre en revanche un habitat de choix à de nombreuses espèces d'invertébrés, de poissons, d'oiseaux et de mammifères marins.



Figure I.1 : Carte de l'Antarctique. *Map of Antarctica.*





C. L'Océan Austral

La véritable limite de l'Antarctique n'est pas le littoral du continent lui-même ou les îles périphériques, mais la convergence antarctique ou front polaire (**Figure I.2**).

La limite nord de l'Océan Austral est la convergence subantarctique ou front subantarctique (**Figure I.2**), là où les eaux chaudes tropicales et froides subantarctiques se rencontrent et dont la position oscille autour de 40° Sud. Il n'a pas de frontière méridienne et s'étend tout autour du globe, au sud des trois grands océans (Atlantique, Indien et Pacifique) avec lesquels il entretient de nombreux échanges. L'Océan Austral est le quatrième au monde en superficie avec 35 millions de km², mais son rôle, encore mal connu, dans les échanges de masses d'eau, de sel et de température avec ses trois grands voisins, en fait en réalité le cœur de l'océan mondial. Il existe au sein de l'Océan Austral 3 mers spécifiques : la mer de Ross et la mer de Weddell qui occupent les profondes échancrures du même nom en Antarctique, et la mer de Bellinghausen, à l'ouest de la Péninsule Antarctique (**Figure I.1**).

L'Océan Austral se compose de masses d'eau séparées latitudinalement par des frontières hydrologiques bien identifiées, mais dont la position peut varier sensiblement en fonction des régions, et des saisons, des vents et des courants (**Figure I.2**). La limite nord de l'Océan Austral, le front subantarctique, marque une véritable rupture en terme de température, de salinité, de composition chimique et de richesse planctonique. Le brassage des eaux froides et chaudes induit une grande richesse en sels minéraux et, par voie de conséquence, en phytoplancton, zooplancton, oiseaux et mammifères marins. Vers 50 °S sud, une nouvelle discontinuité hydrologique, le front polaire apparaît où se rencontrent les eaux subantarctiques et les eaux glacées issues du continent. La température de l'eau chute à nouveau, passant de 4° à 2°C, en moyenne. Aux environs de 60 °S, une dernière discontinuité appelée divergence antarctique marque la zone où les eaux très froides et salées, plongent en profondeur, laissant la place, en surface à des remontées d'eaux mixtes issues des 40^{èmes} °S (mélange d'eaux antarctiques de fond, d'eaux antarctiques intermédiaires, et d'eaux subtropicales).

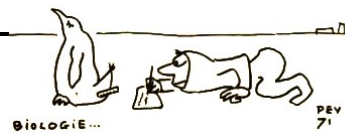
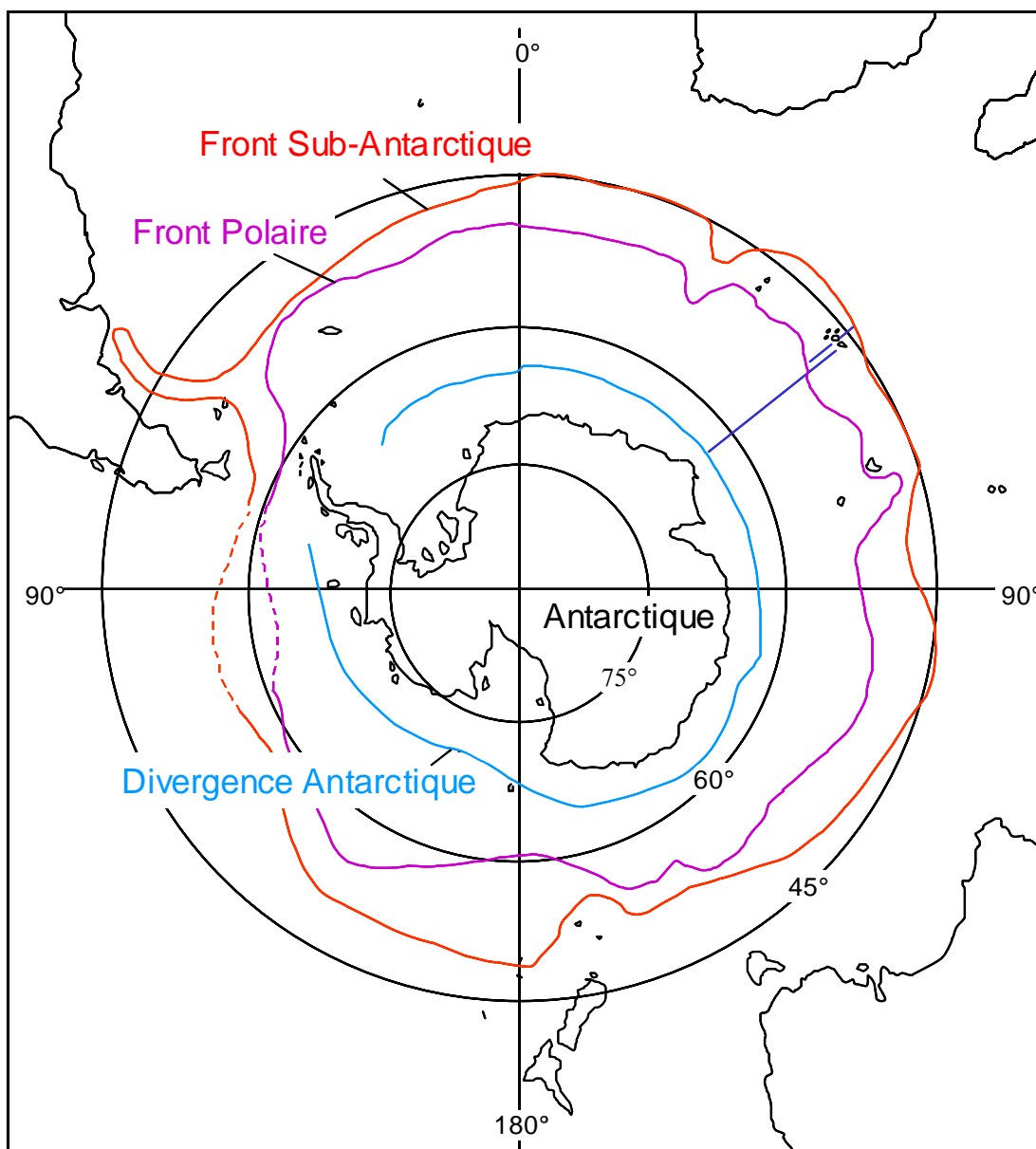


Figure I.2 : Carte de l'Océan Austral et positions des principales structures hydrologiques. *Antarctic Circulation Pattern.*





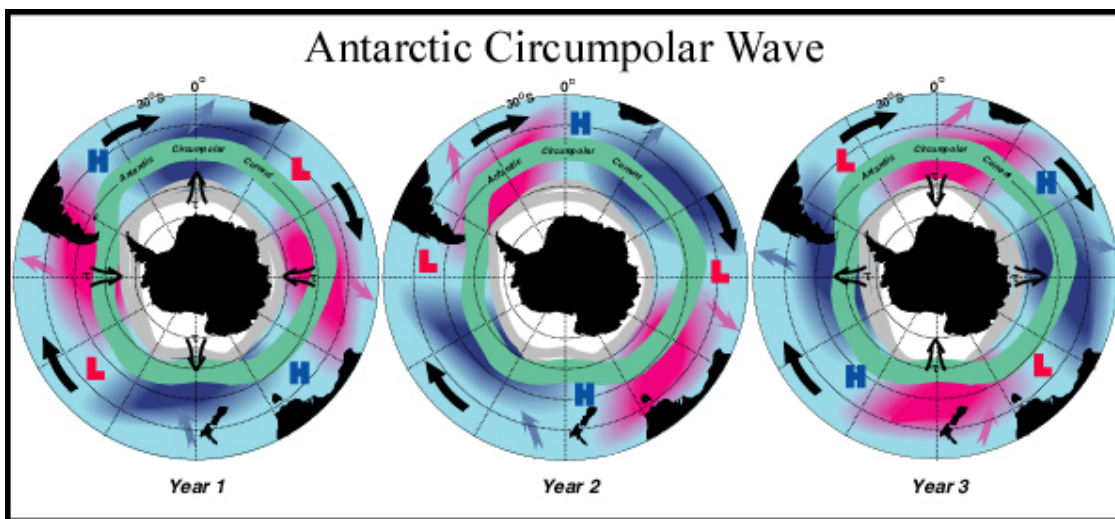
L'Océan Austral est la principale source de formation des eaux profondes de l'océan mondial dont il refroidit, d'environ 2°C, plus de la moitié du volume. La circulation océanique dans les régions antarctiques contribue, en même temps que l'atmosphère, à l'équilibre climatique de la planète (White et Peterson 1996).

Entre la convergence subantarctique et le front polaire circule le plus grand courant du monde. Sur une longueur de 24000 km et une largeur de 200 à 1000 km, le courant circumpolaire, portant vers l'est, déplace 165 millions de tonnes d'eau à la seconde, pour une vitesse de 20 km/h en moyenne. Le courant circumpolaire antarctique est le lien d'unification des échanges de masses d'eau à toutes les profondeurs et entre les trois grands océans (White et Peterson 1996). Il permet la propagation vers l'est d'anomalies climatiques (pression atmosphérique à la surface de l'eau, vent, température de surface de la mer, étendue de glace) qui apparaissent tous les 4-5 ans, et mettent 8-10 ans pour faire le tour du continent antarctique (**Figure I.3**). Ce système porte le nom d'Onde Circumpolaire Antarctique (White et Peterson 1996). Initialement, les anomalies chaudes sont situées dans la partie ouest et subtropicale de l'océan Pacifique et se répandent au sud et à l'est dans l'Océan Austral via le courant circumpolaire antarctique. Ces anomalies chaudes sont probablement liées aux événements El Niño (White et Peterson 1996).

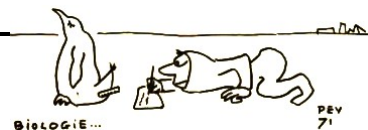


Figure I.3 : Schéma de propagation de l'Onde Circumpolaire Antarctique (d'après White et Peterson 1996 et le site internet : <http://jedac.ucsd.edu/ACW/index.html>). Le courant circumpolaire antarctique (vert) permet la propagation vers l'est d'anomalies de pression atmosphérique à la surface de l'eau (noté en gras H pour anomalie forte et L pour anomalie faible), vent (noté τ), température de surface de la mer (rouge : anomalie chaude, bleue : anomalie froide), étendue de glace (ligne grise) qui apparaissent tous les 4-5 ans, et mettent 8-10 pour faire le tour du continent antarctique. Les flèches noires épaisses indiquent le mouvement général vers l'est des anomalies climatiques, et les autres flèches montrent les communications entre le courant circumpolaire et les gyres subtropicaux situés les plus au nord.

The Southern Ocean is the only oceanic domain encircling the globe. It contains the strong eastward flow of the Antarctic Circumpolar Current, and is the unifying link for exchanges of water masses at all depths between the world's major ocean basin. There is significant interannual variations in the atmospheric pressure at sea level, wind stress, sea surface temperature and sea-ice extent over the Southern Ocean. These anomalies propagate eastward with the circumpolar flow, with a period of 4-5 years and taking 8-10 years to encircle the pole. This system of coupled anomalies, which we call the Antarctic Circumpolar Wave, is likely to play an important role in climate regulation and dynamics both within and beyond the Southern Ocean (White et Burnham 1999). Simplified schematic summary of interannual variations in sea surface temperature (red warm, blue : cold), atmospheric sea-level pressure (bold H and L), meridional wind stress (denoted by τ), and sea ice extent (grey lines), together with the mean course of the Antarctic Circumpolar Current (green). Heavy black arrows depict the general eastward motion of anomalies, and other arrows indicate communications between the circumpolar current and the more northerly subtropical gyres. (from White et Peterson 1996 and <http://jedac.ucsd.edu/ACW/index.html>)



Cependant, l'existence, la persistance et les mécanismes générant cette onde circumpolaire sont débattus par de nombreux scientifiques. Park *et al.* (2004) proposent notamment que la forte variabilité inter-annuelle des paramètres climatiques est reliée aux phénomènes El Niño. Celle-ci est principalement stationnaire, la propagation vers l'est des fluctuations des variables climatiques étant minime.



L'Océan Austral est la plus importante réserve nutritive des océans et supporte l'un des écosystèmes marins les plus productifs (Tynan 1998). Il existe plusieurs zones biogéographiques principales dont les caractéristiques physiques et biologiques diffèrent (Smith 1990) :

- au nord du front polaire (zone « PFZ » pour « *Polar Front Zone* »), les eaux subantarctiques se caractérisent par une grande diversité biologique mais sont moins riches que l'eau antarctique de surface en terme de biomasse. Cette région est cependant riche en poissons mésopélagiques.

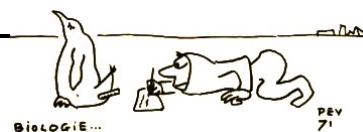
- au sud du front polaire la zone antarctique (« AZ » pour « *Antarctic Zone* »), divisée elle-même en trois zones :

- la portion de l'eau antarctique de surface qui n'est jamais couverte par les glaces (zone « POOZ » pour « *Permanently open ocean zone* ») est dominée par des espèces zooplanctoniques (copépodes et salpes principalement) et par des poissons mésopélagiques.
- la zone couverte de manière saisonnière par l'avancée de la glace (zone « SIZ » pour « *Seasonal Ice Zone* ») est la région où la productivité primaire est la plus importante (Siegfried *et al.* 1985). Le krill antarctique (*Euphausia superba*) domine les chaînes trophiques locales (Kerry et Hempel 1990).
- la zone couverte en permanence par la glace (au sud de la divergence antarctique, zone « CCSZ » pour « *Coastal and Continental Shelf Zone* ») où la biomasse zooplanctonique est faible mais où des polynies (étendues d'eau libre « ancrées » dans la banquise) contribuent à la production biologique.

D'une manière générale, les barrières séparant ces zones géographiques (front polaire et subantarctique, limite des glaces) sont des zones où la productivité biologique (primaire et secondaire) est supérieure à celle des zones intermédiaires (Siegfried *et al.* 1985).

D. La banquise

La banquise joue un rôle fondamental dans le fonctionnement de l'écosystème de l'Océan Austral. En hiver, la surface de la banquise dépasse celle du continent, soit 20 millions de km² (Smith *et al.* 1998), puis fond au printemps. Le rôle de la banquise est essentiel à l'échelle de la circulation hydrologique du globe (ex : formation de l'eau antarctique de fond), et à la régulation

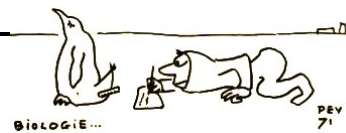


thermique et biologique (Smith 1990). Parmi les facteurs qui influenceraient la production primaire dans les eaux australes, la variation de la couverture de glace est sûrement le plus important (Leventer *et al.* 1996). La banquise constitue un habitat favorable pour le développement des algues ainsi que du krill et de plusieurs espèces de poissons (comme le poisson des glaces). La glace de mer fournit un support pour le développement du phytoplancton qui se fixe sous la glace (à l'interface de l'eau et de la glace). Le krill et d'autres espèces de crustacés se nourrissent de ces micro-algues et utilisent la glace comme refuge pour se protéger des prédateurs.

E. Les changements climatiques en Antarctique

Autour de l'Antarctique, la température moyenne de 16 stations augmente de 0.9- 1.2°C par siècle (Jacka et Budd 1998; **Figure I.4c**), et de 0.7-1°C pour les 22 stations situées dans l'Océan Austral (**Figure I.4a**), réchauffement bien plus élevé que la tendance mondiale. Une autre analyse montre des résultats équivalents (Comiso 1999); pour 21 stations antarctiques l'augmentation de température est de 1.25°C par siècle. Cependant, Comiso *et al.* (1999) soulignent une période de refroidissement depuis 1979 confirmée par les analyses de température de surface dérivée des données satellites (IPCC 2001).

Jacka et Budd (1998) n'ont trouvé aucune tendance significative dans des données d'étendue de glace au cours de l'ère satellite (1973-1996). Pourtant, l'étendue de la glace en été a chuté entre 1973 et 1980 (**Figure I.4b**). D'autres analyses, basées sur des données à plus long terme, suggèrent toutefois une diminution de l'étendue de glace. Les analyses basées sur des observations de localisation des baleiniers montrent que l'étendue de la glace s'est réduite de 2.8° de latitude entre les années 1950 et 1970 (de la Mare 1997, **Figure I.4b**). Cette diminution est équivalente à un déclin de 25% de la surface couverte par la glace. Cependant, il faut remarquer que cette étude est basée sur deux périodes distinctes pendant lesquelles des espèces différentes de baleines ont été chassées, introduisant probablement un biais dans les analyses. Une étude récente, basée sur un indice de l'activité phytoplanctonique, elle-même influencée par l'étendue de la glace, corrobore toutefois ces résultats, suggérant un déclin de 20% de l'étendue de glace depuis 1950 (Curran *et al.* 2003, **Figure I.5**). Cette diminution n'est pas linéaire, et l'étendue de la glace montre de fortes variations cycliques d'une période de 11 ans, rendant ainsi difficile la détection d'une tendance sur une courte période telle que celle de l'ère satellite (Curran *et al.* 2003).



Il existe toutefois de fortes disparités régionales. Les températures de l'air annuelles ont diminué à la base Amundsen-Scott, au pôle Sud depuis 1958 mais ont augmenté en Péninsule Antarctique (Vaughan *et al.* 2001, **Figure I.4d**) avec un taux deux fois plus élevé que les autres stations antarctiques en moyenne (Jacka et Budd 1998). Le retrait et la dislocation impressionnante des plates-formes de la Péninsule Antarctique sont une autre évidence de ce réchauffement exceptionnel (IPCC 2001). Par exemple, depuis une dizaine d'années, plusieurs épisodes de dislocation de la plate-forme de Larsen, dans l'est de la mer de Wedell ont été observés. Ainsi, la plate-forme de Larsen a perdu 3275 km² (soit 720 milliards de tonnes) en 2001, et n'occupe plus que 40 % de sa surface depuis 5 ans (IPCC 2001). Ce phénomène pourrait être lié à une élévation de la température en Péninsule. D'autre part, bien que la tendance moyenne soit nulle, l'étendue de la glace dans le secteur de 0° à 40°E tend à augmenter, tandis que dans le secteur des mers de Bellingshausen et d'Amundsen entre 65°W à 160°W, elle diminue.

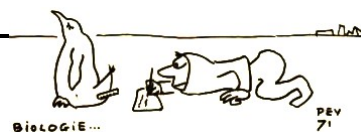
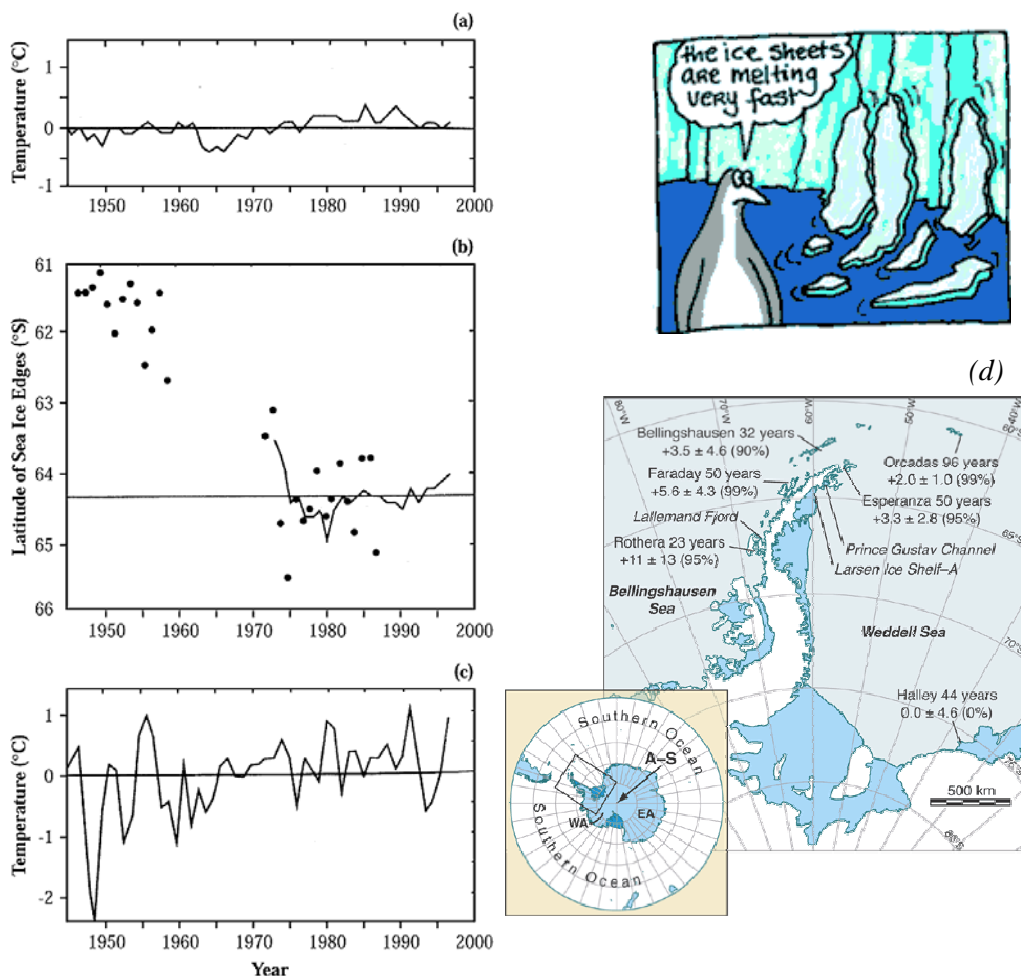


Figure I.4 : (a) Moyennes des anomalies de température pour les stations météorologiques situées dans l'Océan Austral; (b) étendue de la glace pendant l'été (les points représentent les estimations basées sur les positions les plus au sud des bateaux de pêche à la baleine d'après de la Mare (1997); (c) moyennes des anomalies de température pour les stations météorologiques situées sur les côtes antarctiques (d'après Jacka et Budd, 1998), figure de l'IPCC (Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change 2001); (d) Localisations des stations météorologiques principales sur la Péninsule Antarctique, et tendance de la température en degrés Celsius par siècle. La période d'observation et la significativité de la tendance sont précisées. Localisation des bases d'Amundsen-Scott (A-S), de l'Antarctique de l'Est (EA), et de l'Ouest (WA) (Figure de Vaughan *et al.* 2001).

(a) Mean temperature anomalies for Southern Ocean climate stations; (b) summer sea-ice extent (dots are from estimates based on southernmost positions of whaling-factory ships de la Mare (1997); (c) mean temperature anomalies of coastal Antarctic climate stations (after Jacka and Budd, 1998) (from (Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change 2001); (d) Locations of the main stations on the Antarctic Peninsula are marked, together with the period of observation in years, the temperature trend in degrees Celsius per century, and the significance of the trend. (Inset) Location of Amundsen-Scott Base (A-S), East Antarctica (EA), and West Antarctica (WA) (from Vaughan *et al.* 2001)).



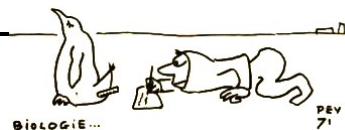
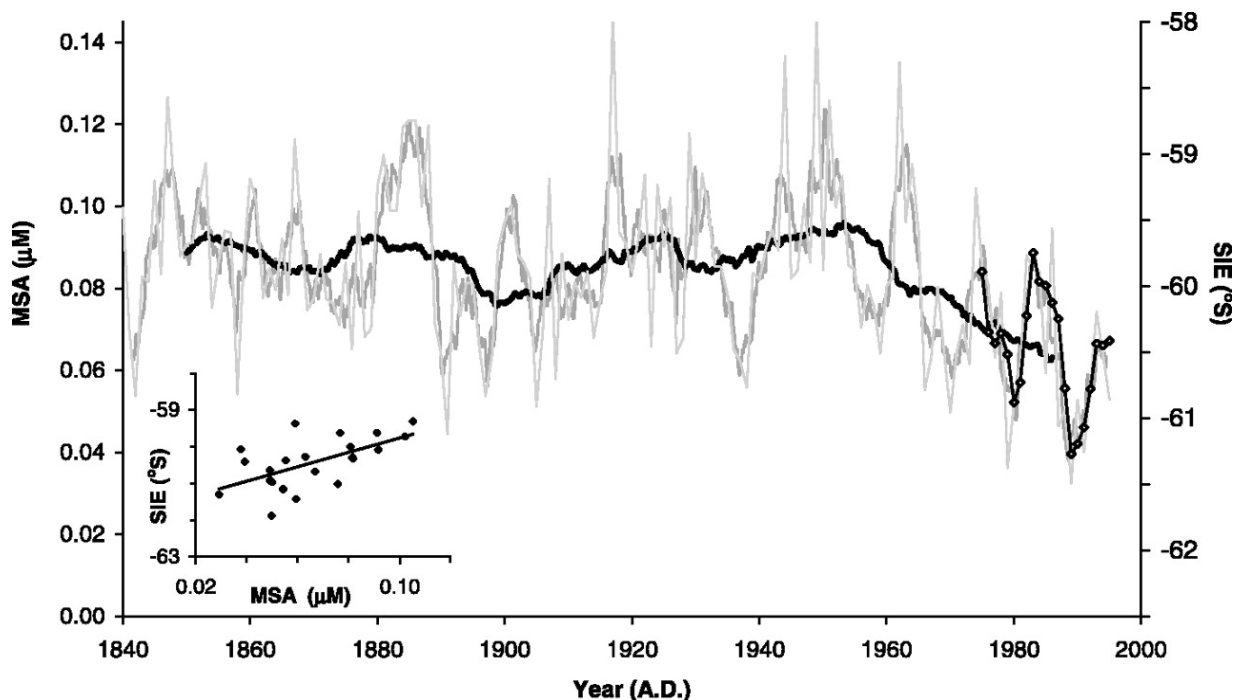


Figure I.5 : Données de l'acide méthane sulfonique (MSA : indice de l'activité phytoplanctonique) issues des forages de glace au Dôme de Law, de 1841 à 1995, et de l'étendue de glace maximum (SIEmax) pour le secteur situé entre 80°E et 140°E de 1974 à 1995. Ligne fine grise : variations annuelles du MSA, ligne épaisse grise : moyenne mobile de 3 ans pour les données MSA, ligne noire épaisse : moyenne mobile de 20 ans pour les données MSA; points et ligne noire : moyenne mobile de 3 ans pour les données de SIEmax. Figure de l'encart : corrélation entre les données annuelles de MSA et de SIEmax pour la période de chevauchement de 1974 à 1995 ($P < 0,002$, $n = 22$). Figure 3 de Curran *et al.* (2003).

*Law Dome MSA record (1841 to 1995) and SIEmax in the 80°E to 140°E sector (1974 to 1995). Faint gray line, MSA annual; thick gray line, MSA 3-year running mean; thick black line, MSA 20-year running mean; black line with open circles, SIEmax 3-year running mean. (Inset) Correlation of annual MSA with annual SIEmax for the overlap period 1974 to 1995 ($P < 0.002$, $n = 22$). Applying this instrumental calibration to longer term MSA data suggests that there has been a 20% decline in SIE since about 1950. The decline is not uniform, showing large cyclical variations, with periods of about 11 years, that confuse trend detection over the relatively short satellite era. From figure 3 of Curran *et al.* (2003).*





L'importance du récent et rapide réchauffement en Péninsule Antarctique, est mis en évidence par son impact sur la biosphère. L'augmentation spectaculaire de *Deshampsia antarctica* (Smith 1994) a déjà été soulignée précédemment (**Introduction §I.B.**). De plus, depuis une quinzaine d'années, il semble y avoir un déclin global des biomasses de krill (Loeb *et al.* 1997; Reid et Croxall 2001) corrélé avec une régression des populations de prédateurs marins en Géorgie du Sud, notamment les otaries à fourrure (*Arctocephalus gazella*), les albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*), les manchots papous (*Pygoscelis papua*) et les gorfous macaronis (*Eudyptes chrysolophus*) (Reid et Croxall 2001). En effet, Loeb *et al.* (1997) ont suggéré que la reproduction et la survie du krill antarctique (*Euphausia superba*) seraient significativement affectées par l'extension et la durée de la couverture de glace. Un réchauffement des régions australes et une diminution de l'étendue de glace entraîneraient un profond bouleversement de la dominance du krill en faveur d'espèces énergétiquement moins intéressantes, telles que les salpes (Loeb *et al.* 1997). En Péninsule Antarctique, Smith *et al.* (1999) ont aussi souligné de profondes modifications dans la dynamique des populations de manchots. L'abondance des manchots adélie (*Pygoscelis adeliae*) diminue tandis que celle des manchots à jugulaire (*Pygoscelis antarctica*) augmente (Smith *et al.* 1999). Ces derniers semblent avoir colonisé ces milieux très récemment (Smith *et al.* 1999).



II. Le réseau trophique en Antarctique

A. Présentation du réseau trophique

Il existe plusieurs zones biogéographiques principales dont les caractéristiques physiques et biologiques diffèrent (Smith 1990, **Chapitre I, § I.C**). Ces zones interagissent entre elles, mais par convenance plusieurs réseaux trophiques différents se distinguent (Hempel 1985).

1) Les zones « PFZ » et « POOZ » au niveau de la dérive occidentale des vents qui n'est jamais couverte par les glaces est dominée par les copépodes, les salpes et les petits euphausiacés. Le krill antarctique y est presque absent, sauf en Géorgie du Sud. Les calmars, les poissons mésopélagiques bioluminescents de la famille des Myctophidae et les juvéniles de certains poissons benthiques sont présents mais ne jouent pas un rôle important dans le réseau trophique, en comparaison aux poissons de fond des zones boréales des océans Atlantique et Pacifique Nord.

2) La zone « SIZ » couverte de manière saisonnière par l'avancée de la glace se situe au niveau de la dérive orientale des vents, et les turbulences le long de la divergence antarctique. C'est la région où la productivité primaire est la plus importante à l'échelle de l'année, ce qui est probablement dû à une certaine stabilité des couches superficielles à proximité de la banquise et à leur ensemencement par les algues. Le réseau trophique est plus complexe et comprend des salpes, des copépodes, des euphausiacés, des larves de poissons, et des poissons. Cependant, le krill antarctique (*Euphausia superba*, **Figure I.7**) qui est la base du régime alimentaire de nombreux poissons, oiseaux, phoques et baleines (Hopkins *et al.* 1993, **Figure I.6**), domine les chaînes trophiques locales (Kerry et Hempel 1990). En été, le krill se rassemble en essaims, contenant des millions d'individus, pour se nourrir de phytoplancton, qui se développe dans les eaux ensoleillées et riches en nutriments en bordure de la banquise. Le krill se nourrit pendant l'hiver des algues poussant sur la face immergée de la glace.

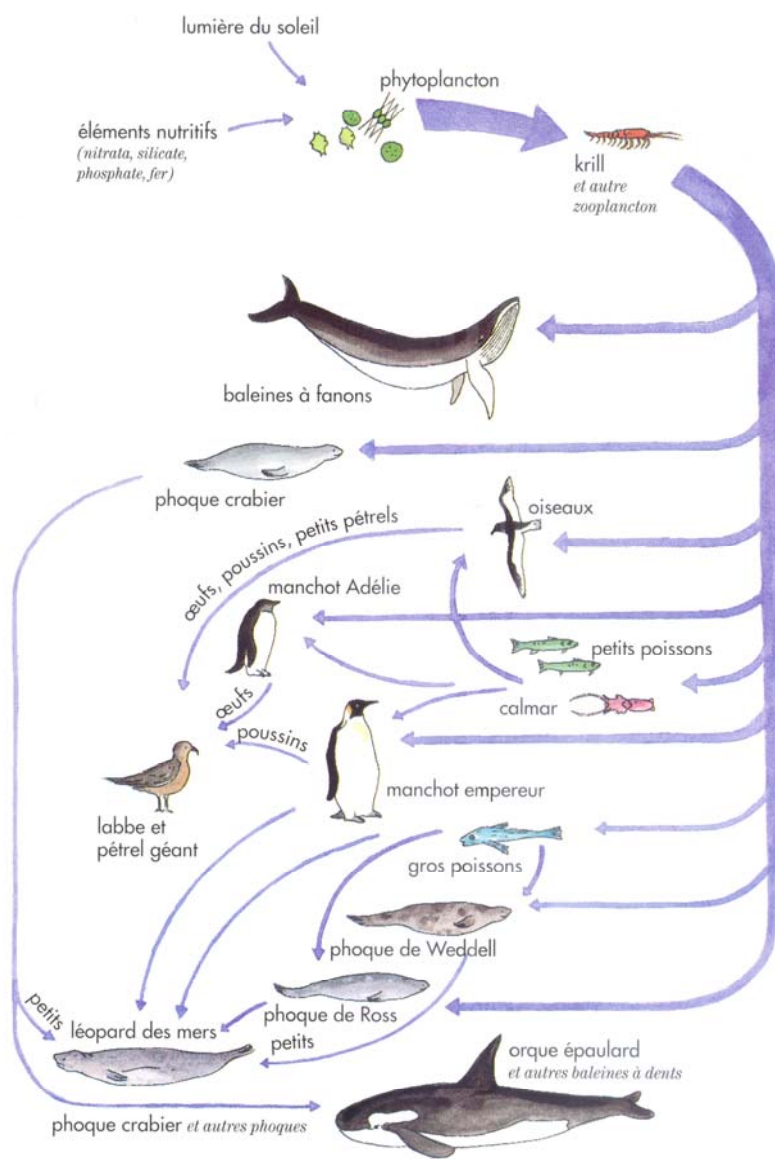
3) La zone couverte en permanence par la glace « CCSZ » s'étend au niveau des eaux froides proches du continent. La biomasse zooplanctonique est faible dans cette zone. *Euphausia superba* est remplacée par une espèce de krill plus petite *Euphausia crystallophias* (**Figure I.7**). Le poisson pélagique *Pleuragramma antarcticum* (**Figure I.7**) est plus abondant dans cette zone. La majorité de la production primaire est bénéfique à la faune épi-benthique extrêmement riche, et aux suspensivores (comme par exemple les éponges et les échinodermes). Ces espèces sont consommées par les crustacés, les céphalopodes et un nombre important de poissons, eux mêmes la



proie de certains phoques et oiseaux. Les polynies contribuent de manière importante à la production biologique.

Figure I.6 : Réseau trophique de l'Océan Austral. Le zooplancton, comme le krill, y joue un rôle fondamental car, directement ou indirectement, tous les autres animaux depuis les baleines à fanons jusqu'aux oiseaux, poissons et calmars, dépendent du zooplancton. Chaque flèche indique la direction dans laquelle se fait le transfert trophique, leur épaisseur étant proportionnelle à la quantité relative de ressource consommée.

Food web of the Southern ocean. The krill plays a fundamental role because directly or indirectly all the other animals, since the whales until birds, fish and squids, depend on the zooplankton. Each arrow indicates the direction in which the transfer of food is done, their thickness being proportional to the relative quantity of consumed resource.





Ainley *et al.* (1984, 1993) distinguent trois communautés d'oiseaux marins qui se recouvrent plus ou moins en terme d'habitat :

- la communauté des hautes latitudes et de la banquise. Les principales espèces sont les manchots empereur et Adélie, le pétrel antarctique, le pétrel des neiges, et le skua antarctique. Ces espèces sont très fortement inféodées à la glace, sauf le skua, prédateur des autres espèces.
- la communauté des eaux froides au nord de la banquise et où les icebergs sont présents. L'espèce la plus caractéristique de cette communauté est le fulmar antarctique. Les autres espèces majeures sont le pétrel de Wilson (*Oceanites oceanicus*) et le pétrel antarctique (*Thalassoica antarctica*).
- la communauté subantarctique, la plus diversifiée, où les oiseaux se nourrissent au niveau du front polaire.

Les relations trophiques des oiseaux marins sont complexes (Ainley *et al.* 1984). Il existe relativement peu d'études, et celles-ci sont généralement basées sur une seule période de l'année. Notamment pendant la période de reproduction, où l'étude du régime alimentaire est basée sur des régurgitats d'oiseaux reproducteurs et donc sur la nourriture destinée aux poussins. De plus, en fonction de la méthodologie, certaines espèces proies peuvent être identifiées ou non (par exemple la préservation des régurgitats dans du formol empêche l'identification des espèces de poissons par les otolithes). C'est notamment le cas des études de régimes alimentaires des espèces d'oiseaux marins de Terre Adélie (Offredo et Ridoux 1986; Ridoux et Offredo 1989).

En mer de Ross (Ainley *et al.* 1984) et lors de la campagne AMERIEZ (Antarctic Marine Ecosystem Research in the Ice Edge zone, Ainley *et al.* 1991; Hopkins *et al.* 1993; Ainley *et al.* 1992), Ainley et ses collaborateurs ont prélevé des animaux en mer et ont montré que pour la communauté d'oiseaux marins de la zone antarctique, certaines espèces de proies prédominent. En effet, au moins sept espèces de crustacés sont prédatées, mais leur nombre reste négligeable par rapport à *Euphausia superba*, dans les eaux océaniques et les eaux du talus continental, et *Euphausia crystallorophias*, dans les eaux du plateau continental (**Figure I.7**). De même, 4 espèces de poissons sont mangées mais *Pleuragramma antarcticum* et le poisson lanterne *Electrona antarctica* restent les proies principales (**Figure I.7**). Les calmars font aussi partie du régime alimentaire, et les espèces proies sont plus diverses. Les deux espèces les plus importantes sont *Psychroteuthis glacialis* (**Figure I.7**) et *Gonatus antarcticus*.

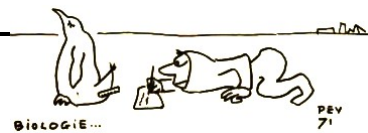


Figure I.7 : Espèces proies principales des oiseaux marins de l'Océan Austral (Ainley *et al.* 1984).
Principal prey of Antarctic seabirds.

Milieu océanique

Euphausia superba

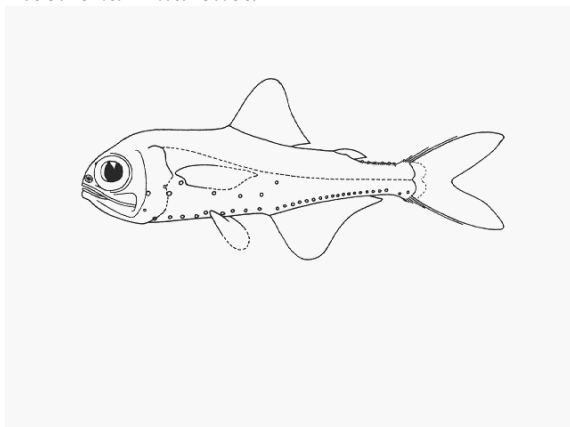


Milieu néritique

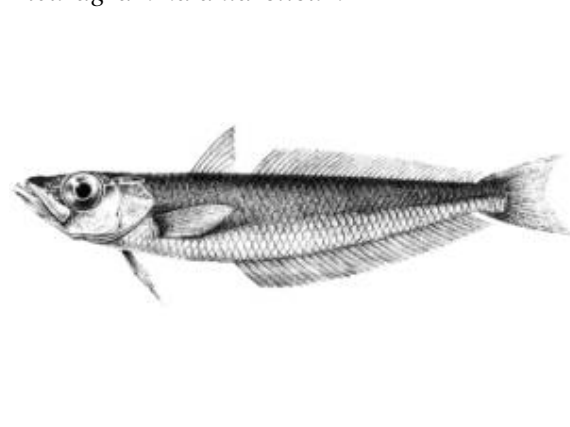
Euphausia crystallorophias



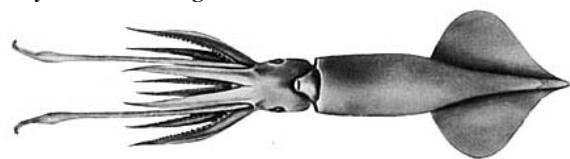
Electrona Antarctica

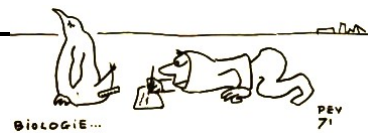


Pleuragramma antarcticum



Psychroteuthis glacialis





B. Les espèces étudiées (d'après Shirihai 2002)

Trois espèces d'oiseaux marins se reproduisant en sympatrie en Terre Adélie sont étudiées : deux espèces de pétrels : le fulmar antarctique et le pétrel des neiges, et le manchot empereur.

Les manchots empereur et Adélie, et le pétrel des neiges appartiennent à la communauté d'oiseaux marins de hautes latitudes et sont extrêmement pagophiles (i.e. espèces fortement associées à la glace d'un point de vue écologique). L'habitat de ces espèces est fortement lié à la banquise, comme par exemple le manchot empereur qui se reproduit sur la glace. Les espèces de cette communauté fréquentent des eaux ouvertes (refroidies par la glace de mer et dont les températures tombent jusqu'à -2°C), à l'intérieur de la banquise (polynie), ou en bordure de banquise, particulièrement lorsque de nombreux icebergs sont présents (Ainley *et al.* 1984; Ainley *et al.* 1994; Ainley *et al.* 1993).

Le fulmar antarctique appartient à une seconde communauté, qui ne s'exclut pas de la première, mais qui occupe les eaux froides au nord de la banquise, dans les zones où les icebergs sont présents. Cependant, les espèces de cette communauté ne s'aventurent pas sur la banquise, sauf pour y rejoindre leurs sites de reproduction (Ainley *et al.* 1984; Ainley *et al.* 1994; Ainley *et al.* 1993).

Après la description du site d'étude, les espèces, leur distribution (cartes de Shirihai 2002), leur régime alimentaire et leur phénologie (**Tableau I.2**) sont présentés. Les différentes caractéristiques des espèces exposées ci-dessous sont basées sur la synthèse récente de Shirihai (2002).

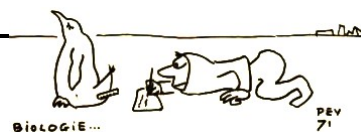
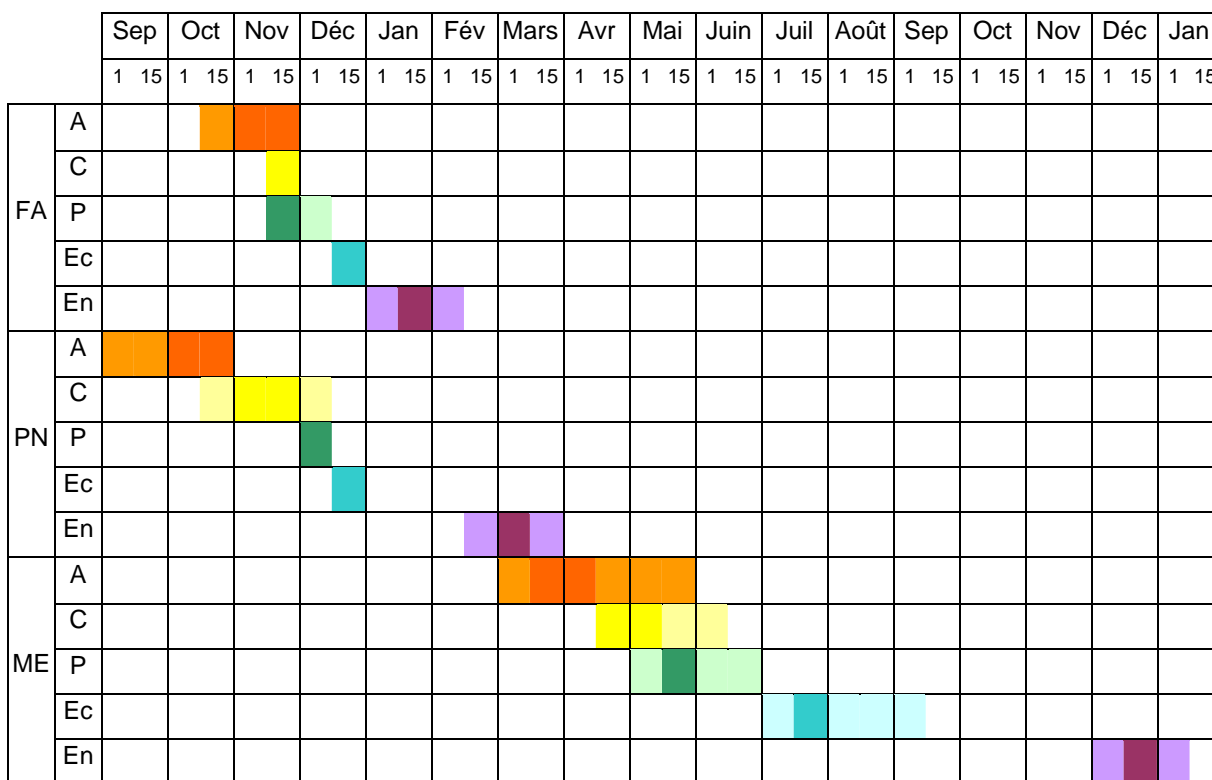
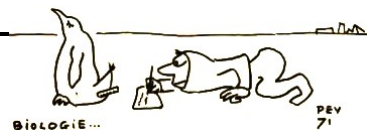


Tableau I.2 : Cycle de vie des espèces étudiées : Le manchot empereur (ME), le fulmar antarctique (FA) et le pétrel des neiges (PN). L'arrivée (A, couleur orange), la copulation (C, jaune), la ponte (P, verte), l'éclosion (Ec, bleue) et l'envol (En, violette) sont précisés. En couleur claire sont représentées les périodes extrêmes de l'événement considéré et en couleur foncée la période au cours de laquelle le maximum d'oiseaux sont présents dans cet épisode.

Life cycles of studied species : emperor penguin (ME), southern fulmar (FA) and snow petrel (PN). Life cycle events : arrival (A, orange color), copulation (C, yellow), laying (P, green), hatching (Ec, blue) and fledging (En, purple) are specified. The dark color stands for the period when the majority of birds start the life cycle event, and the clear color for the extremes of the period.





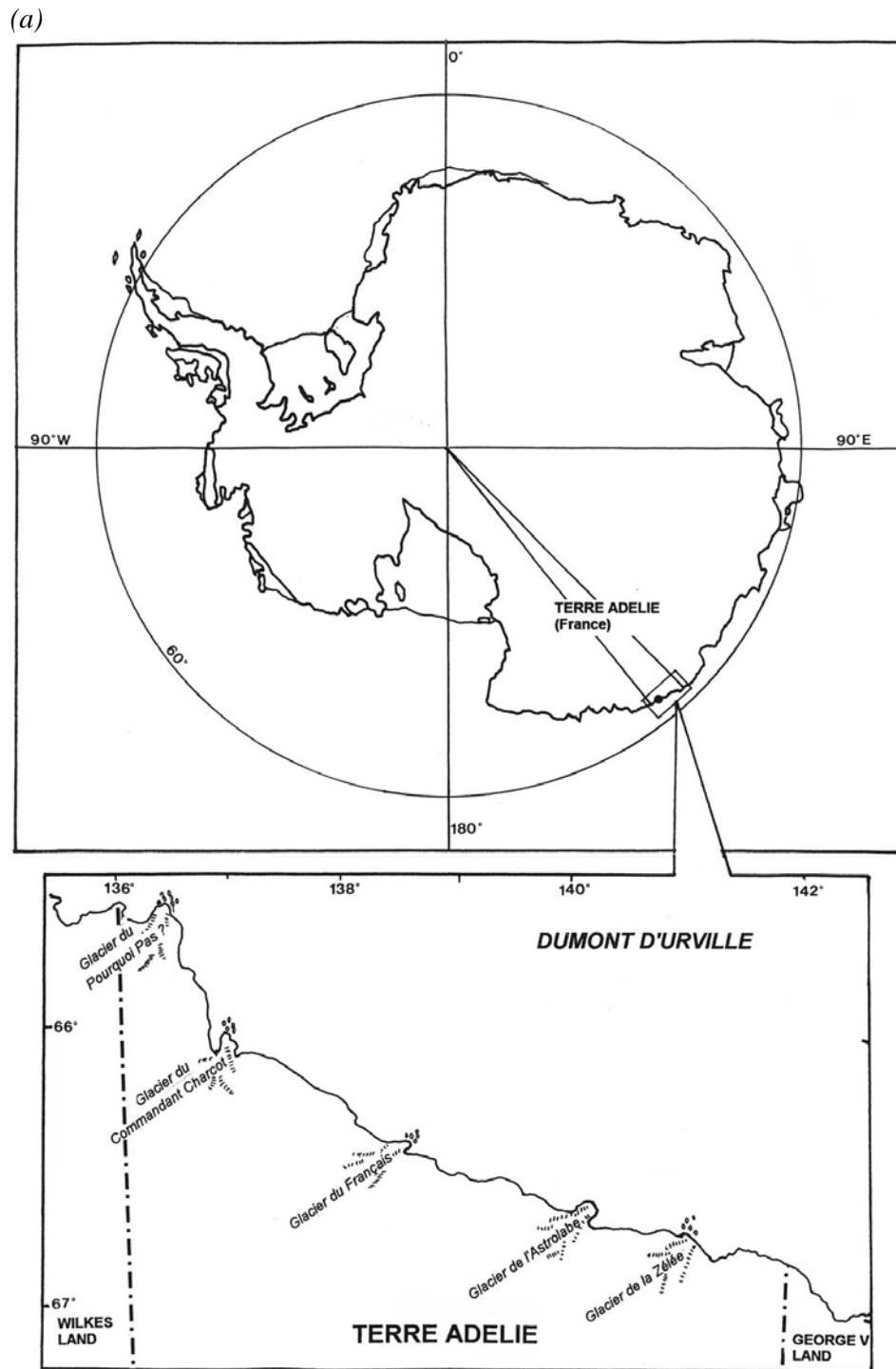
1) Site d'étude

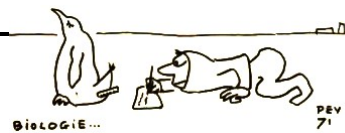
L'archipel de Pointe Géologie se situe en bordure de la côte de la Terre Adélie (de 140° à 140°02'E; de 66°39'30'' à 66°40'30''S, **Figure I.8 a**). Quatre îles (îles Jean Rostand, Le Mauguen (ex-Alexis Carrel), Lamarck, Claude Bernard), un nunatak (Nunatak du Bon Docteur) et le site de reproduction des manchots empereurs ont été classés en 1995 en une aire spécialement protégée de l'Antarctique (**Figure I.8 b**). En effet, cette zone est considérée comme un exemple représentatif des écosystèmes antarctiques terrestres sur les plans biologique, géologique et esthétique. Une espèce de mammifère marin, le phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) et diverses espèces d'oiseaux s'y reproduisent : manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*); skua antarctique (*Catharacta maccormicki*); manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*); pétrel de Wilson (*Oceanites oceanicus*); pétrel géant antarctique (*Macronectes giganteus*); pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*), et damier du Cap (*Daption capense*).

L'île des Pétrels, où niche la colonie de fulmars antarctiques et les trois colonies d'étude du pétrel des neiges, ne fait pas partie de la zone protégée (**Figure I.8 b**).



Figure I.8 : (a) Carte de la situation de la Terre Adélie en Antarctique.
(a) Map of Terre Adélie localization in Antarctica.

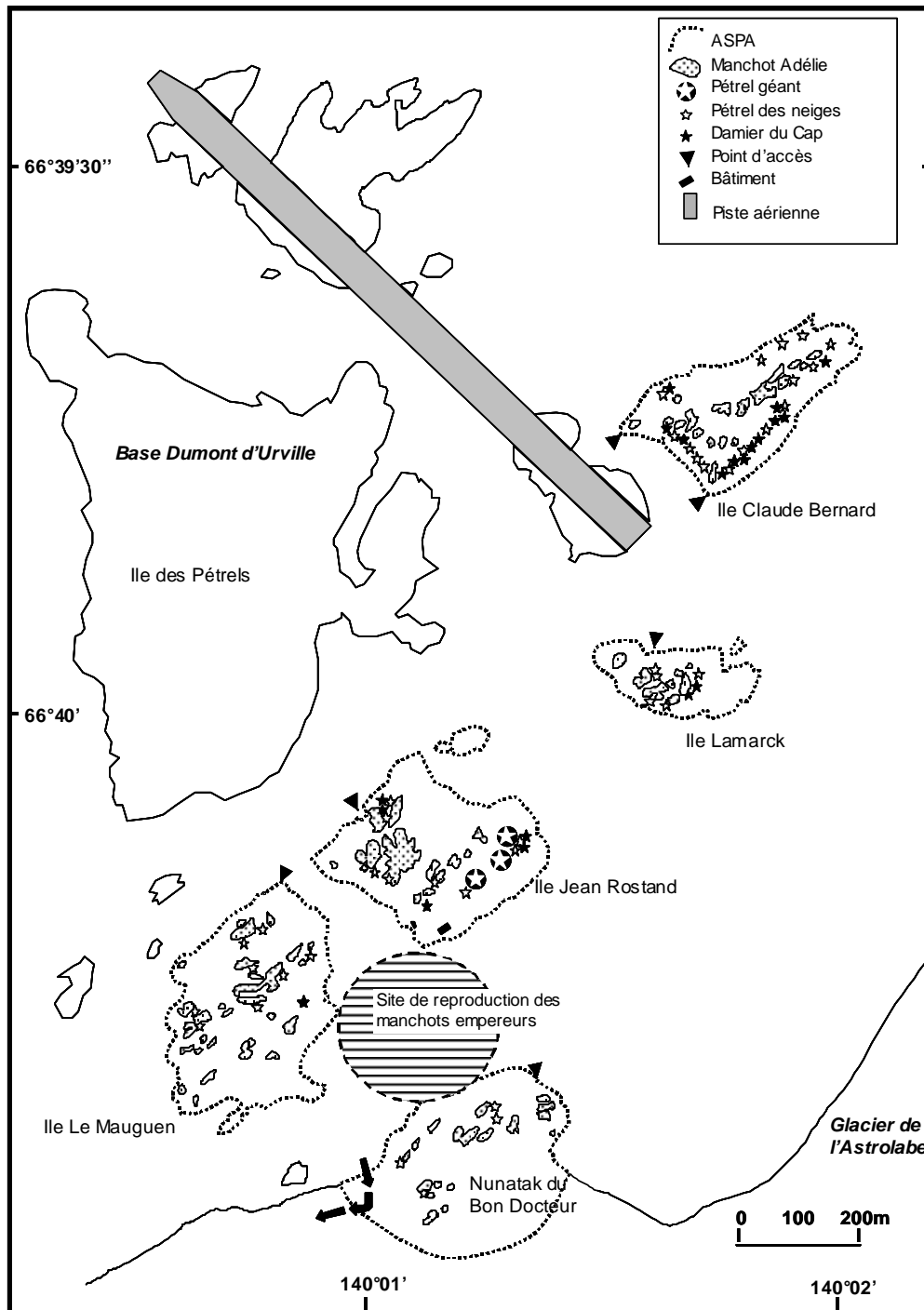




(b) Carte de l'archipel de Pointe Géologie, précisant la zone de protection (Aire Spécialement Protégée de l'Antarctique : ASPA).

(b) Map of Pointe Géologie archipelago, with the Antarctica Specially Protected Area (ASP).

(b)





2) Fulmar antarctique

(a) Description



Fulmarus glacialis

Taille : 45-50 cm

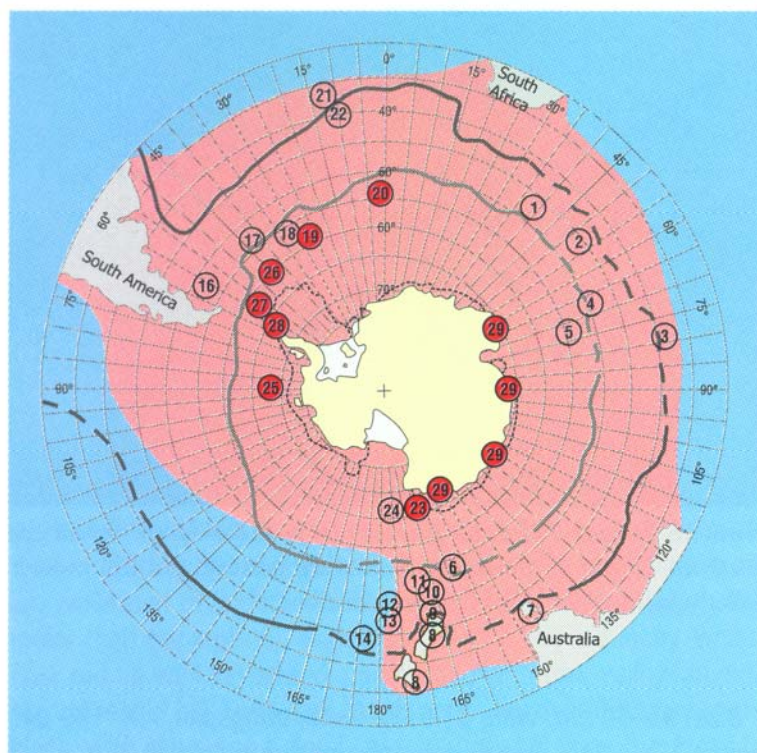
Envergure : 114 - 120 cm

Poids : 750 g - 1 kg

Aspect : dessus bleu-gris clair,
dessous blanc

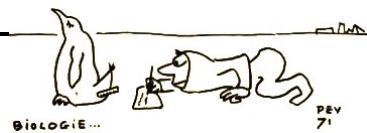
Reproduction : octobre → février;
1 seul œuf

(b) Distribution



- | | |
|-------------------|--|
| 19 South Sandwich | 27 South Shetland |
| 20 Bouvetøya | 28 Antarctic Peninsula |
| 23 Balleny | 29 Antarctic coasts and offshore islands |
| 25 Peter I Øy | |
| 26 South Orkney | |

Distribution subantarctique circumpolaire, les colonies se situent sur la côte antarctique et sur les îles proches (Sandwich du Sud, Shetland du Sud, Orcades du Sud, Balleny, Bouvet). En été, les oiseaux se trouvent proches de la glace et sont rarement observés au nord de 50°S. En dehors de la zone de reproduction, leur aire de répartition s'étend au sud de 30°S, et aussi au nord de l'équateur et du Brésil, mais rarement en Afrique du sud, Australie ou Nouvelle Zélande.



(c) Alimentation

Les fulmars recherchent leurs proies dans les eaux océaniques. En Terre Adélie, le fulmar se nourrit principalement d'euphausiacés (64% en masse), de charognes (20%) et de poissons (16%) (Ridoux et Offredo 1989). Le krill (*Euphausia superba*) est la proie de loin la plus importante (62% par masse) et l'autre espèce d'euphausiacé *Euphausia crystallorophias* est peu représentée dans les échantillons.

Dans les eaux océaniques et le plateau continental de la mer de Ross, et en mer de Wedell, Ainley *et al.* (1984) montrent que le régime alimentaire des fulmars est largement dominé par les calmars. Cependant, Ainley *et al.* (1984) soulignent que leur procédure d'étude du régime alimentaire surestime la contribution des calmars. Dans la région de la confluence des mers de Scott et de Wedell (Ainley *et al.* 1992), le régime alimentaire est divers mais reste dominé en masse par les poissons (*Electrona antarctica*) et les céphalopodes (*Psychroteuthis glacialis* et *Gonatus antarcticus*). Le krill (*Euphausia superba*) domine en nombre les échantillons (69%), mais est peu représenté en terme de masse (<1%).

(d) Reproduction

Oiseaux pélagiques, ils nichent en falaises côtières exposées. Ils construisent de simples nids, à base de roches plates et de graviers, qu'ils défendent ardemment. Les partenaires sont très fidèles. Ils pondent un œuf unique, couvé 43-50 jours (**Tableau I.2**). Le poussin s'envole au bout de 48-56 jours. Les deux sexes construisent le nid, incubent l'œuf et nourrissent le poussin.



3) Pétrel des neiges

Il existe deux sous-espèces de pétrel des neiges, une « petite forme » (*Pagodroma nivea nivea*) et une « grande forme » (*Pagodroma nivea confusa*), qui se distinguent par leur taille. En Terre Adélie, la « petite forme » est très peu représentée.

(a) *Description*



Pagodroma nivea

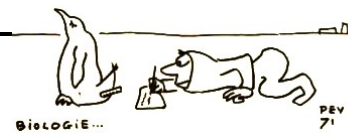
Taille : 30-40 cm

Envergure : 75-95 cm

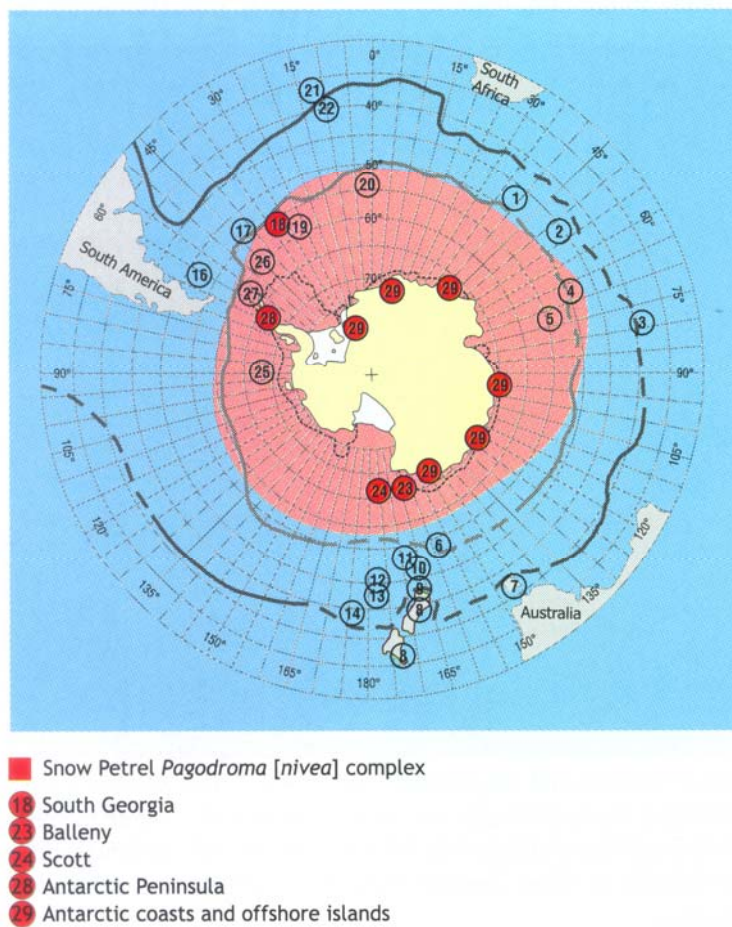
Poids : 317-570 g

Aspect : entièrement blanc, bec noir

Reproduction : septembre→février;
1 seul œuf



(b) Distribution

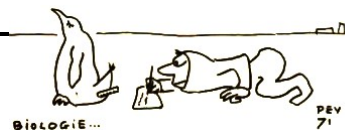


Circumpolaire, sur la côte antarctique mais aussi sur le continent (jusqu'à 345 km à l'intérieur du continent et jusqu'à 2500 m d'altitude). Il niche sur tout le littoral antarctique et quelques îles subantarctiques (Georgie du Sud). En dehors de la saison de reproduction, son aire de répartition s'étend au sud de 60°S, à proximité de la glace de mer. Certains oiseaux ont été observés aux îles Heard, Kerguelen et dans les eaux argentine (50°3'S 56°57'W).

(c) Alimentation

Les pétrels des neiges sont connus pour rechercher leurs proies au niveau de la banquise et à proximité des icebergs (Ainley *et al.* 1984). En Terre Adélie, le pétrel des neiges se nourrit principalement de petits poissons (95% en masse) qu'il pêche à la volée en surface (Ridou et Offredo 1989).

En mer de Ross, dans les eaux océaniques et sur le talus continental, le régime alimentaire des pétrels des neiges est dominé par les calmars (autour de 65%) et les euphausiacés (autour de 35%). Par contre, au niveau du plateau continental, les pétrels se nourrissent majoritairement de poissons (91%). En mer de Wedell, au niveau de la confluence des mers de Scott et de Wedell



(Ainley *et al.* 1992) et dans les eaux de l'Atlantique Sud, les régimes alimentaires sont dominés par des poissons (72, 88 et 51% respectivement, voir Tableau 6 de Ridoux et Offredo (1989) pour une revue). *Electrona antarctica* semble être la proie majoritaire (Ainley *et al.* 1991; Ainley *et al.* 1992).

(d) *Reproduction*

Il niche dans des crevasses et des trous de rochers dans les falaises et éboulis. Le pétrel des neiges niche en colonies dispersées. Une forte fidélité au nid est observée. Pour revenir à son nid en novembre, le pétrel des neiges est capable de creuser à travers un mètre de neige. Les partenaires sont très fidèles. Il pond un œuf unique qu'il couve pendant 41-49 jours (**Tableau I.2**). Le poussin est émancipé au bout de 42- 54 jours. Les deux sexes construisent le nid, incubent l'œuf et nourrissent le poussin. Au nid, les adultes dissuadent les prédateurs par un jet d'huile stomacale.

4) Manchot empereur

(a) *Description*



Aptenodytes forsteri

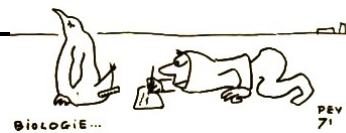
Taille : 1-1.30 m

Poids : 20 –41 kg

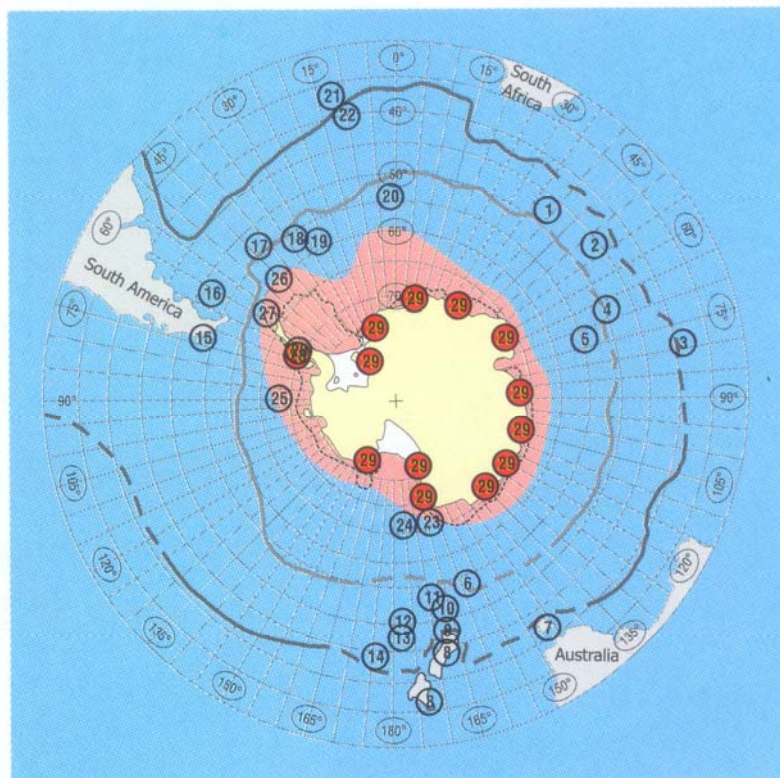
♀ < ♂ (longueur de l'aile et du bec)

Aspect : long bec et tête noires – tache jaune citron auriculaire- corps blanc et noir

Reproduction : mars→janvier;
1 seul œuf



(b) Distribution



29 Antarctica's coasts and offshore islands

Sa répartition est circumpolaire entre 66°S et 78°S. Les colonies se situent sur la côte antarctique. Le manchot empereur est inféodé à la zone de glace de mer (Ainley *et al.* 1984).

(c) Alimentation

En Terre Adélie, les manchots se nourrissent principalement de poissons (95%) (Offredo et Ridoux 1986). Le krill antarctique est peu représenté dans les échantillons (2%), et une partie des euphausiacés découverts provient des contenus stomacaux des poissons ingérés par les manchots. Toutefois, certains échantillons contiennent une part importante de krill antarctique (96%).

D'autres études ont souligné l'importance des poissons (particulièrement *Pleuragramma antarcticum*), et la faible fréquence d'euphausiacés (Cherel et Kooyman 1998, Croxall 1997). Une autre étude a mis en évidence que le régime alimentaire en hiver est constitué de poissons (particulièrement *Pleuragramma antarcticum*) et de céphalopodes mais que le krill antarctique domine, représentant environ 70% de la masse des proies (Kirkwood et Robertson 1997). En mer de Weddell, le krill est aussi la proie principale pendant l'été et l'hiver, suivi de *Pleuragramma antarcticum* (Croxall 1997). Ainley *et al.* (1992), montrent que le régime alimentaire des manchots



empereurs observés au niveau de la confluence des mers de Scott et de Weddell, est largement dominé par les calmars.

(d) *Reproduction*

Les couples de manchot empereur sont peu fidèles, certains se reforment cependant d'année en année. La période de reproduction débute à la fin du mois d'avril alors que pour toutes les autres espèces la période de reproduction est finie (**Tableau I.2**).

L'élément clé de la reproduction du manchot empereur réside dans la capacité du mâle à jeûner pendant plusieurs mois, entre l'arrivée sur la colonie (mars) jusqu'à l'éclosion du poussin (juillet), tout en faisant face aux dépenses énergétiques nécessaires au maintien de la température corporelle, aux activités locomotrices et à l'incubation de l'œuf unique. Pour cela, la morphologie du manchot empereur combine divers avantages pour avoir le plus petit ratio surface/volume de toutes les espèces d'oiseaux, maximisant la réduction du métabolisme (Croxall 1997). Le manchot empereur est également capable de stocker d'importantes réserves énergétiques (jusqu'à 15 kg) qui lui serviront de pendant le jeûne de la reproduction. Les deux sexes assurent le nourrissage du poussin. Ce dernier quitte la colonie à l'âge de 150 jours.

III. Description des méthodes de suivis des populations

Le premier comptage a été initié en 1952 par J. Prévost, et ne concerne que la colonie de manchots empereurs. En 1956, un deuxième comptage a été réalisé par J.L. Mougin, qui a ensuite mis en place le dénombrement de la population de manchots empereurs chaque année à partir de 1962, et le suivi par capture- marquage- recapture du pétrel des neiges et du fulmar antarctique à partir de 1963.

A. Fulmar antarctique

Tous les nids de la colonie de fulmars sont marqués et contrôlés (80 nids environ). A la différence du pétrel des neiges, les nouveaux nids sont reportés chaque année et marqués lorsqu'ils ont été occupés par des reproducteurs pendant deux ans. Le contrôle des adultes est difficile en début de cycle, l'enneigement ne permettant généralement pas de distinguer les numéros de nids et rendant l'accès dangereux. Dès que les conditions d'enneigement dans la falaise rendent l'accès aux nids possible, et après la fin des pontes (20 décembre, **Tableau I.2**), l'identité des deux partenaires du couple est contrôlée par plusieurs passages successifs. Il est possible de contrôler la quasi-totalité



des reproducteurs sur le nid, sans les capturer, en faisant tourner la bague autour de la patte (**Figure I.9**). Pour tous les oiseaux adultes non bagués, qu'ils soient reproducteurs ou non, une bague métal est posée à la patte gauche. Lors de la capture de l'individu, les longueurs de l'aile, du tarse et du bec, la hauteur du bec et la masse sont mesurées. Les oiseaux qui peuvent être bagués sans être capturés ne sont pas mesurés. A la fin des éclosions (31 janvier, **Tableau I.2**), la présence ou l'absence de poussins est contrôlée. Les poussins sont bagués entre le 20 février et le 1^{er} mars.

La colonie étant contrôlée entièrement, les poussins et les nouveaux adultes étant bagués chaque année, il est possible d'estimer de nombreux paramètres démographiques, comme par exemple l'immigration, paramètre rarement estimable.

Figure I.9 : Contrôle de bague d'un fulmar antarctique. *Reading of the ring of an Antarctic fulmar without capturing the incubating bird.*



B. Pétrel des neiges

Actuellement, trois colonies d'étude à l'île des Pétrels sont suivies régulièrement : Hybrides, Damiers et Pylône, soit au total 292 nids. Les pétrels des neiges sont présents sur les colonies en couples en octobre (5 à 30 % des effectifs) et surtout au cours de la première quinzaine de novembre (50 à 100 % des effectifs). Du 15 novembre à début décembre, la plupart sont absents (exode préposital). C'est pourquoi le contrôle des deux partenaires du couple a lieu après la fin de la période de ponte, à partir du 5 décembre (**Tableau I.2**). Le contrôle des oiseaux se fait à l'aide d'une gaffe qui permet de lire la bague en tirant délicatement la patte de l'oiseau.

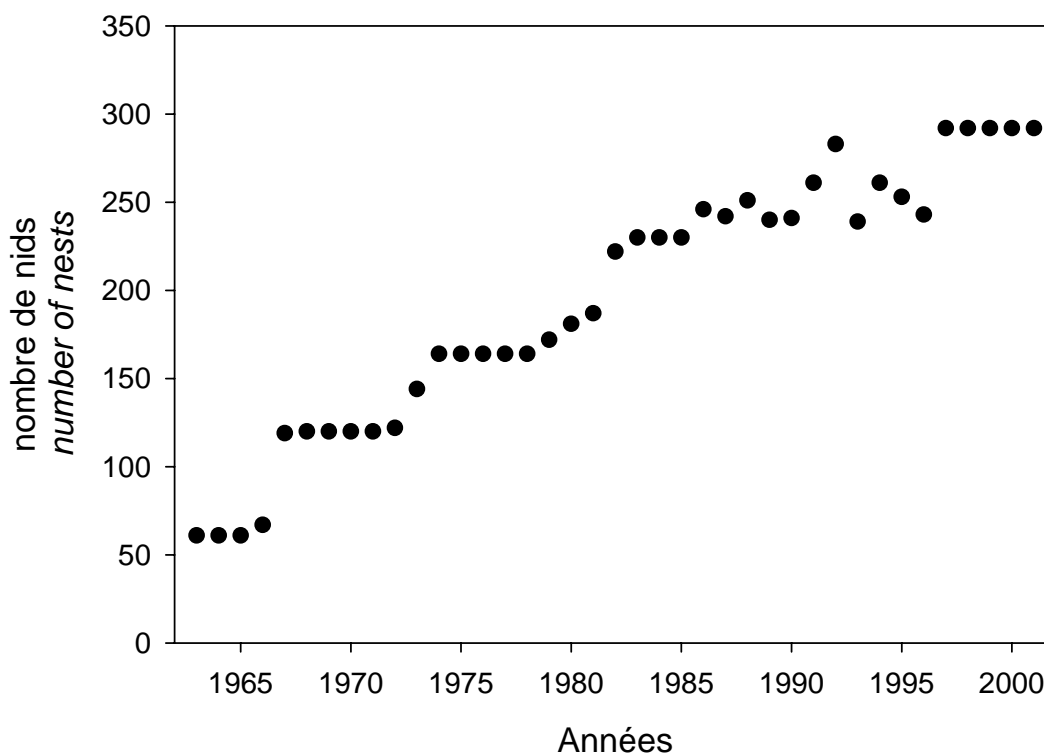


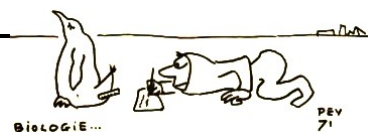
Au moment des contrôles, une bague métal est posée à la patte gauche pour les oiseaux non bagués. A cette occasion la biométrie est mesurée et les individus nouvellement bagués sont sexés à la voix et à la taille. Il existe aussi un contrôle des bagues et une opération de baguage en dehors des trois colonies d'étude, sur l'archipel de Pointe Géologie, en décembre, par deux passages qui permettent de contrôler les deux partenaires.

A partir du 10 janvier, tous les nids des colonies d'étude sont contrôlés quotidiennement en notant la présence ou non d'un poussin éclos, ceci afin de déterminer les dates d'éclosion. Le 15 février, tous les poussins des trois colonies d'étude sont bagués et mesurés.

Les analyses démographiques abordées dans cette étude se focalisent uniquement sur le suivi des trois colonies. Comme le nombre de nids suivis a augmenté au cours de l'étude (**Figure I.10**), les estimations du nombre de couples et du nombre de poussins sont corrigées par le nombre de nids suivis.

Figure I.10 : Nombre de nids suivis dans les trois colonies de pétrels des neiges sur l'île des Pétrels, Terre Adélie, Antarctique, entre 1963 et 2001.
Number of nests monitored for the three colony of snow petrel in Pétrel Island, Terre Adélie, Antarctica between 1963 and 2001.





C. Manchot empereur

5897 individus ont été marqués avec une bague à l'aile entre 1968 et 1988 avec un effort de marquage très variable en fonction des années (**Tableau I.3**). Depuis 1988, le marquage de nouveaux individus a été stoppé lorsque certains scientifiques ont souligné l'impact néfaste des marques alaires chez les manchots (voir la revue de Jackson et Wilson 2002). Cependant, un effort important de recapture a été maintenu jusqu'à aujourd'hui. L'effort maximum a lieu quotidiennement au moment du retour des manchots sur la colonie, du 15 mars au 15 avril, à l'aide d'un télescope. Puis, du 15 avril au 1^{er} mai, les contrôles ont lieu tous les 5 jours sur la colonie. Enfin, entre le 15 et le 30 mai, les femelles repartent en colonnes et de nouveau les individus sont contrôlés. A partir de ce suivi de capture-marquage-recapture, la survie des adultes et des immatures et la proportion de reproducteurs sont estimées.

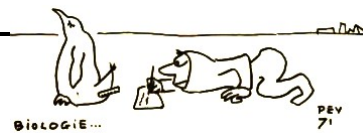
Tableau I.2 : Nombre de manchots empereurs bagués chaque année entre 1968 et 1988 à la colonie de Dumont d'Urville, Terre Adélie, Antarctique.

Number of marked emperor penguins of Dumont d'Urville colony, in Terre Adélie, Antarctica, between 1968 and 1988.



Date de baguage	Nombre d'individus marqués
year of marking	Number of marked individuals
1968	151
1969	599
1970	215
1971	377
1972	199
1973	371
1974	591
1975	893
1976	390
1977	589
1979	182
1980	2
1981	460
1982	263
1985	13
1986	426
1987	149
1988	27

La taille de la population, le nombre de poussins et le succès reproducteur sont estimés à partir du suivi par dénombrement des poussins émancipés, des poussins morts et des œufs non éclos



au cours de la reproduction. En effet, les oeufs abandonnés sont comptés quotidiennement entre le 5 et le 20 mai puis tous les 5 à 10 jours, en particulier après les tempêtes. La même méthode est utilisée pour les poussins morts. Les oeufs et les poussins morts sont entassés dans des crevasses de la banquise chaque année, de manière à ne pas les compter deux fois et afin qu'ils disparaissent à la débâcle. Le comptage des poussins a lieu plusieurs fois en novembre pour obtenir au moins trois comptages successifs.

IV. Les variables environnementales

Les prédateurs marins supérieurs sont indubitablement soumis au climat local, à travers la température, le vent, les courants et la pluie (Ottersen *et al.* 2001). La grande variabilité inter-annuelle associée aux écosystèmes marins est dépendante d'un ensemble de paramètres océanographiques, œuvrant à des échelles spatio-temporelles beaucoup plus larges (Ottersen *et al.* 2001). C'est pourquoi, des indices globaux sont utilisés (Stenseth *et al.* 2003) et plus particulièrement ici, à l'indice de l'oscillation australe, reliée au phénomène El Niño (Philander 1990) et l'indice de l'oscillation antarctique (Gong et Wang 1999).

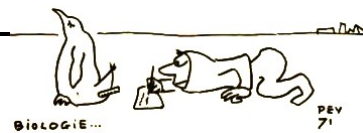
A. Les variables locales

1) Présentation des variables

Les données mensuelles de température de l'air depuis 1956 (noté T) et de pression atmosphérique depuis 1960 (noté P), à la station météorologique de Dumont d'Urville via Météo France (**Figure I.11 a et b** respectivement) sont disponibles.

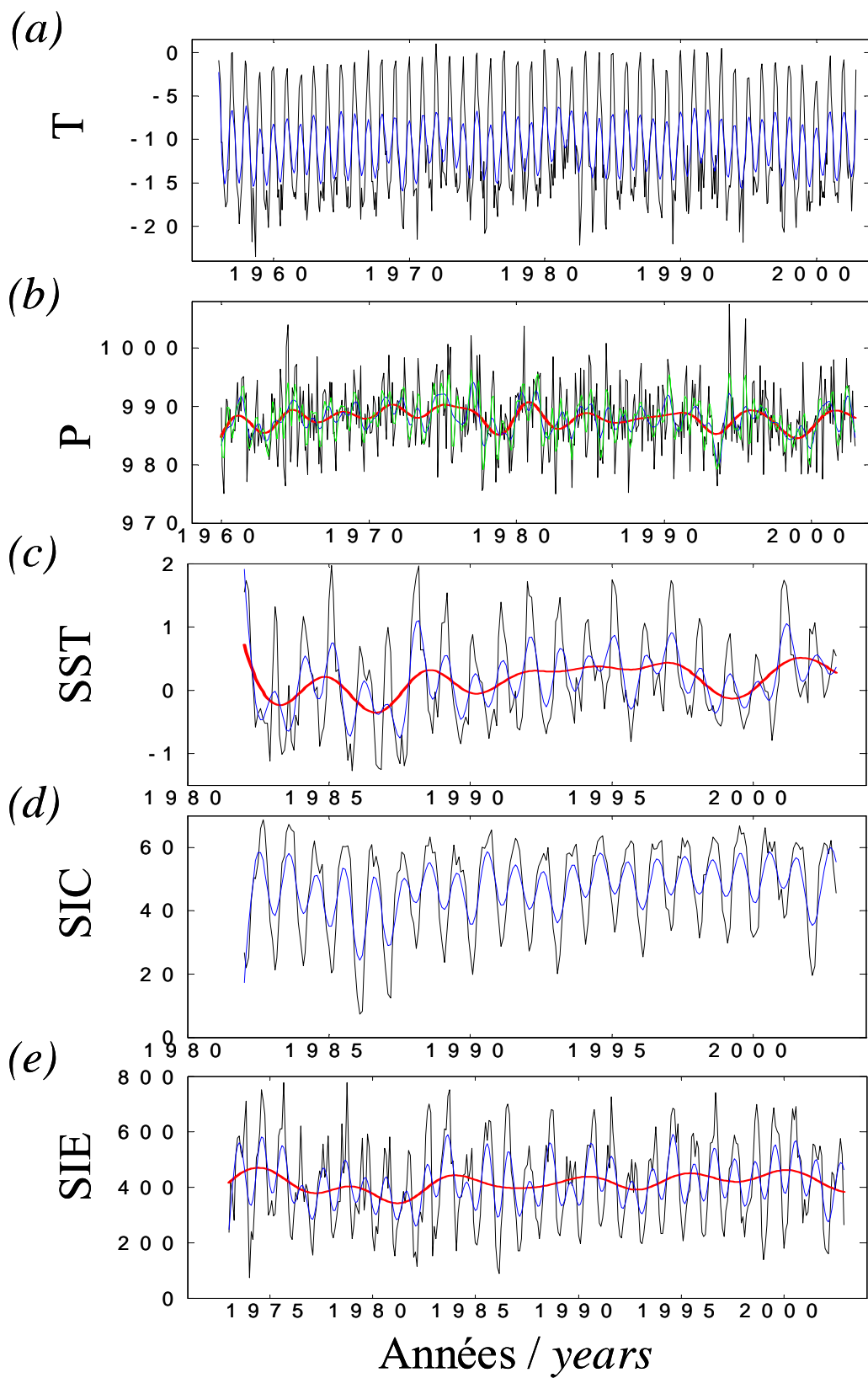
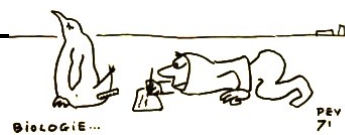
L'ère satellite a permis d'obtenir des mesures mensuelles des température de surface de la mer (noté SST : « Sea Surface Temperature ») et des concentrations de glace (noté SIC : « Sea Ice Concentration ») pour des surfaces de 1° de latitude sur 1° de longitude depuis 1982. Ces données sont disponibles sur le site internet de l'Institut International de Recherche des Prédiction Climatiques : <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/>. Les moyennes mensuelles pour un secteur de 130-150°E en longitude, sur un secteur de 5° de latitude au dessus de l'étendue de glace maximale pour les températures de surface de la mer (**Figure I.11 c**), et pour le secteur d'étendue de glace pour les concentrations de glace (**Figure I.11 d**) sont calculées.

L'étendue maximale de glace (noté SIE : « Sea Ice Extent ») est définie par la latitude minimale supportant une concentration de glace supérieure ou égale à 15%. Les données sont



calculées pour une zone entre 130-150 °E de longitude (**Figure I.11 e**). De 1973 à 1997, les données d'étendue de glace calculées par le D^r Jacka, disponibles sur le site : http://www.antrc.utas.edu.au/~jacka/seaice_C.html (**Figure I.12 a**) sont utilisées. L'étendue de glace entre 1998 et 2002, est calculée à partir des concentrations de glace décrites précédemment (**Figure I.12 a**). La résolution des concentrations de glace (1*1°) ne permet pas d'obtenir des données d'étendue de glace de qualité comparable à celles calculées par le D^r Jacka. Ainsi les étendues de glace prédites par la relation entre les étendues de glace calculées à partir des concentrations de glace et celles calculées par le D^r Jacka (**Figure I.12 b**, $R^2=91\%$, $p<0.0001$) sont utilisées dans les analyses. Cependant, les données du mois de décembre sont des points extrêmes dans la distribution des résidus de la régression linéaire, et la relation pour le mois de décembre n'est pas significative (**Tableau I.4**). En effet, en été, l'étendue de glace est faible, et du fait des approximations à 1° près, le biais est plus important et peu prédictible. Ces données sont donc exclues des analyses.

Figure I.11 : (page suivante) Variations mensuelles (a) des températures de l'air (T) entre 1956 et 2002, (b) des pressions atmosphériques de l'air (P) entre 1960 et 2002, (c) des températures de surface de la mer (SST), (d) des concentrations de glace (SIC) entre 1982 et 2002 et (e) des étendues de glace (SIE) entre 1973 et 2002 (courbe noire). La variabilité annuelle est représentée par une courbe bleue, (b) la variabilité supérieure à 6 mois en vert et supérieure à 6 ans en rouge, (c) et (e) la variabilité supérieure à 4 ans, calculée l'aide d'un filtre gaussien (Park et Gambéroni 1995). (next page) Monthly (a) air temperature (T) between 1956 and 2002, (b) air atmospheric pressure (P) between 1960 and 2002, (c) sea surface temperature (SST), (d) sea ice concentration (SIC) between 1982 and 2002, and (e) sea ice extent (SIE) between 1973 and 2002 (black lines). Blue lines stand for annual variability, (b) filtered times series for periodicity higher than 6 months and 6 years were symbolized by green line and red line respectively, (c) and (e) filtered times series for periodicity higher than 4 years was represented by red line. The filtered times series were computed by a Gaussian low-pass filter (Park et Gambéroni 1995).



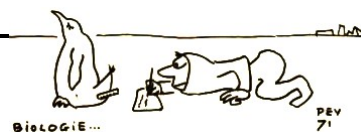


Figure I.12 : (a) Etendue de glace mensuelle calculée à partir des concentrations de glace (courbe bleue) et calculée par le D^r Jacka (courbe rouge) entre janvier 1982 et décembre 1998. (b) Relation entre l'étendue de glace mensuelle calculée à partir des concentrations de glace et calculée par le Dr Jacka ($R^2=91\%$, $p<0.0001$).

(a) Monthly sea ice extent calculated from ice concentrations (blue line) and calculated by Dr. Jacka (red line) between January 1982 and December 1998. (b) Relationship between monthly sea ice extent calculated from ice concentrations and calculated by D^r Jacka ($R^2=91\%$, $p<0.0001$).

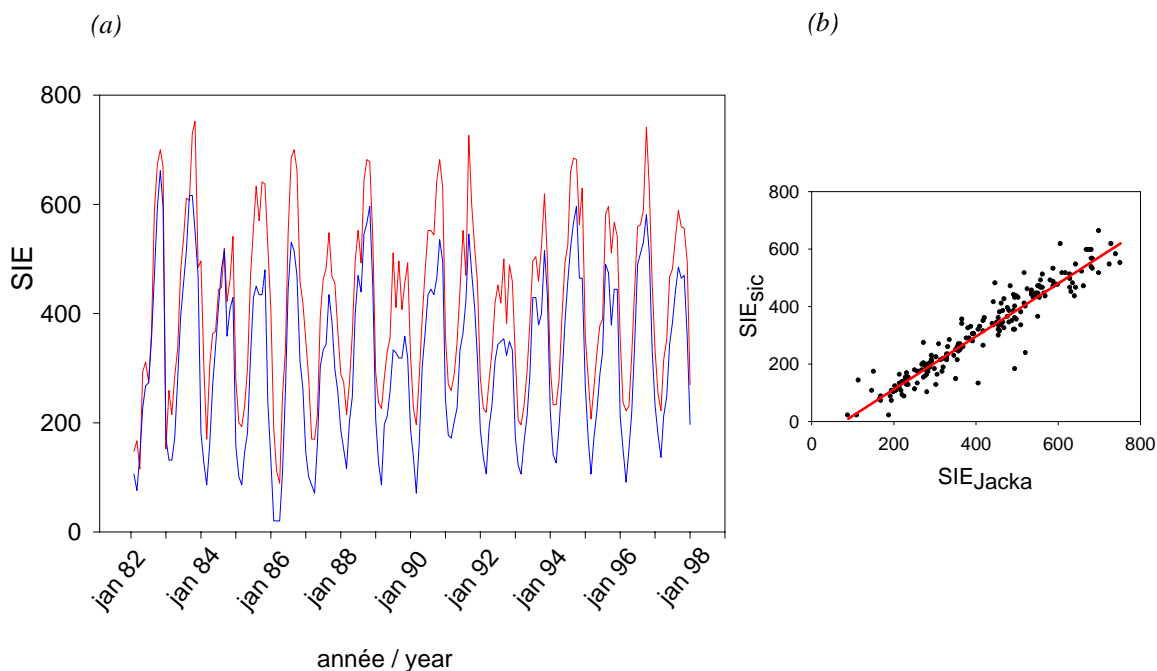


Tableau I.3 : Relation linéaire entre l'étendue de glace calculée à partir de la concentration de glace et les étendues de glace calculées par le Dr Jacka pour chaque mois.

Linear relationship between monthly sea ice extent calculated from ice concentrations and calculated by Dr. Jacka for each month.

Mois	R^2 (%)	p	Pente	Intercepte
Janvier	22	0.04	0.49	12.73
Février	73	<0.0001	0.84	-70.66
Mars	69	<0.0001	0.64	3.1
Avril	73	<0.0001	0.87	-56.83
Mai	77	<0.0001	0.68	38
Juin	58	0.0004	0.64	84.88
Juillet	65	0.0001	0.59	129.90
Août	53	0.009	0.80	8.44
Septembre	84	0.0001	0.79	1.81
Octobre	82	<0.0001	0.95	-87.67
Novembre	63	0.0001	1.02	-135.68
Décembre		ns		



2) Analyses des séries temporelles

Afin d'étudier la variabilité de ces séries climatiques, les méthodes d'analyses des séries temporelles, et plus particulièrement les analyses d'ondelettes (Torrence et Compo 1998; Klvana *et al.* 2004) sont utilisées. En effet, les signaux biologiques et environnementaux sont le plus souvent caractérisés par une non-stationnarité et la présence de bruit (Cazelles et Stone 2003). Les techniques traditionnelles d'analyse des séries temporelles comme l'analyse spectrale, l'auto corrélation et la corrélation croisée, sont souvent inadaptées et limitées. C'est pourquoi, les analyses d'ondelettes sont utilisées pour décrire la variabilité non-stationnaire des séries. De plus, afin d'explorer les liens entre les différentes variables, on utilise aussi l'analyse des phases basée sur le rythme des séries temporelles et non sur leurs amplitudes (comme les analyses de corrélation classiques), car les relations sont souvent complexes, non linéaires, faibles et masquées par la non-stationnarité et le bruit important des séries temporelles (Cazelles et Stone 2003). En effet, les irrégularités des séries peuvent masquer les liens entre séries lorsque les techniques linéaires classiques sont employées, comme le soulignent Myers (1998) ou Milner *et al.* (1999). L'analyse des phases permet de mettre en évidence des relations entre phases de séries temporelles sans tenir compte des amplitudes des séries, donc des liens qui pourraient être relativement faibles, comme une simple par exemple modulation.

Pour plus de détails sur ces méthodologies et sur leurs applications à des séries biologiques, voir le manuscrit en préparation « Wavelet Analysis in Ecology : An Introduction » (Bernard Cazelles *et al.*) en **Annexe 3**.

(a) *Description de la périodicité des variables climatiques*

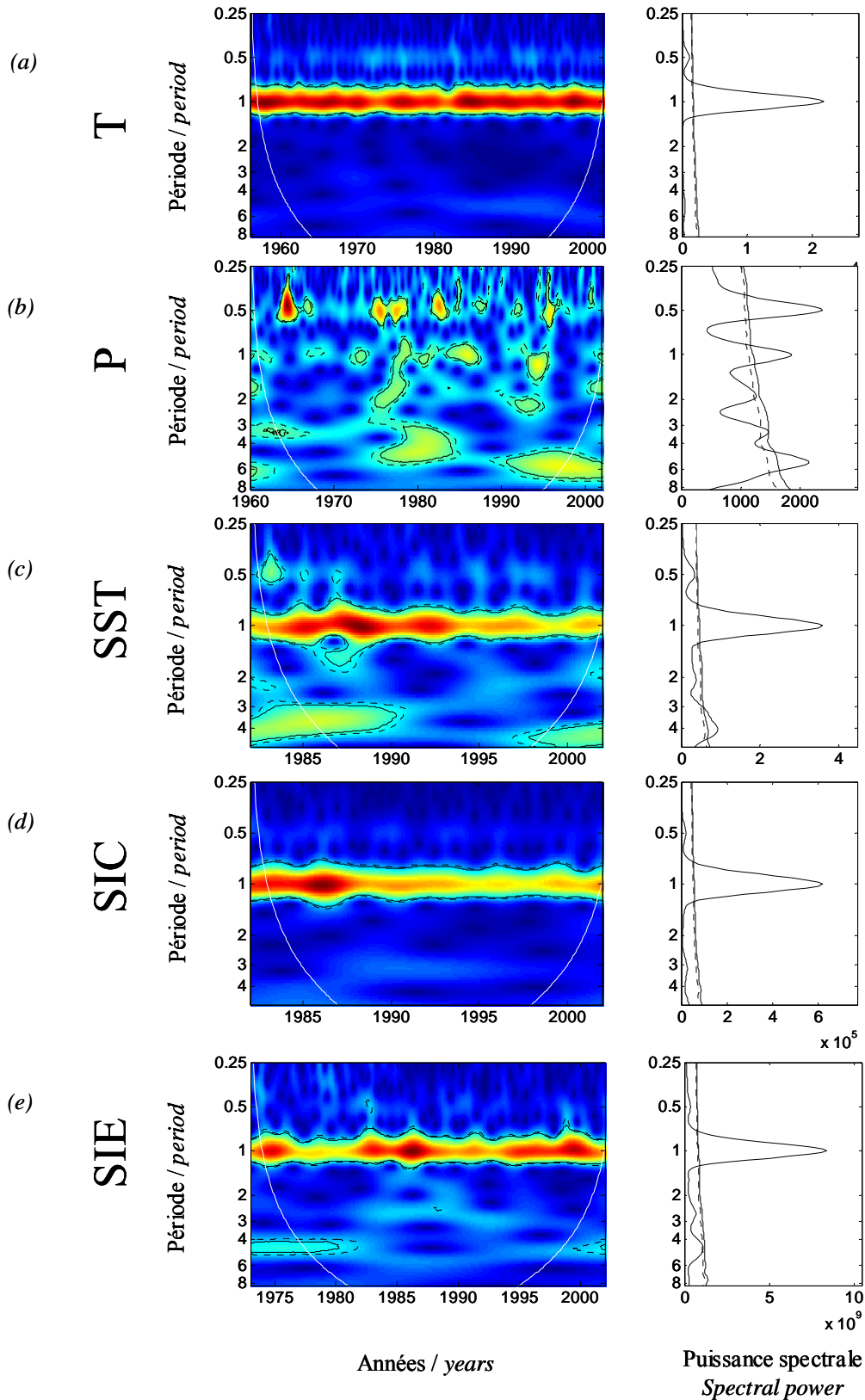
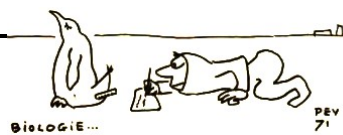
Ces données météorologiques locales présentent toutes une variabilité annuelle très marquée (**Figure I.13**, spectres globaux à droite). Pour les pressions atmosphériques, cette variabilité annuelle s'exprime principalement dans les années 1980 et au milieu des années 1990, tandis que pour les autres variables, elle est très forte pendant toute la durée considérée (**Figure I.13**, spectre local d'ondelettes à gauche). Cette variabilité annuelle très importante est liée aux forts changements saisonniers caractérisés par des variations extrêmes de l'ensoleillement et de la formation de la banquise (Smith 1990).

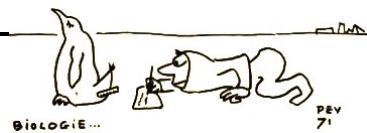


Les pressions atmosphériques varient aussi avec une période de 6 mois, notamment au milieu des années 1960 et autour des années 1980. Cette variabilité semi-annuelle est bien connue des climatologues (Van Loon 1967; Streten et Zillman 1984). En effet, l'intensité et la position de la zone de basse pression au niveau de la divergence antarctique présente de fortes fluctuations semi-annuelles. Les pressions atmosphériques présentent aussi une périodicité importante d'environ 5-6 ans, autour des années 1980 et pendant les années 1990. Les analyses d'ondelettes révèlent également une périodicité marquée autour de 4 ans pour les températures de surface de la mer avant 1990, et l'étendue de glace avant 1980. Cette variabilité de 4-5 ans est bien connue en Antarctique et peut être expliquée par les connections atmosphériques avec le phénomène El Niño (Liu *et al.* 2002; Park *et al.* 2004), dont les anomalies peuvent être propagées vers l'est par le courant circumpolaire antarctique (White et Peterson 1996). Cependant, la variabilité de 4-5 ans ne s'exprime que pendant certains intervalles (**Figure I.13**). Les différentes périodicités décrites ci-dessus sont représentées sur les figures des données brutes, par les données filtrées dans les périodes considérées (**Figure I.11**).

Figure I.13 : (page suivante) Spectre local de puissance d'ondelettes (à gauche) et spectre global (à droite) des variations mensuelles (a) des températures de l'air (T), (b) des pressions atmosphériques de l'air (P), (c) des températures de surface de la mer (SST), (d) des concentrations de glace et (e) des étendues de glace (voir **Figure I.11**). La significativité des périodicités (exprimée en années), calculée par les méthodes bootstrap, est indiquée par une ligne noire pour le seuil 5% et par une ligne noire pointillée pour le seuil 10%. Le spectre local de puissance d'ondelettes donne une mesure de la distribution de la variance de la série temporelle étudiée à chaque pas de temps et pour chaque période. Une forte variabilité est représentée par une couleur rouge, et une faible variabilité par une couleur bleue. Le cône d'influence est la région où les effets de bord deviennent importants et la variabilité est fortement réduite (Torrence et Compo 1998). Pour plus de détails sur la méthode voir **Annexe 2** et Bernard *et al.* (en préparation, **Annexe 3**).

(next page) Local wavelet power spectrum (left panels) and global wavelet power spectrum (right panels) of monthly variability of (a) air temperature (T), (b) air atmospheric pressure (P), (c) sea surface temperature (SST), (d) sea ice concentration, and (e) sea ice extent (see Figure 9). The unit for the period is the year. dotted and dashed black lines are respectively the 5% and 10% significance level calculated with a bootstrap method. The local wavelet power spectrum gives a measure of the variance distribution of the time series according to time and for each periodicity; high variability is represented by red colour, whereas blue colour indicates a weak variability. The white contour indicates the cone of influence, where zero padding has reduced the variance. For more details on methodology see **Annexe 2** and Bernard *et al.* (En préparation, **Annexe 3**).





(b) *Relations entre les variables climatiques*

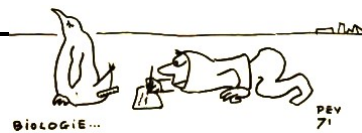
Les températures de l'air et de surface de la mer covarient très fortement pour une période annuelle (**Annexe 1, Figure a**), sont corrélées (**Annexe 1, Figure b**), et sont en phase avec un léger décalage de deux mois environ (**Annexe 1, Figure c, d, e et f**). Les variations annuelles des concentrations de glace et de l'étendue de glace sont en phase et très corrélées (**Annexe 1**). Les températures de l'air et de surface de la mer sont reliées (fortes covariance et cohérence) et en opposition de phase avec la concentration et l'étendue de glace (**Annexe 1**). Pour les pressions, plusieurs périodicités apparaissent importantes dans la variabilité du signal (6 mois, 1 an et 5-6 ans, **Figure I.13**), mais les phases n'étant définies que pour des bandes de périodes de largeurs relativement étroites, seule la variabilité annuelle est considérée. La variabilité annuelle des pressions atmosphériques n'est pas marquée tout au long de la durée d'étude (**Figure I.13**), et la covariance et la cohérence avec les T, SST, SIC et SIE sont donc significatives uniquement pendant les années 1980 et au milieu des années 1990. Les pressions atmosphériques sont déphasées par rapport aux autres variables, avec un décalage de phase autour de la valeur absolue de $\pi/2$, correspondant à un retard moyen d'environ trois mois.

B. Les variables globales

Les indices climatiques globaux, tels que les indices des oscillations australe (ou « Southern Oscillation Index », SOI), atlantique du nord (« North Atlantic Oscillation », NAO) ou antarctique (« Antarctic Oscillation Index », AOI), calculés à grande échelle, sont reconnus pour retranscrire les principaux mécanismes climatiques. Tout en s'affranchissant des fluctuations climatiques locales, ils ont l'avantage de présenter une tendance générale de l'évolution du climat à grande échelle (Stenseth *et al.* 2003). Dans ce paragraphe, l'oscillation australe est abordée mais l'oscillation antarctique apparaît uniquement en **Annexe 2** par souci de concision.

1) Mécanismes du phénomène El Niño (Philander 1990)

Le nom El Niño désignait à l'origine un phénomène océanique local se produisant au large des côtes sud-américaines. Un courant froid, appelé courant du Pérou, circule le long de la côte ouest de l'Amérique du Sud et s'accompagne de remontées d'eaux océaniques sous-jacentes (*upwelling*). Les variations saisonnières des circulations atmosphériques et océaniques conduisent chaque année à un affaiblissement des alizés qui produit une disparition de ce courant. Le remplacement des eaux océaniques froides par un courant côtier entraîne des eaux équatoriales plus

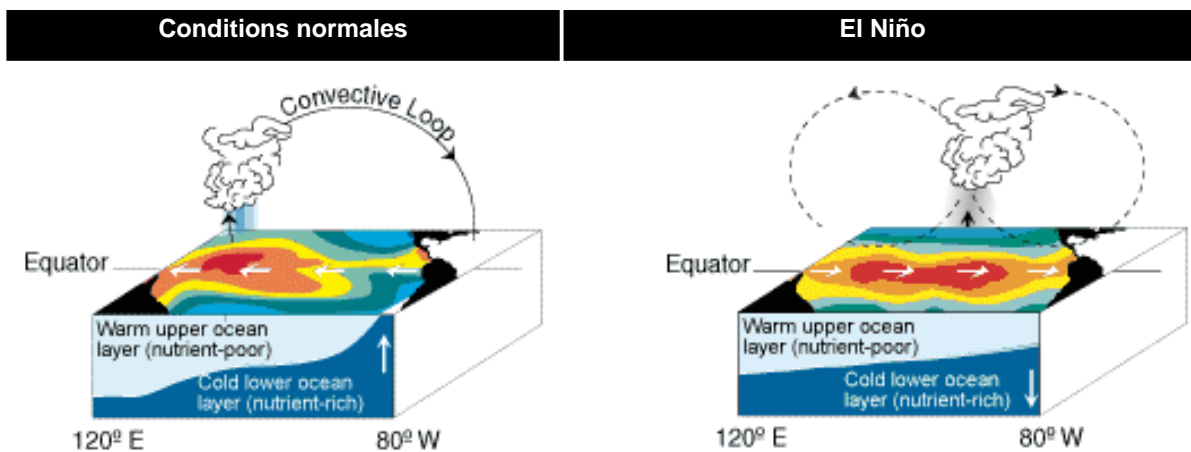
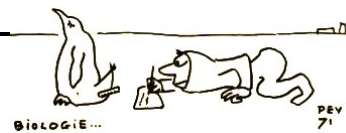


chaudes et moins salées en direction du sud. Cette transition se produit généralement vers la fin du mois de décembre. Elle est connue depuis longtemps des populations locales sous le nom du courant El Niño par référence à "l'enfant" dont la naissance est célébrée à Noël.

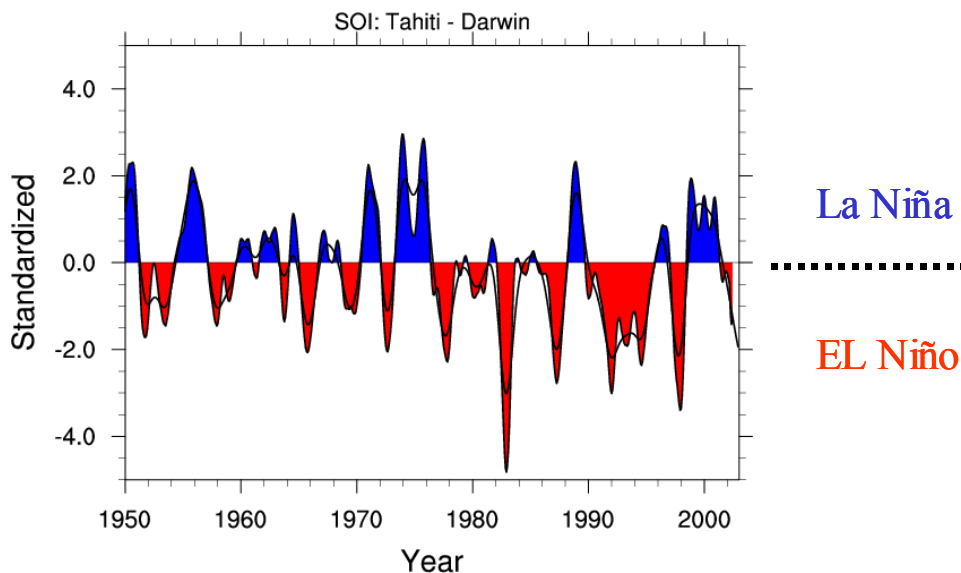
Certaines années, ce phénomène atteint une intensité exceptionnelle et le réchauffement des eaux côtières peut dans ce cas persister au-delà de sa variation saisonnière normale et s'étendre plus loin vers le sud. Ce réchauffement anormal des eaux côtières s'accompagne fréquemment de fortes pluies s'étendant de la Californie aux côtes du Pérou, pouvant avoir des conséquences désastreuses pour l'économie des pays limitrophes. Ce sont, par extension, les années El Niño (**Figure I.14**). Celles-ci se reproduisent à des intervalles irréguliers pouvant varier de 2 à 7 ans; le phénomène peut être d'ampleur variable et son déroulement atypique.

Figure I.14 : (page suivante) Dans le pacifique, les évènements El Niño et La Niña modifient le système océan-atmosphère, agissant sur la thermocline (la frontière qui sépare les eaux chaudes, en surface (bleue claire), des eaux plus froides, en profondeur (bleue foncée) et la cellule de Walker (la boucle formée par les alizés, qui circulent d'est en ouest à basse altitude, et les vents qui circulent en sens inverse à haute altitude, ou « *Convective loop* »). Dans les conditions normales, les alizés poussent les eaux chaudes de surface qui s'accumulent à l'ouest, où les eaux froides s'enfoncent, abaissant la thermocline. Au dessus des eaux chaudes de l'ouest du Pacifique, l'air monte, diminuant la pression en surface et augmentant la pression en altitude, tandis qu'au dessus des eaux froides de l'est du Pacifique, la pression augmente en surface et diminue en altitude. Les vents se propagent des hautes vers les basses pressions. Lors d'un évènement El Niño, les alizés faiblissent et les eaux chaudes accumulées à l'ouest se déversent vers l'est, entraînant un réchauffement de la surface de l'océan au centre et à l'est, l'abaissement de la thermocline à l'est, et sa remontée à l'ouest. La cellule de Walker se déplace vers l'est, suivant les eaux chaudes de surface, et se scinde parfois en deux.

(next page) *El Niño is a disruption of the ocean-atmosphere system in the tropical Pacific having important consequences for weather around the globe. In normal, non-El Niño conditions (right panel of schematic diagram), the trade winds blow towards the west across the tropical Pacific. These winds pile up warm surface waters in the west Pacific. The sea surface temperature is higher in the west, with cool temperatures off South America, due to an upwelling of cold water from deeper levels. This cold water is nutrient-rich, and supports high levels of primary productivity, diverse marine ecosystems, and major fisheries. Rainfall is found in rising air over the warmest water, and the east Pacific is relatively dry. During El Niño (left panel of the schematic diagram), the trade winds relax in the central and western Pacific leading to a depression of the thermocline in the eastern Pacific, and an elevation of the thermocline in the west. This reduced the efficiency of upwelling to cool the surface and cut off the supply of nutrient rich thermocline waters to the euphotic zone. The result is a rise in sea surface temperature and a drastic decline in primary productivity, the latter of which adversely affected higher trophic levels of the food chain, including commercial fisheries in this region. The weakening of easterly tradewinds during El Niño is evident in this figure as well. Rainfall follows the warm water eastward, with associated flooding in Peru and drought in Indonesia and Australia. The eastward displacement of the atmospheric heat source overlaying the warmest water results in large changes in the global atmospheric circulation, which in turn force changes in weather in regions far removed from the tropical Pacific.*



Southern Oscillation Indices



Le phénomène El Niño, qui modifie considérablement l'équilibre océanique, s'étend à tout l'océan Pacifique à travers l'oscillation australe (*Southern Oscillation*). En temps normal, il existe une vaste zone de basses pressions sur le Pacifique sud-ouest tandis que la partie est du Pacifique est recouverte d'une zone de hautes pressions. C'est ce gradient de pressions qui guide les alizés de l'est vers l'ouest du Pacifique, le long de l'équateur. Lors d'un événement El Niño, l'oscillation australe se traduit par un renversement de ce gradient de pressions entre l'est et l'ouest du Pacifique, et donc, par la même occasion, d'un renversement des vents, tous les 3 ou 4 ans en moyenne. Lors



de l'inversion de ce gradient de pressions, il y a déplacement progressif d'une zone de basses pressions centrée habituellement sur l'Australie. Cette zone, surmontant la partie devenue anormalement chaude de l'océan, est caractérisée par de fortes ascendances d'air chaud et humide, associées à des pluies, et va se déplacer vers le centre du Pacifique. Ceci explique la sécheresse en Indonésie et en Australie et les pluies diluviennes qui s'abattent sur les îles du Pacifique central lors d'un événement El Niño - l'oscillation australe (*El Niño Southern Oscillation*, ENSO). La Niña est le phénomène inverse, avec un renforcement des alizés, déplaçant le réservoir d'eau chaude plus à l'ouest que dans les conditions normales, et entraînant la remontée des eaux froides et de la thermocline à l'est.

2) Le SOI

Il existe plusieurs méthodes de calcul du SOI, défini par la différence de pressions normalisées entre Tahiti et Darwin. Le SOI utilisé est disponible sur le site de la recherche climatique du Royaume Uni (CRU : Climatic Research Unit) : <http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/soi.htm>. Il est calculé par une méthode standard du Centre d'Analyse Climatique depuis 1987, qui fut proposé par Ropelewski et Jones (1987). Lors d'un événement El Niño, le SOI est négatif, tandis que pendant La Niña il est positif (**Figure I.14**). Le SOI présente une forte variabilité inter-annuelle (**Figure I.15**).

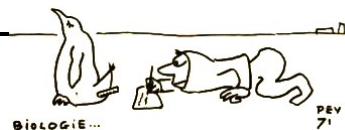
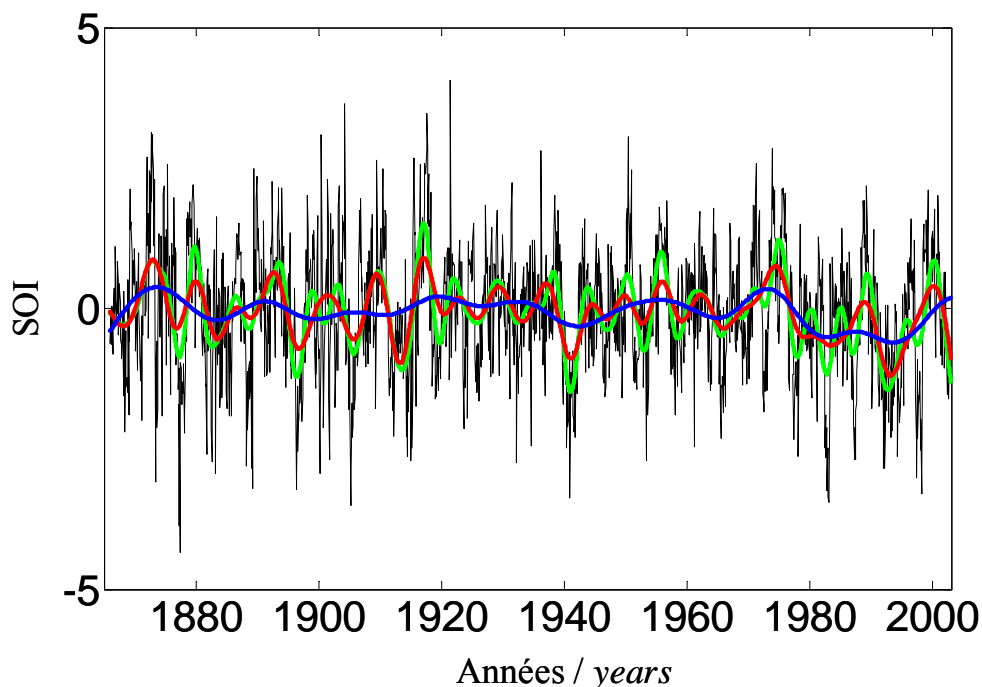


Figure I.15 : Variations mensuelles du SOI (ligne noire) entre 1866 et 2002. Données filtrées pour des périodicités supérieures à 4 ans (ligne verte), à 6 ans (ligne rouge) et à 14 ans (ligne bleue).
Interannual variation of the SOI between 1866 and 2002 (black line) and the filtered times series for periodicity higher than 4 years (green line), 6 years (red line) and 14 years (blue line).



Le spectre global met en évidence plusieurs périodicités significatives autour de 3-4 ans, de 6 ans, de 10 ans et de 14 ans (**Figure I.16 b**). L'importance de ces périodicités varie entre 1866 et 2002, avec une augmentation de 3-4 ans à 6-10 ans entre 1860-1920, une période autour de 6 ans de 1940 à 1960, une augmentation de périodes de 3 à 5 ans entre 1970 et 1980 avec une stabilisation de la périodicité autour de 5 ans et une période importante autour de 14 ans uniquement après les années 1960 (**Figure I.16 a**). Ces résultats sont cohérents avec ceux présentés par Torrence et Compo (1998).

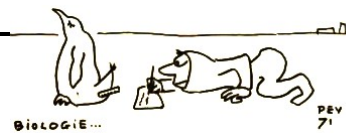
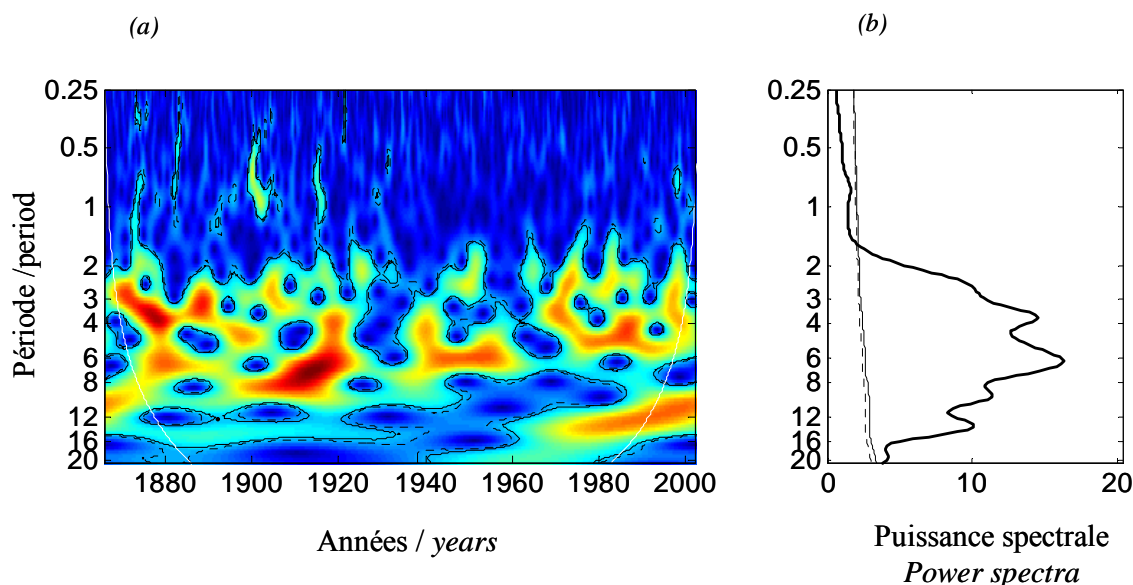


Figure I.16 : Spectre local de puissance d'ondelettes (a) et spectre global (b) des données mensuelles du SOI entre 1866 et 2002. Mêmes légendes que la **Figure I.13**.

*Wavelet local power spectrum (a) and global wavelet power spectrum of monthly SOI between 1866 and 2002. Legends are the same as **Figure I.13**.*



3) Les connections entre l'oscillation d'ENSO et le climat austral

Des connections entre l'oscillation d'ENSO et le climat austral ont été identifiées (Kwok et Comiso 2002; Park *et al.* 2004), et Liu *et al.* (2002) proposent que les mécanismes de circulation atmosphérique méridionale (cellule de Ferrel) seraient responsables de la covariation entre ENSO et un signal de variation interannuelle prédominant dans les latitudes australes (Antarctic dipole : AD). Kwok et Comiso (2002) précisent la variabilité spatiale des connections entre le climat austral et ENSO, et montrent que les plus fortes corrélations ont lieu dans les secteurs des mers de Bellingshausen, d'Amundsen et de Ross. Les phases positives du SOI sont généralement associées à des pressions au niveau de la mer inférieures, à une température de l'air plus fraîche, et à une température de surface de mer plus froide. De plus, des anomalies positives d'étendue de glace sont situées dans les mers de Ross et d'Amundsen. Par contre, des anomalies négatives sont localisées dans les mers de Bellingshausen et de Weddell. De faibles anomalies positives sont limitées dans le secteur entre 10° E et 50 °E.

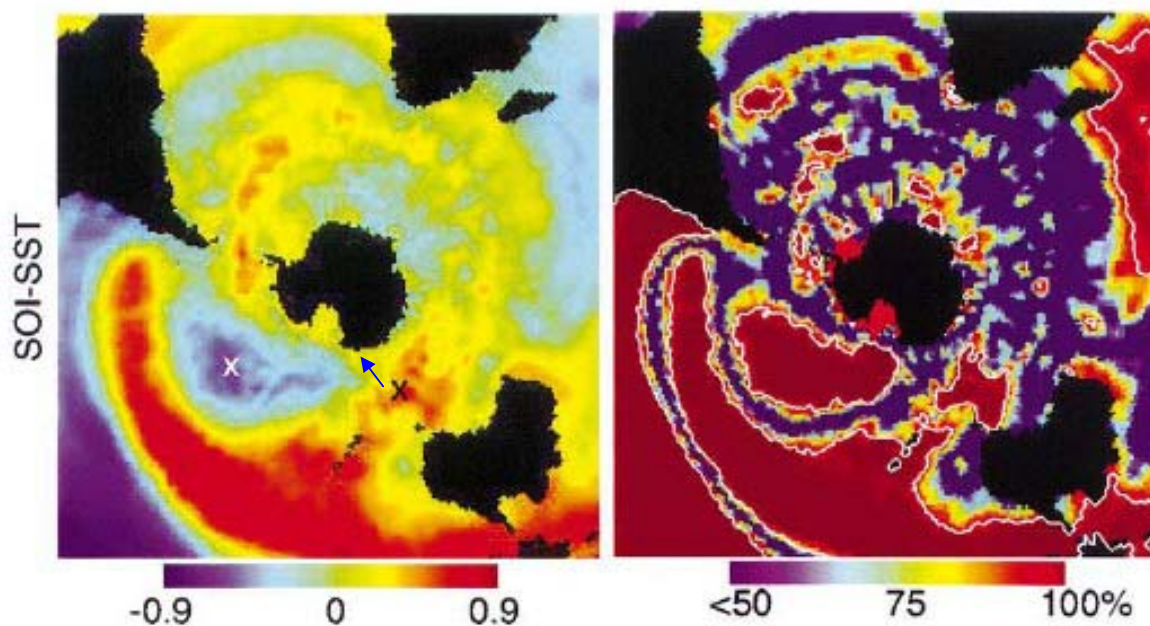
Ainsi, la Terre Adélie ne se situe pas dans une zone de fortes connections entre l'ENSO et les anomalies climatiques. En effet, elle se trouve entre deux zones de réponses opposées : la mer de Ross et le Sud de la Tasmanie. Lors d'un ENSO, la surface de l'eau se réchauffe dans la mer de

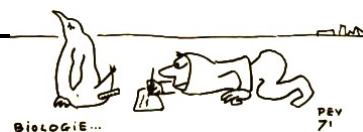


Ross et se refroidit au Sud de la Tasmanie (voir **Figure I.17**). Il n'est donc pas surprenant que les corrélations entre les variables climatiques locales et l'indice SOI soient relativement faibles.

Figure I.17 : Corrélation des anomalies de température de surface de la mer avec le SOI entre 1982 et 1998 (carte de gauche). Les valeurs extrêmes sont localisées sur la carte des corrélations, les valeurs positives par une croix noire et les valeurs négatives par une croix blanche. Les niveaux de confiance liés aux corrélations observées sont présentés sur la carte de droite. Les contours blancs symbolisent les niveaux de confiance à 95%. La flèche indique la Terre Adélie. (Kwok et Comiso 2002)

Correlation of sea surface temperature anomalies with SOI time series (1982–98) and the locations of the positive (black X) and negative (white X) extremes on the correlation map. The confidence levels associated with the observed correlations are shown in a corresponding map. The white contours show the 95% confidence levels. The arrows point the Terre Adélie Land. (Kwok and Comiso 2002)





4) Les relations entre le SOI et les conditions climatiques locales en Terre Adélie

Il n'y a pas de relation significative entre les variations du SOI et les températures de surface de la mer, bien qu'une forte covariance et cohérence pour une période autour de 4 ans existe jusque dans les années 1990, les phases étant décalées d'environ 4 mois (**Figure I.18**).

Figure I.18 : (page suivante) (a) Co-spectre d'ondelettes entre le SOI et les températures de surface de la mer (SST) mensuelles entre 1982 et 2002. Le co-spectre est une mesure de la répartition de la co-variance entre les deux séries pour chaque période et chaque pas de temps; une forte co-variance est représentée en rouge, tandis qu'une faible co-variance l'est en bleu.

(b) Cohérence entre les deux séries. Le co-spectre est une mesure de la distribution de la corrélation entre les deux séries pour chaque période et chaque pas de temps; une forte corrélation est représentée en rouge, tandis qu'une faible corrélation l'est en bleu. La significativité des covariances et corrélations, calculée par les méthodes bootstrap, est indiquée par une ligne blanche pour le seuil 5%, et par une ligne blanche pointillée pour le seuil 10%. Le cône d'influence est représenté par une ligne noire.

(c) L'analyse des phases, est une méthode qui permet de transformer une série caractérisée par des cycles irréguliers, en une série temporelle ayant des cycles d'une durée de 2π . Les phases sont définies dans une bande de périodes autour de 4 ans. La variable locale (SST) est représentée par une ligne rouge et l'oscillation climatique (SOI) par une ligne bleue. La ligne noire symbolise la différence de phase entre les deux séries.

(d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes dans une bande de périodes autour de 4 ans.

(e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries.

(f) Distribution bootstrap de l'entropie qui mesure l'importance de la synchronie entre les deux séries, estimée par 1000 simulations bootstrap. La flèche rouge indique la valeur observée de l'entropie de la distribution de la différence de phase. Pour plus de détails voir les **Annexes 1** et Bernard *et al.* (en préparation, **Annexe 3**).

(next page) (a) Wavelet power co-spectrum between monthly SOI and sea surface temperature (SST) between 1982 and 2002. The wavelet power co-spectrum gives a measure of the co-variance distribution of the time series according to time and for each periodicity; high co-variance is represented by red colour, whereas blue colour indicates a weak co-variance.

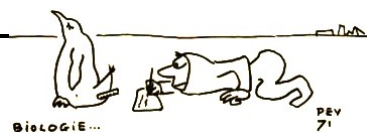
(b) Wavelet coherency between the two time series. The wavelet coherency gives a measure of the correlation distribution of the time series according to time and for each periodicity.; high correlation is represented by red color, whereas blue color indicates a weak correlation. The thick white contour is the 5% significance level and the dashed white contour is the 10% significance level calculated with bootstrap method. The black contour indicates the cone of influence.

(c) The phase analysis method transforms a time series with quasi-cycles of irregular duration (period) to a time series with regular cycles of 2π duration. The frequency band for the computation of the phase is around 4 year. The red color stands for the local climatic variable (SST) and the blue color for the climatic oscillation (SOI). The black line represent the phase difference

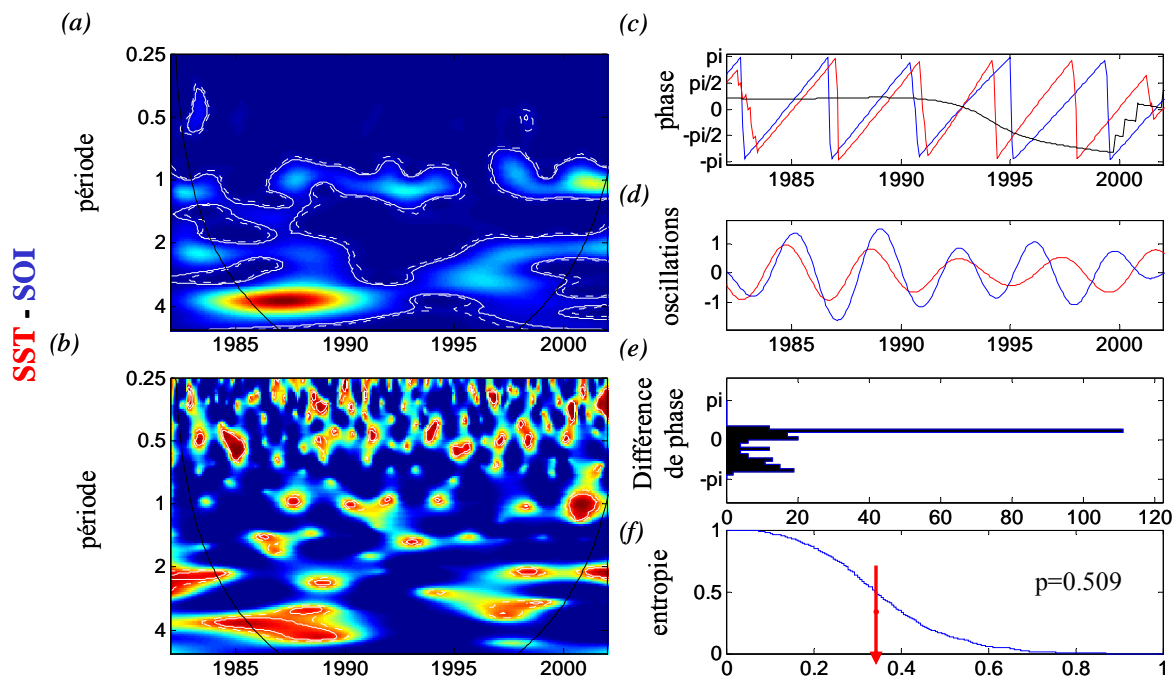
(d) Filtered time series based on the wavelet transform components in a frequency band around 1 year.

(e) Distribution of the phase difference between the two time series.

(f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy, a measure of the importance of the synchronization between the time series, estimated with $N = 1000$ surrogate time



series. Arrow indicates the entropy characterizing the observed phase distribution. For more details see **Annex 1** and Bernard et al. (en préparation, **Annexe 3**).

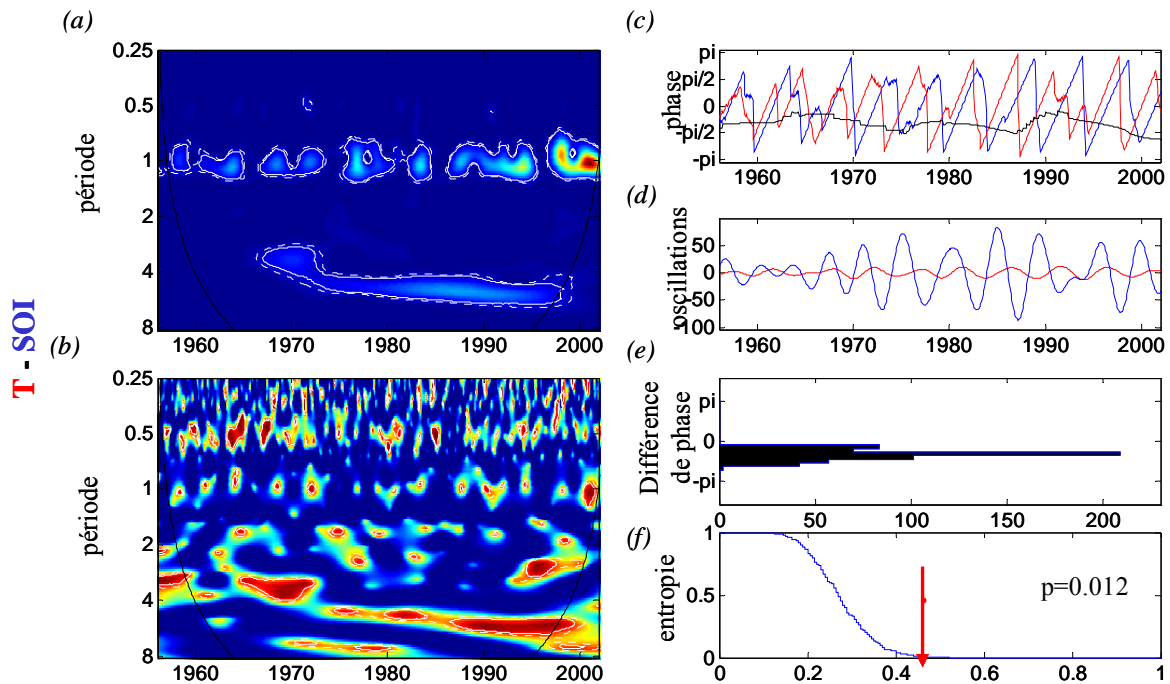


Par contre, le SOI et les températures de l'air covarient (**Figure I.19 a**), et présentent une forte cohérence (**Figure I.19 b**) autour d'une période de 3 ans jusque dans les années 1970, puis autour d'une période de 6 ans après. Les phases sont donc définies pour des périodes entre 3 et 6 ans. Malgré ce large intervalle et la faible définition des phases (**Figure I.19 c**), les phases des deux séries sont décalées significativement (**Figure I.19 e et f**) avec un retard des températures sur le SOI d'environ 9 mois.



Figure I.19 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le SOI et les températures de l'air (T) mensuelles entre 1956 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3 et 6 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) *Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly SOI and air temperature (T) between 1956 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3 and 6 year. (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.*



Les pressions atmosphériques et le SOI varient significativement avec une période autour de 5-6 ans autour des années 1980 et dans les années 1990 (**Figure I.1. et I.16**). Or ces deux séries covarient et exposent une forte cohérence à partir du milieu des années 1970 pour une période autour de 5-6 ans. Le même pattern que pour les températures de l'air est observé, avec une relation significative et décalée de 9 mois entre le SOI et les pressions atmosphériques (**Figure I.20**).

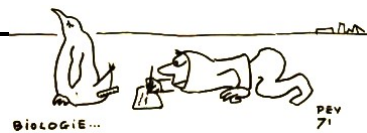
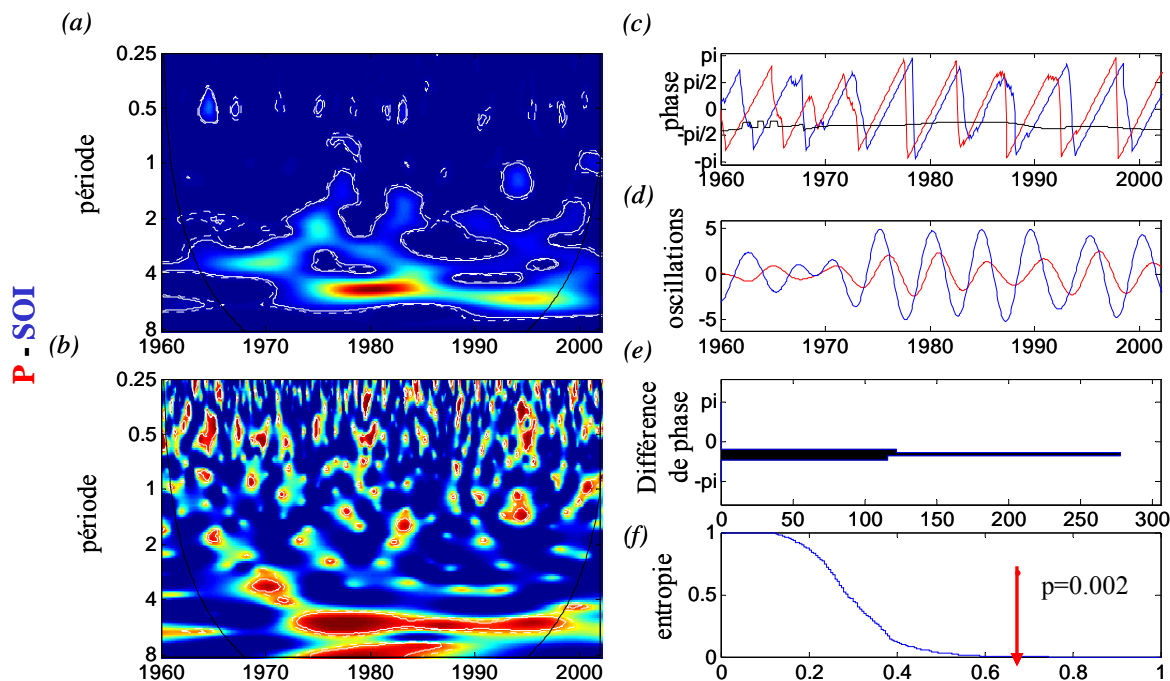


Figure I.20 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le SOI et les pressions atmosphériques (P) mensuelles entre 1960 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3 et 6 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.
 (a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly SOI and atmospheric pressure (P) between 1960 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3 and 6 year. (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.



L'étendue et les concentrations de glace présentent une faible relation avec le SOI (significative à 10%), qui varie au cours de la durée d'étude (**Figure I.21 et I.22**). Par exemple, l'étendue de la glace présente une forte covariation avec le SOI, et une forte cohérence autour d'une période de 3 ans jusqu'en 1990, puis autour d'une période de 4 ans (marquée) autour de 1990 et de 3-4 ans à la fin des années 1990. Le décalage de phase entre les deux séries est de +8 mois avant 1985 et de -8 mois après 1992, avec une synchronisation des phases entre 1985 et 1992 (**Figure I.21 c**). Pour les concentrations de glace, la covariance avec le SOI et la cohérence sont importantes autour d'une période de 4 ans à la fin des années 1980 et autour de 3-4 ans à la fin des 1990, le décalage avec le SOI étant de 16 mois jusqu'en 1997 (**Figure I.22**).

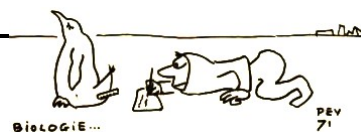
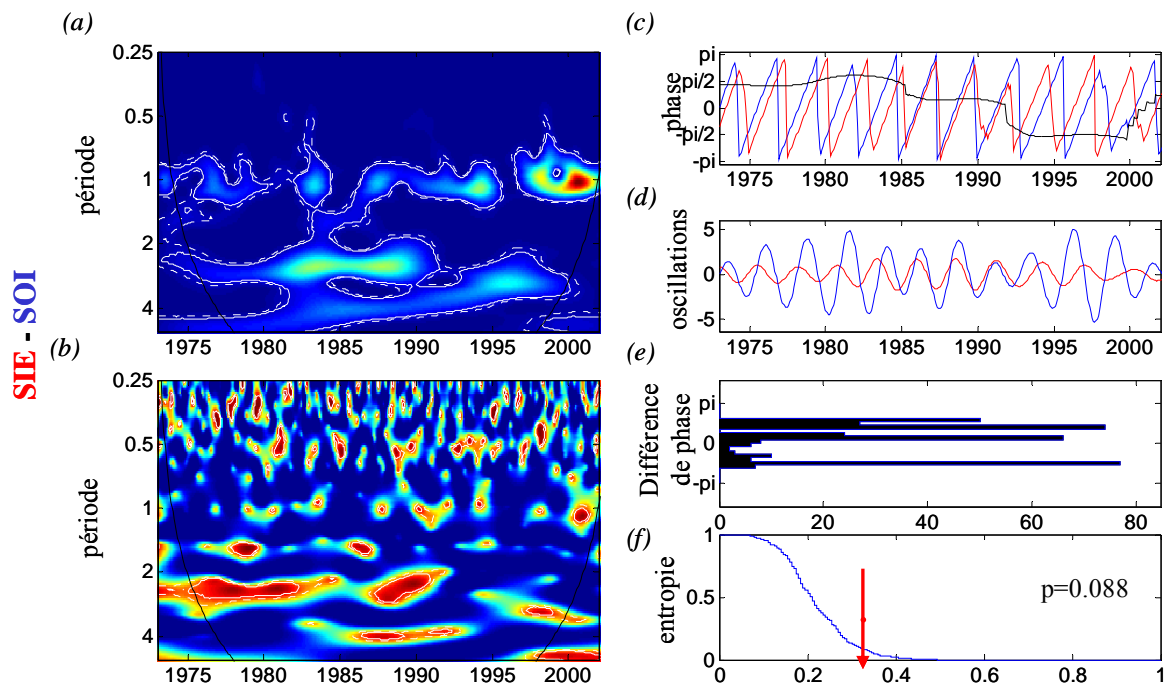


Figure I.21 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le SOI et l'étendue de la glace (SIE) mensuelles entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes autour de 3 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly SOI and sea ice extent (SIE) between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band around 3 years. (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.



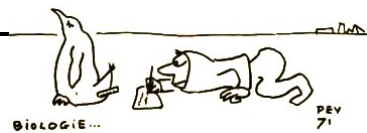
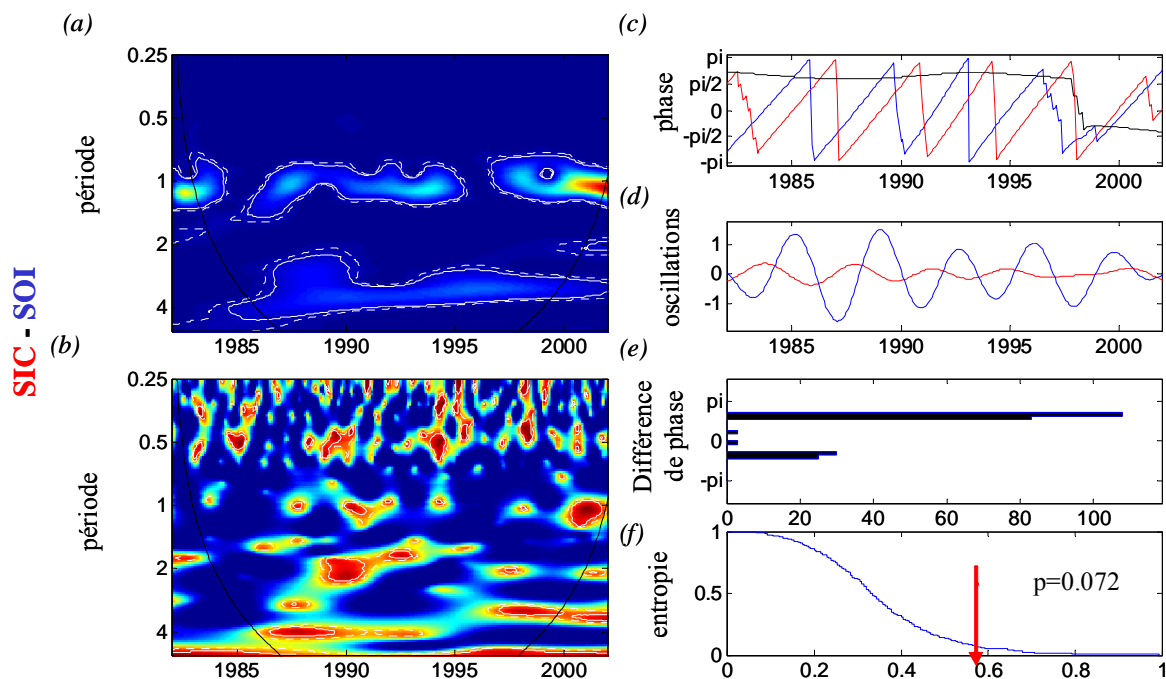


Figure I.22 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le SOI et les concentrations de glace (SIC) mensuelles entre 1982 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes autour de 4 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

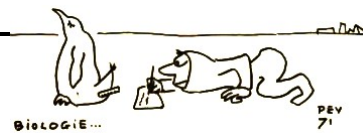
(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly SOI and sea ice concentrations (SIC) between 1982 and 200.2 (c) The phase of the two series computed for a periodicity band around 4 years. (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.



C. Variables climatiques utilisées

1) Choix des variables climatiques

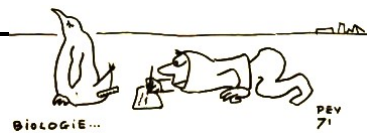
Afin d'étudier l'impact des variables climatiques locales et globales sur les mécanismes démographiques des populations d'oiseaux marins de la communauté antarctique, il est nécessaire de considérer un pas de temps annuel. Comme les variables locales présentent une forte variabilité annuelle (**Figure I.13**), et que l'hiver et l'été sont les deux saisons prépondérantes en terme de photopériode et formation de la banquise, les moyennes des variables locales durant l'hiver (d'avril à novembre) et l'été (de décembre à mars) sont calculées. Ce découpage a été choisi par rapport au cycle biologique des espèces (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 7**). Pour les analyses de survie



adulte du fulmar antarctique, deux périodes pendant l'été sont considérées : l'incubation et l'élevage du poussin (Jenouvrier *et al.* 2003, **Annexe 4**). Pour les analyses de l'impact des variables climatiques sur les paramètres démographiques du manchot empereur et du pétrel des neiges (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 6**), le découpage est plus fin et chaque saison est considérée : le printemps (octobre à décembre), l'été (de janvier à mars), l'automne (d'avril à juin) et l'hiver (de juillet à septembre). Par contre comme les variables globales ne présentent pas une telle variabilité saisonnière, la moyenne annuelle est calculée.

Les variations de pression sont reliées aux perturbations du régime des vents, ayant un rôle prépondérant dans la distribution et la dynamique des masses d'eaux (Ottersen *et al.* 2001). Les fluctuations des pressions atmosphériques à Dumont d'Urville présentent un pattern plus complexe que les autres variables climatiques locales (**Figure I.11** et **I.13**). De plus, les relations entre les pressions atmosphériques et les autres variables locales sont moins évidentes que celles entre les autres paramètres climatiques locaux (**Annexe 1**). D'autre part, l'impact sur les écosystèmes marins le plus évident est une influence à travers les effets de la température (Ottersen *et al.* 2001). C'est pourquoi, seules les températures de l'air, les températures de surface de la mer, les concentrations et étendues de glace seront utilisées dans la suite des analyses.

Les deux indices globaux, le SOI et l'AOI sont liés avec un décalage d'environ 1 an. Ils présentent pourtant des relations contrastées avec les variables locales. L'AOI est uniquement relié aux températures de surface de la mer ($p=0.023$). Le SOI présente des corrélations significatives à un seuil de significativité de 10% avec toutes les variables environnementales sauf avec les températures de surface de la mer ($p=0.509$), même si cette relation existe jusque dans les années 1990. Le SOI est fortement relié aux températures de l'air et aux pressions atmosphériques. Il est plus faiblement lié aux concentrations et à l'étendue de glace, notamment car ces relations ne sont pas constantes au cours du temps (marquées autour des années 1990 pour l'étendue de glace, et jusqu'en 1997 pour les concentrations de glace). Ainsi, les relations entre les variables locales et globales sont faibles et complexes (décalage de phase, relation qui évolue dans le temps...). Ces résultats ne sont pas surprenants à la lumière des nombreuses études sur les connections entre le SOI et le climat antarctique (**Chapitre 1, § IV.B.1.c.**, Kwok et Comiso 2002; Renwick 2002) qui soulignent que notre région d'étude se situe dans une zone de faible corrélation entre le SOI et les variables climatiques. Cependant, l'aire de répartition des espèces hors période de reproduction est imprécise. Le fulmar antarctique peut atteindre les zones sub-antarctique au sud de la Tasmanie en hiver, là où les connections entre le SOI et le climat austral sont les plus fortes. Le pétrel des neiges et le manchot empereur ont une répartition antarctique circumpolaire. L'absence d'aire de



répartition précise pour les trois espèces hors de la période de reproduction, conduit à utiliser le SOI comme un indice de la tendance générale des fluctuations climatique à grande échelle.

En fonction de l'espèce étudiée et d'après son aire de répartition, les températures de surface de la mer et les concentrations de glace ont été moyennées sur des secteurs propres qui seront précisés dans chaque cas. De plus, les relations entre variables climatiques globales ou locales au pas de temps annuel sont relativement faibles, et les séries temporelles étant trop courtes, les analyses d'ondelettes et de phases ne sont pas applicables. Des méthodes de corrélations classiques seront alors utilisées et lorsque les relations sont significatives elles seront indiquées dans l'étude considérée.

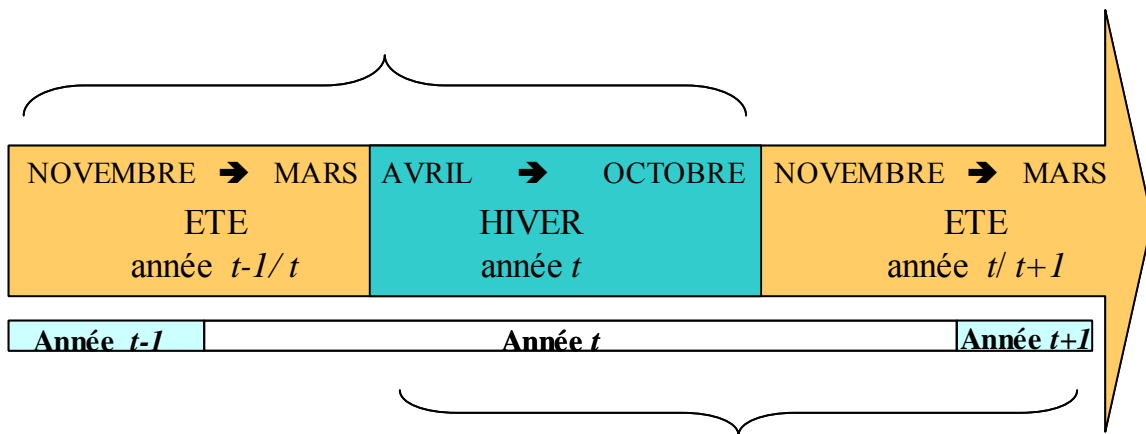
De plus, en fonction du cycle de vie des espèces, les intervalles où les variables climatiques sont moyennées (ex : été et hiver) ne correspondent pas aux mêmes années civiles, de manière à synchroniser les périodes de l'environnement à un état biologique donné, comparable entre espèces. Par exemple dans le cadre de l'étude de l'impact des variables climatiques locales en été sur la taille des populations ou sur le succès reproducteur (**Chapitre 2**), la moyenne en été de l'année $t/t+1$ sur les données récoltées pendant les années $t/t+1$ (noté année t) est calculée pour le fulmar antarctique et le pétrel des neiges, et les moyennes en été des années $t-1/t$ pour les comptages de l'année t pour le manchot empereur (**Figure I.23**). Ainsi, la moyenne pendant l'été correspond aux conditions environnementales pendant la reproduction pour le fulmar antarctique et le pétrel des neiges, et avant la reproduction pour le manchot empereur (**Tableau I.2**). De même, la moyenne pendant l'hiver t correspond aux conditions climatiques avant la reproduction du fulmar antarctique et du pétrel des neiges, et pendant la reproduction pour le manchot empereur (**Tableau I.2**).



Figure I.23 : Schéma des intervalles où sont moyennées les variables climatiques locales qui sont utilisées pour l'étude de l'influence des conditions environnementales sur la taille des populations et du succès reproducteur présentée au **Chapitre 2**.

MANCHOT EMPEREUR

N_t est le comptage pendant
la saison de reproduction
(mars → novembre)



FULMAR ANTARCTIQUE PETREL des NEIGES

N_t est le comptage pendant
la saison de reproduction
(novembre → mars)

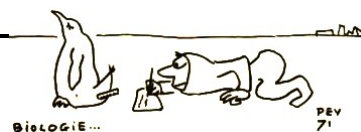
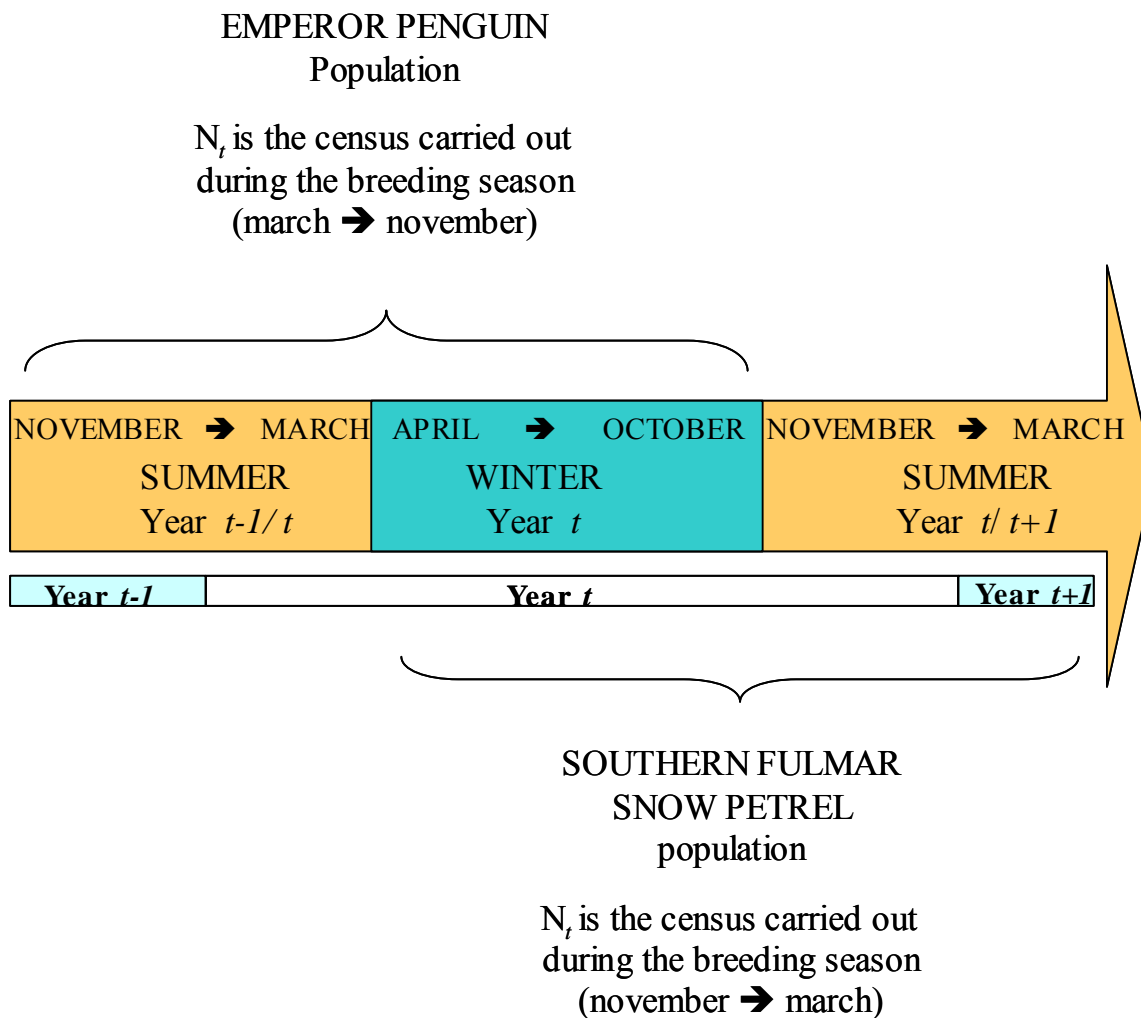


Figure 1.23 : Specifications of the intervals where the local climatic data were averaged as a function of the phenology of the species. For example, the effect of summer on population size or breeding success, stands for the summer during the years $t-1/t$ for the emperor penguin, and the years $t/t+1$ for southern fulmars and snow petrels. Therefore the summer period reflects the environmental conditions during the breeding season for petrel species, and before the breeding season for the emperor penguin.





2) Variables climatiques à un pas de temps annuel

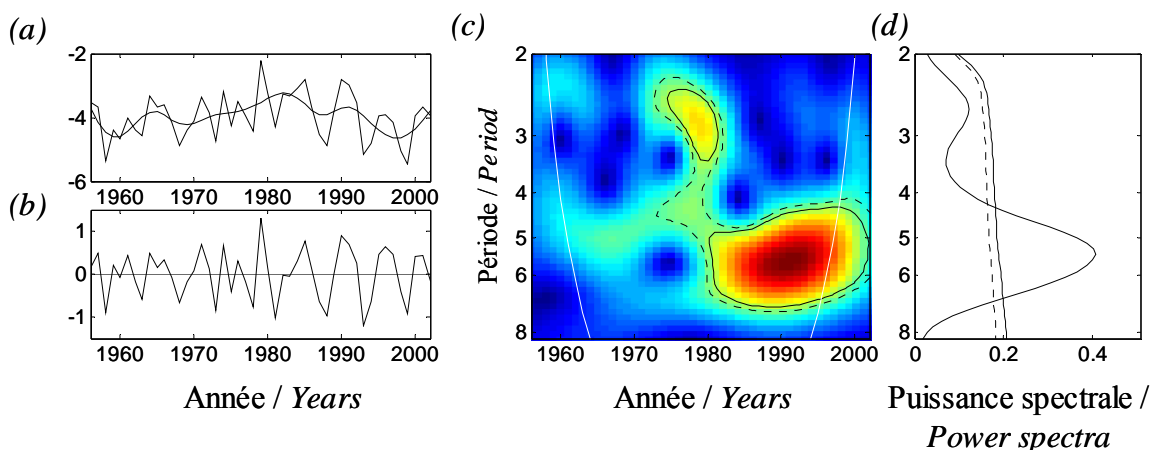
Les températures de l'air en été et en hiver présentent une tendance à long terme qui augmente jusque dans les années 1980 et diminue après (**Figure I.24 a**). Dans les analyses suivantes, seule la variabilité interannuelle est considérée, c'est à dire pour des périodes inférieures à 8 ans, car la longueur des séries est trop courte pour étudier les périodicités plus importantes (Bernard *et al.* en préparation, **Annexe 2**). Le signal étudié est présenté sur la **Figure I.24 b**. Les températures de l'air présentent une variabilité très marquée autour de 5 ans (**Figure I.24 d**), qui est particulièrement marquée après 1980 (**Figure I.24 c**). Les fluctuations des températures de l'air en été dévoilent un changement brusque d'une périodicité autour de 2-3 ans à la fin des années 1980 à une périodicité plus marquée autour de 5 ans après les années 1980.



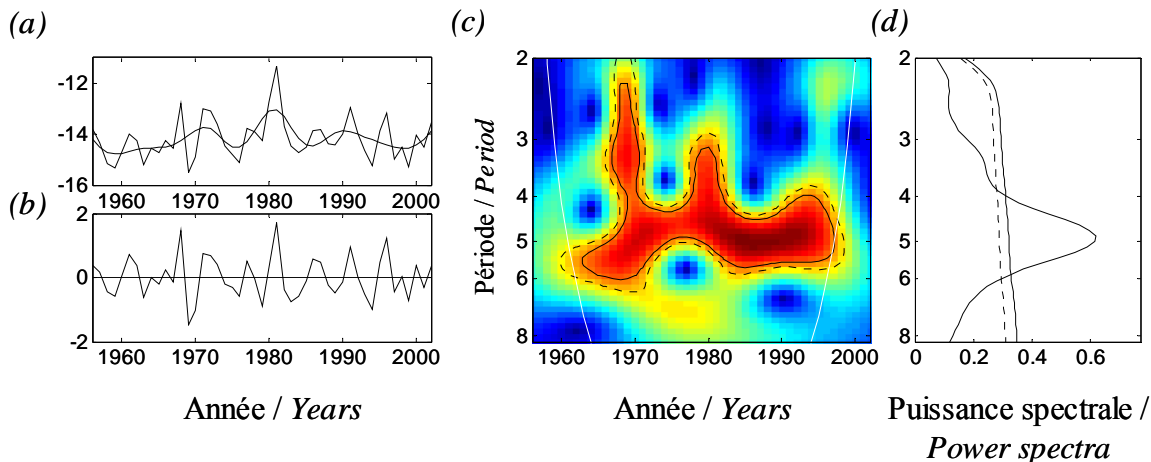
Figure I.24 : (a) Variations annuelles des températures de l'air pendant l'été et l'hiver entre 1956 et 2002 (ligne fine). La ligne épaisse représente les données filtrées entre 2 et 8 ans à l'aide d'un filtre gaussien (Park et Gambéroni 1995). (b) Données utilisées pour l'analyse d'ondelettes (différence entre la série brute et la série filtrée présentée en (a)). (c) Spectre local de puissance d'ondelettes et (d) spectre global des données mensuelles du SOI entre 1866 et 2002. Mêmes légendes que la Figure I.13.

(a) Annual variation of air temperature during summer and winter between 1956 and 2002 (thin line). The thick line represents the low-pass filtered times series between 2 and 8 years using a Gaussian low-pass filter (Park et Gambéroni 1995). (b) Data used for the analyses (difference between the unfiltered and low-pass filtered times series of figure (a)). (c) Global wavelet power spectrum of interannual variability (2-8 years). (d) Local wavelet power spectrum. Legends are the same as **Figure I.13**.

Température de l'air pendant l'été Air temperature during summer



Température de l'air pendant l'hiver Air temperature during winter





Les tendances à long terme de l'étendue de glace en hiver et de maximum d'étendue de glace montrent une diminution importante à la fin des années 1970, et les valeurs des séries brutes de l'étendue maximum de glace, en hiver et en été sont minimales en 1981 (**Figure I.25 a**). L'étendue de la glace en été présente une forte périodicité entre 3 et 5 ans. Les étendues maximum et en hiver ont une périodicité très marquée autour de 3 ans et une périodicité entre 4-5 ans importante pour l'étendue maximum, mais non significative pour l'étendue en hiver (**Figure I.25 d**). Les étendues de glace en été, en hiver, et maximum présentent toutes un changement de variabilité important au début des années 1980, avec une périodicité plus importante avant 1980 (périodicité autour de 4-5 ans) qu'après (périodicité autour de 3 ans, **Figure I.25 c**).

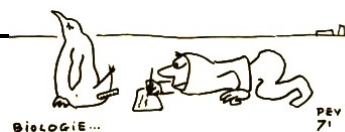
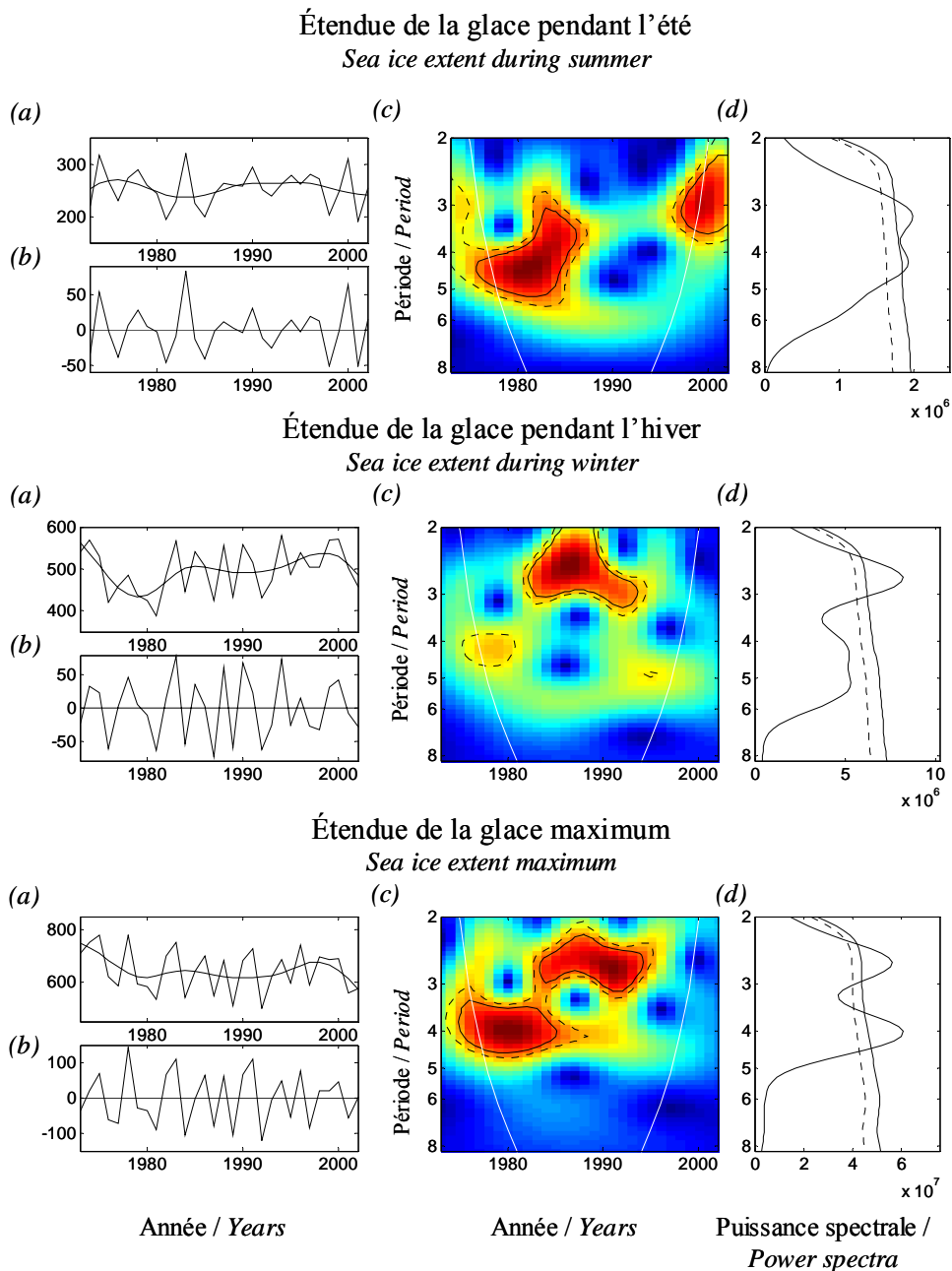
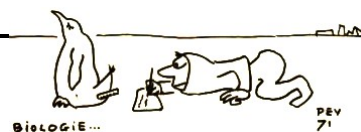


Figure I.25 : (a) Variations annuelles de l'étendue de la glace pendant l'été et l'hiver, et de l'étendue maximale de la glace entre 1973 et 2002. (b) Données utilisées pour l'analyse d'ondelettes. (c) Spectre local de puissance d'ondelettes et (d) spectre global des données mensuelles du SOI entre 1866 et 2002. Mêmes légendes que celles de la Figure I.11.

(a) Annual variation of sea ice extent during summer and winter, and maximum sea ice extent between 1973 and 2002. (b) Data used for the analyses. (c) Local wavelet power spectrum. (d) Global wavelet power spectrum. Legends are the same as **Figure I.11**.



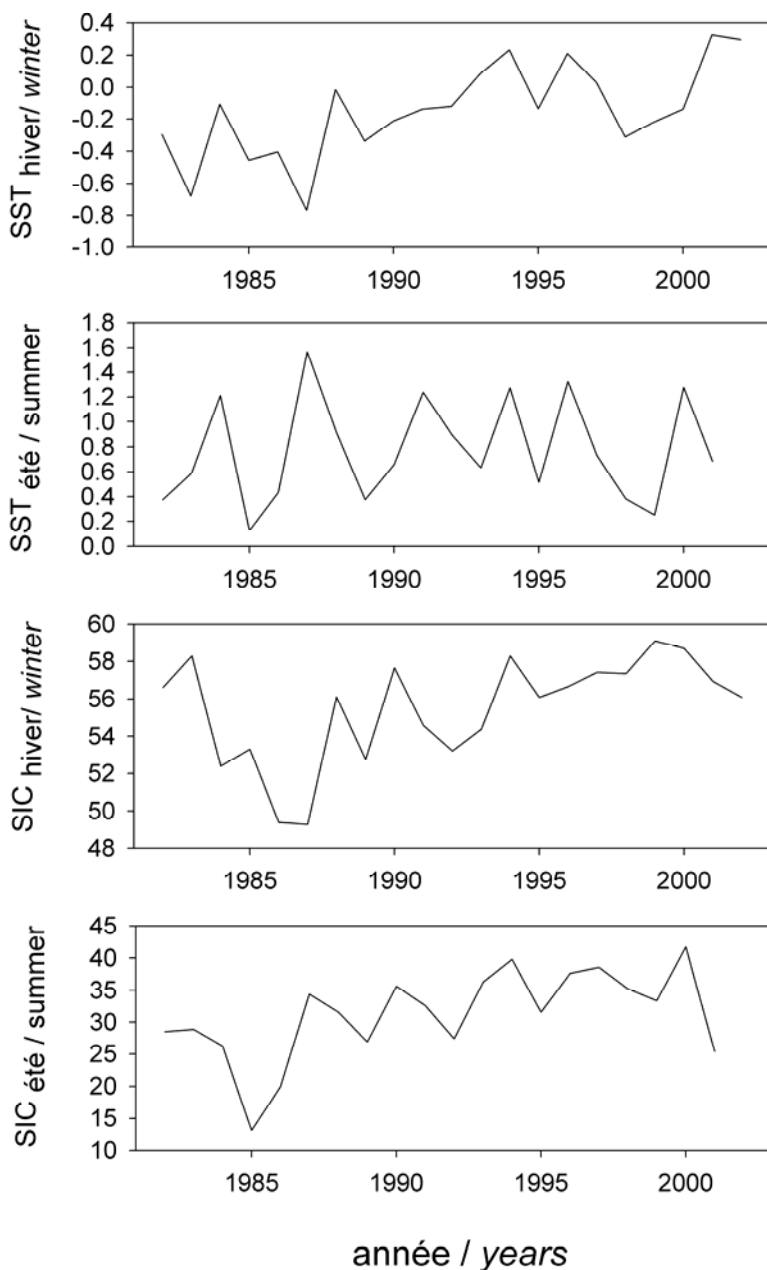
Les concentrations de glace et les températures de surface de la mer ne sont disponibles qu'à partir de 1982, ce qui est trop court pour étudier la périodicité avec les analyses d'ondelettes (Bernard *et al.* en préparation, **Annexe 2**). Cependant, périodicité autour de 3 ans peut-être mise en



évidence egraphiquement pour ces variables pendant l'été (**Figure I.26**). Les valeurs minimales se situent autour des années 1985 (en 1985 pour les SST et SIC pendant l'hiver, et en 1987 pour les SST et SIC pendant l'été), et les séries montrent ensuite une tendance à l'augmentation (sauf SST été).

Figure I.26 : Variations inter-annuelles des températures de surface de la mer (SST), et des concentrations de glace (SIC) pendant l'hiver et l'été, entre 1982 et 2002.

Inter-annual variations of sea surface temperature (SST) and sea ice concentration (SIC) during summer and winter between 1982 and 2002.



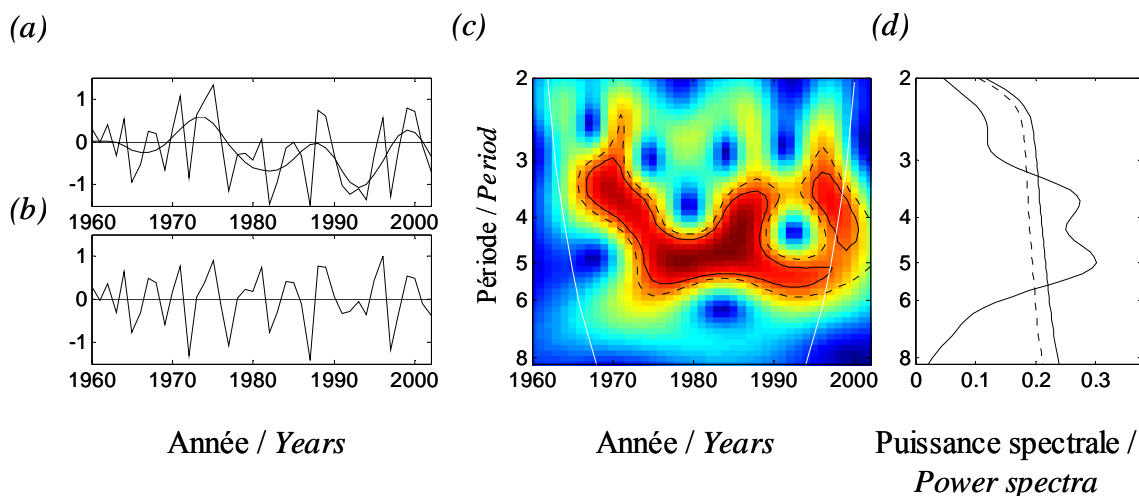


3) Le SOI annuel

Après 1960, le SOI présente une périodicité autour de 3-4 ans au début des années 1970 qui devient plus marquée autour de 5 ans-6 ans dans les années 1980 (**Figure I.16 et Figure I.27**). Pour les moyennes annuelles, seules les températures de l'air en hiver sont reliées au SOI (**Figure I.28**) avec un décalage de six mois. Cette relation est particulièrement marquée après le milieu des années 1970 dans la bande de périodicité considérée (3-6 ans).

Figure I.27 : (a) Variations annuelles du SOI entre 1960 et 2002. (b) Données utilisées pour l'analyse d'ondelettes. (c) Spectre local de puissance d'ondelettes et (d) spectre global des données mensuelles du SOI entre 1866 et 2002. Mêmes légendes que la Figure I.13.

(a) Annual variation of sea ice extent during summer and winter, and maximum sea ice extent between 1973 and 2002. (b) Data used for the analyses. (c) Local wavelet power spectrum. (d) Global wavelet power spectrum. Legends are the same as Figure I.13.



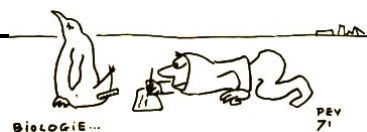
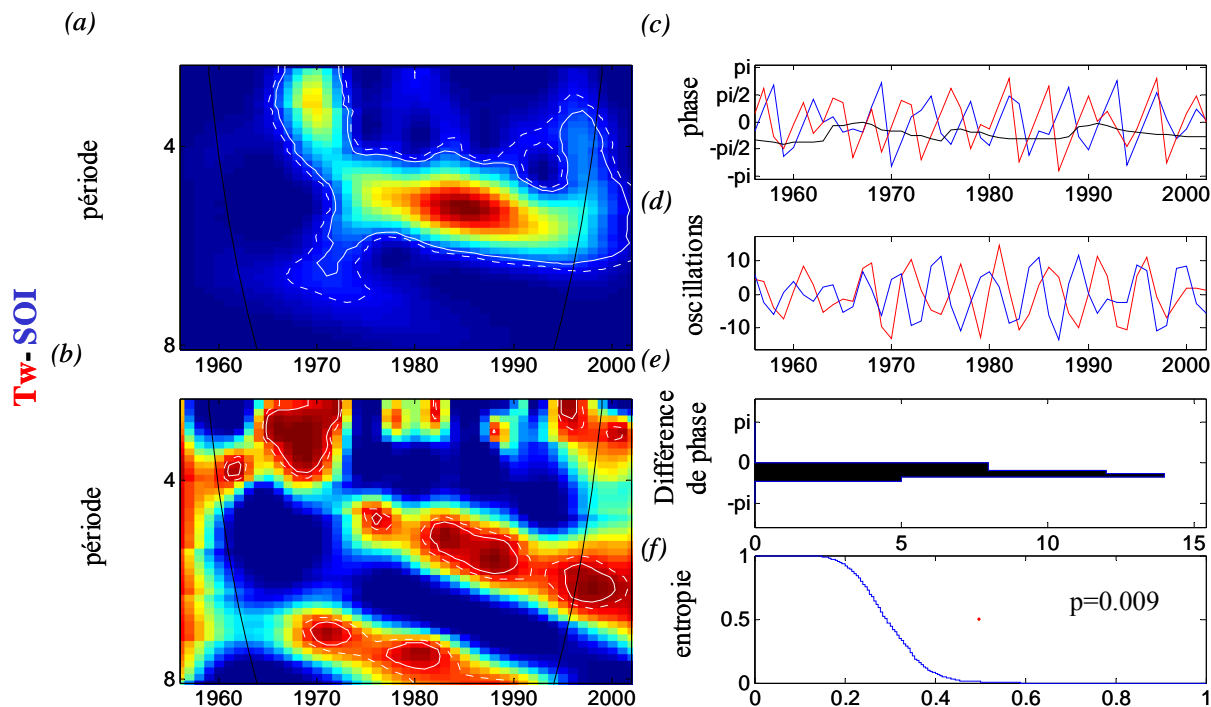


Figure I.28 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le SOI et les températures de l'air en hiver (T_w) entre 1956 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3 et 6 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) *Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly SOI and air temperature (T_w) between 1956 and 2002 (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3 and 6 years. (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.*





4) Remarque

Bien que la périodicité annuelle domine très largement la variabilité des séries environnementales locales mensuelles (**Figure I.11 e**), les périodicités de 3 à 5 ans mises en évidence pour l'étendue de glace moyennées à un pas de temps annuel (**Figure I.25**), sont visibles sur les spectres d'ondelettes (locaux ou globaux) des séries mensuelles (**Figure I.13 e**). Par contre pour les températures de l'air, les périodicités très marquées autour de 5 ans, mises en évidence pour les variables moyennées à un pas de temps annuel (**Figure I.26**), ne sont pas discernables sur les spectres des données mensuelles (**Figure I.13 a**). Le SOI ne présente pas de variabilité annuelle très marquée, et les spectres d'ondelettes des données mensuelles (**Figure I.16**) ou moyennées à un pas de temps annuel (**Figure I.27**) sont quasiment identiques. Ainsi, le fait de moyenner à un pas de temps annuel les variables environnementales n'entraîne pas une perte d'information et permet au contraire de mettre en évidence une variabilité interannuelle masquée par la forte périodicité annuelle des séries.

. Chapitre 2 : Analyses descriptives des séries démographiques





Dans ce chapitre, une synthèse des résultats abordés dans les différents manuscrits de la description et l'estimation des paramètres démographiques (§ I), de la taille des populations (§ II) et l'étude de leurs relations avec les variables climatiques, est présentée. L'étude des relations entre les variables climatiques et le succès reproducteur (§ I.B.2.) et le nombre de couples (§ II.A.) des trois espèces avec des analyses d'ondelettes et de phase, est précisée. Ainsi par le biais de différentes analyses, les caractéristiques de la variabilité observée des séries démographiques et leurs liens avec les séries environnementales sont soulignés. En dernière partie, ces résultats seront discutés.

I. Les paramètres démographiques

A. Survie adulte

1) Méthodes

Pour estimer le taux de survie adulte des trois espèces d'oiseaux marins de la communauté de Terre Adélie et tester l'hypothèse d'une influence des variables climatiques sur la survie et la probabilité de capture, les développements récents des modèles de Cormack-Jolly-Seber (Lebreton *et al.* 1992) sont utilisés. Ces méthodes sont basées sur les données de capture-marquage-recapture, et fournissent des estimations non biaisées des probabilités de survie et de capture. Ces estimations et les procédures permettant de tester l'importance des différents facteurs et de leurs interactions éventuelles sur les probabilités de survie et de capture, sont effectuées à partir du logiciel MARK (White et Burnham 1999). Ces méthodes sont détaillées dans chaque manuscrit et un simple résumé est présenté ici.

L'analyse des données de capture-marquage-recapture repose sur un principe de sélection de modèles à partir du critère d'information d'Aikaike, (Akaike Information Criterion en anglais, AIC) basé sur le principe de parcimonie (compromis entre une description maximale des variations observées et un nombre minimal de paramètres). Le modèle avec le plus petit AIC est le « meilleur modèle », c'est à dire celui qui correspond à la meilleure approximation des données.

La méthodologie de capture-marquage-recapture repose sur un certain nombre d'hypothèses qu'il est essentiel de tester avant de procéder aux sélections de modèles (Lebreton *et al.* 1992). C'est pourquoi, l'année de baguage a été systématiquement supprimée à l'aide du logiciel U-CARE (Utilities –CAPture-REcapture, Choquet *et al.* 2000) afin de réduire les problèmes d'hétérogénéité entre individus. Dans un premier temps, le modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS) est considéré. Il



suppose que les probabilités de survie (noté ϕ) et de capture (noté p) varient en fonction du temps (noté ϕ_t p_t). L'adéquation du modèle de CJS aux données est vérifiée à l'aide des tests d'ajustement ou Goodness Of Fit (TEST GOF) largement détaillés dans la documentation du logiciel U-CARE (Choquet *et al.* 2002). Le programme U-CARE, permet d'effectuer des tests « directionnels » prenant en compte par exemple les effets de « trap dépendance » (Pradel 1993). Les données présentent toutes un effet de « trap happiness », c'est à dire que la probabilité de capture à l'occasion $i+1$, est supérieure pour les individus capturés à l'occasion i comparée à ceux non capturés à i . Ignorer l'effet de la « trap dépendance » pourrait conduire à de sérieuses sous-estimations de la survie (Pradel 1993).

Pour le fulmar antarctique, les données ne s'ajustent pas toujours correctement au modèle « trap dépendance ». Un facteur de sur-dispersion, \hat{c} (Lebreton *et al.* 1992) est donc calculé. Lorsqu'un modèle s'ajuste parfaitement aux données \hat{c} est égale à 1, au delà le \hat{c} peut indiquer soit un problème quant à la structure du modèle soit un excès de variation comparée à celle obtenue selon la théorie binomiale (ce qui est peut être lié à l'hétérogénéité dans les taux de survie ou de capture entre les individus, ou encore à un problème quant à l'indépendance des destinées des individus). Toutefois la valeur de \hat{c} obtenue reste toujours dans les données largement en dessous de 3, valeur au delà de laquelle la structure du modèle est globalement inadaptée au jeu de données (Lebreton *et al.* 1992).

Ainsi, l'AIC corrigée par le facteur de sur-dispersion \hat{c} et la taille de l'échantillon effectif n est utilisé comme critère de sélection des modèles : $QAICc = [-2\log(\theta)/\hat{c}] + 2K + [2K(K+1)]/[n-K-1]$, où $\log(\theta)$ est la fonction du maximum de vraisemblance et K le nombre de paramètres.

Afin d'estimer l'effet des covariables, le modèle considérant la survie (ou la probabilité de détection) comme constante au cours du temps et celui au contraire où la survie (ou la probabilité de détection) est variable au cours du temps, sont comparés. La part de la variance expliquée par chaque modèle est calculée (R^2 , Gaillard *et al.* 1997).



2) Résultats

(a) *Résumé des analyses par espèce*

Les résultats des analyses de survie sont abordés en détail dans chaque manuscrit. Un bilan de ces analyses est présenté sous forme de tableau (**Tableau II.1**). Des analyses complémentaires non présentées ici pour des raisons de concision sont prises en compte. En effet, les effets des covariables d'étendue de glace, des températures de l'air et du SOI sur la survie et la probabilité de capture du fulmar antarctique en gardant les intervalles utilisés dans l'article de Jenouvrier *et al.* (2003) en **Annexe 4** ont été réalisées. Ainsi, l'hiver correspond donc approximativement à l'automne et l'hiver employé dans les analyses de survie pour les deux autres espèces (**Annexe 6**), la période d'incubation au printemps et la période d'élevage du poussin à l'été. Aucun modèle tenant compte de l'effet d'une covariable sur la probabilité de détection n'est meilleur que le modèle sélectionné sans covariable pour les trois espèces. De plus, des analyses testant l'effet age, et notamment un impact de la senescence, ou des effets cohorte sur les probabilités de survie ont été réalisées pour les trois espèces. Cependant comme aucun effet cohorte ou age n'a été mis en évidence, ces analyses ne sont pas présentées.

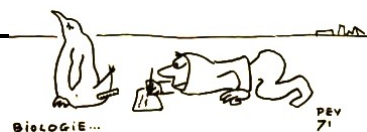


Tableau II.1 : Bilan des analyses de survie. $\phi_t p_{t*m}$: probabilité de survie (ϕ) dépendante du temps et probabilité de capture (p) fonction d'un effet multiplicatif du temps et de la « trap dépendance », p_{t+m} : effet additif du temps et de la « trap dépendance » sur la probabilité de capture, ϕ : probabilité de survie constante au cours du temps et $\phi_{t*c} p_{t*m*c}$: effet multiplicatif du temps et du facteur colonie sur la probabilité de survie et effet multiplicatif du temps, de la « trap dépendance » et de l'impact du facteur colonie sur la probabilité de capture. Seuls les modèles avec covariable dont l'QAICc est meilleur que le modèle sélectionné sans covariable sont présentés ($\Delta QAICc > 2$).

Espèce	Fulmar antarctique	Pétrel des neiges		Manchot empereur	
Source	Annexe 4 Fig.3c	Annexe 6 Fig. 3		Annexe 6 Fig. 3	
Nombre d'individus	434	630 ♂	640 ♀	327 ♂	381 ♀
GOF : Test d'ajustement	$\phi_t p_{t*m}$ $\hat{c}=1.63$	$\phi_t p_{t*m*c}$ $\hat{c}=1$	$\phi_{t*c} p_{t*m*c}$ $\hat{c}=1$	$\phi_t p_{t*m}$ $\hat{c}=1$	$\phi_t p_{t*m}$ $\hat{c}=1$
Modèle sélectionné	$\phi. p_{t*m}$	$\phi. p_{t+m}$ $\phi_t p_{t+m}$	$\phi_t p_{t+m}$	$\phi. p_{t*m}$ $\phi_t p_{t+m}$	$\phi. p_{t+m}$
ϕ moyenne \pm se [IC _{95%}]	0.923 \pm 0.006 [0.910; 0.934]	0.950 \pm 0.003 [0.943; 0.955]	0.940 \pm 0.004 [0.932; 0.947]	0.791 \pm 0.012 [0.767; 0.813]	0.820 \pm 0.009 [0.801; 0.836]
Covariable sur la probabilité de survie + / - : signe de la pente R ² : % de variance expliqué par la covariable	SIE_{incubation} - R ² =35% SIE_{élevage poussin} - R ² =17%			N_{couples} - R ² =22% T_{printemps} - R ² =17% T_{été} - R ² =35% T_{automne} - R ² =16% T_{hiver} - R ² =18% SIC_{automne} + R ² =72% SIC_{hiver} + R ² =50% SIC_{été} + R ² =27% SST_{printemps} + R ² =23%	



Tableau II.1 : Synthesis of survival analyses. $\phi_t p_{t+m}$: survival probability (ϕ) varied with time, and capture probability (p) was dependent of a multiplicative effect of time and trap dependence, p_{t+m} : capture probability was dependent of an additive effect of time and trap dependence, ϕ : constant survival probability and $\phi_{*c} p_{t+m*c}$: multiplicative effect of time and colony on survival and multiplicative effect of time, trap dependence and colony on capture probability. Only the model with a covariable that are better than the model selected without covariable are presented ($\Delta QAICc > 2$).

Species	Antarctic fulmar	Snow petrel		Emperor penguin	
Source	Annex 5 Fig. 3c	Annex 6 Fig. 2		Annex 6 Fig. 2	
Number of individuals	434	630 ♂	640 ♀	327 ♂	381 ♀
Goodness Of Fit	$\hat{c}=1.63$	$\hat{c}=1$	$\hat{c}=1$	$\hat{c}=1$	$\hat{c}=1$
Selected model	$\phi_t p_{t+m}$	$\phi_t p_{t+m}$ $\phi_t p_{t+m}$	$\phi_t p_{t+m}$	$\phi_t p_{t+m}$ $\phi_t p_{t+m}$	$\phi_t p_{t+m}$
ϕ mean \pm se [IC _{95%}]	0.923 \pm 0.006 [0.910; 0.934]	0.950 \pm 0.003 [0.943; 0.955]	0.940 \pm 0.004 [0.932; 0.947]	0.791 \pm 0.012 [0.767; 0.813]	0.820 \pm 0.009 [0.801; 0.836]
Covariate on the survival Probability + / - : slope sign R ² : % of explained variance by the covariate	SIE_{incubation}* - R ² =35% SIE_{chick rearing}* - R ² =17%			N_{breeding pairs} - R ² =22% T_{spring} - R ² =17% T_{summer} - R ² =35% T_{autumn} - R ² =16% T_{winter} - R ² =18% SIC_{autumn} + R ² =72% SIC_{winter} + R ² =50% SIC_{summer} + R ² =27% SST_{spring} + R ² =23%	

* In southern fulmar analyses, we called “incubation” the period that refers approximately to the spring season, “chick rearing” period to summer, and “winter” the period that corresponds of the both autumn and winter seasons.



(b) Comparaison entre espèce

Afin de comparer les variations temporelles des probabilités de capture et de survie adulte entre les espèces, un modèle de capture-recapture avec un effet groupe représentant l'espèce est réalisé. L'analyse est réduite à une période entre 1968 et 1989 pendant laquelle les méthodes et l'effort d'échantillonnage sont similaires pour les trois espèces (voir **Chapitre 1, § III.**). En effet, après 1988, le baguage du manchot empereur a été stoppé. Comme le sexe des individus n'est pas identifié pour le fulmar antarctique, l'analyse se base sur toutes les histoires de capture-recapture, sexe confondu, pour les trois espèces.

Les trois premières captures sont supprimées car les tests d'ajustements sont très significatifs pour les histoires de vie complètes, ou pour les histoires de vie avec suppression de la première et deuxième capture, tout particulièrement pour le manchot empereur. Suite à ce traitement, il n'y a plus de captures de manchots empereurs en 1971. C'est pourquoi l'analyse débute en 1972. Le nombre d'histoires finales de capture-recapture est de 167 pour le fulmar antarctique, 527 pour le pétrel des neiges et 612 pour le manchot empereur.

Les tests d'ajustements (voir la documentation de U-Care (Choquet *et al.* 2002) montrent que le modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS, Lebreton *et al.* 1992) ne s'ajuste pas correctement aux données pour le pétrel des neiges et le manchot empereur (**Tableau II.2**). Par contre il s'ajuste correctement aux données pour le fulmar antarctique. Toutefois, la composante 2CT du test de CJS est significative pour les trois espèces indiquant un effet trap dépendance important. Ainsi c'est l'effet trap dépendance (**Tableau II.2**) dont la probabilité de significativité du test de l'effet trap dépendance est élevée pour les trois espèces, qui est sélectionné. Les trois espèces présentent un effet « trap happiness », c'est à dire que la probabilité de capture à l'occasion $i+1$, est supérieure pour les individus capturés à l'occasion i comparée à ceux non capturés à i (§ I.A.1.). De plus, cet effet est plus marqué pour le manchot empereur, et moins fort pour le fulmar antarctique. C'est pourquoi la procédure de sélection de modèle débute par un modèle où les probabilités de capture sont trap dépendantes (m) et fonction du temps (t) pour chaque espèce (g), noté $p(t*m*g)$, et où les probabilités de survie sont dépendantes du temps (t) pour chaque espèce (g), noté $\phi(g*t)$.

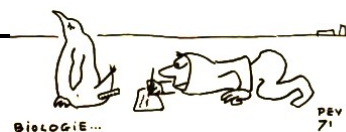


Tableau II.2 : Tests d'ajustement dans le cadre de la modélisation des probabilités de capture et de survie adulte des trois espèces. (voir la documentation de U-Care : Choquet *et al.* 2002)
Goodness of fit tests for the modeling of capture and survival probabilities for the three species (1971-1988) (see U-Care documentation from : Choquet et al. 2002).

GOF	3SR	3SM	2CT	2CL	CJS	TD	Transient
<i>Fulmar antarctique / Southern fulmar</i>							
Df	14	12	15	12	53	38	39
χ^2	6.8	5	27.4	2.2	41.4	14	34.6
P	0.942	0.958	0.026	0.999	0.876	1.000	0.671
<i>Pétrel des neiges / Snow petrel</i>							
Df	16	23	15	24	78	63	62
χ^2	12.6	26.1	43.9	30.1	112.7	68.8	100.1
p	0.702	0.296	>0.001	0.181	0.006	0.288	0.002
<i>Manchot empereur / Emperor penguin</i>							
Df	15	18	15	14	62	47	47
χ^2	22.2	9.7	55.8	14.1	101.8	46	79.6
p	0.103	0.941	>0.001	0.442	0.001	0.514	0.002
<i>Somme des χ^2 pour toutes les espèces / χ^2 sum over specie</i>							
Df					193	148	148
χ^2					255.9	128.8	214.3
p					0.002	0.871	0.000

La procédure de sélection des modèles met en évidence que les probabilités de détection présentent des variations temporelles, avec un effet additif de trap dépendance pour chaque espèce (**Tableau II.3 a** et **Figure II.1**). Les modèles sélectionnés pour les survies adultes montrent que celles-ci présentent de fortes variations temporelles, et que ces variations sont différentes selon les espèces (**Tableau II.3 b**). Les variations temporelles de la survie adulte sont identiques pour les deux espèces de pétrel (**Tableau II.3 b** et **Figure II.2**). De plus, des études précédentes ont souligné un changement de régime des écosystèmes antarctique (Ainley *et al.* 2004) et subantarctique (Weimerskirch *et al.* 2003) à la fin des années 1970. Jenouvrier *et al.* (*en révision*, **Annexe 7**) ont montré que les séries temporelles du nombre de couples et du succès reproducteur pour les trois espèces présentent des changements importants de variabilité autour de 1980. C'est pourquoi les variations temporelles de la survie adulte avant et après 1980 sont considérées. Le meilleur modèle de survie suppose que les variations temporelles des trois espèces sont identiques après 1980, la survie du manchot empereur étant plus faible que celle des pétrels (**Tableau II.3 b** et **Figure II.2**). La variance du processus pour la survie adulte estimé pour ce modèle est de 0.002 (IC95%=[0.001, 0.006]) pour les deux espèces de pétrels, et environ six fois plus importante pour le manchot empereur : 0.013 (IC95%=[0.006, 0.032]). La variance liée à l'échantillonnage ne représente que 30% pour les deux espèces de pétrels et 18% pour le manchot empereur de la variance totale.



Tableau II.3 : Modélisation des probabilités de (a) détection et de (b) survie adulte. Le modèle sélectionné (plus faible AICc : Critère d'Information d'Akaike corrigé) est représenté en gras pour chaque test d'hypothèse. k représente le nombre de paramètres estimés, et Dev la déviance du modèle. Le modèle sélectionné à la fin de la procédure de test est surligné en gris.

(a)

Tests d'hypothèses sur la probabilité de détection				
Modèle initial : $\phi(g^*t) p(t^*m^*g)$				
Hypothèses	Modèles	AICc	k	Dev
Effet additif du temps, de la trap dépendance par espèce	$p(t^*m^*g)$	9620.796	144	4516.673
	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
Effet trap dépendance constante par groupe	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(m^*g)$	10654.312	57	5732.083
Effet trap dépendance	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(t^*g)$	9665.642	99	4656.477
Effet espèce	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(t+m)$	10199.197	60	5270.811
Effet additif du temps et de la trap dépendance et de l'espèce	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(t+m+g)$	10106.415	64	5169.807
Effet additif du temps et de la trap dépendance pour les deux pétrels	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(FU-PN(t+m), ME(t+m))$	9738.591	79	4771.024

(b)

Tests d'hypothèses sur la survie adulte				
Modèle initial : $\phi(g^*t) p(t+m^*g)$				
Hypothèses	Modèles	AICc	k	Dev
Effet temps	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(g^*.)$	9632.159	56	4711.98
Effet espèce	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(t)$	9805.438	70	4856.471
Effet additif du temps et de l'espèce	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(g+t)$	9614.911	72	4661.817
Effet additif du temps pour les deux espèces de pétrels	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(FU_t+PN_t, ME)$	9592.633	87	4608.471
Variations temporelles identiques pour les deux espèces de pétrels.	$\phi(FU_t+PN_t, ME)$	9592.633	87	4608.471
	$\phi(FU_t=PN_t, ME)$	9592.71	86	4610.626
Effet additif du temps avant 1980 pour toutes les espèces	$\phi(FU_t=PN_t, ME)$	9592.71	86	4610.626
	$\phi(FU_t=PN_t (+ME_t \text{ avant } 80) (ME_t \text{ après } 80))$	9620.412	79	4652.845
Effet additif du temps après 1980 pour toutes les espèces	$\phi(SF_t=PN_t, ME)$	9592.71	86	4610.626
	$\phi(FU_t=PN_t (ME_t \text{ avant } 1980) (+ME_t \text{ après } 1980))$	9586.576	78	4621.08



Tableau II.3 : Modeling (a) capture and (b) survival probabilities for the three species (1971-1988). The model selected (lowest Akaike Information Criterion, AICc) for each hypothesis tested is in bold characters. k refers to the number of parameters estimated and Dev to the deviance of the model. The model selected at the end of the test procedure is highlighted in gray.

(a)

Test of hypothesis on detection probability				
Initial model : $\phi(g^*t) p(t^*m^*g)$				
Hypothesis	Models	AICc	k	Dev
Additive trap dependence effect for each species	$p(t^*m^*g)$	9620.796	144	4516.673
	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
Constant trap dependence effect for each species	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(m^*g)$	10654.312	57	5732.083
Trap dependence effect	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(t^*g)$	9665.642	99	4656.477
Species effect	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(t+m)$	10199.197	60	5270.811
Additive trap dependence effect and species	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(t+m+g)$	10106.415	64	5169.807
Additive trap dependence effect and species only for the two petrels	$p(t+m^*g)$	9593.093	96	4590.191
	$p(SF-SP(t+m), EP(t+m))$	9738.591	79	4771.024

(b)

Test of hypothesis on adult survival probability				
Initial model : $\phi(g^*t) p(t+m^*g)$				
Hypothesis	Models	AICc	k	Dev
Time effect	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(g^*.)$	9632.159	56	4711.98
Species effect	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(t)$	9805.438	70	4856.471
Additive time effect and species	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(g+t)$	9614.911	72	4661.817
Additive time effect and species only for the two petrels	$\phi(g^*t)$	9593.093	96	4590.191
	$\phi(SFt+SPt, EP)$	9592.633	87	4608.471
Same temporal variation for the two petrels	$\phi(SFt+PNt, ME)$	9592.633	87	4608.471
	$\phi(SFt=SPt, EP)$	9592.71	86	4610.626
Additive time effect and species only before 1980 for all species	$\phi(SFt=SPt, EP)$	9592.71	86	4610.626
	$\phi(SFt=SPt (+ EPt \text{ avant } 80) (EPt \text{ après } 80))$	9620.412	79	4652.845
Additive time effect and species only after 1980 for all species	$\phi(SFt=SPt, EP)$	9592.71	86	4610.626
	$\phi(SFt=SPt (EPt \text{ avant } 1980) (+EPt \text{ après } 1980))$	9586.576	78	4621.08

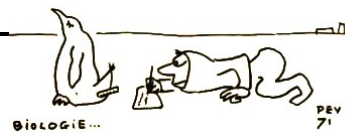


Figure II.1 : Variations des probabilités de détection du fulmar antarctique (ronds bleus, ligne pointillée bleu), du pétrel des neiges (losanges verts, ligne verte) et du manchot empereur (carrés rouges, et ligne hachurée rouge) entre 1973 et 1988. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95% des estimateurs du meilleur modèle ϕ (FUt=PNt (MEt avant 1980) (+MEt après 1980) $p(t+m*g)$).

*Annual variations in capture probabilities of southern fulmar (blue dot, and dotted blue line), of snow petrels (green diamonds and green line) and of emperor penguins (red square and dashed red line) between 1973 and 1988. The error bar represent the 95% level confidence intervals of the estimate from the best model ϕ (SFt=SPt (EPt avant 1980) (+EPt après 1980)) $p(t+m*g)$.*

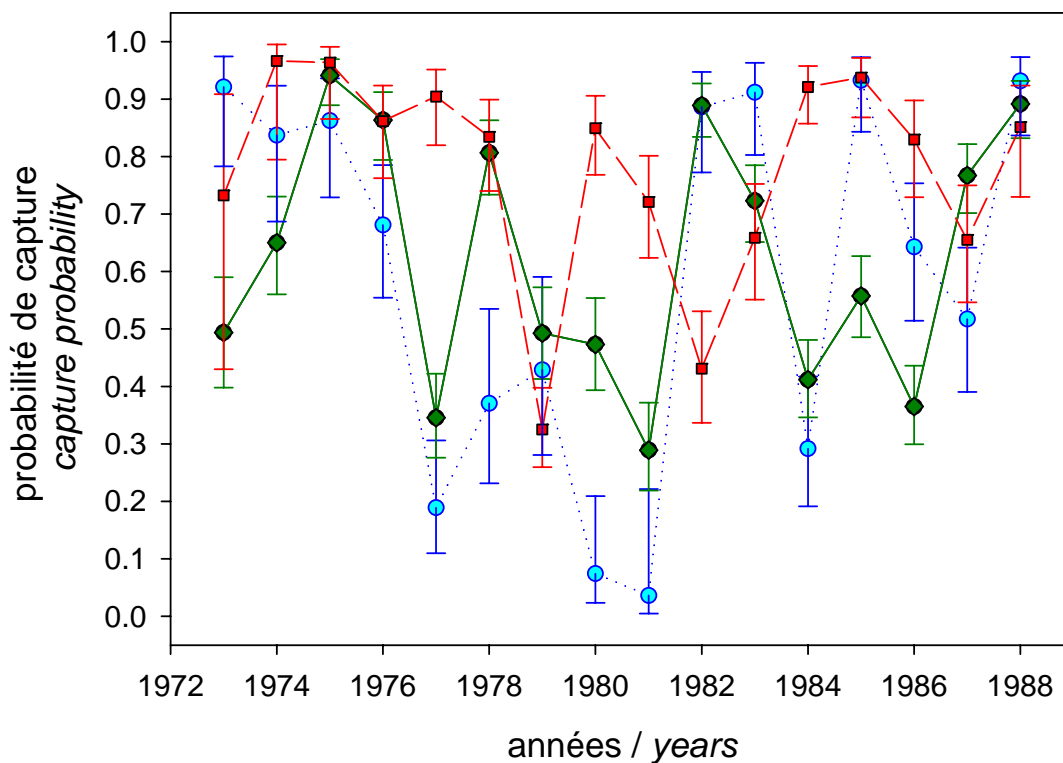
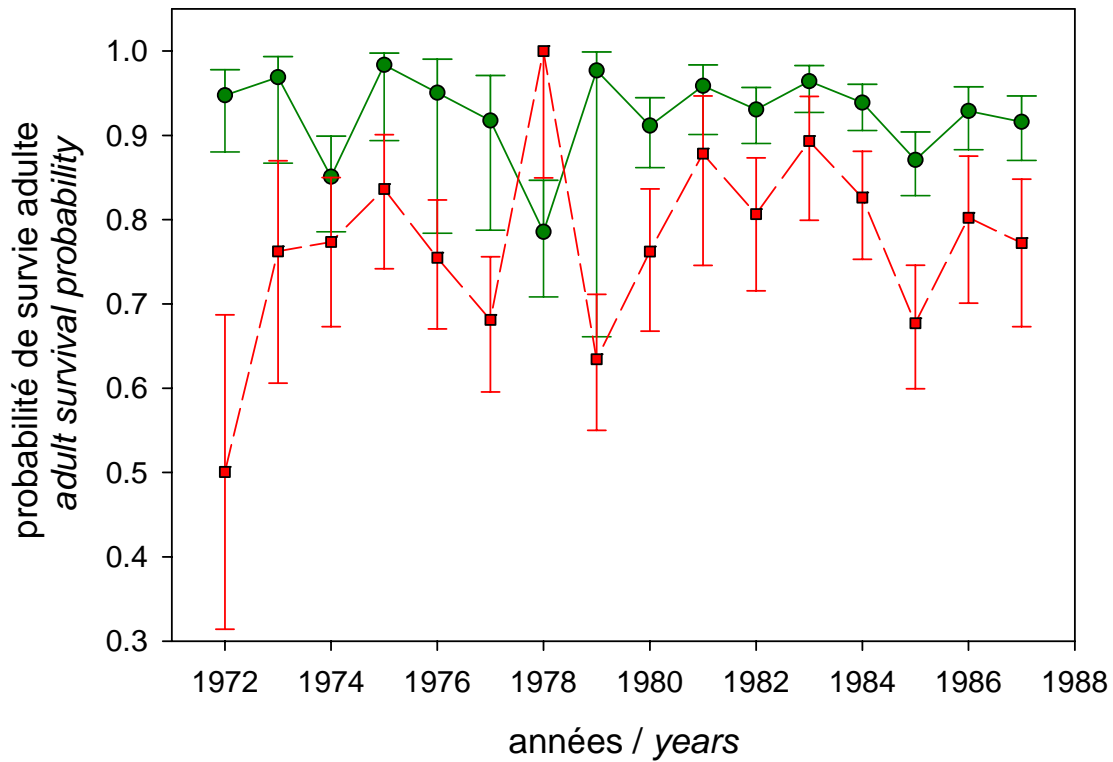




Figure II.2 : Variations des survies adultes du fulmar antarctique et du pétrel des neiges (ronds verts, ligne verte) et du manchot empereur (carrées rouge, et ligne hachurée rouge) entre 1972 et 1987. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95% des estimateurs du meilleur modèle ϕ (FUt=PNt (MEt avant 1980) (+MEt après 1980) $p(t+m*g)$).

*Annual variations in adult survival probabilities of southern fulmar and snow petrels (green dots and green line) and of emperor penguins (red square and dashed red line) between 1972 and 1987. The error bars represent the 95% level confidence intervals of the estimate from the best ϕ (SFt=SPt (EPt avant 1980) (+EPt après 1980)) $p(t+m*g)$.*



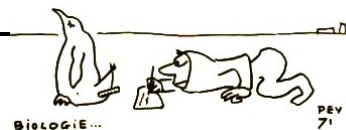


B. Fécondité

L'estimation des paramètres liés au recrutement et au succès de la reproduction, ainsi que leurs relations avec les variables climatiques sont présentés en première partie. Les relations entre le succès reproducteur des trois espèces avec les variables environnementales à l'aide des analyses d'ondelettes et de phase sont ensuite précisées.

1) Paramètres démographiques liés à la fécondité

Les résultats abordés dans les différents manuscrits sont résumés dans le **Tableau II.4**. La période appelée « été » pour les analyses du fulmar antarctique reflète en fait les deux saisons du printemps et de l'été (voir détails des méthodes dans Jenouvrier *et al.* 2003, **Annexe 4**).


Tableau II.4 : Bilan de l'estimation des paramètres liés à la fécondité et de leurs relations avec les variables climatiques.

espèces	Fulmar antarctique	Pétrel des neiges	Manchot empereur
Annexe	4	6	6
Age de 1 ^{er} retour (année)	Mode : 7 ans Moyenne : 8±3	Mode : 9 ans Moyenne : 10±1	Mode : 4 ans Moyenne : 5±1
Age de 1 ^{ère} reproduction (année)	Mode : 7 ans Moyenne : 11±4	Mode : 9 ans Moyenne : 12±1	Mode : 5 ans Moyenne : 6±2
Immigration*	3±3%	6±3%	
Survie la 1 ^{ère} année en mer ♣	45±21%	33±28%	43±29% T_{automne} + p<0.01 T_{hiver} + p<0.05
Proportion de reproducteurs ♦	Figure 1c 57±22% CV=0.39 SIC_{été} + p<0.05	Figure 1c 48±15% CV=0.31 SIC_{automne} et T_{printemps} + p<0.05	Figure 1c 79±10% CV=0.13 SIE_{automne} + p<0.05 T_{automne} - p<0.05
Succès reproducteur ♠	Figure 1b 70±14 %	Figure 1 50±19 % T_{printemps} + p<0.05	Figure 1 56±23 % SOI + p<0.05

* nombre d'individus reproducteurs non bagués à la colonie calculé à partir de l'année où 90% des poussins bagués à la colonie se sont reproduit au moins une fois.

♣ calculée à partir de la survie entre l'envol et le recrutement en supposant que les immatures survivent avec la même probabilité que les adultes. La survie la 1^{ère} année en mer est calculée jusqu'à l'année où 90% des poussins bagués à la colonie sont susceptibles de s'être reproduit au moins une fois.

♦ nombre d'individus reproducteurs à la colonie par rapport au nombre d'individus vivants (déterminé à partir du fichier de capture-recapture)

♠ nombre de poussins à l'envol produit par couple ayant pondu au moins un œuf.



Tableau II.4 : Synthesis of the estimation of the demographic parameters related to the fecundity, and their relationships with climatic variables.

Species	Antarctic fulmar	Snow petrel	Emperor penguin
Annexe	4	6	6
Age of 1 st return (years)	Mode : 7 years Mean : 8±3	Mode : 9 years Mean : 10±1	Mode : 4 years Mean : 5±1
Age of 1 st breeding (years)	Mode : 7 years Mean : 11±4	Mode : 9 years Mean : 12±1	Mode : 5 years Mean : 6±2
Immigration*	3±3%	6±3%	
Survival during the first year at sea ♣	26±15%	33±28%	43±29% T_{autumn} + p<0.01 T_{winter} + p<0.05
Proportion of breeders ♦	Figure 1c 57±22% CV=0.39 SIC_{summer}* + p<0.05	Figure 1c 48±15% CV=0.31 SIC_{autumn} and T_{spring} + p<0.05	Figure 1c 79±10% CV=0.13 SIE_{autumn} + p<0.05 T_{autumn} - p<0.05
Breeding success ♣	Figure 1b 70±14 %	Figure 1 50±19 % T_{spring} + p<0.05	Figure 1 56±23 % SOI + p<0.05

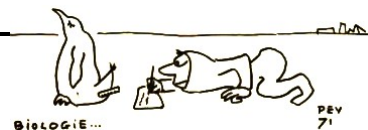
* The number of immigrants was estimated as those adults found breeding for the first time and not banded as chicks in the colony. It was measured from the year when 90% of chicks have started to breed.

♣ We estimated survival during the first year at sea from the juvenile survival from fledging to recruitment, and was measured until the year when 90% of chicks have started to breed, assuming that the survival of immature birds after the first year at sea was similar to that of adults.

♦ The proportion of birds attempting to breed was calculated as the number of individuals breeding in the colony during a particular year over the number of breeders known to be alive that season from the capture-mark-recapture studies.

♣ We estimated breeding success for each species as the proportion of breeding pairs (which laid at least one egg) that fledged a chick.

* In southern fulmar analysis we called "summer" the period that referred in reality to the both season of spring and summer.



2) Relations entre le succès reproducteur et les variables climatiques

(a) *Fulmar antarctique*

Le succès reproducteur est relié aux températures de l'air pendant l'hiver (covariance et cohérence significatives) entre 1982 et 1992 pour une périodicité autour de 5 ans (**Figure II.3 a et b**). Les deux séries sont significativement en opposition de phase pendant cet intervalle (entropie observée : $Q=0.70$, test de la synchronie des séries basé sur la distribution bootstrap de l'entropie : $p<0.001$, **Figure II.3 c**). Toutefois la variabilité du succès reproducteur pour des périodicités autour de 5 ans est relativement faible et non significative (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7, Figure 2**). Par contre, celle-ci présente une périodicité autour de 6 ans avant les années 1980 (significative à 10%), et le succès reproducteur est fortement corrélé positivement aux températures pour des périodicités entre 6 et 8 ans avant 1980 ($Q=0.71$, $p=0.006$, **Figure II.4**).

Le succès reproducteur du fulmar antarctique covarie fortement et présente une forte cohérence avec les températures de l'air pendant l'été pour des périodes autour de 2-3 ans entre 1972 et 1982 (**Figure II.5 a et b**). Pendant cet intervalle, la différence de phase est relativement constante (**Figure II.5 c**), la phase de la série du succès reproducteur étant significativement décalée d'environ 7 mois par rapport à celle des températures ($Q=0.78$, $p<0.001$). A l'échelle d'un pas de temps annuel les deux séries sont quasiment en opposition de phase (**Figure II.5 d**), et donc associées négativement.

Le succès reproducteur du fulmar et l'étendue de la glace pendant l'hiver présentent de fortes périodicités autour de 3 ans (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7, Figure 2 et 3**). Cependant le succès reproducteur et les étendues de glace pendant l'hiver ne présentent pas d'intervalle commun où cette variabilité autour de 3 ans s'exprime (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7, Figure 2 et 3**). C'est pourquoi les relations entre ces deux variables ne sont pas présentées. Par contre, le succès reproducteur covarie avec l'étendue de glace pendant l'été dans ces périodicités, avant 1980 et à la fin des années 1990 (**Figure II.6 a**). Cependant la cohérence entre les deux séries n'est pas très marquée (**Figure II.6 b**). Toutefois les séries sont significativement en phase avant 1980 (**Figure II.6 c et d**, $Q=0.88$, $p<0.001$) et quasiment en opposition de phase après 1993 (**Figure II.6 c et d**, $Q=0.69$, $p<0.001$).

Le succès reproducteur et le SOI présentent une forte covariance et cohérence avant 1970 pour des périodes entre 3 et 4 ans et à la fin des années 1990 pour des périodes entre 2 et 4 ans



(**Figure II.7 a et b**). Entre 1973 et 1990, les séries exposent une moindre covariance et cohérence pour des périodes autour de 4-5 ans. En effet, comme avec les températures de l'air pendant l'hiver (qui sont reliées au SOI dans ces périodicités, pendant cet intervalle, voir **Figure I.19**), malgré la faible variabilité du succès reproducteur autour de 5 ans, le succès reproducteur est toutefois lié au SOI. Les phases des deux séries définies pour des périodicités autour de 2-3 ans, sont quasiment en opposition (**Figure II.7 c et d**, avant 1972 : $Q=0.74$, $p<0.001$, de 1994 à 1999 : $Q=0.85$, $p<0.001$).

Résumé

Le succès reproducteur du fulmar antarctique présente une forte variabilité de périodicité d'environ 3 ans qui s'exprime avant 1980, et au début des années 1990 (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**; *Figure 2*). Avant 1980, ces fluctuations sont reliées négativement aux températures de l'air et positivement à l'étendue de glace en été. De plus, elles sont corrélées négativement au SOI avant 1972 et pendant les années 1990. Le succès reproducteur du fulmar antarctique présente aussi une variabilité dans une bande de périodicité autour de 6 ans avant 1980, qui est liée positivement aux températures de l'air en hiver.



Figure II.3 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et les températures de l'air en hiver entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar breeding success and winter air temperature between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4.5 and 5.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1982 and 1992 the two series evolve significantly in anti-phase synchrony ($Q=0.70$, $p<0.001$).

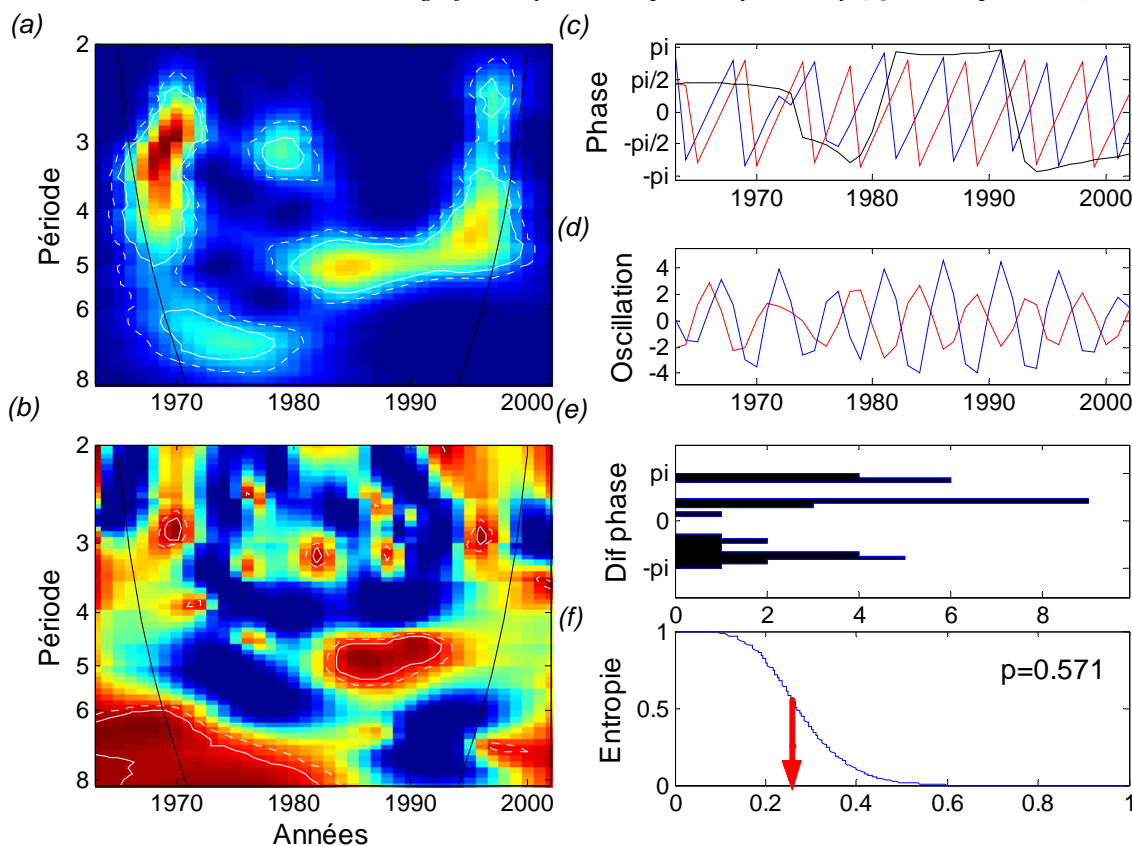




Figure II.4 (a) Les phases entre le succès reproducteur du fulmar antarctique (ligne rouge) et les températures de l'air en hiver (ligne bleue) sont définies dans une bande de périodes entre 6 et 8 ans. (b) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (c) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (d) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) The phase of the southern fulmar breeding success (red line) and winter air temperature (blue line) computed for a periodicity band between 6 and 8 year. (b) Filtered time series (c) Distribution of the phase difference between the two time series. (d) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1980 the two series evolve significantly in synchrony ($Q=0.71$, $p=0.006$).

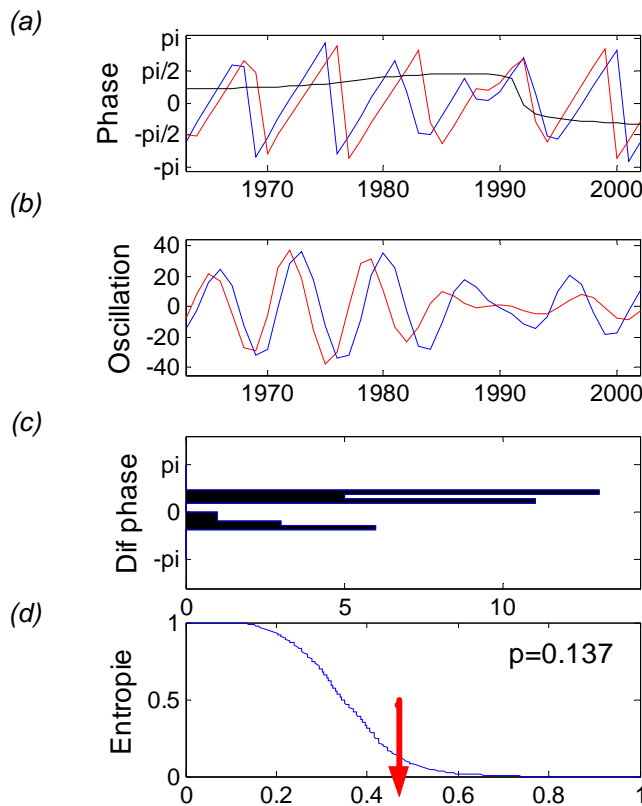




Figure II.5 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et les températures de l'air en été entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2.5 et 3 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar breeding success and summer air temperature between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2.5 and 3 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1972 and 1982 the two series evolve significantly with a phase difference around 7 months ($Q=0.78$, $p<0.001$).

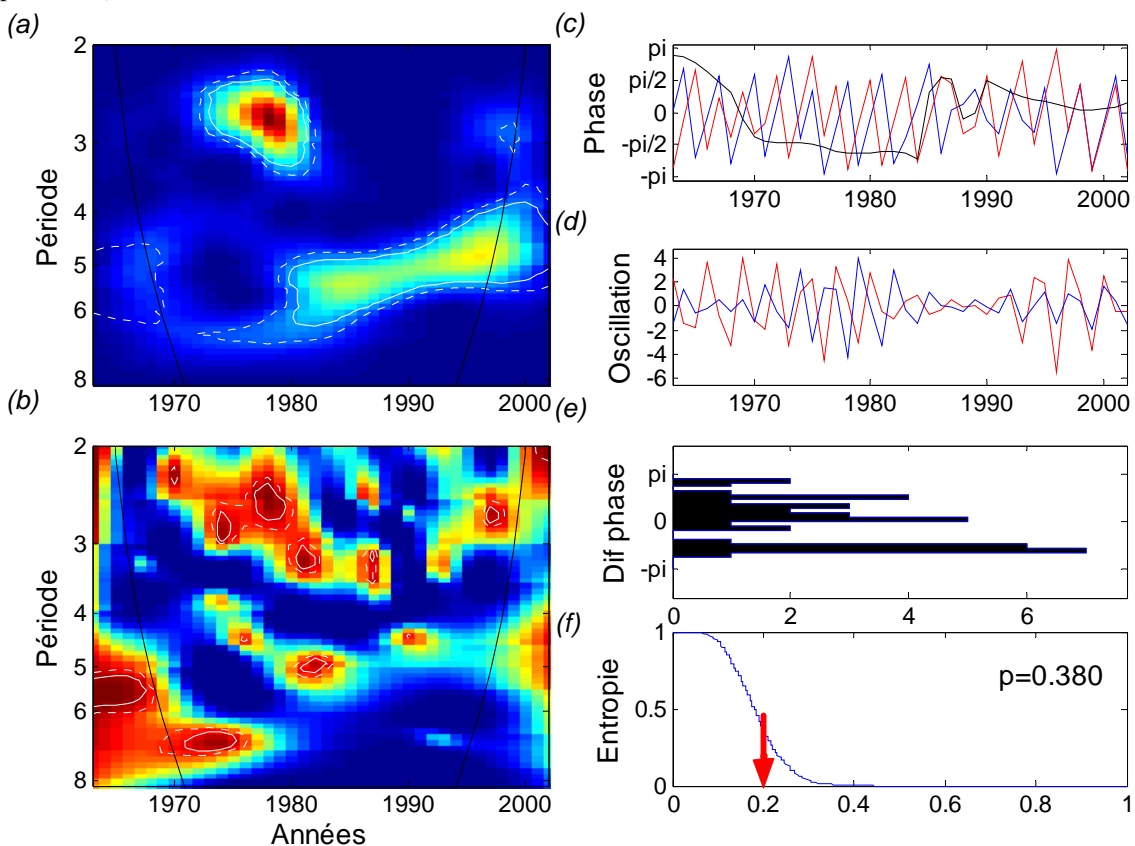




Figure II.6 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et l'étendue de la glace en été entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2.5 et 3.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar breeding success and sea ice extent during summer between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2.5 and 3.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1980 the two series evolve significantly in synchrony ($Q=0.88$, $p<0.001$) and almost in anti-phase synchrony after 1993 ($Q=0.69$, $p<0.001$).

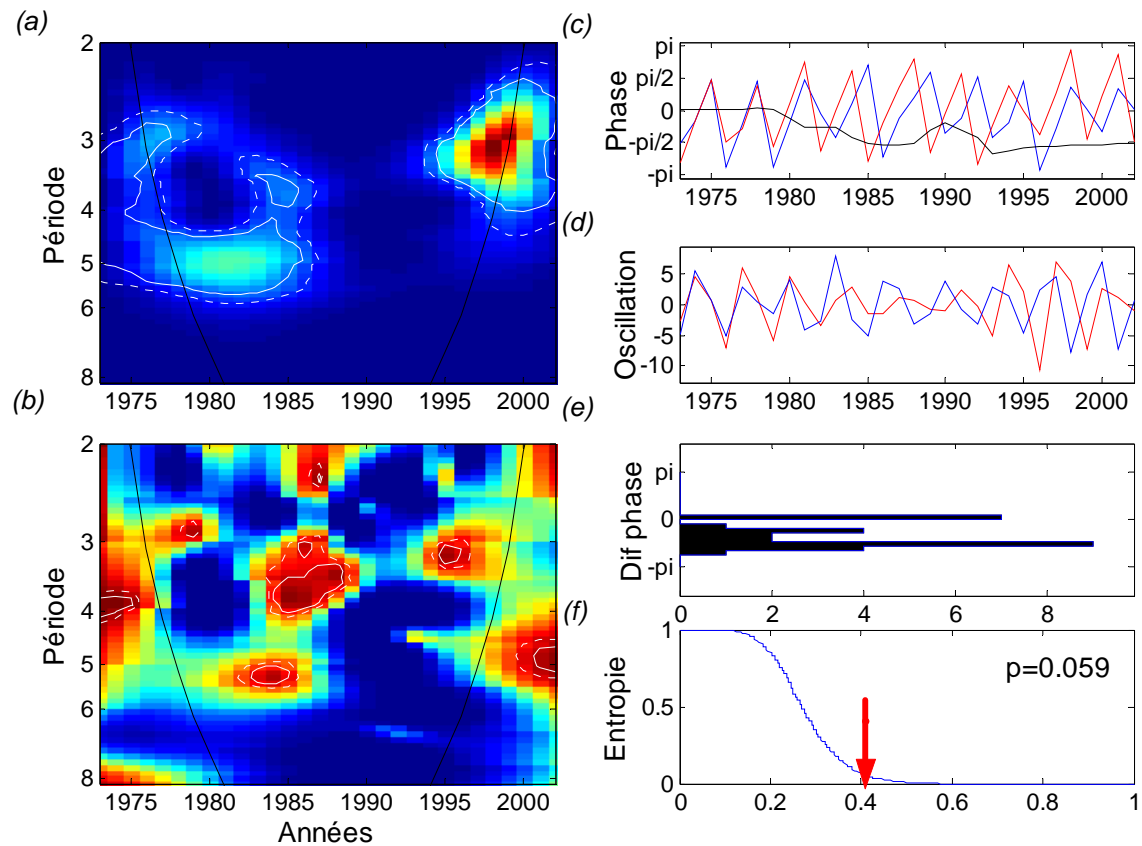
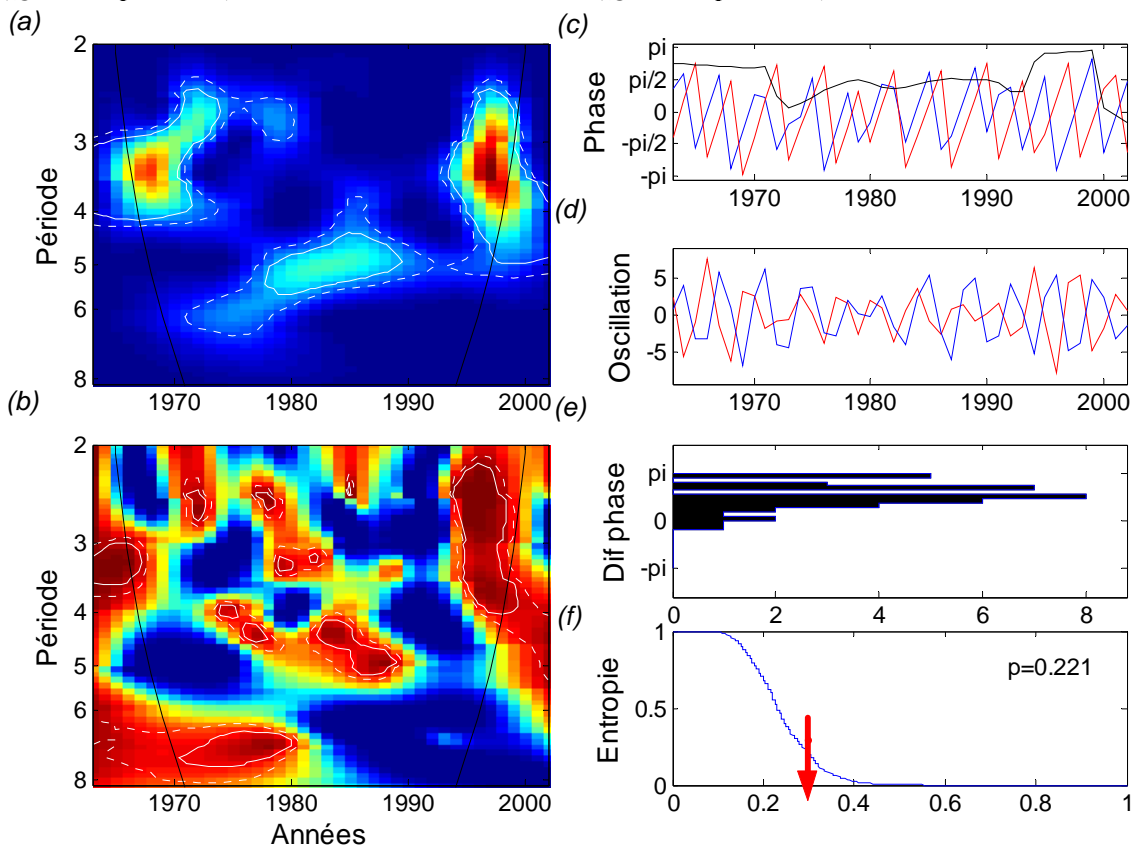




Figure II.7 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du fulmar antarctique et le SOI entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3 et 4 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) *Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar breeding success and SOI between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3 and 4 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. The two series evolve significantly in synchrony before 1972 ($Q=0.74$, $p<0.001$), and between 1994 and 1999 ($Q=0.85$, $p<0.001$).*





(b) *Pétrel des neiges*

Le succès reproducteur du pétrel des neiges et les températures de l'air pendant l'hiver présentent une covariance et une cohérence importante de la fin des années 1970 à la fin des années 1990 pour des périodicités variant de 2 à 5 ans (**Figure II.8 a et b**). Cependant, la relation entre les deux variables est plus marquée pour une périodicité autour de 7 ans (**Figure II.8 a et b**), où les deux séries sont en phase (**Figure II.8 c, d, e, et f**). Cependant la variabilité n'est pas significativement périodique autour de 7 ans pour ces deux séries (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 7, Figure 2 et Chapitre 1, Figure I.26**).

Les fluctuations du succès reproducteur et des températures de l'air en été covarient fortement autour de 1980 pour des périodes de 2-3 ans, et dans une moindre mesure à partir des années 1980 pour des périodes autour de 5-6 ans (**Figure II.9 a**). La cohérence est particulièrement marquée pour les périodicités autour de 5-6 ans (**Figure II.9 b**), et les séries sont en phase dans les années 1980, puis elles sont légèrement décalées dans les années 1990 (**Figure II.9 c**).

Les variations du succès reproducteur et de l'étendue de la glace en hiver covarient fortement après 1980 pour des périodicités autour de 2-3 ans, mais la cohérence est faible dans cet intervalle (**Figure II.10 a et b**). A l'inverse, au début des années 1980 et 1990 la cohérence entre les deux séries est marquée pour des périodes autour de 4-5 ans mais pas la covariance. Avant la fin des années 1980, les phases du succès reproducteur sont décalées d'environ 1 an par rapport aux étendues de glace ($Q=0.67$, $p=0.004$), puis les phases se synchronisent ($Q=0.78$, $p=0.001$, **Figure II.10 c**).

Le succès reproducteur et l'étendue de la glace en été présentent une covariance significative après 1980, qui évolue d'une périodicité autour de 4-5 ans au début des années 1980, à une périodicité de 2-3 ans à la fin des années 1990 (**Figure II.11 a**). La cohérence entre les deux séries dévoile un changement brusque après 1985 d'une périodicité marquée autour de 4-5 ans de 1980 à 1985, à une périodicité autour de 3 ans au début des années 1990 (**Figure II.11 b**). Les phases du succès reproducteur sont décalées d'environ un an par rapport aux étendues de glace avant 1990 ($Q=0.64$, $p=0.006$), puis les phases se synchronisent ($Q=0.71$, $p=0.001$, **Figure II.11 c**).

Les variations du succès reproducteur et du SOI sont très corrélées (forte cohérence et covariance) autour de 1980 pour des périodicités de 2-3 ans, de la fin des années 1980 à la fin des années 1990 pour des périodicités de 3-4 ans à 2-3 ans, et après 1980 autour d'une périodicité de 5



ans (**Figure II.12 a et b**). Pour une bande de périodicité entre 4 et 5 ans, les deux séries sont très synchrones dès le milieu des années 1970 (**Figure II.12 c**).

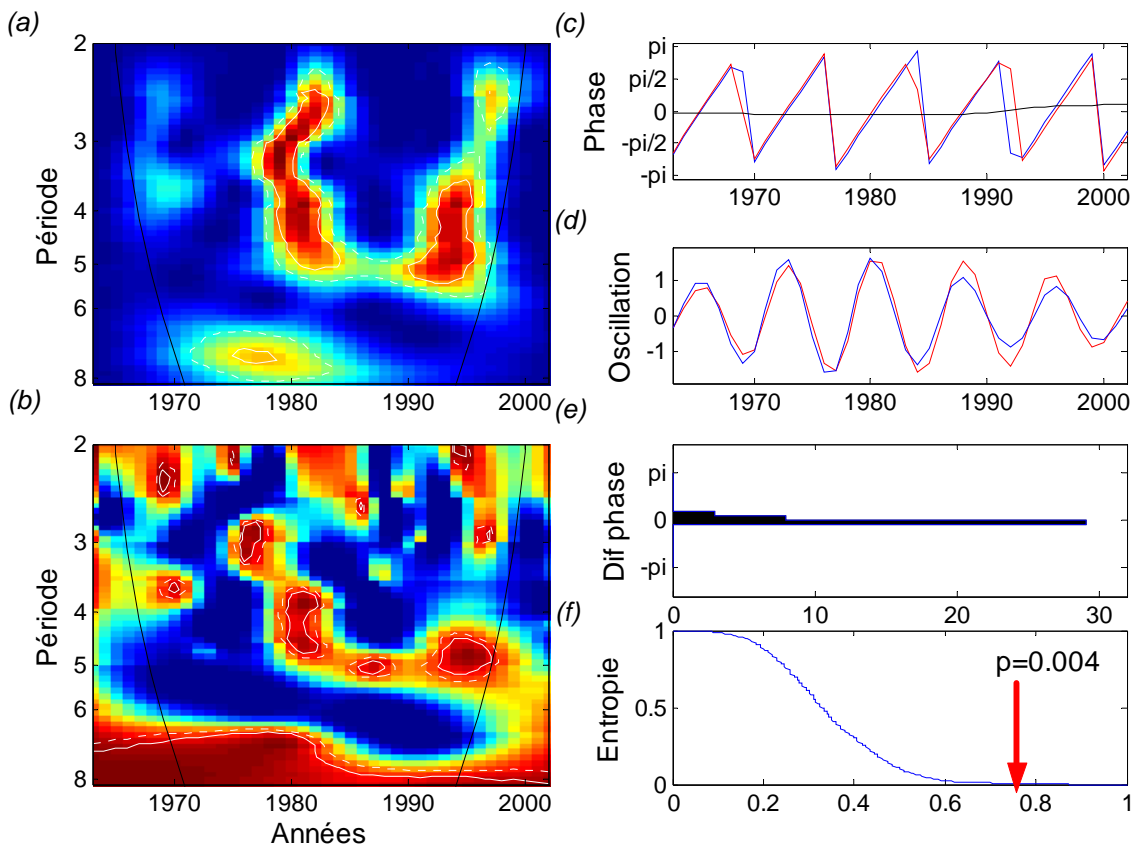
Résumé

Les variations du succès reproducteur du pétrel des neiges autour de périodicités de 3 ans sont marquées uniquement après 1980, notamment au début des années 1980 et 1990 (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**; *Figure 2*). Celles-ci sont associées positivement avec l'étendue de glace en été et en hiver pendant les années 1990. Au début des années 1980, les fluctuations du succès reproducteur du pétrel des neiges sont décalées d'un an par rapport aux variations d'étendue de glace en hiver. Le succès reproducteur du pétrel des neiges présente aussi de faibles variations autour d'une périodicité de 7 ans, qui sont fortement liées aux températures de l'air pendant l'hiver.



Figure II.8 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et les températures de l'air en hiver entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 7 et 8 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel breeding success and air temperature during winter between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 7 and 8 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.



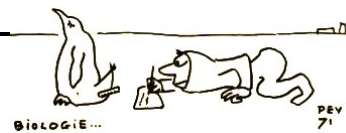


Figure II.9 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et les températures de l'air en été entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4.5 et 6 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel breeding success and air temperature during summer between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4.5 and 6 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.

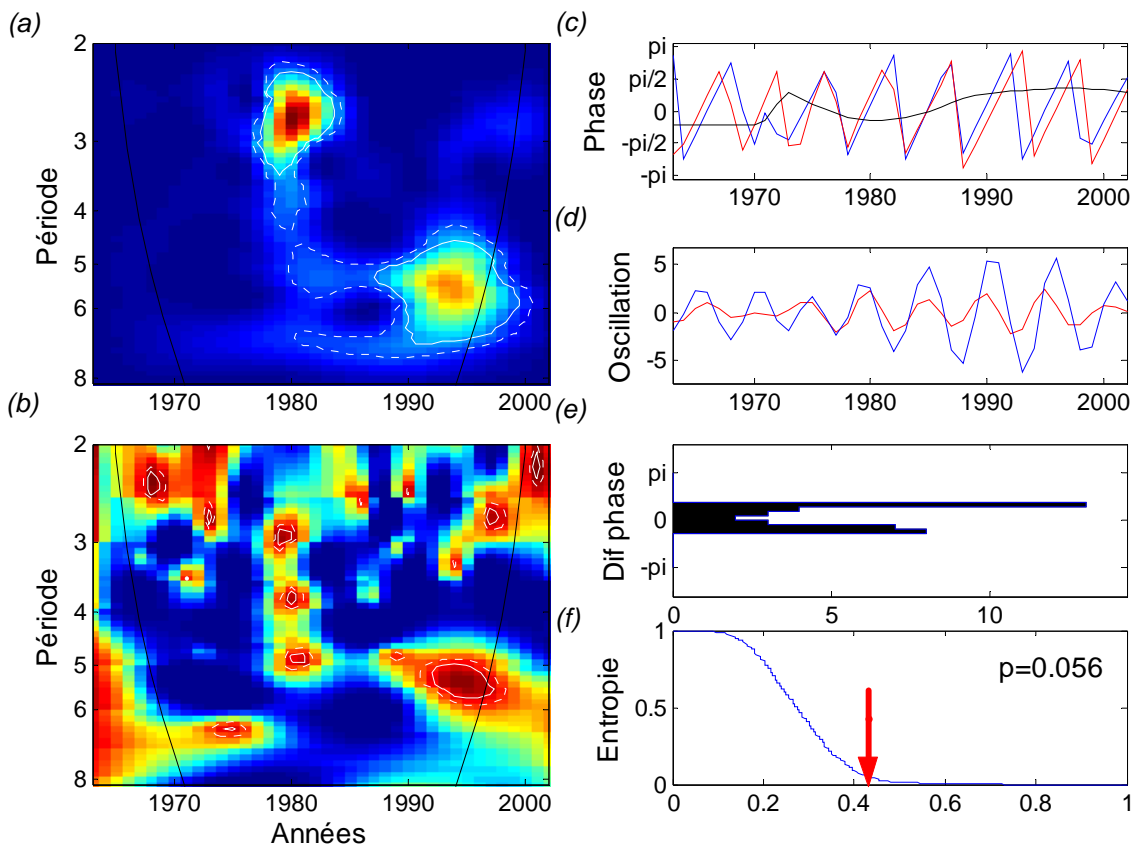




Figure II.10 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et l'étendue de la glace en hiver entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2 et 3 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel breeding success and sea ice extent during winter between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2 and 3 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1987 the two series evolve significantly in synchrony with a delay of about one year ($Q=0.67$, $p=0.004$) and after 1988 in synchrony ($Q=0.78$, $p=0.001$).

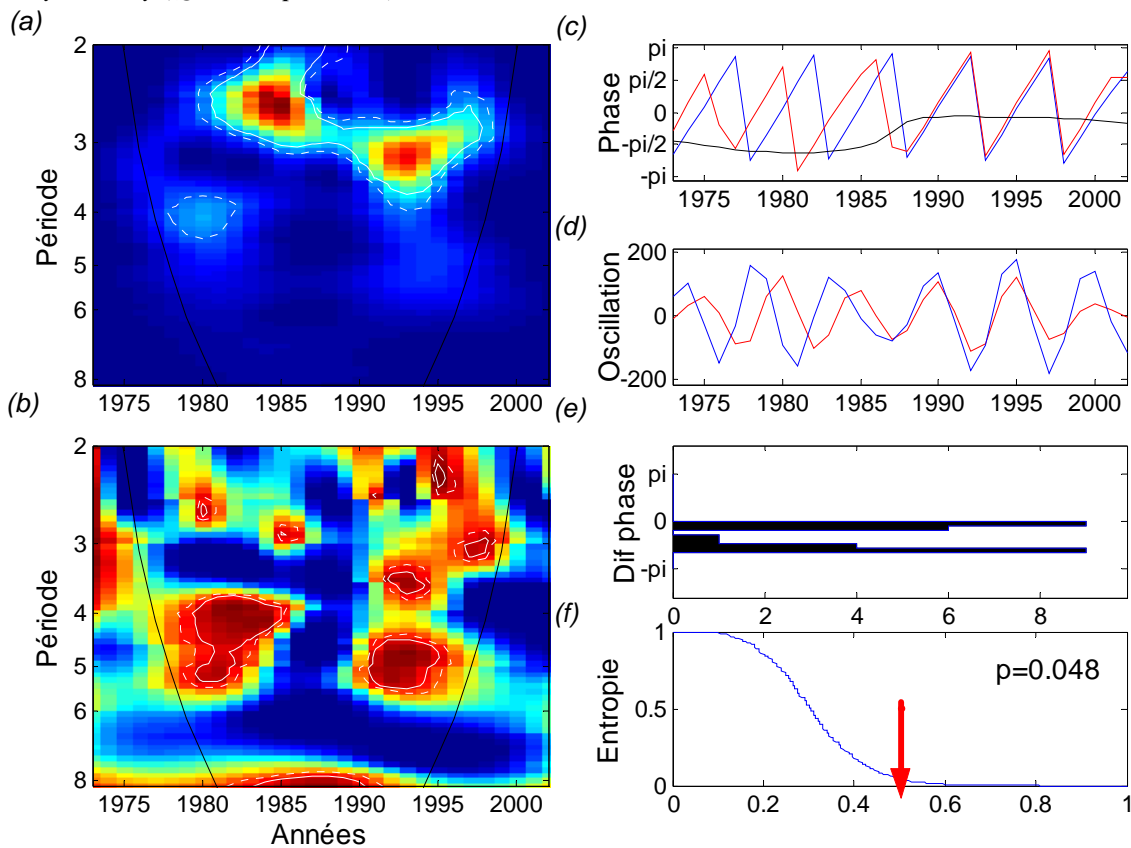




Figure II.11 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et l'étendue de la glace en été entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4 et 5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel breeding success and sea ice extent during summer between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4 and 5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1990 the two series evolve significantly in synchrony with a delay of about one year ($Q=0.64$, $p=0.006$) and after 1990 in synchrony ($Q=0.71$, $p=0.001$).

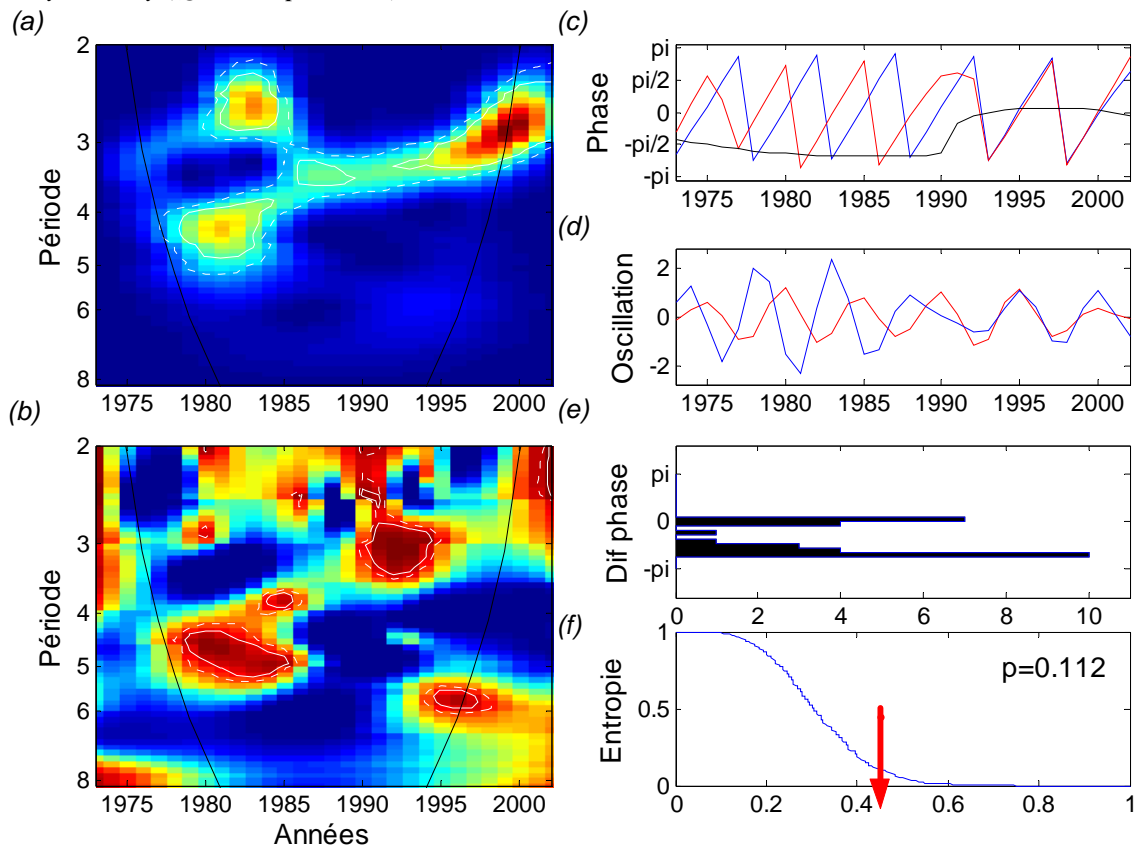
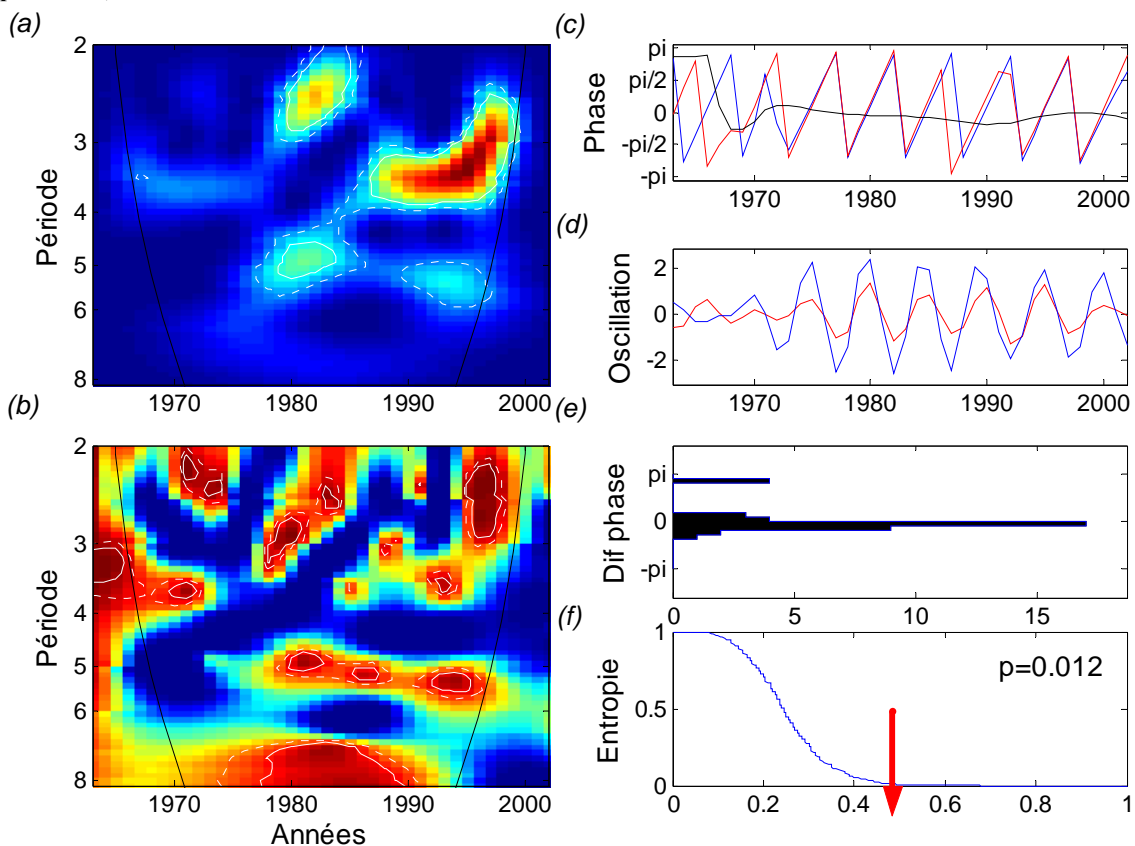




Figure II.12 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et le SOI entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4 et 5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel breeding success and SOI between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4 and 5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1990 the two series evolve significantly in synchrony with a delay of about one year ($Q=0.64$, $p=0.006$) and after 1990 in synchrony ($Q=0.71$, $p=0.001$).





(c) *Manchot empereur*

Le succès reproducteur du manchot empereur est fortement corrélé (fortes covariances et cohérence) avec les températures de l'air en été pour des périodicités autour de 5-6 ans après 1980 (**Figure II.13 a et b**). Pendant cet intervalle, les phases du succès reproducteur sont décalées d'environ un an par rapport à celles des températures (**Figure II.13 c**).

Les fluctuations du succès reproducteur et des températures de l'air en hiver covarient et sont corrélées pour des périodes autour de 4-5 ans au début des années 1970 et 1990 (**Figure II.14 a et b**). De 1965 à 1975 et de 1988 à 1998, les deux séries sont en opposition de phase ($Q=0.75$, $p<0.001$ et $Q=0.90$, $p<0.001$ respectivement, **Figure II.14 c**).

Le succès reproducteur du manchot empereur est très fortement corrélé à l'étendue de glace en été (fortes covariances et cohérence) à partir du début des années 1980 pour des périodicités autour de 6 ans (**Figure II.15 a et b**). Les deux séries sont en opposition de phase pendant cet intervalle ($Q=0.61$, $p=0.047$, **Figure II.15 c**).

Le succès reproducteur est relié à l'étendue de la glace en hiver à partir de la fin des années 1980 pour des périodicités autour de 5 ans (**Figure II.16 a et b**). Les deux séries sont en opposition de phase entre 1988 et 1999 ($Q=0.56$, $p=0.043$, **Figure II.16 c**). Il existe aussi une forte covariance et cohérence entre les deux séries à la fin des années 1980 pour des périodes de 2-3 ans, et une forte cohérence malgré une faible covariance au début des années 1980 pour des périodicités autour de 7 ans (**Figure II.16 a et b**).

Le succès reproducteur et le SOI présentent de fortes covariances et cohérence avant 1980 et après 1990 pour des périodicités autour de 5-6 ans (**Figure II.17 a et b**), les séries étant en phase avant 1980 ($Q=0.65$, $p=0.003$) et en opposition de phase après 1990 ($Q=0.65$, $p=0.002$, **Figure II.17 c**). Une relation (covariance et cohérence significatives) au début des années 1970 pour des périodicités autour de 2 ans et 4 ans est aussi observée (**Figure II.17 a et b**).



Résumé

Les fluctuations du succès reproducteur du manchot empereur sont dominées par des périodicités autour de 2-3 et de 6 ans (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**; *Figure 2*). Le succès reproducteur présente notamment une forte variabilité autour de périodicités de 2-3 ans pendant les années 1990. Avant 1980, les périodicités du succès reproducteur sont particulièrement marquées autour de 4-5 ans au début des années 1970. Elles sont corrélées négativement aux températures de l'air en hiver et positivement au SOI. Après 1980, les variations du succès reproducteur pour des périodicités autour de 6 ans sont reliées aux températures de l'air en été avec un décalage d'un an, et négativement aux étendues de glace pendant l'été. Ces fluctuations, sont plus importantes dans les années 1990, où de fortes relations négatives avec l'étendue de glace en hiver et le SOI apparaissent.



Figure II.13 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du manchot empereur et les températures de l'air en été entre 1962 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 5.5 et 6.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin breeding success and summer air temperature between 1962 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 5.5 and 6.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.

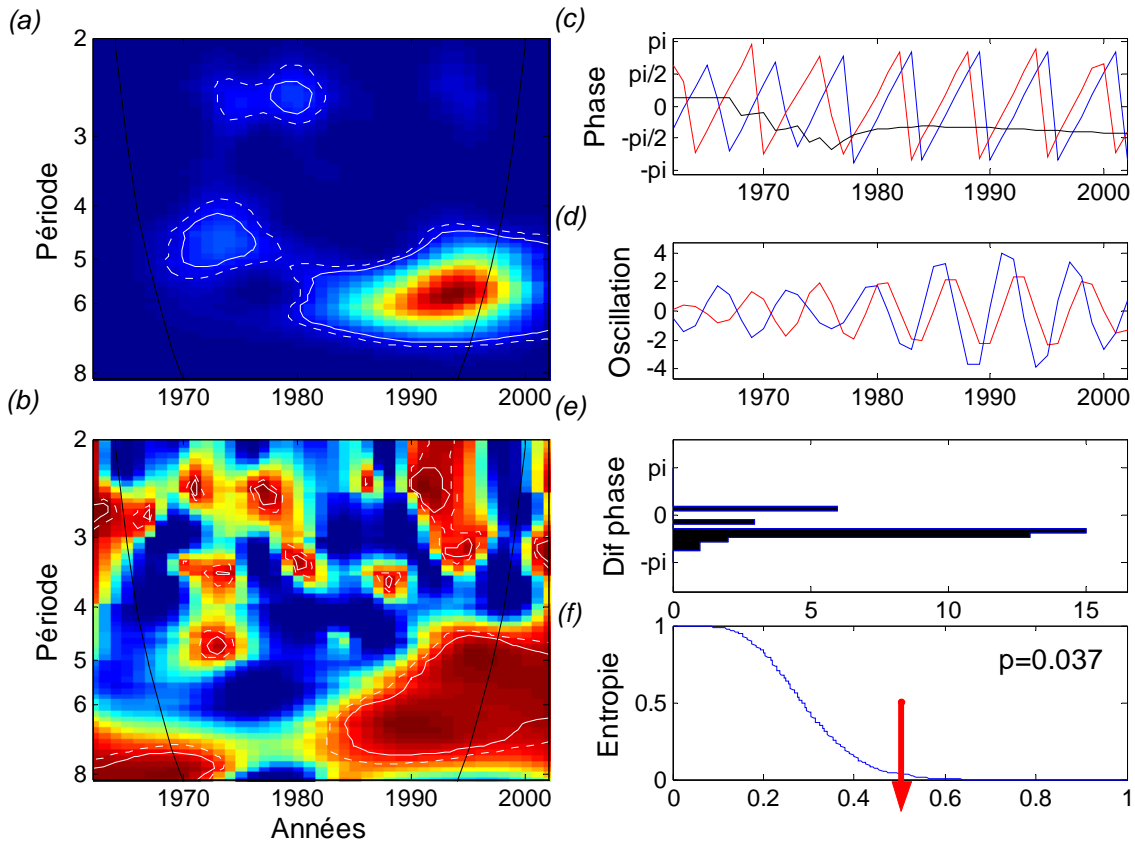




Figure II.14 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du manchot empereur et les températures de l'air en hiver entre 1962 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3.5 et 5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin breeding success and winter air temperature between 1962 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3.5 and 5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1965 and 1975, and between 1988 and 1998 the two series evolve significantly in anti-phase synchrony ($Q=0.75$, $p<0.001$ and $Q=0.90$, $p<0.001$).

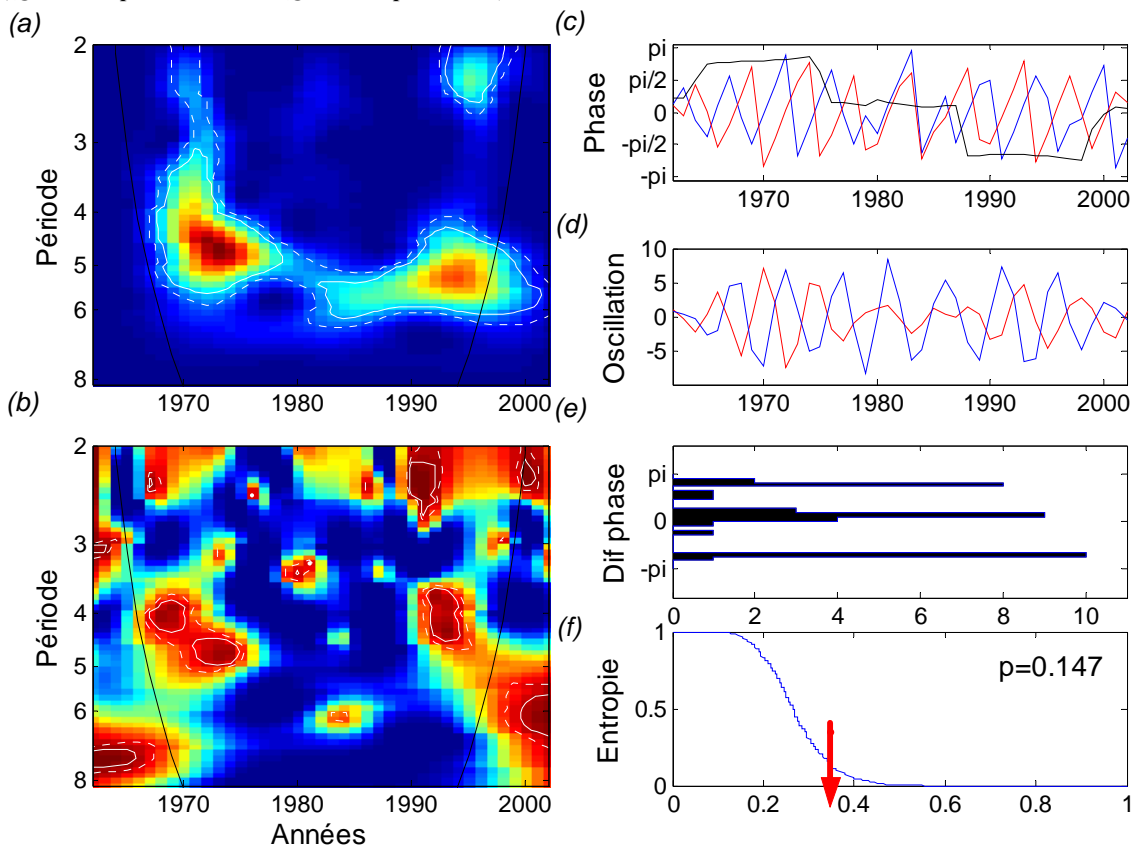




Figure II.15 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du manchot empereur et l'étendue de la glace en été entre 1974 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 5.5 et 6.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin breeding success and winter sea ice extent between 1974 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 5.5 and 6.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus after 1982 the two series evolve significantly in anti-phase synchrony ($Q=0.61$, $p=0.047$).

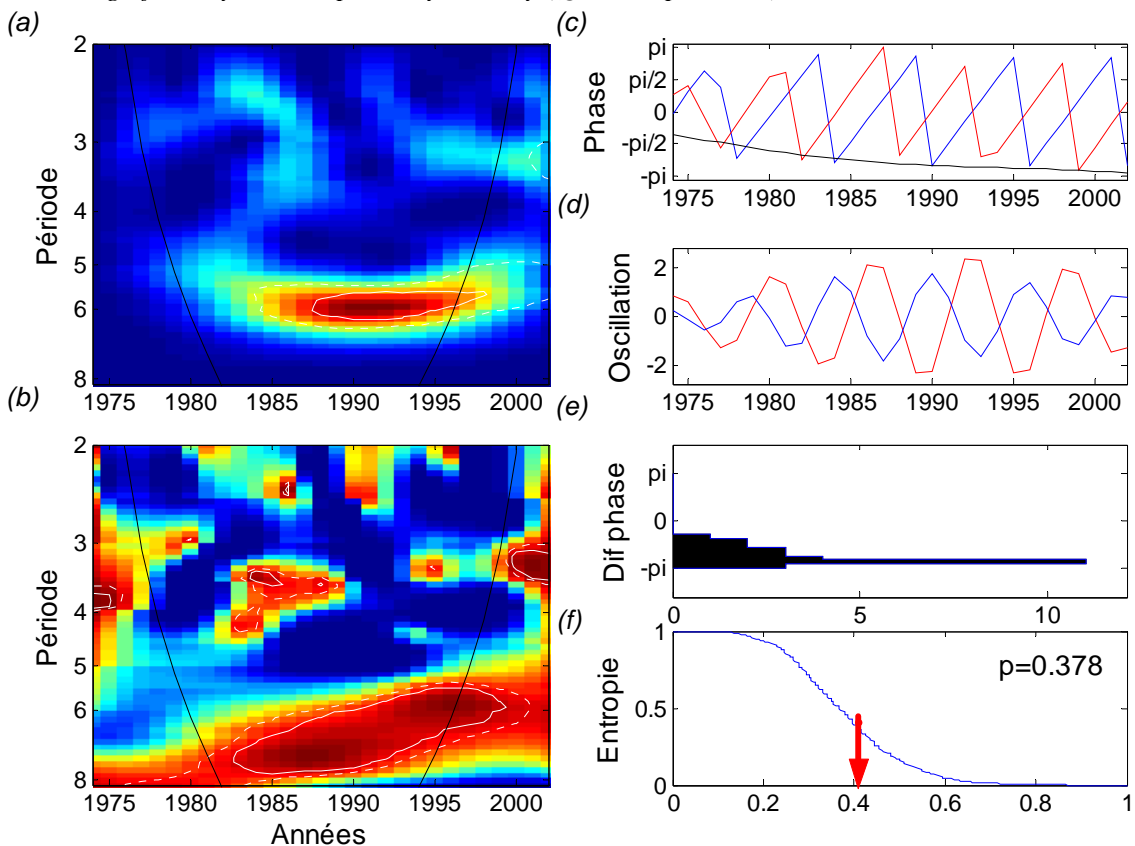




Figure II.16 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du manchot empereur et l'étendue de la glace en hiver entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4.5 et 6 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin breeding success and summer sea ice extent between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4.5 and 6 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1988 and 1999 the two series evolve significantly in anti-phase synchrony ($Q=0.56$, $p=0.043$).

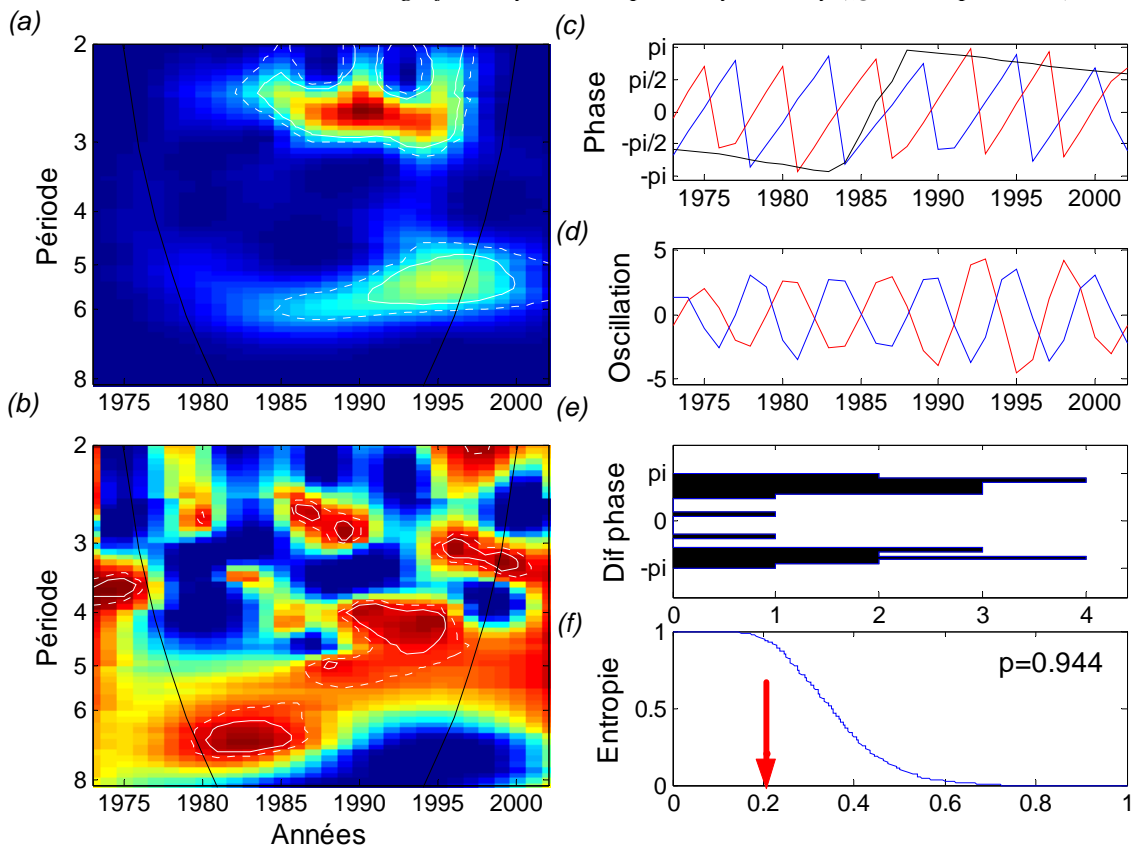
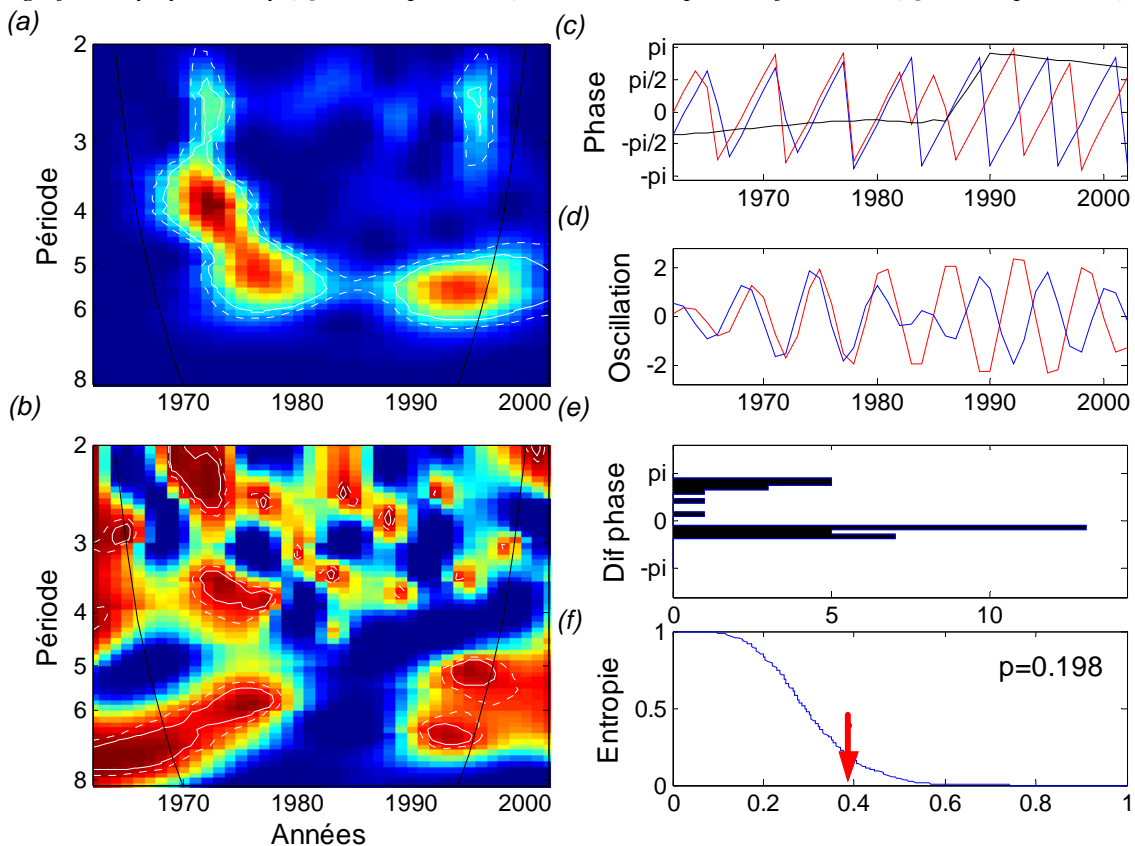
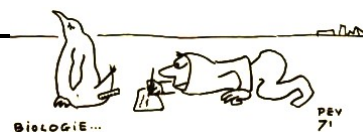




Figure II.17 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le succès reproducteur du manchot empereur et le SOI entre 1962 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 5.5 et 6.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin breeding success and SOI between 1962 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 5.5 and 6.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1980 the two series evolve significantly synchrony ($Q=0.65$, $p=0.003$), and in anti-phase after 1990 ($Q=0.65$, $p=0.002$).





II. La taille des populations

A. Synthèse des travaux publiés ou soumis

Les variations inter-annuelles du nombre de couples de fulmars antarctiques, de pétrels des neiges et de manchots empereurs sont présentées en **Annexe 7, Figure 1**. Le **Tableau II.5** résume les différentes relations entre le nombre de couples et les variables environnementales mis en évidence dans les différents manuscrits (Jenouvrier *et al.* 2003, *en révision*, **Annexes 4, 6, et 7**).

Tableau II.5 : Bilan de l'étude des relations entre le nombre de couples des trois espèces et les variables environnementales.

Synthesis of the relationships between the number of breeding pairs for the three species and the environmental variables.

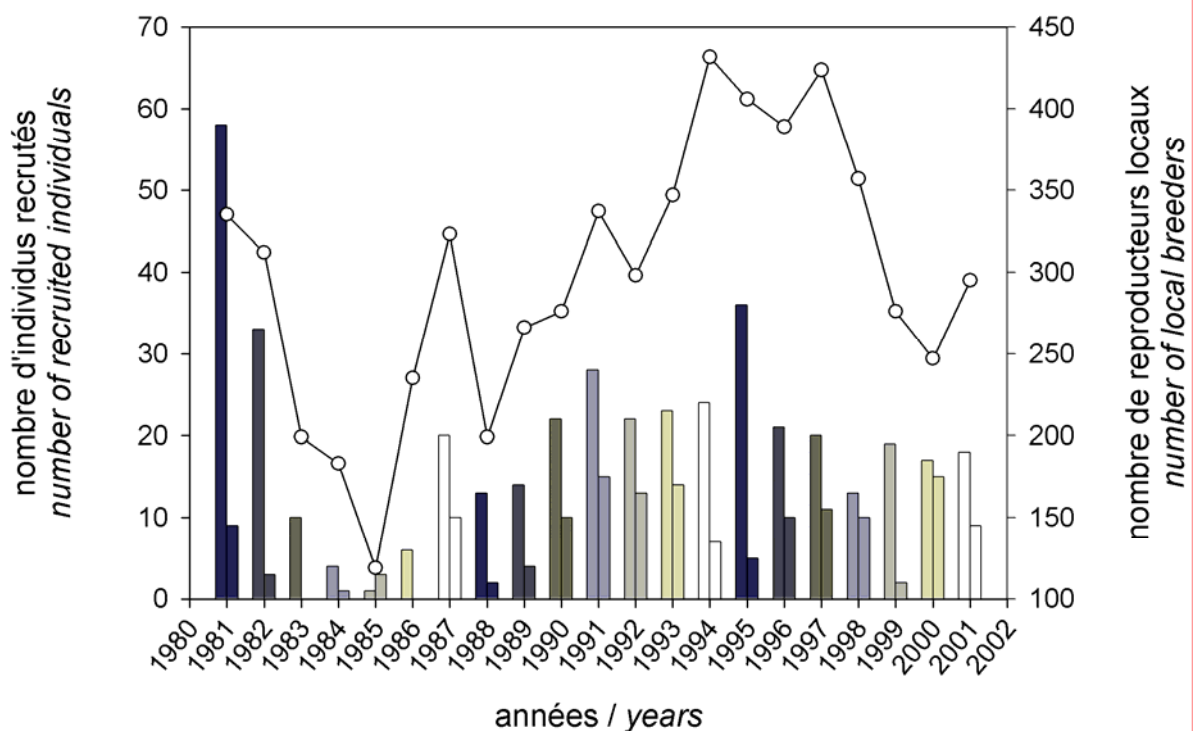
Relations	Fulmar antarctique <i>Southern fulmar</i>	Pétrel des neiges <i>Snow petrel</i>	Manchot empereur <i>Emperor penguin</i>
Sans retard <i>Without lag</i>	Annexe 4 – <i>Annex 4</i> SIC janvier et février <i>SIC</i> <i>January and February</i>	Annexe 6– <i>Annex 6</i> SIC Automne et hiver <i>SIC</i> <i>Autumn and winter</i>	Annexe 6 et 7 <i>Annex 6 and 7</i> SOI SIC et SIE en été SOI <i>SIC and SIE summer</i>
Avec retard <i>With lag</i>	Annexe 7– <i>Annex 7</i> SOI 9 ans avant la saison de reproduction, relation particulièrement marquée après 1980 <i>SOI 9 years before the</i> <i>breeding season,</i> <i>relationship particularly</i> <i>marked after 1980</i>		Annexe 7– <i>Annex 7</i> SIE 6 ans et SOI 5 ans avant la saison de reproduction. La relation avec le SOI est particulièrement marquée avant 1980 <i>SIE 6 years and SOI</i> <i>before the breeding</i> <i>season. The relationship</i> <i>with SOI is particularly</i> <i>marked before 1980</i>

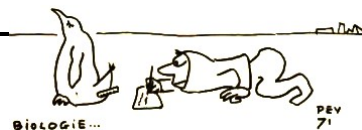


Les nombres de recrutés (locaux ou immigrants) et de reproducteurs locaux pour les deux espèces de pétrels présentent des variations similaires, suggérant un effet fort de l'environnement sur la décision de se reproduire (Jenouvrier *et al.* 2003, **Annexe 4**, *Figure 5* et **Figure II.18**).

Figure II.18 : Variations inter-annuelles du nombre de reproducteurs locaux (line noire), du nombre d'immigrants (première barre de l'histogramme) et du nombre de recrues locales (deuxième barre de l'histogramme), pour les trois colonies de pétrels des neiges entre 1981 et 2001. Les reproducteurs locaux représentent les oiseaux qui se sont déjà reproduits au moins une fois dans les trois colonies. La somme du nombre d'immigrants et de recrues locales (individus philopatrics) représente le recrutement total. Les nombres de reproducteurs locaux, d'immigrants et de recrues locales sont calculés à partir de 1981, date à laquelle 90% des individus bagueés poussins se sont reproduits au moins une fois. Les nombres de reproducteurs locaux, d'immigrants et de recrues locales présentent des variations inter-annuelles similaires (corrélations de Spearman : reproducteurs locaux- immigrants : $r_s=0.75, p<0.05$, reproducteurs locaux- recrues locales : $r_s=0.55, p<0.05$ et immigrants-recrues locales : $r_s=0.52, p<0.05$)

Annual variation of the number of local breeders (black line), the number of immigrants (first vertical bar) and the number of local recruits (second vertical bar) for the three snow petrel colonies, between 1981 and 2001. The numbers of local breeders represent the birds that bred at least one time before. The sum of local recruits and of immigrants represents the recruitment. The number of local breeders, local recruits and immigrants is calculated from 1980 since more than 90% of the birds at 15 years old have bred at least once (see Fig. 4). The number of local breeders, the number of immigrants and the number of local recruits showed similar inter-annual variations (spearman coefficient correlation : local breeders- immigrants : $r_s=0.75, p<0.05$, local breeders- local recruits : $r_s=0.55, p<0.05$, and immigrants- local recruits : $r_s=0.52, p<0.05$)





Les nombres de recrutés et de reproducteurs locaux de fulmars antarctiques sont reliés positivement aux concentrations de glace pendant l'été (Jenouvrier *et al.* 2003, **Annexe 4**). Pour le pétrel des neiges, le nombre d'immigrants et de reproducteurs locaux augmentent lorsque les températures de surface de la mer et les concentrations de glace pendant le printemps augmentent (**Tableau II.6**). Le nombre de reproducteurs locaux est aussi positivement relié aux températures de la mer pendant l'hiver et négativement aux températures de l'air pendant l'été. Le nombre de recrues locales est positivement corrélé aux concentrations de glace pendant l'automne et aux températures de l'air pendant l'été.

Tableau II.6 : Relations entre les nombres d'immigrants, de recrues locales et de reproducteur locaux et les variables environnementales. Les coefficients de corrélation de Spearman et leur significativité sont indiqués pour chaque saison.

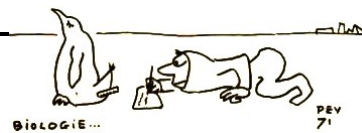
Relationships between the number of immigrants, of local recruits and of local breeders and climatic variables. Spearman coefficient correlation and their significativity are indicated for each season.

	Immigrants <i>immigrants</i>	Recrues locales <i>Local recruits</i>	Reproducteurs locaux <i>Local breeders</i>
SST	Printemps : 0.42, $p < 0.05$ <i>Spring : 0.42, $p < 0.05$</i>		Printemps : 0.50, $p < 0.05$ <i>Spring : 0.50, $p < 0.05$</i> Hiver : 0.51, $p < 0.05$ <i>Winter : 0.51, $p < 0.05$</i>
SIC	Printemps : 0.49, $p < 0.05$ <i>Spring : 0.49, $p < 0.05$</i>	Automne : 0.38, $p = 0.05$ <i>Autumn : 0.38, $p = 0.05$</i>	Printemps : 0.41, $p < 0.05$ <i>Spring : 0.41, $p < 0.05$</i>
T		Hiver : 0.39, $p < 0.05$ <i>Winter : 0.39, $p < 0.05$</i>	Été : -0.45, $p < 0.05$ <i>Summer : - 0.45, $p < 0.05$</i>

B. Relations entre la taille des populations et les variables climatiques

1) Fulmar antarctique

Les fluctuations du nombre de couples du fulmar antarctique ne présentent pas de périodicités communes aux variations des températures de l'air (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**, *Figure 1* et **Figure I.26**). Par contre, la population de fulmars antarctiques présente une forte périodicité entre 1980 et 1990 autour de 3 ans, tout comme l'étendue de la glace en hiver. Ceci est visible sur les séries reconstruites à partir de l'analyse d'ondelettes dans une bande de périodicité entre 2.5 et 3.5 ans, où l'amplitude des variations des séries reconstruites est plus importante et le rythme autour de 3 ans plus marqué entre 1980 et 1995 (**Figure II.19 d**). La taille de la population du fulmar antarctique et l'étendue de la glace en hiver sont liées pour une



périodicité entre 2 et 3 ans entre 1980 et 1990 car les deux séries présentent une forte covariance et cohérence (ou corrélation, **Figure II.19 a et b**). Les deux séries sont approximativement en opposition de phase pendant cette période, tandis qu'avant 1980 et après 1990 elles sont quasiment en phase (**Figure II.19 c et d**). Ainsi, il n'existe pas de différence de phase prédominante et l'entropie reste faible pour l'ensemble de la durée d'étude ($p=0.571$ **Figure II.19 e et f**). Cependant, pendant la période entre 1980 et 1990, les phases sont presque en opposition ($Q=0.58$, $p=0.002$), et en phase avant 1980 ($Q=0.57$, $p=0.002$) et après 1990 ($Q=0.45$, $p=0.019$).

La taille de la population du fulmar et l'étendue de la glace en été covarient entre 1980 et 1990 et à la fin des années 1990, autour d'une période de 3 ans. Cependant, la relation entre ces deux variables est moins claire (faible cohérence **Figure II.20 b**).

La taille de la population de fulmars covarie fortement avec le SOI pour des périodes entre 2.5 et 4 ans uniquement après 1985 (**Figure II.21 a**). Pendant cette période, la cohérence est importante (**Figure II.21 b**), mais aucune différence de phase n'apparaît prépondérante (**Figure II.21 c**). De fortes cohérences apparaissent aussi dans d'autres périodes où les deux séries covarient très faiblement. Par exemple, la cohérence est marquée autour d'une période 3-4 ans avant 1975. Ainsi, malgré la très faible amplitude des variations autour de 2-4 ans de la population (**Figure II.21 d**), les deux séries sont reliées et sont presque en phase (**Figure II.21 c**, avant 1982, $Q=0.46$, $p=0.005$).

Résumé

Le nombre de couples de fulmar antarctique présente des fluctuations de périodicité autour de 3 ans uniquement après 1980, et particulièrement marquées entre 1980 et 1990 (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**; *Figure 1*) qui sont corrélées négativement à l'étendue de la glace en hiver.



Figure II.19 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de fulmars antarctiques et l'étendue de la glace en hiver entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2.5 et 3.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar population size and sea ice extent during winter between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2.5 and 3.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy (Q). The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1980 and 1990 the two series evolve significantly almost in anti-phase synchrony ($Q=0.58$, $p=0.002$), whereas they are in synchrony before 1980 ($Q=0.57$, $p=0.002$) and after 1990 ($Q=0.45$, $p=0.019$).

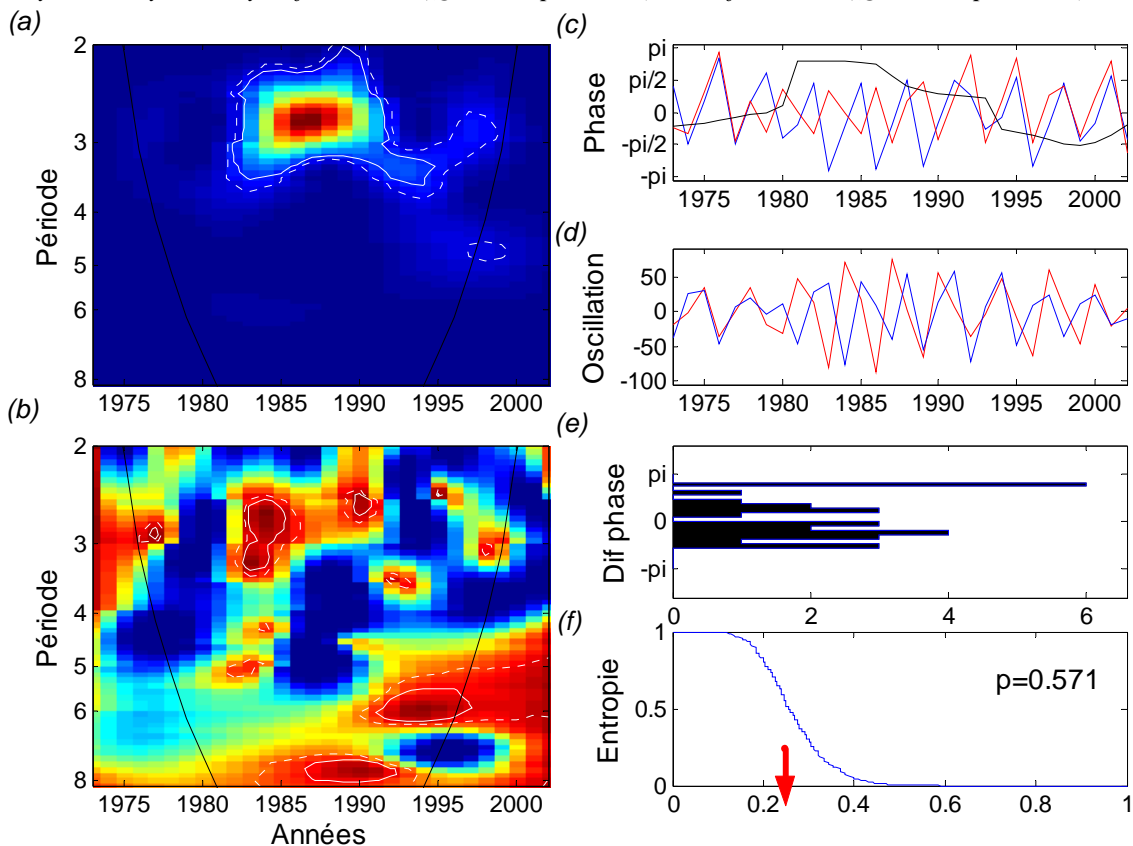




Figure II.20 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de fulmars antarctiques et l'étendue de la glace en été entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2.5 et 3.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar population size and sea ice extent during summer between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2.5 and 3.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.

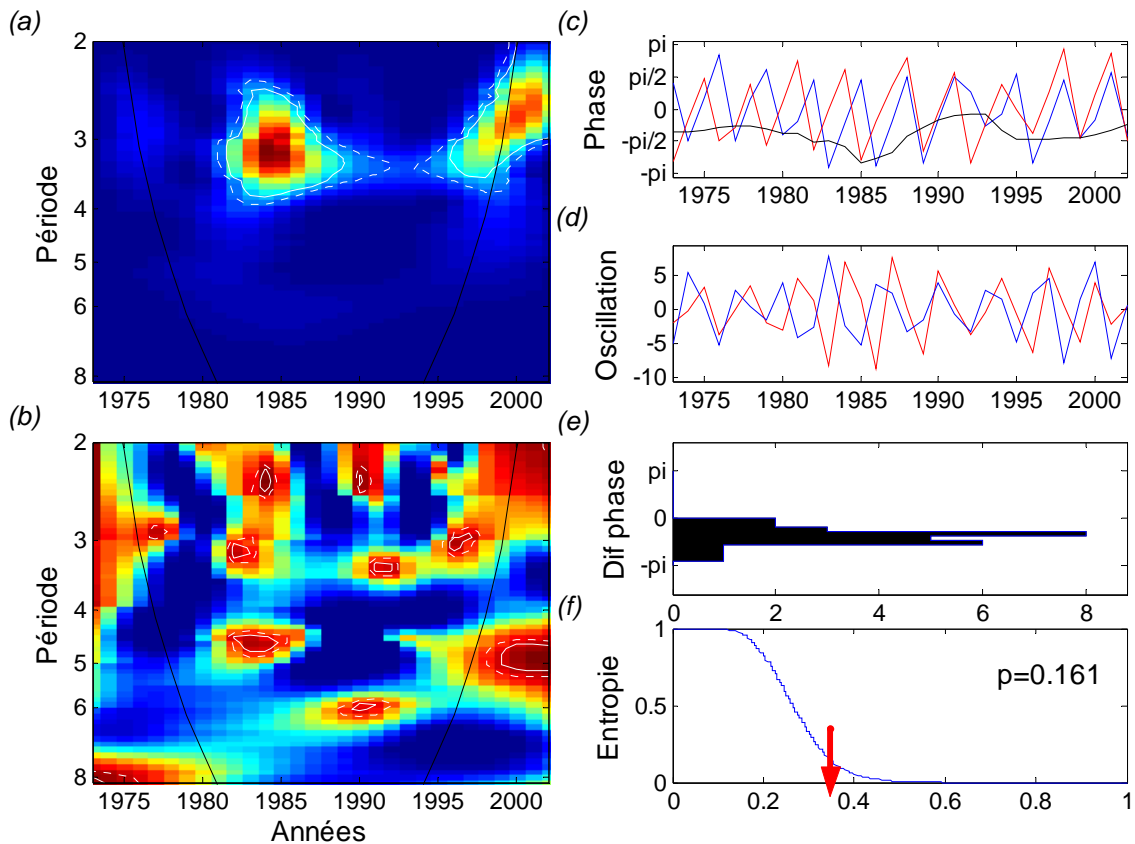
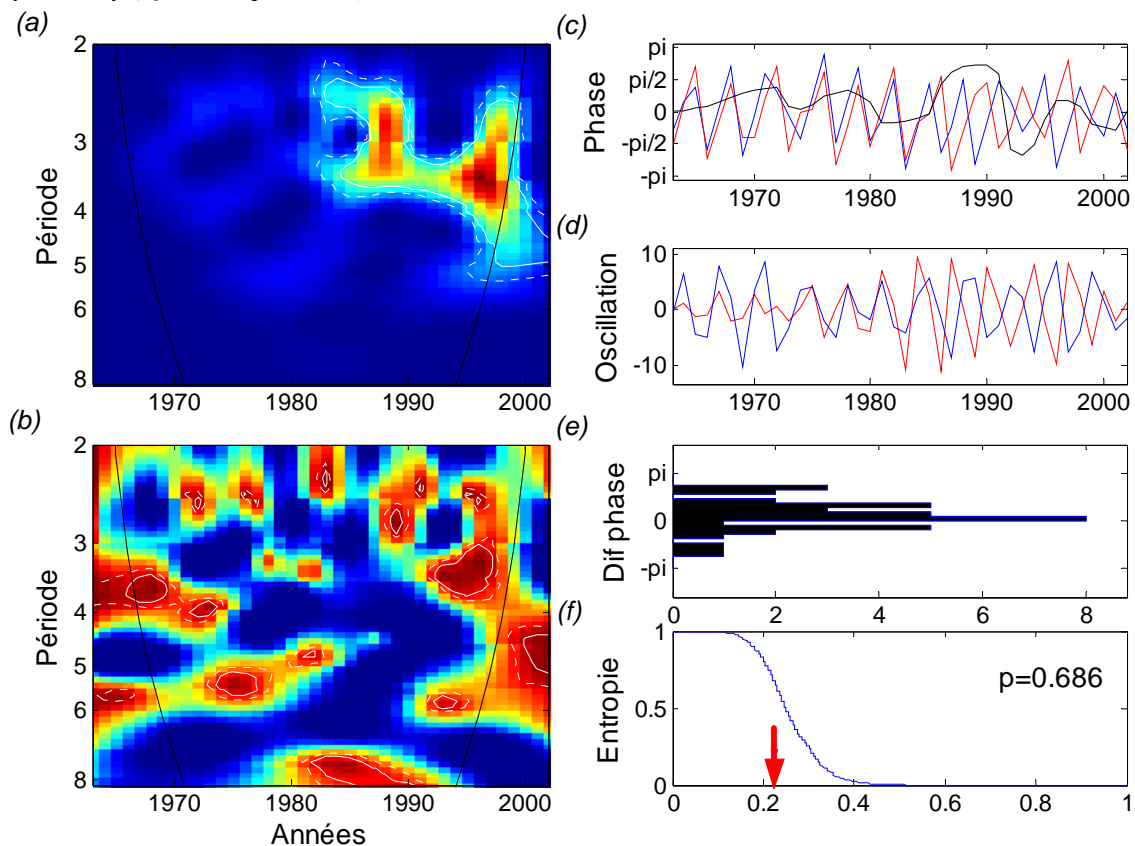
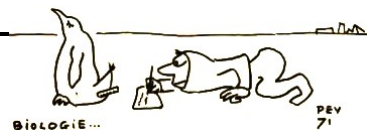




Figure II.21 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de fulmars antarctiques et le SOI entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2.5 et 4 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between southern fulmar population size and SOI between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2.5 and 4 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1982 the two series evolve significantly in synchrony ($Q=0.46$, $p=0.005$).





2) Pétrel des neiges

Avant les années 1980, les variations de la population de pétrels des neiges et les températures de l'air en été et en hiver présentent une forte covariance et une forte cohérence pour des périodes autour de 5 ans dans les années 1970, puis autour de 3 ans dans les années 1980 (**Figure II.22, II.23 a et b**). Pendant cette période, les phases de la population et celles des températures en hiver sont décalées (décalage autour d'un an, $Q=0.47$, $p=0.025$), tandis que les phases de la population et des températures de l'air pendant l'été sont quasiment en opposition ($Q=0.48$; $p=0.025$).

Les relations entre l'étendue de la glace et la population du pétrel des neiges ne sont pas présentées, car ces deux séries ont peu de périodicités communes.

Les variations de la taille de la population du pétrel covarient avec les fluctuations du SOI avant les années 1980 pour des périodes entre 3 et 6 ans, mais ces séries ne présentent pas de forte cohérence pour ces périodes (**Figure II.24 a et b**). Par contre, une cohérence très marquée apparaît jusqu'en 1990 pour de longues périodicités autour de 6-8 ans. Les deux séries sont en phase (**Figure II.24 c et e**), et pendant la période de forte cohérence entre 1970 et 1990, les deux séries sont très synchrones ($Q=0.81$, $p=0.002$).

Résumé

Le nombre de couples du pétrel des neiges varie avec des périodicités entre 4-5 à 3 ans uniquement avant 1980 (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**; *Figure 1*), et peut être relié aux températures de l'air, en hiver avec un décalage entre les phases d'environ 1 an, et en été avec une relation négative. Le nombre de couples présente aussi une relation positive avec le SOI de la fin des années 1970 à 1990, pour des périodicités entre 6 et 8 ans. Cependant la variabilité du nombre de couples du pétrel des neiges est non significative pour ces périodicités.

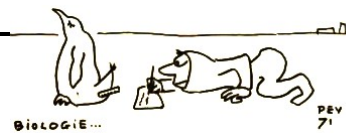


Figure II.22 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de pétrels des neiges et la température de l'air en hiver entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel population size and air temperature during winter between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3.5 and 5.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.

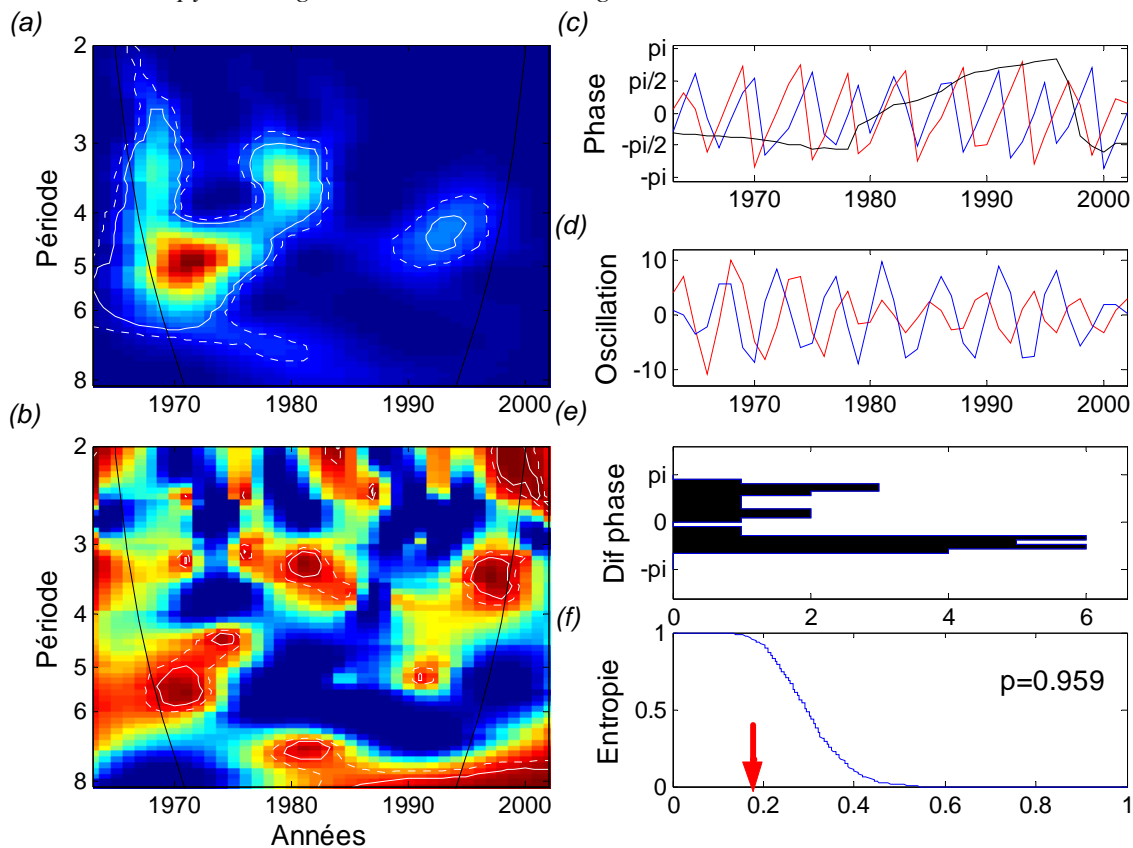




Figure II.23 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de pétrels des neiges et la température de l'air en été entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel population size and air temperature during summer between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3.5 and 5.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1982 the two series evolve significantly in anti-phase synchrony ($Q=0.48$, $p=0.025$).

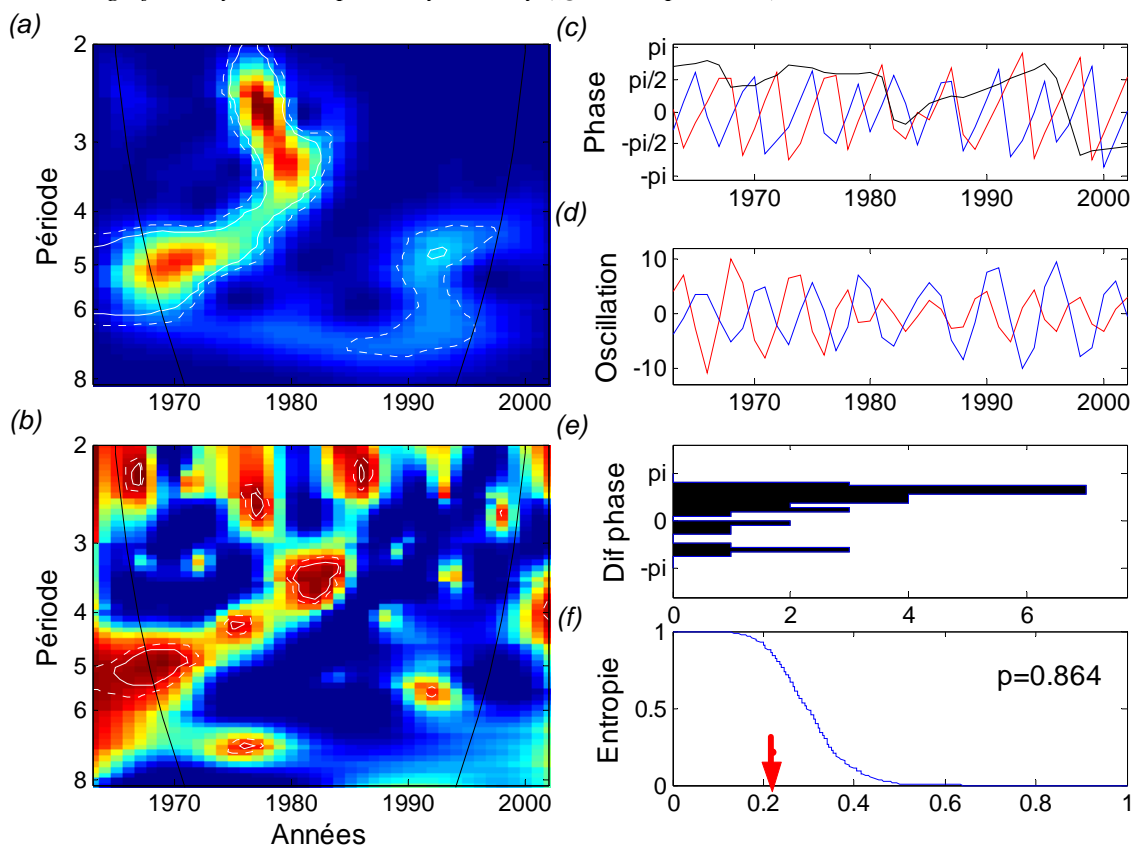
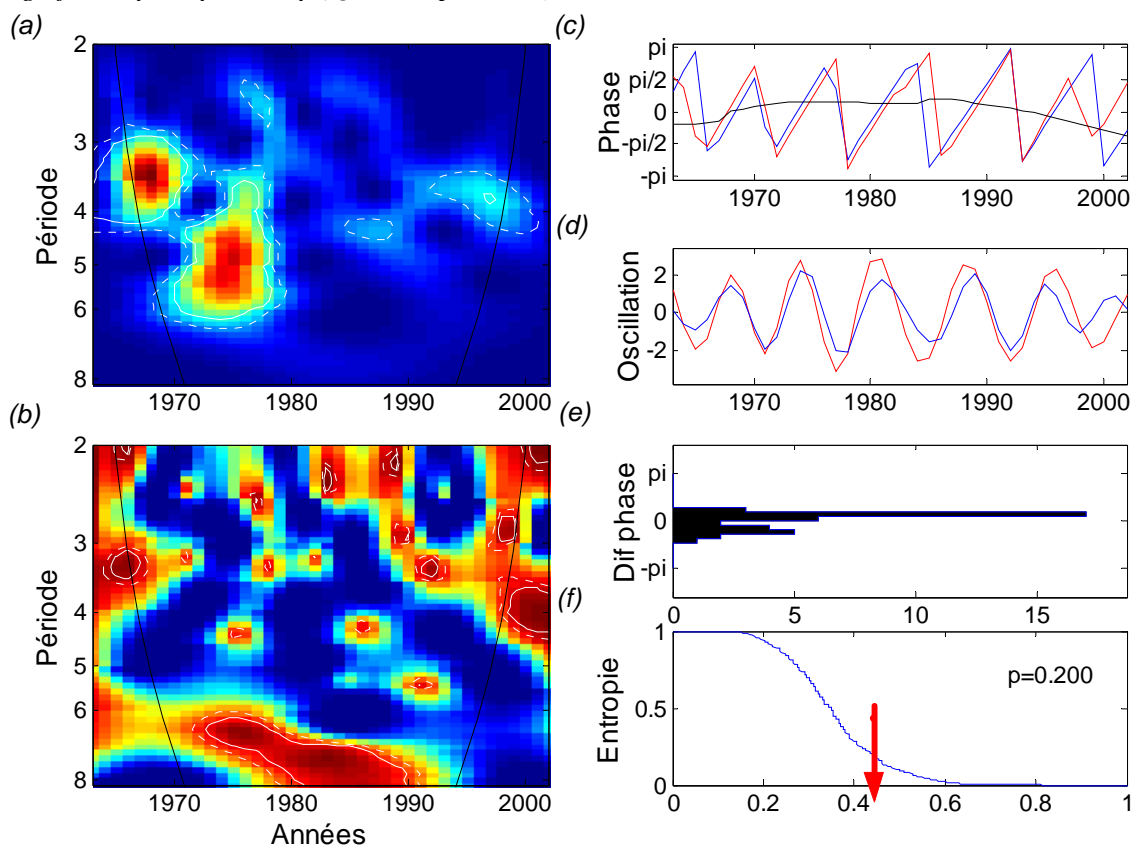
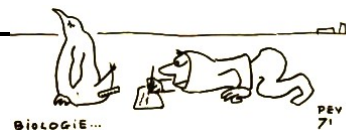




Figure II.24 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de pétrels des neiges et le SOI entre 1963 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 6 et 8 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between snow petrel population size and SOI between 1963 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 6 and 8 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1970 and 1990 the two series evolve significantly in synchrony ($Q=0.81$, $p=0.002$).





3) Manchot empereur

Les relations entre la taille de la population de manchots empereurs et les températures de l'air en été sont marquées uniquement à la fin des années 1970 et 1990 pour des périodes autour de 5 ans, et à la fin des années 1970, début des années 1980 pour des périodes entre 2 et 3 ans (**Figure II.25 a et b**). Après 1995, les séries sont en opposition de phase ($Q=0.87$, $p<0.001$).

Les variations de la population sont fortement reliées (covariance et cohérence importantes) aux températures de l'air en hiver et approximativement en opposition de phase à partir de la fin des années 1970 pour des périodes autour de 5-6 ans (**Figure II.26 a, b et c**).

Les fluctuations du nombre de couples de manchots empereurs covarient avec les variations d'étendue de glace en été jusqu'en 1990 autour des périodes 3-5 ans (**Figure II.27 a**). La cohérence présente un changement particulièrement marqué au milieu des années 1980 (**Figure II.27 b**), avec une forte relation entre les deux séries avant 1985 pour des périodes de 4-5 ans, et après 1985 pour des périodes autour de 3-4 ans. La taille de la population de manchots empereurs et l'étendue de glace en été sont synchrones jusque 1990 (**Figure II.27 c**, $Q=0.67$, $p=0.006$).

La taille de la population de manchots empereurs et l'étendue de glace en hiver présentent une covariance et une cohérence importantes autour des périodes de 2-3 ans et 5 ans avant 1980 et après 1990 (**Figure II.28 a et b**). Dans la bande de périodicité autour de 5 ans où les relations sont les plus marquées, les phases sont décalées d'un an environ avant 1980 ($Q=0.88$, $p<0.001$), et synchrones après 1990 ($Q=0.80$, $p<0.001$).

Les variations de la taille de la population de manchot empereur sont très fortement reliées aux fluctuations du SOI (**Figure II.29**). Les deux séries covarient, avec un changement de variabilité à la fin des années 1970 d'une période autour de 3 ans avant 1975 à une période de 4-5 ans après (**Figure II.29 a**). La covariance est particulièrement importante après 1980, et la cohérence est très forte pendant cet intervalle pour des périodes entre 3 et 6 ans (**Figure II.29 a**). La cohérence autour de 5-6 ans est marquée après 1970, et les deux séries sont synchrones (**Figure II.29 c**), un léger décalage apparaît toutefois à la fin des années 1990.



Résumé

Les fluctuations de la population de manchot empereur dévoilent un changement brusque de périodicité en 1980 (Jenouvrier *et al.*, *Soumis*, Annexe 7; *Figure 1*). La périodicité autour de 3 ans avant 1980 est la plus importante. Cependant, des relations marquées avec les diverses variables environnementales autour de cette périodicité ne sont pas mises en évidence. Par contre, la périodicité du nombre de couples de manchot empereur autour de 4-5 pendant les années 1980, peut être reliée positivement à l'étendue de glace pendant l'été. Toutefois, bien que les périodicités autour de 5-6 ans ne soient pas prépondérantes dans la variabilité du nombre de couples du manchot empereur, il existe de fortes relations entre le nombre de couples et les températures de l'air en été et en hiver, et le SOI pour des périodicités autour de 5-6 ans dès la fin des années 1970. Le nombre de couples diminue lorsque les températures augmentent et le SOI diminue.



Figure II.25 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de manchots empereurs et les températures de l'air pendant l'été entre 1962 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin population size and summer air temperature between 1962 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4.5 and 5.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus between 1973 and 1985 the two series evolve significantly in synchrony ($Q=0.59$, $p=0.002$), whereas they become in anti-phase synchrony after 1985 ($Q=0.53$, $p=0.009$).

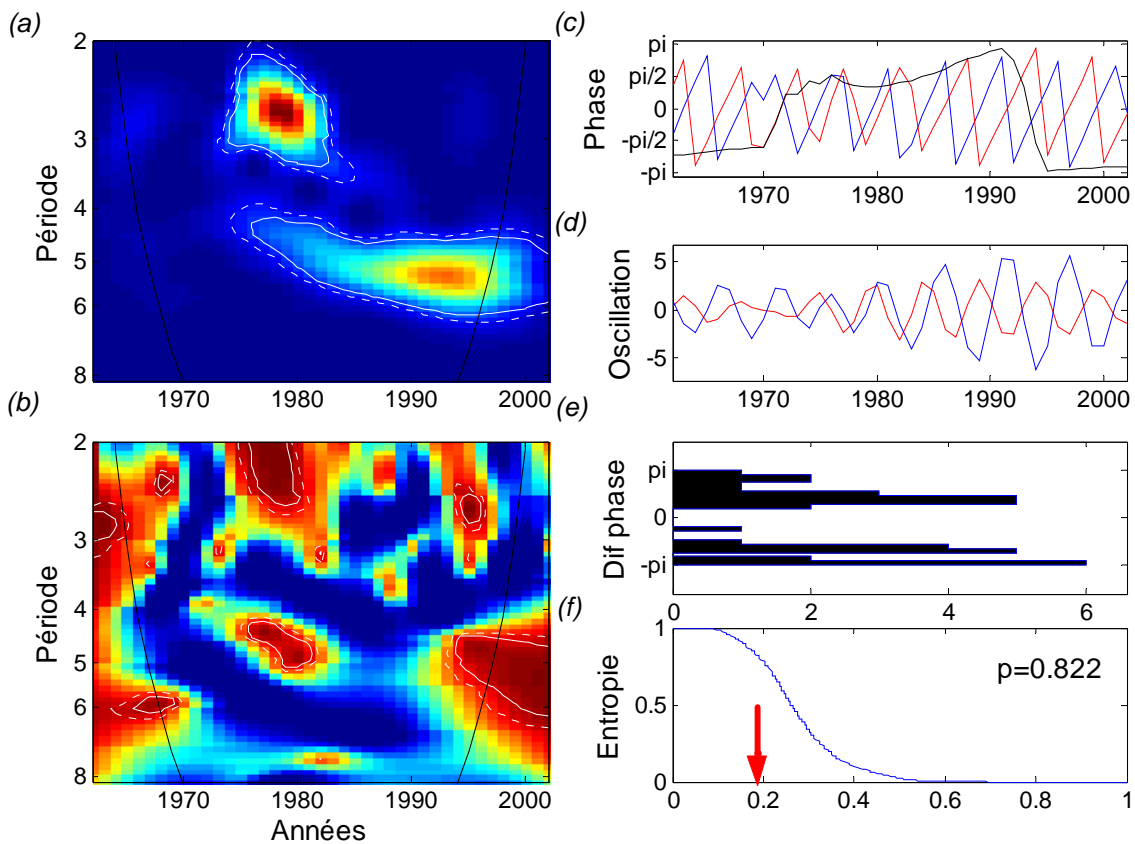




Figure II.26 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de manchots empereurs et les températures de l'air pendant l'hiver entre 1962 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin population size and winter air temperature between 1962 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4.5 and 5.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.

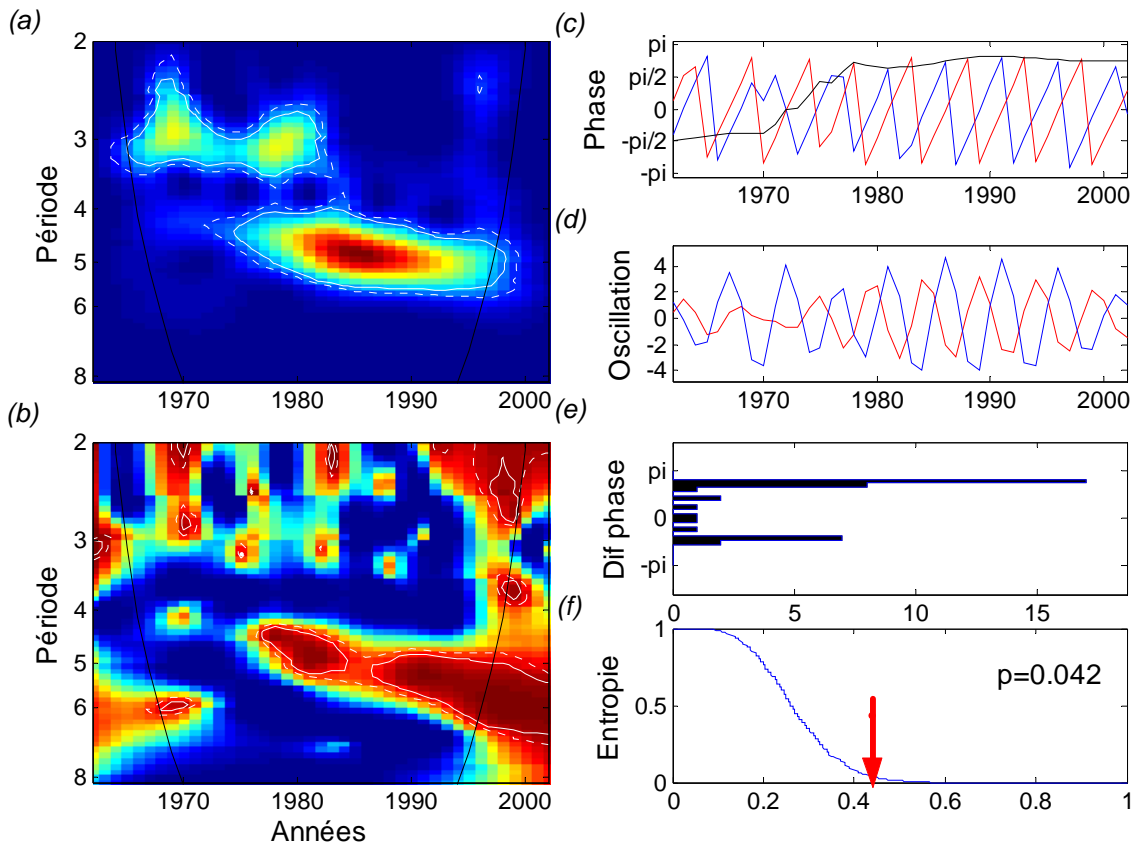




Figure II.27 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de manchots empereurs et les étendues de glace pendant l'été entre 1974 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 3.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin population size and summer sea ice extent between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 3.5 and 5.5 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1980 the two series evolve in phase with a delay around one year ($Q=0.79$, $p<0.001$) and then are in anti-phase synchrony until 1990 ($Q=0.54$, $p=0.012$).

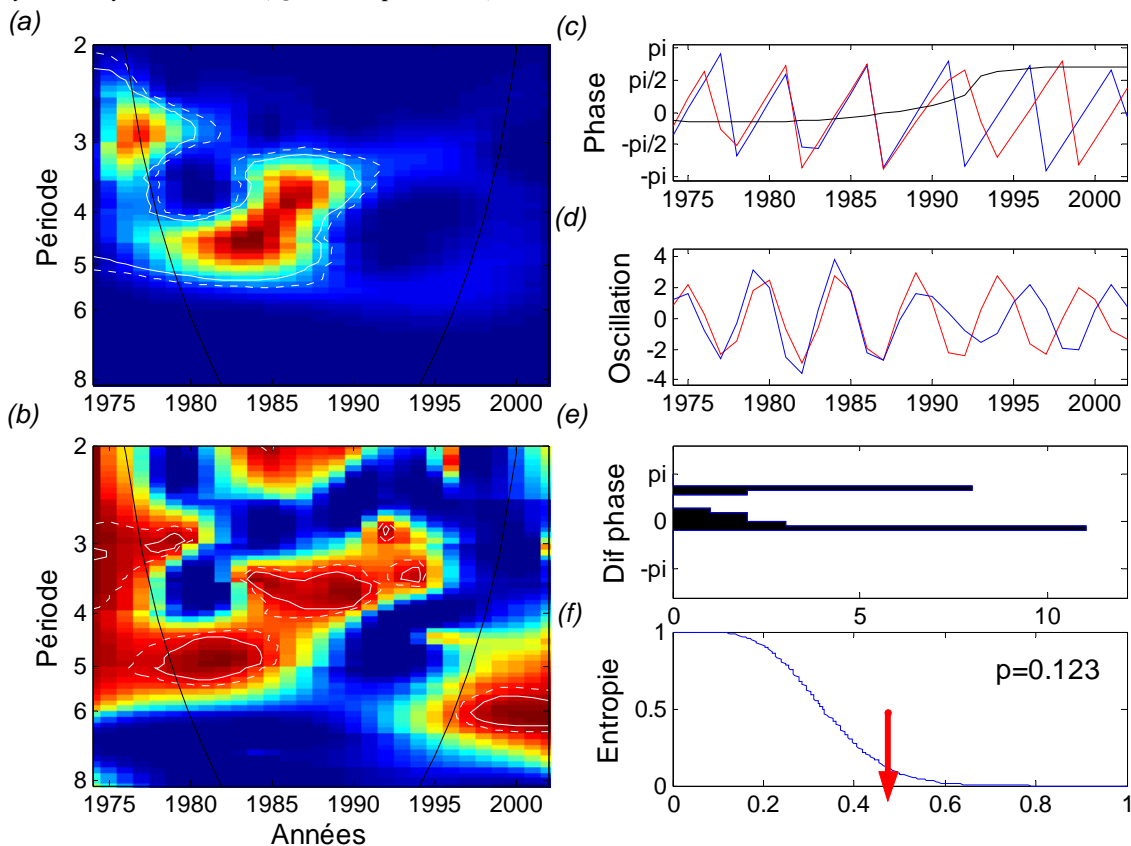




Figure II.28 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de manchots empereurs et les étendues de glace pendant l'hiver entre 1973 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 4.5 et 5.5 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin population size and winter sea ice extent between 1973 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 4.5 and 5.5 year. (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18. If we focus before 1980 the two series were in phase with a delay of almost one year ($Q=0.88$, $p<0.001$) whereas after 1990 the two series evolve significantly in synchrony ($Q=0.80$, $p<0.001$).

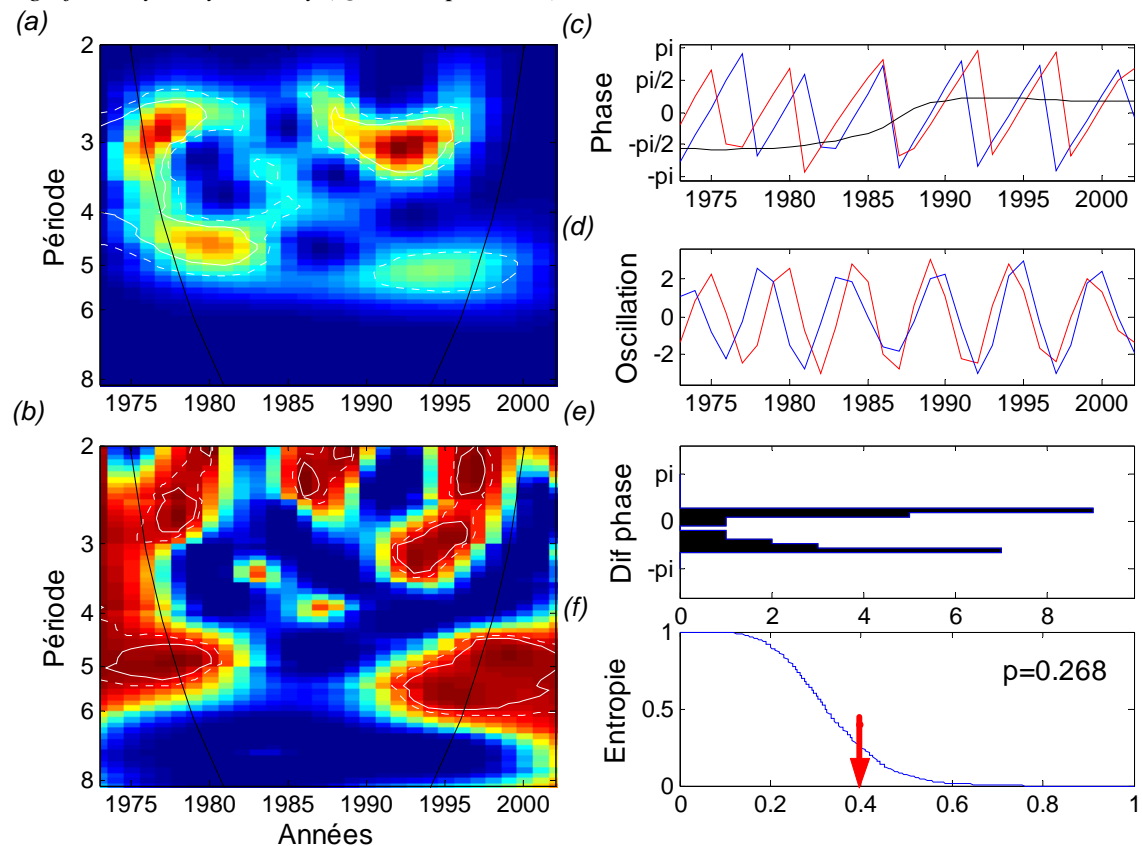
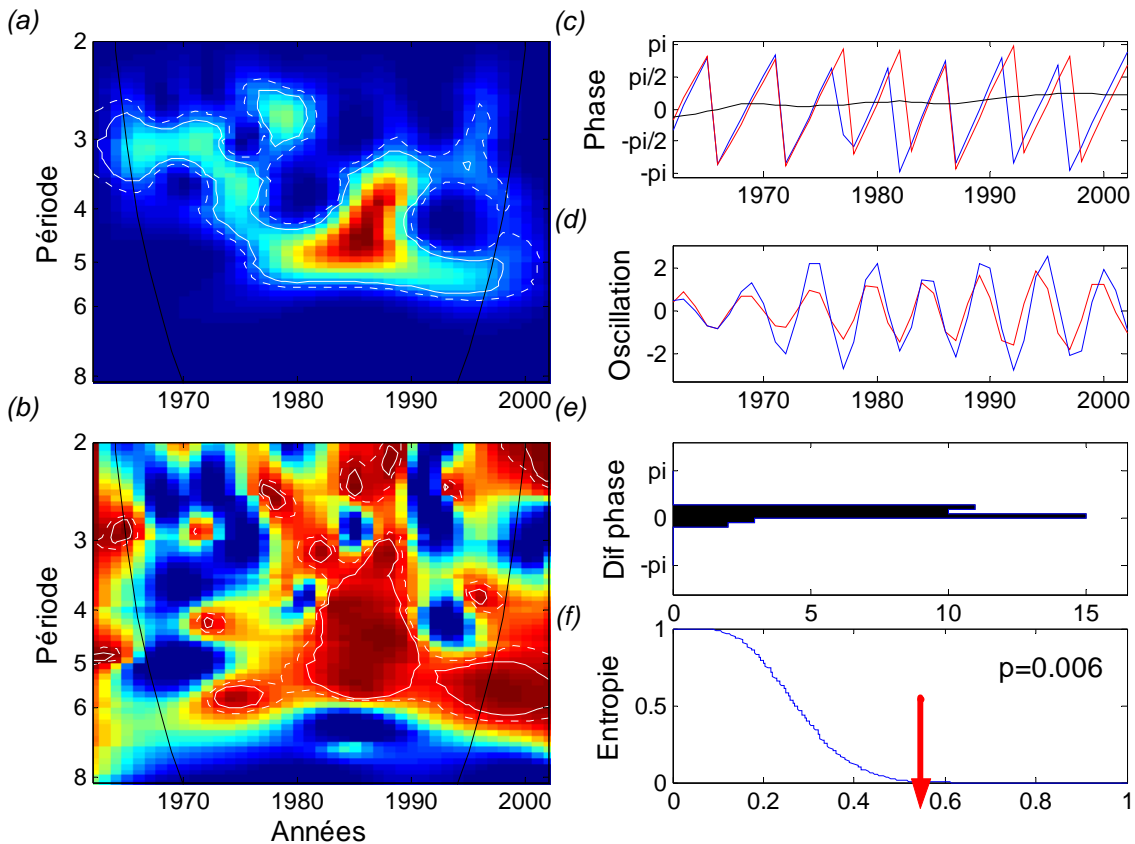




Figure II.29 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre la taille de la population de manchots empereurs et le SOI entre 1962 et 2002. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 5 et 6 ans (série démographique : ligne rouge et série environnementale : ligne bleue). (d) Séries reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure I.18.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between emperor penguin population size and SOI between 1962 and 2002. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 5 and 6 year (red line stands for demographic time series and blue line for the environmental times series). (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure I.18.





III. Synthèse

Comprendre l'impact des fluctuations environnementales sur la démographie des prédateurs marins présente un défi majeur. Les données quantitatives sont pratiquement absentes avant les années 1950 et rare avant le milieu des années 1970. Il existe peu de suivi de taille de population qui couvre plus de 15 ans d'étude (Croxall 1992), intervalle trop court en comparaison avec les périodicités des fluctuations de l'environnement antarctique (Curran *et al.* 2003). D'autre part, les prédateurs marins exploitent un environnement dont les propriétés biologiques et physiques, et leurs interactions sont peu connues. La plupart des prédateurs marins sont longévifs, et leurs réponses aux variations de leur environnement peuvent être faibles, difficiles à détecter et à interpréter (Croxall 1992). Enfin, il existe peu de connaissances concernant les mécanismes de la régulation des populations de prédateurs supérieurs dans l'Océan Austral. Ce chapitre s'est intéressé à l'estimation des paramètres démographiques, la description de leur variabilité temporelle et leurs relations avec les variables environnementales. Si cette approche descriptive et corrélative ne permet pas de démontrer les mécanismes écologiques de l'impact de l'environnement sur la démographie des oiseaux marins, il est possible d'établir des hypothèses, à la lumière desquelles les résultats obtenus au cours de cette étude seront interprétés.

A. Impact de l'environnement sur les oiseaux marins en Antarctique.

Il existe plusieurs études qui ont mis en évidence un effet de l'environnement sur les populations, et notamment sur les paramètres démographiques (comme le succès reproducteur) des prédateurs marins de l'Océan Austral (Ainley et Divoky 2001; Chastel *et al.* 1993; Croxall 1992; Barbraud et Weimerskirch 2003; Fraser *et al.* 1992; Guinet *et al.* 1998; Reid et Croxall 2001; Smith *et al.* 1999; Trathan *et al.* 1996; Wilson *et al.* 2001; Inchausti *et al.* 2003). Dans le cadre des études de l'influence de l'environnement sur les oiseaux marins en Antarctique (voir revue Croxall *et al.* 2002), les relations entre les variables climatiques, comme l'étendue de la glace ou les températures de surface de la mer, sont interprétées à la lumière de la disponibilité alimentaire, les sites de reproduction étant rarement limitant (Croxall 1992).

Les proies principales des oiseaux marins en Antarctique sont, en milieu océanique le krill antarctique *Euphausia superba*, le poisson *Electrona antarctica*, et des calmars *Psychroteuthis glacialis* et *Gonatus antarcticus*, et en milieu néritique le krill *Euphausia crystallorophias* et le poisson *Pleuragramma antarcticum* (Ainley *et al.* 1984; Ainley *et al.* 1991; Hopkins *et al.* 1993; Ainley *et al.* 1992; Offredo et Ridoux 1986; Ridoux et Offredo 1989). Malheureusement il existe



peu d'information sur l'abondance et la distribution de ces différentes proies, sauf pour le krill antarctique *Euphausia superba* dont l'intérêt commercial a suscité de nombreuses études (Ainley 2002).

Siegel et Loeb (1995) ont montré que le recrutement du krill antarctique pendant l'été augmente lors les années où l'étendue et la durée d'englacement pendant l'hiver précédent augmentent. En effet, de fortes concentrations de glace offrent des conditions favorables au développement des algues épontiques (algues se trouvant sous la glace de mer) en hiver et du phytoplancton en été, dont se nourrit le krill antarctique. De telles conditions environnementales favorisent une ponte précoce au printemps et une meilleure survie des larves et des adultes de krill antarctique pendant l'hiver. Pendant les hivers où les concentrations et l'étendue de glace sont faibles, les ressources sont probablement insuffisantes pour satisfaire les besoins énergétiques nécessaires à la survie du krill antarctique et à l'investissement reproducteur l'été suivant. Une autre étude a souligné l'importance de l'étendue de la glace en été (Brierley *et al.* 2002) en montrant que les densités de krill antarctique étaient plus fortes en bordure de la banquise (dans les treize premiers kilomètres). Ainsi, lorsque l'étendue de glace en été est plus importante, la surface favorable au krill antarctique augmente.

A partir de ces mécanismes, il est possible d'établir quelques prédictions. En effet, les fluctuations de l'environnement peuvent affecter les divers paramètres démographiques, et la taille des populations des oiseaux marins, à travers leurs effets 1) immédiats sur l'habitat (sites de reproduction, sites de nourrissage...), ou immédiats et /ou intégrés sur 2) la disponibilité et l'abondance des proies.

1) Impact sur l'habitat physique. Pour les manchots empereurs, lorsque l'étendue de glace augmente, le temps et l'énergie nécessaires pour atteindre la mer depuis la colonie augmentent, diminuant probablement ainsi la survie des adultes et le succès reproducteur. A l'inverse, si la banquise se disloque avant que les poussins puissent survivre en mer, le succès reproducteur peut être fortement affecté. Pour les deux autres espèces de pétrels, capables de se déplacer plus facilement par le vol, l'étendue de la glace aura probablement un impact moins important sur l'investissement dans la recherche alimentaire. Pour le pétrel des neiges, l'effet de l'environnement peut être toutefois important sur les sites de reproduction (cavités), car des nids enneigés et englacés peuvent empêcher l'accès au nid et donc la reproduction, ou conduire à un échec de l'incubation, et ainsi à une diminution du succès reproducteur. De même des conditions météorologiques



défavorables (tempêtes...) peuvent conduire à l'échec de la reproduction des fulmars antarctiques qui nichent dans les falaises.

2) Impact la disponibilité et l'abondance des proies. Il n'existe pas d'informations sur l'abondance et la distribution des proies des oiseaux marins en antarctique, sauf pour le krill antarctique. C'est pourquoi, la plupart des études existantes interprètent l'influence de l'effet de l'environnement à travers la disponibilité alimentaire basé sur les travaux de l'effet de la glace sur les populations de krill antarctique (voir revue Croxall *et al.* 2002). N'ayant pas d'autres informations disponibles, nos prédictions s'inspirent donc de cette relation, mais il faut cependant garder en mémoire qu'il existe probablement d'autres mécanismes trophiques qui relie l'environnement à la démographie des prédateurs supérieurs. Ainsi, lorsque l'étendue de la glace augmente en hiver, l'abondance du krill antarctique augmente pendant le printemps et l'été suivant (Siegel et Loeb 1995). De même, lorsque l'étendue de la glace en été est importante, la disponibilité du krill antarctique peut être plus forte (Brierley *et al.* 2002). De plus, le pétrel des neiges est une espèce très pagophile, les oiseaux résident sur la banquise et la zone marginale de glace, et peuvent bénéficier d'une étendue plus importante de glace en hiver. Dans ces conditions, les différents paramètres démographiques, et la taille des populations peuvent être positivement affectés pour les trois espèces. La survie des mâles de manchot empereur peut être plus influencée que celle des femelles en cas de baisse des ressources, car les mâles jeûnent pendant plusieurs mois. A l'opposé, une durée d'englacement plus importante pendant l'hiver permet de protéger le krill contre les prédateurs volants (Siegel *et al.* 1995), et réduire les polynies qui sont sites de nourrissages important pour les espèces pagophiles (Croxall 1992).

Ces réponses contrastées soulignent la complexité des réponses démographiques aux variations de l'environnement, et la difficulté d'établir des prédictions. Cependant une hypothèse s'impose : le pétrel des neiges et le manchot empereur sont très associés à la banquise et pourraient être très affectés par des changements environnementaux dans cette zone, par contre pour le fulmar antarctique dont la pagophilie est moins accentuée, des réponses différentes, voire opposées, pourraient être observées.

Le **Tableau II.7** résume les différentes corrélations entre les variables environnementales et les paramètres démographiques ou la taille des populations, explicitées dans ce chapitre. L'influence de l'environnement sur les paramètres démographiques est contrastée entre les trois espèces. La survie adulte du manchot empereur, six fois plus variable que celles des deux autres espèces (**Figure II.2**), est fortement affectée par les fluctuations de l'environnement. La majorité



des paramètres démographiques du manchot empereur (survie adulte, succès reproducteur et proportion de reproduction) augmentent lorsque l'étendue ou les concentrations de glace et le SOI augmentent, et les températures de l'air diminuent, probablement à travers un effet de l'environnement sur l'abondance des ressources (Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002). Cependant, les températures de l'air influencent positivement la survie la première année en mer du manchot empereur (**Tableau II.7**). A l'inverse la survie adulte du fulmar antarctique est négativement influencée par l'étendue de glace pendant la période de reproduction, et le succès reproducteur et la proportion de reproducteur du pétrel des neiges positivement par les températures de l'air pendant l'incubation. Ces relations peuvent être expliquées à la lumière de l'effet de l'environnement sur l'habitat, et plus particulièrement sur les sites de nourrissage pour le fulmar antarctique (protection du stock de krill antarctique), et les sites de reproduction du pétrel des neiges. Finalement, les proportions de reproducteurs des trois espèces sont associées positivement aux concentrations ou étendue de glace (abondance des ressources, Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002). Il existe par ailleurs des différences de survie adulte entre sexes pour le manchot empereur et le pétrel des neiges (les fulmars antarctique n'étant pas sexés). Le sexe dont l'investissement dans la reproduction est probablement le plus important (les mâles pour le manchot empereur et les femelles pour le pétrel des neiges), présente les plus faibles survies (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6**).

La taille des populations des trois espèces est influencée négativement par les anomalies chaudes, probablement à travers un effet sur les ressources (Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002, **Tableau II.7**). De plus, la taille de la population du fulmar antarctique et du manchot empereur sont aussi affectés négativement par les événements chauds avec un retard correspondant à l'âge moyen de première reproduction pour chaque espèce (**Tableau II.7**).

Afin de comprendre les mécanismes sous-jacents à la dynamique des populations des trois espèces, il est nécessaire d'étudier l'importance relative des divers paramètres démographiques et de modéliser la dynamique de chaque population. Cette étude fera l'objet du prochain chapitre.



Tableau II.7 : Résumé des relations entre les variables climatiques et les différents paramètres démographiques du fulmar antarctique, du pétrel des neiges et du manchot empereur. Les différentes saisons sont explicitées : « sp » : printemps, « su » : été, « au » : automne et « wi » : hiver. Les effets retard (en année) sont précisés dans le cadre des relations entre les paramètres de l’environnement et la taille des populations.

Synthesis report of the relationships between environmental variables and demographic parameters of southern fulmar, snow petrel and emperor penguin. “sp” stand for spring, “su” for summer, “au” for autumn and “wi” for winter. The lag (in years) effect of the environment on population size are specified.

	Fulmar antarctique <i>Southern fulmar</i>	Pétrel des neiges <i>Snow petrel</i>	Manchot empereur <i>Emperor penguin</i>
Survie adulte <i>Adult survival</i>	- SIE _{sp+su}		- T _{sp+su+ au+wi} + SIC _{su +au +wi} + STT _{sp}
Survie la 1 ^{ère} année en mer <i>Survival during the first year at sea</i>	0	0	+ T _{au +wi}
Succès reproducteur <i>Breeding success</i>	0	+ T _{sp}	+ SOI
Proportion de reproducteur <i>Proportion of breeders</i>	+ SIC _{su}	+ SIC _{au} + T _{sp}	+ SIE _{au} - T _{au}
Taille de la population <i>Population size</i>	+ SIC _{su} + SOI ₋₉	+ SIC _{au +wi}	+ SIC _{su} + SIE _{su} +SOI SIE _{wi -6} SOI ₋₅

B. Impact de la cyclicité de l’environnement sur les oiseaux marins en Antarctique.

1) Cyclicité des séries temporelles.

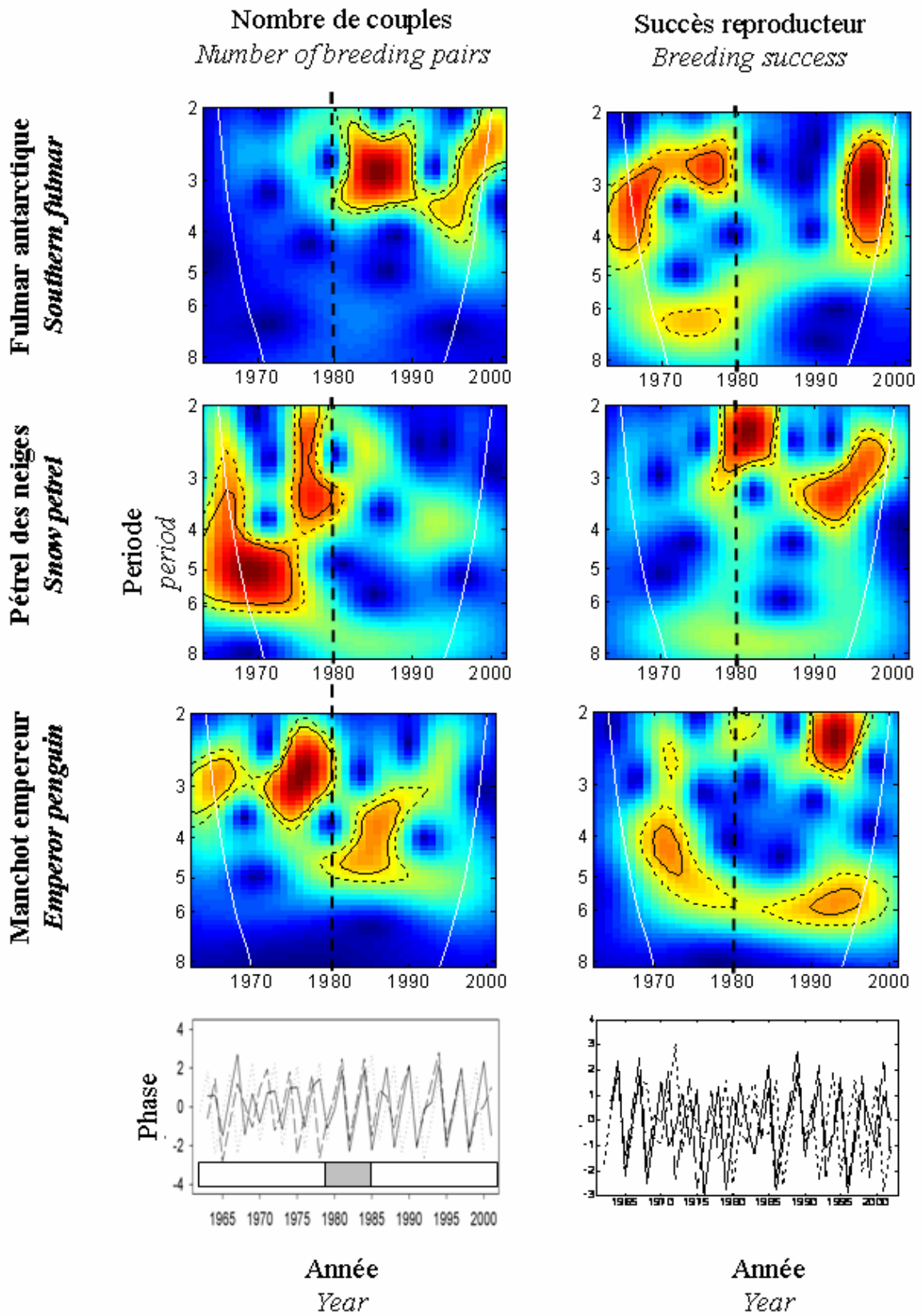
Fraser et Hofmann (2003) ont proposé que les populations de krill sont soutenues par un fort recrutement les années qui suivent une étendue de glace importante tout les 4-5 ans. En effet, l’étendue de glace présente une périodicité bien connue des climatologues, entre 3 et 5 ans, en fonction des régions antarctiques (Zwally *et al.* 2002). En Terre Adélie, les différentes variables environnementales présentent une cyclicité très marquée, périodicité de 2-3 et 4-5 ans pour l’étendue de glace, de 5 ans pour les températures de l’air et de 3-4 puis de 5-6 ans pour le SOI (**Figure II.30**). La cyclicité observée des variables environnementales en antarctique pourrait affecter les populations de krill et entraîner une dynamique cyclique des populations de proies des oiseaux marins. Ainsi par un contrôle « bottom-up » des ressources, les paramètres démographiques et les populations de prédateurs pourraient présenter des dynamiques cycliques.



En effet, les tailles des populations des trois espèces en Terre Adélie présentent toutes une variabilité inter-annuelle caractérisée par une période de 2-3 ans, et les espèces de la communauté pagophile (pétrel des neiges, et manchot empereur) des fluctuations avec une période de 4-5 ans (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 7**). Le succès reproducteur de ces espèces présente aussi une périodicité de 2-3 ans, et autour de 6 ans pour le manchot empereur. L'existence de ces périodicités communes dans les variations des populations et du succès reproducteur de plusieurs espèces de la communauté d'oiseaux marins de Terre Adélie, qui sont semblables aux cyclicités des séries temporelles climatiques observées, suggère un forçage environnemental important à travers un mécanisme écologique commun aux trois espèces.

Figure II.30 : (page suivante) Spectre local de puissance d'ondelettes des séries temporelles de taille des populations (à gauche) et du succès reproducteur (à droite) des trois espèces d'oiseaux marins se reproduisant en sympatrie en Terre Adélie. Phase de la taille des populations (à droite) et phases du succès reproducteur (à gauche), calculées à partir de l'analyse d'ondelettes dans une bande de périodicité autour de 2-3 ans. La ligne noire représente la phase de la population du fulmar antarctique, la ligne en tiret celle du pétrel des neiges, et la ligne pointillé celle du manchot empereur. La moyenne des différences de phases des populations entre chaque espèce est très variable entre 1963 et 1977 (variance =0.58) et entre 1984 et 2000 (variance=1.15) tandis qu'entre 1978 et 1983 la moyenne se stabilise autour de zéro (variance=0.17), indiquant que les phases des trois espèces sont synchrones (période grisée).

(next page) Local wavelet power spectrum of populations (right panels) and breeding success (left panels) for the three specie breeding in sympatry on Terre Adélie. Wavelet phase analysis of population size (right panels) and breeding success (left panels) of the three species for a periodicity band around 3 years. Phase of the population of southern fulmars is the thick black line, of snow petrels is the thick dashed line; and of emperor penguins is the thick dotted line. The mean difference of populations phase between each species is highly variable from 1963 to 1977 (variance =0.58) and from 1984 to 2000 (variance=1.15) whereas between 1978 and 1983 it is very low (variance=0.17), indicating a synchronisation of the phases of the three species (in grey).





2) Relation entre la variabilité périodique des séries environnementales et démographiques

Ce chapitre a souligné les relations entre la variabilité du succès reproducteur, de la taille des populations, et les fluctuations des paramètres environnementaux. Cependant, les associations étant étudiées en fonction du temps et de la périodicité des séries, certaines relations apparaissent dans des intervalles très limités. Le manque d'information sur les mécanismes complexes qui régissent l'effet de l'environnement sur la dynamique des populations ne nous permet pas actuellement de comprendre pourquoi certaines variables environnementales ont un impact sur la démographie des prédateurs supérieurs à l'échelle d'une courte durée. De plus, il existe parfois des relations fortes entre les variables environnementales et les paramètres démographiques pour des périodicités de la série démographique qui ne sont pas significatives. D'un point de vue biologique, cela peut signifier que des variations non prédominantes dans les séries démographiques peuvent être expliquées par les fluctuations de l'environnement.

(a) *Taille des populations*

Le nombre de couples de fulmar antarctique présente des fluctuations de périodicité autour de 3 ans uniquement après 1980 (**Figure II.30**) qui sont corrélées négativement à l'étendue de la glace en hiver. A l'inverse, le nombre de couples de pétrel des neiges varie avec des périodicité entre 4-5 à 3 ans uniquement avant 1980 (**Figure II.30**), et peut être relié négativement aux températures de l'air en été. Notons que ces associations ne sont pas cohérentes avec les prédictions et corrélations mises en évidence précédemment (**Tableau II.7, § III.A. 2 et 3**).

Les fluctuations de la population de manchot empereur dévoilent un changement brusque de périodicité en 1980 (**Figure II.30**). La cyclicité du nombre de couples de manchot empereur autour de 4-5 ans pendant les années 1980, peut être reliée positivement à l'étendue de glace pendant l'été. Une relation entre la taille de la population du manchot empereur et le SOI a été soulignée précédemment (**Tableau II.7**). Bien que les périodicités autour de 5-6 ans ne soient pas prépondérantes dans la variabilité du nombre de couples du manchot empereur, il existe de fortes relations entre le nombre de couples et les températures de l'air en été et en hiver, et le SOI pour des périodicités autour de 5-6 ans dès la fin des années 1970. Le nombre de couples diminue lorsque les températures augmentent et le SOI diminue, probablement à travers un effet sur les ressources (Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002).



(b) Succès reproducteur

Le succès reproducteur présente une forte variabilité de périodicité d'environ 3 ans qui s'exprime particulièrement avant 1980 pour le fulmar antarctique, et après 1980 pour le pétrel des neiges (**Figure II.30**). Avant 1980, les fluctuations du succès reproducteur du fulmar antarctique sont reliées négativement aux températures de l'air et positivement à l'étendue de glace en été. Les fluctuations du succès reproducteur du pétrel des neiges sont associées positivement avec l'étendue de glace en hiver et en été pendant les années 1990. Pour les deux espèces de pétrels ces relations peuvent être interprétées à la lumière de l'effet de l'environnement sur l'abondance des ressources (Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002). D'autre part, la corrélation positive entre le succès reproducteur du pétrel des neiges et les températures de l'air au printemps mise en évidence avec les analyses précédentes (**Tableau II.7, § III.A.3**) est aussi visible avec l'analyse des phases.

Au début des années 1970, les périodicités du succès reproducteur du manchot empereur sont particulièrement marquées autour de 4-5 ans. Elles sont corrélées négativement aux températures de l'air en hiver et positivement au SOI. Après 1980, les variations du succès reproducteur pour des périodicités autour de 6 ans sont reliées négativement aux étendues de glace pendant l'été. Ces fluctuations sont plus importantes dans les années 1990, où de fortes relations négatives avec l'étendue de glace en hiver et le SOI apparaissent. Ainsi, il existe un changement de relation avant et après 1980, avant 1980 les événements chauds affectent négativement le succès reproducteur, et après 1980, l'impact des anomalies chaudes est à l'inverse positif.

Le modèle conceptuel présenté par Smith *et al.* (1999) offre un cadre général pour comprendre pourquoi ces relations peuvent évoluer au cours du temps (**Figure II.31**). Ce modèle est analogue au modèle de perturbation intermédiaire proposé par Connell (1978), qui suppose un taux d'accroissement de la population optimum pour des conditions environnementales intermédiaires. Tous les mécanismes écologiques sous-jacents ne sont pas connus, mais par exemple pour le manchot Adélie, il est avéré que des étendues de glace très importantes, ou au contraire une absence de glace, ne sont pas des conditions satisfaisantes pour la reproduction (Ainley 2002; Smith *et al.* 1999). Ce modèle peut être appliqué aussi à l'échelle des paramètres démographiques, comme le succès reproducteur. En effet, l'impact contrasté des variables environnementales, et plus particulièrement de l'étendue de la glace sur la reproduction a déjà été souligné (Barbraud et Weimerskirch 2001b). Par exemple, le succès du manchot empereur peut être affecté par l'étendue de la glace à travers façons opposées. D'une part, lorsque l'étendue de glace augmente, les trajets de recherche alimentaire pendant la reproduction augmentent et ainsi les

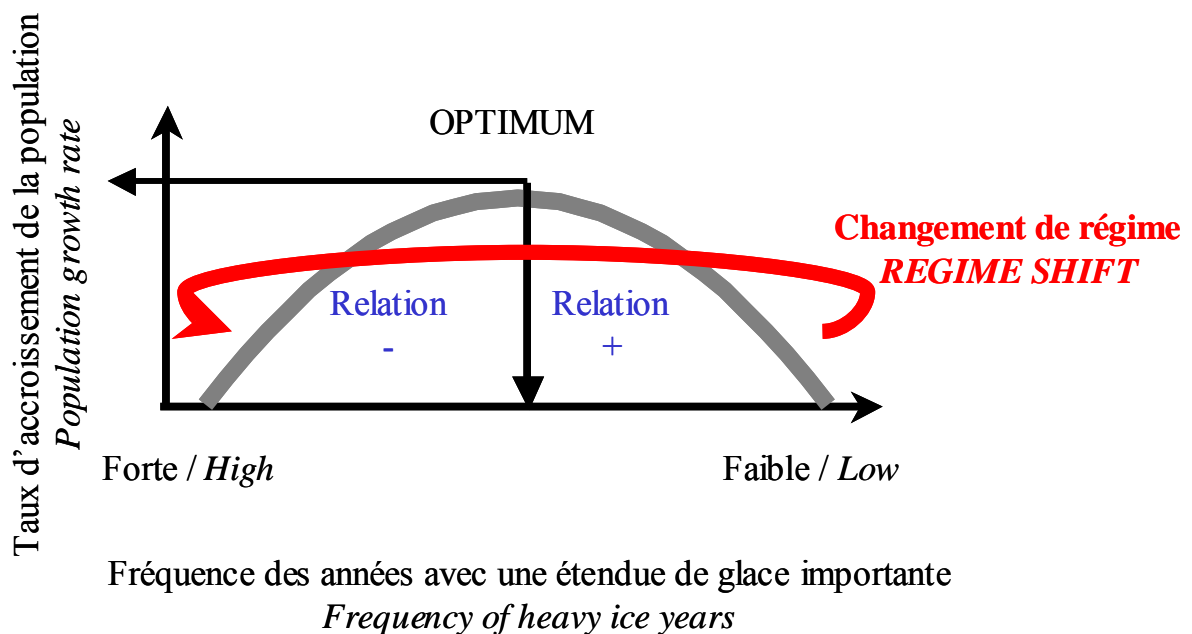


dépenses énergétiques s'accroissent, pouvant ainsi conduire à une baisse du succès reproducteur (Croxall 1992). D'autre part, une étendue de glace importante diminue la probabilité d'une débâcle précoce et d'un échec massif de la reproduction au moment de l'émancipation du poussin.

Ce modèle suggère donc une relation négative entre le taux d'accroissement de la population (ou du paramètre démographique) et l'étendue de glace avant la valeur optimum, et l'inverse après (Figure II.31). Ainsi, si un changement brusque de l'environnement a lieu, les conditions environnementales peuvent évoluer rapidement d'un côté ou de l'autre de l'optimum, et les relations entre les variables climatiques et le taux d'accroissement de la population (ou du paramètre démographique) se modifier.

Figure II.31 : Modèle conceptuel proposé par Smith *et al.* (1999). Ce modèle suppose un taux d'accroissement optimum de la population pour des conditions environnementales intermédiaires et particulièrement par rapport à la fréquence de fortes étendues de glace.

The conceptual models proposed by Smith et al. (1999) assumes an optimum in population growth rate related to intermediate environmental conditions. This conceptual model suggests a negative relation between growth rate and frequency of heavy ice years before an optimum value, and a positive one after. Therefore, when important environmental changes occur we can expect an abrupt change in patterns of correlation between environmental variables and the demography of seabirds if the environmental changes passes through the optimal conditions.





C. Changement brusque de l'environnement et effet sur l'écosystème en Antarctique

Plusieurs études suggèrent l'existence d'un changement de régime à la fin des années 1970 qui aurait affecté diverses populations de prédateurs marins (Weimerskirch *et al.* 2003 en subantarctique et Ainley *et al.* 2004 en Antarctique). Des analyses de carottes glacières ont mis en évidence un changement brusque dans la circulation atmosphérique méridionale pendant les années 1970, transportant à la côte antarctique plus d'humidité chaude depuis les sources d'humidité subtropicales (Masson-Delmotte *et al.* 2003). En effet, on observe localement une diminution importante de l'étendue de la glace en hiver entre 1973 et 1981, et les étendues maximales de glace, les étendues de glace en hiver et en été, sont minimales en 1981 (**Figure I.25**). Les tendances à long terme des températures de l'air en été et en hiver augmentent de 1956 à 1980, où les valeurs brutes sont maximales pour l'été 1979/1980 et l'hiver 1981 (**Figure I.26**), puis diminuent après. De plus, la tendance à long terme du SOI présente aussi une très forte diminution à la fin des années 1980 et au début des années 1990, les valeurs étant depuis 1866, maximales entre 1972-1975 et minimales en 1979-1984 et 1990-1996 (Jenouvrier *et al.*, *soumis*, **Annexe 7**).

D'autre part, les périodicités des variations inter-annuelles du nombre de couples et du succès reproducteur de trois espèces de la communauté d'oiseaux marins en terre Adélie, ne sont pas constantes au cours du temps, et l'analyse d'ondelettes met en évidence des changements brusques de périodicité autour de 1980 (**Figure I.30**). De plus, si l'on se focalise sur une bande de périodes autour de 3 ans, les phases de la taille des populations sont uniquement synchrones pour les trois espèces autour de 1980 (**Figure I.30**), et les phases du succès reproducteur des deux espèces de pétrels ne sont synchrones qu'après 1980. De plus les analyses de capture-recapture ont montré que la survie adulte des trois espèces était synchrone uniquement après 1980 (**Figure II.2**).



Ces changements brusques dans les périodicités des fluctuations des populations des espèces de la communauté d'oiseaux marins en Terre Adélie et de leurs succès reproducteur, les modifications de leurs relations avec les variables environnementales, la synchronie de la taille des populations au début des années 1980 et la synchronie des paramètres démographiques après 1980, suggèrent l'existence d'une modification importante et rapide de l'écosystème antarctique à la fin des années 1970. De plus, les périodicités similaires des séries environnementales et démographiques, ainsi que leurs associations, suppose un forçage environnemental important sur la démographie des trois espèces, à travers un mécanisme écologique commun.

Les caractéristiques phylogéniques et écologiques diffèrent entre les deux espèces de pétrels et le manchot empereur (oiseaux volants \neq oiseaux plongeurs, reproduction pendant l'été \neq reproduction pendant l'hiver...). De plus les deux espèces de pétrels diffèrent par leur habitat. En effet, le fulmar antarctique migre pendant l'hiver dans les zones subantarctiques, tandis que le pétrel des neiges hiverne en antarctique. Ainsi, le point commun entre ces trois espèces est probablement leur régime alimentaire. En effet, les trois espèces se nourrissent de proies similaires (mais en proportions différentes, Offredo et Ridoux 1986; Ridoux et Offredo 1989), et plusieurs études ont souligné l'absence de ségrégation trophique au sein des communautés d'oiseaux marins en antarctique (Ainley *et al.* 1991; Ainley *et al.* 1992; Ainley *et al.* 1993; Hopkins *et al.* 1993). Ainsi, la propagation de fortes anomalies chaudes à la fin des années 1970, a probablement très affecté l'abondance et la disponibilité des ressources (Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002), et ainsi entraîné de profondes modifications du réseaux trophique antarctique et de la dynamique des populations de prédateurs supérieurs.



Fraser et Hofmann (2003) supposent que si la fréquence des fortes étendues de glace diminue, la durée de vie du krill antarctique étant de 5-6 ans, le recrutement ne sera pas suffisant pour maintenir les populations de krill. Ces auteurs, suggèrent qu'un découplage entre la durée de vie du krill et la fréquence des pics d'étendues de glace entraîne une sénescence importante de la cohorte principale (c.a.d. la cohorte qui bénéficie du pic d'étendue de glace lors d'un cycle). Ainsi les individus de cette cohorte mourront probablement avant d'avoir pu se reproduire et contribuer au recrutement d'une future cohorte qui permettrait le maintien de la population de krill. Ils mettent en évidence une périodicité plus longue des cycles débutant en 1980 et 1986 et supposent que celle-ci est probablement la cause des modifications importantes de l'écosystème de la Péninsule Antarctique dans les années 1980. En effet, Siegel *et al.* (1998) ont souligné que les anomalies de biomasse et de densité de krill ont changé du signe positif à négatif au milieu des années 1980. De plus, plusieurs populations de prédateurs marins présentent aussi des changements de tendance à la fin des années 1980, avec un déclin des populations après 1990 (Reid et Croxall 2001; Woehler *et al.* 2001). Ainsi, une augmentation de la périodicité du cycle de la glace, entraînerait une sénescence importante des populations de krill et leur diminution, et par des effets en cascade dans le réseau trophique, des changements brusque de l'écosystème antarctique.

Un mécanisme probablement similaire est peut être la cause du changement de régime de l'écosystème antarctique observé en Terre Adélie. Les fortes anomalies chaudes à la fin des années 1970, ont modifiée les fluctuations des variables environnementales et plus particulièrement la périodicité de l'étendue de glace. Ceci a probablement impliqué un découplage entre les variations de l'étendue de glace et le cycle de vie du krill antarctique, entraînant de profondes modifications du réseau trophique antarctique. Ce changement de régime est peut être même un phénomène global à l'échelle de l'Océan Austral (Weimerskirch *et al.* 2003; Reid et Croxall 2001, Woehler 2001).

. Chapitre 3 : Analyse des mécanismes démographiques





Dans un premier temps, les analyses démographiques (§ I à III) sont basées sur les cycles de vie complets des espèces construits en fonction de l'estimation des divers paramètres démographiques abordés dans le chapitre précédent (Chapitre 2). Tout d'abord les cycles de vie des différentes espèces sont décrits (§ I), puis des analyses prospectives (§II) et rétrospectives (§ III) sont présentées. L'analyse prospective se pose comme problème : *quelles vont être les variations du taux d'accroissement SI tel ou tel paramètre démographique ou transition du cycle de vie varie ?* Tandis que l'analyse rétrospective répond à la question : *quelles vont être les variations du taux d'accroissement EN FONCTION des FLUCTUATIONS OBSERVEES de tel ou tel paramètre démographique ou transition du cycle de vie ?* (Caswell 2000). Les équations des différents modèles démographiques basés sur des matrices de Leslie sont détaillées dans Jenouvrier *et al.* (*in press, en révision, Annexe 5 et 6*). Afin de comparer les différentes stratégies démographiques entre espèces, un cycle de vie commun est établi et les analyses démographiques prospectives et rétrospectives pour chaque espèce sont présentées (§ IV). Enfin, les différentes raisons pouvant expliquer pourquoi la population de manchots empereurs n'a pas recouvré ses effectifs antérieurs à la chute de 50% des effectifs à la fin des années 1970 seront explorés (§ V).

I. Description des cycles de vie

Le nombre de reproducteurs est défini à partir des comptages pendant l'incubation, et le nombre de poussins à partir des dénombrements au moment de leur départ en mer. Les individus qui se sont reproduit au moins une fois à la colonie, mais qui sautent la reproduction au temps t (appelés ici non reproducteurs), sont très rarement observés à la colonie. De plus, les juvéniles et les immatures restent en mer pendant plusieurs années, et sont encore plus rarement observables à la colonie. Un modèle de dynamique des populations structuré à la fois en classes d'âge et par le statut de reproduction (**Figure III.1**) est donc construit afin de pouvoir comparer les effectifs de reproducteurs observés et ceux prédits par le modèle.

Comme l'information sur le sexe des poussins n'est pas disponible, et celle sur le sexe des adultes n'est connue que pour certaines espèces, une sex-ratio équilibrée est par la suite considérée. De plus, le modèle s'interprète en terme de nombre de couples (ex : nombre de poussins produit par couple, nombre de couples prédit dans chaque classe d'âge ou de statut reproducteur). Jenouvrier *et al.* (2003, *sous presse, Annexe 4 et 5*) ont montré que l'immigration pouvait jouer un rôle important dans la dynamique de la population du fulmar antarctique, c'est pourquoi le taux d'immigrant est pris en compte dans les modèles pour les deux espèces de pétrels (fulmar antarctique et pétrel des



neiges). Pour le manchot empereur, les données ne permettent pas d'estimer un taux d'immigration. Les détails de la méthodologie, et notamment de la construction des modèles de Leslie, sont abordés dans Jenouvrier *et al.* (en révision, **Annexe 6**).

Afin de comparer les effectifs prédits par les modèles démographiques avec le nombre de poussins et de couples observés à la colonie, des modèles basés sur des cycles de vie qui considèrent les comptages après la reproduction sont construits. Ainsi, la fécondité n'est pas fonction de la survie des poussins la première année en mer, mais elle est dépendante de la survie adulte des reproducteurs potentiels (**Figure III.1**).

D'après la distribution de l'âge de première reproduction (**Figure III.2**), les individus peuvent se reproduire à partir de six ans pour les deux espèces de pétrels et à partir de trois ans pour le manchot empereur (**Figure III.1**). Les individus se sont tous reproduit au moins une fois à partir de 16 ans pour le fulmar, 18 ans pour le pétrel des neiges et 9 ans pour le manchot empereur. En effet, à ces âges plus de 90% des oiseaux se sont reproduit au moins une fois (**Figure III.2**). La probabilité de se reproduire pour la première fois à l'âge i est estimée à partir de la proportion de première reproduction en fonction de l'âge prédite par une régression non linéaire log normale (**Figure III.2**), notée Pb_i (**Figure III.1**). Les poussins survivent la première année en mer avec la probabilité S_0 et les adultes avec la probabilité S_a . Les oiseaux sont capables de sauter une reproduction avec la probabilité $(1-P_b)$ et de se reproduire avec la probabilité P_b , où P_b représente la proportion de reproducteurs estimée à partir des données de capture-recapture. Les couples produisent des poussins avec la probabilité BS correspondant au succès reproducteur. Les estimations de ces paramètres démographiques : S_0 , S_a , P_b , et BS sont détaillées dans les différents manuscrits (**Annexe 4, 5 et 6**), et un bilan est présenté dans le **Chapitre 2 (Tableaux II.1 et II.4)**.

Les récents développements des analyses de capture-recapture avec des modèles multi-états permettent d'estimer la survie juvénile et les probabilités de se reproduire en fonction de l'âge, en tenant compte des probabilités de détection (Spendelov *et al.* 2002; Lebreton *et al.* 2004). Cependant, ces modèles présentent des problèmes de convergence et d'estimabilité des paramètres, probablement reliés au fait que les immatures sont non observables pendant de nombreuses années (âge de première reproduction tardif, distribution des âges de première reproduction étalée...). De plus, il serait aussi possible d'estimer les transitions entre les états reproducteur et non reproducteur grâce au modèle multi-état avec état non observable pour les non reproducteurs. Malheureusement le jeu de données du manchot empereur ne nous permet pas d'appliquer de tels modèles.

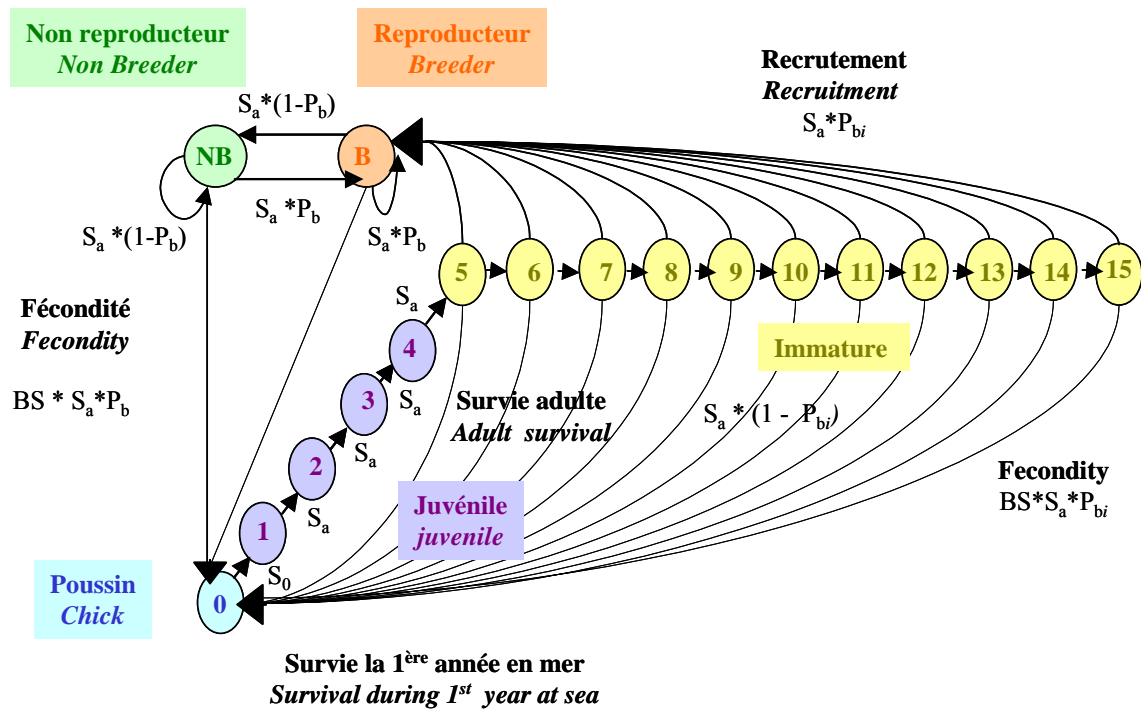


Figure III.1 : Cycle de vie du fulmar antarctique, du pétrel des neiges et du manchot empereur. Le stade poussin représente les poussins à l'envol l'année t , les juvéniles les individus immatures sexuellement, et les immatures les individus matures sexuellement mais qui ne se sont pas encore reproduits.

*Lifetime cycle graph for the southern fulmar, the snow petrel and the emperor penguin. Minimum age at first breeding was assumed to be 6 years for petrels and 3 years for the emperor penguin. The chick class represents the fledged chick at the year t , the juvenile class stands for sexually immature individuals and the immature class for sexually mature individuals that did not attempt to breed. The age at which all birds were recruited was 16 years, 18 years and 9 years, respectively. During the first year, chicks survived with the probability S_0 . Each year, adults survived with the probability S_a . The probability to breed for the first time at age i was $(S_a * P_{bi})$, where P_{bi} was the proportion of birds that breed for the first time at i years old. Once recruited, birds reproduce every year with the probability $(S_a * P_b)$, where P_b being the proportion of breeders. Birds were able to skip a reproduction with the probability $(S_a * (1 - P_b))$. The number of chicks is determined by the reproductive success of breeders, noted BS .*

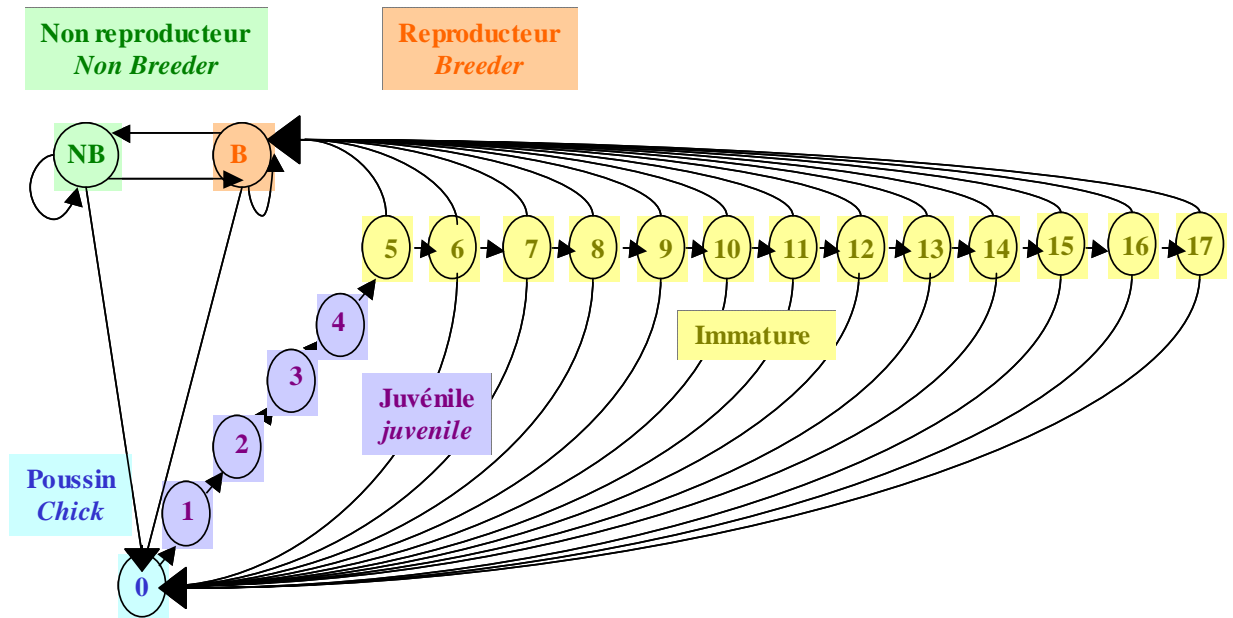
Cycle de vie après la reproduction
Post-breeding life cycle

Fulmar Antarctique
Southern fulmar

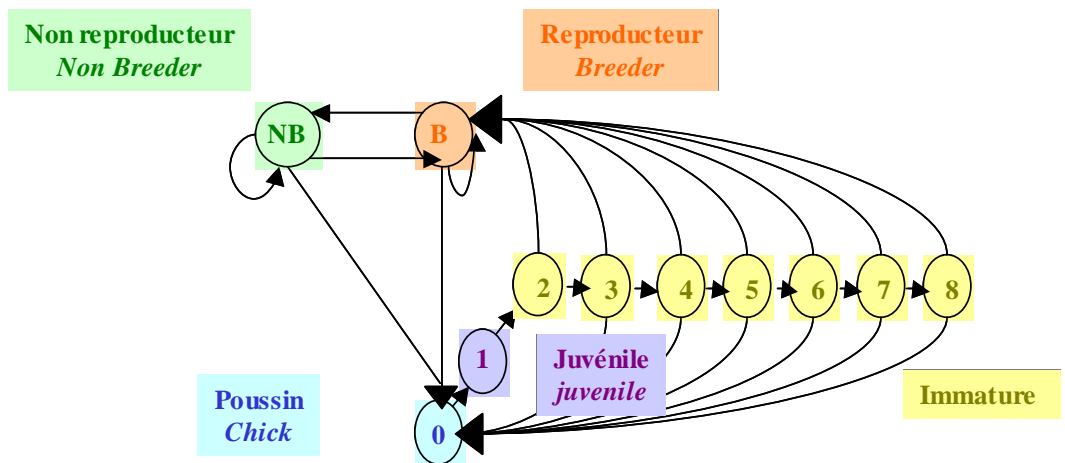




Pétrel des neiges
Snow petrel



Manchot empereur
Emperor penguin



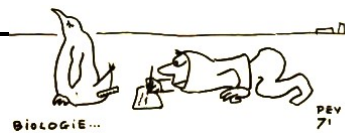
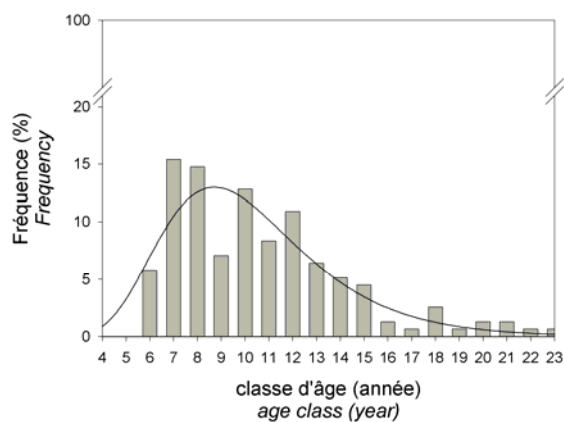


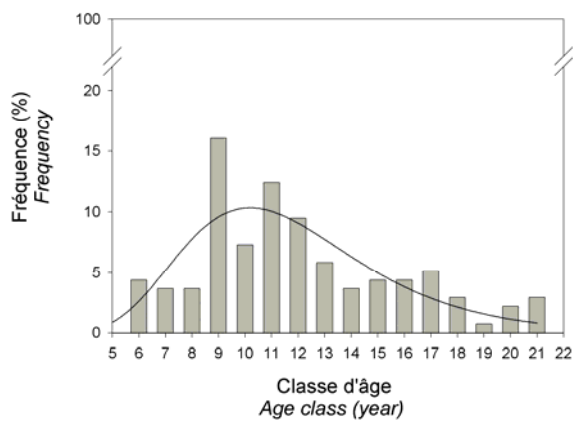
Figure III.2 : Distribution des âges de première reproduction (barres grises) et courbe de régression non-linéaire log-normale (ligne noire) pour (a) le fulmar antarctique, (b) le pétrel des neiges, et (c) le manchot empereur.

Distribution of age at first breeding (grey bars) and the non-linear regression log-normal (black line) for (a) the southern fulmar, (b) the snow petrel and (c) the emperor penguin.

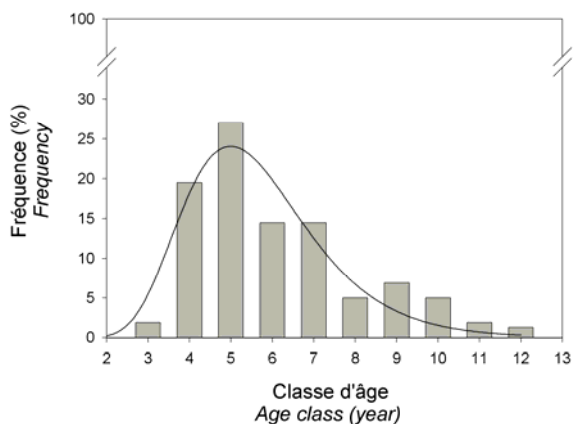
(a)



(b)



(c)





Le taux d'accroissement de la population prédit par un modèle linéaire et non dépendant du temps (c'est à dire que la matrice de transition est constante et calculée à partir des paramètres démographiques moyens), est très proche du taux d'accroissement observé pour les trois espèces (**Tableau III.1**). Il aurait été intéressant d'estimer les intervalles de confiance à l'aide des méthodes bootstrap (Fujiwara et Caswell 2001).

Tableau III.1 : Taux d'accroissement observé et prédit par un modèle de Leslie linéaire et non dépendant du temps pour les trois espèces étudiées.

Observed and predicted growth rate from a linear time invariant model (i.e. : constant matrix based on the mean matrix) for the three studied species.

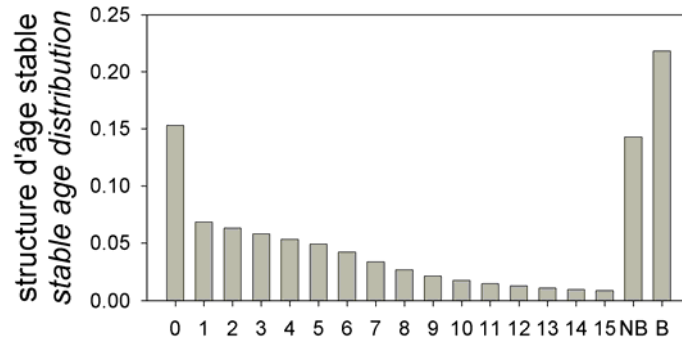
	Fulmar antarctique <i>Southern fulmar</i>	Pétrel des neiges <i>Snow petrel</i>	Manchot empereur <i>Emperor penguin</i>
Taux d'accroissement observé <i>Observed growth rate</i>	1.0046	0.9986	0.9990
Taux d'accroissement prédit <i>Predicted growth rate</i>	1.0117	1.0089	1.0012

La structure d'âge stable pour les trois espèces (vecteur propre droit de la matrice de transition, Caswell (2001) est présentée sur la **Figure III.3**. A partir de cette structure d'âge stable, les effectifs initiaux dans chaque classe d'âge sont calculés dans le cadre des modèles fonction du temps (analyse rétrospective § **III**).

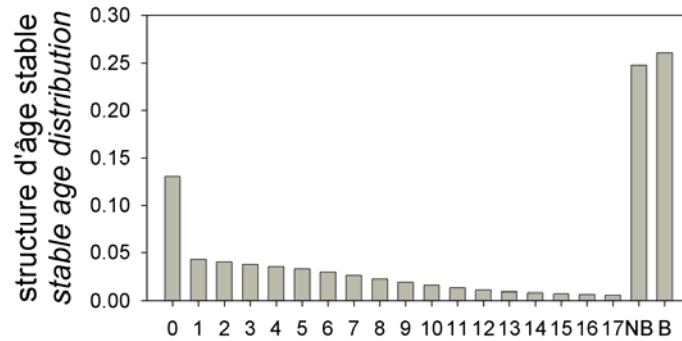


Figure III.3 : Structure d'âge stable calculée à partir du modèle de Leslie, linéaire non dépendant du temps, pour (a) le fulmar antarctique, (b) le pétrel des neiges et (c) le manchot empereur. *Stable age structure calculated from a linear time-invariant Leslie model, for (a) the southern fulmar, (b) the snow petrel and (c) the emperor penguin.*

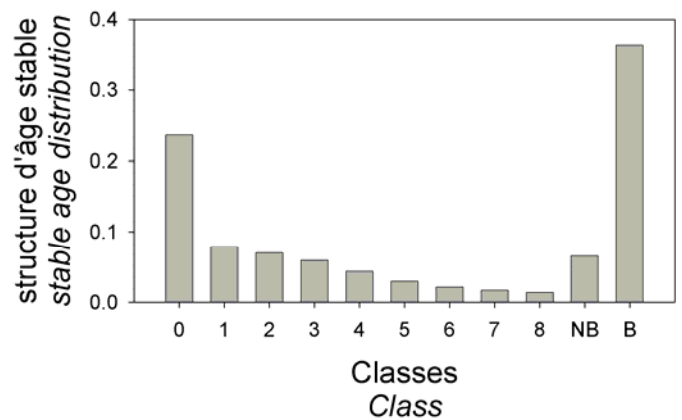
(a)



(b)



(c)





II. Analyse prospective

Afin d'étudier l'impact des changements des paramètres démographiques sur le taux d'accroissement de la population, une mesure de sensibilité : l'élasticité est utilisée. L'élasticité permet d'évaluer l'influence proportionnelle d'un trait démographique ou d'une transition du cycle de vie sur le taux d'accroissement de la population. Link et Doherty (2002) ont proposé d'autres mesures de la sensibilité pour les paramètres démographiques limités entre 0 et 1 (survies, proportions de reproducteur, et succès reproducteur dans le cas des trois espèces étudiées), qui aboutissent aux mêmes résultats qualitatifs que la mesure d'élasticité (Jenouvrier *et al.* en révision **Annexe 6**).

Les élasticités du taux d'accroissement de la population aux fécondités sont faibles pour les trois espèces (**Figure III.4**). Les élasticités du taux d'accroissement de la population aux transitions lors de la survie la première année en mer, et aux survies pendant la période juvénile sont identiques. Les élasticités du taux d'accroissement de la population aux probabilités de rester immature diminuent avec l'âge et sont maximales pour l'âge auquel le recrutement est maximum, pour les trois espèces. Pour les deux espèces de pétrels, les élasticités du taux d'accroissement de la population aux transitions associées aux reproducteurs potentiels (c.a.d. transitions entre les états reproducteurs, ou non reproducteurs ou de l'un à l'autre) sont très importantes. Tandis que pour le manchot empereur l'élasticité du taux d'accroissement de la population à la transition de rester reproducteur d'une année à l'autre est de loin la plus forte.

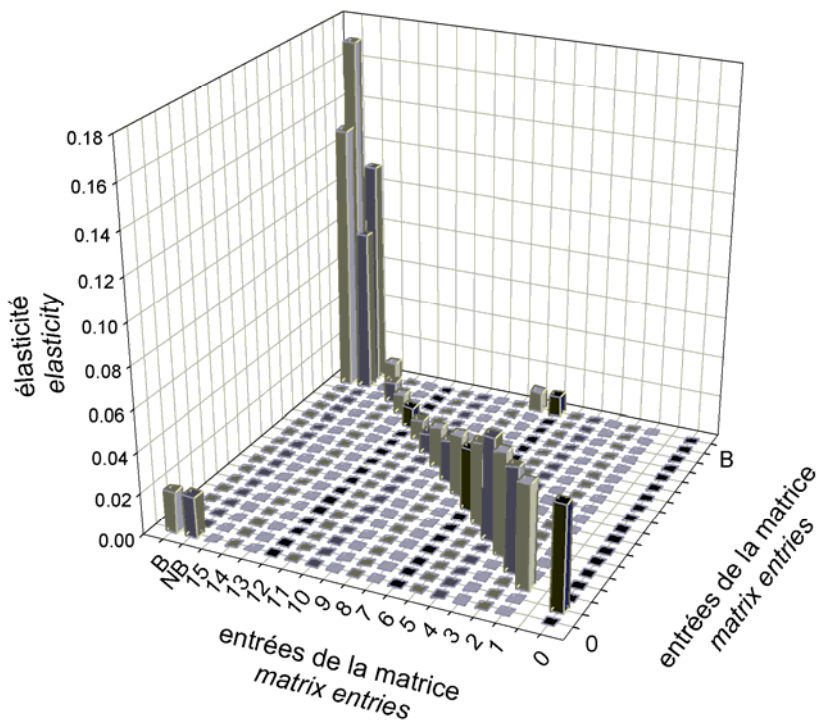
Pour les trois espèces, l'élasticité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte est très importante (**Figure III.5**), résultat classique pour des espèces longévives (Lebreton et Clobert 1991). Pour le fulmar antarctique et le manchot empereur, les élasticités du taux d'accroissement de la population à la survie la première année en mer, au succès reproducteur et à la proportion de reproducteurs sont similaires. L'élasticité du taux d'accroissement de la population à la proportion de reproducteurs est plus importante que les élasticités du taux d'accroissement de la population à la survie la première année en mer et au succès reproducteur, pour le pétrel des neiges. L'élasticité du taux d'accroissement de la population au taux d'immigration est relativement importante par rapport aux autres paramètres liés à la fécondité pour le pétrel des neiges.

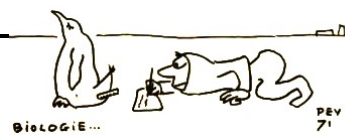


Figure III.4 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différentes transitions de la matrice calculées à partir du modèle de Leslie, linéaire non dépendant du temps, pour (a) le fulmar antarctique, (b) le pétrel des neiges et (c) pour le manchot empereur. Voir **Figure III.1** pour les légendes.

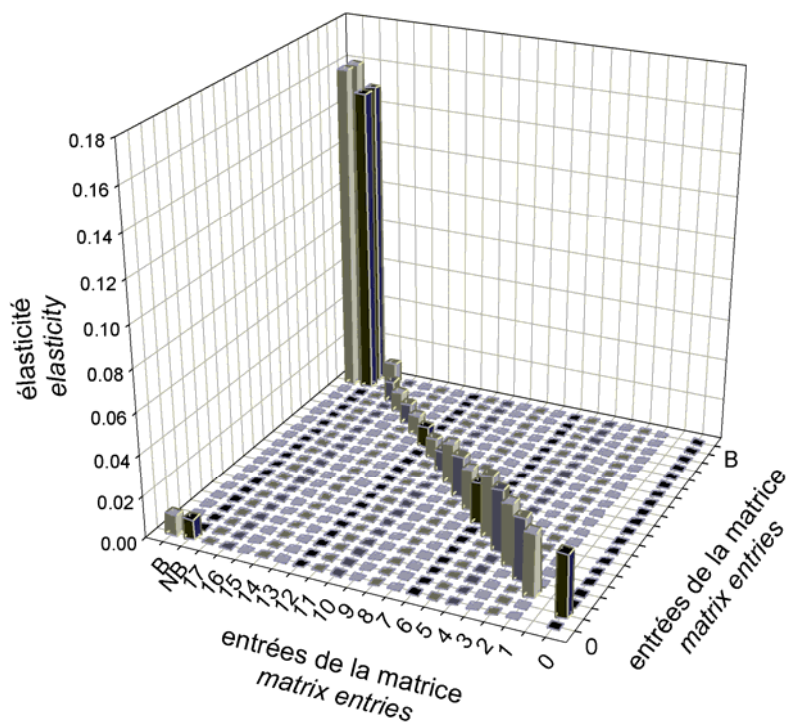
*Elasticities of population growth rate to the different matrix transitions calculated from a linear time-invariant Leslie model, for (a) the southern fulmar, (b) the snow petrel and (c) the emperor penguin. Same legends as **Figure III.1**.*

(a)





(b)



(c)

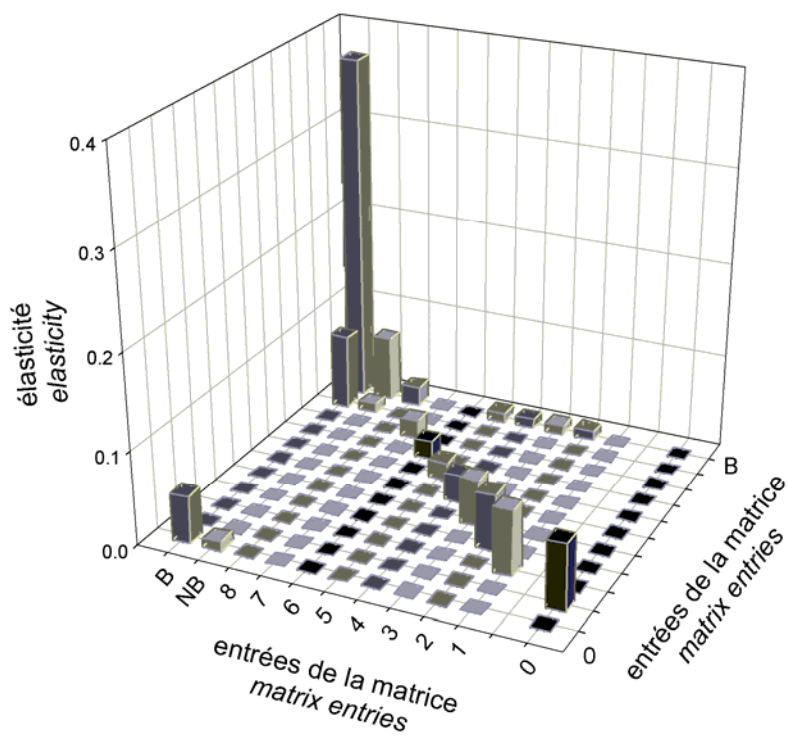
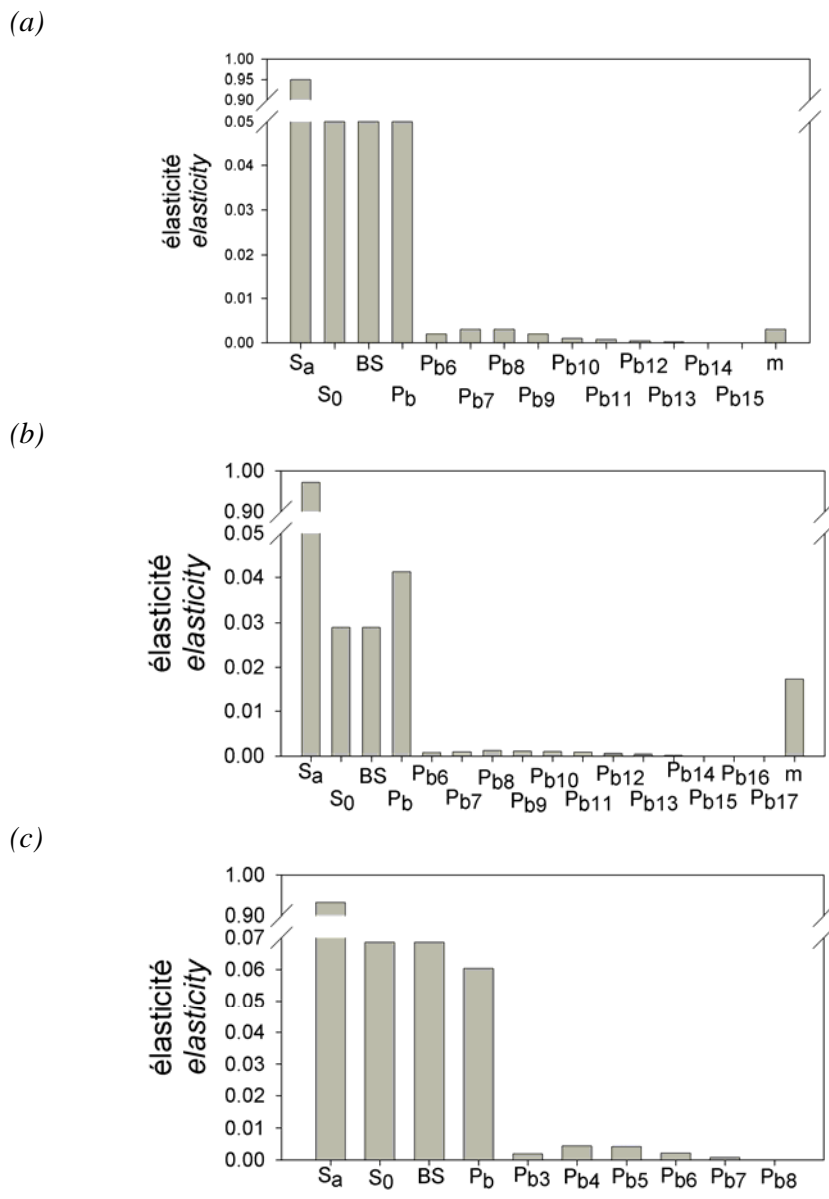




Figure III.5 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différents paramètres démographiques calculées à partir du modèle de Leslie, linéaire non dépendant du temps, pour (a) le fulmar antarctique, (b) le pétrel des neiges et (c) pour le manchot empereur. Voir **Figure III.1** pour les légendes.

*Elasticities of population growth rate to the different demographic parameters calculated from a linear time-invariant Leslie model, for (a) the southern fulmar, (b) the snow petrel and (c) the emperor penguin. Same legends as **Figure III.1**.*





III. Analyse rétrospective

L'analyse rétrospective pour le fulmar antarctique est exposée en **Annexe 5**. Afin de présenter des résultats équivalents pour les trois espèces, les variations de la survie adulte du fulmar antarctique sont prises en compte dans les modèles, même si celles-ci sont faibles (**Annexe 4**). De plus, seule la période entre 1964 et 1987 est considérée car tous les paramètres démographiques sont estimables. En effet, la survie la première année en mer n'est estimable que jusqu'en 1986, car de 1986 à 2002 les poussins marqués ne sont pas encore susceptibles d'être tous revenus à la colonie pour se reproduire (**Annexe 4**). Dans les analyses présentées en **Annexe 5**, la survie la première année en mer est supposée constante après 1986, fixée à sa valeur moyenne. Seul l'intervalle entre 1968 et 1984 est considéré pour le pétrel des neiges et entre 1971 et 1978 pour le manchot empereur car tous les paramètres démographiques sont estimables pendant ces périodes (**Annexe 6**).

Pour les deux espèces de pétrels, le modèle linéaire où les variations des paramètres démographiques sont prises en compte prédit correctement les variations du nombre de couples et de poussins (**Figure III.6 et III.7**). Cependant le nombre de couples de pétrels des neiges est sur-estimé en 1974, 1975 et de 1977 à 1982 et du nombre de poussins de 1979 à 1982. Pour le manchot empereur, le nombre de couples prédit par le modèle est généralement plus faible que le nombre observé (**Figure III.8**), par contre le modèle prédit relativement bien le nombre de poussins observés à la colonie. Les estimations de survie adulte sont donc probablement sous-évaluées (**Annexe 6**), bien que le taux de perte de bague estimé à 5.8% à partir des doubles marquages (**Annexe 6**) soit pris en compte. Si le taux de perte de bague est fixé à 10%, les nombres de couples et de poussins prédits par le modèle sont proches des nombres observés (**Figure III.9**).

Un résultat très intéressant qui découle de l'utilisation des modèles démographiques est la possibilité d'avoir une estimation des variations de classes non observables, comme le nombre de non reproducteurs, le nombre de juvéniles, le nombre d'immatures et l'effectif total de la population. Ainsi, le nombre total de reproducteurs potentiels (somme du nombre de reproducteurs et non reproducteurs) présente peu de variations en comparaison avec le nombre de reproducteurs observés à la colonie pour les deux espèces de pétrels (**Figure III.6 et III.7 e, droite**). Ainsi, les fortes fluctuations du nombre de couples observés à la colonie sont principalement liées à la décision de se reproduire pour ces deux espèces. Le nombre de reproducteurs potentiels présente une tendance générale à l'augmentation. Toutefois le nombre de reproducteurs potentiels diminue

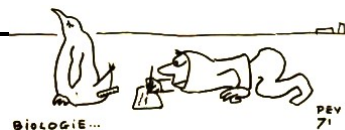


fortement au début des années 1980. Par contre, pour le manchot empereur, le nombre de couples observés à la colonie et le nombre de reproducteurs potentiels présentent sensiblement les mêmes variations, c'est à dire une forte chute des effectifs de 1971 à 1978 (**Figure III.8 e**).

Le nombre d'immatures (ici au sens large car les juvéniles sont aussi considéré) chute à la fin des années 1970 pour les deux espèces de pétrels (**Figure III.6 et III.7 e, droite**). Cette chute est probablement liée à une faible proportion de reproducteurs en 1976, faible survie la première année en mer et faible succès reproducteur à la fin des années 1970. Les effets de cette diminution de la fécondité sont visibles sur le nombre d'immatures prédit par les modèles qui prennent en compte les variations temporelles de la proportion de reproducteurs, de la survie la première année en mer et du succès reproducteur (**Figure III.6 et III.7 b et c, droite**). Pour le manchot empereur, tout comme le nombre de couples et le nombre de reproducteurs potentiels, le nombre d'immatures chute aussi (**Figure III.8**). Ceci est dû au fait que la survie adulte diminue et que les immatures et juvéniles survivent avec la même probabilité que les adultes. Afin de confirmer une chute des effectifs d'immatures, il est donc nécessaire d'avoir une estimation de leur survie.

Afin de comprendre quels sont les paramètres démographiques dont les variations ont le plus d'impact sur les fluctuations du nombre de couples et du nombre de poussins, les effectifs prédits par les modèles tenant compte des variations temporelles de chaque paramètre démographique sont comparés graphiquement (**Figure III.6, III.7 et III.8, a, b, c et d**). Il aurait été intéressant de calculer la sensibilité et l'élasticité du nombre de couples observés aux différents paramètres démographiques. Le modèle qui considère uniquement les fluctuations de la proportion de reproducteurs (**Figure III.6 et III.7, d**) prédit correctement le nombre de couples observés pour les deux espèces de pétrels, mais pas pour le manchot empereur. Seul le modèle qui prend en compte les variations de la survie adulte permet de prédire la tendance à la diminution du nombre de couples de manchots empereurs, sans pour autant prédire correctement les variations autour de cette tendance (**Figure III.8 a**).

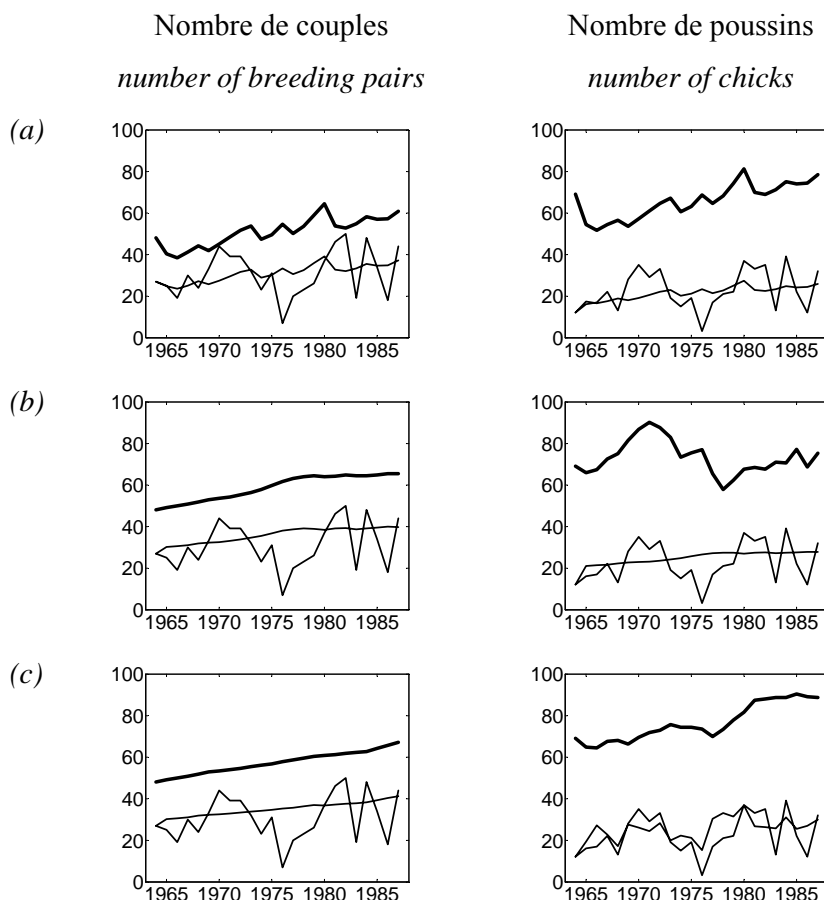
Pour les modèles où la proportion de reproducteurs ou le succès reproducteur varie (**Figure III.6 et III.7, c et d**), les fluctuations du nombre de poussins sont relativement bien prédites en comparaison aux autres modèles pour les pétrels (**Figure III.6 et III.7, a et b**). Par contre pour le manchot empereur, seule la considération des variations du succès reproducteur dans le modèle permet de prédire convenablement le nombre de poussins (**Figure III.8 d**).

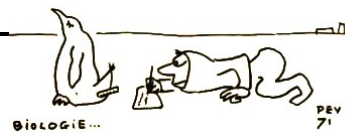


Une analyse rétrospective *sensus* Caswell (2001) sera appliquée, c'est à dire l'utilisation des « Life Table Responses Experiments » dans le prochain paragraphe, sur les cycles de vie réduits par souci de simplicité car les matrices de transition présentées ici sont de tailles trop importantes (11, 18 et 20 classes).

Figure III.6 : Variations annuelles du nombre de couples (à gauche) et du nombre de poussins (à droite) pour le fulmar antarctique de 1964 à 1986. Les modèles linéaires dépendant du temps tiennent compte des fluctuations temporelles de (a) la survie adulte, (b) la survie la première année en mer, (c) du succès reproducteur, (d) de la proportion de reproducteurs, et (e) de tous les paramètres démographiques. Les effectifs observés sont représentés en pointillés et les effectifs prédits par une ligne pleine. Le nombre de recrues (somme des reproducteurs et non reproducteurs, à gauche) et le nombre d'immatures (incluant aussi les juvéniles, à droite) prédits par le modèle sont symbolisés par la ligne épaisse.

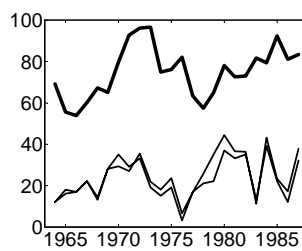
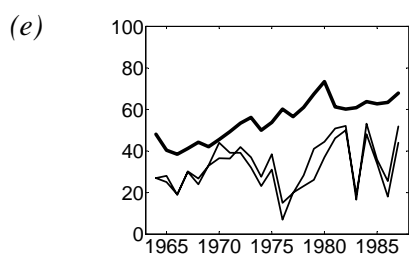
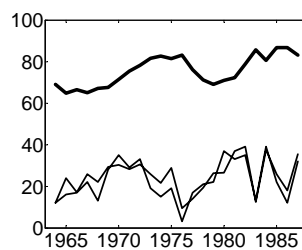
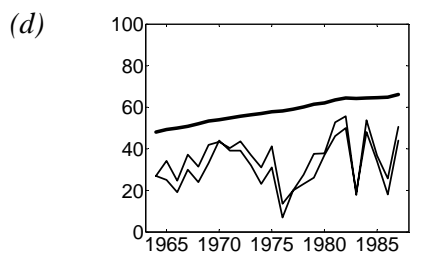
Annual variation of the number of breeding pairs (left panel) and chicks (right panels) for the southern fulmar between 1964 and 1986. Linear time-varying models take into account the temporal variation of (a) adult survival, (b) survival during the first year at sea, (c) breeding success, (d) proportion of breeders and (e) all demographic parameters. The observed number of breeding pairs is the dotted line, whereas the number predicted by matrix models is the thick line. For left panels, the thick line indicate the number of recruited pairs (sum of breeding pairs and non breeding pairs that have recruited) whereas for right panels it designate the immatures.





Nombre de couples
number of breeding pairs

Nombre de poussins
number of chicks



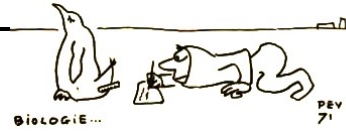


Figure III.7 : Variations annuelles du nombre de couples (à gauche) et du nombre de poussins (à droite) pour le pétrel des neiges de 1968 à 1984. Les légendes sont les mêmes que celles de la Figure III.6.

Annual variation of the number of breeding pairs (left panel) and chicks (right panels) for the snow petrel between 1968 and 1984. Same legends as Figure III.6.

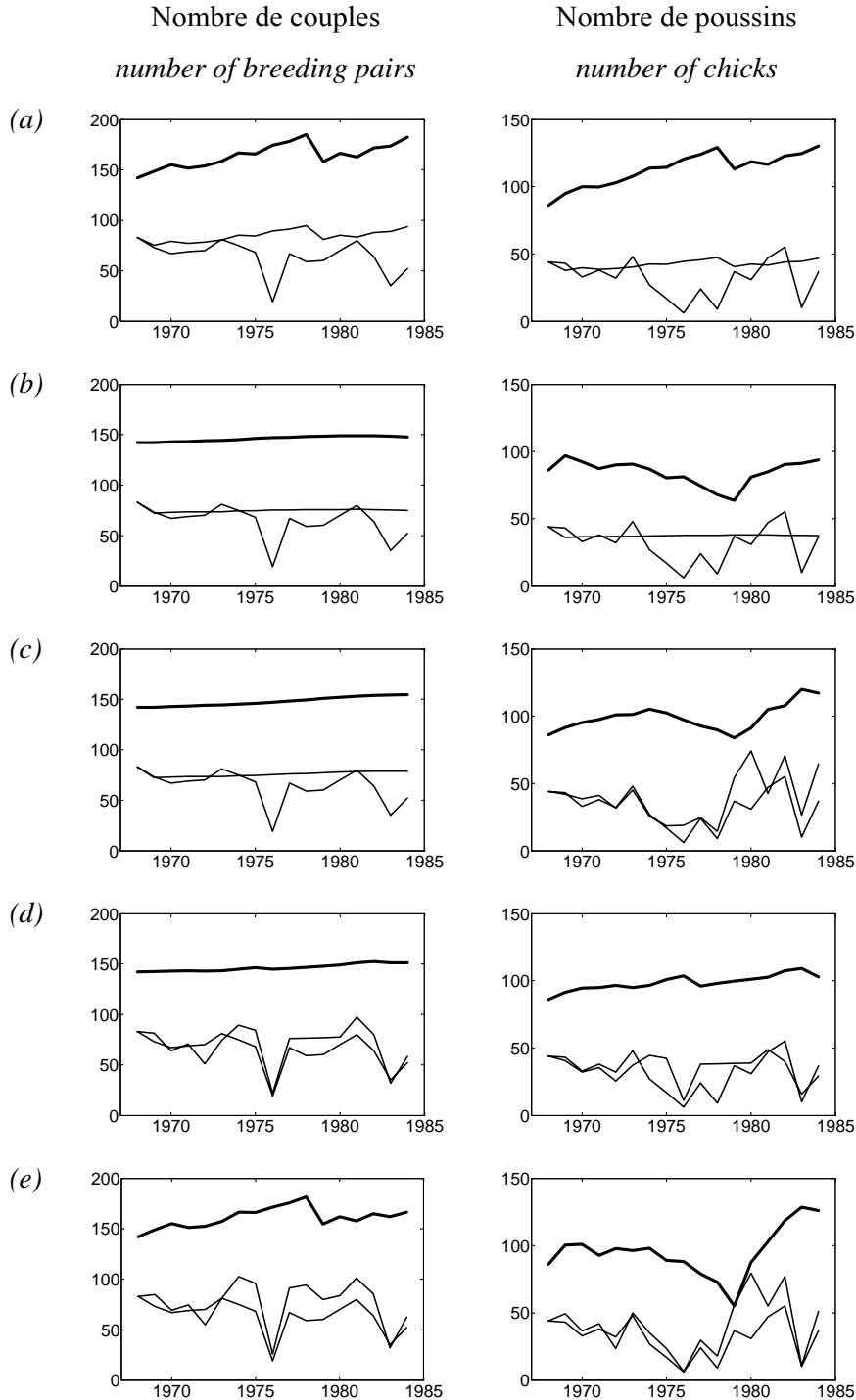




Figure III.8 : Variations annuelles du nombre de couples (à gauche) et du nombre de poussins (à droite) pour le manchot empereur de 1971 à 1978. Les légendes sont les mêmes que celles de la Figure III.6.

Annual variation of the number of breeding pairs (left panel) and chicks (right panels) for the emperor penguin. Same legends as Figure III.6.

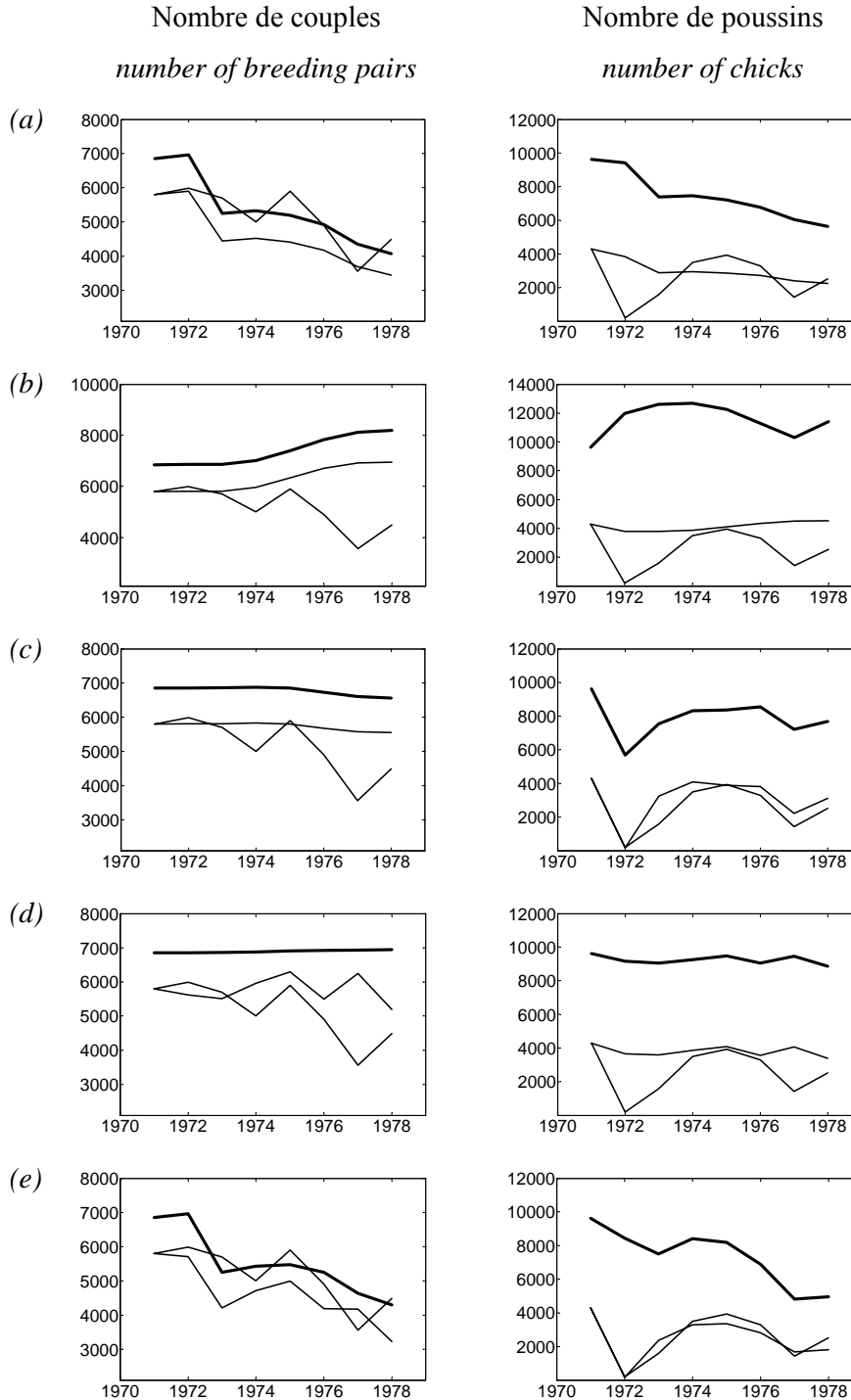
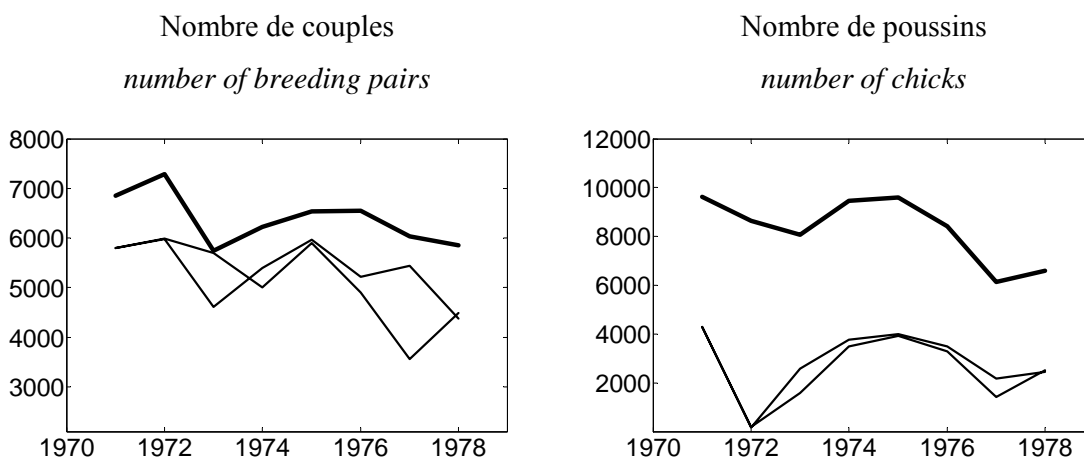




Figure III.9 : Variations annuelles du nombre de couples (à gauche) et du nombre de poussins (à droite) pour le manchot empereur de 1971 à 1978. Le modèle tient compte des variations de tous les paramètres démographiques, et les estimations de survie adulte sont corrigées par un taux de perte de bague de 10% au lieu de 5.8% dans les analyses précédentes (**Annexe 6**). Les légendes sont les mêmes que celles de la Figure III.6.

*Annual variation of the number of breeding pairs (left panel) and chicks (right panels) for the emperor penguin. The model take into account the temporal variations of all demographic parameters, and adult survival estimates were corrected by 10% tag loss instead of 5.8% (**Annex 6**). Same legends as Figure III.6.*



IV. Comparaison des réponses démographiques des espèces

Afin de comparer les stratégies démographiques entre espèce, il convient d'utiliser un cycle de vie identique en terme de structure de classes (J. Clobert, *communication personnelle*) (§A). Des analyses prospectives (§B) et rétrospectives (§C) basées sur le cycle de vie réduit sont présentées ensuite.

A. Réduction du cycle de vie

Par souci de concision, les cycles de vie des espèces décrits précédemment sont réduits au maximum, tout en gardant le maximum d'informations. Un cycle de vie construit sur des comptages avant la reproduction est donc considéré, c'est à dire que la classe poussin est supprimée, et que la fécondité est désormais fonction de la survie la première année en mer (**Figure III.10**). Les nombreuses classes d'immatures à partir de six ans (**Figure III.10**) sont aussi réduites en une seule classe (**Figure III.10**). Il n'est pas possible de réduire plus le cycle de vie en terme de classes d'âge, car pour les deux espèces de pétrels, l'âge minimum de première reproduction est de six ans.

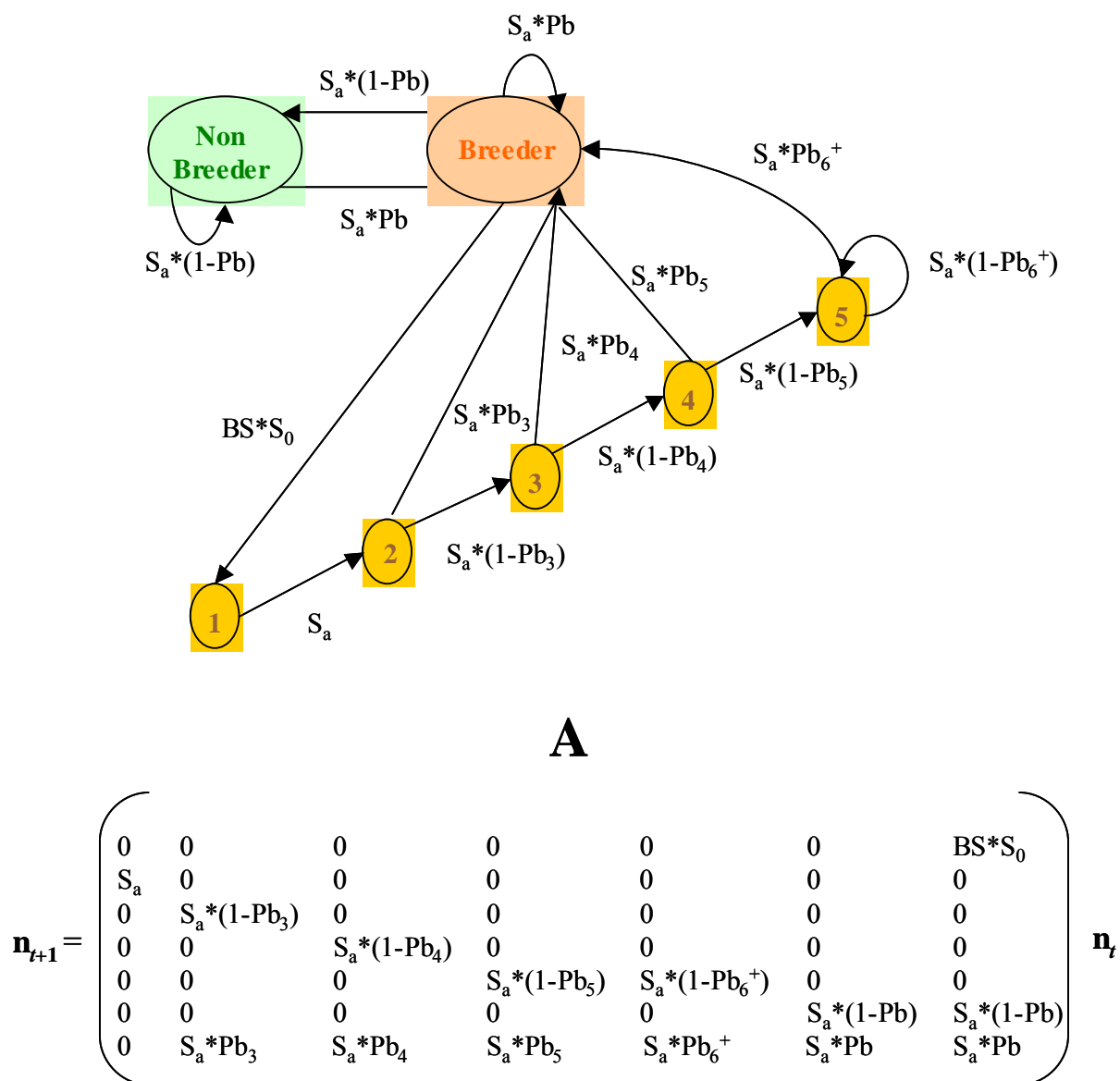


Figure III.10 : Haut : Cycle de vie réduit du fulmar antarctique, du pétrel des neiges et du manchot empereur.

Bas : Les effectifs dans chaque classe, décrits par le vecteur \mathbf{n} , au temps $t+1$, sont obtenus par le produit entre la matrice de transition \mathbf{A} et les effectifs au temps t . Le pas de temps entre chaque intervalle est de 1 an.

Upper figure : Lifetime cycle graph for the southern fulmar, the snow petrel and the emperor penguin.

Lower figure : Population projection matrix \mathbf{A} is multiplied to $\mathbf{n}(t)$, a vector describing the state of the population at time t , to obtain the state of the population at $t+1$. The projection interval (from t to $t+1$) is 1 year.





Cette réduction n'entraîne pas des modifications importantes des résultats prospectifs et rétrospectifs abordés précédemment. D'un point de vue prospectif, les taux d'accroissement prédits sont proches de ceux observés et de ceux calculés précédemment (**Tableau III.2**). D'un point de vue rétrospectif, les fluctuations du nombre de couples prédit par le modèle considérant la variabilité de tous les paramètres démographiques (**Figure III.11**), sont proches de celles observées et du nombre prédit par le modèle basé sur les cycles de vie précédents (**Figure III.6, III.7, III.8**), pour les trois espèces. Pour le pétrel des neiges, la surestimation du nombre de couples est beaucoup plus faible.

Tableau III.2 : Taux d'accroissement observé et prédit par un modèle de Leslie linéaire et non dépendant du temps basé sur le cycle réduit des trois espèces étudiées.
Observed and predicted growth rate from a linear time invariant model (i.e. : constant matrix based on the mean matrix) based on the reduced life cycle for the three studied species.

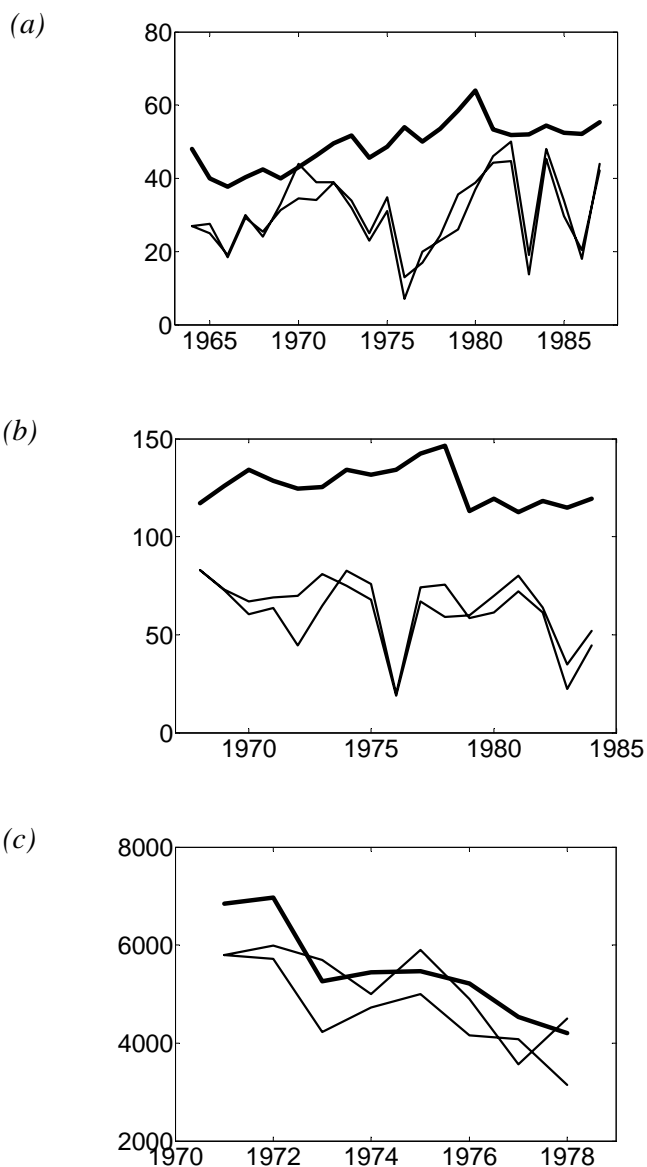
	Fulmar antarctique <i>Southern fulmar</i>	Pétrel des neiges <i>Snow petrel</i>	Manchot empereur <i>Emperor penguin</i>
Taux d'accroissement observé <i>Observed growth rate</i>	1.0046	0.9986	0.9990
Taux d'accroissement prédit <i>Predicted growth rate</i>	1.0043	1.0104	0.9978

Les analyses prospectives et rétrospectives sont abordées dans Jenouvrier *et al.* (*en révision*, **Annexe 6**) pour le pétrel des neiges et le manchot empereur.



Figure III.11 : Variations annuelles du nombre de couples pour (a) le fulmar antarctique de 1964 à 1986, (b) le pétrel des neiges entre 1968 et 1984 et (c) le manchot empereur entre 1971 et 1978. Le modèle basé sur le cycle de vie réduit des espèces considère les fluctuations temporelles de tous les paramètres démographiques. Les légendes sont identiques à celle de la Figure III.6 (à droite).

Annual variation of the number of breeding for (a) the southern fulmar between 1964 and 1986, (b) the snow petrel between 1968 et 1984 and (c) the emperor penguin between 1971 and 1978. The model based on the reduced life cycle of the three species take into account the temporal variation of all demographic parameters. The legends are the same as Figure III.6 (right panel).





B. Analyse prospective

L'élasticité du taux d'accroissement de la population de manchots empereurs à la transition de rester dans l'état reproducteur (noté a_{77} , Caswell (2001) est deux fois plus importante (39%, **Tableau III.3**) que pour les deux autres espèces de pétrels (20% pour le fulmar et 17% pour le pétrel des neiges, **Tableau III.3**). Par contre l'élasticité du taux d'accroissement de la population à la transition de rester dans l'état non reproducteur (noté a_{66}) est très faible pour le manchot empereur (1%) par rapport aux élasticités pour les deux autres espèces de pétrels (8% pour le fulmar et 14% pour le pétrel des neiges). Les élasticités du taux d'accroissement de la population aux transitions entre l'état reproducteur et non reproducteur (notés a_{76} et a_{67}), sont faibles pour le manchot empereur (7%), et plus importantes pour le fulmar antarctique (13%) et le pétrel des neiges (16%). Ainsi plus la proportion de reproducteurs est importante, moins l'influence de la classe de reproducteurs est importante sur le taux d'accroissement de la population. A l'inverse, l'impact de la classe de non reproducteurs augmente, ainsi que l'influence des transitions entre reproducteurs et non reproducteurs.

L'élasticité du taux d'accroissement de la population de manchots empereurs à la transition de rester dans l'état immature à l'âge de 6 ans et plus (c.a.d. des individus qui ont la possibilité de se reproduire à partir de 6 ans, mais qui n'ont pas encore tenté de première reproduction, noté a_{55}) est deux fois plus faible (10%) que pour les deux autres espèces (21% pour le fulmar et 19% pour le pétrel des neiges). En effet la plupart des manchots se sont déjà reproduit à partir de 6 ans (73% d'après la distribution de l'âge de première reproduction, **Figure III.5**), tandis que les fulmars et pétrels des neiges commencent à se reproduire pour la première fois (**Figure III.5**). Les élasticités du taux d'accroissement de la population de manchots empereurs aux probabilités de rester dans l'état d'immature à l'âge de 3 ans, 4 ans et 5 ans sont respectivement 6%, 4% et 3% (notés respectivement a_{32} , a_{43} et a_{54}). L'élasticité du taux d'accroissement de la population à la transition « se reproduire pour la première fois à l'âge de 6 ans et plus » (noté a_{75}), est relativement similaire entre les espèces (4% pour le fulmar, 3% pour le pétrel des neiges et le manchot empereur). Les élasticités du taux d'accroissement de la population de manchots empereurs aux transitions « se reproduire pour la première fois à l'âge de 3 ans, 4 ans et 5 ans » (noté respectivement a_{72} , a_{73} et a_{74}) sont faibles (respectivement 0.7%, 2% et 2%).



L'élasticité du taux d'accroissement de la population à la fécondité (noté a_{17}) est plus importante pour le manchot empereur (7%) que pour le fulmar (4%) et le pétrel des neiges (3%).

Les élasticités du taux d'accroissement de la population aux transitions entre états juvéniles (notés respectivement a_{21} , a_{32} , a_{43} et a_{54}) pour les deux espèces de pétrels sont relativement faibles (4% pour le fulmar et 3% pour le pétrel des neiges).

L'élasticité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte est très forte pour les trois espèces (**Figure III.12**). Les valeurs sont similaires pour les deux espèces de pétrels (96% pour le fulmar et 97% pour le pétrel des neiges), et légèrement plus faibles pour le manchot empereur (93%). Les élasticités du taux d'accroissement de la population aux autres paramètres démographiques sont très faibles ($\geq 6\%$, **Figure III.12**). Pour le manchot empereur, les élasticités du taux d'accroissement de la population au succès reproducteur et à la proportion de reproducteurs dominant (6%), tandis que pour le pétrel des neiges l'élasticité du taux d'accroissement de la population à la proportion de première reproduction à partir de 6 ans est la plus importante (4%) en comparaison aux autres paramètres démographiques (hormis la survie adulte). L'élasticité du taux d'accroissement de la population à la proportion de reproducteur est très faible pour le pétrel des neiges en comparaison aux deux autres espèces. Pour le fulmar antarctique c'est l'élasticité du taux d'accroissement de la population à la proportion de reproducteurs (5%) qui s'impose après celle de la survie adulte. Pour les deux espèces de pétrels les élasticités du taux d'accroissement de la population à la survie la première année en mer et au succès reproducteur sont autour de 4% et 3% respectivement.

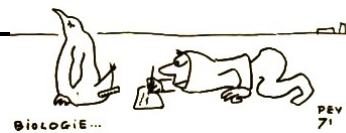


Tableau III.3 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différentes transitions de la matrice pour (a) le fulmar antarctique, (b) le pétrel des neiges et (c) pour le manchot empereur.
Elasticities of population growth rate to the different transitions matrix for (a) the southern fulmar, (b) the snow petrel and (c) the emperor penguin.

(a) Matrice d'élasticité du fulmar antarctique :

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0417 \\ 0.0417 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0417 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0417 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0417 & 0.2087 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.084 & 0.1292 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0417 & 0.1292 & 0.1988 \end{pmatrix}$$

(b) Matrice d'élasticité du pétrel des neiges (**Annexe 6**) :

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0288 \\ 0.0288 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0288 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0288 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0288 & 0.1926 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1443 & 0.1583 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0288 & 0.1583 & 0.1735 \end{pmatrix}$$

(c) Matrice d'élasticité du manchot empereur (**Annexe 6**) :

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0694 \\ 0.0694 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0625 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.045 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0279 & 0.0968 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0144 & 0.0754 \\ 0 & 0.0069 & 0.0175 & 0.017 & 0.0279 & 0.0754 & 0.3944 \end{pmatrix}$$

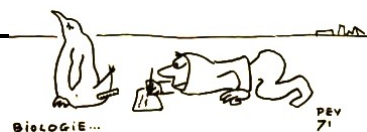
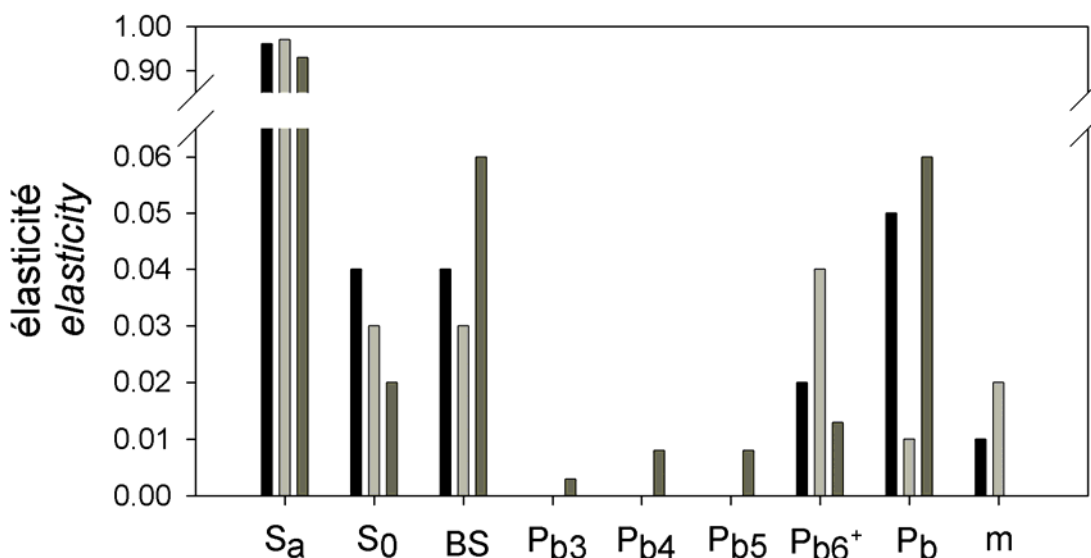


Figure III.12 : Elasticités du taux d'accroissement de la population aux différents paramètres démographiques calculées à partir du modèle de Leslie réduit. Les barres noires représentent les élasticités pour le fulmar antarctique, les gris claires pour le pétrel des neiges et les gris foncées pour le manchot empereur. Voir la Figure III.1 pour les légendes.

Elasticities of population growth rate to changes in the demographic parameters calculated from the reduced Leslie model. Black bars stand for the southern fulmar, light gray bars for the snow petrel and darkness gray bars for the emperor penguin. Same legends as Figure III.1.



C. Analyse rétrospective type « Life Time Response Experiments »

Les analyses présentées ici se focalisent sur des périodes où le maximum de paramètres démographiques sont estimables, c'est à dire 1964-1985 pour le fulmar antarctique, 1968-1984 pour le pétrel des neiges et 1971-1977 pour le manchot empereur. Pendant ces périodes, les fluctuations annuelles de la proportion d'individus qui se reproduisent pour la première fois à l'âge de 6 et plus n'ont pas été estimées. En **Annexe 6**, les analyses sur différentes périodes où ce paramètre peut être estimé sont présentées. Par contre, les variations de la proportion de manchots empereurs qui se reproduisent pour la première fois à l'âge 3, 4 et 5 ans ne peuvent pas être estimées.

Les transitions entre l'état reproducteur et non reproducteur (a_{76} et a_{67}), la transition de rester dans l'état reproducteur (a_{77}) ou l'état non reproducteur (a_{66}), et la fécondité (a_{77}), présentent les plus fortes variations (variances en diagonale de la matrice des covariances des entrées de la matrice de transition : **Figure III.13 a**) pour les deux espèces de pétrels. Les covariances les plus importantes sont entre les entrées de la matrice de transition reliées au pool potentiel de



reproducteurs recrutés : a_{76} , a_{67} , a_{77} et a_{66} pour les deux espèces de pétrels. Ceci est dû à la structure de notre cycle de vie, où la probabilité de se reproduire est l'inverse de celle de ne pas se reproduire (**Figure III.10**), du fait que la survie adulte soit supposée identique pour les individus de la classe de reproducteurs et de non reproducteurs. La fécondité ne contribue pas à la variance du taux d'accroissement de la population, mais les entrées de la matrice reliées au pool potentiel de reproducteurs recrutés : a_{76} , a_{67} , a_{77} et a_{66} et leurs covariances contribuent fortement aux fluctuations du taux d'accroissement de la population pour les deux espèces de pétrels (**Figure III.13 b**).

A l'inverse, pour le manchot empereur, la fécondité (a_{17}) est le paramètre démographique de loin le plus variable (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6** : *Figure 3 a*), qui contribue le plus à la variance du taux d'accroissement de la population (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6** : *Figure 3 b*). La transition de rester dans l'état reproducteur (a_{77}) présente aussi une forte contribution aux fluctuations du taux d'accroissement de la population, malgré une faible variabilité. La covariance entre ces deux transitions (a_{17} et a_{77}), contribue aussi aux variations du taux d'accroissement de la population. Les transitions a_{76} , a_{67} , et a_{66} sont peu variables et ne présentent pas de contribution importante à la variance du taux d'accroissement de la population.

Les fluctuations annuelles de la proportion d'individus qui se reproduisent à l'âge i (P_{bi}) n'ont pas été estimées, et seules les variations de survie adulte sont prises en compte dans les transitions a_{55} , a_{75} pour les deux espèces de pétrels, et a_{32} , a_{43} , a_{45} , a_{55} , a_{72} , a_{73} , a_{74} et a_{75} pour le manchot empereur. L'élasticité du taux d'accroissement de la population à a_{55} est importante pour les trois espèces, mais les analyses présentées en **Annexe 6** montrent que la variabilité de cette transition reste faible et contribue peu à la variance du taux d'accroissement de la population.

En terme de paramètres démographiques, c'est la survie adulte qui contribue le plus aux fluctuations du taux d'accroissement de la population pour les trois espèces (**Figure III.13 d**, Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6** : *Figure 3 d*), alors que la survie adulte présente peu de variations par rapport aux autres paramètres démographiques, surtout pour les deux espèces de pétrels (**Figure III.13 c**, Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6** : *Figure 3 c*). Le succès reproducteur est le paramètre le plus variable pour le pétrel des neiges et le manchot empereur. La proportion de reproducteurs présente la variance la plus importante pour le fulmar antarctique, suivie de la survie la première année en mer. Les fluctuations de ces paramètres sont plus faibles pour le pétrel des neiges. Pour les deux espèces de pétrels, malgré la forte variabilité de la proportion de reproducteurs, du succès reproducteur, et de la survie la première année en mer, ces

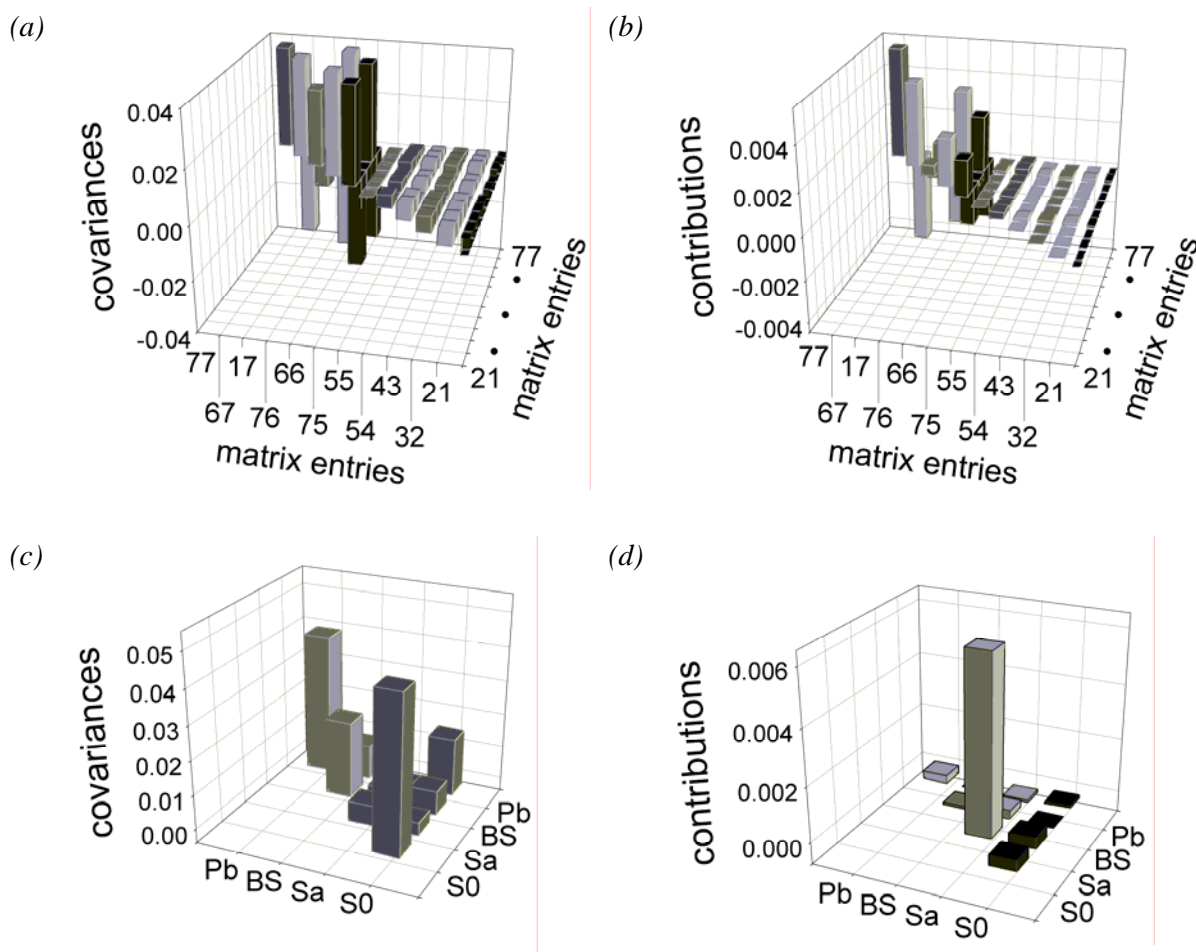


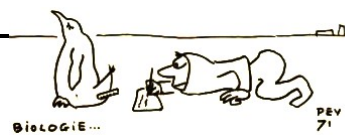
paramètres contribuent très faiblement à la variance du taux d'accroissement de la population. Pour le manchot empereur, une partie de la variation du succès reproducteur et de sa covariance avec la survie adulte contribue de manière non négligeable aux fluctuations du taux d'accroissement de la population (6 fois moins et 3 fois moins respectivement par rapport à la survie adulte).

Figure III.13 : (a) Covariances entre les éléments de la matrice de transition. (b) Contribution de chaque paire des entrées de la matrice de transition à la variance du taux d'accroissement de la population. (c) Les covariances entre les paramètres démographiques et (d) leur contribution à la variance du taux d'accroissement de la population.

(a) Covariances of the matrix elements over 24 year for the southern fulmar. (b) Contributions of each pair of matrix entries to the variance of population growth rate. (c) The covariances among the lower-level parameters and (d) their contribution the variance of population growth rate.

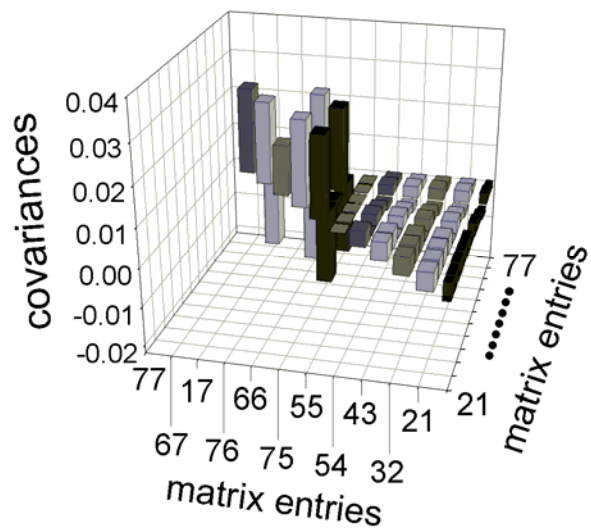
Fulmar antarctique



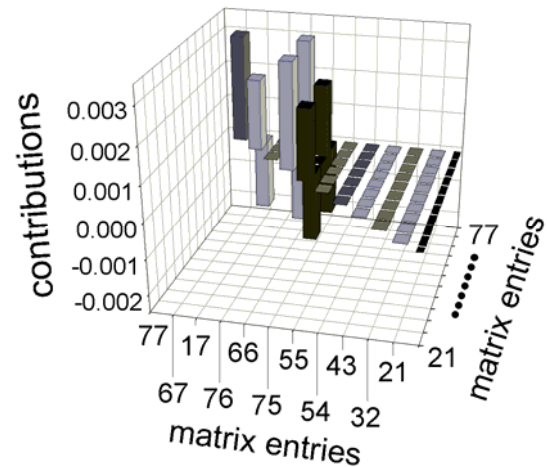


Pétrel des neiges

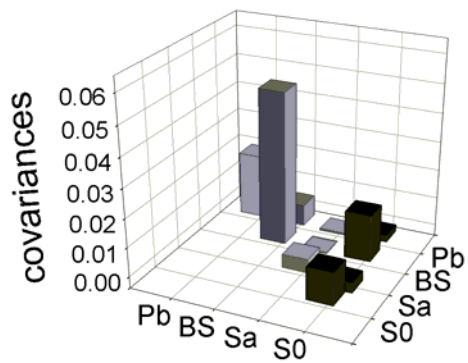
(a)



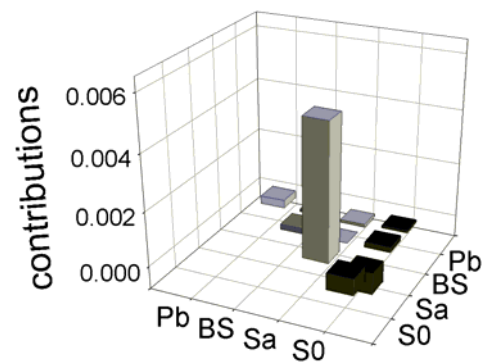
(b)

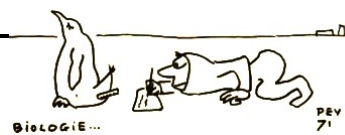


(c)



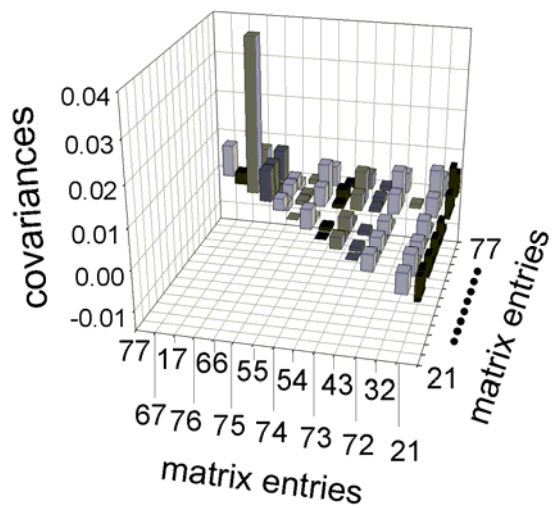
(d)



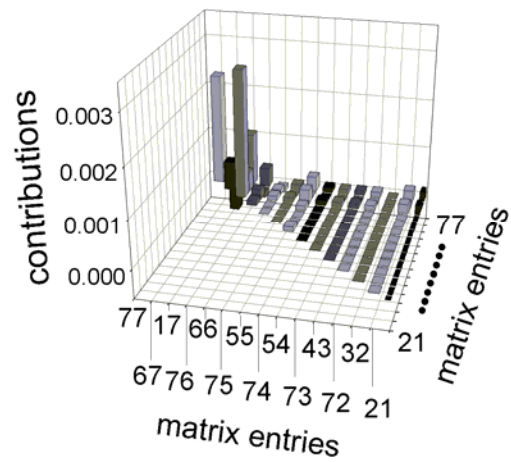


Manchot empereur

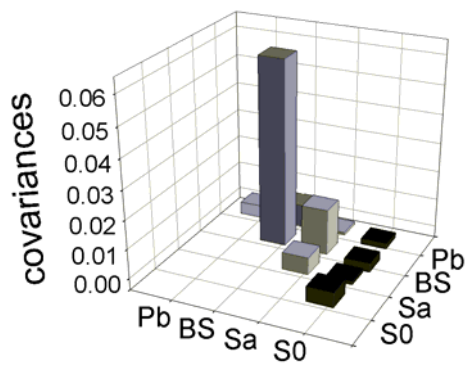
(a)



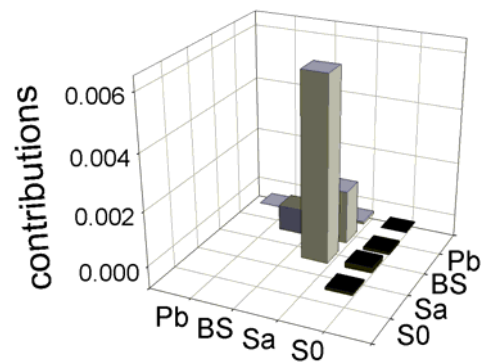
(b)



(c)



(d)





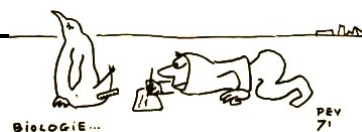
V. Modélisation de la dynamique de la population de manchots empereurs

Afin de comprendre pourquoi la population de manchots empereurs ne recouvre pas ses effectifs antérieurs à la forte chute de 50% entre 1976 et 1982, les variations temporelles de la survie adulte, et / ou du succès reproducteur sont prises en compte entre 1962 et 2002 dans les modèles. Ces paramètres démographiques ont la plus forte contribution aux fluctuations du taux d'accroissement de la population. La survie adulte étant estimée entre 1971 et 1999, les valeurs qui n'ont pas été estimées sont fixées à la valeur moyenne corrigée par un taux de perte de bague de 10%. En effet, la prise en compte du taux de perte de bague à 10% dans un modèle où les variations temporelles de la survie adulte et du succès reproducteur sont considérées, permet d'obtenir un nombre de couples prédit proche de celui observé (**Figure III.14 b**), par rapport à un modèle où la survie est corrigée à un taux de perte de bague de seulement 5.8% (**Figure III.14 a**).

Si uniquement les variations de la survie adulte sont considérées, le nombre de couples prédit augmente à la fin des années 1990 (**Figure III.14 c**). Ainsi, après la forte chute de la survie à la fin des années 1970 (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6 : Figure 2**, Barbraud et Weimerskirch (2001), suivie de fortes chutes ponctuelles en 1985 et 1992 (**Annexe 6 : Figure 2**), le nombre de couples tendrait à recouvrer ses effectifs d'avant les fortes chutes de survie.

Le succès reproducteur du manchot empereur diminue au cours de l'étude, avec des valeurs maximales au début des années 1960, et minimales pendant les années 1990 (Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 7 : Figure 2**). Si les variations temporelles de la survie adulte et du succès reproducteur, sont prises en compte simultanément, le nombre de couples reste stable (**Figure III.14 b**). Ainsi, la diminution à long terme du succès reproducteur due à une augmentation considérable de sa variabilité depuis les années 1980, ne permet probablement pas à la population de recouvrer ses effectifs.

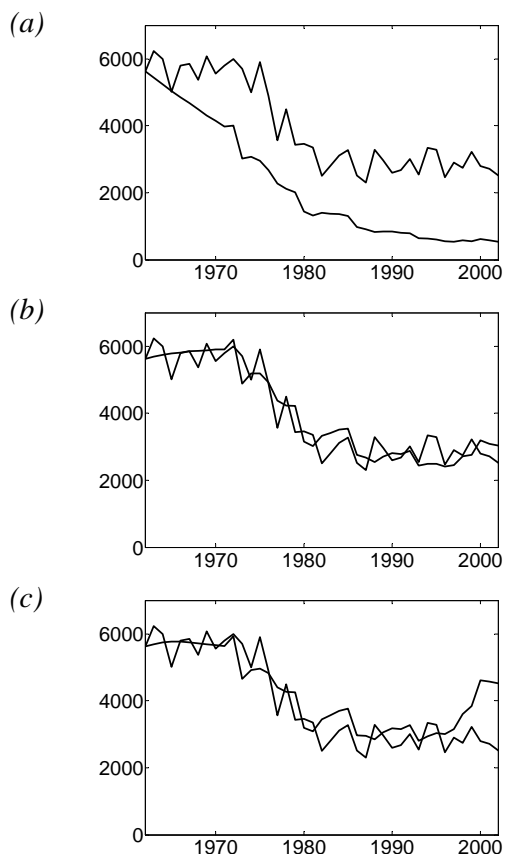
Le scénario où le succès reproducteur varie aléatoirement dans un intervalle correspondant aux valeurs du succès reproducteur observé les 10 premières années, prédit que le nombre de couples augmenterait fortement jusqu'à 4000 couples environ en 2050 (**Figure III.15 a**). A l'inverse, si les valeurs du succès reproducteur sont tirées aléatoirement dans l'intervalle des 10 dernières années, alors le nombre de couples chuterait jusqu'à moins de 2000 couples environ en 2050 (**Figure III.15 b**).



Ces analyses sont préliminaires et illustrent simplement le fait que la diminution du succès reproducteur du manchot empereur est probablement la cause du non recouvrement des effectifs de la population après la forte chute à la fin des années 1970. Il serait nécessaire d'approfondir ces analyses (différents scénarios prédictifs, stochasticité environnementale sur les autres paramètres démographiques, stochasticité démographique, calcul de probabilité d'extinction...). Ceci sera abordé dans le cadre du post-doctorat.

Figure III.14 : Variations annuelles du nombre de couples de manchot empereur entre 1962 et 2002. Les modèles basés sur le cycle de vie réduit considèrent les fluctuations temporelles du succès reproducteur et de la survie adulte corrigée par un taux de perte de bague de (a) 5.8% et (b) 10%. (c) Le modèle prend en compte uniquement les variations de la survie adulte corrigée par un taux de perte de bague de 10%. Le nombre de couples prédit par les modèles est représenté par une ligne noire, et le nombre de couples observé par une ligne pointillée.

Annual variation of the number of breeding pairs for the emperor penguin between 1962 and 2002. The model based on reduced life cycle take into account the temporal variation of breeding success and adult survival corrected for a tag loss of (a) 5.8% and (b) 10%. (c) Model considering only the temporal variation of adult survival corrected for a tag loss of 10%. The black line stands for the number of breeding pairs predicted by models and the dashed line the number of breeding pairs observed.



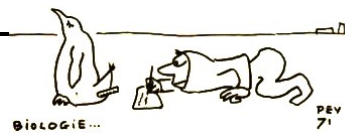
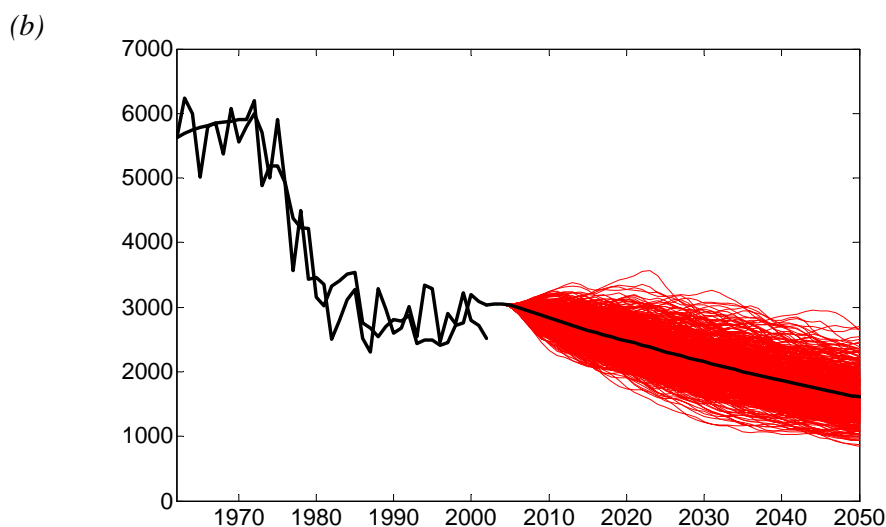
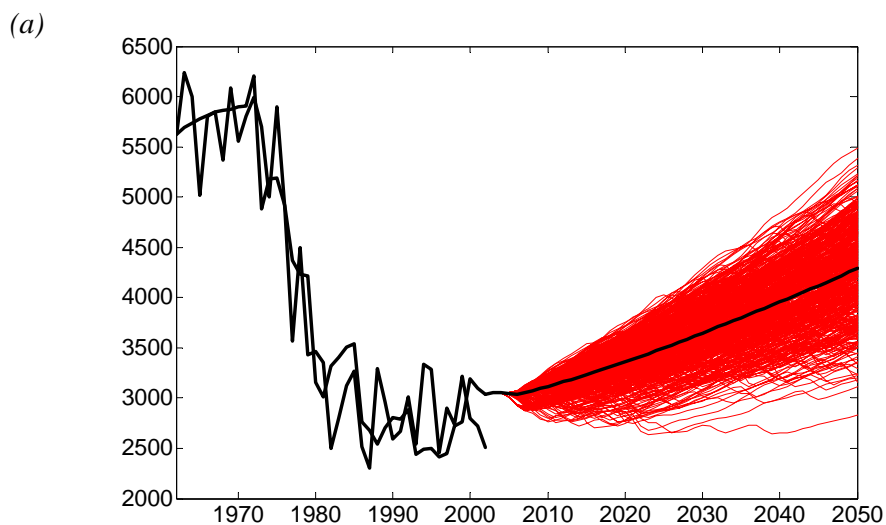


Figure III.15 : Variations annuelles du nombre de couples de manchots empereurs entre 1962 et 2002, observées (ligne pointillée) et prédites (ligne noire) par un modèle prenant en compte les fluctuations temporelles du succès reproducteur et de la survie adulte corrigée par un taux de perte de bague de 10%. Entre 2003 et 2050, sont représentées en rouge les 500 trajectoires du nombre de couples prédit par un modèle stochastique qui considère une stochasticité environnementale pour le succès reproducteur (les autres paramètres démographiques étant constants). La courbe noire représente la moyenne des 500 trajectoires. Les valeurs du succès reproducteur sont tirées aléatoirement dans la séries temporelles observée (a) entre 1962 et 1971, et (b) entre 1993 et 2002.

Annual variations of the number of breeding pairs for the emperor penguin between 1962 and 2002, observed (dashed line) and predicted (black line) by a model taking into account the temporal variations of breeding success and adult survival corrected by a tag loss of 10%. The red lines stand for the 500 trajectories of the number of breeding pairs predicted between 2003 and 2050 by a stochastic model where there is environmental stochasticity on the breeding success (all other demographic parameters are constant). The black line represented the mean trajectory of the 500 trajectories. The breeding success values are randomly draw in the observed times series between (a) 1962 and 1971 and (b) 1993 and 2002.



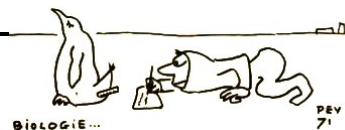


VI. Synthèse

Les résultats d'études précédentes et de cette thèse montrent clairement que les trois espèces d'oiseaux marins se reproduisant en sympatrie en Terre Adélie, sont localisés à l'extrémité du continuum de traits d'histoire de vie chez les oiseaux présenté par Saether et Bakke (2000). En effet, ils se reproduisent à un âge avancé, ne pondent qu'un seul œuf, et ont une forte longévité. Le pétrel des neiges est l'espèce la plus longévive dont la fécondité est la plus faible. A l'inverse, le manchot empereur présente une plus forte fécondité, mais une plus faible survie (**Figure III.16**). Saether et Bakke (2000) ont montré qu'en fonction de la position des espèces sur ce gradient, l'impact des variations des paramètres démographiques sur le taux d'accroissement de la population diffère, d'un point de vue prospectif et rétrospectif.

Leurs analyses prospectives soulignent une forte sensibilité du taux d'accroissement de la population à la fécondité pour des espèces dont la taille de ponte est importante mais dont la survie est faible. A l'inverse, la sensibilité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte est plus forte pour les espèces qui ont une longévité tardive et qui pondent peu d'œufs. Ce résultat s'accorde avec de nombreuses études chez les grands vertébrés qui ont montré que les espèces longévives ont une forte élasticité du taux d'accroissement à la survie adulte (ex : Gaillard *et al.* 1998). En effet celle-ci est en général reliée au temps de génération (Lebreton et Clobert 1991). L'analyse rétrospective de Saether et Bakke (2000) met en évidence que plus une espèce est longévive, moins la survie adulte contribue à la variance du taux d'accroissement de la population. Ce résultat est dû au fait que les sensibilités des traits démographiques sont négativement corrélées à leurs variations temporelles. Ils montrent aussi que les plus fortes contributions de la fécondité aux fluctuations du taux d'accroissement ont lieu chez les espèces dont la fécondité est la plus importante.

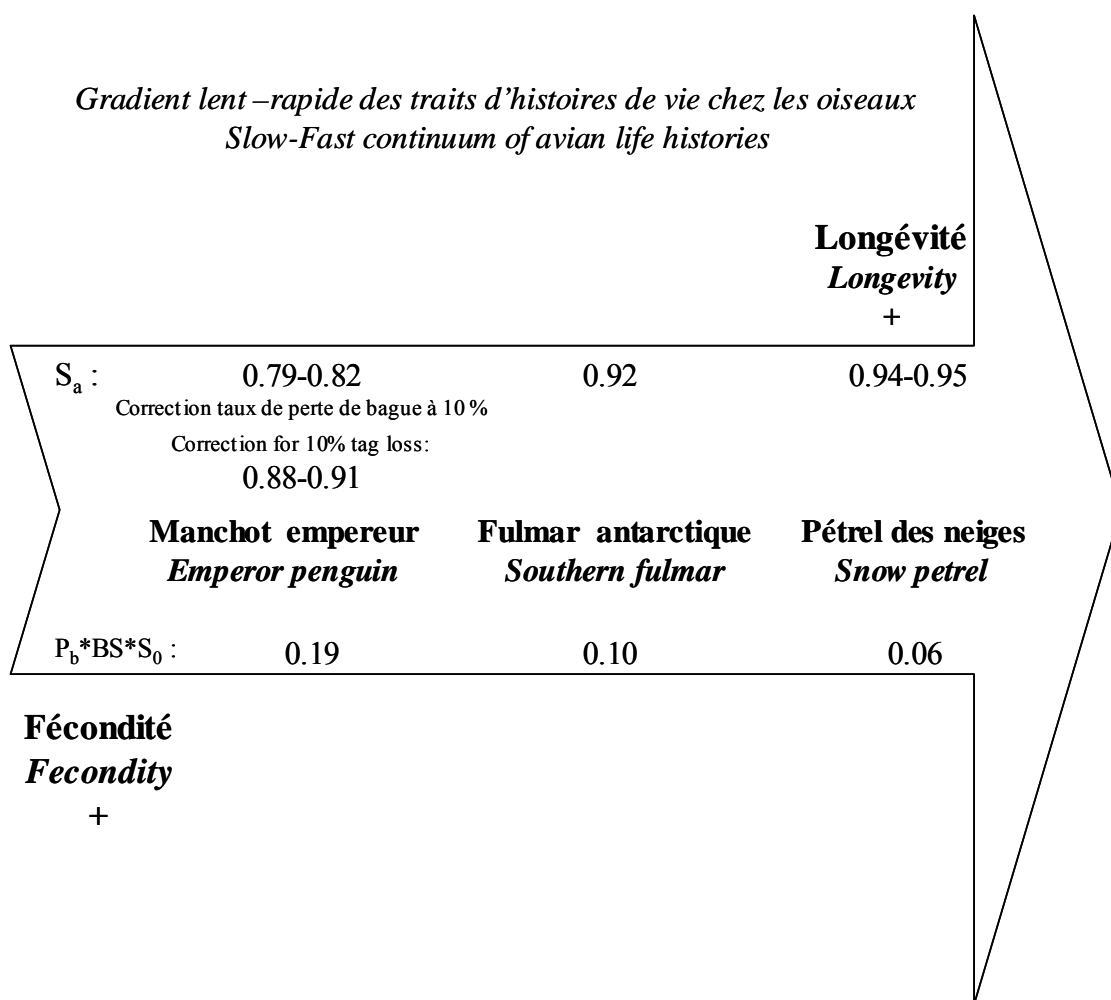
Ainsi, les paramètres démographiques qui influencent fortement la dynamique des populations semblent varier peu, tandis que ceux qui ont un faible impact sur le taux d'accroissement des populations présentent une forte variation temporelle (Rochet *et al.* 2000; Horvitz *et al.* 1997; Gaillard *et al.* 1998). Ces résultats suggèrent qu'une réduction de la variabilité des traits d'histoire de vie dont la sensibilité est importante, a été favorisée au cours de l'évolution. Le chapitre précédent a souligné l'influence de l'environnement, et particulièrement de la glace de mer, sur les différents paramètres démographiques des trois espèces. Des études théoriques ont montré que la stochasticité environnementale influence fortement les pressions de sélection qui



agissent sur les traits démographiques (Benton et Grant 1996). Ainsi, la diminution de la variabilité de la survie adulte, et de sa contribution aux variations du taux d'accroissement de la population chez les espèces longévives, peut être interprétée à la lumière des compromis évolutifs (Stearns 1992) dans un environnement extrême, afin d'étaler l'investissement dans la reproduction sur plusieurs saisons (Saether et Bakke 2000).

Figure III.16 : Position des espèces étudiées sur le gradient lent-rapide des traits d'histoires de vie chez les oiseaux (d'après Saether et Bakke 2000).

Position of studied species on the slow-fast continuum of avian life history (Saether and Bakke 2000).



La sensibilité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte est très importante pour les trois espèces. Comme prédit par la position des espèces le long du gradient des traits d'histoires de vie, celle-ci est plus forte pour les pétrels et plus faible pour le manchot empereur. De même, les variations temporelles de la survie adulte sont faibles, mais sont tout de même largement



plus importantes pour le manchot empereur que pour les pétrels. Pourtant, la survie adulte est le paramètre démographique qui contribue le plus aux variations du taux d'accroissement de la population pour les trois espèces, contrairement aux prédictions basées sur l'étude de Saether et Bakke (2000). Ce résultat est probablement dû à la position extrême de ces trois espèces le long du gradient des traits d'histoires de vie chez les oiseaux, et de la très forte élasticité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte pour les trois espèces.

Malgré la très forte variabilité des paramètres liés à la fécondité chez les trois espèces (forte variance du succès reproducteur, et/ou de la proportion de reproducteurs, et/ou de la survie la première année en mer), ces paramètres présentent de faibles contributions aux fluctuations du taux d'accroissement de la population. Seul le manchot empereur montre une contribution non négligeable du succès reproducteur et de sa covariance avec la survie adulte aux variations du taux d'accroissement. Ainsi, l'espèce dont la fécondité est la plus importante présente la plus forte contribution de la fécondité à la variance du taux d'accroissement, comme prédit par l'étude de Saether et Bakke (2000).

Les deux espèces de pétrels présentent des variances et des contributions aux fluctuations du taux d'accroissement de chaque paire d'entrées de la matrice de transition similaires, mais contrastés par rapport au manchot empereur. Les deux espèces de pétrels présentent de fortes fluctuations temporelles et une forte contribution aux variations du taux d'accroissement pour les transitions entre reproducteurs et non reproducteurs, et les transitions de l'état reproducteur à reproducteur, ou de l'état non reproducteur à non reproducteur. A l'inverse, la variabilité temporelle de ces transitions est très faible pour le manchot empereur. Leurs contributions au taux d'accroissement de la population de manchots empereurs sont aussi très faibles, sauf pour la transition de rester dans l'état reproducteur à reproducteur. La fécondité du manchot empereur est très variable par rapport à celle des pétrels, et présente une très forte contribution à la variance du taux d'accroissement, contributions quasi nulles aux fluctuations du taux d'accroissement des populations de pétrels. Ce résultat souligne l'importance de la classe de reproducteurs, dont le nombre fluctue peu chaque année, et de la fécondité des reproducteurs, très variable, pour expliquer les fluctuations de la population de manchots empereurs. A l'inverse les variations de la fécondité ont très peu d'impact sur les fluctuations des populations de pétrels, alors que le pool de reproducteurs potentiels joue un rôle primordial dans la dynamique de leur population.

Ces résultats peuvent s'expliquer à la lumière des stratégies de reproduction des trois espèces. En effet, plusieurs études ont suggéré que les pétrels sont capables de sauter des



reproductions lorsque les conditions environnementales sont défavorables (Chastel *et al.* 1993). En effet, les pétrels doivent atteindre un certain seuil de réserves énergétiques pour entamer une reproduction (Weimerskirch 1999), ce sont des espèces qui se reproduisent sur un capital énergétique (« capital breeders »). Ainsi, les pétrels se comportent comme des « prudents parents » (Drent et Dann 1980), c'est à dire qu'ils ne s'investissent pas dans la reproduction lorsque leurs réserves énergétiques ne sont pas suffisantes, afin de préserver leur succès reproducteur à vie. En effet, l'évitement de la reproduction une année permet de préserver la survie et donc le succès reproducteur à vie des individus (« Life time reproductive success », Charlesworth 1980; Stearns 1992).

Le manchot empereur est aussi une espèce qui accumule des réserves pour se reproduire. Cependant, la proportion de reproducteurs chaque année est importante, et présente de très faibles variations temporelles. Cette stratégie de reproduction est probablement liée au fait que les manchots empereurs se reproduisent en hiver. En effet, la taille importante du manchot empereur impose un cycle de développement du jeune plus long que l'été austral. Pour que la période de nourrissage du poussin coïncide avec celle de plus grande disponibilité alimentaire en été, la reproduction doit donc commencer au début de l'hiver (Jouventin 1971 a et b). Le recours à la reproduction hivernale réside aussi dans la nécessité pour le manchot empereur de faire coïncider son cycle reproducteur avec le cycle de la glace de mer. Etant donné la taille de l'adulte, la banquise côtière est le seul endroit à la fois plat, solide et durable sur lequel le manchot empereur peut mener son incubation itinérante avec son œuf sur les pattes. La contrainte de se reproduire en hiver est probablement très coûteuse car les conditions climatiques hivernales sont très rudes (Croxall 1997). L'investissement énergétique dans la reproduction est donc vraisemblablement très élevé, d'autant plus que le mâle doit jeûner plusieurs mois (Prevost 1961). Ainsi, il n'est pas étonnant que l'espérance de vie des manchots soit plus faible que celle des pétrels, et qu'afin de maximiser le succès reproducteur à vie, peu de manchots évitent de se reproduire une année (Stearns 1992).

Ainsi, le manchot empereur est probablement plus sensible aux variations de l'environnement par rapport aux deux espèces de pétrels qui ont la possibilité d'éviter un investissement dans la reproduction au bénéfice de leur survie. En effet, le succès reproducteur et la survie adulte du manchot empereur sont très variables et présentent occasionnellement de fortes chutes par rapport aux deux espèces de pétrels.

Comme la proportion de reproducteurs est importante et faiblement variable, les variations du nombre de couples de manchots empereurs observés à la colonie reflètent les variations de la

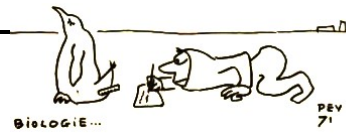


taille de la population totale. La population de manchots empereurs présente une forte diminution des effectifs entre 1976 et 1982, le nombre de couples variant autour de 6000 environ avant 1976 et 3000 couples environ après 1982. Barbraud et Weimerskirch (2001a) ont suggéré que cette diminution serait liée à une chute de la survie à la fin des années 1970, reliée aux conditions environnementales. En effet, la survie adulte contribue fortement à la variance du taux d'accroissement de la population. Cette hypothèse a été confirmée par la modélisation de la dynamique de la population de manchots empereurs, qui a mis en évidence que la diminution de la survie adulte était bien la cause de la chute de la population.

Une question reste cependant en suspens : pourquoi la population de manchots empereurs est-elle stable après 1982 et n'augmente pas vers les effectifs d'avant 1976 (Croxall *et al.* 2002). En effet Barbraud et Weimerskirch (2001a) ont souligné qu'après la forte chute de la survie entre 1975 et 1980, les survies adultes reviennent à une valeur moyenne (sauf en 1985). Les analyses jusqu'en 1999 montrent que la survie chute aussi en 1992. Si les variations de survie adulte sont prises en compte entre 1971 et 1999, corrigées par un taux de perte de bague de 10%, le nombre de couples augmente à partir de la fin des années 1990. Cependant, si les variations temporelles du succès reproducteur sont aussi considérées dans le modèle, les effectifs restent stables et similaires à ceux observés. Ainsi la diminution du succès reproducteur du manchot empereur est probablement la cause de la stabilité du nombre de couples après 1990.

En effet, si le succès reproducteur varie autour de sa valeur moyenne au cours des dix premières années de l'étude, et que la survie adulte reste constante, le nombre de couples augmenterait pour atteindre 5000 couples en 2050. A l'inverse, le scénario où le succès reproducteur varie autour de sa valeur moyenne au cours des dix dernières années de l'étude, et la survie adulte reste constante, prédit que le nombre de couples diminuerait jusqu'à 2000 couples en 2050. Ainsi, si le succès reproducteur ne recouvre pas des valeurs similaires à celles des années 1960, l'avenir de la population de manchots empereurs est incertain.

Pour les deux espèces de pétrels, les variations du nombre de couples ne représentent pas les variations de la taille totale de la population. Le paramètre démographique dont les variations permettent de prédire correctement les fluctuations du nombre de couples est la proportion de reproducteurs. Le modèle où les paramètres démographiques varient au cours du temps, qui prédit correctement le nombre de couples et de poussins observés à la colonie pour les deux pétrels, peut être utilisé pour estimer les fluctuations du nombre de couples total. Ainsi, le nombre de couples augmente sensiblement entre 1964 et 1986 pour le fulmar antarctique et entre 1968 et 1984 pour le



pétrel des neiges, mais il présente une diminution au début des années 1980 pour les deux espèces. Cette chute est reliée à une diminution de la survie adulte, d'après les analyses rétrospectives graphiques et d'après les LTRE. Une réduction très marquée du nombre d'immatrices (au sens large, c.a.d. juvéniles et immatures) est aussi observée à la fin des années 1970, alors que le nombre d'immatrices augmente sensiblement pendant les périodes 1964-1973 et 1979-1986 pour le fulmar antarctique, tandis qu'il est stable avant 1975 pour le pétrel des neiges. Les fluctuations du nombre d'immatrices pour le pétrel des neiges après 1980 ne sont pas interprétées car le nombre de poussins prédits présente une forte sur-estimation du nombre de poussins observés. Cette forte chute serait peut-être liée à une diminution importante de la fécondité à la fin des années 1970 pour les deux espèces de pétrels.



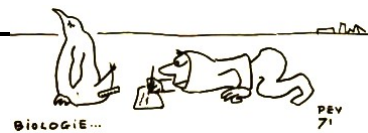
. Discussion et conclusion





Ce travail a mis en évidence que les fluctuations de l'environnement ont un effet sur la démographie des trois espèces, avec un impact particulièrement marqué sur les paramètres démographiques et la taille de la population du manchot empereur (Jenouvrier *et al.* 2003 et *en révision*, **Annexe 4 et 6**). Comme l'avait suggéré Croxall (1992), nos résultats soulignent que les relations entre la taille des populations de prédateurs supérieurs et les variables environnementales sont complexes et qu'il est donc nécessaire d'étudier les fluctuations des paramètres démographiques et environnementaux à long terme. Les analyses des séries à long terme sont particulièrement descriptives, et la compréhension des mécanismes sous-jacents aux relations entre les variables environnementales et les divers traits d'histoires de vie des espèces, nécessiterait une approche plus expérimentale. Mais de telles études sont malheureusement très difficiles du fait du coût et de la complexité des moyens logistiques pour explorer le milieu marin, et ce, particulièrement à l'échelle l'Océan Austral. Malgré ces limitations et les incertitudes sur l'abondance et la distribution des proies des prédateurs supérieurs en Antarctique, les études descriptives sont nécessaires pour appréhender l'effet des variables environnementales sur la démographie des prédateurs supérieurs. Par ailleurs, les prédateurs supérieurs, en tant que bio-indicateurs, peuvent permettre de mettre en évidence des modifications de leur environnement marin (Hare et Mantua 2000), les données océanographiques étant difficiles à récolter.

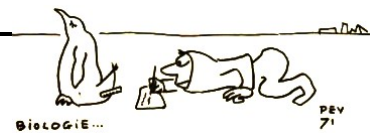
L'approche adoptée dans cette étude, est donc proche de celle des climatologues, avec en premier lieu une description des séries temporelles démographiques et environnementales, et leurs relations, puis avec le développement de modèles pour comprendre les mécanismes démographiques sous-jacents à la réponse de la dynamique des populations aux variations de l'environnement. Un résultat majeur de la thèse est l'effet très marqué de la glace de mer sur la démographie des trois espèces, et notamment sur une espèce peu pagophile comme le fulmar antarctique. Plusieurs études ont déjà souligné l'importance de la glace de mer chez les prédateurs supérieurs antarctiques (Fraser *et al.* 1992; Nicol *et al.* 2000; Wilson *et al.* 2001, Barbraud et Weimerskirch 2001 a et b), et les effets contrastés en fonction des espèces et des populations (Smith *et al.* 1999, Croxall *et al.* 2002). Cependant, il existe un manque important d'études quantitatives ayant pu mettre en évidence l'impact de changements climatiques sur les populations de prédateurs en identifiant les mécanismes démographiques impliqués dans ces changements (Saether *et al.* 2000, Barbraud & Weimerskirch 2001). Nos résultats mettent en évidence que les stratégies démographiques des deux espèces de pétrels et du manchot empereur sont contrastées (Jenouvrier *et al. sous presse et en révision*, **Annexe 5 et 6**), ce qui peut s'expliquer en partie par les différences phylogénétiques entre pétrels et manchots. De plus, l'analyse conjointe de la variabilité des



paramètres démographiques, de la taille des populations et des variables environnementales a suggéré un changement de régime de l'environnement à la fin des années 1970, dont les fortes anomalies chaudes auraient profondément affecté l'écosystème antarctique (Jenouvrier *et al.*, *en révision*, **Annexe 7**).

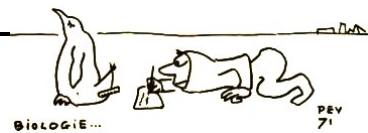
Les fluctuations de la taille des populations des trois espèces sont synchrones et présentent des changements marqués de périodicité autour de 1980 (**Figure II.30**). La population de manchots empereurs diminue brusquement de 6000 couples à 3000 couples environ entre 1975 et 1982 (Jenouvrier *et al.* *en révision*, **Annexe 7**). Pour les deux espèces de pétrels suivies depuis 1963, les variations à long terme des populations sont similaires (Jenouvrier *et al.* *en révision*, **Annexe 7**, corrélation de Pearson entre les tendances des populations : $r=0.56$, $p=0.0001$), avec une diminution à la fin des années 1970, le nombre de couples reproducteurs observé étant minimal pendant la saison 1976/1977 (Jenouvrier *et al.* 2003 et *en révision*, **Annexe 4 et 6**).

Pour les deux espèces de pétrels, l'approche modélisatrice a permis de mettre en évidence que le paramètre démographique dont les variations expliquent le mieux les fluctuations du nombre de couples observé est la proportion de reproducteur (Jenouvrier *et al.* *sous presse* et *en révision*, **Annexe 5 et 6**). La proportion de pétrels reproducteurs diminue lorsque les concentrations de glace diminuent (Jenouvrier *et al.* 2003, et *en révision*, **Annexe 4 et 6**). Les pétrels se comportent donc comme des « parents prudents » (Drent et Dann 1980), évitant de se reproduire lorsque les conditions environnementales ne sont pas propices (Chastel *et al.* 1993, Barbraud et Weimerskirch 2001b). Ce fut notamment le cas lors du changement de régime de l'environnement antarctique à la fin des années 1970. A l'inverse, la modélisation de la dynamique de la population du manchot empereur suggère que la forte chute du nombre de couples de reproducteurs est reliée à une diminution importante de la survie adulte à la fin des années 1970 (Jenouvrier *et al.* *en révision*, **Annexe 6**). En effet, la survie adulte des manchots empereurs est négativement influencée par les anomalies chaudes, probablement à travers l'effet des conditions environnementales sur les ressources trophiques (Barbraud et Weimerskirch 2001a, Jenouvrier *et al.* *en révision*, **Annexe 6**).



La modélisation de la dynamique des populations a également permis d'estimer les fluctuations de la taille du nombre potentiel de reproducteurs pour les trois espèces (**Figure III.6, III.7 et III.8**). Ceci est particulièrement intéressant pour les deux espèces de pétrels, où le nombre de non reproducteurs est important et n'est pas observable, la majorité des oiseaux restant en mer. Le nombre potentiel de reproducteurs prédit par les modèles de Leslie, présente une diminution à la fin des années 1970 pour les trois espèces. Celle-ci est associée à une diminution de la survie adulte (**Figure II.2**), la survie étant le paramètre qui contribue le plus à la variabilité du taux d'accroissement totale de la population pour les trois espèces (**Figure III.13**, Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6**). Cependant, cette diminution de la survie adulte et du nombre potentiel de reproducteurs à la fin des années 1970 est d'une ampleur beaucoup plus faible pour les deux espèces de pétrels que pour le manchot empereur. En effet, les manchots empereurs tentent de se reproduire plus régulièrement que les pétrels, et peu d'individus paraissent sauter des saisons de reproduction (variation de la proportion de reproducteurs faible, Jenouvrier *et al. en révision*, **Annexe 6**). Lorsque les conditions environnementales abiotiques et biotiques ne sont pas favorables, la survie et le taux d'accroissement de la population sont plus affectés pour le manchot empereur que pour les deux espèces de pétrels, capables de réduire le coût énergétique de la reproduction en ne tentant pas de se reproduire. Ainsi, les populations de manchot et de pétrels réagissent différemment au même phénomène environnemental, les pétrels ne reviennent pas se reproduire mais survivent, alors qu'une forte proportion de manchots empereurs meure lors des anomalies chaudes importantes. Ceci peut être liée aux différences écologiques (contrainte de se reproduire en hiver dans des conditions environnementales extrêmes pour le manchot empereur, capacité de déplacement importante chez les pétrels par le vol...).

Enfin, l'approche modélisatrice a également permis d'estimer les fluctuations du nombre d'immatrices (**Figure III.6, III.7 et III.8**). Pour les deux espèces de pétrels, une forte chute du nombre d'immatrices est prédite par les modèles à la fin des années 1970. Ceci peut être relié à une diminution des paramètres liés à la fécondité (**Chapitre 2**, Jenouvrier *et al.* 2003 et *en révision*, **Annexe 4 et 6**). En effet, on remarque que la survie lors de la première année en mer, le succès reproducteur et la proportion de reproducteur sont très faibles à la fin des années 1970, et plus particulièrement pendant la saison de reproduction 1976/1977. De plus, la tendance à long terme du succès reproducteur présente la plus forte diminution à la fin des années 1970 pour les deux espèces de pétrels. En effet, le succès reproducteur et la proportion de reproducteur des deux espèces de pétrels diminuent lorsque les étendues ou concentrations de glace diminuent, probablement à travers une diminution des ressources (Siegel et Loeb 1995, Brierley *et al.* 2002).



Ainsi, les deux espèces de pétrels ont une dynamique de population et une stratégie démographique similaires, et très différente de celle du manchot empereur. Les traits d'histoires de vie du pétrel des neiges et du fulmar antarctique sont très semblables: mêmes faibles variations de la survie adulte (**Figure III.2**), même tendance à long terme du succès reproducteur (Jenouvrier *et al.* 2003 et *en révision*, **Annexe 6**), et synchronie des variations interannuelles du succès reproducteur après 1980 (**Figure II.30**). Les survies adultes du fulmar antarctique et du pétrel des neiges semblent être moins affectées par les variations de l'environnement que celle du manchot empereur. De plus, la dynamique de la population totale est moins variable que celle du manchot empereur. Pour les deux espèces de pétrels, la diminution de la variabilité de la survie adulte et la capacité de sauter des saisons de reproduction, peut être interprétée à la lumière des compromis évolutifs (Stearns 1992), afin d'étaler l'investissement dans la reproduction sur plusieurs saisons (Saether et Bakke 2000). C'est une stratégie de type « Bet-Hedging » (Stearn 1976).

Les fluctuations de l'environnement et notamment du changement de régime à la fin des années 1970, ont donc un impact immédiat plus important sur la dynamique du manchot empereur, à travers un effet négatif des anomalies chaudes sur sa survie adulte. A l'inverse ce changement de régime semble moins affecter la dynamique des populations des deux espèces de pétrels, qui sont capables de sauter des reproductions lorsque les concentrations de glace sont faibles et dont les survies adultes sont beaucoup moins affectées. Ainsi, au moins à court terme, dans le cadre des changements climatiques, ces deux pétrels seront probablement moins influencés par le réchauffement climatique et les changements brusques de leur environnement que le manchot empereur.

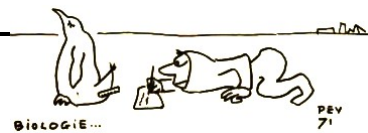
Une question reste en suspens : Pourquoi la population de manchots empereurs n'a pas recouvré ses effectifs d'avant la forte chute de 50% à la fin des années 1970 ? (Croxall *et al.* 2002). Nos résultats suggèrent que la diminution du succès reproducteur du manchot empereur est probablement la cause du non recouvrement des effectifs de la population (**Figure III.14**). En effet, la tendance à long terme du succès reproducteur présente une diminution importante depuis les années 1960, particulièrement marquée au début des 1990 (Jenouvrier *et al.* *en révision* **Annexe 7**). Le succès reproducteur du manchot empereur semble être affecté négativement par les événements chauds, probablement à travers leur effet sur l'abondance des ressources (Jenouvrier *et al.* *en révision*, **Annexe 6**). La modélisation de la dynamique de la population du manchot empereur a permis de souligner que le taux d'accroissement de la population est relativement sensible au succès



reproducteur, et que les variations de celui-ci contribuent pour une part non négligeable aux fluctuations du taux d'accroissement de la population (**Figure III.13**). Si le succès reproducteur n'augmente pas et varie dans la gamme de valeurs observées ces 10 dernières années, un modèle stochastique prédit que le nombre de couples diminuera jusqu'à 2000 couples environ d'ici 2050 (**Figure III.15**). L'avenir de la population de manchots empereurs en Terre Adélie est donc incertain, surtout si des événements comme le changement de régime à la fin des années 1970, surviennent à nouveau d'ici les prochaines décennies. Afin d'évaluer les risques d'extinction de la population de manchots empereurs dans le cadre des changements climatiques, il serait donc nécessaire de développer des modèles stochastiques prenant en compte la variabilité environnementale, et les phénomènes extrêmes (Caswell 2001), comme les changements brusques de régimes.

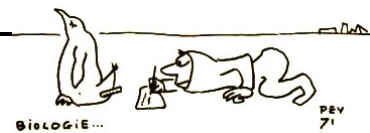
En perspective, afin d'améliorer l'estimation de la taille des populations et des paramètres démographiques utilisée dans les modèles de Leslie, il serait intéressant d'appliquer plus largement les modèles de capture-recapture. En effet, les modèles de capture-recapture pour estimer la taille des populations en tenant compte des probabilités de détection n'ont pas été utilisés dans cette étude, car la probabilité de détection d'un oiseau reproducteur peut être supposée très proche de 1 du fait des méthodes de suivis pendant la reproduction. Cependant, les individus qui échouent très tôt au début de la saison de reproduction et qui quittent la colonie, peuvent être non détectés. C'est pourquoi, la comparaison du nombre de couples estimés avec les méthodes de capture-recapture et le nombre de couples observés, serait nécessaire.

Les récents développements des analyses de capture-recapture permettent aussi d'estimer l'âge de recrutement avec les modèles de recrutement (Pradel et Lebreton 1999) et la survie juvénile, les probabilités de première reproduction et les transitions entre états « reproducteur » et « non reproducteur » avec les modèles multi-états (Reed *et al.* 2003; Lebreton *et al.* 2003; Spendelov *et al.* 2002 ; Cam *et al.* 1998). Un modèle prenant en compte les différentes classes d'âge jusqu'au recrutement, un état reproducteur et non reproducteur, permettrait d'estimer plus précisément les paramètres démographiques et les transitions du cycle de vie présentés dans cette étude. Les oiseaux n'étant pas observables lorsqu'ils ne se reproduisent pas, il serait aussi nécessaire de prendre en compte un état non observable dans ces modèles (Kendall et Nichols 2002).



Une perspective biologique majeure serait de pouvoir tester des fluctuations de l'environnement sur les transitions entre les différents états, et notamment sur les probabilités de première reproduction (Reed et al. 2003) et la probabilité de se reproduire. La théorie des coûts de la reproduction (Stearns 1992) suppose que l'évolution maximise la fitness individuelle en maximisant le nombre de poussins produits pendant la vie de l'individu. Ainsi, la reproduction est une contribution positive à la fitness, mais elle entraîne un coût énergétique et la réduction de certains traits d'histoire de vie, comme la survie adulte ou la capacité reproductrice future, à travers les mécanismes d'allocation des ressources (Reznick et al. 2000). Ces coûts de la reproduction, pourraient ainsi être estimés (Cam *et al.* 1998). D'autre part, d'autres études ont souligné que l'effort dans la reproduction n'entraînait pas forcément un coût (en terme de survie par exemple) si les individus avaient suffisamment d'énergie disponible pour assumer une reproduction sans que les autres traits d'histoire de vie soient affectés. C'est à dire que la qualité individuelle joue un rôle prépondérant, et que les individus dont la probabilité de se reproduire est la plus élevée, présente aussi une survie adulte plus importante (Cam *et al.* 2002). Dans notre étude, le rôle de la qualité individuelle est suspectée. Par exemple, certaines années où la proportion de fulmar antarctique est très faible, probablement à cause des conditions environnementales défavorables, le succès reproducteur est important. Ceci suggère que malgré des conditions défavorables à la reproduction, les individus qui tentent une reproduction, la réussissent et sont probablement des individus de « bonne qualité ». Quantifier ces compromis entre traits d'histoires de vie est donc nécessaire pour approfondir les résultats de l'analyse des stratégies démographiques présentées dans cette étude.

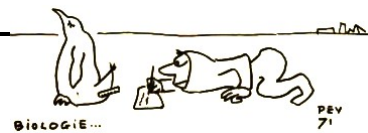
De plus, plusieurs études ont souligné l'importance de la prise en compte des structures de sexe et d'âge pour appréhender correctement la dynamique des populations. Chez une espèce d'ongulés, Coulson *et al.* (2001) ont souligné que des effets identiques des facteurs environnementaux peuvent conduire à des dynamiques de populations différentes du fait que les classes de sexe et d'âge ne réagissent pas de la même façon : les individus les plus jeunes et les plus vieux sont beaucoup plus affectés par les conditions climatiques et la densité de population que les adultes, et les mâles sont le plus souvent plus affectés que les femelles. Nos résultats montrent que la survie adulte des mâles de manchot empereur est plus affectée par les fluctuations environnementales que celle des femelles, ce qui peut avoir un fort impact sur la dynamique des populations, notamment en déséquilibrant la sexe ratio. Plusieurs études ont aussi souligné l'importance des phénomènes de densité-dépendance dans la dynamique des populations, et notamment les interactions entre ces effets intrinsèques et l'influence de l'environnement (e. g., Gaillard *et al.* 1997, Milner *et al.* 1999, Coulson *et al.* 2001).



Les recherches futures devront donc s'inspirer de ces perspectives, avec une priorité sur les modèles de capture-recapture multi – états, avec états non-observables et l'étude de l'interaction des effets intrinsèques et extrinsèques.

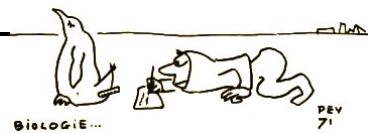
Depuis l'ère satellite, aucune tendance de réchauffement n'a été mise en évidence dans les régions antarctiques, sauf en Péninsule Antarctique où le réchauffement est au contraire l'un des plus marqués à l'échelle du globe. Toutefois, les séries temporelles d'étendue de glace ou de température de surface de la mer sont très courtes, et Curran *et al.* (2003) en utilisant des méthodes indirectes de reconstruction de l'étendue de glace, ont souligné que l'étendue de la glace présente un cycle de 11 ans qui pourrait, à court terme, masquer les tendances observées. Ces auteurs suggèrent que celle-ci a diminué de 20% depuis les années 1950, résultat proposé par de la Mare (1997) d'après la position des baleiniers. Ainsi, la forte diminution de l'étendue de la glace pendant le changement de régime observé à la fin des années 1970 en Terre Adélie correspond à un creux de l'oscillation de 11 ans de l'étendue de glace observée par Curran *et al.* (2003, **Figure I.5**). Un autre creux a lieu aussi au début des années 1990 (**Figure I.5**), mais cette forte diminution de l'étendue de glace est beaucoup moins visible en Terre Adélie (**Figure I.25**). Cependant, la variabilité de la taille des populations et du succès reproducteur des trois espèces d'oiseaux marins se reproduisant en Terre Adélie, et leurs relations avec les variables environnementales, présentent aussi des changements marqués au début des années 1990 (**Figure 4**). Hare et Mantua (2000) ont suggéré que la détection des brusques changements de régime au sein des écosystèmes est plus visible dans les séries biologiques que dans les séries climatiques. Ainsi, ces changements de régime pourraient être reliés aux fortes amplitudes des oscillations de 11 ans de l'étendue de la glace, dont les valeurs minimales lors du creux d'un cycle deviennent de plus en plus faibles, du fait de la diminution à plus long terme (plusieurs décennies) de l'étendue de glace. C'est pourquoi, un impact de plus en plus important de ces changements de régimes peut être attendu dans le contexte des changements climatiques, et en conséquence une diminution probable des populations d'oiseaux marins en Terre Adélie, voire l'extinction de la population de manchot empereur.

En effet, cette étude a souligné que la taille des populations des trois espèces est négativement influencée par une diminution de la glace de mer (**Tableau II.7**) probablement à travers son effet sur l'abondance des ressources. En effet, la proportion de pétrels reproducteurs et la survie adulte du manchot empereur, paramètres clés des dynamiques de population, sont reliées positivement aux concentrations de glace. Ainsi, dans le contexte d'un réchauffement climatique et



d'une diminution de la glace de mer, les populations des trois espèces seront probablement affectées négativement. Toutefois, nos résultats ont aussi souligné l'effet positif d'une augmentation des températures de l'air pendant la reproduction sur le succès reproducteur et la proportion de reproducteur du pétrel des neiges. Le réchauffement climatique pourrait donc aussi entraîner une diminution de l'englacement et de l'enneigement des sites de reproduction du pétrel des neiges, et augmenter ainsi la disponibilité des nids et le nombre de couples reproducteurs. Pour le fulmar antarctique, l'étendue de la glace de mer pendant la reproduction influence négativement la survie adulte (**Tableau II.1**), à travers son effet sur les sites de nourrissages, en offrant une protection plus importante au krill antarctique (Siegel et Loeb 1995). Ainsi, dans un premier temps, les anomalies chaudes climatiques pourraient avoir un effet positif sur la dynamique des populations de pétrels, puis l'optimum du taux d'accroissement de la populations atteint (voir modèle conceptuel de Smith *et al.* 1999, **Figure II.31**), l'effet du réchauffement climatique pourrait être négatif.

Plusieurs études ont souligné que les espèces pouvaient présenter des réponses contrastées aux fluctuations de l'environnement, et plus particulièrement aux variations de la glace (Croxall *et al.* 2002). Par exemple, les tendances des populations de manchots Adélie sont opposées à celle du Manchot à jugulaire en Péninsule Antarctique (Smith *et al.* 1999). Cette région subit l'un des plus importants réchauffements à l'échelle du globe (Houghton *et al.* 2001) et Smith *et al.* (1999) ont proposé que cette augmentation des anomalies chaudes a fortement affecté la structure de l'écosystème. En effet, les manchots à jugulaires paraissent avoir colonisé récemment les sites de la Péninsule Antarctique et leur population augmente alors que la présence des manchots Adélie est établie depuis plusieurs siècles (à partir des données fossiles) et leur population diminuent en Péninsule Antarctique. Ces différences entre espèce sont liées à leur écologie et particulièrement à leur habitat dont l'association avec la glace de mer diffère. Par ailleurs, des réponses différentes peuvent être observées entre les populations d'une même espèce (Smith *et al.* 1999, **Figure II.31**). Ainsi, les populations de manchots Adélie de la mer de Ross présentent des tendances opposées à celle de la Péninsule Antarctique. Ceci peut s'expliquer à la lumière du modèle conceptuel proposé par Smith *et al.* (1999), qui suppose un optimum du taux d'accroissement de la population pour des conditions d'englacement intermédiaires. Ainsi, en Péninsule Antarctique, située plus au nord que la mer de Ross, le taux d'accroissement des populations de manchot Adélie diminue lorsque la fréquence des années de fortes étendues de glace diminue. A l'inverse, en mer de Ross, le taux d'accroissement des populations n'ayant pas atteint son optimum, il augmente lorsque la fréquence des années de fortes étendues de glace diminue.



Ainsi, les espèces d'oiseaux marins diffèrent par leur habitat et les réponses aux fluctuations de l'environnement peuvent donc être contrastées, en fonction de l'effet de celui-ci sur leurs sites de nourrissage et de reproduction. Par exemple, le succès reproducteur et la proportion de reproducteurs du Pétrel de Wilson (*Oceanites oceanicus*), qui niche comme le Pétrel des neiges dans des cavités, pourraient bénéficier aussi de températures plus chaudes pendant la reproduction (diminution de l'enneigement et englacement des nids).

Toutefois, nos résultats ont souligné l'effet similaire et négatif de la glace de mer, à travers son effet sur les ressources, sur les paramètres démographiques et le nombre de couples de trois espèces. En effet, Ainley *et al.* (1991; 1992; 1993) et Hopkins *et al.* (1993) ont montré l'absence de ségrégation trophique au sein de la communauté d'oiseaux marins en Antarctique. Ainsi, l'effet de l'environnement, et particulièrement de la glace, à travers son influence sur la distribution et l'abondance des ressources, affectera probablement dans le même sens les paramètres démographiques et la taille des populations des espèces de la communauté d'oiseaux marins antarctique (manchots empereur et Adélie, pétrels des neiges, pétrel antarctique, fulmar antarctique, pétrel de Wilson... **Chapitre 1 §II.A**). De plus, les manchots et les pétrels doivent constituer des réserves énergétiques minimales avant d'entamer une reproduction. Ainsi, les conditions de l'environnement, et particulièrement la glace de mer, peuvent jouer un rôle important dans la constitution de ces réserves, et sur le nombre d'individus qui auront atteint le seuil énergétique minimal pour assurer la reproduction. En conséquence, la proportion de reproducteurs peut être un paramètre pour lequel les effets de l'environnement seront similaires pour toutes les espèces.

Dans le contexte des changements climatiques, le scénario probable est une diminution de l'étendue et des concentrations de glace qui affecterait probablement négativement les ressources des oiseaux marins en Antarctique, leurs paramètres démographiques et la taille de leurs populations. Le réchauffement en Antarctique, influencera probablement aussi la dynamique des populations à travers son effet sur l'habitat selon l'écologie des espèces. La structure de la communauté d'oiseaux marins en Antarctique serait donc probablement modifiée.

Bibliographie

- Aebischer NJ, Coulson JC, Colebrook JM (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 347 : 753-755
- Ainley D, Arrigo K, Fraser WR, Kato A, Wilson PR . (2004) Decadal changes in the weather and biota of the Southern Ocean : evidence supporting a climatic regime shift. In revision for *Antarctic Science*.
- Ainley DG (2002) *The Adélie penguin : Bellwether of climate change*. Columbia University Press, New York
- Ainley DG, Divoky GJ (2001) Birds, seabirds responses to climate change. In : *Encyclopedia of Ocean Sciences* Academic Press, London,
- Ainley DG, Fraser WR, Smith WOJ, Hopkins TL, Torres JJ (1991) The structure of upper level pelagic food webs in the Antarctic : effect of phytoplankton distribution. *J. Marine Systems* 2 : 111-122
- Ainley DG, O'connor EF, Boekelheide RJ (1984) The marine ecology of birds in the Ross sea, Antarctica. *Ornithological monographs* 32 : 1-97
- Ainley DG, Ribic CA, Fraser WR (1992) Does prey preference affect habitat choice in antarctic seabirds? *Marine Ecol. Prog. Series* 90 : 207-221
- Ainley DG, Ribic CA, Fraser WR (1994) Ecological structure among migrant and resident seabirds of the Scotia-Weddell confluence region *Journal of Animal Ecology* 63 : 347-364
- Ainley DG, Ribic CA, Spear LB (1993) Species-habitat relationships among antarctic seabirds : a function of physiological of biological factors? *The Condor* 95 : 806-816
- Alee WC (1931) *Animal Aggregations. A study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago
- Altwegg R, Roulin A, Kestenholtz M, Jenni L (2003) Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls *Tyto alba*. *Journal of Animal Ecology* 72 : 391-399
- Barbraud C, Weimerskirch H, Guinet C, Jouventin P (2000) Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator : the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 125 : 483-488
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001a) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411 : 183-186
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001b) Constrating effects of the extend of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* 32 : 297-302
- Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 270 : 2111-2116
- Barry JP, Baxter CH, Sagarin RD, Gilman SE (1995) Climate-related long term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science* 267 : 675
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) *Ecology : Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science, Oxford
- Belgrano A, Lindahl O, Hernroth B (1999) North Atlantic Oscillation primary productivity and toxic phytoplankton in the Gullmar Fjord Sweden (1985 - 1996). *Proc. R. Soc. Lond B* 266 : 425-430
- Benton TG, Grant A (1996) How to keep fit in the real word : elasticity analyses and selection pressures on life histories in a variable environment. *American naturalist* 147 : 115-139
- Boyd IL, Murray AWA (2001) Monitoring a marine ecosystem using responses of upper trophic level predators. *Journal of Animal Ecology* 70 : 747-760
- Cam E., Hines J.E., Monnat J.Y., Nichols J.D. and Danchin E. 1998. Are adult nonbreeders prudent parents? The Kittiwake model. *Ecology* 79 : 2917-2930
- Cam E., Link W.A., Cooch E.G. Monnat J.Y., Danchin E. 2002. Individual covariation between life-history traits : seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* 159 : 96-105
- Caswell H (2000) Prospective and retrospective perturbation analyses : their roles in conservation biology. *Ecology* 81 : 619-627
- Caswell H (2001) *Matrix population models*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts

- Cazelles B, Stone L (2003) Detection of imperfect population synchrony in an uncertain world. *Journal of Animal Ecology* 72 : 953-968
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405 : 234-242
- Charlesworth B (1980) *The evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* 94 : 278-285
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Body condition and seabird reproductive performance : a study of three petrel species. *Ecology* 76 : 2240-2246
- Chavez FP, Strutton PG, Friederich CE, Feely RA, Feldman GC, Foley DG, Mc Phaden MJ (1999) Biological and chemical response of the equatorial Pacific ocean to the 1997 - 1998 El Niño. *Science* 286 : 2126-2131
- Cherel Y, Kooyman GL (1998) Food of emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) in the western Ross Sea, Antarctica. *Marine Biology* 130 : 335-344
- Choquet R, Reboulet AM, Pradel R, Gimenez O, Lebreton JD (2002) User's manual for U-CARE. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier
- Comiso JC (1999) Variability and trends in Antarctic surface temperatures from in situ and satellite infrared measurements. *Journal of Climate* 13 : 1674-1696
- Connell J (1978) Diversity in tropical rain-forests and coral reefs. *Science* 199 : 1302-1310
- Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (2001) *Climate Change 2001 : Impacts, Adaptation, and Vulnerability*.
- Coulson T, Catchpole EA, Albon SD, Morgan BJT, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Crawley MJ, Grenfell BT (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in soay sheep. *Science* 292 : 1528-1531
- Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental change and antarctic seabirds populations. *Science* 297 : 1510-1514
- Croxall JP (1992) Southern Ocean environmental changes : effects on seabird, seal and whale populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 338 : 319-328
- Croxall JP (1997) Emperor ecology in the Antarctic winter. *Tree* 9 : 333-334
- Curran MAJ, van Ommen TD, Morgan VI, Phillips KL, Palmer AS (2003) Ice Core Evidence for Antarctic Sea Ice Decline Since the 1950s. *Science* 302 : 1203-1206
- de la Mare WK (1997) Abrupt mid-twentieth century decline in Antarctic sea ice extent from whaling records. *Nature* 389 : 57-61
- Drent RH, Dann S (1980) The prudent parent : Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68 : 225-252
- Epstein PR, Diaz HF, Elias S, Grabherr G, Graham NE, Martens WJM, Mosley-Thompson E, Susskind J (1998) Biological and physical signs of climate change : focus on mosquito-borne diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79 : 409-417
- Forchhammer MC, Clutton-Brock TH, Linström J, Albon SD (2004) Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* 70 : 721-729
- Forero MG, Donazar JA, Hiraldo F (2002) Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of black kites. *Ecology* 83 : 858-872
- Fraser WR, Trivelpiece WZ, Ainley DG, Trivelpiece SG (1992) Increase in Antarctic penguin populations : reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? *Polar Biology* 11 : 525-531
- Fretwell SD (1972) *Population in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Fromentin JM, Planque B (1996) Calanus and environmental in the eastern north atlantic. II. Influence of the north atlantic oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series* 134 : 111-118
- Fujiwara M, Caswell H (2001) Demography of the endangered north atlantic right whale. *Nature* 414 : 537-541
- Furness RW, Greenwood JJD (1993) *Birds as Monitor of Environmental Change*. Chapman et Hall, London

- Gaillard JM, Boutin JM, Delorme D, Van Laere G, Duncan P, Lebreton JD (1997) Early survival in roe deer : causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* 112 : 502-513
- Gaillard JM, Pontier D, Allainé D, Lebreton JD, Trouvilliez J, Clobert J (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 56 : 59-76
- Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz HG (1998) Population dynamics of large herbivores : variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13 : 58-63
- Guinet C, Chastel O, Koudil M, Durbec J-P, Jouventin P (1998) Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265 : 1001-1006
- Hallett TB, Coulson T, Pilkington JG, Clutton-Brock TH, Pemberton JM, Grenfell BT (2004) Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430 : 71-75
- Hare SR, Mantua NJ (2000) Empirical evidence for a North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography* 47 : 103-145
- Harrington R, Wolwod I, Sparks TH (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 14 : 146-150
- Hempel G (1985) Antarctic marine food webs. In : Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, pp 266-270
- Holmgren M, Scheffer M, Ezcurra E, Gutiérrez JR, Mohren GMJ (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trend in Ecology and Evolution* 16 : 89-94
- Hopkins TL, Ainley DG, Torres JJ, Lancraft TM (1993) Trophic structure in open waters of the marginal ice zone in the Scotia-Wedell confluence region during spring (1983). *Polar Biology* 13 : 389-397
- Horvitz C, Schemske DW, Caswell H (1997) The relative "importance" of life-history stages to population growth : prospective and retrospective analyses. In : Tuljapurkar S, Caswell H (eds) *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. New York, pp 247-271
- Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, Van der Linden PJ, Xiasou D (2001) *Climate change 2001 : The scientific basis, contribution of working group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge
- Houlahan JE, Findlay CS, Schmidt BR, Meyers AH, Kuzmin SL (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404 : 755
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming : is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15 : 56-61
- Hurrell JW (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation : Regional temperatures and precipitation. *Science* 269 : 676-679
- Inchausti P, Guinet C, Koudil M, Durbec J-P, Barbraud C, Weimerskirch H, Cherel Y, Jouventin P (2003) Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology*
- Jacka TH, Budd WF (1998) Detection of temperature and sea ice extent changes in the antarctic and southern ocean. *Annals of Glaciology* 27 : 553-559
- Jackson S, Wilson RP (2002) The potential costs of flipper-bands to penguins. *Functional Ecology* 16 : 141-148
- Jouventin P (1971a) Comportement et structure sociale chez le Manchot empereur. *Terre et Vie* 25 : 510-586
- Jouventin P (1971b) Incubation et élevage itinérants chez les manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie). *Rev. Comp. Animal* 5 : 189-206
- Jouventin P, Weimerskirch H (1991) Changes in the population size and demography of southern seabirds : management implications. In : Perrins CM, Lebreton JD, Hiron GJM (eds) *Bird population studies, relevance to conservation and management*. pp 297-314
- Kaplan A, Cane MA, Kushnir YA, Clement AC (1998) Analyses of global sea surface temperature, 1856-1991. *Journal of geophysical research* 103 : 18567-18589
- Karels TJ, Boonstra R (2000) Concurrent density dependence and independence in populations of arctic ground squirrels. *Nature* 408 : 460-463
- Karl DM, Letellier R, Hebel D, Tupas L, Dore J, Christian J, Winn C (1995) Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991-1992 El Niño. *Nature* 373 : 234

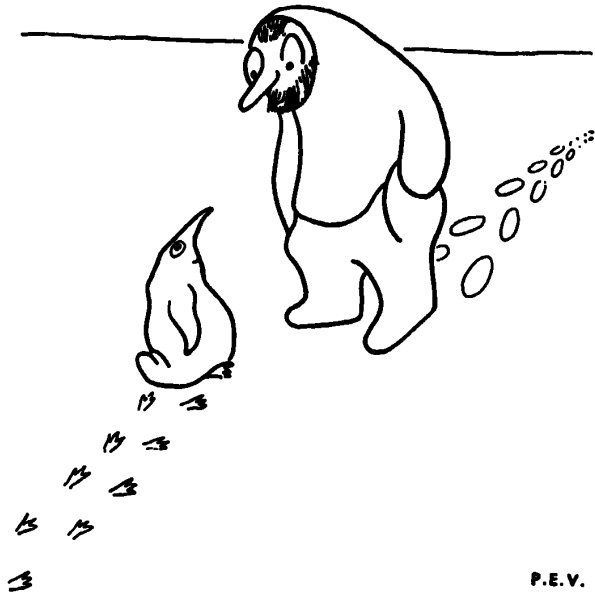
- Keeling CD, Chin JFS, Whorf TP (2004) Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382 : 149
- Kendall WL, Nichols JD (2002) Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology* 83 : 3276-3284
- Kerry KR, Hempel G (1990) Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg
- Kirkwood R, Robertson G (1997) The foraging ecology of female emperor penguins in winter. *Ecological Monograph* 67 : 155-176
- Klvana I, Berteaux D, Cazelles B (2004) Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *American naturalist*
- Kwok R, Comiso JC (2002) Southern Ocean Climate and Sea Ice Anomalies Associated with the Southern Oscillation. *American Meteorological Society* 15 : 487-501
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62 : 67-118
- Lebreton JD, Clobert J (1991) Birds population dynamics, management, and conservation : the role of mathematical modelling. In : Perrins CM, Lebreton JD, Hiron GJM (eds) *Birds population studies : relevance to conservation and management*. Oxford University Press, pp 105-125
- Lebreton JD, Hines JE, Pradel R, Nichols JD, Spendelov JA (2004) Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101 : 253-254
- Leventer A, Domack EW, Ishman SE, Brachfeld S, McClennen CE, Manley P (1996) Productivity cycles of 200-300 years in the Antarctic Peninsula region : Understanding linkages among the sun, atmosphere, oceans, sea ice and biota. *Geological Society of American Bulletin* 108 : 1626-1644
- Lima M, Keymer JE, Jaksic FM (1999) El Niño-Southern Oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America : Linking demography and population dynamics. *American naturalist* 153 : 476-491
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trend in Ecology and Evolution* 14 : 343-348
- Liu J, Yuan X, Rind D, Martison DG (2002) Mechanism study of the ENSO and southern high latitude climate teleconnections. *Geophysical research letters* 29 : 24-3
- Loeb VJ, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece SG (1997) Effects of sea-ice extend and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387 : 897-900
- Lomborg B (2001) *The skeptical environmentalist*. Cambridge University Press, Cambridge
- Mann KH, Lazier JRN (1991) *Dynamics of marine ecosystems, biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell scientific publications,
- Masson-Delmotte V, Delmotte V, Morgan V, Etheridge D, Van Ommen T, Tartarin S, Hoffmann G (2003) Recent southern indian ocean climate variability inferred from a Law Dome ice core : new insights for the interpretation of coastal Antarctic isotopic records. *Climate Dynamics* 1-30
- McCarty JP (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15 : 320-331
- McElligott AG, Altwegg R, Hayden TJ. (200) Age-specific survival and reproductive probabilities : evidence for senescence in male fallow deer (*Dama dama*). *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 269 : 1129-1137
- McGowan JA (1998) Climate-ocean variability and ecosystem response in the northeast Pacific. *Science* 281 : 210-215
- McPeck MA (1998) The consequences of changing the top predator in a food web : a comparative experimental approach. *Ecological Monographs* 68 : 1-23
- Menzel A, Fabian P (2004) Growing season extended in Europe. *Nature* 397 : 659
- Milner JM, Elston DA, Albon SD (1999) Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 68 : 1235-1247
- Myers JH (1998) Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera : A possible example of the Moran effect. *Ecology* 79 : 1111-1117

- Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, Asrar G, Nemani RR (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386 : 698-702
- Newton I (1998) *Population Limitation In Birds*. Academic Press, San Diego
- Offredo C, Ridoux V (1986) The diet of Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Adélie Land, Antarctica. *Ibis* 128 : 409-413
- Ottersen G, Planque B, Belgrano A, Post E, Reid PC, Stenseth NC (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128 : 1-14
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *American naturalist* 100 : 65-75
- Park Y-H, Roquet F, Vivier F (2004) Quasi-stationary ENSO wave signals versus the Antarctic Circumpolar Wave scenario. *Geophysical research letters* 31
- Park Y-H, Gambéroni L (1995) Large-scale circulation and its variability in the south Indian Ocean from TOPEX/POSEIDON altimetry. *Journal of geophysical research* 100 : 911-929
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399 : 579-583
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421 : 37-42
- Petit JR, Jouzel J, Raynaud D, Barkov NI, Barnola J-M, Basile I, Bender M, Chappellaz J, Davis M, Delaygue G, Delmotte M, Kotlyakov VM, Legrand M, Lipenkov VY, Lorius C, Pépin L, Ritz C, Saltzman E, Stievenard M (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399 : 429-436
- Philander SGH (1990) *El Niño, La Niña and the Southern Oscillation*. Academic Press, San Diego
- Polis GA, Hurd SD, Jackson CT, Piñero FS (1997) El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the gulf of California. *Ecology* 78 : 1884-1897
- Pounds JA, Fogden MPL, Campbell JH (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398 : 611-615
- Pounds JA, Fogden MPL, Savage JM, Gorman GC (1997) Test of null models for amphibian declines on a tropical mountain. *Conservation Biology* 11 : 1322
- Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Gretchen D, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT (1996) Challenges in the quest for keystones. *Bioscience* 46 : 609-620
- Pradel R (1993) Flexibility in Survival Analysis from recapture Data : Handling Trap-Dependence. In : Lebreton JD, North PM (eds) *Marked Individuals in the Study of Bird Population*. Birkhauser Verlag Basel, Switzerland, pp 29-37
- Pradel R (1996) Utilization of capture - mark - recapture for the study of the recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52 : 703-709
- Pradel, R. and J. D. Lebreton (1999). Comparison of different approaches to the study of local recruitment of breeders. *Bird Study* 46(Suppl.) : 74-81
- Prevost J (1961) *Ecologie du Manchot empereur*. E. P. F. 222
- Reed E.T., Gauthier G, Pradel, R. and Lebreton J.D; (2003) Age and environmental conditions affect recruitment in greater snow geese. *Ecology* 84 : 219-230.
- Reid K, Croxall JP (2001) Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 268 : 377-384
- Reid PC, Edwards M, Hunt HG, Warner AJ (1998) Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* 391 : 546
- Renwick JA (2002) Southern hemisphere circulation and relations with sea ice and sea surface temperature. *Journal of Climate* 15 : 3058-3068
- Reznick D, Nunney L, Tessier A, (2000). Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends Ecol Evol* 15 : 421-425.
- Ridoux V, Offredo C (1989) The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biol.* 9 : 137-145

- Rochet MJ, Cornillon P-A, Sabatier R, Pontier D (2000) Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos* 91 : 255-270
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds A (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421 : 57-60
- Ropelewski CF, Jones PD (1987) An extension of the Tahiti-Darwin Southern Oscillation Index. *Monthly Weather Review* 115 : 2165
- Saether BE, Bakke O (2000) Avian life history variation and contribution of demographic trait to the population growth rate. *Ecology* 81 : 642-653
- Sanford E (1999) Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* 283 : 2095-2097
- Schreiber EA (2001) Climate and Weather Effects on Seabirds. In : Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, Florida.,
- Sheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems : linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18 : 648-656
- Shine R, Charnov EL (1992) Patterns of survivorship, growth and maturation in snakes and lizards. *American naturalist* 139 : 1257-1269
- Shirihai H (2002) The complete guide to Antarctic wildlife. Birds and marine mammals of the Antarctic continent and the Southern ocean. Princeton University Press, Princeton and Oxford
- Siegel V, Loeb VJ, Goger J (1998) Krill (*Euphausia superba*) density, proportional recruitment and absolute recruitment and biomass in the Elephant Island region (Antarctic Peninsula) during the period 1977 to 1997. *Polar Biology* 19 : 393-398
- Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (1985) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg
- Smith RC, Ainley D, Baker K, Domack E, Emslie S, Fraser B, Kenett J, Leventer A (1999) Marine Ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience* 49 : 393-404
- Smith RC, Baker KS, Stammerjohn SE (1998) Exploring sea ice indexes for polar ecosystem studies. *Bioscience* 48 : 83-93
- Smith RIL (1994) Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica. *Oecologia* 99 : 322-328
- Smith WO (1990) Polar Oceanography, Part B : Chemistry, Biology, and Geology. Academic Press, San Diego
- Spendlow JA, Nichols JD, Hines JE, Lebreton JD, Pradel R (2002) Modelling postfledging survival and age-specific breeding probabilities in species with delayed maturity : a case study of Roseate Terns at Falkner Island, Connecticut. *Journal of Applied Statistics* 29 : 405
- Stearns SC (1976) Life-history tactics : a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51 : 3-47
- Stearns SC (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 41 : 173-187
- Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297 : 1292-1295
- Stenseth NC, Ottersen G., Hurrell J.W., Mysterud A., Lima M., Chan KS, Yoccoz NG, Adlandsvik B (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices, the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* . Published online.
- Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell JW, Belgrano A (2004) *Marine Ecosystems and Climate Variation. The North Atlantic : A comparative perspective*. Oxford University Press, Oxford
- Stone L, Huppert A, Rajagopalan B, Bhasin H, Loya Y (1999) Mass coral reef bleaching : A recent outcome of increased El Niño activity? *Ecology Letters* 2 : 325-330
- Streten NA, Zillman ZW (1984) Climate of the South Pacific Ocean. In *Climates of the oceans*. Elsevier, New York
- Thompson PM, Ollason JC (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature* 413 : 417-420

- Timmermann A, Oberhuler J, Bacher A, Esch M, Latif M, Roeckner E (1999) Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398 : 694-697
- Torrence C, Compo GP (1998) A practical guide to wavelet analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79 : 61-78
- Trathan PN, Croxall JP, Murphy EJ (1996) Dynamics of Antarctic penguin populations in relation to inter-annual variability in sea ice distribution. *Polar Biology* 16 : 321-330
- Tuomi J., Hakala T. and Haukioja E. 1983. Alternative concept of reproductive effort, costs of reproduction and selection in life-history evolution. *American Zoologist* 23 : 25-34.
- Tynan CT (1998) Ecological importance of the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature* 392 : 708-710
- Ulbrich U, Christoph M (1999) A shift of the NAO and increasing storm track activity over Europe due to anthropogenic greenhouse gas forcing. *Climate Dynamics* 551-559
- Van Loon H (1967) The half yearly oscillations in middle and high southern latitudes and the coreless winter. *Journal of Atmospheric Science* 24 : 472-486
- Vaughan DG, Marshall GJ, Connolley WM, King JC, Mulvaney R (2001) Devil in the detail. *Science* 293 : 1777-1779
- Veit RR, McGowan JA, Ainley DG, Wahls TR, Pyle P (1997) Apex marine predator declines ninety percent in association with changing oceanic climate. *Global Change Biology* 2 : 23-28
- Visser ME, Adriaansen F, van Balen JH, Blondel J, Dhondt AA, van Dongen S, du Feu C, Ivankina EV, Kerimov AB, de Laet J, Matthysen E, McCleery R, Orell M, Thomson DL (2003) Variable responses to large-scale climate change in European Parus population. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 270 : 367-372
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416 : 389-395
- Weimerskirch H . The role of body condition in breeding and foraging decision in albatrosses and petrels. Adams, N. J. and Slotow, R. H. [22 Int. Ornithol. Congr.], 1178-1189. 1999. Durban, BirdLife South Africa.
- Weimerskirch H (2001) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In : Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of Marine Birds* CRC Press, pp 113-132
- Weimerskirch H, Inchausti P, Guinet C, Barbraud C (2003) Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the southern ocean. *Antarctic Science* 15 : 249-256
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK : Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 supplement : 120-138
- White WB, Peterson RG (1996) An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature* 380 : 699-702
- Wilson PR, Ainley DG, Nur N, Jacobs SS, Barton KJ, Ballard JC, Comiso JC (2001) Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica : relation to sea-ice extend and the Antarctic Circumpolar Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213 : 301
- Woehler EJ, Cooper J., Croxall JP, Fraser WR, Kooyman GL, Miller GD, Nel DC, Patterson DL, Peter H-U, Ribic CA, Salwicka K, Trivelpiece WZ, Weimerskirch H (2001) A statistical assessment of the status and trends of antarctic and subantarctic seabirds. SCAR 2001.
- Zwally H. J., J. C. Comiso, C. L. Parkinson, D. J. Cavalieri and P. Gloersen (2002) Variability of Antarctic Sea Ice 1979-1998, *J. Geophys. Res.* 107 : 9.1-9.16

. ANNEXES



P.E.V.

. Annexe 1 : Relations entre les variables climatiques locales

Les fluctuations des variables climatiques mensuelles : les températures de l'air (T) entre 1956 et 2002, les pressions atmosphériques de l'air (P) entre 1960 et 2002, les températures de surface de la mer (SST), les concentrations de glace entre 1982 et 2002 et les étendues de glace entre 1973 et 2002, dont les relations sont représentées ici, sont indiquées sur la **Figure 16**.

Afin de quantifier la relation entre deux signaux non-stationnaires, on peut calculer le co-spectre d'ondelettes (*a*) et la cohérence d'ondelettes (*b*) (**Annexe 1**), qui donne une information locale sur la relation linéaire entre les deux séries pour chaque fréquence (période) et chaque pas de temps.

(*a*) Co-spectre d'ondelettes entre deux séries climatiques locales. Le co-spectre est une mesure de la répartition de la co-variance entre les deux séries pour chaque période et chaque pas de temps ; une forte co-variance est représentée en rouge, tandis qu'une faible co-variance en bleue.

(*b*) Cohérence entre deux séries climatiques locales. La cohérence est une mesure de la répartition de la corrélation entre les deux séries pour chaque période et chaque pas de temps ; une forte corrélation est représentée en rouge, tandis qu'une faible corrélation en bleue.

La significativité des co-variances et corrélations, calculées par les méthodes bootstrap, est indiquée par une ligne blanche pour le seuil 5%, et par une ligne blanche pointillée pour le seuil 10%. Le cône d'influence est la région où les effets de bords ont un impact. Dans ces régions, pour des problèmes numériques, des zéros ont été rajouté. L'ajout de zéros à la fin de la série a pour principale conséquence la réduction de la variabilité de la série temporelle, et donc une diminution de la significativité des quantités mesurées.

Pour obtenir l'information sur le retard de la relation entre les deux séries (i.e. séries en phase ou en opposition de phase), il est possible de calculer la différence de phase (*c*) entre

les deux séries à partir d'une ondelette complexe (comme l'ondelette de Morlet utilisée ici dans toutes nos analyses), et la distribution de la différence de phase (*e*).

(*c*) L'analyse des phases est une méthode qui permet de transformer une série caractérisée par des cycles irréguliers, en une série temporelle ayant des cycles d'une durée de 2π . La phase du signal caractérise le rythme des séries au cours du temps. Cette méthode permet de détecter de faibles synchronies entre deux séries. En effet, les dépendances éventuelles entre les séries sont difficiles à mettre en évidence par les méthodes traditionnelles (ex : basées sur les coefficients de corrélation) car l'irrégularité des amplitudes des deux séries peut masquer les associations existant entre ces séries. Avec les ondelettes, les phases ne sont définies que pour des bandes de fréquences ou de périodes de largeurs relativement étroites. Il est donc nécessaire de filtrer le signal étudié, dans une bande de périodes significatives. Cette bande significative peut être mise en évidence par le spectre de puissance local ou global. Les variables climatiques locales présentent toutes une variabilité annuelle très marquée et hautement significative (**Figure 18**), les phases seront donc définies dans une bande de périodes autour d'un an. Les couleurs rouge et bleue des phases correspondent aux phases des deux séries climatiques locales spécifiées à gauche de chaque figure. La ligne noire représente la différence de phase entre les deux séries.

(*d*) Séries temporelles des variables climatiques locales reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes (voir les méthodes d'analyse d'ondelettes en **Annexe 1**) dans une bande de périodes autour d'un an. De même que pour (*c*), les couleurs rouge et bleue correspondent aux deux séries climatiques locales spécifiées à gauche de chaque figure.

(*e*) Distribution de la différence de phase entre les deux séries climatiques locales. Un pic dans la distribution de la différence de phase indique qu'il y a une forte probabilité pour que les phases des deux signaux soient liées avec une différence de phase constante. La largeur de la distribution de l'histogramme est une mesure de la synchronie entre les deux séries. Évidemment, plus l'histogramme est représenté par une classe dominante, plus les séries seront reliées avec un retard équivalent à la classe de différence de phase dominante, tandis qu'une distribution large et uniforme représente une absence de relation entre les deux séries.

Ceci peut être mesuré par l'entropie de Shannon, qui est égale à 1 si la distribution de la différence de phase est dirac (une seule classe domine la distribution) et à 0 si la distribution est uniforme. On teste la significativité de cette valeur avec un test bootstrap, dont l'hypothèse H_0 : le pic de la distribution des différences de phase n'est pas différent des pics attendus par chance uniquement, contre l'hypothèse alternative : les séries sont synchrones.

(f) Distribution bootstrap de l'entropie, estimée par 1000 simulations bootstrap. La flèche rouge indique la valeur observée de l'entropie de la distribution de la différence de phase.

*We showed here the relationships with monthly local climatic variables that are represented on **Figure 18** : air temperature (T) between 1956 and 2002, air atmospheric pressure (P) between 1960 and 2002, sea surface temperature (SST), sea ice concentration between 1982 and 2002, and sea ice extend between 1973 and 2002.*

*To quantify the relationships between two non-stationary signals, the following quantities can be computed: the wavelet cross-spectrum (a) and the wavelet coherence (b) (**Annexe 1**). These quantities provide local information about where the two non-stationary time series are linearly related at a particular frequency (period) and temporal location in the time-frequency plane.*

(a) Wavelet power co-spectrum between local climatic variables. The wavelet power co-spectrum gives a measure of the co-variance distribution of the time series according to time and for each periodicity; high co-variance is represented by red colour, whereas blue colour indicates a weak co-variance.

(b) Wavelet coherency between local climatic variables. The wavelet coherency gives a measure of the correlation distribution of the time series according to time and for each periodicity. ; high correlation is represented by red colour, whereas blue colour indicates a weak correlation.

The thick white contour is the 5% significance level and the dashed white contour is the 10% significance level calculated with bootstrap method. The black contour indicates the cone of influence, where zero padding has reduced the variance.

To obtain information about the possible delay in the relationship (i.e. in phase or out of phase relations), one has the opportunity with complex wavelets (like the Morlet wavelet, use here for all our analyses) to compute the phase difference (c) and possibly the distribution of phase difference (f).

(c) The phase analysis method transforms a time series with quasi-cycles of irregular duration (period) to a time series with regular cycles of 2π duration, thereby allowing analysis of the phase of non-stationary time series. The phase analysis approach is capable of detecting relatively weak signs of synchrony. Indeed, the notion of phase synchronization implies only some interdependence between phases, whereas the irregular amplitudes may remain uncorrelated. The irregularity of amplitudes can mask phase locking so that traditional techniques (e.g. based on the correlation coefficient), that focus on the signals themselves rather than on the phase, may be less sensitive in the detection of the signal dependencies. For wavelet phase definition one needs to choose a fixed frequency band for the computation of the phase of a time series from the local or global wavelet spectrum. Here we use a periodicity band around 1 year where all the climatic variables showed a high and significant power (**Figure 18**). The red and blue colors stand for the two climatic variables that are specified in the left of the figure and the black line represents the phase difference.

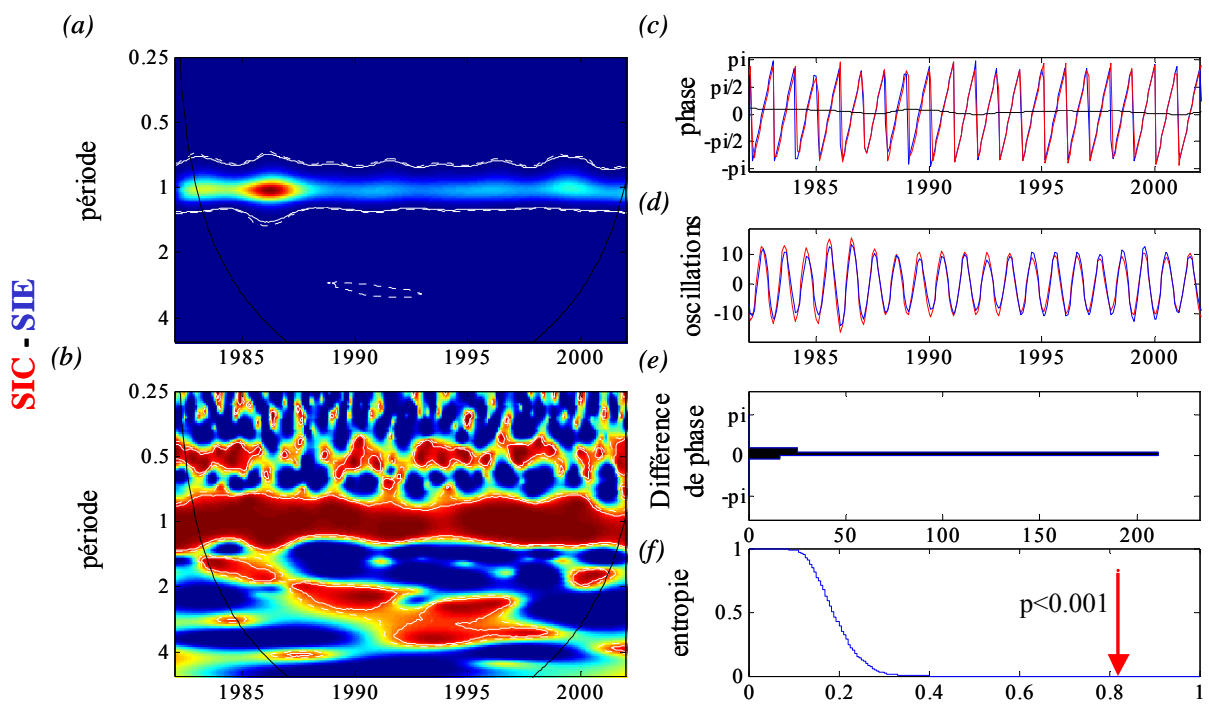
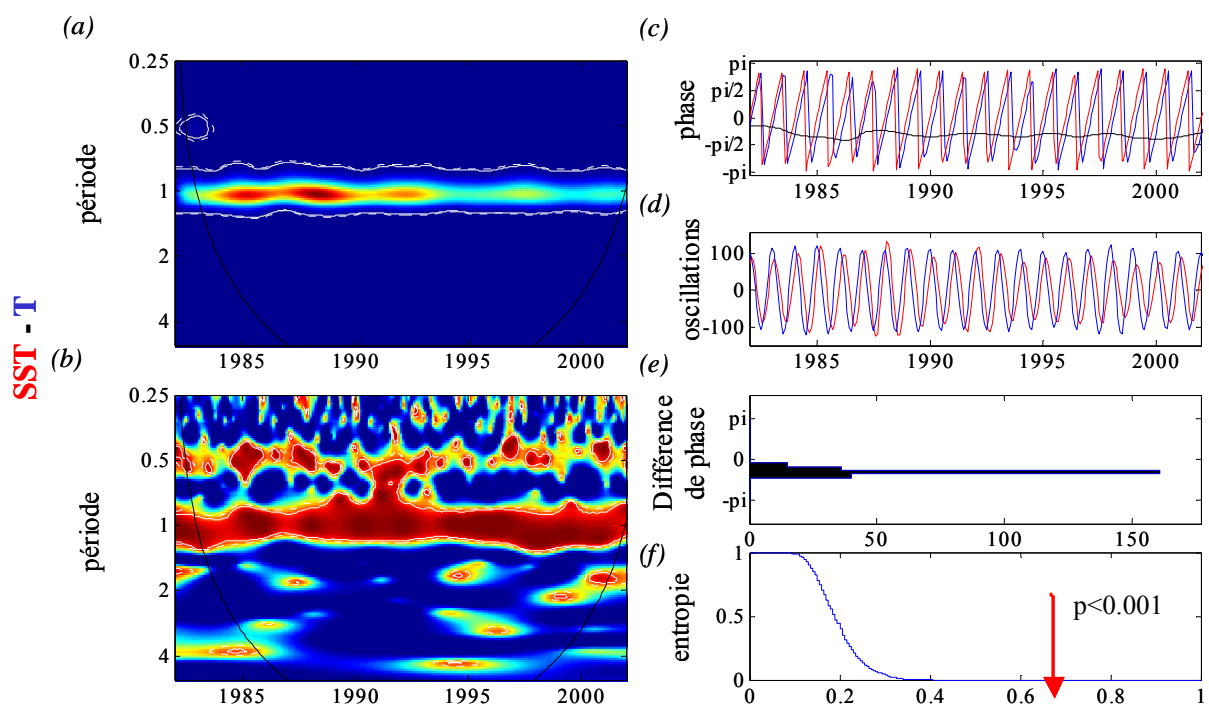
(d) Filtered time series (the reconstructed series based on wavelet methodology see **Annexe 1**) based on the wavelet transform components in a frequency band around 1 year. The red and blue colors stand for the two climatic variables that are specified in the left of the figure.

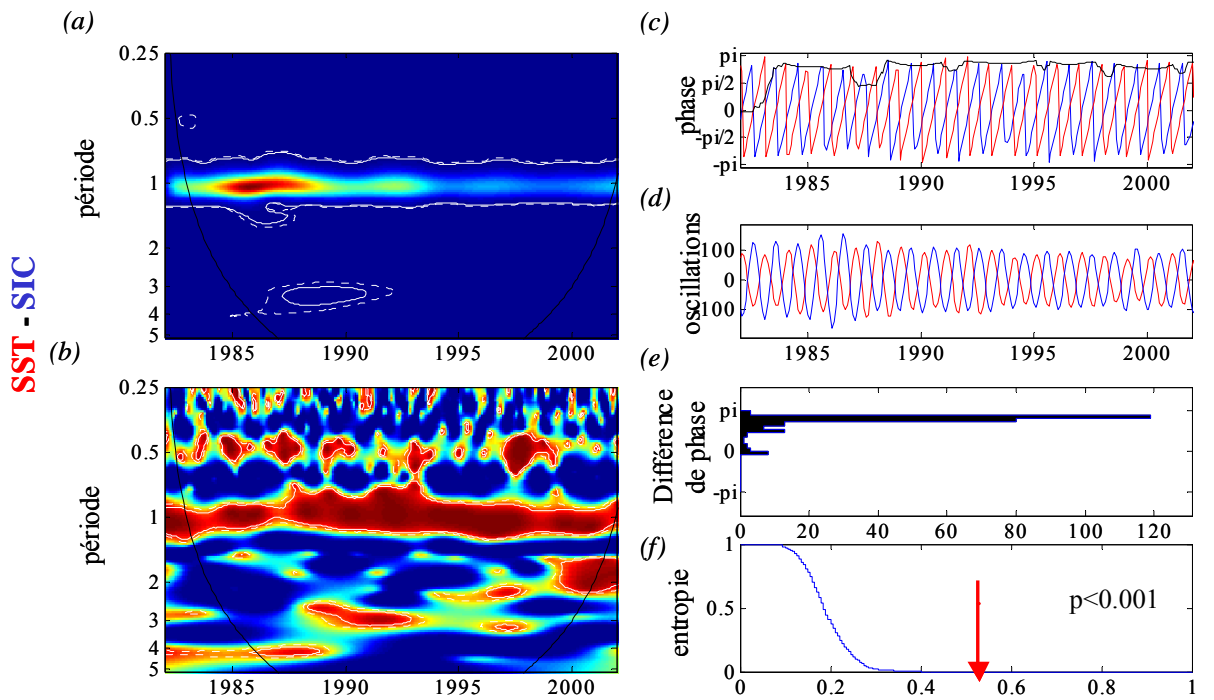
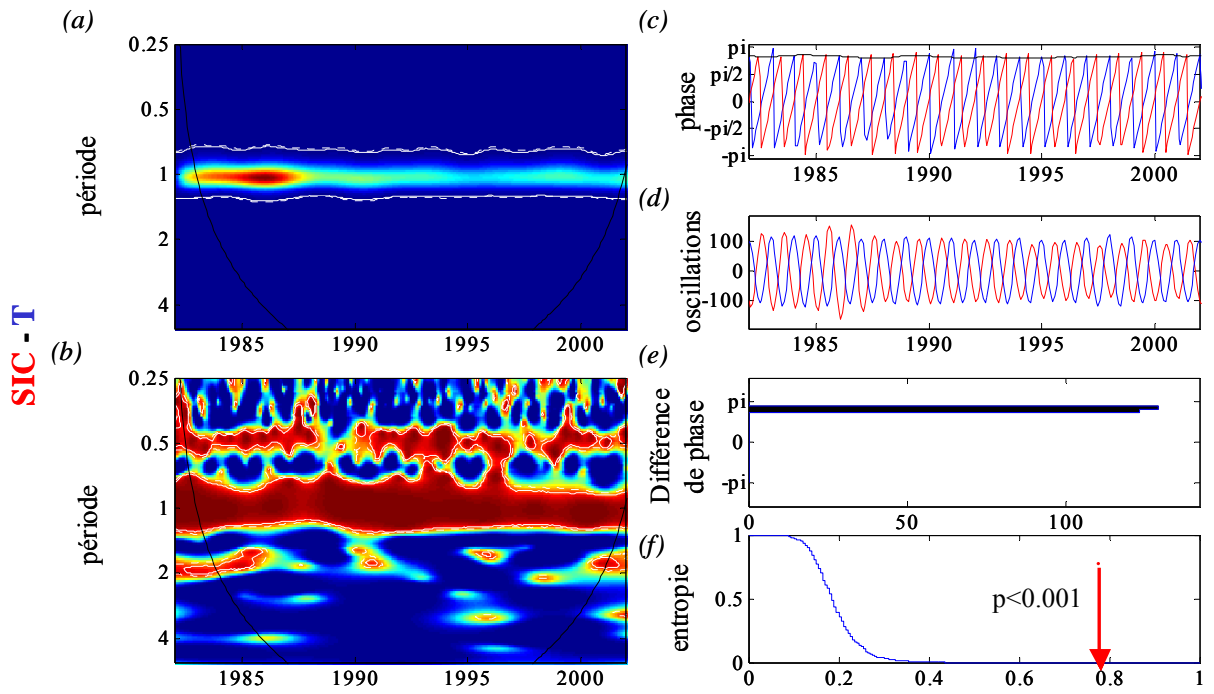
(e) Distribution of the phase difference between the two time series. A peak in the distribution of the phase difference indicates there is a statistical tendency for the two signals to be phase locked with a constant phase difference. The width of the histogram's distribution is a measure of the synchrony. Obviously the 'thinner' the histogram, the tighter the synchrony, while a non-synchronous state would have a broad and uniform distribution.

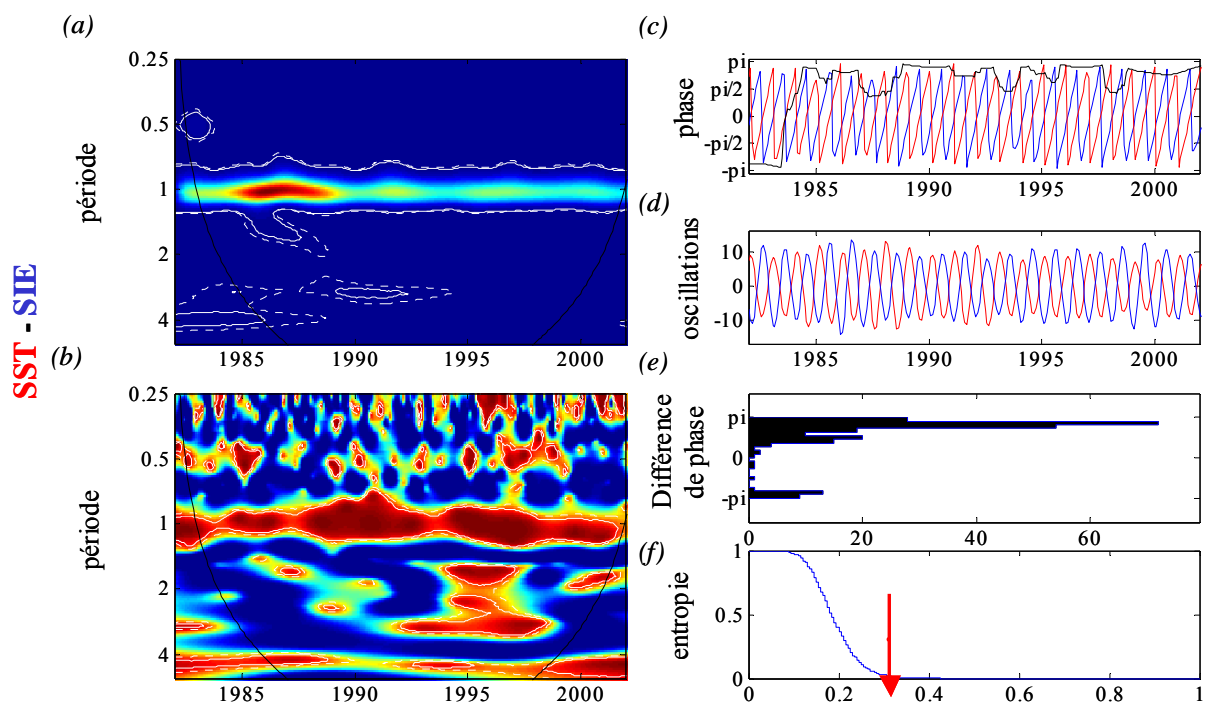
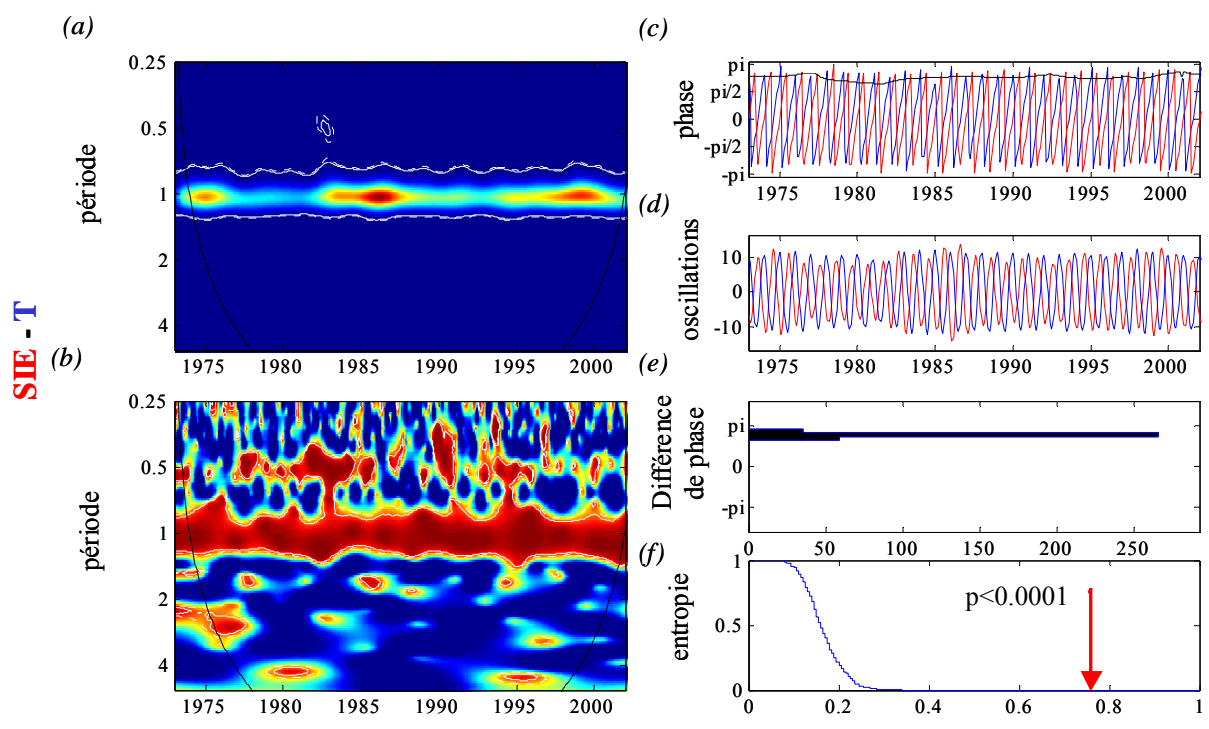
The statistical test requires some measure of how peaked is the distribution of the phase difference. A useful index is the Shannon entropy Q , for a uniform distribution, $Q = 0$ and for a Dirac distribution, $Q = 1$. With bootstrap methods, we test the null hypothesis H_0 :

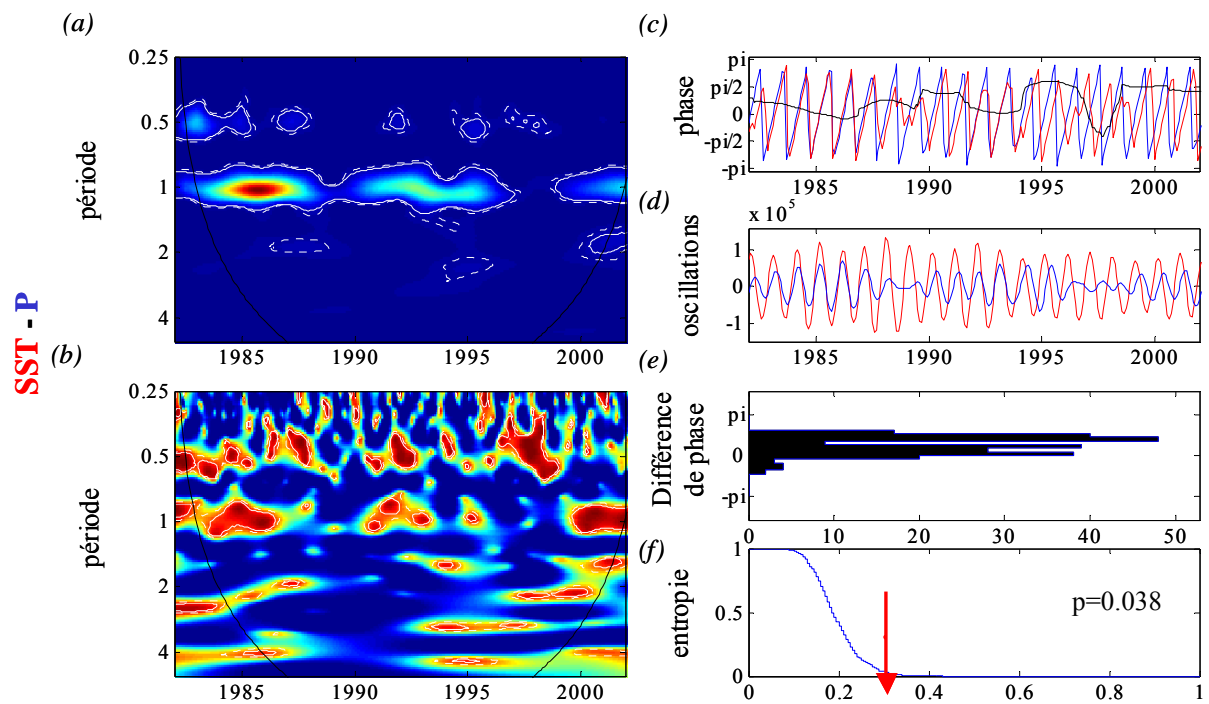
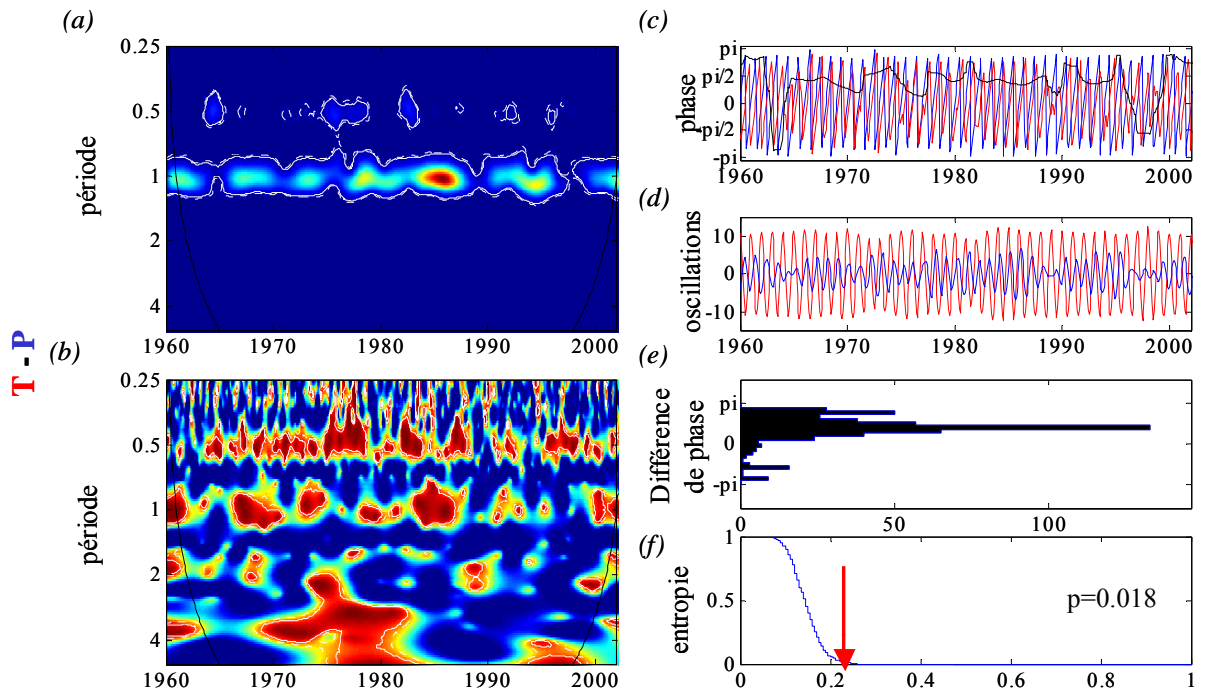
that the observed peak is any different to that expected by chance alone; against the alternative hypothesis H_A : that the time series are synchronized.

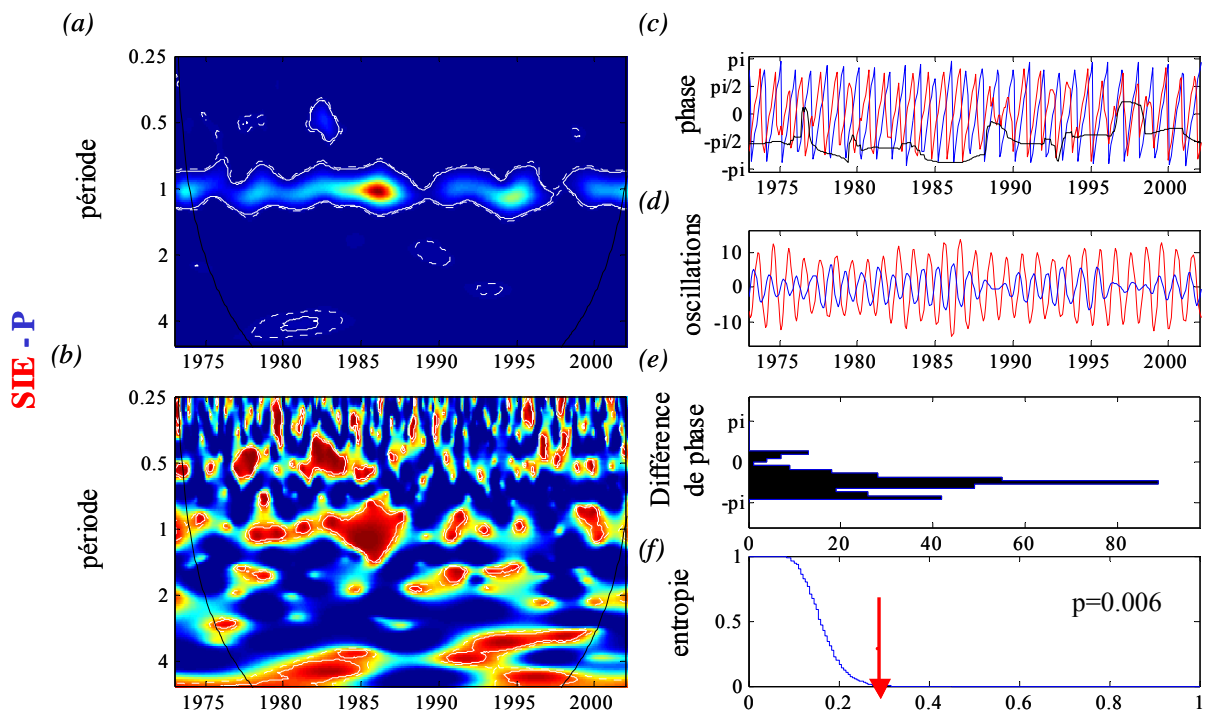
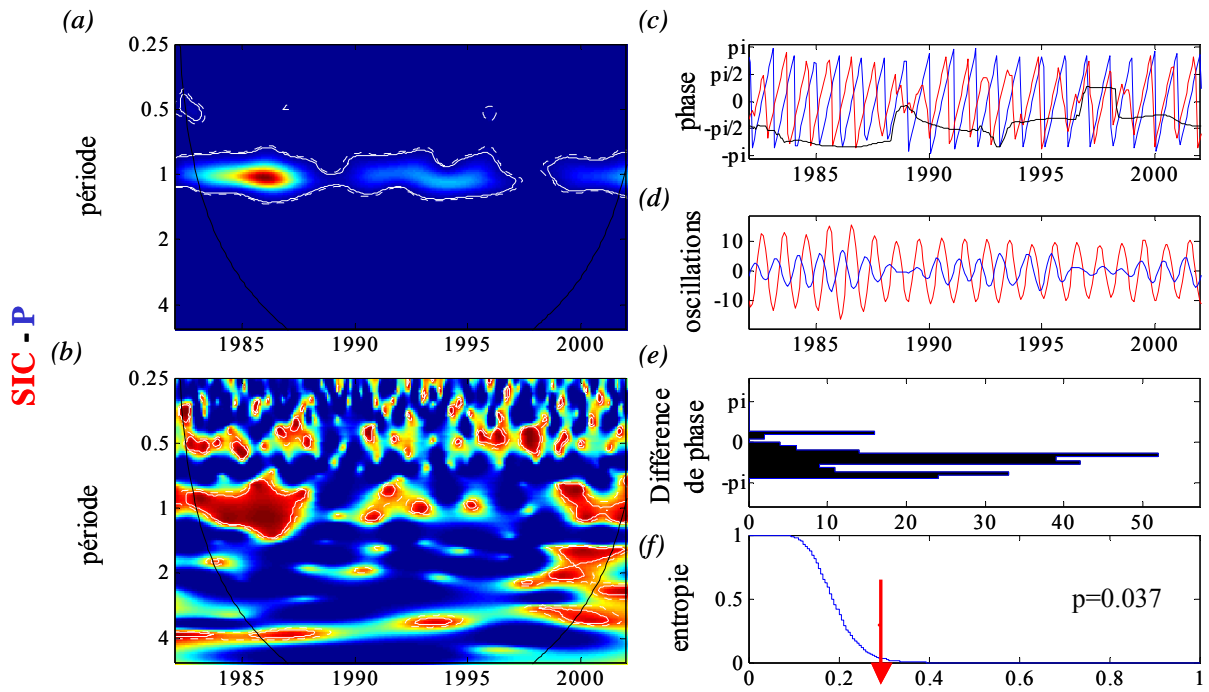
(f) Reverse cumulative density function of the discriminating statistic, the normalized Shannon entropy, estimated with $N = 500$ surrogate time series. Arrow indicates the normalized Shannon entropy characterizing the observed phase distribution.







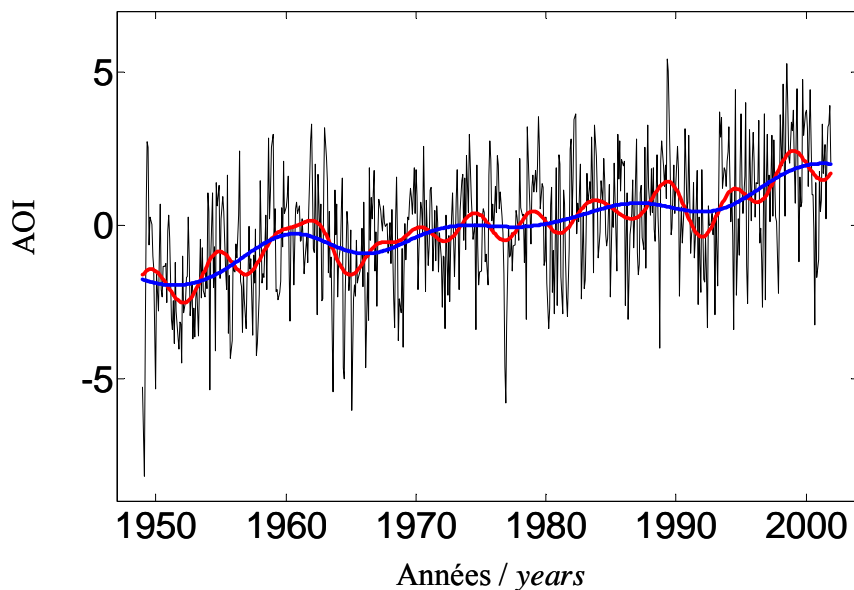




. Annexe 2 : L'oscillation antarctique

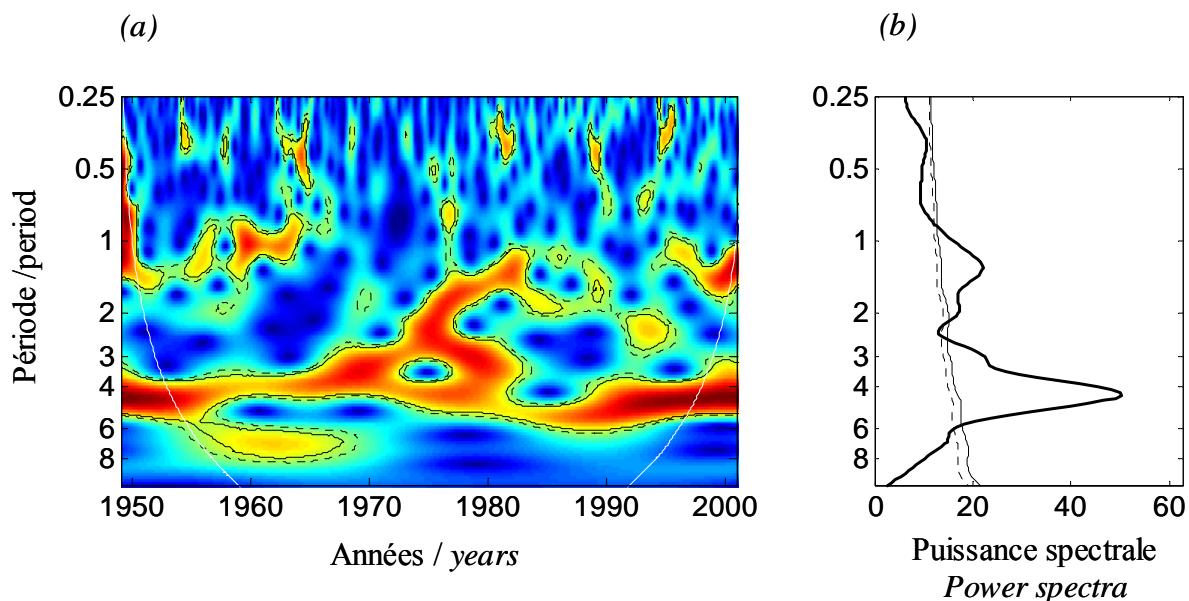
L'oscillation antarctique est une alternance à grande échelle de la masse atmosphérique entre les pressions de moyennes et hautes latitudes (Gong & Wang 1999 71 /id). L'AOI est un indice calculé à partir des variations de pressions atmosphériques à la surface de la mer au niveau de l'océan Austral entre 40°S et 65°S. Les valeurs mensuelles de l'AOI ont été obtenues auprès de Daoyi Gong (Department of Geophysics, Peking University, China). Daoyi Gong (*communication personnelle*) nous a précisé que l'index est calculé à partir des données satellites de NCEP/NCAR, qui contiennent peut-être des erreurs dues au décalage du système d'observation. Ainsi, la tendance à long terme dans l'index est moins fiable, et nous avons utilisé les données résiduelles d'une tendance de périodicité 10 ans (**Figure 1, ligne bleue**). L'AOI présente une forte variabilité inter-annuelle (Figure 1).

Figure 1 : Variations mensuelles de l'AOI entre 1949 et 2001 (ligne noire). Données filtrées pour des périodicités supérieures à 4 ans (ligne rouge), et à 10 ans (ligne bleue). *Interannual variation of the AOI between 1949 and 2001 (black line) and the filtered time series for periodicity higher than 4 years (red line) and 10 years (blue line). Daoyi Gong (personal communication) noted that the index is calculated from the NCEP/NCAR reanalysis datasets, that maybe contain system errors due to the observation system shift. Thus, the long-term trend in the index is less reliable. We remove the long-term trends first (here blue line) and focusing only on the year-to-year changes.*



L'AOI varie avec une périodicité très marquée autour de 4-5 ans (**Figure 2 b**), présente sans interruption de 1949 à 2002 (**Figure 2 a**). Il existe aussi une périodicité entre 1 et 2 ans, qui apparaît avant 1965, entre 1975 et 1985 et après 1995.

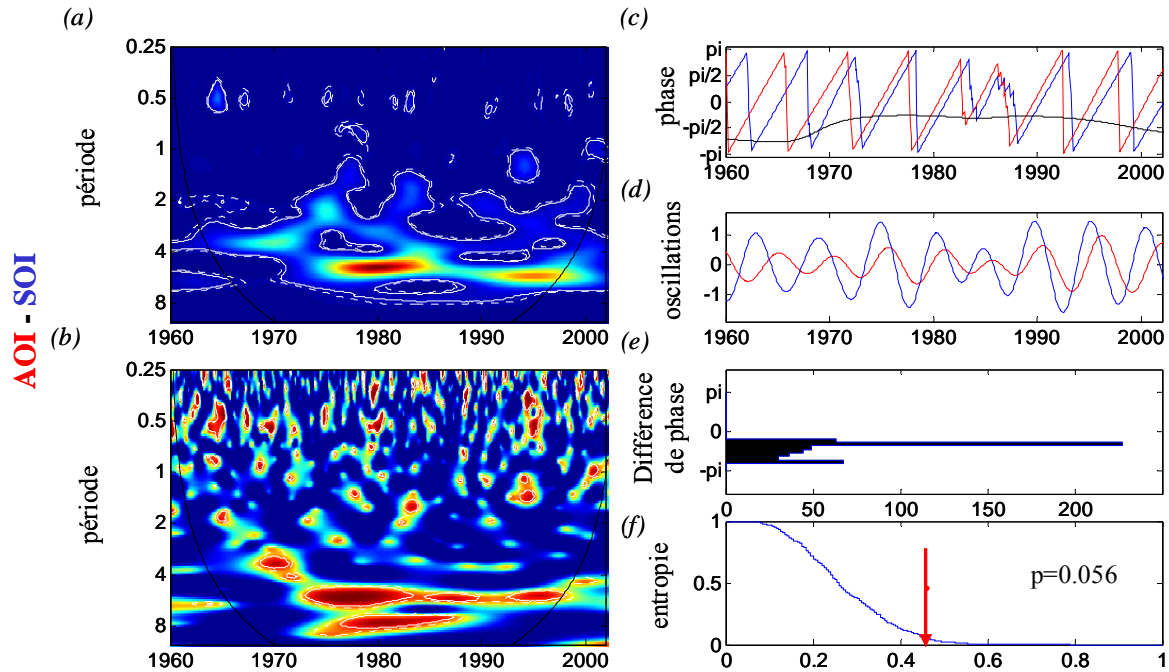
Figure 2 : Spectre local de puissance d'ondelettes (*a*) et spectre global (*b*) des données mensuelles de l'AOI entre 1949 et 2001. Mêmes légendes que la Figure 18.
Wavelet local power spectrum (a) and global wavelet power spectrum of monthly SOI between 1949 and 2001. Legends are the same as Figure 11.



L'AOI est relié au SOI avec une covariance et une cohérence importantes autour de 5-6 ans après 1970 (**Figure 3**). Les deux séries présentent un décalage de phase d'environ 15 mois.

Figure 3 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre le SOI et l'AOI mensuelles entre 1949 et 2001. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes entre 2 et 5 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries. (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure 23.

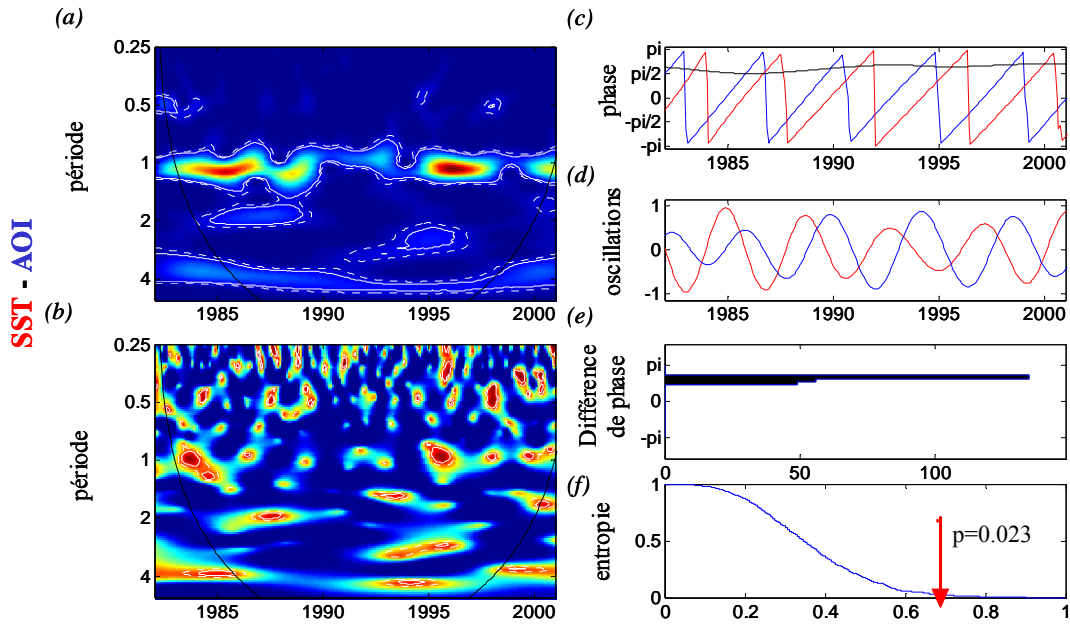
(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly SOI and AOI between 1949 and 2001. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band between 2 and 5 years. (d) Filtered time series (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure 23.



Avec les variables locales de Terre Adélie, l'AOI présente une relation significative uniquement avec les températures de surface de l'eau, avec une covariance et une cohérence très marquées avant 1985 et autour de 1995 (**Figure 4**). Le décalage entre les phases est d'environ 15 mois. Par souci de concision les figures avec les autres variables climatiques locales ne sont présentées ici car les relations ne sont pas significatives.

Figure 4 : (a) Co-spectre d'ondelettes et (b) cohérence entre l'AOI et les températures de surface de l'eau mensuelles entre 1982 et 2001. (c) Les phases sont définies dans une bande de périodes autour de 4 ans. (d) Séries temporelles des variables climatiques reconstruites à partir de la transformée d'ondelettes. (e) Distribution de la différence de phase entre les deux séries (f) Distribution bootstrap de l'entropie. Les légendes sont identiques à celles de la Figure 23.

(a) Wavelet power co-spectrum and (b) wavelet coherency between monthly AOI and sea surface temperature (SST) between 1982 and 2001. (c) The phase of the two series computed for a periodicity band around 4 years. (d) Filtered time series. (e) Distribution of the phase difference between the two time series. (f) Reverse cumulative density function of the normalized Shannon entropy. The legends are the same as Figure 23.



. Annexe 3 :Wavelet Analysis in Ecology: An Introduction

BERNARD CAZELLES, MARIO CHAVEZ, DOMINIQUE BERTEAUX, FRÉDÉRIC
MÉNARD, JON OLAV VIK, STÉPHANIE JENOUVRIER
AND NILS CHR. STENSETH

Soumis pour

« *Proceedings of the Royal Society : Biological Sciences.* »

Wavelet Analysis in Ecology: An Introduction

Bernard Cazelles^{1,2}*, Mario Chavez³, Dominique Berteaux⁴, Frédéric Ménard⁵,
Jon Olav Vik⁶, Stéphanie Jenouvrier⁷ and Nils Chr. Stenseth⁶

¹ CNRS UMR 7625, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris, France

² IRD UR GEODES, 93143 Bondy, France

³ LENA – CNRS UPR 640, CHU Pitié-Salpêtrière, 75651 Paris, France

⁴ Canada Research Chair in Conservation of Northern Ecosystems,
Université du Québec, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1

⁵ IRD UR THETIS, BP 171, 34203 Sète, France

⁶ Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis,
Department of Biology, University of Oslo, P.O. Box 1050 Blindern, N-0316 Oslo, Norway

⁷ CNRS, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, 79360 Villiers en Bois, France

Abstract

Wavelet analysis has spread in numerous domains of Science. The reason behind the versatility and attractiveness of wavelets for such diverse applications lies in their properties. One of these properties is called time-frequency localization and is especially useful for analysing non-stationary systems, i.e. systems with short-lived transient components.

This feature is one of the main features of ecological systems, transient dynamics is the rule rather than the exception in Nature. Thus wavelets must be also of great interest in Ecology. Here we review the basic properties of wavelets that make them such an attractive and powerful tool for ecological applications. We also illustrate our review by some adapted ecological examples particularly in relation to environmental and climatic forcing.

* Author for correspondence (cazelles@biologie.ens.fr)

1 INTRODUCTION

Since Elton's classic works (Elton 1924; Elton & Nicholson 1942a, 1942b), understanding and explaining the causes of quasi-regular multiannual cycles in animal populations has been a central issue in ecology. Nowadays, explaining both the characteristics of ecological time series and the associations and dependencies, between population time series or between population time series and environmental series is an important challenge (Buonaccorsi et al 2001; Cazelles & Stone 2003). The importance of this challenge exacerbated by the growing body of evidence showing that ecological and population processes are affected by climatic fluctuations (Bjørnstad & Grenfell 2001; Stenseth & Mysterud 2002; Stenseth et al 2002; Stenseth et al 2003; Hallett et al 2004). In particular many populations are driven and often entrained by large-scale climatic oscillations (Forchhammer & Post 2004; Klvana et al 2004). In the Northern Hemisphere, climatic fluctuations associated with the North Atlantic Oscillation (NAO) have been documented to impinge on and possibly entrain many ecosystems (Ottersen et al 2001; Drinkwater et al 2003; Mysterud et al 2003; Straile et al 2003). In the Southern Hemisphere, putative effects of El Niño on ecosystems and populations have been extensively studied (see recent reviews, Chavez et al 1999; Holmgren et al 2001; Jaksic 2001).

Population data often consist of a time series, a series of observations on the abundance of an organism made at equal intervals over some period of time. Statistical procedures are used to extract information and to quantify structure about the fluctuations being observed statistical procedures are employed. Most of these statistical methods come from what is generally known as *time series analysis*. One of the fundamental tools in time series analysis is the periodogram or spectrum (Box & Jenkins 1970; Chatfield 1989). The signal (the time series) is decomposed into its time-invariant constant frequency or harmonic components based on Fourier analysis. This can be regarded as a partition of the variance of the series into its different oscillating components with different frequencies (periods). Peaks in the periodogram or in the spectrum indicate what frequencies (periods) are contributing the most to the variance of the series. In this manner, periodicities, if present, are detected. This decomposition can be applied simultaneously to two time series and the shared structure, the associations between the series, is characterized using cross-spectrum and coherence functions (Chatfield 1989). Spectral analysis in ecology extends back more than fifty years when Bartlett (1954) analyzed the logarithmically transformed data on Canadian lynx in the MacKenzie River area with a periodogram. Spectral approaches have been employed frequently in ecology and population dynamics (see Platt & Denman (1975) for an appropriate introduction with illustrations). For instance, Enright (1965) have analyzed the rhythmicity in some animal time series based on periodogram, Bigger (1973) using correlogram and power spectrum has investigated a series of leaf-miners, Bulmer (1974, 1976) has estimated, with a sinusoidal model and periodogram, the amplitude and phases of the 10-year cycles of Canadian fur-bearing mammals, and more recently Bjørnstad et al (1996, 1998) have used spectral analysis to characterize the regional dynamics of small rodents.

The spectral techniques (or correlation techniques) can only be used for stationary time series *i.e.* those whose statistical properties do not vary with time. However ecological time series are typically noisy, complex, irregular and strongly non-stationary. There are more and more works underlining the non-stationary features of population dynamics. Transient dynamics appears to be the rule rather the exception in Nature. For instance, Hastings (2001) underlined that the dynamics of transients can play a key role in the structure of natural systems. Recent studies have shown that population dynamics can switch between different dynamics at multidecadal scale, triggered by small environmental changes. This is commonly known as *regime shift* (e.g. Carpenter 2003). These regime shifts have been observed in the North Pacific ecosystem around 1977 (Hare & Mantua 2000), particularly for the populations of

salmon (Francis & Hare 1994; Hare & Francis 1995). Regime shifts have also been suggested in other regions, for instance, for sea bird populations (Barbraud & Weimerskirch 2001; Weimerskirch et al 2003) and some part of the marine trophic food web (Reid et al 2001). Stochastic or environmental perturbations are not the mere mechanisms that are able to generate complex transients. Nonlinear dynamics with “unstable dynamical sets” are also susceptible to generate complex and non-stationary dynamics (Cazelles 2001; Cazelles et al 2001). Nevertheless, the more spectacular examples of transient behavior in population dynamics have been documented in epidemiology. Secular changes in climate, human demography and/or sociological features of human population have generated large non-stationarity in numerous epidemics as underlined by the analyses of some large data sets on measles and whooping cough (Duncan et al 1996; Rohani et al 1999). Recently Pascual and co-workers (Rodó et al 2002) have clearly demonstrated a robust relationship between El Niño oscillations and cholera prevalence in Bangladesh. Furthermore they have shown that the association between cholera and El Niño was strong but transient. Early in the twentieth century, spectra of cholera and El Niño are different, whereas late in the century (1980-2001) the relationship is strong between these spectra (Rodó et al 2002).

Ecological and environmental time series observed in Nature are typically non-stationary. These characteristics may make inappropriate the use of traditional correlation or spectral techniques when analyzing these series and also their mutual dependencies. Processing of such time series by means of conventional techniques such as spectral analysis (or correlation techniques, anyway) can lead to problems with respect to the interpretation of the results obtained. For example, the periodicity of a signal or the dependency between two signals can remain undetected if these properties exist over only a fraction of the analyzed time series. To overcome the problems due to non-stationarity, it has recently been proposed to apply wavelet analysis for the characterization of time series and also for the estimation of dependencies among non-stationary signals. Wavelet analysis performs what is called a time-frequency analysis of the signal, which means the estimation of the spectral characteristics of the signal as a function of time (Meyers et al 1993; Lau & Weng 1995; Torrence & Campo 1998). Then one can get the information on the different frequencies of the signal, *i.e.* the periodic components, and also, more interesting, on the time evolution of these periodic components. Cross-wavelets and wavelet coherency generalize these possibilities to the analyses of dependencies between two signals.

The potential of wavelet analysis appears particularly attracting given the specific nature of ecological time series and the potential relationships with environmental forcing. While the need to develop new statistical tools has been emphasized repeatedly by students of the interactions between population dynamics and climate variability (e.g. Stenseth et al. 2004), there are few applications of the wavelet approach in ecology. Exceptions are a paper that analyzed synchrony patterns of measles in UK (Grenfell et al 2001) and a recent work that demonstrated the association between North American porcupine dynamics, local climate, and the solar cycle (Klvana et al 2004). Other exceptions concern the applications of wavelet analysis to quantify heterogeneity and spatial patterns in vegetation systems (Bradshaw & Spies 1992; Dale & Mah 1998). In the following we present the basis of the wavelet approach before and apply these techniques to both synthetic and ecological examples. Our main goal is to emphasize the appealing advantages of these techniques in the context of time series analyses in ecology, particularly with relation to climatic forcing.

2 TIME-FREQUENCY DECOMPOSITION

It is well known from Fourier theory that a signal can be expressed as the sum of a, possibly infinite, series of sines and cosines, the Fourier expansion. Fourier decomposition may be able to determine all the

frequencies present in a signal, but it does not know when they are present. Although this decomposition provides useful information about a signal, it is not able to characterize signals whose frequency content changes with time. The main disadvantage of a Fourier expansion is that it has only frequency resolution and no time resolution. To overcome this problem several solutions have been developed in the past decades, which are more or less able to represent a signal in the time and frequency domains at the same time. The aim of these approaches is to expand a signal into different waveform with local time-frequency properties well adapted to the structure of the signal.

Gabor (1946) introduced a windowed Fourier decomposition to measure the frequency variations of signals. This short time or windowed Fourier transform provides a decomposition of the signal in a time-frequency plane whose partition is layered by rectangular cells of the same size. This means that the resolution across the time frequency plane is constant. However, to analyze signal structures it is necessary to perform a decomposition that provides different time supports for different frequencies. A high frequency structure needs a high time resolution to be well localized in time. In contrast, a low-frequency structure might need a small time resolution. Unfortunately, one cannot have an arbitrarily high resolution in both and time domain because the uncertainty Heisenberg's principle. A trade-off is therefore necessary in the time-frequency analysis.

Wavelet decomposition yields a time-scale window that narrows when the focus is on small-scale features and widens for large scale structures (see Fig. 1 in Lau & Weng 1995). This permits a good trade-off for the time-frequency resolution. Then wavelet analysis is probably currently the most powerful time-frequency approaches (Kaiser 1994; Mallat 1998) and this method opens the possibility of investigating the temporal evolution of signals which can best be described as aperiodic, noisy and transient (Meyers et al 1993; Lau & Weng 1995; Torrence & Campo 1998).

3 THEORY : THE WAVELET ANALYSIS

In contrast to Fourier analysis, wavelet analysis has been devised to analyze signals with changing spectra (Kaiser 1994; Mallat 1998). Wavelet analysis is based on time-scale decomposition with functions named *wavelets* (Chui 1992; Daubechies 1992; Mallat 1998). These basis functions have the property that they are localized in time in addition to frequency and then allow the characterization of non-stationary signals and their potential dependences. In this section we briefly introduce the bases of wavelet analysis with some mathematical background but also with some more intuitive explanations.

(a) wavelet transform

The wavelet transform decomposes signals over dilated and translated functions called *mother wavelets*. A mother wavelet is a function $\psi(t)$ indexed by two labels, one for the translation parameter τ (related to time position), and the other for the scale or dilation parameter a (related to the frequency). More explicitly, wavelets are defined as:

$$\psi_{a,\tau}(t) = \frac{1}{\sqrt{a}} \psi\left(\frac{t - \tau}{a}\right) \quad (1)$$

A wavelet transform of the signal $x(t)$ is defined as a convolution of the wavelet function with the signal:

$$W_x(a, \tau) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int_{-\infty}^{\infty} x(t) \psi^*\left(\frac{t - \tau}{a}\right) dt = \int_{-\infty}^{\infty} x(t) \psi_{a,\tau}^*(t) dt \quad (2)$$

where ‘*’ denotes the complex conjugate form. This wavelet transform is called the continuous wavelet transform because both scale and time parameters assume continuous values.

The wavelet transform coefficients, $W_x(a, \tau)$, represent the contribution of the scales (the a values) to the signal at different time positions (the τ values). The wavelet transform can be thought as a cross-correlation of a signal $x(t)$ with a set of wavelets of various “width” a , at different time position. Figure 1 attempts to visualize the signification of the wavelet transform. In the figure 1d a mother wavelet of scale a centered at location τ on the time axis is shown surimposed on an arbitrary time series. In the case of high matching between the signal x and the wavelet ψ , the integral of the product of the signal with the wavelet of scale a produces a large positive value of $W_x(a, \tau)$ in position τ (Fig. 1d). When the matching is low, $W_x(a, \tau)$ takes low values. But an association out of phase between the signal and the wavelet results in a high negative value of $W_x(a, \tau)$. By moving the wavelet along the signal (by increasing the τ parameter), structures relating to a specific a scale can be identified. This process is repeated over a range of a scales until all the coherent structures within the signal can be identified. Wavelet transforms are then computed over a continuous range of a and τ (Fig. 1e). This produces a three-dimensional surface $W_x(a, \tau)$ named *scalogram* (Fig. 1e).

The choice of the wavelet function $\psi(t)$ is not arbitrary. This function is normalized ($\int |\psi(t)|^2 dt = 1$) and verifies $\int \psi(t) dt = 0$. The normalization factor \sqrt{a} keeps the variance of translated and dilated wavelet identical to those of the mother wavelet.

One can notice that this decomposition yields a linear representation of the signal where the variance is preserved (Daubechies 1992). In fact:

$$\int_{-\infty}^{\infty} |x(t)|^2 dt = \frac{1}{C_g} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} |W_x(a, \tau)|^2 d\tau \frac{da}{a^2} \quad (3)$$

and the original signal can be recovered by means of the inverse wavelet transform:

$$x(t) = \frac{1}{C_g} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} \frac{1}{a^2} W_x(a, \tau) \psi_{a,\tau}(t) d\tau da \quad (4)$$

where $C_g = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{|\hat{\psi}(f)|^2}{f} df$ and $\hat{\psi}(f)$, the Fourier transform defined by:

$$\hat{\psi}(f) = \int_{-\infty}^{\infty} \psi(t) \exp(-i 2\pi f t) dt \quad (5)$$

which is the transfer function of a band-pass filter since $\hat{\psi}(0) = 0$ (Mallat 1998).

The wavelet transform can be seen as a convolution of the signal with different dilated band-pass filters. The original signal can be therefore recovered by integrating over all scales and locations, a and τ . If we limit the integration over a chosen range of a scales, we perform a basic filtering of the original time series in this chosen range of scales. The reconstruction is only available if $C_g < \infty$. This is called the admissibility condition. This is guarantee if $\hat{\psi}(0) = 0$, i.e. the wavelet function has zero average. Anyhow, this condition is nearly sufficient. If $\hat{\psi}(0) = 0$ and $\hat{\psi}(f)$ is continuously differentiable then the admissibility condition is satisfied.

(b) choice of the mother wavelet

As described above, one has the possibility of using different functions as a wavelet. The choice is guided by various considerations. The frequency domain of a real wavelet for example, is symmetric about frequency zero and contains two peaks. This will produce a high power only at those times when the oscillation is an extreme or where a sharp discontinuity occurs. Real wavelets are thus often used to detect sharp signal transients whereas complex analytic wavelets are able to separate instantaneous amplitude and phase components (Mallat 1998). Two popular wavelets are the *Mexican hat* and the *Morlet wavelet*. The former is an example of real valued wavelet and the latter is one of the most used analytic function.

The Mexican hat wavelet is equal to a normalized form of the second derivative of a Gaussian:

$$\psi(t) = \frac{2}{\pi^{1/4}\sqrt{3}\sigma} \left(\frac{t^2}{\sigma^2} - 1 \right) \exp\left(\frac{-t^2}{2\sigma^2}\right) \quad (6)$$

The Morlet wavelet is defined as:

$$\psi(t) = \pi^{-1/4} \exp(-i 2\pi f_0 t) \exp(-t^2/2) \quad (7)$$

This wavelet is simply the product of a complex sinusoidal ($\exp(-i 2\pi f_0 t) = \cos(2\pi f_0 t) + i \sin(2\pi f_0 t)$) by a Gaussian envelope ($\exp(-t^2/2)$) with f_0 is the central frequency of the wavelet. The term $\pi^{-1/4}$ is a normalization factor which ensures that the wavelet has unit variance.

In our applications we have chosen the Morlet wavelet. The figures 1a-c display both the real part and the imaginary part of the Morlet wavelet with different parameter values.

The relation between the frequency and the wavelet scale can be derived analytically for a particular mother wavelet (e.g. Meyer et al 1993). For the Morlet wavelet this equivalence is done by $\frac{1}{f} = \frac{4\pi a}{\omega_0 + \sqrt{2 + \omega_0^2}}$, with ω_0 the central angular frequency of the wavelet ($\omega_0 = f_0/2\pi$). Then with f_0 around 2π , the wavelet scale a is therefore inversely proportional to peak and central frequency of the wavelet, $f \approx 1/a$. This greatly simplifies the interpretation of the wavelet analysis and one can replace, on all equations, the scale a by the frequency f or the period $p = 1/f$.

The Morlet wavelet has the advantage to have both real and imaginary parts. This allows separating the phase and the amplitude of the studied signal. As $W_x(f, \tau)$ is a complex number, we can write $W_x(f, \tau)$ in terms of its phase $\phi(f, \tau)$ and modulus $|W_x(f, \tau)|$. The phase of the Morlet transform varies cyclically between $-\pi$ and π over the duration of the component waveforms and is defined as:

$$\phi_x(f, \tau) = \tan^{-1} \frac{\Im(W_x(f, \tau))}{\Re(W_x(f, \tau))} \quad (8)$$

(c) wavelet power spectrum

In some sense, the wavelet transform can be regarded as a generalization of the Fourier transform and by analogy with the spectral approaches one can compute the *wavelet power*:

$$S_x(f, \tau) = |W_x(f, \tau)|^2 \quad (9)$$

The average of the wavelet power spectrum gives the mean contribution to the global variance of the signal of the different frequency f :

$$\bar{S}_x(f) = \frac{\sigma_x^2}{T} \int_0^T |W_x(f, \tau)|^2 d\tau \quad (10)$$

with σ_x^2 the variance of the time series x . The average of the wavelet power is equivalent to the Fourier spectrum. Percival (1995) has shown that the average wavelet spectrum provides an unbiased and consistent estimation of the Fourier spectrum. Another interesting average is the computation at each time location of the mean variance simply by averaging of the frequency components:

$$\bar{s}_x(\tau) = \frac{\sigma_x^2 \pi^{1/4} \tau^{1/2}}{C_g} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{|W_x(f, \tau)|^2}{f^{1/2}} df \quad (11)$$

This quantity can also be filtered in a given frequency band. All these quantities can be employed to characterize a non-stationary signal and can also be filtered in a given frequency band.

(d) wavelet coherency and phase difference

In many applications, it is often desirable to quantify statistical relationships between two non-stationary fluctuating signals. In Fourier analysis, it is classical to use the coherency to determine the association between two signals, $x(t)$ and $y(t)$. The coherence function is a direct measure of the correlation between the spectra of two signals (Chatfield 1989). If the processes are stationary, i.e. if their spectra do not change in time, Fourier analysis can provide accurate estimates of these spectra and, thus, of coherence. Yet, non-stationarity is the rule rather than the exception in Nature, therefore, coherence needs to be computed using time-frequency techniques. The advantage of the wavelet-based coherence is that it varies in time, and can, therefore, detect transient covariance between studied signals (Liu 1994). To quantify the relationships between two non-stationary signals, the following quantities can be computed: the *wavelet cross-spectrum* and the *wavelet coherence*.

The wavelet cross-spectrum reads:

$$W_{x,y}(f, \tau) = W_x(f, \tau) W_y^*(f, \tau) \quad (12)$$

with ‘*’ indicates the complex conjugate.

As in the Fourier spectral approaches, the wavelet coherency is defined using smoothing in both time and frequency domain. The wavelet coherency is then defined as:

$$R_{x,y}(f, \tau) = \frac{|\langle W_{x,y}(f, \tau) \rangle|^2}{|\langle W_x(f, \tau) \rangle|^2 |\langle W_y(f, \tau) \rangle|^2} \quad (13)$$

with ‘< >’ indicating smoothing in both time and frequency. Using this definition, $R_{x,y}(f, \tau)$ is bounded by $0 \leq R_{x,y}(f, \tau) \leq 1$. The smoothing is performed, as in Fourier spectral approaches, by a convolution with a constant-length window function both in the time and frequency directions (Chatfield 1989).

These quantities provide local information about where the two non-stationary time series are linearly correlated at a particular frequency (or frequency band) and temporal location in the time-frequency plane. It can also be interpreted as the fractional portion of power of $x(t)$ that is in common (*i.e.* can be accounted by a linear relationship) with that of $y(t)$ at a particular time and frequency band. The wavelet coherence $R_{x,y}(f, \tau)$ is equal to one when there is a perfect linear relation at particular time location and frequency between the two signals.

To obtain information about the possible delay in the relationship (*i.e.* in phase or out of phase relations), one has the opportunity with complex wavelets to compute the phase difference $\phi_{x,y}(f, \tau)$ and possibly the distribution of phase difference. The phase difference reads:

$$\phi_{x,y}(f, \tau) = \tan^{-1} \frac{\Im(\langle W_{x,y}(f, \tau) \rangle)}{\Re(\langle W_{x,y}(f, \tau) \rangle)} \quad (14)$$

To quantify the phase difference, various approaches have been proposed (Pikovsky et al 2001). In the following, we will compute the phase difference distribution. A unimodal distribution of the phase difference indicates there is a preferred value of $\phi_{x,y}(f, \tau)$ and thus a statistical tendency for the two signals to be phase locked with a constant phase difference (for the considered wavelets parameters f and τ). Conversely, the lack of association between the phase of x and y (for f and τ) would be characterized by a broad and uniform distribution. To characterize this distribution of phase difference we will compute the normalized entropy (see Cazelles & Stone 2003).

(e) zero padding and the cone of influence

In practice, the wavelet spectrum is computed by first taking a discrete Fourier transform of the time series. Then for each scale, the wavelet's frequency response is analytically computed and it is multiplied by the data's transform in the frequency domain. The Fourier inverse transform of this product is finally taken. This, however, requires certain periodicity assumptions in both the data and the response function of the wavelet. In order to avoid false periodic events ('wrap-around' artifacts), zero padding is needed. Currently, the length of the time series is artificially increased, to the next-higher power of two, by adding zero-value samples.

Nevertheless, the disadvantage of zero-padding is that discontinuities are artificially created at the border of the data. As the wavelet gets closer the edge of the time series, part of it exceeds the edge and thus the values of the wavelet transform are affected by the zeros introduced creating the boundary effect. Further, the affected region increases in extent as the dilatation a (or the period) of the wavelet increases. This zone of the edge effects is known as the cone of influence. This region is defined as the e -folding time for the autocorrelation of wavelet power at each scale (Torrence & Campo 1998). The spectral information within this cone is not likely to be as accurate due to zero padding. Nevertheless, the zero padding, owing to numerous introduced zeros, essentially induces a simple reduction in the wavelet transform values in this region.

(f) statistical approach

Ecological and environmental time series are very often short and noisy. An important goal is therefore to quantify the statistical significance of the patterns exhibited by the wavelet approach. We thus performed a statistical procedure based on bootstrap methods (e.g. Cazelles & Stone 2003). The idea is to construct, from observed time series, control data sets, which share with the original series some

properties but which are constructed under the following null hypothesis: *the variability of the observed time series or the association between two time series is any different to that expected by chance alone.* The construction of our control data sets was performed by classical resampling (Efron & Tibshirani 1993), but other resampling schemes are possible (see Cazelles & Stone 2003). To test whether the raw time series is inconsistent with the null hypothesis, we have computed the wavelet transform and “related quantities” for each time series of the control set. Then we can compare “wavelet-based quantities” (that are our discriminating statistics) of our raw series with the distribution of the same quantities under the null hypothesis, extracting, for instance, the 99th or the 95th quantiles of these distributions.

4 FROM THEORY TO PRACTICE: ANALYSIS OF NON-STATIONARY SYNTHETIC TIME SERIES

(a) a synthetic signal with transient periodic and amplitude components

The main property of the wavelet approach is to introduce the possibility of identifying time-frequency discrepancy of studied signals. This allows one to distinguish between two signals that have identical periodic components but similar power spectrum (see the Electronic Appendix). With wavelets one has also the possibility to track the time evolution of the characteristics of a time series. To stress the capacity of the wavelet approaches, we have first analyzed a sinusoidal signal with a shift and an increase of both the amplitude and the period. This sinusoidal model reads:

$$\begin{aligned}
 y(t) &= \mu + A_1 \sin\left(\frac{2\pi t}{p_2}\right) + \epsilon & \text{if } t < t_{s_1} \\
 y(t) &= \mu + A_2 \sin\left(\frac{2\pi t}{p_1}\right) + \epsilon & \text{if } t_{s_1} \leq t < t_{s_2} \\
 y(t) &= \mu + A(t) \sin\left(\frac{2\pi t}{p(t)}\right) + \epsilon & \text{if } t \geq t_{s_2}
 \end{aligned} \tag{15}$$

with $A(t) = A_2 + (A_1 - A_2) \frac{t - t_{s_1}}{t_{s_2} - t_{s_1}}$, $p(t) = p_1 + (p_2 - p_1) \frac{t - t_{s_1}}{t_{s_2} - t_{s_1}}$, $A_1 = 2$, $A_2 = 1$, ϵ is a noisy component and t_{s_i} are the two time shifts of the features of the time series.

This complex signal with 200 data points is displayed on the figure 2a. The Fourier spectrum of this signal identifies a broad period around 1 unit of time (u.t.) (Fig. 2b), period that appears not very convincing (Fig. 2b) compared to the raw series (Fig. 2a). With the wavelet analysis (real part of the wavelet transform (Fig. 2c) and wavelet power spectrum (Fig. 2d), one has the possibility to reconstruct the time evolution of the main oscillating components of the time series. On the figure 2c we can observe the undulations in $\Re(W_x(f, \tau))$, at significant periods, from high values to low values, corresponding to the sinusoidal form of the signal (15). These undulations can be explained by referring back to figure 1, where wavelets of a comparable scale with the waveform move in and out of phase with the series. Based on the wavelet spectrum, one can easily observe that in the first part of the time series the period is around 1 u.t., then the period is around 0.25 u.t. and then increases from 0.25 to 1 u.t. (Fig. 2d). This visual impression is reinforced by the introduction of the significant regions, for $\alpha = 5\%$, in the wavelet power spectrum plot computed based on bootstrapped series (Fig. 2d). These significant regions emphasize the abrupt shift of the main period followed by its regular increase. On the figure 2e we have also plotted the average wavelet power spectrum to allow the reader to see the correspondence

between the continuous wavelet approaches and Fourier spectral analysis (Fig. 2b). Then whereas the Fourier spectrum was not able to differentiate temporally between the different periodic components of the signal, the wavelet analysis decomposes the signal into its separate components and clearly identifies both the abrupt periodic shift from p_2 to p_1 at $t_{s1} = 3$ and the smooth increase of the period from p_1 to p_2 after $t_{s2} = 5.25$.

(b) influence of the number of data points and observational noise

The previous results have shown that with wavelet analysis it is possible to detect both abrupt and smooth shifts in the periodic components of a studied signal (see also the Electronic Appendix). Here, to stress the robustness of the wavelet approach, we focus on the effect of the number of data points used for the analysis and also on the potential effect of the observational noise. We use an AR(2) model which reads:

$$\begin{aligned} y(t) &= a_1 + b_1 y(t-1) + c_1 y(t-2) + \epsilon_1 & \text{if } t < t_s \\ y(t) &= a_2 + b_2 y(t-1) + c_2 y(t-2) + \epsilon_2 & \text{if } t \geq t_s \end{aligned} \quad (16)$$

with a_i , b_i and c_i are the parameters of the AR model and ϵ_i are the process noise components which are Gaussian with variance σ_i^2 . The two sets of parameters are chosen for obtaining dynamics with two different main periodicities before and after t_s .

The figure 3 illustrates our results. The figure 3a displays the analyzed time series with $n = 100$ data points and the figure 3b shows the wavelet power spectrum. One can easily observe the abrupt variation of the main periodicity around $t_s = 60$. Before t_s , the period is around 8 iterations and around 4 iterations after. These two periodic components appear also clearly on the average power wavelet spectrum (Fig. 3c). What appears particularly interesting is that these results can also be found with just half of the data points (Figs 3d-3g). Of course, when halving the number of data points, we lose some information and the periodicity can appear less obvious on the scalograms, nevertheless similar conclusions can be drawn from wavelet analyses (Figs 3d-3g).

Another interesting result is related to the robustness of the results to the addition of observational noise. The figures 3h-3i display the results of our analyses with only the even data points of the time series (Fig. 3a) when Gaussian observational noise with a variance proportional to the variance of the total time series ($\sigma_{noise} = 0.80 \sigma_y$) is added. Even with this noisy and short signal one can found equivalent results than those obtained with the raw series (Figs 3b-3c).

(c) relationships between two synthetic signals

We have employed the previous AR(2) model (with a_1 , b_1 and c_1 parameters) to generated two time series of $n = 100$ data points with similar oscillating components but with independent noise components. As the noise components are independent, there is no significant correlation ($\rho = 0.010$ at lag 0) between these two series (see Royama 1992). Nevertheless as the time series are generated by an identical model, the two time series have similar oscillating components.

Figure 4 summarizes the results of wavelet analysis for the association between these two time series. The normalized times series are presented in figure 4a. The wavelet cross-spectrum (Fig. 4b), its average (Fig. 4c) and the coherency (Fig. 4d) are also shown. One can observe that the main co-variance between the two time series is in the 6-8 period band. The coherency that quantifies the association

between the two time series is also significant in the same period band but this association appears more discontinuous, with high coherence between the iterations 20-30, 45-65 and 70-95. To obtain information about the sign of the association and the possible delay in the relationship (*i.e.* in phase or out of phase relations), we have computed the phases of the two signals in the 6-8 period band and the phase difference (Fig. 4e). The result shows that the 2 series started in phases, then a short delay around $\pi/3$ appeared and after the iteration 75 the two series are out of phase with a delay around $4\pi/5$. Due to the transient behavior of the association between the series, the distribution of phase difference (Fig. 4f) appears bimodal, and then in this particular case it is difficult to test the significance of the normalized entropy of this distribution.

5 REAL LIFE DATA: ANALYSIS OF ECOLOGICAL TIME SERIES

(a) grouse dynamics as an example of transient periodic dynamics

The next example comes from long ecological time series, which present a typical non-stationarity characterized by oscillating components that greatly evolve in time (Fig. 5a). This time series is the series of the red grouse population estimated based on records of shooting bags in northeast Scotland (MacKenzie 1952).

Using the raw data, the classical Fourier spectrum shows a marked non-stationarity feature with the major part of the variance is explained by numerous components of high period (Fig. 5b) (see Chatfield (1989)). After a differentiation of the time series, one observes a first peak around 3 years and a second broader peak between 4-6 years (Fig. 5c). The Fourier spectrum analysis thus emphasizes that only these two main components appear to explain the oscillations of the observed data.

Wavelet analysis allows us to decompose the grouse abundance variability from 1849 to 1945 as a function of period and time. Figure 5d displays the wavelet power spectrum for the grouse time series and figure 5e the average or global wavelet power spectrum. Substantial periodicity (statistically significant) is revealed but only for some restricted period of time: in the band of 4-6 years for the time interval 1860-1875 and in the band of 8-10 years for 1895-1910 (Fig. 5d). These results can be interpreted as good matching between the series on the wavelets function of period 4-6 or 8-10 years for the considered time periods. One can also remark that these two periodic components are in average only weakly significant (Fig. 5e).

These results emphasize that the grouse abundance presents a strong non-stationary behavior and that there is no evidence for a single persistent mode of variability within the time interval 1849-1945.

(b) association between population abundance and climatic signal

We then analyzed the relation between the population abundance and a regional climatic index. The first example studied concerns the gray-sided voles in northern Finland (Hansen et al 1999a, 1999b) and the NAO winter index (Fig. 6). Another example concerning the tuna population in the Indian Ocean is presented in the Electronic Appendix. The Finnish data set includes a 48-year time series (1949-1996) of fall abundance of the vole community and these populations have a 4-5 years cycle (Hansen et al 1999a, 1999b). In this special case, cross-correlation analysis failed to detect any significant association between vole abundance and NAO at different lags (Fig. 6b).

With wavelet analysis one has the possibility to analyze the time evolution of the periodic components of both series and also the time evolution of the dependencies between these series based on the

coherency. The wavelet power spectrum of the two time series is plotted on the figures 7a-7c. For the voles time series the periodicity of 4-5 years is observed for quasi all the time period. Inversely, for the NAO signal, one observes only a short period of time, between 1970-1990, for which a periodic component (around 8 years) is significant. Figure 7e shows wavelet coherence between the vole population and the winter NAO index and figures (7f)-(7g) the phase analysis. The association between the vole abundance and winter NAO is present but intermittent for several time periods. The precise inspection of the wavelet coherency (Fig. 7e) reveals statistically significant coherence for the time period 1960-1970 around the 3-4 year period band, for 1965-1975 for the 6-7 year band and for 1970-1975 around the 2.5 year period band. To quantify the sign of the association between the series, the figure 7f shows the phases and the phase difference evolution. One can observe that the phases of the two series evolve in anti-phase synchrony in the 3.5-4.5 year period band, a high value of NAO phase is associated with a low phase value of the vole time series (Fig. 7f). Moreover the distribution of the phase differences shows a highly significant peak (Fig. 7g) and similar results have been obtained in the 6-7 year periodic band. These results confirm those obtained on the same series with other phase approaches (Cazelles & Stone 2003).

These results clearly demonstrate that the vole oscillations are influenced by the NAO, but this influence appears transient (Fig. 7e). Nevertheless the two time series are out of phases (Figs 7f-7g) with an average phase difference around π , which can be interpreted as showing the existence of a delay of a half quasi-cycle between the phase of NAO winter index and the phase of the vole population. The NAO characterizes the pattern of temperature, precipitation and wind over the northern hemisphere and in Western Europe, high NAO values are associated with wet, windy and harsh winter. Then the observed association merely reflects the fact that several years are required for the vole population to recover from the occurrence of harsh winters. These results agree with the conclusions of Hansen et al (1999a, 1999b), who pointed out that winter regulation appears to be an important element of vole dynamics in this region, and suggested that long severe winters, coupled with delayed density dependence, may be a direct cause of the observed population fluctuations.

(c) population fluctuations and the solar cycle

Several studies have suggested that the solar cycle could have large impacts on climate and then indirectly on animal population fluctuations (Elton, 1924; Royama 1992). This sunspot hypothesis was for example put forth to explain the 10 year lynx cycle in Canada (*e.g.* Sinclair et al 1993). However the issue is very controversial (Lindström et al 1996; Ranta et al 1997; Sinclair & Gosline 1997). Very recently, Klvana et al (2004) have shown that porcupine abundance in eastern Quebec have fluctuated periodically since 1868. They have also demonstrated that these oscillations have a strong association with both the solar cycle and local climate fluctuations. These recent results obtained on an entirely new study system underline again the possibility of a causal link between solar variability and population fluctuations.

Here we show how wavelet analyses can contribute to the debate surrounding the possibility of a relationship between the solar cycle, climate and population fluctuations. We compare the association between the sunspot number and (i) lynx population abundance and (ii) porcupine population abundance. The lynx time series analyzed is the series from the MacKenzie River region (Elton & Nicholson 1942a) and the porcupine time series comes from a dendrochronological reconstruction of porcupine abundance obtained through dating of feeding scars left on tree trunks by these animals (Klvana et al 2004). As shown in figure 8, the association between sunspot number and lynx abundance (quantified by the coherence), appears very weak and significant in the 10-12 periodic band only for the time periods 1821-1840 and 1915-1934 (Fig. 8b). In addition, the phase analysis shows that for the time period 1821-1840 the

two series are in phase while for 1915-1934 the two series are out of phase with a delay of $3\pi/2$ or $3/4$ of the quasi-period (Fig. 8c). These results contrast with those obtained with the porcupine data. We obtained a strong association between porcupine abundance and the sunspot number in the 10-12 periodic band for virtually the full length of the time series. This relation is weaker during 1940-1980 when the oscillations are highly coherent around the 22 years periodic band (Fig. 8e). Phase analysis reveals (Fig. 8f) that the two series are out of phase with an approximate delay of half a quasi-cycle (π). The sign of the association is then negative. Furthermore this synchrony of phase between the two series is highly significant (Fig. 8g).

Wavelet analyses allowed us to take into account the non-stationary nature of the complex associations between population data and the solar cycle. This clearly showed that the relationship between the solar cycle and lynx abundance is mostly non significant, except during the time period 1821-1840. For porcupines, however, the relationship with the solar cycle is clear and highly significant. This example shows how wavelet analyses can contribute to a debate grounded on complex biological relationships evolving through time.

6 DISCUSSION

Wavelet analysis is becoming an important addition to the set of tools aimed at analyzing time series, and thus has important practical applications in Ecology. We have reviewed the basic ideas of the wavelet analysis and provided the key features of this approach illustrated by examples, which appear particularly interesting from an ecological point of view.

The major aim of much current research on Population Biology is an attempt to characterize and to understand the nature of order in these natural systems and also the potential influence of exogenous changes on this order. In Ecology as experiment is particularly difficult, the retrospective (historical) approaches are often employed. Retrospective approaches use a mode of analysis, which is rooted in the comparative and observational richness of the data. This approach frequently employs time series analysis. Then a key requirement is to take into account the major characteristics of the observations that mirror the underlying properties of the studied system. As stressed in the *Introduction*, ecological and environmental time series observed in Nature are typically non-stationary. These characteristics may make inappropriate the use of the traditional techniques when analyzing these series and also their mutual dependencies. Moreover it difficult to demonstrate statistical significance of observed features (temporal pattern in a given series or pattern of association between series). Then, inferential methods for the quantitative characteristic of the cyclical features or relationships of the studied non-stationary time series are needed. To overcome these problems, we have proposed to apply wavelet analysis and we have developed statistical procedures and introduced statistical significance test based on resampling technique for the “wavelets-based quantities”.

Using the wavelet approach, we have shown that it is possible to study irregular, non-stationary and noisy time series, and also to analyze weak and transient interactions between such series (see also the Electronic Appendix). Wavelet spectrum leads to quantify the main periodic component of a given time series and its time evolution. Wavelet coherency is used to quantify the degree of linear relation between two non-stationary quantities in the time-frequency domain. The key advantage of wavelet approach over the more classical techniques (correlation and spectral techniques) is that it does not share their particularly restrictive requirement of stationarity assumption, where all moments of the time series must be constant in time. The main results stressed that ecological time series can change dramatically with time. Then the results from classical approaches must be interpreted with caution. Furthermore wavelet

analysis provides an even more natural way of following gradual changes in the forcing by exogenous variables such as environmental or climatic variables.

The main advantage of the wavelet approach is clearly to have the possibility to analyze transient dynamics both to characterize one-dimensional and the association between two time series. Another interesting aspect is the possibility to extract easily the phases of the studied signals and then conducting a phase analysis (Cazelles & Stone 2003). Phase analysis is a nonlinear technique that has a major advantage over linear ones in that it makes it possible to study rather weak interactions (but see Haydon et al (2002) and Cazelles (2004)). Indeed, the notion of phase synchronization implies only some interdependence between phases, whereas the irregular amplitudes may remain uncorrelated. This aspect has been clearly illustrated by the analysis of the link between the vole dynamics and the climatic forcing (Fig. 7). The linear relationship between the two series is transient and appears significant only for some period of time and for a specific frequency band (Fig. 7e), while, phase analysis reveals that the climatic signal is synchronized out of phase with the population time series (Fig. 7f).

From a practical point of view, an important question that should appear recurrently with the use of the wavelet approach is the number of data points needed for such analysis. We have demonstrated on a short and noisy time series that halving the data points modifies only slightly the conclusions drawn based on the wavelet approach (Fig. 3). The criteria to apply wavelet analysis should be very similar to those employed for classical spectral methods. For instance, Murdoch et al (2002) in a recent paper have analyzed “cyclic species”, with a classical spectral method applied to more than one hundred time series. They have adopted the following criteria to apply spectral analysis: series of at least 25 years long with estimated period smaller than one-third of the series length. Based on our experience, we then suggest a criterion similar to those of Murdoch et al (2002) but a little more restrictive: time series of 30 to 40 data points with significant periodic components smaller than one-quarter to one-fifth of the series length.

As a statistical analysis, wavelet approach provides no information about the underlying ecological mechanisms. There is not a single relation neither between cyclical features and biological mechanisms, nor between associations or relationships and mechanisms – a given pattern of association between series may be generated by a wide variety of different mechanisms. For example, we have shown that vole populations are phase-locked to the fluctuations of the climatic index (Figs 7f-7g). But we have not proved that climatic fluctuations are the only factor accounting for the vole cycles. Climatic fluctuations may trigger and/or amplify such cycles and/or synchrony. Further experimental studies will be necessary to elucidate the mechanisms that underlie the phase dependence between population abundance and climatic signal.

Up to very recently all time series analyses reported in the ecological literature were based on the stationarity assumption of the data. Some exceptions have been published recently (Blasius et al 1999; Haydon & Greenwood 2000; Cazelles & Boudjema 2001; Haydon et al 2001; Haydon et al 2002; Rodó et al 2002; Grenfell et al 2001; Cazelles & Stone 2003; Cazelles 2004; Klvana et al 2004). One hopes that our demonstration of the interest of wavelet analysis will be a radical shift in method that will be employed in the nearby future to analyze ecological time series. Furthermore the wavelet approach should be employed alongside other time series tools to examine directly the relation (association, dependence, synchrony) between studied time series. We believe that wavelet analysis should yield significant future advances in our understanding of population dynamics and ecological process in an evolving environment. Then this approach could contribute substantially towards resolving controversies over population regulation.

REFERENCES

- Barbraud, C. & Weimerskirch H. 2001 Emperor penguins and climate change. *Nature* 411, 183-186.
- Bartlett, M.S. 1954 Problèmes de l'analyse spectrale des séries temporelles stationnaires. *Publs Inst. Statist. Univ. Paris* 3, 119-134.
- Bigger, M. 1973 An investigation by Fourier analysis into the interaction between coffee leaf-miners and their larval parasites. *J. Anim. Ecol.* 42, 417-434.
- Bjørnstad, O.N., Champely, S., Stenseth, N.C. & Saitoh, T. 1996 Cyclicity and stability of grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido. Spectral densities and principal component analyses. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351, 867-875.
- Bjørnstad, O.N. & Grenfell, B.T. 2001 Noisy clock: Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science* 293, 638-643.
- Bjørnstad, O.N., Stenseth, N.C., Saitoh, T. & Lingjærde, O.C. 1998 Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido. Spectral densities and functional data analysis. *Res. Popul. Ecol.* 40, 77-84.
- Blasius, B., Huppert, A. & Stone, L., 1999 Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature* 399, 354-359.
- Box, G.E.P. & Jenkins, G.M. 1976 *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. Holden-Day, San Francisco.
- Bradshaw, G.A. & Spies, T.A. 1992 Characterizing canopy gap structure in forest using wavelet analysis. *J. Ecol.* 80, 205-215.
- Bulmer, M.G. 1974 A statistical analysis of the 10-year cycle in Canada. *J. Anim. Ecol.* 43, 701-718.
- Bulmer, M.G. 1976 The theory of predator prey oscillations. *Theor. Pop. Biol.* 9, 137-150.
- Buonaccorsi, J.P., Elkinton, J.S., Evans, S.R., & Liebhold, A.M. 2001 Measuring and testing spatial synchrony. *Ecology* 82, 1628-1679.
- Carpenter, S.R. 2003 *Regime Shifts in Lake Ecosystems : Pattern and Variation*. Excellence in Ecology Series Vol. 15, Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Cazelles, B. 2001 Blowout bifurcation with non-normal parameters in population dynamics. *Phys. Rev. E* 64, 032901.
- Cazelles, B. 2004 Symbolic dynamics for identifying similarity between rhythms of ecological time series. *Ecol. Lett.* 7, 755-763.
- Cazelles, B., Bottani, S. & Stone, L., 2001 Unexpected coherence and conservation. *Proc. Royal Soc. London B* 268, 2595-2602.
- Cazelles, B. & Boudjema, G., 2001 The Moran effect and phase synchronization in complex spatial community dynamics. *Am. Nat.* 157, 670-676.
- Cazelles, B. & Stone, L. 2003 Detection of imperfect population synchrony in an uncertain world. *J. Anim. Ecol.* 72, 953-968.
- Chatfield, J.R. 1989 *The Analysis of Time Series: An Introduction*. Chapman & Hall, London.
- Chavez, F.P., Strutton, P.G., Friederich, G.E., Feely, R.A., Feldman, G.C., Foley, D.G. & Mc Phaden, M.J. 1999 Biological and chemical response of the equatorial Pacific ocean to the 1997-1998 El Niño. *Science* 286, 2126-2131.

- Chui, C. K. 1992 *An Introduction to Wavelets*. Academic Press, Boston.
- Dale, M.R.T. & Mah, M. 1998 The use of wavelets for spatial pattern analysis in ecology. *J. Veg. Sci.* 9, 805-815.
- Daubechies, I. 1992 *Ten Lectures on Wavelets*. SIAM monographs, Philadelphia.
- Drinkwater, K.F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C.H., Ottersen, G., Pershing, A.J. & Walker, H. 2003 The response of marine ecosystems to climate variability associated with the north Atlantic oscillation. pp. 211-234 in Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G. & Visbeck, M. (eds.). *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact*. Geophysical Monograph 134. The American Geophysical Union, Washington.
- Duncan, C.J., Duncan, S.R. & Scott, S. 1996. Whooping cough epidemics in London, 1701-1812: Infection dynamics, seasonal forcing and the effects of malnutrition. *Proc. R. Soc. London B* 263, 445-450.
- Efron, B. & Tibshirani, R.J. 1993 *An Introduction to the Bootstrap*. Chapman and Hall, London.
- Elton, C.S. 1924 Fluctuations in the numbers of animals, their causes and effects. *Br. J. Exp. Biol.* 2, 119-1963.
- Elton, C.S. & Nicholson, M. 1942a The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11, 215-244.
- Elton, C.S. & Nicholson, M. 1942b Fluctuations in numbers of muskrat (*Ondatra zibethica*) in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11, 96-126.
- Enright, J.T. 1965 Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology. *J. Theor. Biol.* 8, 426-468.
- Francis, R.C. & Hare, S.R. 1994 Decadal-scale regime shifts in large marine ecosystems of the north-east Pacific: A case for historical science. *Fish. Oceanogr.* 3, 279-291.
- Forchhammer, M.C. & Post, E. 2004 Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. *Popul. Ecol.* 46, 1-12.
- Gabor, D. 1946 Theory of communication. *J. EEE (London)* 93, 429-457.
- Grenfell, B.T., Bjørnstad, O.N. & Kappey, J. 2001 Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature* 414, 716-723.
- Hallett, T.B., Coulson, T., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M. & Grenfell, B.T. 2004 Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430, 71-75.
- Hansen, T.F., Stenseth, N.C. & Henttonen, H. 1999a Interspecific and intraspecific competition as causes of direct density dependence in a fluctuating vole population. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 986-991.
- Hansen, T.F., Stenseth, N.C. & Henttonen, H. 1999b Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: An analysis of seasonal density dependence. *Am. Nat.* 154, 129-139.
- Hare, S.R. & Francis, R.C. 1995 Climate change and salmon production in the Northeast Pacific Ocean. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 121, 357-372.
- Hare, S.R. & Mantua, N.J. 2000 Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1997 and 1989. *Progress in Oceanography* 47, 103-145.
- Hastings, A. 2001 Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecology Letters* 4, 215-220.
- Haydon, D.T. & Greenwood, P.E., 2000 Spatial coupling in cyclic population dynamics: Models and data. *Theor. Pop. Biol.* 58, 239-254.

- Haydon, D.T., Greenwood, P.E., Stenseth, N.C. & Saitoh, T., 2003 Spatio-temporal dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido: Identifying coupling using state-based Markov-chain modelling. *Proc. R. Soc. London B* 270, 435-445.
- Haydon, D.T., Stenseth, N. C., Boyce, M.S., & Greenwood, P.E., 2001. Phase coupling and synchrony in the spatiotemporal dynamics of muskrat and mink populations across Canada. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 98, 13149-13154.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R. & Mohren, G.M.J. 2001 El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 16, 89-94.
- Jaksic, F.M. 2001 Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western south america. *Ecography* 24, 241-250.
- Kaiser, G. 1994 *A Friendly Guide to Wavelets*. Birkhauser, Boston.
- Klvana, I., Berteaux, D. & Cazelles, B. 2004 Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *Am. Nat.* 164, 283-297.
- Lau, K.M. & Weng, H. 1995 Climatic signal detection using wavelet transform: How to make a time series sing. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 76, 2391-2402.
- Lindström, J., Kokko, H. & Ranta, E. 1996 There is nothing new under the sunspots.. *Oikos* 77, 565-568.
- Liu, P.C. 1994 Wavelet spectrum analysis and ocean wind waves. pp. 151-166 in Foufoula-Georgiou, E. & Kumar, P. (eds.). *Wavelets in Geophysics*. Academic Press, New York.
- Mallat, S. 1998 *A Wavelet Tour of Signal Processing*. Academic Press, San Diego.
- Meyers, S.D., Kelly, B.G., O'Brien, J.J. 1993 An introduction to wavelet analysis in oceanography and meteorology with application to the dispersion of Yanai waves. *Mon. Weather Rev.* 121, 2858-2866.
- Murdoch, W.W., Kendall, B.E., Nisbet, R.M., Briggs, C.J., McCauley, E. & Bolser, R. 2002 Single-species models for many-species food webs. *Nature* 423, 541-543.
- Mysterud, A., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G. , Ottersen, G. & Langvatn, R. 2003 The response of terrestrial ecosystems to climate variability associated with the north Atlantic oscillation. pp. 235-262 in Hurrell, J.W., Kushnir, Y. Ottersen, G. & Visbeck, M. (eds.). *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact*. Geophysical Monograph 134. The American Geophysical Union, Washington.
- Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P.C. & Stenseth, N.C. 2001 Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128, 1-14.
- Percival, D. 1995 On estimation of wavelet variance. *Biometrika* 82, 619-631.
- Pikovsky, A.S., Rosenblum, M.G. & Kurths, J. (2001) *Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Platt, T. & Denman, K.L. 1975 Spectral analysis in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 189-210
- Ranta, E., Lindstrom, J., Kaitala, V., Kokko, H., Linden, H. & Helle, E. 1997 Solar activity and hare dynamics: a cross-continental comparison. *Am. Nat.* 149, 765-775.
- Reid, P.C., Borges, M.F. & Svendsen, E. 2001 A regime shift in the North Sea circa in 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research* 50, 163-171.

- Rodó, X., Pascual, M., Fuchs, G. & Faruque, S.G. 2002 ENSO and cholera: A nonstationary link related to climate change? *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99, 12901-12906.
- Rohani, P., Earn, D.J.D. & Grenfell, B.T. 1999 Opposite patterns of synchrony in sympatric disease metapopulations. *Science* 286, 968-971.
- Royama, T. 1992 *Analytical Population Dynamics*. Chapman & Hall, London.
- Sinclair, A.R.E. & Gosline J.M. 1997 Solar activity and mammal cycles in the Northern Hemisphere. *Am. Nat.* 149, 776-784.
- Sinclair, A.R.E, Gosline J.M., Holdsworth, G., Krebs, C.J., Boutin, S., Smith, J.N.M. Boonstra, R. & Dale, M. 1993 Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from the tree rings and ice cores. *Am. Nat.* 141, 173-198.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. 2002 Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and mismatch to the environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 13379-13381.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S. & Lima, M. 2002 Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296.
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G. & Ådlandsvik, B. 2003 Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. Royal Soc. London B* 270, 2087-2096.
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., & Belgrano, A. 2004 *Marine Ecosystems and Climate Variation. The North Atlantic: A comparative perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- Straile, D., Livingstone, D.M., Weyhenmeyer, G.A. & George, D.G. 2003 The response of freshwater ecosystems to climate variability associated with the north Atlantic oscillation. pp. 263-279 in Hurrell, J.W., Kushnir, Y. Ottersen, G. & Visbeck, M. (eds.). *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact*. Geophysical Monograph 134. The American Geophysical Union, Washington.
- Torrence, C. & Compo, G.P. 1998 A practical guide to wavelet analysis. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 79, 61-78.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C. & Barbraud, C. 2003 Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in Southern Ocean. *Antarctic Science* 15, 249-256.

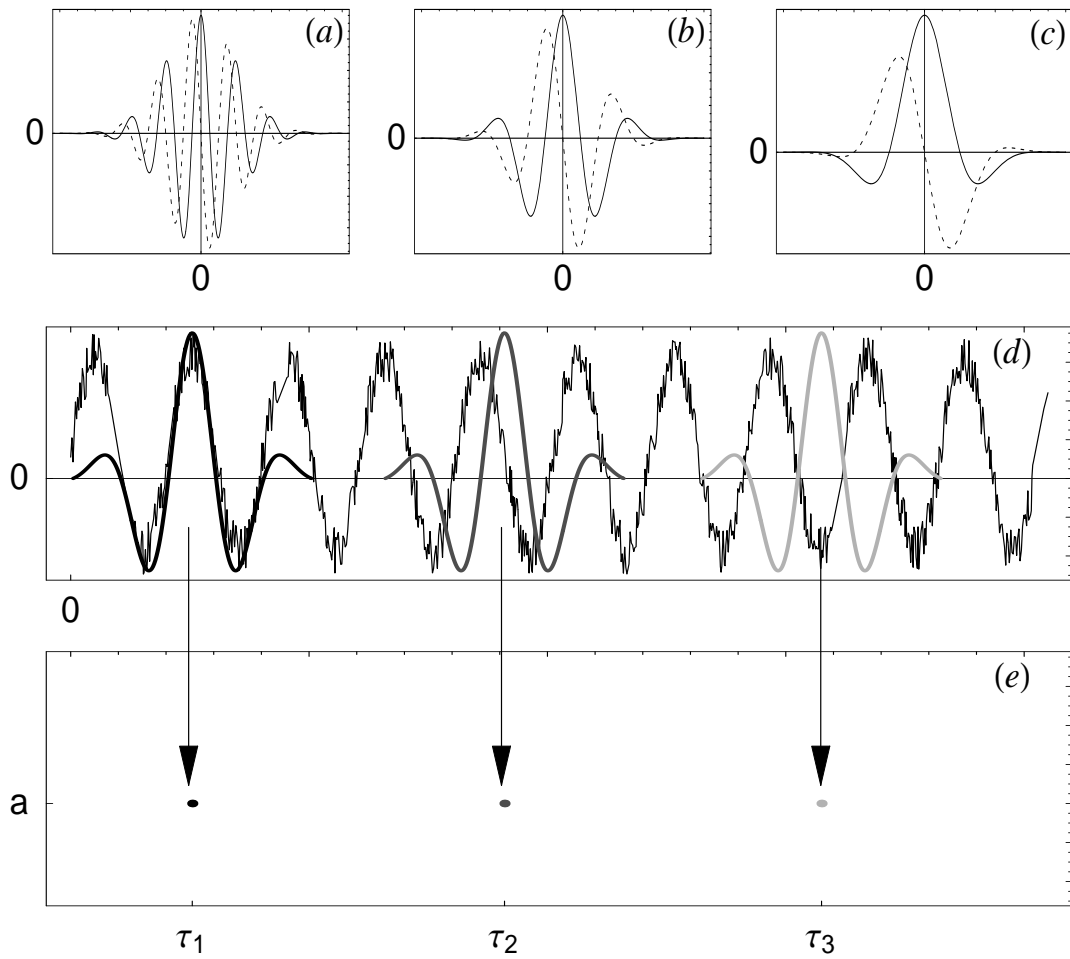


Figure 1: Wavelet Analysis. (a-c) The Morlet wavelet (7) with $\tau = 0$ and different a values: $a = 0.5$ (a), $a = 2$ (b), $a = 4$ (c). The graphs display both the real part (solid line) and the imaginary part (dashed line) of the wavelet. (d) The Morlet wavelet with $a = 2$ is surimposed on a given signal at different time positions τ_1, τ_2, τ_3 . In τ_1 , the matching between the signal and the wavelet is high, this will give a high positive value of the wavelet transform $W_x(a, \tau_1)$. In τ_2 , the matching is weak and the value of the wavelet transform $W_x(a, \tau_2)$ will be low. Finally in τ_3 , the signal and the Morlet wavelet are out of phase with similar period, then we will have a high negative value for $W_x(a, \tau_3)$. (e) For a given range of a and τ values, wavelet transforms (or quantities derived from $W_x(a, \tau)$) are plotted. This makes a 2D-plot named *scalogram* (e). As an example, the graph shows the value of $W_x(a, \tau)$ in the time positions defined in (d).

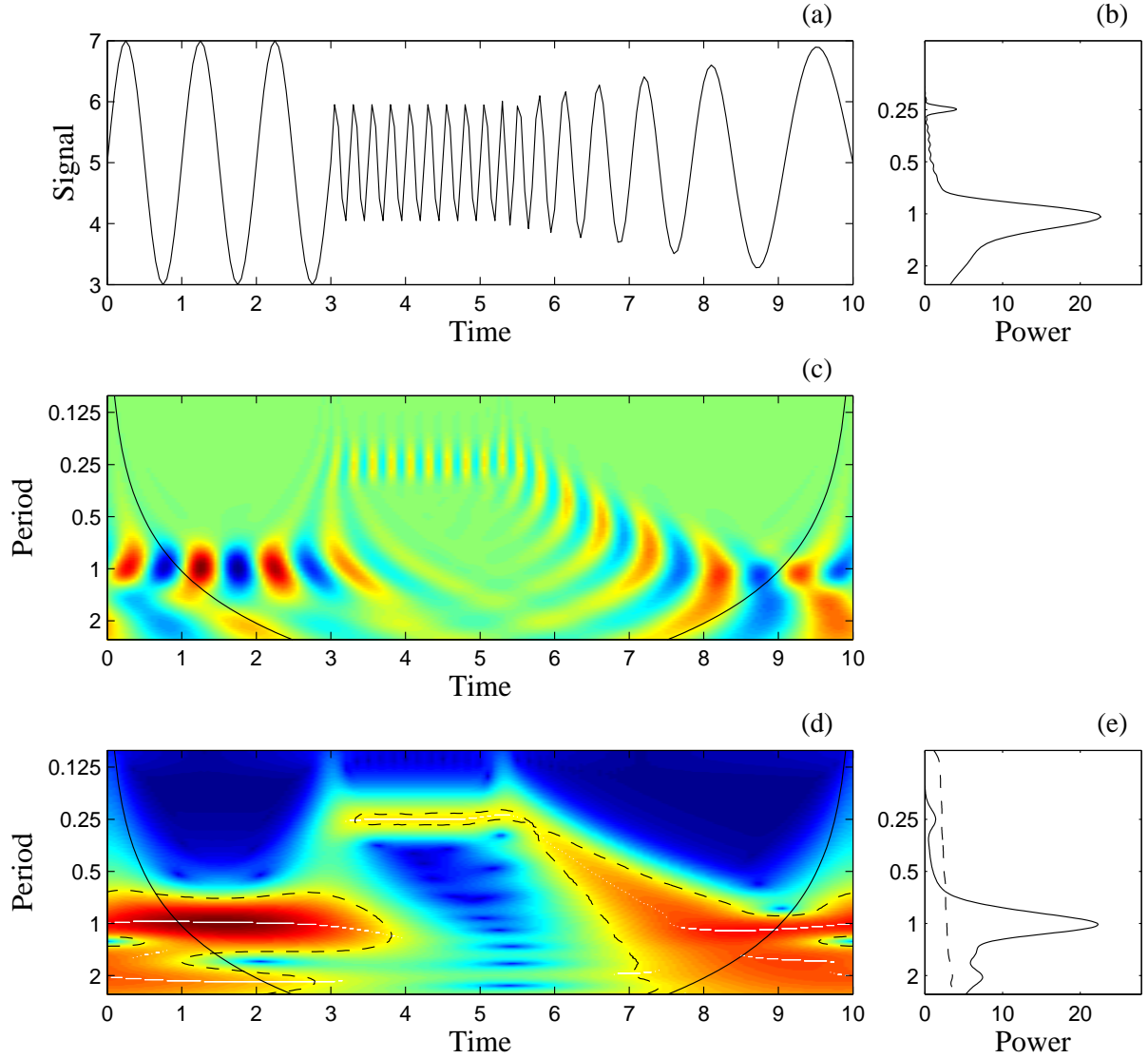


Figure 2: Quantification of the association between two synthetic signals with the wavelet approach. (a) A transient time series with modification of both the amplitude and the period described by the equations (15) with $\mu = 5$, $t_{s1} = 3$ and $t_{s2} = 5.25$. (b) Fourier spectrum of the signal displayed in (a). The periodogram has been smoothed with a Parzen window (Chatfield 1989). (c) Real part of the wavelet transform ($\Re(W_x(f, \tau))$) of the signal. The colors code for the values of real part of the wavelet transform from dark blue, high negative values, to dark red, high positive values. One can remark similar oscillations in the real part of the wavelet transform than in the raw series (a). (d) Wavelet power spectrum of the signal. The colors code for power values from dark blue, low values, to dark red, high values. On these graphs dotted white lines materialize the maxima of the undulations of the wavelet power spectra. (e) The average wavelet spectrum ($\bar{S}_x(f)$) of the signal. On the graphs (d)-(e), the dashed lines showed the $\alpha = 5\%$ significant levels computed based on 1000 bootstrapped series. On the scalograms (c)-(d), the cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown.

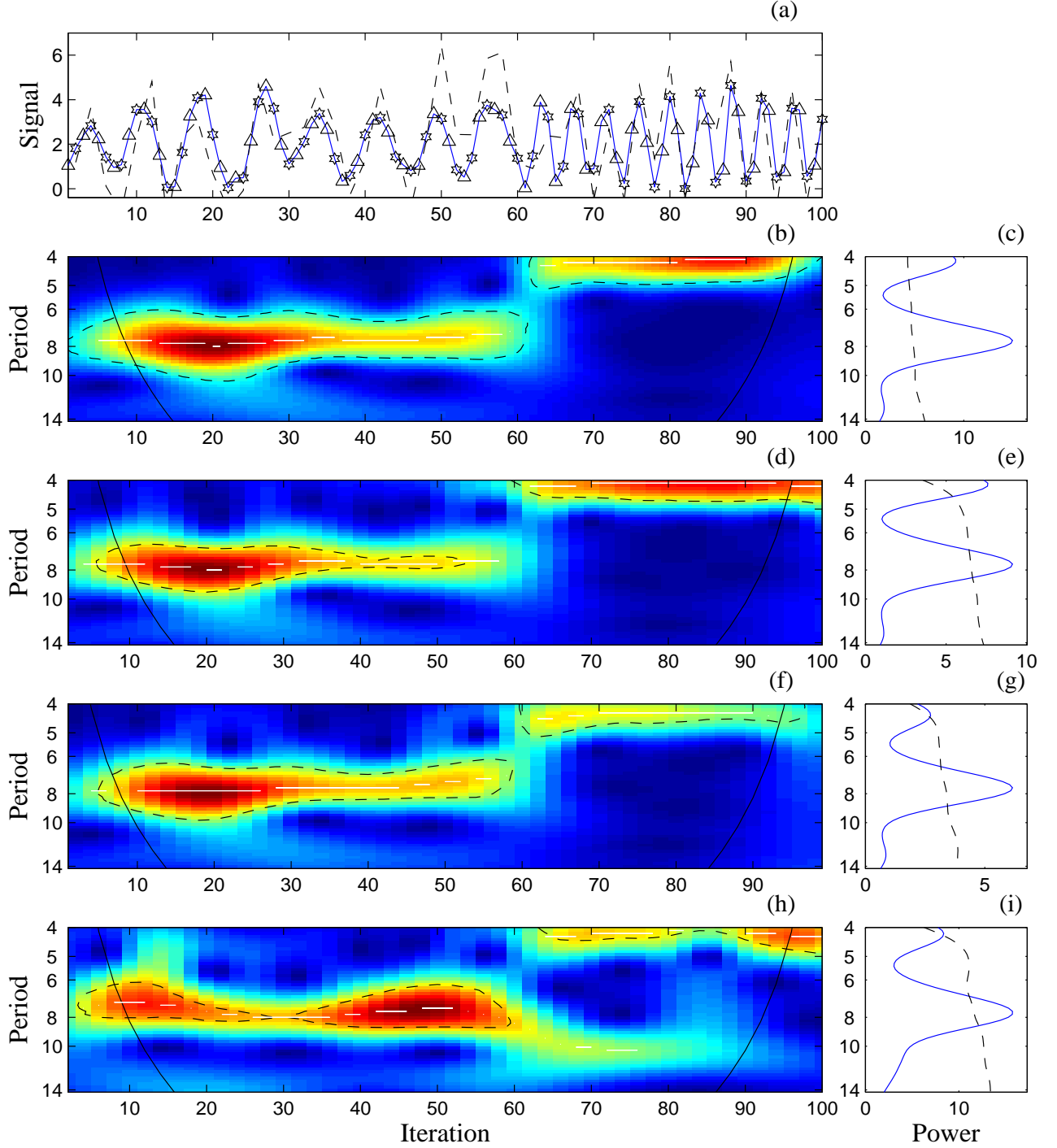


Figure 3: Influence of the number of data point and the observational noise on wavelet analysis. (a) The time series generated with two AR(2) models. The triangles indicate the odd data point, the starts the even data points and the dashed line the noisy even data points. (b)-(c) Wavelet power spectrum of the full data set ($n = 100$). (d)-(e) Wavelet power spectrum of the odd data points ($n = 50$). (f)-(g) Wavelet power spectrum of the even data points ($n = 50$). (h)-(i) Wavelet power spectrum of the even data points ($n = 50$) when observational noise is added ($\sigma_n = 0.80 \sigma_x$). The curves on the right panel (c)-(e)-(g)-(i) display the average wavelet power spectrum. On the wavelet spectrum graphs, the dashed lines show the $\alpha = 5\%$ significant levels computed based on 1000 bootstrapped series. On the scalograms (b)-(d)-(f)-(g), the colors code for power values from dark blue, low values, to dark red, high values and the dotted white lines materialize the maxima of the undulations of the wavelet power spectra. The cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown. The parameters used for the AR model are: $a_1 = 1.5$, $b_1 = 1.2$, $c_1 = -0.9$, $\sigma_1^2 = 0.15$, $a_2 = 4$, $b_2 = 0.1$, $c_2 = -1$, $\sigma_1^2 = 0.05$ and $t_s = 60$.

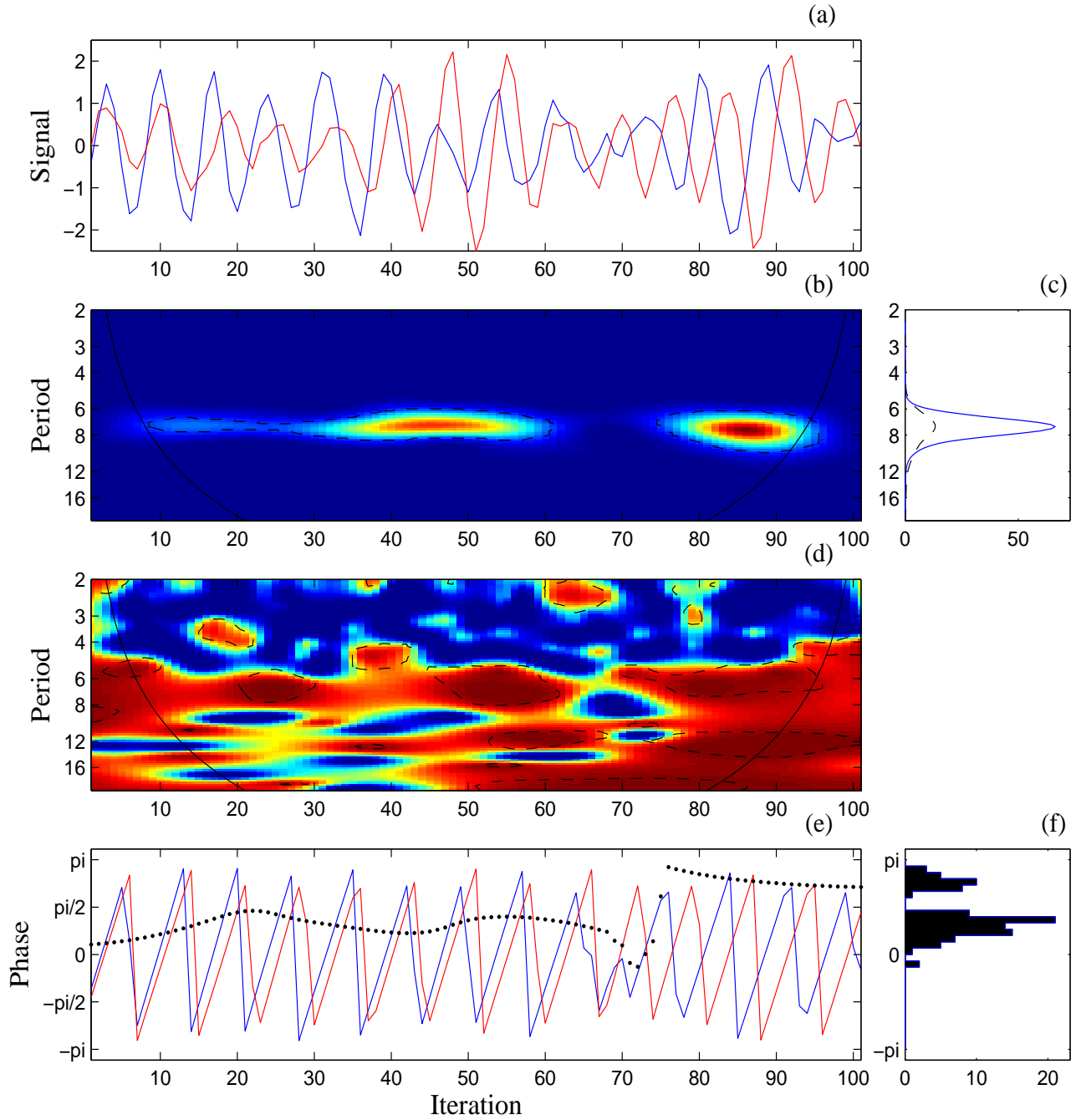


Figure 4: Influence of the number of data point and the observational noise on wavelet analysis. (a) The time series generated with an AR(2) model with different initial condition and noise realizations ($n = 100$). (b) The cross-wavelet power spectrum. (d) The average cross-wavelet power spectrum. (e) The coherency between the two time series. On the scalograms (b) and (d), the colors code from dark blue, low values, to dark red, high values. The cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown. On the graphs (b)-(c)-(d), the dashed lines show the $\alpha = 5\%$ significant levels computed based on 1000 bootstrapped series. (e) The phases of the two times series computed in the 6-8 periodic band. On this graph the dotted line represents the phase difference. (f) Distribution of the phase difference of the two time series, the normalized entropy of this phase difference distribution is $Q = 0.33$ and its Pvalue computed with 1000 bootstrapped series is around 5%. The parameters used for the AR model are: $a_1 = 1.5$, $b_1 = 1.2$, $c_1 = -0.9$ and $\sigma_1^2 = 0.15$.

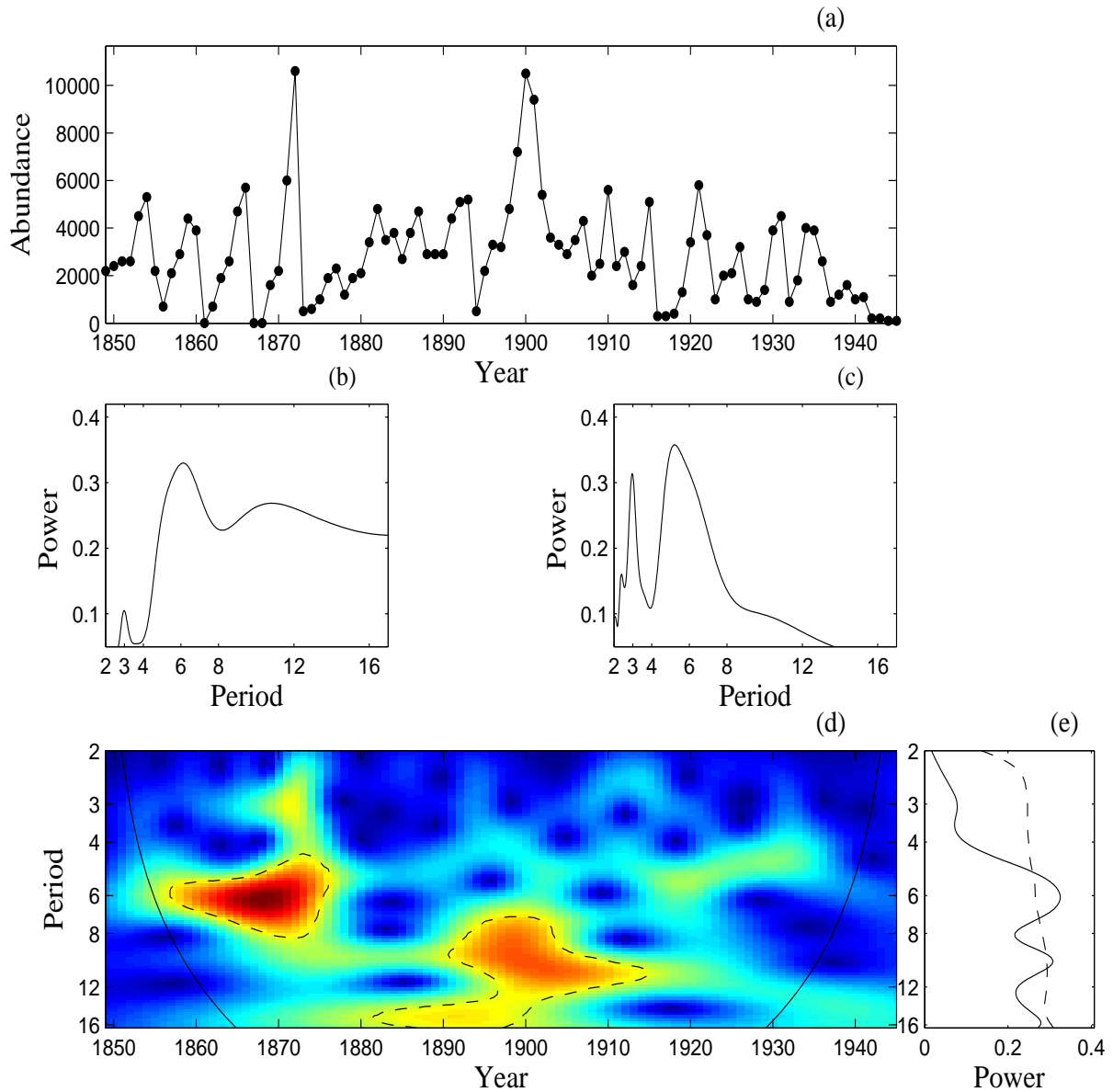


Figure 5: A non-stationary ecological time series, the red grouse population in northeast Scotland (MacKenzie 1952). The grouse time series estimated based on records of shooting bags (97 data points). (b) The power spectrum of the raw time series. (c) The power spectrum of the differentiate time series. The periodograms have been smoothed with a Parzen window (Chatfield 1989). (c) The wavelet power spectrum ($|W_x(f, \tau)|^2$) of the grouse series. The colors code for power values from dark blue, low values, to dark red, high values. The cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown. (d) The average wavelet spectrum ($\bar{S}_x(f)$) of the grouse series. On the graphs (d)-(e), the dashed lines show the $\alpha = 5\%$ significant levels computed based on 1000 bootstrapped series.

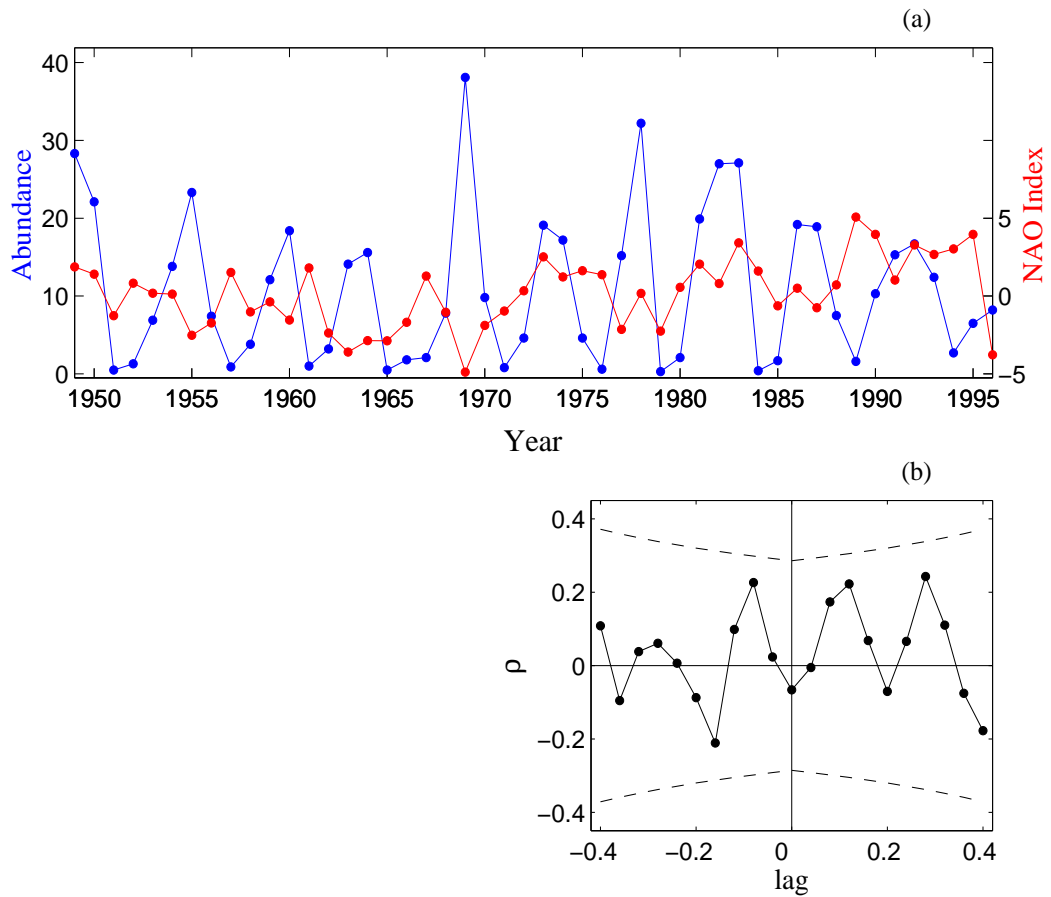


Figure 6: Association between climatic signal and population abundance. (a) Evolution of the gray-sided vole population in northern Finish Lapland (Hansen et al. 1999a, 1999b) (blue curve) and the winter NAO index (red curve). (b) Cross-correlation ρ between these two time series, the dashed lines indicate significant correlation levels with $\alpha = 5\%$.

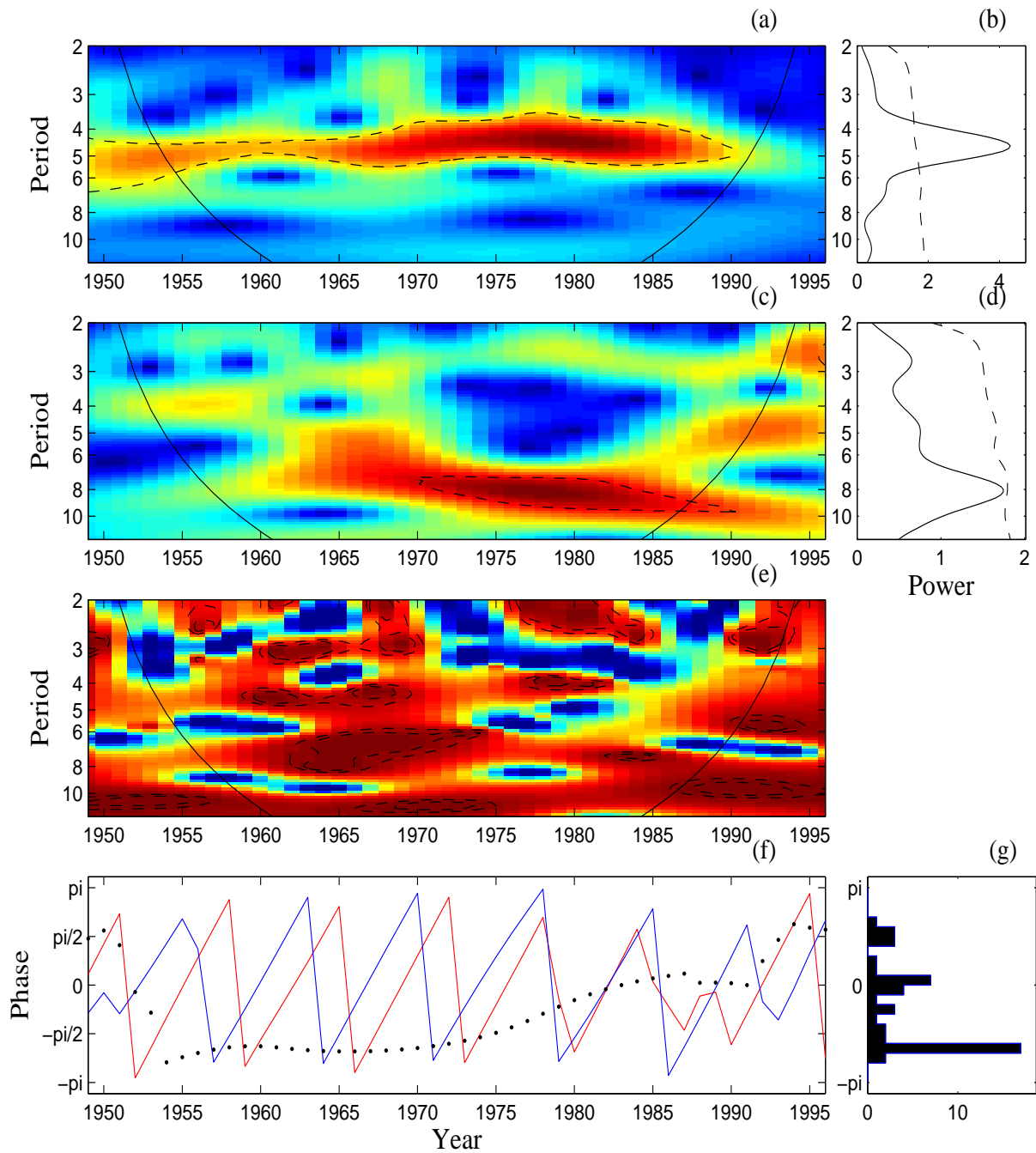


Figure 7: Wavelet analysis of the voles and winter NAO time series. (a) The wavelet power spectrum of the vole time series. (c) The wavelet power spectrum of the winter NAO time series. The colors code for power values from dark blue, low values, to dark red, high values. (b) and (d) The averaged wavelet power spectra of the two series (solid line). (e) Wavelet coherency that quantify the association between the two series. The colors code for coherence values from dark blue, 0, to dark red, 1. On the scalograms, the cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown. For the wavelet spectrum graphs, the dashed lines showed the $\alpha = 5\%$ significant levels computed based on 1000 bootstrapped series, on (e) the $\alpha = 10\%$ levels are also shown. (f) Phases of voles (blue curve) and of NAO (red curve) computed in the 3.5-4.5 year band and phase differences (dashed line). (g) Distribution of the phase difference of the two time series. The normalized entropy of this distribution is $Q = 0.38$ and its Pvalue computed with 1000 bootstrapped series is lesser than 1%.

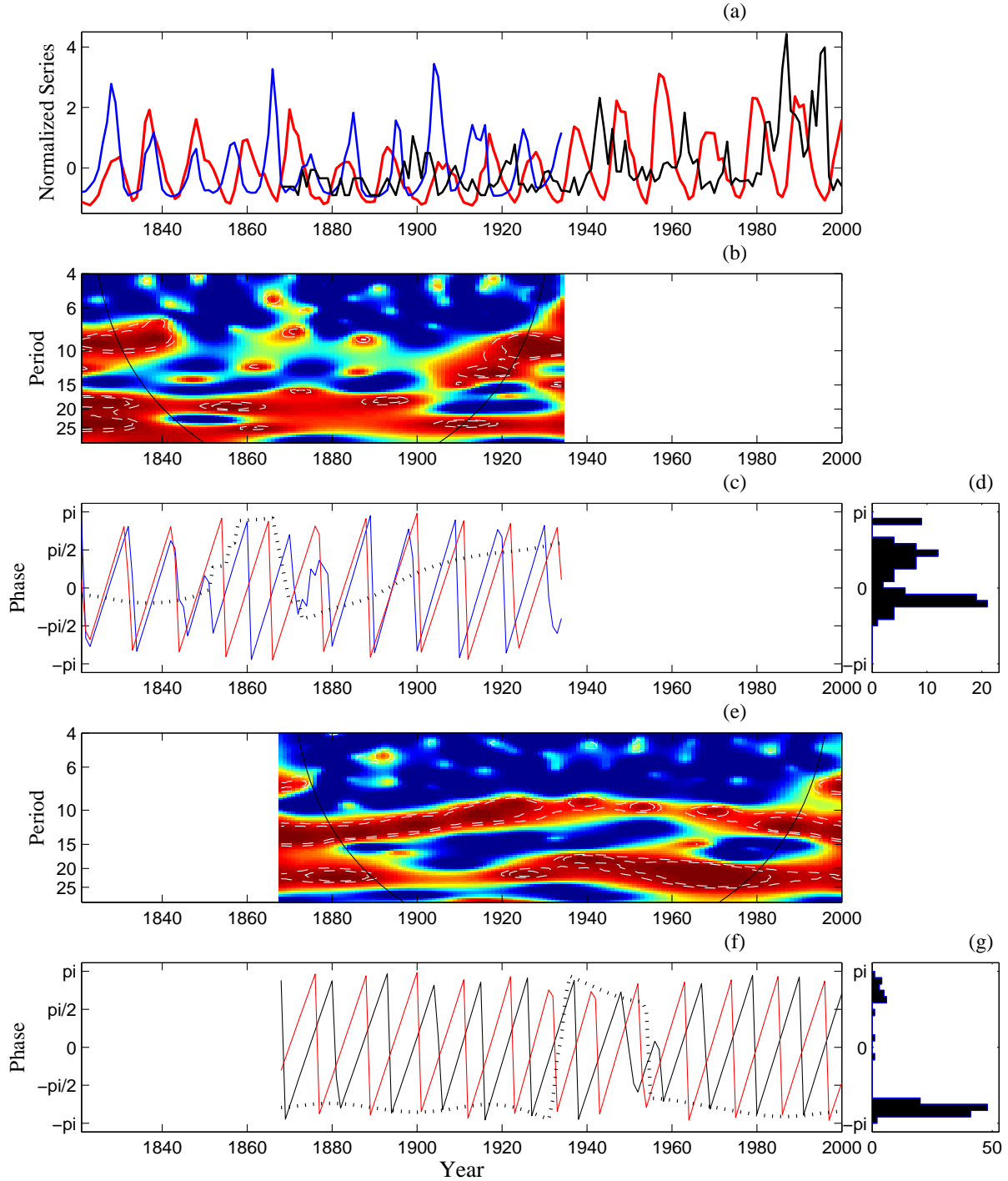


Figure 8: Comparison between the association between the sunspot numbers and the lynx population and between the sunspot numbers and the porcupine population. (a) The normalized time series: the sunspot numbers (red line), the lynx abundance (blue line) and the porcupine abundance (black line). Part (b-d) shows the lynx-sunspot analyses and part (e-g) the porcupine-sunspot analyses. (b) and (e) Wavelet coherence between the population abundance and the sunspot numbers. The colors code for coherence values from dark blue, 0, to dark red, 1. The dashed lines show the $\alpha = 5\%$ and $\alpha = 10\%$ significant levels computed based on 1000 bootstrapped series. The cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown. (c) and (f) The phases of the population abundance and the sunspot numbers computed in the 10-12 year periodic band. The dotted line represents the phase difference and the colors are as in (a). (d) and (g) Distribution of the phase difference of the two considered time series. (d) The normalized entropy of this phase difference distribution is $Q = 0.19$ and it's not significant. (g) The normalized entropy of this distribution is $Q = 0.47$ and it's significant with a Pvalue computed with 1000 bootstrapped series lesser than 0,5%.

Wavelet Analysis in Ecology: An Introduction

Electronic Appendix

Bernard Cazelles^{1,2} *, Mario Chavez³, Dominique Berteaux⁴, Frédéric Ménard⁵,
Jon Olav Vik⁶, Stéphanie Jenouvrier⁷ and Nils Chr. Stenseth⁶

¹ CNRS UMR 7625, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris, France

² IRD UR GEODES, 93143 Bondy, France

³ LENA – CNRS UPR 640, CHU Pitié-Salpêtrière, 75651 Paris, France

⁴ Canada Research Chair in Conservation of Northern Ecosystems,
Université du Québec, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1

⁵ IRD UR THETIS, BP 171, 34203 Sète, France

⁶ Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis,

Department of Biology, University of Oslo, P.O. Box 1050 Blindern, N-0316 Oslo, Norway

⁷ CNRS, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, 79360 Villiers en Bois, France

* Author for correspondence (cazelles@biologie.ens.fr)

In this appendix we introduce complementary examples to underline the power of wavelet approach to analyze signals with apparent or hidden non-stationarity.

1 Synthetic signals with identical power spectrum

The main property of the wavelet approach is to introduce the possible of identifying time-frequency discrepancy of studied signals. This allows distinguishing between two signals that have identical periodic components and similar power spectrum.

We have used 2 signals composed by 2 periodic components of period p_1 and p_2 . For the first signal, the 2 periodic components are present during the whole interval of observation:

$$y(t) = \mu + \frac{1}{2} \sin\left(\frac{2\pi t}{p_1}\right) + \frac{1}{2} \sin\left(\frac{2\pi t}{p_2}\right) + \epsilon \tag{1}$$

with μ is the mean of the time series, p_1 and p_2 are the two periods and ϵ is a gaussian noise component with a weak variance.

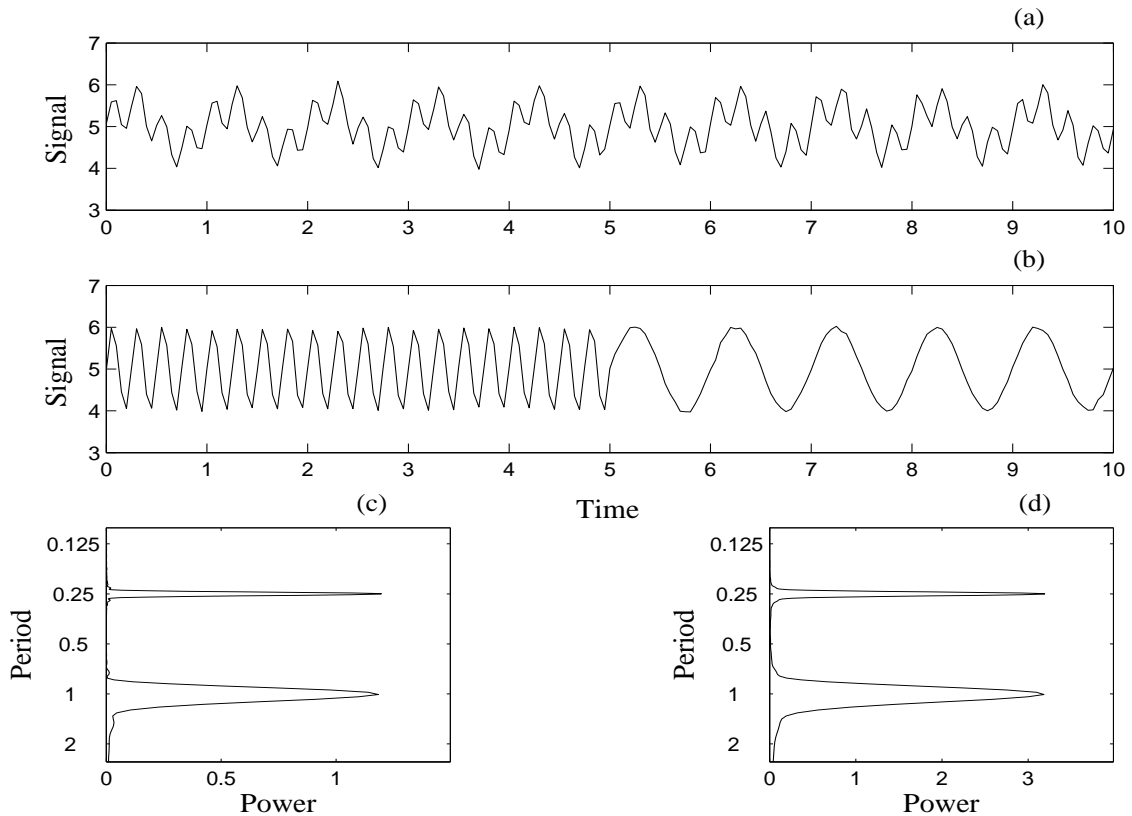


Figure 1: Sinusoidal signals with two periodic components. (a) A signal with periodic component present during the whole series ($\mu = 5, p_1 = 0.25$ u.t. and $p_2 = 1$ u.t.). (b) A series with the same periodic components as those of (a) but these two periodic components are localized on the first and on the second half-part of the signal, the period shift is at $t_s = 5$. (c)-(d) Fourier spectrum of the 2 signals displayed in (a) and (b) respectively. The periodograms have been smoothed with a Parzen window (Chatfield 1989).

For the second, the 2 periods are temporally localized on the first and the second half-part of the time series. This second signal reads:

$$\begin{aligned}
 y(t) &= \mu + \sin\left(\frac{2\pi t}{p_1}\right) + \epsilon & \text{if } t < t_s \\
 y(t) &= \mu + \sin\left(\frac{2\pi t}{p_2}\right) + \epsilon & \text{if } t \geq t_s
 \end{aligned}
 \tag{2}$$

with t_s is the time of the shift of the periodicity of the signals.

These two time series are displayed on the figures (A1a-b). For their analyses 200 data points have been used. The Fourier spectrum of these two signals (Figs A1c-d) show two distinct peaks at the significant periods p_1 and p_2 , but contains no information on the time evolution of these periodic components. Then despite their large discrepancy (Figs A1a-b), these two signals have quasi-identical power spectrum as shown in figures (A1c-d).

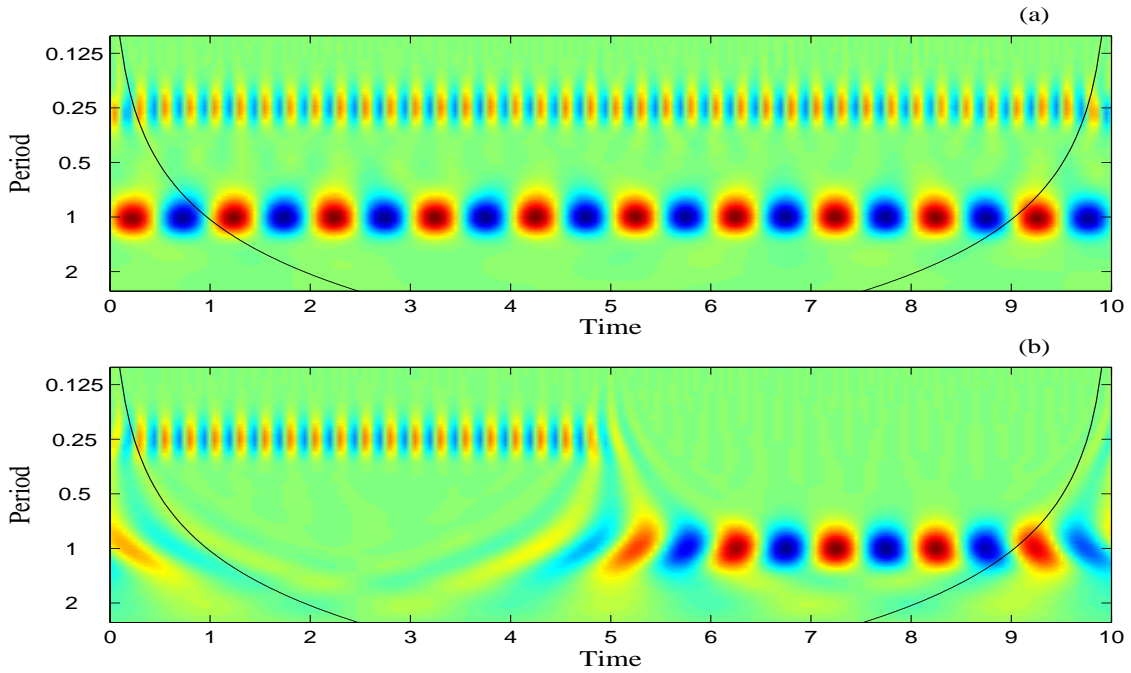


Figure 2: Real part of the wavelet transform ($\Re(W_x(f, \tau))$) of the 2 signals displayed in Fig. (A1). The colors code for the values of real part of the wavelet transform from dark blue, high negative values, to dark red, high positive values. One can remark similar oscillations in the real part of the wavelet transform than in the raw series (Fig. A1). On these graphs, the cone of influence indicates the region not influenced by edge effects.

With wavelet analysis (*e.g.* real part of the wavelet transform and wavelet power spectrum) one can clearly discriminate the temporal difference of these 2 signals (Figs A2-A3). On the graphs of the figure (A2) the real part of the wavelet transform are plot for the 2 signals. The colors code from dark blue, high negative values, to dark red, high positive values. On this figure, the peak and the minimum values of the $\Re(W_x(f, \tau))$ occur at periods that correspond to those of the raw signal. On the figure (A3) the wavelet power spectrum of each series is shown. Based on these figures, one can easily observe that in the first case the two periodic components are present during the whole time

series (Figs A2a, A3a), whereas in the second the period of the time series shift from p_1 to p_2 at time $t_s = 5$ (Figs A2b, A3c). For the first signal (1) the dominant periodic components appear as a horizontal band centered at the two periodic components, reflecting the constancy of these periodic components in time. For the second one can observe that only one component are present for the two half part of the series with a discontinuity in the period of this component around the time t_s .

On the figure (A3) we have also plot the average wavelet power spectrum (Figs A3b-3d) to allow the reader to see the correspondence between the continuous wavelet approaches and Fourier spectral analysis (Figs A1c-d). One can remark that the peaks corresponding to the significant period are more spread with the wavelet power spectrum (Figs A3b-3d) than with the classical Fourier spectrum (Figs A1c-d). This is a direct consequence of Heisenberg uncertainty principle (see part 2 of the main text). We can analyze the time fluctuations of the frequency components of a signal but we lost the accurate determination of the exact frequency of the signal. Generally, more accurate the temporal localization of a component less accurate the spectral measure and *vice versa*.

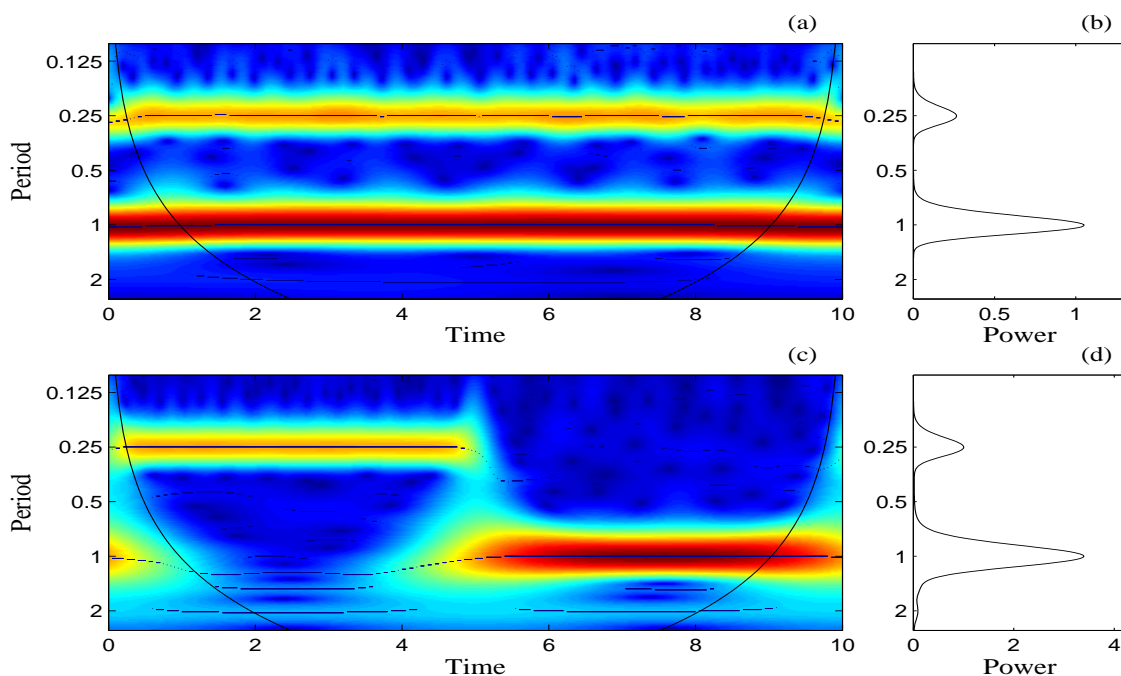


Figure 3: Wavelet power spectrum of the 2 signals displayed in Fig. (A1). The colors code for power values from dark blue, low values, to dark red, high values. (a)-(c) The wavelet power spectrum ($|W_x(f, \tau)|^2$) of the 2 signals. On these graphs dotted lines materialize the maxima of the undulations of the wavelet power spectra. On the scalograms, the cone of influence indicates the region not influenced by edge effects. (b)-(d) The average wavelet spectrum ($\bar{S}_x(f)$) of the 2 signals. On these graphs, the cone of influence indicates the region not influenced by edge effects.

2 Association between fisheries statistics and climatic index

Tuna catch statistics of the industrial longline fishery provide a unique opportunity to observe how climate oscillations can affect the upper trophic levels of the open sea ecosystems at long time scales. Here we examined the time evolution of the association between longline weight catches and climatic oscillations in the Western Indian Ocean. We selected an equatorial area (10°N-10°S and 40°E-70°E)

because it is known to be affected by El Niño Southern Oscillation (ENSO) events (Tourre & White 1995, Torrence & Webster 1999, White & Cayan 2000, Ashok et al 2003). Monthly catch data (in tonnes) are used from 1955 to 1998, all species combined, as an illustrative example. Data were obtained from the Indian Ocean Tuna Commission (IOTC) and were extrapolated using the procedure described by Fonteneau and Richard (2003). Longline fleets target mainly large-sized yellowfin (*Thunnus albacares*), and bigeye (*Thunnus obesus*) tunas in this area. The climate variability is described with the Indian Ocean Index (IOI) proposed by Marsac & Le Blanc (1998). This global-scale proxy is based on the difference of standardized sea level pressure anomalies between Seychelles and Darwin (Australia). This index is related to the wind regime along the equator and matches better than the South Oscillation Index (SOI) to the ENSO events in the Indian Ocean (Marsac 2001). Warm events are associated with IOI values less than -1, and values greater than +1 indicate a La Niña event.

Both time series (monthly catches and IOI index, Figures A4a and A4b) are normalized before performing the analyses. Results of the wavelet analyses are displayed figures (A4c-d). The cross-wavelet power spectrum (Fig. A4c) allows us to identify the time periods where both series co-vary significantly at the same periodic component. A dominant periodic component is indeed exhibited: a significant horizontal contour centred at 5 years from 1970 to 1998, with largest values (dark red) observed around 1982. A second periodic component is displayed from 1965 to 1974, with a significant period around 3 years. The wavelet coherency provides a measure of the linear correlation between the series at a particular time and frequency band. Figure (A4d) confirms that both signals have close time intervals with similar characteristic periods. Significant coherency values are observed in a narrow frequency-band of 5 years from 1975 to 1986, with high values always detected from 1967 to the end of the series. The significant period of 3 to 4 years takes place during the time interval 1965-1974. The significant coherency contours observed in the range of periods less than 2.5 years all along the time series show other correlations between both signals. However, because they are not exhibited in the cross-wavelet power spectrum, their contribution to the covariance of the series is negligible and then, the association at these particular time and frequency bands is not interpretable.

The dominant periodic components of 3 to 5 years emphasize that the Western equatorial area of the Indian Ocean is under the influence of the inter-annual waves associated with ENSO (White and Cayan 2000). The association between tuna longline catches and the IOI index is related to significant oceanographic changes during warm ENSO events: the thermocline deepens in the West part of the Indian Ocean basin during the warm events, with a positive effect for the longliners. Marsac and Le Blanc (1998) observed indeed a significant increase of catchability of tunas by longliners during the periods of low negative IOI values. To conclude the association described here with the wavelet approach is transient and may shift for different frequencies all along the time series. This complex and non-stationary association should be difficult to quantify by using classical time series analysis approaches.

References

- Ashok, K., Guan, Z. & Yamagata, T. 2003 A look at the relationship between the ENSO and the Indian ocean dipole. *J. Meteorol. Soc. Japan* 81, 41-56.
- Chatfield, J.R. 1989 *The Analysis of Time Series: An Introduction*. Chapman & Hall, London.
- Fonteneau, A. , & Richard, N. 2003. Relationship between catch, effort, CPUE and local abundance for non-target species, such as billfishes, caught by Indian Ocean longline fisheries. *Marine and Freshwater Research*, 54, 1-10.
- Marsac, F. 2001 Climate and oceanographic indices appraising the environmental fluctuations in the Indian ocean. *IOTC Proceedings* 4, 293-301.
- Marsac, F. & Le Blanc, J.-L. 1998 Interannual and ENSO-associated variability of the coupled ocean-atmosphere system with possible impacts on the yellowfin tuna fisheries of the Indian and Atlantic oceans. in J.C. Beckett (ed.), *ICCAT Tuna Symposium, Coll. Vol. Sci. Pap.* 50, 345-377.
- Tourre, Y.M. & White, W.B. 1995 ENSO- signals in global-upper-ocean temperature. *Journal of Physical Oceanography* 25, 1317-1332.
- Torrence, C. & Webster, P.J. 1999 Interdecadal changes in the ENSO-Monsoon system. *Journal of Climate* 12, 2679-2690.
- White, W.B. & Cayan, D.R. 2000 A global ENSO wave in surface temperature and pressure and its interdecadal modulation from 1900 to 1997. *Journal of Geophysical Research* 105, 11223-11242.

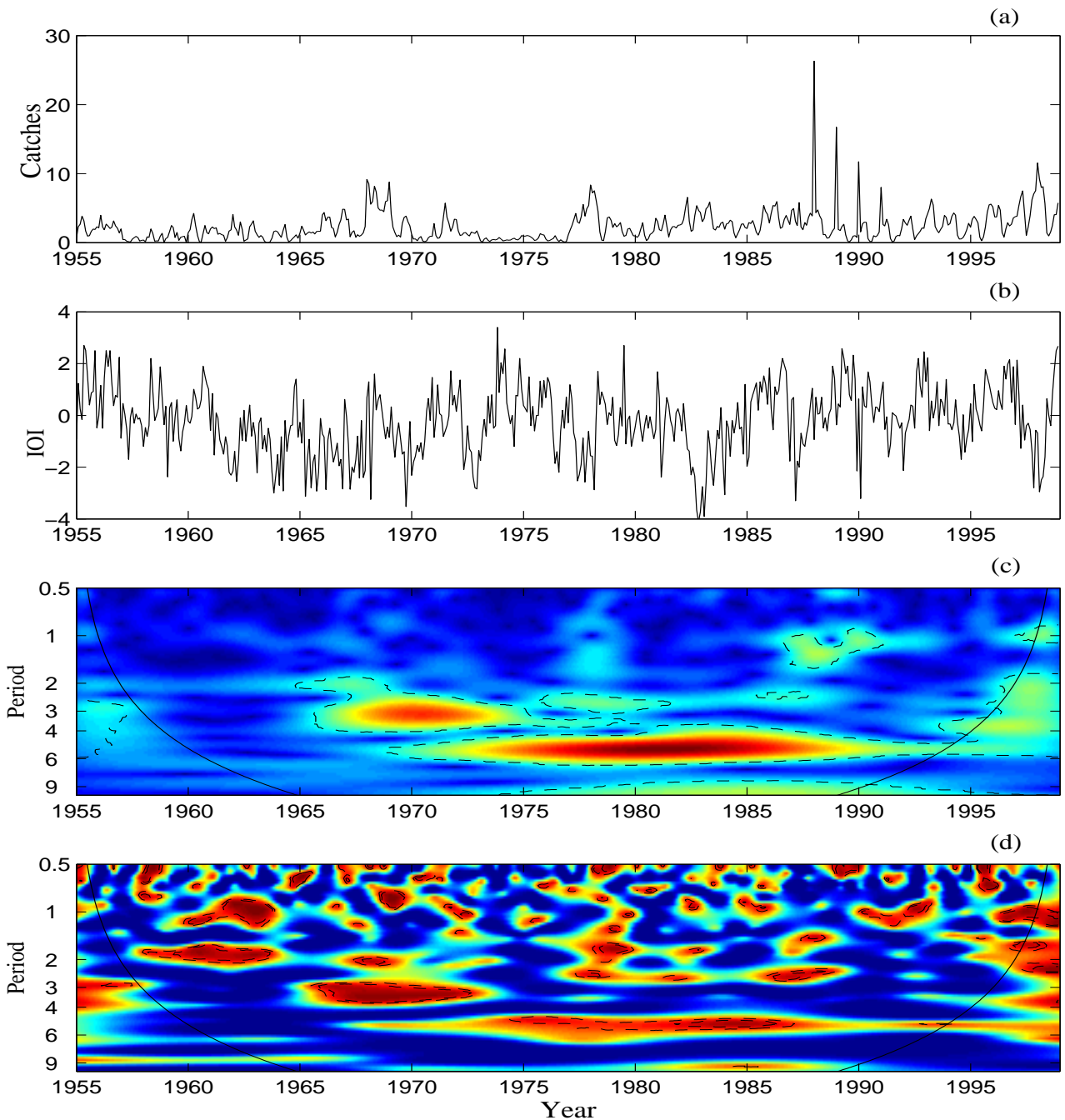


Figure 4: Association between tuna longline statistics and climatic oscillations. (a) Monthly time series from 1955 to 1998 of longline tuna catches (in tones). (b) Time series of the Indian Ocean Index (IOI). (c) The wavelet cross-spectrum of these series. The 2 series have been normalized for the wavelet computations. The colors code for power values from dark blue, low values, to dark red, high values. The white lines showed the $\alpha = 5\%$ significant levels computed based on 500 bootstrapped series. (d) The wavelet coherence. The colors code for coherence values from dark blue, 0, to dark red, 1. The white lines showed the $\alpha = 5\%$ and $\alpha = 10\%$ significant levels. On the scalograms, the cone of influence, which indicates the region not influenced by edge effects, is also shown.

. Annexe 4: Effects of climate variability on the temporal
population dynamics of southern fulmars

STEPHANIE JENOUVRIER, CHRISTOPHE BARBRAUD and HENRI WEIMERSKIRCH,

Journal of Animal Ecology, 2003

Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars

STEPHANIE JENOUVRIER, CHRISTOPHE BARBRAUD and
HENRI WEIMERSKIRCH

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, F-79360 Villiers en Bois, France

Summary

1. Ecological and population processes are affected by large-scale climatic fluctuations, and top predators such as seabirds can provide an integrative view on the consequences of environmental variability on ecosystems. Here, we examine the dynamics of a southern fulmar population in Antarctica over a 39-year period and evaluate the impact of environmental variability on the life history traits of this top predator species.

2. Between 1963 and 2002, the number of breeding pairs fluctuated between seven and 53 in relation to variations in sea ice concentration, and increased overall (annual growth rate: 1.0035). Breeding performance tended to be lower in years with low sea ice concentration. The proportion of birds attempting to breed varied strongly from one year to the next despite the birds were alive, indicating strong environmental forcing on the decision to breed. The number of new local recruits and immigrants was correlated highly with the number of local breeders, and capture probabilities were positively related to the breeding population size. Local recruitment, number of local breeders and proportion of birds attempting to breed were lower when sea ice concentration during summer was low.

3. Adult survival between 1964 and 2002 was on average 0.923 ± 0.006 , and decreased during years with high sea surface temperature and low sea ice concentration.

4. Modelled population growth rate, estimated using matrix models, of the population was 0.9728, a difference of 3.6% compared to the observed rate of increase. This discrepancy is due probably to the immigration rate ($3 \pm 3\%$).

5. Demographic parameters were affected by sea ice concentration and sea surface temperature anomalies, probably through an impact on krill availability, the main prey of southern fulmars. During warm anomalies, birds skip breeding probably because the food availability was low and limiting for the highly energy demanding reproductive activities.

6. We also emphasize that demographic parameters were very low during the period 1975–80 and showed a higher variability after 1980, which could be interpreted in the context of a regime shift. Our study indicates that the southern fulmar population dynamics may be very susceptible to environmental variability. Further long-lasting warm anomalies are likely to affect negatively their populations.

Key-words: Antarctic environment, demography, matrix population model, seabirds, survival analysis.

Journal of Animal Ecology (2003) **72**, 576–587

Introduction

The way that environmental variability and the present climatic change will affect populations is a major

concern in ecology. Ecological and population processes are affected by large-scale climatic fluctuations (Saether *et al.* 2000; Sillett, Holmes & Sherry 2000; Stenseth *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002). Putative effects of El Niño on ecosystems and populations have been studied extensively (Karl *et al.* 1995; Polis *et al.* 1997; Chavez *et al.* 1999; Schreiber 2001), and in the Northern Hemisphere it has been shown that climatic fluctuations associated with the North Atlantic

Correspondence: Stéphanie Jenouvrier, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, F-79360 Villiers en Bois, France. Tel. +335 49 09 61 11; Fax: +335 49 09 65 26; E-mail: jenouvrier@cebc.cnrs.fr

Oscillation had important effects on animal populations (Post & Stenseth 1998; Post *et al.* 1999; Thompson & Ollason 2001). Top predators can provide an integrative view of the ecological consequences of environmental variability because changes in the population processes of top predators reflect the direct, indirect and interlinked influences of biological and physical environmental variables (Furness & Greenwood 1993). Biological changes are likely to have their main effect through modification of food web processes. Even physical changes, while exerting important direct impacts, may have most influence through indirect effects acting on the nature and extent of breeding habitat, on feeding habitat, or on the distribution and abundance of food supplies (Newton 1998). The environmental factors and their interactions are likely to have shaped specific breeding and survival strategies in top predators. Although several studies have investigated the effects of environmental variability on some demographic parameters of top predator populations such as population size, breeding performances or survival (Aebischer 1986; Veit *et al.* 1997; Post *et al.* 1999; Stenseth *et al.* 1999; Reid & Croxall 2001), few have explored simultaneously the influence of the environment variability on all parameters and its consequences on the population size.

In Antarctic ecosystems, environmental conditions can have an important influence on food availability either directly or indirectly (Pakhomov & McQuaid 1996), and thus are likely to influence population dynamics of top predators. Seabirds are long-lived upper trophic-level predators that appear to integrate environmental variability over large spatial and temporal scales (Ainley & Boekelheide 1990; Furness & Greenwood 1993; Smith *et al.* 1999). Sea surface temperature (SST) and/or sea ice extent or concentration have been shown to affect population dynamics of seabirds via an effect on demographic traits (Croxall 1992; Fraser *et al.* 1992; Chastel, Weimerskirch & Jouventin 1993; Guinet *et al.* 1998; Smith *et al.* 1999; Barbraud *et al.* 2000; Barbraud & Weimerskirch 2001). The mechanism proposed was an effect of SST and sea ice anomalies on food availability of seabirds as, for example, reduced sea ice extent and warm SST affect the abundance of krill negatively (Pakhomov & McQuaid 1996; Loeb *et al.* 1997; Brierley *et al.* 2002), and consequently breeding and/or survival parameters. Changes in SST and sea ice have profound and contrasted effects on populations, decrease in sea ice extent having for example positive impact on some species and negative on others (Croxall, Trathan & Murphy 2002).

Long-term studies provide the unique opportunity to observe how changes of the physical environment affect the marine ecosystems at long time-scales. Most of the studies on the impact of the fluctuation of the Antarctic environment on populations focused on penguins (Croxall 1992; Fraser *et al.* 1992; Smith *et al.* 1999; Barbraud & Weimerskirch 2001), and few on

flying seabirds. In this study we examine for the first time the dynamics of a southern fulmar (*Fulmarus glacialis* Smith) population, over a 39-year period, in order to evaluate the impact of the variability of the Antarctic environment on the demographic traits of this population. In the light of previous studies (Croxall 1992; Fraser *et al.* 1992; Chastel *et al.* 1993; Smith *et al.* 1999; Barbraud *et al.* 2000; Barbraud & Weimerskirch 2001; Wilson *et al.* 2001) and from a study on the effect of environmental variability on the dynamics of the closely related northern fulmar *F. glacialis* L. (Thompson & Ollason 2001), we examine whether southern fulmar population dynamics are influenced by the sea surface temperature and sea ice concentration anomalies. Because fulmars forage mainly over Antarctic waters (Ainley, O'Connor & Boekelheide 1984; Veit & Hunt 1991; Ainley, Ribic & Spear 1993), we test whether demographic parameters are affected negatively by warm events through a negative effect of SST and sea ice concentration on southern fulmar food resources (mainly krill, Ridoux & Offredo 1989). We also measure recruitment and immigration rate; a parameter that has rarely been measured in previous studies. Finally, we model the population growth rate with Leslie matrix models (Caswell 2001) to understand the intrinsic southern fulmar population dynamics.

Materials and methods

DESCRIPTION OF THE STUDY

Southern fulmars are cliff-nesting seabirds that forage over Antarctic waters, occasionally up to sub-Antarctic waters, and prey mainly on euphausiids, fishes, crustaceans and squids (Ainley *et al.* 1984; Ridoux & Offredo 1989). The censusing and marking of southern fulmars was carried out every year from 1963 to 2002 on Ile des Pétrels, Pointe Géologie Archipelago (66°40'S, 140°01'E), Terre Adélie, Antarctica. The only colony of southern fulmars at Pointe Géologie is located on a cliff 20 m from the Dumont d'Urville station. Breeding pairs were censused towards the end of December, just after egg-laying. Hatched eggs were checked in late January and live chicks were counted just before fledging from mid- to late February. Every year, all adult birds captured in the colony were marked with a stainless steel band during the incubation, and all chicks were marked just before fledging. Each nest with an egg was checked two to three times during the first half of the incubation period, which permitted us to read the ring of all breeding birds present on the colony. Southern fulmars are very tame and could be approached easily. The ring could often be read without capturing the incubating bird, but just by gently taking the incubating bird's tarsus and reading the ring.

In order to investigate the relationships between the fluctuations of the environmental and the demographic

parameters we used SST and sea ice concentration (SIC), which were derived from satellite radiometer measurements from January 1981 to March 2002. Data were obtained on a 1° scale and averaged over a chosen sector and were available off the internet online information maintained by the International Research Institute for Climate Prediction (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu/>). In our analysis, we used SST obtained from different spatial sectors. Indeed, satellite tracking during summer (H. Weimerskirch *et al.* unpublished data) indicated that southern fulmars from this colony forage during breeding in a sector between 68°–64°S and 136°–152°E. However, because the exact winter distribution of the population from Terre Adélie is unknown, we explored three different spatial sectors extending to sub-Antarctic waters: 70–60°S, 70–50°S, and 70–40°S where southern fulmars are known to occur in winter (Woehler, Hodges & Watts 1990).

BREEDING ANALYSES

The number of breeding pairs was estimated as the number of nests containing an egg. The proportion of birds attempting to breed was calculated as the number of individuals breeding in the colony during a particular year over the number of breeders known to be alive that season. Reproductive parameters were estimated as follows: the overall breeding success as the proportion of eggs producing fledglings, the hatching success as the proportion of hatched eggs and the fledging success as the proportion of hatched eggs producing fledglings. The local recruitment rate was the proportion of marked chicks that returned to breed for their first time; it was measured from 1978 because all chicks were marked from 1963 and most birds have started to breed after the age of 15 years old (see Results). Immigration was estimated from 1978 as those adults found breeding for the first time and not banded as chicks in the colony. Recruitment is the sum of local recruitment and immigration. We also considered the number of local breeders as the birds that breed at least one time at the colony, i.e. the breeding population size minus the number of recruits.

In order to investigate the relationships between the SST and SIC time-series and demographic parameters, we used a randomization procedure to evaluate the statistical significance of Spearman correlation coefficients. We calculated a 95% confidence interval (CI) using a bootstrap estimation method (Hall 1992), and to account for Bonferroni corrections we calculated a 99% CI. Demographic parameters were randomly rearranged to SST and SIC values 10 000 times. The resulting set of coefficients provided an approximate sampling distribution of the correlation coefficient, and consequently 95% (or 99%) approximate CI of the observed value of the correlation coefficient. This procedure allowed us to detect when the correlation coefficient differed significantly from 0 at a 0.05 (0.01) level

(indicating a significant shift toward a positive or a negative relationships) of the 10 000 random rearrangements of the data. Results were found to be significant when the Spearman correlation coefficient was significant at the 0.05 (0.01) level, and when a correlation coefficient value of 0 was not included within the 95% (99%) CI.

SURVIVAL ANALYSES

From 1963 to 1992, the juvenile survival rate was estimated for each cohort as the proportion of chicks that survived until recruitment over the number of marked chicks for each year. To estimate adult survival, we used the developments of the Cormack–Jolly–Seber (CJS) models (Lebreton *et al.* 1992), which provide unbiased estimators of survival probabilities. To test whether different models fitted the data, we used the U-CARE software (Choquet *et al.* 2000). To test the main effects of different factors and their interaction we used the MARK software (White & Burnham 1999).

We removed the first capture to limit heterogeneity amongst individuals, and thus worked with a total of 434 individual capture histories. We fitted the data to the CJS model $\{\phi_t, p_t\}$, where both the survival (ϕ) and recapture probability (p) are time-dependent (t). The CJS model fitted the data poorly (test 2 + test 3, $\chi^2_{52} = 291.5$, $P < 0.0001$). However, a large part of this χ^2 statistic was explained by test 2 ($\chi^2_{79} = 185.79$, $P < 0.0001$), whereas test 3 explained a smaller part of total χ^2 ($\chi^2_{73} = 105.59$, $P = 0.008$). This indicated a ‘trap dependence’ effect on capture (Pradel 1993). Indeed, the test 2.CT presented a ‘trap happiness’ effect ($P < 0.001$), indicating that capture probability at year $t + 1$ was higher for individuals captured at year t than for individuals not captured at year t . Consequently, we fitted a model numerically $\{\phi_t, p_{t+m}\}$ to account for the trap effect in the capture probabilities. A goodness-of-fit test for this model was calculated considering only the components of test 3 and test 2.CL, but it still fitted the data poorly ($\chi^2_{17} = 190.76$, $P < 0.0001$). To account for this extra binomial variation, we calculated a variance inflation factor \hat{C} (Lebreton *et al.* 1992) as the χ^2 goodness-of-fit statistic of model $\{\phi_t, p_{t+m}\}$ over its number of degrees of freedom. The variance inflation factor ($\hat{C} = 1.63$) did exceed 1 (when $\hat{C} = 1$ the model fits data perfectly), indicating either true excess variation and correct model structure or failure of the model used to account for the structure in the data (Lebreton *et al.* 1992). However, \hat{C} remained well below 3, above which the model structure is grossly inadequate (Lebreton *et al.* 1992).

To select the most appropriate model we used the Akaike Information Criterion (AICc) corrected for the effective sample size (Lebreton *et al.* 1992). AICc was calculated as $AICc = DEV + 2k + 2k(n/(n - k - 1))$, where DEV represented the deviance ($-2\ln(L)$), L the likelihood of the model evaluated at maximum likelihood estimates, k the number of separately estimable

parameters in the model and n the effective sample size. To account for \hat{C} , we used the AICc corrected for extrabinomial variation defined as $\text{QAICc} = (\text{DEV}/\hat{C}) + 2k + 2k(n/(n-k-1))$. The best model was the lowest QAICc model, and we considered that two models were different when the ΔQAICc was greater than 1 or 2 (Anderson & Burnham 1999).

We then modelled the yearly variation in adult survival as a function of covariates that might be relevant to the ecology of fulmars. To assess the effects of these covariates, we compared constant and time-dependent survival models (Gaillard *et al.* 1997; Barbraud *et al.* 2000). The amount of variation accounted for covariates was calculated as $[\text{DEV}(\phi_{\text{covariate}}) - \text{DEV}(\phi)]/[\text{DEV}(\phi_i) - \text{DEV}(\phi)]$, where DEV was the deviance for survival models with covariate, constant and time effects, respectively. This corresponded to the proportion of explained variation and was comparable to a squared correlation coefficient (Schemper 1990). We chose to model the adult annual survival rate as a function of three time periods for both SST and SIC. These time periods corresponded to the chick rearing period (January–March), the non-breeding period (April–October) and the laying and incubation period of the same year (November–December). Survival and recapture probability estimates are given ± 1 SE.

POPULATION MODELLING

To determine whether the estimated demographic parameters accounted for the observed changes in population size, we constructed deterministic and stochastic matrix population models accounting for environmental or demographic stochasticity, or both. In addition, we studied how the fluctuation of demographic traits, such as breeding success and survival, affected the population growth rate.

Modelling was conducted using a post-breeding matrix (Caswell 2001) with the software ULM (Legendre & Clobert 1995). We started setting-up a constant model, which included the mean values of the demographic rates. Factors entering the model were fecundity and mean adult survival estimated with capture–recapture methods. Fecundity was the proportion of breeding individuals multiplied by the average breeding success and the mean survival during the first year at sea. The proportion of breeding individuals was estimated by cumulating the number of individuals breeding for the first time in each class of age, multiplied by the mean proportion of birds attempting to breed. The mean survival during the first year at sea was estimated from the survival from fledging to recruitment, and assuming that the survival of immature birds was similar to that of adults after the first year at sea. The matrix analysis yielded the deterministic population growth rate and the sensitivities of the growth rate to variation in demographic rates.

In order to compare the model's prediction with the observed population dynamics of fulmars, we estimated the observed population growth rate using capture–recapture methodology (Pradel 1996). By 'reading' the capture histories backwards, it is possible to estimate the probability γ that an individual caught at the time $t + 1$ was present in the population at time t . Such probabilities, called seniority probabilities (Pradel 1996), can be estimated using similar approaches to those used in survival rate estimations (see Material and methods for survival analysis). The seniority probabilities (γ) represent the resident fraction of the population and can be used to directly estimate population growth rates (Pradel 1996). To estimate the growth rate, we modelled recapture probabilities as time-dependent, as we cannot account for trap dependence, and survival rate and growth as constant.

As a result of a small population size and because we suspected an influence of the environmental fluctuations on population dynamics, we also modelled the effects of demographic and environmental stochasticity, and both together. Demographic stochasticity refers to individual probabilities of death and reproduction in a finite population. Environmental stochasticity refers to exogenous perturbations that, similarly, affect survival and breeding performance (Akçakaya 1991; Burgman, Ferson & Akçakaya 1993). When individual vital rates are affected by stochastic factors, population growth rate is a random variable. Estimates of the stochastic growth rate can be obtained by running 1000 Monte-Carlo simulations during 50 years with ULM (Legendre & Clobert 1995).

Results

POPULATION SIZE

The number of breeding pairs increased during the study (growth rate = 1.0035, $P = 0.026$, $R^2 = 12.7\%$, Fig. 1a), although it fluctuated strongly, especially since the early 1980s. It was particularly low between 1975 and 1980 (Fig. 1a). The fluctuations of the number of chicks produced followed those of the breeding pairs, but the number of chicks produced did not increase significantly during the study ($P = 0.124$, Fig. 1a). The number of breeding pairs was correlated positively with SIC observed during January and February (Fig. 2a).

BREEDING SUCCESS

The mean breeding, hatching and fledging successes were, respectively, $70 \pm 14\%$, $76 \pm 13\%$, and $92 \pm 9\%$. The breeding and hatching successes showed high interannual variability (Fig. 1b). The fledging success was less variable and higher before 1981 ($96 \pm 8\%$) than after ($89 \pm 9\%$; Mann–Whitney U -test $P = 0.006$; Fig. 1b). No reproductive parameter was related to SST or SIC (Fig. 2), although fledging success tended

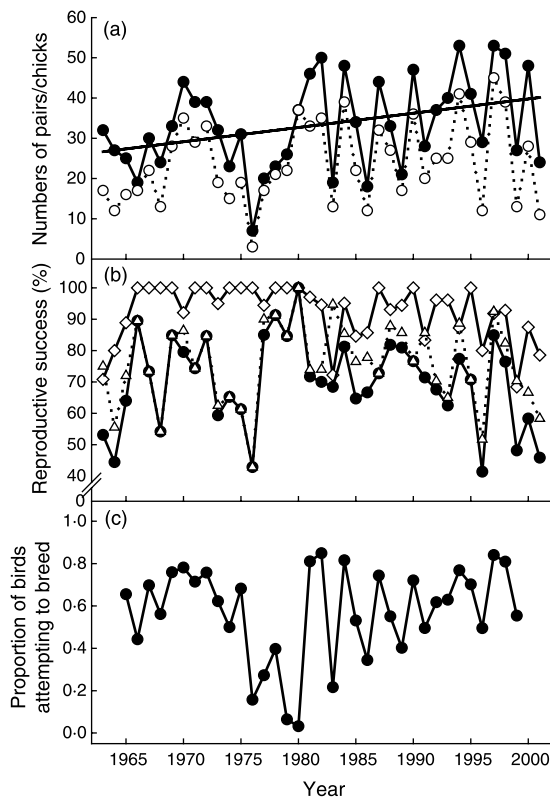


Fig. 1. Annual variation of (a) the number of breeding pairs (filled circle) and fledged chicks (open circle); (b) breeding success (filled circle), hatching success (open triangle) and fledging success (open diamond); and (c) the proportion of birds attempting to breed, for southern fulmars at Dumont d'Urville, Terre Adélie, Antarctica, between 1963 and 2002. The number of breeding pairs increased significantly since 1963 ($P = 0.26$, slope = 0.335 ± 0.15 , $R^2 = 35.6\%$).

to be related positively to the SIC during the rearing period (Fig. 2d). There was no correlation between the breeding success and the number of breeding pairs (Pearson's correlation coefficient $r = 0.33$, $P = 0.23$).

PROPORTION OF BIRDS ATTEMPTING TO BREED

The proportion of birds alive in the breeding population during a particular year and attempting to breed averaged 0.57 ± 0.22 . It fluctuated strongly between years (especially since the early 1980s), and was particularly low between 1975 and 1980 (Fig. 1c). The proportion of birds attempting to breed was correlated positively with SIC during summer (correlation coefficient = 0.4 , $P < 0.05$, bootstrap method, see Material and methods).

RECRUITMENT AND IMMIGRATION

A total of 297 adults and 915 chicks were marked from 1963 to 2001. The juvenile survival rate showed a high year-to-year variation (Fig. 3a) and was on average $26 \pm 15\%$. It was particularly low during the mid-1970s

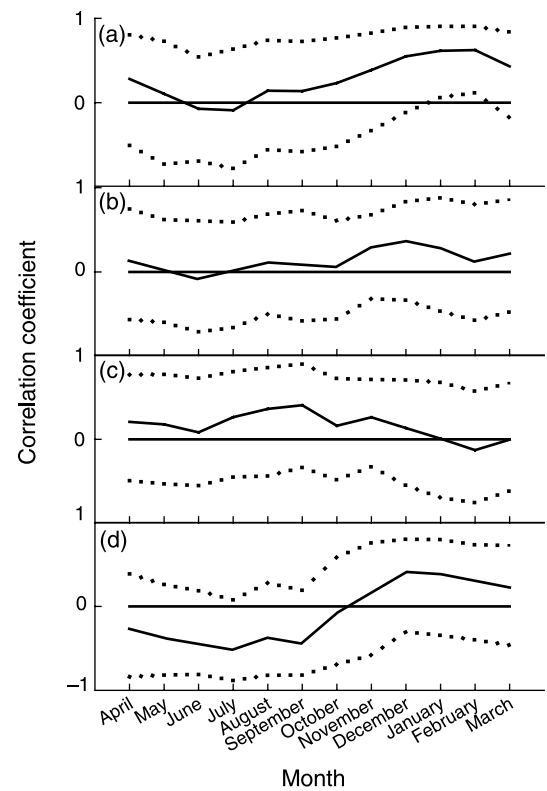


Fig. 2. Variation in Spearman correlation coefficients calculated between SIC from April (end of the breeding season) to March of the following year and (a) the number of breeding pairs, (b) the overall breeding success, (c) the hatching success and (d) the fledging success of southern fulmars at Dumont d'Urville since 1982. Upper and lower limits of the 99% CI are indicated by the dotted lines. Statistical significance of the Spearman correlation coefficient at $P = 0.01$ level is indicated by dashed lines. Results were regarded as significant when the correlation coefficient was significant at the 0.01 level and when correlation coefficients of 0 were not included within the 99% CI (Bonferroni corrections).

and mid-1980s. No significant relationship was found between the juvenile survival rate and SST or SIC.

Most breeders and non-breeders came back for the first time at the colony around 7 years of age (modal values for age at first return and first breeding are 7 years; Fig. 4). The mean age of first return to the colony was 8 ± 3 years ($n = 184$), and was 11 ± 4 years ($n = 159$) for the first reproductive attempt.

The number of new local recruits fluctuated strongly between years (Fig. 5b), and averaged $11 \pm 11\%$ of the breeding population. The number of local recruits was correlated with the number of breeders at the colony (correlation coefficient = 0.75 , $P < 0.05$, bootstrap method, Fig. 5), and related positively to SIC during summer (correlation coefficient = 0.49 , $P < 0.05$, bootstrap method).

The number of birds recorded for the first time and not banded as chicks (called hereafter immigrants) did exhibit a high year-to-year variation (Fig. 5c). The mean proportion of immigrants that bred was $3 \pm 3\%$ of the breeding population. The number of immigrants was correlated both with the number of local breeders

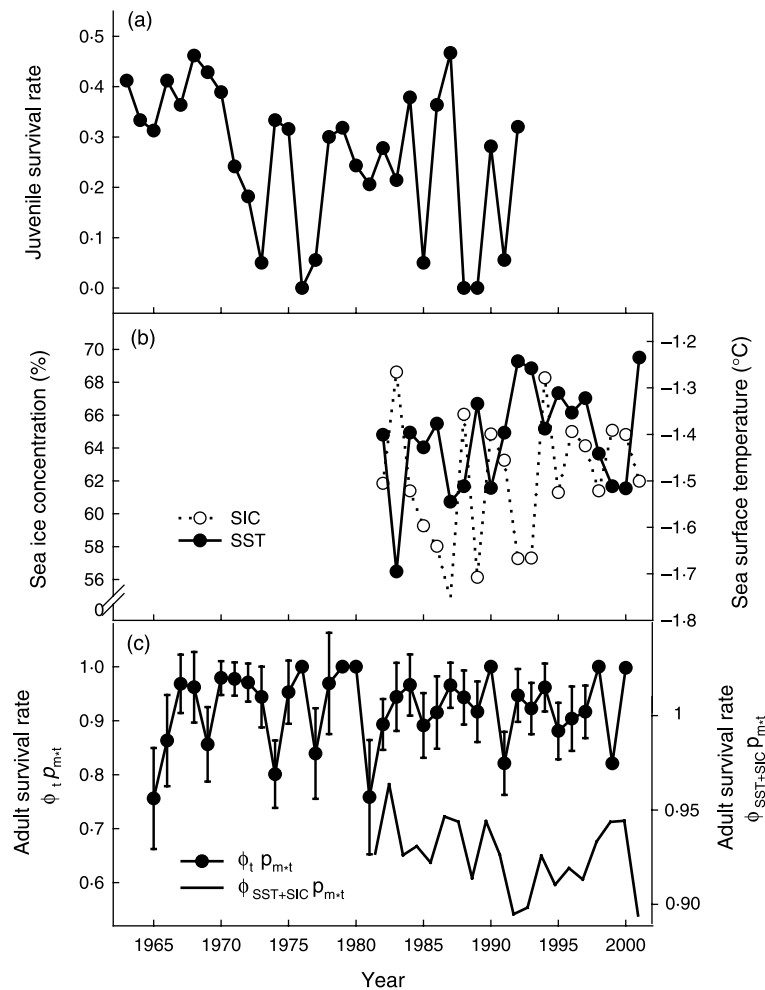


Fig. 3. Annual variations in (a) juvenile survival rate of southern fulmars at Dumont d'Urville; (b) sea surface temperature (SST, filled circle) and sea ice concentration (SIC, open circle) during winter between 70°S and 60°S; (c) adult survival rate of southern fulmars at Dumont d'Urville. Adult survival was estimated from the time and trap dependent model ($\phi_t p_{m,t}$), and constrained by SST and SIC ($\phi_{SST+SIC} p_{m,t}$). Because trap-dependent models have severe identifiability problems (Pradel 1993), no estimate from the time and trap-dependent model is available for 2001.

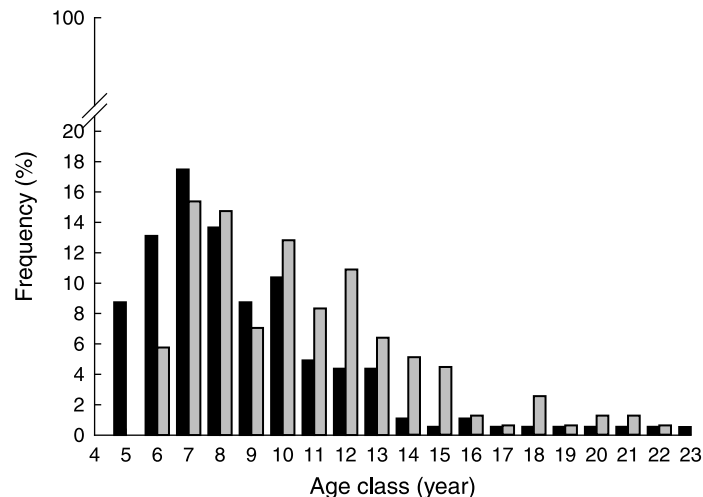


Fig. 4. Proportion of adults marked as chicks that came back for the first time to the colony (black bars) or that were breeding for the first time at the colony (grey bars) as a function of age.

at the colony (Fig. 5, correlation coefficient = 0.43, $P < 0.05$, bootstrap method) and with the number of local recruits (correlation coefficient = 0.65, $P < 0.05$, bootstrap method, Fig. 5).

The number of local breeders was related positively to SIC during summer (correlation coefficient = 0.57, $P < 0.05$, bootstrap method) emphasizing the relation between the population size and the SIC during summer.

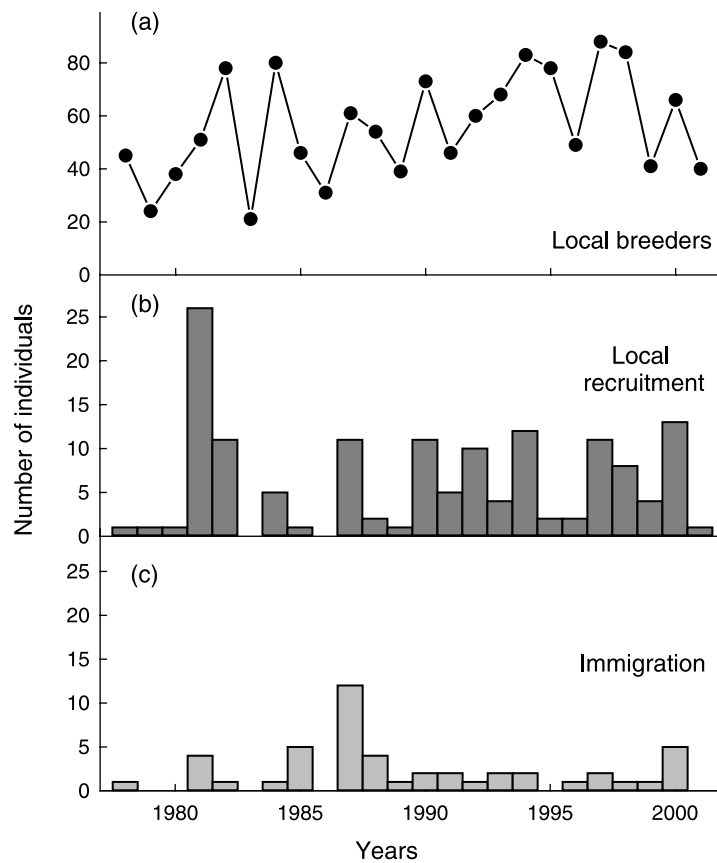


Fig. 5. Annual variation of (a) the number of local breeders, which represent the birds that bred at least once before; (b) the number of local recruits; and (c) the number of immigrants at the colony of southern fulmars at Dumont d'Urville. The sum of local recruits and of immigrants represents the recruitment. The number of local breeders, local recruits and immigrants is calculated from 1978 as more than 90% of the birds at 15 years old have bred at least once (see Fig. 4).

Table 1. Modelling capture and survival probabilities for adult southern fulmars at Dumont d'Urville between 1965 and 2000. The model selected (lowest Akaike Information Criterion, QAICc) is in bold type and *k* refers to the number of parameters estimated

Biological hypothesis	Model	QAICc	<i>k</i>	QDeviance
Additive trap effect on capture probabilities	$\{\phi_t, p_{m^{*t}}\}$	3444.941	108	1302.649
	vs. $\{\phi_t, p_{m^{*t+1}}\}$	3538.920	68	1482.884
Constant trap effect on capture probabilities	$\{\phi_t, p_{m^{*t}}\}$	3444.941	108	1302.649
	vs. $\{\phi_t, p_m\}$	3748.370	39	1753.041
Time dependence in survival	$\{\phi_t, p_{m^{*t}}\}$	3444.941	108	1302.649
	vs. $\{\phi \cdot p_{m^{*t}}\}$	3401.024	74	1332.239

ADULT SURVIVAL

Capture probabilities were time-dependent (Table 1) and correlated with the number of breeding pairs [slope = 0.06, 95% CI = (0.05; 0.07), $R^2 = 44\%$], indicating that birds do not breed every year at the colony despite being alive. Capture probabilities were particularly low from 1976 to 1981 (1965–75: 0.76 ± 0.12 and 0.58 ± 0.16 ; 1976–81: 0.22 ± 0.16 and 0.21 ± 0.29 ; 1982–2000: 0.65 ± 0.21 and 0.49 ± 0.16 , for the first and second age classes, respectively; Kruskal–Wallis

test: $P = 0.001$ and $P = 0.023$ for the first and second age classes, respectively; Fig. 6).

Model $\{\phi_t, p_{t \cdot m}\}$ was used for modelling survival probabilities (Table 1). The adult annual survival rate showed little year-to-year variation from 1965 to 2000 (Fig. 3c), and the model $\{\phi \cdot p_{m^{*t}}\}$ had a lower QAICc than model $\{\phi_t, p_{m^{*t}}\}$ (Table 1). The survival estimate for the model $\{\phi_t, p_{t \cdot m}\}$ was $\phi = 0.923 \pm 0.006$. There was no effect of the number of breeding pairs on survival [slope = -0.0005 ± 0.01 , 95% CI = (-0.02 ; 0.02)].

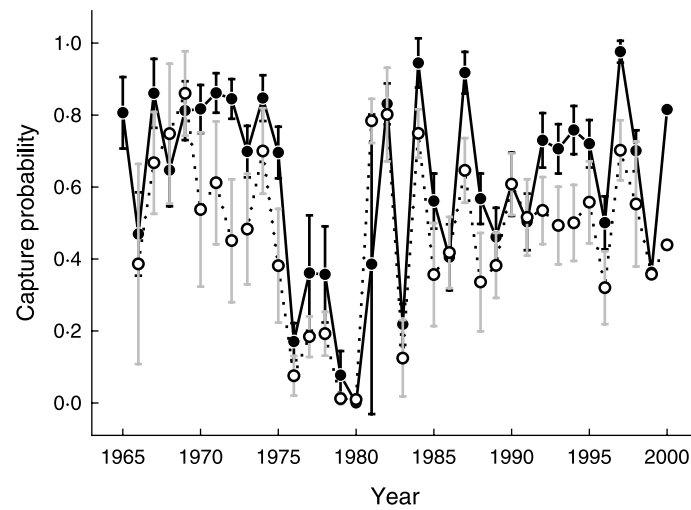


Fig. 6. Annual variation of the capture probabilities for the first age class (filled circle) and the second age-class (open circle) estimated from the time and trap-dependent model ($\phi_t P_{\text{net}}$). Because trap-dependent models have severe identifiability problems (Pradel 1993), no estimate is available for 2001.

Table 2. Modelling time dependence in fulmar survival. The model selected (lowest QAICc) is in bold type. SE indicates the standard error of the slope estimate. R^2 refers to the proportion of variance explained by the model. Models with one covariate are sorted by increasing QAICc

Type	Covariate	slope	SE	QAICc	R^2
Time-dependent survival					
One covariate	$\phi(t)$	–	–	2186.64	1
SST	Winter _{70–60}	–2.4581	1.6499	2160.37	0.2402
SIC	Winter	0.0123	0.0431	2160.67	0.0079
SIC	Chick rearing	–0.0239	0.0370	2162.42	0.0428
SST	Chick rearing	–0.4650	0.7617	2162.50	0.0351
SST	Winter _{70–50}	–0.7597	1.4215	2162.55	0.0304
SST	Winter _{70–40}	0.3389	0.9314	2162.73	0.0126
SST	Incubation	0.2109	1.1555	2162.83	0.0033
SIC	Incubation	0.0026	0.0269	2162.86	0.0009
Two covariates					
SST	Winter	–2.4482	1.6610	2160.36	0.2405
SIC	+				
SIC	Winter	0.0025	0.0459		
Constant survival	$\phi(\cdot)$	–	–	2160.75	0

Among the eight covariates, SST between 70° and 60°S during winter accounted for 24% of the yearly variation in survival (Table 2). Adult fulmars survived better when sea surface temperatures were lower. The proportion of variation accounted for by SIC was very low (Table 2). A model with both covariates SST and SIC during winter since 1981 had the lowest QAICc (Table 2), indicating that annual survival was influenced by both SST and SIC (Fig. 3b,c). We noted that the SST for the other sectors (70°–50°S and 70°–40°S) had a higher QAICc and explained a very small part of the yearly variation observed (Table 2). The environmental parameters during the reproductive period did not affect the annual adult survival rate (Table 2).

POPULATION MODELLING

We constructed a matrix population model with 15 age classes (the minimum age at first breeding being 6 years

and the age at which all birds were recruited being 15 years), without senescence. The parameters used for modelling population dynamics are given in Table 3. The deterministic model predicted a long-term annual geometric growth rate of 0.9789 (Table 4), indicating that the population would be declining at an average rate of 2.11% per year. The analysis of growth rate sensitivities and elasticities to demographic rates showed that the growth rate is mainly sensitive to adult survival (elasticity 96.18%). Survival during the first year at sea, breeding success and proportion of breeders had little influence on the population growth rate (elasticity 3.8%). Therefore, fecundity has very low elasticity in the matrix (Table 3).

When modelling demographic or environmental stochasticity, or both, mean growth rate was lower than the one predicted by the deterministic model (Table 4). The estimated growth rate by the recapture model was 1.009 ± 0.002 , 95% CI = (1.004; 1.014), indicating an

Table 3. Parameters entered in the matrix population models for southern fulmars at Dumont d'Urville, and elasticities of growth rate to changes in the matrix entries. We used post-breeding Leslie matrix for a female population

Age class	Adult survival (%)	Survival at the first year at sea (%)	Breeding success (%)	Proportion of birds attempting to breed (%)	Cumulative frequencies of first breeding in each age class (%)	Fecundity (%)	Fecundity elasticities (%)	Survival elasticities (%)
1	92.3	45	70	60	0	0	0	3.818
2	92.3	45	70	60	0	0	0	3.818
3	92.3	45	70	60	0	0	0	3.818
4	92.3	45	70	60	0	0	0	3.818
5	92.3	45	70	60	0	0	0	3.818
6	92.3	45	70	60	9	0.85	0.247	3.793
7	92.3	45	70	60	24	2.27	0.622	3.731
8	92.3	45	70	60	38	3.59	0.928	3.632
9	92.3	45	70	60	45	4.25	1.036	3.534
10	92.3	45	70	60	57	5.39	1.237	3.411
11	92.3	45	70	60	65	6.14	1.330	3.278
12	92.3	45	70	60	76	7.18	1.467	3.131
13	92.3	45	70	60	82	7.75	1.492	2.982
14	92.3	45	70	60	87	8.22	1.493	2.833
15+	92.3	45	70	60	100	9.45	2.833	4.676

Table 4. Modelled growth rates of the population of southern fulmars at Dumont d'Urville. We modelled the effect of demographic and environmental stochasticity (1000 Monte Carlo simulations). SE indicates the standard error of the mean growth rate

Model	Growth rate	Mean growth rate	SE
Constant	0.9789	–	–
Demographic stochasticity	–	0.9761	0.0002
Environmental stochasticity	–	0.9752	0.0003
Demographic and environmental stochasticity	–	0.9728	0.0048

estimated increase of 0.9% per year. This contrasted with the matrix population model estimate accounting for demographic and environmental stochasticity, which predicted a decline of the fulmar population at an average rate of 2.72% per year.

Discussion

Changes in population size reflect the sum of various factors, which may operate more or less independently and react on different time-scales. The fluctuations of the breeding population reflect the interactions between environmental variability and the trade-off between reproductive effort and survival (Stearns 1992). The data presented in this study are the only available data for Antarctic seabirds, and the few data for birds, that provide a long-term record of all demographic parameters and population size. The results of the study showed a very high variability over time in population size that is influenced mainly by adult survival, but also to the tendency of fulmars to skip breeding during some years, both parameters being related to environmental factors.

Climatic oscillations can drive the interannual variation of some populations (Barbraud & Weimerskirch 2001; Schreiber 2001; Stenseth *et al.* 2002). Thompson & Ollason (2001) showed recently that the North

Atlantic Oscillation affects the northern fulmar population dynamics. The modelling of the southern fulmar population dynamics showed that growth rate is influenced mainly by adult survival, as demonstrated previously for long-lived species (Lebreton & Clobert 1991). Moreover, adult mortality increased in years with high winter SST and low winter SIC. SST and SIC during the breeding season had less impact on the adult survival, which is consistent with the prediction that adult survival of birds is probably influenced mainly by winter conditions (Fretwell 1972; Newton 1998). The breeding, hatching and fledging successes showed a high year-to-year variability, especially since 1980 for fledging success. However, these breeding parameters were not related to SST or SIC, possibly because variability was the result of a combination of confounding factors related to environmental conditions at sea but also in the colony (Jouventin & Weimerskirch 1991). In addition, because the population is small, the stochastic processes may have masked any relationship with environmental parameters. No density dependence was detected, probably because of the small population size and the high availability of nesting sites.

Interestingly, the capture probability of southern fulmars was correlated positively with the breeding population size, indicating that birds do not reproduce

every year. In other terms, the probability to recapture an individual bird in a given year was related closely to the probability that this individual bred that year, indicating that individuals that skipped breeding stayed at sea. Local recruitment and immigration, which represented recruitment, were related to the number of local breeders, pointing to a strong environmental forcing on the reproductive decision of birds. Indeed, local recruitment, number of local breeders and proportion of birds attempting to breed were lower when SIC during summer was low.

The modelling of the fulmar population, which accounted for demographic or environmental stochasticity (or both), predicted a decline in the population at an average rate of 2–3% per year, although we estimated with capture–recapture methods an increase of 0.9% per year since 1963. The observed discrepancy between modelled and estimated population growth rates is explained by the recruitment of birds not born in the colony. Indeed, another population was discovered in the vicinity of Dumont d'Urville (250 km) (Barbraud *et al.* 1999). The emigration rate from the colony of Dumont d'Urville is probably very low, as individuals marked in Dumont D'Urville were not found in these more distant colonies (C. Barbraud & K. Delord unpublished data). Our study is the first to provide evidence that immigration plays a significant role in population dynamics of Antarctic seabirds, with immigrants representing on average 3% of the breeders each year. Although immigration is low, it can nevertheless play a significant role in the population dynamics of seabird populations (Inchausti & Weimerskirch 2002).

Sea ice variability during winter seems to affect the population dynamics of several Antarctic birds. The lack of winter sea ice has negative effects on the size of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae* Hombron and Jacquinet) populations, and the loss of sea ice in the northern Bellingshausen Sea has led to the gradual disappearance of that species on the western side of the northern Antarctic Peninsula (Fraser *et al.* 1992; Trathan, Croxall & Murphy 1996; Fraser & Patterson 1997). In addition, the population of emperor penguins (*Aptenodytes forsteri* Gray) has declined by 50% during the late 1970s because of a decrease in adult survival due to warm SST and decrease in sea ice extent (Barbraud & Weimerskirch 2001). On the other hand, adult survival of snow petrels was influenced positively by the latitudinal extent of sea ice during winter (Barbraud *et al.* 2000). Therefore, species of the Antarctic community of seabirds show contrasted responses to the fluctuations of environmental variability, emphasizing the need to better understand their role in the Antarctic ecosystem (Croxall *et al.* 2002).

Several authors have emphasized the important role of krill in the Antarctic food web to explain the link between the role of sea ice and the population dynamics of top predators (Croxall 1992; Tynan 1998; Nicol *et al.* 2000; Reid & Croxall 2001), and particularly seabirds (Fraser *et al.* 1992; Smith *et al.* 1999; Barbraud

et al. 2000; Barbraud & Weimerskirch 2001). Loeb *et al.* (1997) showed that low krill abundance was associated with less winter sea ice cover. Southern fulmars feed mainly on Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) in Terre Adélie (Ridoux & Offredo 1989). Recent satellite tracking during summer in Terre Adélie indicates that fulmars feed in light pack ice (40–60% of ice concentration) (H. Weimerskirch *et al.* unpublished data), where the density of krill is very high (Brierley *et al.* 2002). Therefore, in years with high SST and low SIC, fulmars may have difficulties in finding food, which could increase mortality during winter and decrease the proportion of birds attempting to breed during summer.

In this study, the lowest number of breeding pairs was observed during the period 1975–80. Interestingly, several studies showed the same drop in the number of breeding pairs for the emperor penguin (Barbraud & Weimerskirch 2001), the Adélie penguin (Jouventin & Weimerskirch 1991) and the snow petrel *Pagodroma nivea* Forster (Chastel *et al.* 1993) in Terre Adélie. In addition, the number of breeding pairs of southern fulmars seems to be more variable after this period. This may reinforce the hypothesis of a regime shift that may have occurred during the mid-seventies in the Antarctic ecosystem as suggested by Weimerskirch *et al.* (2003) and D. Ainley *et al.* (unpublished data). This long-term data set, unbiased by economic pressures (fishing or whaling records), potentially provides a proxy for environmental conditions in the Southern Ocean since 1960, well before the launching of satellites that now provide climate data. The frequency and intensity of interannual variation in SST are expected to increase with global warming (IPCC 2001). We showed that southern fulmars may be very susceptible to environmental variability, and that further long-lasting warm anomalies are likely to affect negatively their populations.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge all the wintering fieldworkers involved in the long-term monitoring programmes in Terre Adélie since 1963, and Dominique Besson for her constant support and help in the management of the database. This long-term study was supported by Expéditions Polaires Françaises, by Institut Paul Emile Victor (Programme IPEV n°109), and by Terres Australes et Antarctiques Françaises.

References

- Aebischer, N.J. (1986) Retrospective investigation of an ecological disaster in the shag, *Phalacrocorax aristotelis*: a general method based on long-term marking. *Journal of Animal Ecology*, **55**, 613–629.
- Ainley, D.G. & Boekelheide, R.J. (1990) *Seabirds of the Farallon Islands. Ecology, Dynamics and Structure of an Upwelling System Community*. Stanford University Press, Stanford.

- Ainley, D.G., O'Connor, E.F. & Boekelheide, R.J. (1984) The marine ecology of birds in the Ross Sea, Antarctica. *Ornithological Monographs*, **32**, 1–97.
- Ainley, D.G., Ribic, C.A. & Spear, L.B. (1993) Species–habitat relationships among antarctic seabirds: a function of physiological of biological factors? *Condor*, **95**, 806–816.
- Akçakaya, H.R. (1991) A method for simulating demographic stochasticity. *Ecological Modelling*, **54**, 133–136.
- Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (1999) General strategies for the analysis of ringing data. *Bird Study*, **46**, 261–270.
- Barbraud, C., Delord, K.C., Micol, T. & Jouventin, P. (1999) First census of breeding seabirds between Cap Bienvenue (Terre Adélie) and Moyes Islands (King George V Land), Antarctica: new records for Antarctic seabird populations. *Polar Biology*, **21**, 146–150.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411**, 183–186.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Guinet, C. & Jouventin, P. (2000) Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia*, **125**, 483–488.
- Brierley, A.S., Fernandes, P.G., Brandon, M.A., Armstrong, F., Millard, N.W., McPhail, S.D., Stevenson, P., Pebody, M., Perrett, J., Squires, M., Bone, D.G. & Griffiths, A.M. (2002) Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. *Science*, **295**, 1890–1892.
- Burgman, M.A., Ferson, S. & Akçakaya, H.R. (1993) *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman & Hall, London.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models*, 2nd edn. Sinauer, Sunderland, MA.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia*, **94**, 278–285.
- Chavez, F.P., Strutton, P.G., Friederich, C.E., Feely, R.A., Feldman, G.C., Foley, D.G. & McPhaden, M.J. (1999) Biological and chemical response of the equatorial Pacific ocean to the 1997–98 El Niño. *Science*, **286**, 2126–2131.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R. & Lebreton, J.-D. (2000) *U-Care (Utilities – Capture – REcapture) user's guide*. <http://www.cefe.cnrs-mop.fr/wwwbiom/default.htm>.
- Croxall, J.P. (1992) Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **338**, 319–328.
- Croxall, J.P., Trathan, P.N. & Murphy, E.J. (2002) Environmental change and Antarctic seabirds populations. *Science*, **297**, 1510–1514.
- Fraser, B. & Patterson, D.L. (1997) Human disturbance and long-term changes in Adélie penguin populations: a natural experiment at Palmer Station, Antarctic Peninsula. *Antarctic Communities: Species, Structure and Survival* (eds B. Battaglia, J. Valencia & D.W.H. Walton), pp. 445–452. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fraser, W.R., Trivelpiece, W.Z., Ainley, D.G. & Trivelpiece, S.G. (1992) Increase in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? *Polar Biology*, **11**, 525–531.
- Fretwell, S.D. (1972) *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Furness, R.W. & Greenwood, J.J.D. (1993) *Birds as Monitor of Environmental Change*. Chapman & Hall, London.
- Gaillard, J.M., Boutin, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., Duncan, P. & Lebreton, J.-D. (1997) Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*, **112**, 502–513.
- Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J.-P. & Jouventin, P. (1998) Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**, 1001–1006.
- Hall, P. (1992) *The Bootstrap and Edgewort Expansion*. Springer Verlag, Berlin.
- Inchausti, P. & Weimerskirch, H. (2002) Dispersal and meta-population dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 771–779.
- IPCC (2001) Climate change 2001: synthesis report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the IPCC (ed. R.T. Watson & Core Writing Team). Cambridge University Press, Cambridge.
- Jouventin, P. & Weimerskirch, H. (1991) Changes in the population size and demography of southern seabirds: management implications. *Bird Population Studies, Relevance to Conservation and Management* (eds C.M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hirons), pp. 297–314. Oxford University Press, Oxford.
- Karl, D.M., Letellier, R., Hebel, D., Tupas, L., Dore, J., Christian, J. & Winn, C. (1995) Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 19991–1992 El Niño. *Nature*, **373**, 230–234.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67–118.
- Lebreton, J.-D. & Clobert, J. (1991) Birds population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management* (eds C.M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hirons), pp. 105–125. Oxford University Press, Oxford.
- Legendre, S. & Clobert, J. (1995) ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics*, **22**, 817–834.
- Loeb, V.J., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W. & Trivelpiece, S.G. (1997) Effects of sea-ice extend and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, **387**, 897–900.
- Newton, I. (1998) *Population Limitation in Birds*. Academic Press, San Diego.
- Nicol, S., Pauly, T., Bindoff, N.L., Wright, S., Thiele, D., Hosie, G.W., Strutton, P.G. & Woehler, E. (2000) Ocean circulation off East Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature*, **406**, 504–507.
- Pakhomov, E.A. & McQuaid, C.D. (1996) Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean. *Polar Biology*, **16**, 271–286.
- Polis, G.A., Hurd, S.D., Jackson, C.T. & Piñero, F.S. (1997) El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the gulf of California. *Ecology*, **78**, 1884–1897.
- Post, E., Peterson, R.O., Stenseth, N.C. & McLaren, B.E. (1999) Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, **401**, 905–907.
- Post, E. & Stenseth, N.C. (1998) Large-scale variability and population dynamics of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 537–543.
- Pradel, R. (1993) Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. *Marked Individuals in the Study of Bird Population* (eds J.-D. Lebreton & P.M. North), pp. 29–37. Birkhauser, Verlag Basel, Switzerland.
- Pradel, R. (1996) Utilization of capture–mark–recapture for the study of the recruitment and population growth rate. *Biometrics*, **52**, 703–709.
- Reid, K. & Croxall, J.P. (2001) Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**, 377–384.
- Ridoux, V. & Offredo, C. (1989) The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology*, **9**, 137–145.

- Saether, B.E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Rostad, O.W. & Skatan, J.E. (2000) Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science*, **287**, 854–856.
- Schemper, M. (1990) The explained variation in proportional hazards regression. *Biometrika*, **77**, 216–218.
- Schreiber, E.A. (2001) Climate and weather effects on seabirds. *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 179–207. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Sillett, T.S., Holmes, R.T. & Sherry, T.W. (2000) Impacts of global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science*, **288**, 2040–2042.
- Smith, R.C., Ainley, D., Baker, K., Domack, E., Emslie, S., Fraser, B., Kenett, J., Leventer, A., Mosley-Thompson, E., Stammerjohn, S. & Vernet, M. (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience*, **49**, 393–404.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stenseth, N.C., Chan, K.S., Tong, H., Boonstra, R., Boutin, S., Krebs, C.J., Post, E., O'Donoghue, M. & Yoccoz, N.G. (1999) Common dynamic structure of Canada lynx population within three climatic regions. *Science*, **285**, 1075–1073.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–1295.
- Thompson, P.M. & Ollason, J.C. (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*, **413**, 417–420.
- Trathan, P.N., Croxall, J.P. & Murphy, E.J. (1996) Dynamics of Antarctic penguin populations in relation to inter-annual variability in sea ice distribution. *Polar Biology*, **16**, 321–330.
- Tynan, C.T. (1998) Ecological importance of the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature*, **392**, 708–710.
- Veit, R.R. & Hunt, G.L. Jr (1991) Broad-scale density and aggregation of pelagic birds from a circumnavigational survey of the antarctic ocean. *Auk*, **108**, 190–800.
- Veit, R.R., McGowan, J.A., Ainley, D.G., Wahls, T.R. & Pyle, P. (1997) Apex marine predator declines ninety percent in association with changing oceanic climate. *Global Change Biology*, **2**, 23–28.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C. & Barbraud, C. (in press) Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, in press.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46** (Suppl.), 120–138.
- Wilson, P.R., Ainley, D.G., Nur, N., Jacobs, S.S., Barton, K.J., Ballard, J.C. & Comiso, J.C. (2001) Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Marine Ecology Progress Series*, **213**, 301–309.
- Woehler, E.J., Hodges, C.L. & Watts, D.J. (1990) *ANARE Research Notes 77: an Atlas of the Pelagic Distribution and Abundance of Seabirds in the Southern Indian Ocean, 1981–90*. Australian Antarctic Division, Kingston, Tasmania.

Received 24 October 2002; revision received 6 March 2003

. Annexe 5 : Modelling population dynamics of seabirds:
importance of the effects of climate fluctuations on breeding
proportions

STEPHANIE JENOUVRIER, CHRISTOPHE BARBRAUD, BERNARD CAZELLES
AND HENRI WEIMERSKIRCH

Sous presse dans la revue

« *Oikos*. »

Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions

Stéphanie Jenouvrier, Christophe Barbraud, Bernard Cazelles and Henri Weimerskirch

Jenouvrier, S., Barbraud, C., Cazelles, B. and Weimerskirch, H. 2005. Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. – *Oikos* 108: 511–522.

Environmental factors and their interactions are likely to have shaped specific breeding and survival strategies in top predators. Understanding how climatic factors affect populations requires detailed investigation of the demographic parameters and population modelling. Here, we focus on the modelling of a southern fulmar population over a 39 year period in Terre Adélie, Antarctica, using Leslie matrix models to understand from a prospective and retrospective point of view, how vital rates and their variations, affect the cyclic population dynamics. The elasticity of population growth rate to adult survival was very high (0.95), as predicted by a slow–fast continuum in avian life histories. However, adult survival varied little between years (mean \pm SD: 0.92 ± 0.07), and could not explain the strong fluctuations observed in the number of breeders and chicks. The high temporal fluctuations of the proportion of breeders (0.57 ± 0.22) and breeding success (0.70 ± 0.14) had the strongest impact on population dynamics, despite their weak elasticities (0.05). Before the 1980s, population fluctuations were mainly explained by a direct impact of sea-ice extent (SIE) anomalies during summer (by a threshold effect) on the proportion of breeders. After 1980s, 3 years periodic population fluctuations were best predicted by 3 years cyclic variations in the proportion of breeders. SIE showed a marked change of periodicity during the 1980s, and SIE during winter fluctuated with a 3 years periodicity during 1980–1995. The marked change in population dynamics, through a change of the variations of the proportion of breeders, may be explained in the light of a regime shift that probably occurred around the 1980s, and which affected the sea ice environment, the availability of prey, and thus the demographic parameters and population dynamics of southern fulmars.

S. Jenouvrier, C. Barbraud and H. Weimerskirch, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, FR-79360 Villiers en Bois, France (jenouvrier@cebc.cnrs.fr). – B. Cazelles, CNRS UMR 7625, Université Pierre et Marie Curie, CC 237, FR-75252 Paris, France.

The biotic and abiotic environments to which individuals are exposed may vary importantly over time and can, through phenotypic plasticity as well as microevolutionary processes, shape individual life histories (Stearns 1992). It is widely appreciated that life history can produce time lags in population dynamics (Turchin 2003). Coulson et al. (2001) and Thompson and Ollason (2001) showed that time lags in life history are important in explaining temporal patterns of population fluctua-

tions in the Soay sheep (*Ovis aries* L.) and in the northern fulmar (*Fulmarus glacialis* L.). Seabirds are longlived species and factors affecting their demographic parameters, such as recruitment, could be expected to have a delayed effect on population size (Thompson and Ollason 2001, Wilson et al. 2001). A decrease in adult survival, would, for example, have an immediate effect on the breeding population (Barbraud and Weimerskirch 2001), whereas a decrease in fecundity,

Accepted 9 September 2004

Copyright © OIKOS 2005
ISSN 0030-1299

or on immature survival, could have a lagged effect on population size (Weimerskirch et al. 1997). Moreover, density dependent and climatic conditions experienced by individuals early in life differ considerably between cohorts, and can also have delayed, long term effects arising from its influence on their survival and/or breeding performance (Gaillard et al. 1997, Lindström 1999, Forchhammer et al. 2001, Lande et al. 2002, Lindström and Kokko 2002). Modelling is a crucial way to understand how the environmental fluctuations, e.g. due to a climate change, will affect future population fluctuations through its impact on vital rates.

Temporal variation in vital rates and population growth rate may be due to environmental fluctuations and/or density dependence (Saether 1997, Grant and Benton 2000, Neubert and Caswell 2000). Usually it is difficult to distinguish the effect of density dependence and the impact of the environment (Leirs et al. 1997, Barbraud and Weimerskirch 2003). This makes it difficult to understand the mechanisms generating the feedback between demography and population dynamics. In this study we focus on a southern fulmar (*Fulmarus glacialisoides* Smith) population, where no density dependence in life history trait was detected, probably because of the small population size and the high availability of nesting sites (Jenouvrier et al. 2003). This enables us to study the influence of environmental fluctuations on the temporal variation in vital rates and how this affect population dynamics.

In marine ecosystems, interannual variability is a well recognised phenomenon with very variable, and sometime unpredictable, fluctuations in oceanographic parameters, or cyclic patterns such the El Niño southern oscillation and the North Atlantic oscillation (Stenseth et al. 2002). This variability is expected to affect all levels of the trophic web and especially marine top predator populations (Aebischer et al. 1990, Croxall 1992). Variations in the physical marine environment are likely to affect the availability and accessibility of resources for foraging predators, and therefore may influence how individuals allocate resources towards competing energy demanding processes such as maintenance and reproduction (Stearns 1992). Tradeoffs might thus be affected by environmental variability, and strong oceanographic anomalies might even affect survival of predator species.

Although several studies have investigated the effects of environmental variability on some demographic parameters of top predator populations such as population size, breeding performances, or survival (Fraser et al. 1992, Guinet et al. 1998, Smith et al. 1999, Barbraud et al. 2000), few have simultaneously explored the influence of the environment variability on all parameters and its consequences on the population size. From an ecological perspective this means to understand how environmental factors affect the vital rates, and therefore the population dynamics. From a

purely demographic point of view, this means to understand how vital rates, such as survival and fecundity, and their variations, affect the population dynamics.

Several studies have showed that demographic parameters that strongly influence variation in population growth rate show small temporal variation (Horvitz et al. 1997 for plants, Gaillard et al. 1998 for ungulates). For instance, in birds, the species can be placed along a "slow-fast continuum", where species with a high fecundity rate, but low survival are found at one end (Saether and Bakke 2000). In contrast, at the other end of this continuum are located species that mature late, produce few chicks, and have a long life expectancy. The sensitivity of their population growth rate to adult survival is very high. Retrospective analysis (Caswell 2000) highlighted a negative relationship between the sensitivity of vital rates and their temporal variations, between, and within species (Saether and Bakke 2000). This can be interpreted as the result of an evolution of a bet-hedging strategy (Seeger and Brockman 1987) among longlived species to spread the risk of reproductive investments over several breeding seasons. Most seabirds are located in the extreme part of this gradient, since they lay only a single egg, mature at very high age, and have a high adult survival rate. For these species, we therefore expect a high sensitivity of growth rate to adult survival, but small temporal variation. In the other hand, we predict that the fluctuations of fecundity will greatly influence the population dynamics.

The Antarctic community of seabirds shows different population dynamical responses to environmental variability (Croxall et al. 2002). This emphasizes the need to a better understanding of the impact of environmental fluctuations on population dynamics through their effects on vital rate. In a previous study (Jenouvrier et al. 2003), we showed a very high variability over a 39-year period of the southern fulmar population size. Demographic parameters, like adult survival or the proportion of breeders were influenced by environmental fluctuations and particularly by sea ice conditions. This long term population monitoring, therefore provides a good system to study the influence of environmental fluctuations on the temporal variation in vital rates and how this affect population dynamics. Here, we focus on the modelling of the southern fulmar population with Leslie matrix models to understand from a prospective and retrospective point of view, how vital rates and their variations, affect the cyclic population dynamics.

Methods

Description of the study

Southern fulmars are cliff nesting seabirds that forage over Antarctic waters, occasionally up to sub-antarctic waters, and prey mainly on euphausiids, fishes,

crustaceans and squids (Ainley et al. 1984, Ridoux and Offredo 1989). The censusing and marking of southern fulmars was carried out every year from 1963 to 2002 on Ile des Pétrels, Pointe Géologie Archipelago (66°40'S, 140°01'E), Terre Adélie, Antarctica. The only colony of southern fulmars at Pointe Géologie is located on a cliff 20 meters from the Dumont d'Urville station. Breeding pairs were censused towards the end of December, just after egg laying. Nests were checked just before fledging to count the number of chicks fledged. Every year, all adult birds captured in the colony were marked with a stainless steel band during the incubation, and all chicks were marked just before fledging. Each nest with an egg was checked two to three times during the first half of the incubation period, which permitted to read the ring of all breeding birds present on the colony. Non breeders were defined as those birds that were not observed incubating an egg during the visits to the colony. Although the probability that they laid an egg and failed before the first control is not null, it was considered as negligible since most birds lay their egg around mid December, and the first visit to the colony occurs the 20th of December.

Time series analysis

Because our time series showed marked changes in cycle period through time, we applied wavelet analysis to take into account the non-stationarity of the period of the different population dynamics. By decomposing a time series into time and frequency domains, wavelet analysis can determine both the dominant modes of variability, and how those modes vary in time (Torrence and Compo 1998, Klvana et al. 2004).

We used the Morlet wavelet function ψ_0 that is essentially a damped complex exponential function, which can quantify local cyclic fluctuations in the time series. The frequency-time range over which it does this is set by a scale parameter, s , relating to the conventional Fourier period of oscillations, and a translation parameter n . The Morlet wavelet function is $\psi_0(\eta) = \pi^{1/4} \exp(i\omega_0\eta) \exp(-\eta^2/2)$, where ω_0 is the non-dimensional frequency and $\eta = n/s$ (Torrence and Compo 1998).

With $\omega_0 = 6$, the wavelet scale s is inversely proportional to the central frequency of the wavelet, and the frequency is equal to $1/s$, or the period p is equal to s . The continuous wavelet transformation (CWT), $W_n(s)$, of the time series X_n is calculated as the convolution of X_n with ψ_0 . The wavelet transform coefficients $W_n(s)$ represent the contribution of the scale s to the signal at different time position n . By taking into account a range of s and n values, one can explore and identify the structures relating to time and frequency.

The wavelet power spectrum (WPS), at time point n and scale s , is then given by $|W_n(s)|^2$. The WPS gives a measure of the variance distribution of the time series at time point n and scale s . To compare WPS with classical spectral methods, global wavelet spectrum is computed as the time average of the WPS for each frequency components. It has been shown that the global wavelet spectrum provides an unbiased and consistent estimation of the Fourier spectrum (Percival 1995).

As with classical Fourier analysis using fast Fourier transform, the data were padded with zero up to the next-highest power of two (Torrence and Compo 1998). The 'cone of influence' is a reflection of a consequent loss in statistical power near the start and the end of the series. This area in the WPS figure delimited by a white line (Results) should be interpreted cautiously. Nevertheless, the zero padding, owing to numerous introduced zeros, mainly induces reduction in the CWT and in the associated quantities.

The 5% and 10% significance levels were determined with bootstrapped simulations. We consider the null hypothesis as the observed time series being different from that expected through chance alone. We constructed 1000 surrogate data sets, and calculated for each surrogate the CWT. Based on these surrogate series, one constructs the distribution under the null hypothesis of WPS, global WPS. These distributions are then used to establish the 5% and 10% significance levels for the WPS, global WPS.

Population modelling

We constructed a population model structured by age and reproductive status classes. Modelling was done using a post-breeding matrix (Caswell 2001; Fig. 1, Table 1). Observed minimum age at first breeding was 6 years, and the age at which all birds were recruited was 16 years (Jenouvrier et al. 2003). During the first year, chicks survive with the probability S_0 . We cannot estimate the immature survival because birds stayed at sea and were not observable. Therefore, we estimated S_0 using the return rate from fledging to recruitment, and assuming that the survival of immature birds was similar to that of adults after the first year at sea. Each year, birds have the probability S_a to survive without senescence, S_a corresponding to the adult survival estimated with capture recapture methods (Jenouvrier et al. 2003). The probability to breed for the first time at age i was $(S_a \times P_{bi})$, $i \in [6, 15]$, where P_{bi} was the proportion of birds banded as chicks that breed for the first time at i years old (Jenouvrier et al. 2003). Once recruited, birds reproduce every year with the probability $(S_a \times P_b)$, where P_b is the proportion of breeders, estimated as the number of breeders on the number of birds alive calculated from the capture recapture data. The southern

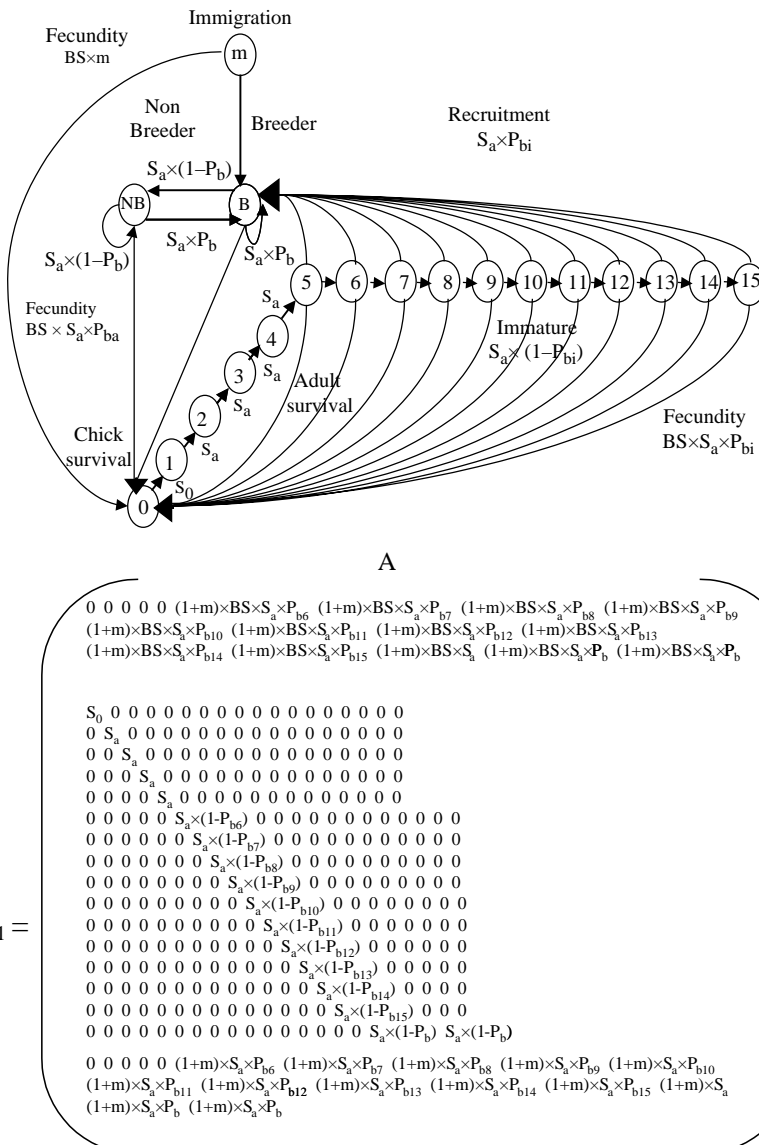


Fig. 1. Upper: lifetime cycle graph for the southern fulmar population. Minimum age at first breeding was assumed to be 6 years, and the age at which all birds were recruited 16 years. During the first year, chicks survive with the probability S_0 . Each year, adults survive with the probability S_a . The probability to breed for the first time at age i was $(S_a \times P_{bi})$, $i \in [6, 15]$, where P_{bi} was the proportion of birds that breed for the first time at i years old. Once recruited, birds reproduce every year with the probability $(S_a \times P_b)$, P_b being the proportion of breeders. The southern fulmars are able to skip a reproduction with the probability $(S_a \times (1 - P_b))$. The number of chicks is determined by the reproductive success of breeders, noted BS. We consider also a proportion of immigrants, m . Lower: population projection matrix A is multiplied to $n(t)$, a vector describing the state of the population at time t , to obtain the state of the population at $t+1$. The projection interval (from t to $t+1$) is one year.

fulmars are able to skip a reproduction with the probability $(S_a \times (1 - P_b))$. The number of chicks are determined by the reproductive success of breeders, noted BS, estimated as the proportion of eggs producing fledglings. A previous analysis (Jenouvrier et al. 2003), highlighted the importance of immigration in this population. The number of immigrants was estimated from 1978 as those adults found breeding for the first time and not banded as chick in the colony. We showed that the number of immigrants was correlated both with the number of local breeders at the colony, and with the number of local recruits (Jenouvrier et al. 2003). To take into account the fact that the temporal variations of immigration and breeding population are related, we considered a proportion of immigrants, m , calculated as the number of immigrants on the number of breeders.

The resulting model (Fig. 1) was a linear, time invariant system of difference equation:

$$n(t+1) = A n(t) \tag{1}$$

where A is the population projection matrix (Fig. 1), and $n(t)$ a vector describing the state of the population, whose entries $n(t)$ give the numbers in each class. For further details, see Fig. 1 and Table 1.

We started setting up a constant model (1), where the matrix A is a constant that included the mean values of the demographic rates (Table 1). The matrix analysis yielded the deterministic population growth rate, stable age distribution and the sensitivities of the growth rate to variations in demographic rates (Caswell 2001). In order to compare the model's prediction with the observed number of breeding pairs (or chicks), we calculated

Table 1. Parameters entered in the matrix population models for southern fulmars at Dumont d'Urville. We used post breeding Leslie matrix for a female population (Fig. 1). The matrix analysis yielded stable age distribution (Caswell 2001). NB for non breeders, B for breeders. The 0 class represents the chicks, and the classes from 1 to 15 years old the immatures.

Age class	Survival	Proportion of breeders	Fecundity	Stable age distribution	Initial number
0	0.45	–	–	0.1528	22
1	0.92	–	–	0.0685	10
2	0.92	–	–	0.0629	9
3	0.92	–	–	0.0578	8
4	0.92	–	–	0.0532	8
5	0.92	–	–	0.0489	7
6	0.92	0.07	$0.07 \times 0.92 \times 0.70$	0.0418	6
7	0.92	0.13	$0.13 \times 0.92 \times 0.70$	0.0334	5
8	0.92	0.14	$0.14 \times 0.92 \times 0.70$	0.0264	4
9	0.92	0.13	$0.13 \times 0.92 \times 0.70$	0.0211	3
10	0.92	0.11	$0.11 \times 0.92 \times 0.70$	0.0173	2
11	0.92	0.09	$0.09 \times 0.92 \times 0.70$	0.0145	2
12	0.92	0.07	$0.07 \times 0.92 \times 0.70$	0.0124	2
13	0.92	0.06	$0.06 \times 0.92 \times 0.70$	0.0107	1
14	0.92	0.05	$0.05 \times 0.92 \times 0.70$	0.0093	1
15	0.92	1	0.92×0.70	0.0082	1
NB	0.92	0.57	$0.57 \times 0.92 \times 0.70$	0.1426	22
B	0.92	0.57	$0.57 \times 0.92 \times 0.70$	0.2183	32

growth rate as the slope of a least square fit of the log-transformed number of breeding pairs (or chicks) versus time.

Second, we included temporal variability in the elements of the transition matrix (Fig. 2) using a linear time varying model:

$$n(t+1) = A_t n(t) \quad (2)$$

We used in the projection matrix of a year t (A_t), the breeding success of a year $t+1$, the proportion of breeders a year $t+1$, and the chick survival rate between year t and $t+1$. Indeed, in a postbreeding matrix, breeders have to survive before breeding, and therefore the fecundity rate was function of reproductive parameters at year $t+1$. We kept the adult survival rate constant since we showed in a previous analysis (Jenouvrier et al. 2003) that adult survival varied little between years. We started with an initial vector of the number of recorded breeding pairs and chicks. Numbers of individuals in the other age classes were obtained by the stable age distribution produced by the left eigenvector compared to the mean number of breeding pairs (Table 1). To compare numbers of breeding pairs (or chicks) observed and predicted by matrix models, we calculated a fitting criteria based on a χ^2 value defined as the sum of the square distance between the number of breeding pairs (or chicks) observed and predicted, divided by the number observed.

Third, we included temporal cyclity of demographic parameters by integrating equation (3) in the projection matrix of a year t (A_t) of the Eq. 2:

$$d(t) = \bar{d} + (\sigma^2(d) \times \cos((2\pi \times t)/\text{period})) + (\sigma^2(d) \times \sin((2\pi \times t)/\text{period})) \quad (3)$$

where $d(t)$ is the value of the demographic parameter at year t , \bar{d} and $\sigma^2(d)$ are respectively the mean and variance of the parameter computed over the study.

Finally, to study the effect of environment variability on the population dynamics through the influence of climate fluctuations on vital rates, we considered the model $n(t+1) = A_t n(t)$, where each entries of A_t may be function of an environmental variable. We used sea ice extent (SIE) since 1973 (Jenouvrier et al. 2003). SIE data were available from the Antarctic CRC and Australian Antarctic Division Climate Data Sets (http://www.antcrc.utas.edu.au/~jacka/seaice_C_html). We considered that anomalies on demographic parameters were linked to SIE anomalies. We used the mean of anomalies to simulate multi annual environmental fluctuations, and the mean of exceptional anomalies, defined as anomalies above the mean of anomalies (Table 2), to simulate exceptional environmental conditions. For example, when a 47 km decrease, compared to the mean, in winter sea ice extent occurred during warm events, adult survival decreased by 6% (Table 2). If exceptional warm events occurred, when a 71 km decrease of sea ice extent occurred, adult survival decreased by 10% (Table 2).

Results

Demographic parameters

The number of southern fulmar breeding pairs increased during the study (Fig. 2a), although it fluctuated strongly, especially since the early 1980s. The observed growth rate of the breeding population was 1.0046. Time series analysis showed that the population fluctuated with a periodicity around 3 years after the eighties (Fig. 2b). Indeed, the global wavelet power spectrum showed a main periodic component around 3 years (Fig. 2b, right). These main cyclic characteristics were not constant, and the wavelet analysis revealed that they significantly changed over time (Fig. 2b, left). Wavelet

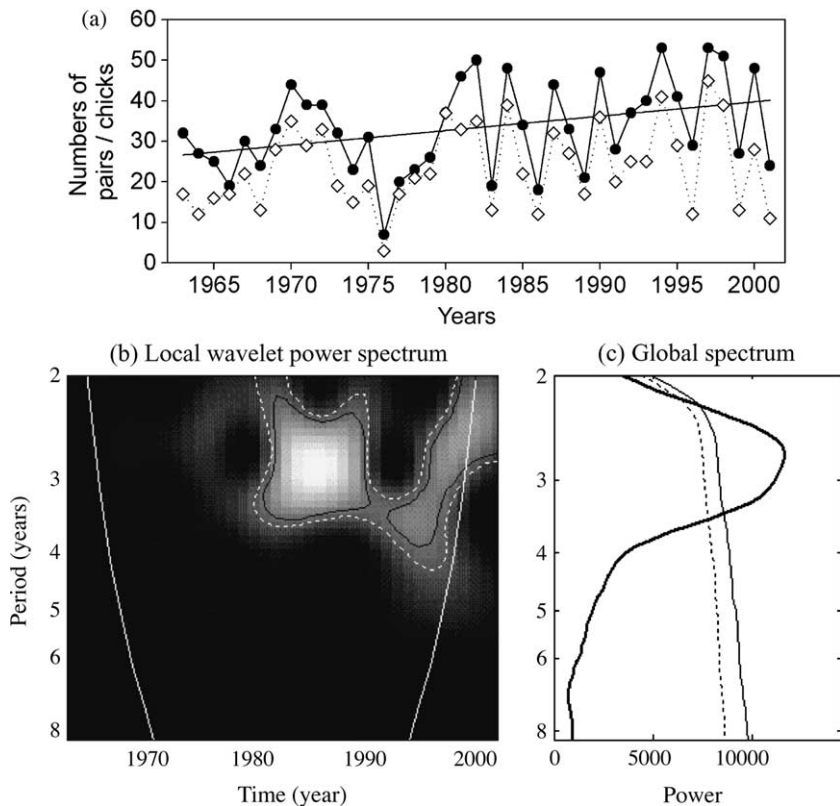


Fig. 2. (a) Annual variation of the number of breeding pairs (filled circle) and fledged chicks (open diamond) for southern fulmars between 1963 and 2002. The number of breeding pairs increased significantly since 1963 (linear regression: $p=0.026$, $R^2=35.6\%$, growth rate: 1.0046). (b) Local wavelet power spectrum (using Morlet wavelet, left) and global wavelet power spectrum (right) of southern fulmars breeding population size between 1963 and 2001. For the global spectrum, the hair black line and dotted line respectively represent the 5% and 10% significance levels, calculated with bootstrap methods. For the local wavelet power spectrum, the black thick contour is the 5% significance level and the white dotted contour is the 10% significance level. The white contour indicates the cone of influence, where zero padding has reduced the variance. The local wavelet power spectrum gives a measure of the variance distribution of the time series according to time and for each periodicity; high variability is represented by white colour, whereas black colour indicates a weak variability.

power spectrum indicated that the fulmar population showed significant cyclic fluctuations only after 1980, with a marked periodicity around 3 years in 1980–1990, and from 1996.

The fluctuations of the number of chicks followed those of the breeding pairs, but the number of chicks produced did not increase significantly during the study ($p=0.124$, Fig. 2a). The observed growth rate of the chick population was 1.0039.

The proportion of birds alive in the breeding population during a particular year and attempting to breed averaged (\pm SD) 0.57 ± 0.22 . It fluctuated strongly between years (especially since the early 1980s), and was particularly low between 1975 and 1980 (Fig. 3a). The mean breeding success was $0.7 \pm 0.14\%$, and showed high inter-annual variability (Fig. 3b). The juvenile survival rate showed high year to year variations (Fig. 3c), and was on average 0.26 ± 0.15 . It was

particularly low during the mid seventies and mid eighties.

Population modelling

The constant deterministic model predicted a long term annual geometric growth rate of 1.0117, thus providing good information of the trend on the population. Sensitivity and elasticity analyses indicate that the growth rate is mainly sensitive to adult survival (elasticity: 0.95). Survival during the first year at sea, breeding success, the proportion of breeders and the proportion of immigrants have low elasticities (0.05, 0.05, 0.05, and 0.003, respectively). The proportion of birds attempting to breed for the first time have less contribution on growth rate (elasticity at age 6 to 15 years: 0.002, 0.003, 0.003, 0.002, 0.001, 7.494×10^{-4} , 4.177

Table 2. Values of anomalies of demographic and environmental parameters used in the study of the impact of the environment on the population dynamics through its effect on demographic parameters (Methods). Chick survival was not related to sea ice extent, whereas the fluctuations of breeding success (BS), proportion of breeders (P_b), and adult survival (S_a) were linked to the variation of sea ice extent (SIE).

	BS	P_b	S_a	SIE _{winter} (km)	SIE _{summer} (km)
Mean of the anomalies (\bar{a})	0.11	0.18	0.06	47	26
Maximum of the anomalies	0.30	0.54	0.17	110	65
Mean of anomalies $> \bar{a}$	0.19	0.3	0.10	71	46

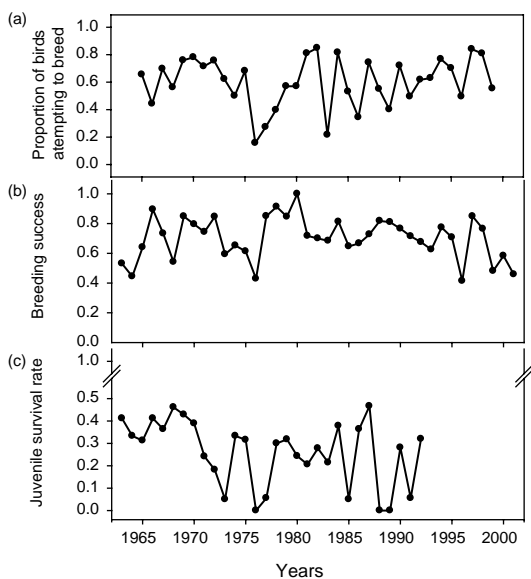


Fig. 3. Annual variation of (a) the proportion of breeders, (b) breeding success, and (c) juvenile survival rate for southern fulmars between 1963 and 2002.

$\times 10^{-4}$, 2.449×10^{-4} , 1.248×10^{-4} , and 4.604×10^{-5} , respectively).

Adult survival was less variable than chick survival, breeding success, and the proportion of breeders (mean \pm SD: 0.92 ± 0.07 , 0.45 ± 0.21 , 0.70 ± 0.14 , and 0.57 ± 0.22 , respectively; Fig. 3). When we took into account the temporal variability in chick survival or in breeding success, the numbers of breeding pairs predicted by the matrix models were far from the observed values (Fig. 4a, b, left, Table 3). However, when we considered the temporal variation in the proportion of breeders the model predictions were close to the observed dynamics of the breeder population (Fig. 4c, left, Table 3). A model taking into account the temporal variability in breeding success, chick survival or both, in addition to the temporal variation of the proportion of breeders, did not improve the fit of the model (Table 3).

The numbers of chicks predicted by the matrix models taking into account the temporal variability in chick survival were far from the observed values (Fig. 4a, right, Table 3). However, the model considering the temporal variation in the proportion of breeders predicted very well the variation of the number of chicks (Fig. 4c, right, Table 3). The model taking into account the temporal variability in breeding success showed the best fit (Table 3), but graphically (Fig. 4b, right) the predictions described less well the observed number of chicks than the model considering the temporal variation in the proportion of breeders (Fig. 4c). The model considering both the temporal variability in breeding success and in the proportion of breeders showed the

best fit, and predicted very well the variation of the number of chicks (Fig. 4d, right).

The model taking into account for temporal variability in both the proportion of breeders and breeding success, showed the overall best fit to observed numbers of chicks and breeders (Table 3, Fig. 4d). This model predicted very well the variation of both numbers of breeding pairs and chicks, but the estimates were in general too large (Fig. 4d). The number of recruits (sum of breeders and non breeders) increased at a rate of 0.63% per year (Fig. 4b, left). The number of immatures overall increased at a rate of 0.73% per year, but it decreased between 1975 and 1979 (Fig. 4b, right), probably due to a decrease in the proportion of breeders, breeding success, and juvenile survival in 1976 (Fig. 3a, b, c).

When a cyclic component of 3 years on the proportion of breeders was taken into account, the models fitted reasonably well the observed breeding population size from the eighties (Fig. 5a, Table 3). This indicates that the observed periodicity of the population dynamics (Fig. 2b) is due to a cyclicity of 3 years in the time series of the proportion breeders.

Modelling climate fluctuations

SIE showed strong year-to-year variations during the period 1973–2002 (Fig. 6a), especially during winter. An abrupt sea ice retreat during winter occurred between 1973 and 1981. The global spectrum for the winter SIE (Fig. 6b, right) showed a main significant periodic component around 2–3 years, whereas for summer SIE, two periodic components around 3 and 4–5 years appeared highly dominant (Fig. 6c, right). Wavelet power spectrum revealed that winter SIE showed a marked shift of periodicity from a weak periodicity of 4 years before 1980 to a stronger one of 2–3 years between 1980–1995 (Fig. 6b, left). Summer temperature showed a strong periodicity around 4 years before the end of the 1980s, and a 3 years periodicity at the end of the 1990s, without any noticeable signal between these time periods (Fig. 6b, left). The models considering the effect of SIE on demographic parameters with threshold effects (Methods, Table 2) poorly fitted the observed data (Table 3). A model where the proportion of breeders varied as a function of SIE during summer was among those that best explained the population dynamics (Table 3, Fig. 5b). Indeed, from 1973 to 1985, this model fitted reasonably well the observed number of breeding pairs. Taking into account for the effect of environmental factors on adult survival or breeding success, in addition to the environmental impact on the proportion of breeders, did not improve the fit of the model (Table 3).

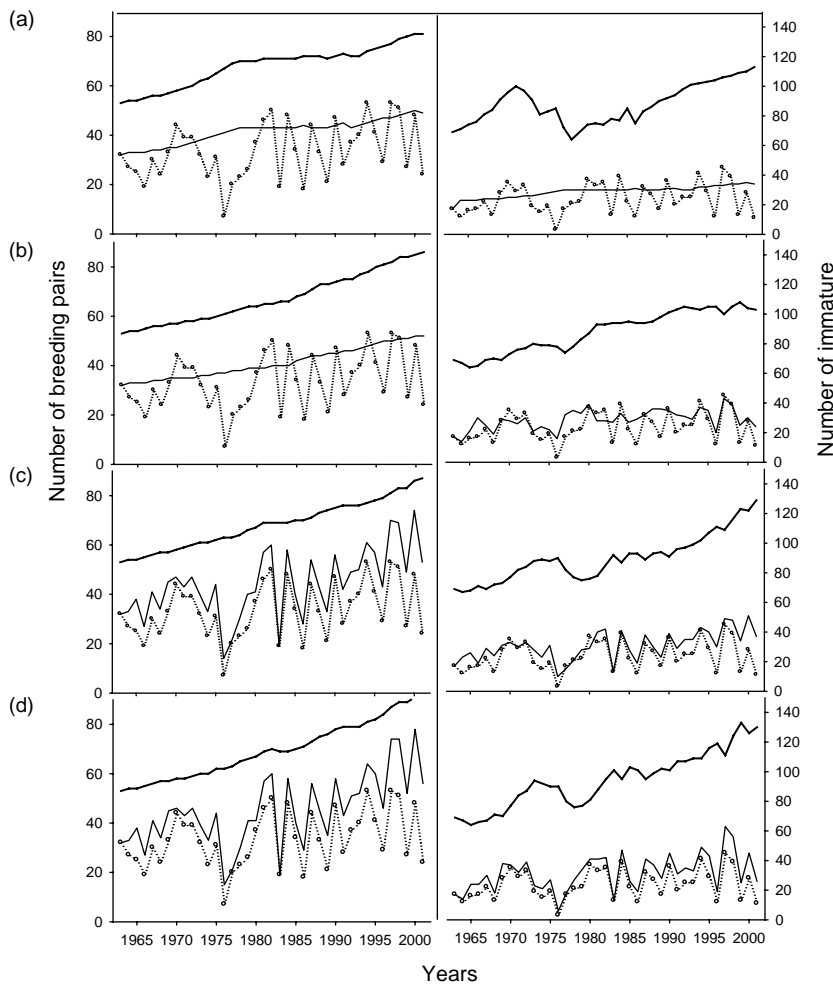


Fig. 4. Annual variation of the number of breeding pairs and recruits (left panels), chicks and immatures (right panels) for southern fulmars between 1963 and 2002. Models take into account the temporal variation of (a) chick survival, (b) breeding success, (c) proportion of breeders, and (d) of both proportion of breeders and breeding success. Symbols and lines indicate for both left and right panels: the observed number (circle and dotted line), the number predicted by matrix models (hair line). For left panels, the thick line indicates the number of recruited pairs (sum of breeding pairs and non breeding pairs that have recruited) whereas for right panels it designates the immatures.

Discussion

The elasticity of the southern fulmar population growth rate to adult survival was very high, as predicted by the position of the species along the slow–fast continuum of avian life histories (Saether and Bakke 2000). Saether

et al. (1996) termed these species “survivor species”. Accordingly, adult survival varied little between years, and could not explain the strong fluctuations observed in the population size. Rather, the high temporal fluctuations of the proportion of breeders had the strongest impact on the breeder population dynamics,

Table 3. Model fit (χ^2) calculated as the sum of squared distance between the numbers of breeding pairs (or chicks) observed and predicted, on the number of breeding pairs (or chicks) observed. P_b is the proportion of breeders, BS the breeding success, S_0 the chick survival and S_a the adult survival. The bold entries stand for the best model (lowest χ^2).

Models	χ^2 for the number of breeding pairs	χ^2 for the number of chicks	Sum of χ^2
$P_b(t) - BS(t)$	231.53	143.48	375.02
$P_b(t)$	188.64	241.29	429.93
$P_b(t) - BS(t) - S_0(t)$	318.71	200.43	519.13
$P_b(t) - S_0(t)$	252.42	293.18	545.60
BS(t)	375.39	218.25	593.64
BS(t) - $S_0(t)$	456.44	267.07	723.51
Constant	357.12	436.59	793.71
$P_b(SIE_{summer})$	409.69	436.73	846.42
$S_0(t)$	422.51	493.30	915.81
$P_b(\text{period 3 years})$	447.49	528.54	976.03
$P_b(SIE_{summer}) - BS(SIE_{summer})$	424.41	835.14	1259.55
$P_b(\text{period 3 years}) - BS(\text{period 3 years})$	501.11	886.11	1387.22
$P_b(SIE_{summer}) - BS(SIE_{summer}) - S_a(SIE_{winter})$	968.18	1469.70	2437.88

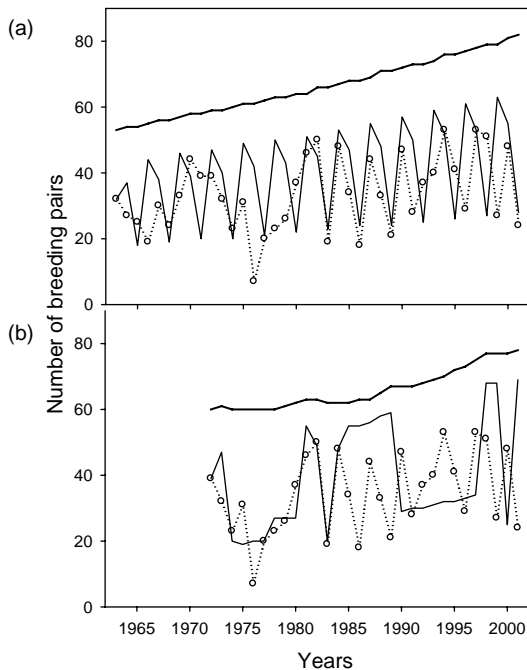


Fig. 5. Annual variation of the number of breeding pairs for southern fulmars observed between 1963 and 2002 (circle and dotted line), predicted number of breeders (hair line), and recruited (thick line) obtained using a matrix model considering (a) for a periodic variation of 3 years on the proportion of breeders, and (b) for the impact of SIE anomalies on the proportion of breeders.

despite its weak elasticity. The high temporal fluctuations of breeding success also influenced the population dynamics of chicks, despite its weak elasticity. A decrease in the contribution of a trait to the variance in the population growth rate with increasing sensitivity may be a common pattern, suggesting that a reduction in the variance of sensitive traits is favoured through selection (Saether and Bakke 2000).

We demonstrated that the model taking into account the temporal variations of the proportion of breeders and breeding success, showed the overall best fit. This model especially greatly increased the fit to the observed chick population dynamics. The second overall best-fit model considered only the temporal variation of the proportion of breeders. This suggests that there is a strong influence of the proportion of breeders on the population dynamics, and a smaller influence of breeding success variations. Interestingly, southern fulmars as other Procellariiforms, are longlived organisms that should be less prone to trade their own survival for that of their offspring, because any reduction in adult survival would greatly reduce lifetime reproductive success (Charlesworth 1980). Weimerskirch (1999) showed the important role of body condition in allocation decisions for foraging and breeding in albatrosses and petrels. These species behave as prudent parents

(Drent and Dann 1980) in never allowing their body condition to deteriorate to a level that may jeopardize their lifetime reproductive success. Breeding abstention among longlived species may be a response to poor feeding conditions early in the breeding season (Chastel et al. 1995). When facing food shortage, individuals may not reach a threshold value of early body condition, below which established breeders will refrain from breeding. We showed here that the proportion of breeders was the demographic parameter that most influenced the breeder population inter-annual variations. Southern fulmars feed mainly on Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) in Terre Adélie. Interannual changes in the recruitment success of krill abundance may decline following successive winter of reduced ice coverage (Loeb et al. 1997), and lower krill abundance is associated with areas with less winter sea-ice cover (Nicol et al. 2000). During summer, krill density increases southward from the point where ice concentration is greater than about 40% (Brierley et al. 2002), and any krill reduction may be in proportion to the reduction of ice-edge length. Fulmars may have difficulties in finding food in years with high sea surface temperature and low sea ice concentration, during which mortality may be increased, and the proportion of breeders decreased (Jenouvrier et al. 2003). Indeed, the southern fulmar is a capital breeder (Weimerskirch 1989) that needs to accumulate extra reserves to engage or to persevere a breeding attempt. Depletion of the capital in winter and before the reproduction, related to poor environmental conditions, probably results in a skip of the reproduction. This represents an extreme case of bet-hedging strategy where reproduction is probably largely determined by the environmental conditions.

The model considering the temporal variations of the proportion of breeders and breeding success predicted well the fluctuations of the numbers of chicks and breeders, but the estimates were in general too large, especially for the number of breeding pairs. If we considered a number of immature less than the number predicted by the stable age distribution, this overestimation disappears during the twenty first years of the study. Therefore, the overestimation of the number of breeders was probably due to an overestimation of the number of immatures. Indeed, we assumed that immature and adult survival were equal, which is probably not true. Unfortunately, immature survival is very difficult to estimate since birds stayed at sea until their first reproduction.

The number of breeding pairs was highly variable, reaching its lowest value in 1976, due to a low proportion of birds attempting to breed this year. Similarly, the number of chicks, the breeding success, and juvenile survival were also very low in 1976. During this particular year an important sea ice retreat occurred during winter that probably strongly affected the

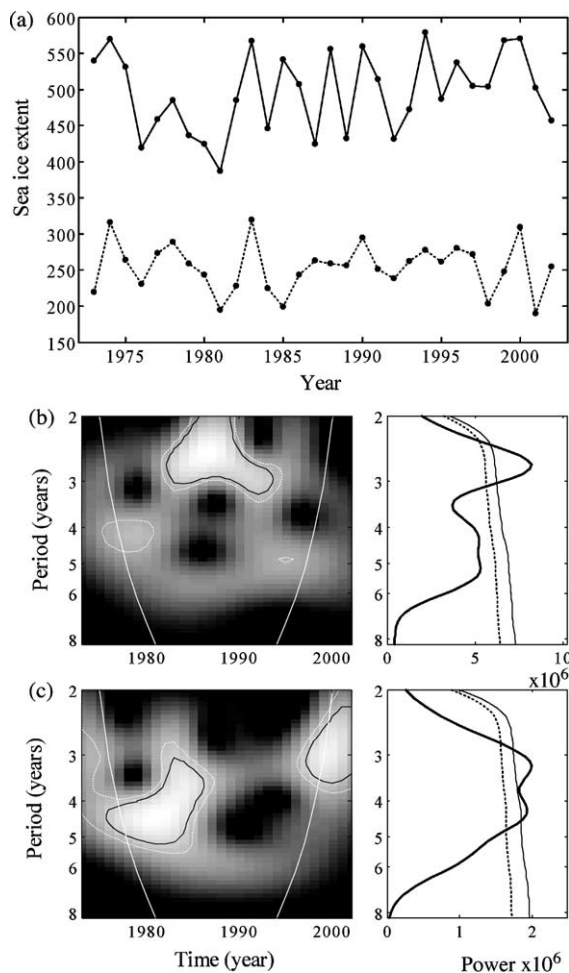


Fig. 6. (a) Annual variation of sea ice extent (SIE) during winter (black line) and during summer (dotted line) for a sector of 130E–150E off the Dumont d’Urville coast, Antarctica between 1973 and 2002. (b) Local wavelet power spectrum (left), and global wavelet power spectrum (right) of SIE during winter 1973 and 2002. (same legend as Fig. 2). (c) Local wavelet power spectrum (left) and global wavelet power spectrum (right) of SIE during summer 1973 and 2002. (same legend as Fig. 2).

abundance of krill (Loeb et al. 1997), and therefore the fecundity rate of fulmars. Heterogeneity in environmental conditions early in life have the potential to induce fitness differences among cohorts. Environmental conditions affecting birth weight and/or early growth may have a considerable impact on later survival and reproductive performance (Lindström 1999, Forchhammer et al. 2001). We showed that, following the unfavourable year in 1976, major decreases in fecundity, juvenile survival rate (equal to zero), and number of immatures occurred. Interestingly, the recruited population (sum of breeders and non breeders) did not show such a reduction, probably because the recruitment of breeders is spread over a long time period, given that the age at first breeding varies between

6 to 15 years of age (Jenouvrier et al. 2003). Therefore, the fluctuations of the population were not directly related to strong cohort effects, but to a strong environmental forcing on the reproductive decisions of birds. Indeed, we showed previously (Jenouvrier et al. 2003) that local recruitment and immigration were related to the number of local breeders, and that local recruitment, the number of local breeders and the proportion of birds attempting to breed were lower when sea ice during summer was low.

In this study, we showed that the population dynamics of breeders from 1973 to 1985 could be explained by the fluctuation of the proportion of breeders linked directly to SIE anomalies during summer. After 1980s the effect of summer SIE anomalies on the proportion of birds attempting to breed did not fully explain population fluctuations, indicating that the relationship between SIE anomalies and the proportion of breeders was more complex. Indeed, SIE during summer showed fewer fluctuations after the 1980s, and the proportion of breeders was probably influenced by other factors or by a mechanism different from our hypothesised threshold effect. Interestingly, the southern fulmar population dynamics exhibited a 3 years periodicity after 1980. Results from the present study indicate that this cyclicity of 3 years is due to 3 years periodic variations of the proportion of breeders. SIE present a well known periodicity between 3–5 years (Zwally et al. 2002), and also showed a change in cyclicity around the 1980s. Winter SIE periodicity was especially marked around 3 years from 1980 to 1995, but no linear correlation was detected between winter SIE and the proportion of breeders, possibly because variability was the result of a combination of confounding factors related to environmental conditions at sea, but also in the colony (Jouventin and Weimerskirch 1991). Brierley et al. (1999) showed that krill density near the Antarctic peninsula, fluctuates according to a cyclical pattern with a main periodicity of 8, 5 and 3 years, which can be broadly described by the fluctuations in environmental parameters. These changes in periodicity may be interpreted in the light of a climatic regime shift that probably occurred during that period in both sub Antarctic (Weimerskirch et al. 2003), and Antarctic ecosystems (Reid and Croxall 2001, Ainley et al. unpubl.). This regime shift resulted in changes in coastal wind strength and air temperature, which in turn affected the sea ice environment, and therefore the demographic parameters and population dynamics of southern fulmars. In fact, recent analysis of ice core data in Antarctic, underlines a change during the 1970s, with an abrupt meridional atmospheric circulation change, bringing more moisture from “warm” subtropical moisture sources to the Antarctic coast (Masson-Delmotte et al. 2003). Our local meteorological data confirm this

by showing that the winter SIE decreased steadily from 1975 to 1981, reaching the smallest ice cover in 1981.

Acknowledgements – We greatly acknowledge all the wintering fieldworkers involved in the long term monitoring programs in Terre Adélie since 1963, and Dominique Besson for her constant support and help in the management of the database. This long term study was supported by Expéditions Polaires Françaises, by Institut Paul Emile Victor (Programme IPEV n°109), and by Terres Australes et Antarctiques Françaises.

References

- Aebischer, N. J., Coulson, J. C. and Colebrook, J. M. 1990. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. – *Nature* 347: 753–755.
- Ainley, D. G., O'Connor, E. F. and Boekelheide, R. J. 1984. The marine ecology of birds in the Ross sea, Antarctica. – *Ornithol. Monogr.* 32: 1–97.
- Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. – *Nature* 411: 183–186.
- Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. – *Proc. R. Soc. Lond.* 270: 2111–2116.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Guinet, C. et al. 2000. Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. – *Oecologia* 125: 483–488.
- Brierley, A. S., Demer, D. A., Watkins, J. L. et al. 1999. Concordance of interannual fluctuations in acoustically estimated densities of Antarctic krill around South Georgia and Elephant Island: biological evidence of same year teleconnections across the Scotia Sea. – *Mar. Biol.* 134: 675–681.
- Brierley, A. S., Fernandes, P. G., Brandon, M. A. et al. 2002. Antarctic Krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. – *Science* 295: 1890–1892.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. – *Ecology* 81: 619–627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. – Sinauer Associates.
- Charlesworth, B. 1980. The evolution in age-structured populations. – Cambridge Univ. Press.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. and Jouventin, P. 1995. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. – *Ecology* 76: 2240–2246.
- Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D. et al. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. – *Science* 292: 1528–1531.
- Croxall, J. P. 1992. Southern ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. – *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 338: 319–328.
- Croxall, J. P., Trathan, P. N. and Murphy, E. J. 2002. Environmental change and Antarctic seabirds populations. – *Science* 297: 1510–1514.
- Drent, R. H. and Dann, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. – *Ardea* 68: 225–252.
- Forchhammer, M. C., Clutton-Brock, T. H., Lindström, J. et al. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. – *J. Anim. Ecol.* 70: 721–729.
- Fraser, W. R., Trivelpiece, W. Z., Ainley, D. G. et al. 1992. Increase in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? – *Polar Biol.* 11: 525–531.
- Gaillard, J. M., Boutin, J. M., Delorme, D. et al. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. – *Oecologia* 112: 502–513.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M. and Yoccoz, N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. – *Trends Ecol. Evol.* 13: 58–63.
- Grant, A. and Benton, T. G. 2000. Elasticity analysis for density-dependent populations in stochastic environments. – *Ecology* 81: 680–693.
- Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M. et al. 1998. Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. – *Proc. R. Soc. Lond.* 265: 1001–1006.
- Horvitz, C., Schemske, D. W. and Caswell, H. 1997. The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. – In: Tuljapurkar, S. and Caswell, H. (eds), *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Kluwer Academic Publishers, pp. 247–271.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. – *J. Anim. Ecol.* 72: 576–587.
- Jouventin, P. and Weimerskirch, H. 1991. Changes in the population size and demography of southern seabirds: management implications. – In: Perrins, C. M., Lebreton, J.-D. and Hiron, G. J. M. (eds), *Bird population studies, relevance to conservation and management*. Oxford Univ. Press, pp. 297–314.
- Klvana, I., Berteaux, D. and Cazelles, B. 2004. In press. Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. – *Am. Nat.* 164: 283–297.
- Lande, R., Engen, S., Saether, B.-E. et al. 2002. Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life history data. – *Am. Nat.* 159: 321–337.
- Leirs, H., Stenseth, N. C., Nichols, J. D. et al. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. – *Nature* 389: 176–180.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. – *Trends Ecol. Evol.* 14: 343–348.
- Lindström, J. and Kokko, H. 2002. Cohort effects and population dynamics. – *Ecol. Lett.* 5: 338–344.
- Loeb, V. J., Siegel, V., Holm-Hansen, O. et al. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. – *Nature* 387: 897–900.
- Masson-Delmotte, V., Delmotte, V., Morgan, V. et al. 2003. Recent southern Indian Ocean climate variability inferred from a Law Dome ice core, new insights for the interpretation of coastal Antarctic isotopic records. – *Climate Dynamics* 21: 153–166.
- Neubert, M. G. and Caswell, H. 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. – *Ecology* 81: 1613–1628.
- Nicol, S., Pauly, T., Bindoff, N. L. et al. 2000. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. – *Nature* 406: 504–507.
- Percival, D. B. 1995. On estimation of the wavelet variance. – *Biometrika* 82: 619–631.
- Reid, K. and Croxall, J. P. 2001. Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. – *Proc. R. Soc. Lond.* 268: 377–384.
- Ridoux, V. and Offredo, C. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. – *Polar Biol.* 9: 137–145.
- Saether, B. E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. – *Trends Ecol. Evol.* 12: 143–149.
- Saether, B. E. and Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic trait to the population growth rate. – *Ecology* 81: 642–653.

- Saether, B. E., Ringsby, T. H. and Rocket, E. 1996. Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. – *Oikos* 77: 217–226.
- Seger, J. and Brockman, H. J. 1987. What is bet hedging? – *Oxford Surveys Evol. Biol.* 4: 182–211.
- Smith, R. C., Ainley, D., Baker, K. et al. 1999. Marine ecosystem sensitivity to climate change. – *Bioscience* 49: 393–404.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. – Oxford Univ. Press.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G. et al. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. – *Science* 297: 1292–1295.
- Thompson, P. M. and Ollason, J. C. 2001. Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. – *Nature* 413: 417–420.
- Torrence, C. and Compo, G. P. 1998. A practical guide to wavelet analysis. – *Bull. Am. Meteor. Soc.* 79: 61–78.
- Turchin, P. 2003. Complex population dynamics: a theoretical empirical synthesis. – Princeton Univ. Press.
- Weimerskirch, H. 1989. Weight loss of Antarctic fulmars *Fulmarus glacialisoides* during incubation and chick brooding. – *Ibis* 132: 68–77.
- Weimerskirch, H. 1999. The role of body condition in breeding and foraging decision in albatrosses and petrels. – In: Adams, N. J. and Slotow, R. H. (eds), Proc. 22nd Int. Ornithol. Congr. BirdLife South Africa, Durban.
- Weimerskirch, H., Brothers, N. and Jouventin, P. 1997. Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *Diomedea amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationship with long line fisheries: conservation implications. – *Biol. Conserv.* 79: 257–270.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C. et al. 2003. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the southern ocean. – *Antarctic Sci.* 15: 249–256.
- Wilson, P. R., Ainley, D. G., Nur, N. et al. 2001. Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extend and the Antarctic circumpolar current. – *Mar. Ecol. Prog. Series* 213: 199–202.
- Zwally, H. J., Comiso, J. C., Parkinson, C. L. et al. 2002. Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. – *J. Geophys. Research* 107(C5), 3041, doi:10.1029/2000JC000733.

. Annexe 6 : Long –term contrasted responses to climate of two
Antarctic seabirds species

STEPHANIE JENOUVRIER, CHRISTOPHE BARBRAUD, AND HENRI WEIMERSKIRCH

En révisions majeures pour la revue

« *Ecology*. »

LONG-TERM CONTRASTED RESPONSES TO CLIMATE OF TWO ANTARCTIC SEABIRD SPECIES

STEPHANIE JENOUVRIER,¹ CHRISTOPHE BARBRAUD, AND HENRI WEIMERSKIRCH

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, F-79360 Villiers en Bois, France

Abstract. We examined the population dynamics of two Antarctic seabirds and the influence of environmental variability over a 40-year period by coupling the estimation of demographic parameters, based on capture–recapture data, and modeling, using Leslie matrix population models. We demonstrated that the demographic parameters showing the greatest contribution to the variance of population growth rate were adult survival for both species. Breeding success showed the same contribution as adult survival for Emperor Penguins, whereas the proportion of breeders had the next stronger contribution for Snow Petrels.

The sensitivity of population growth rate to adult survival was very high and the adult survival variability was weak for both species. Snow Petrel males survived better than females, whereas Emperor Penguin males had lower survival than females. These differences may be explained by the different investment in breeding. Emperor Penguin adult survival was negatively affected by air temperature during summer and winter for both sexes; male survival was negatively affected by sea ice concentration during summer, autumn, and winter. On the other hand, there was no effect of environmental covariates on Snow Petrel adult survival. The Emperor Penguin population has declined by 50% because of a decrease in adult survival related to a warming event during a regime shift in the late 1970s, whereas Snow Petrels showed their lowest numbers in 1976, but were able to skip reproduction.

Indeed, the retrospective analysis of projection population matrix entries indicated that breeding abstention played a critical role in the population dynamics of Snow Petrels but not Emperor Penguins. Snow Petrels did not breed either when air temperature decreased during spring (probably reducing nest attendance and laying) or when sea ice decreased during autumn (reducing food availability).

Emperor Penguin and Snow Petrel breeding population sizes were positively influenced by sea ice through its effect on adult survival for Emperor Penguins and on the proportion of breeders for Snow Petrels. Therefore, we hypothesize that the population sizes of the two species could be negatively affected by reduced sea ice in the context of global warming.

Key words: *Antarctic seabirds; Aptenodytes forsteri; capture–recapture survival analysis; climate variability; demography; Emperor Penguin; matrix models; Pagodroma nivea; population dynamics; prospective and retrospective analysis; Snow Petrel.*

INTRODUCTION

Climate changes have already affected species physiology, phenology, abundance, and distribution, and thus the structure and composition of communities (Hughes 2000). One of the mechanisms by which climate warming may induce changes in ecosystems is by disrupting the evolved life history strategies of key component species (Rhodes and Odum 1996). Studying the effect of environmental fluctuations on population dynamics of sympatrically breeding species is crucial to understanding their contrasting demographic responses to climate change, and to predicting the effect of global warming at the community level.

Variability in ecosystems is probably a major constraint in the evolution of life history traits of organisms

(Stearns 1992). In marine ecosystems, interannual variability is a well-recognized phenomenon with very variable, and sometimes unpredictable, fluctuations in oceanographic parameters or cyclic patterns such the El Niño Southern Oscillation, and the North Atlantic Oscillation (Stenseth et al. 2002). This variability is expected to affect all levels of the trophic web, especially marine top-predator populations (Aebischer et al. 1990). Variations in the physical marine environment are likely to affect the availability and accessibility of resources for foraging predators, and therefore may influence how individuals allocate resources toward competing energy-demanding processes such as maintenance and reproduction (Stearns 1992). Thus, trade-offs may be affected by environmental variability, and strong oceanographic anomalies may affect the survival of predator species (Barbraud and Weimerskirch 2001a).

Although several studies have investigated the effects of environmental variability on some demograph-

Manuscript received 31 March 2005; accepted 18 May 2005.
Corresponding Editor: M. Wikelski.

¹ E-mail: jenouvrier@cebc.cnrs.fr

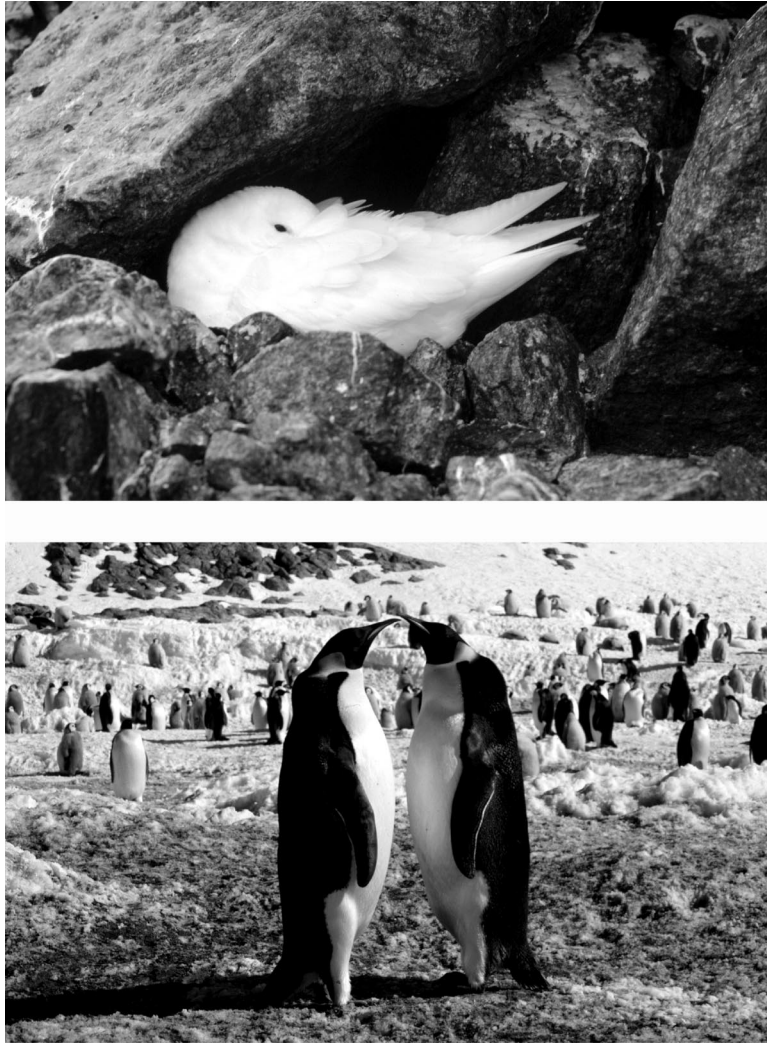


PLATE 1. (Top) Adult Snow Petrel on its nest in boulders. The oldest known individual is at least 46 years old. (Bottom) Adult male and female Emperor Penguins, with chicks and adults in the background. The oldest known individual is at least 36 years old. Photo credit: C. Barbraud.

ic parameters of top-predator populations (e.g., population size, breeding performances, or survival; for a review, see Croxall et al. [2002]), few studies have simultaneously explored the influence of environmental variability on several parameters and its consequences for population size. This implies understanding how vital rates such as survival and fecundity, and their variations, affect population dynamics (Caswell 2001), and how environmental factors affect the vital rates.

In the Southern Ocean, seabirds are long-lived, upper-trophic-level predators that integrate environmental variability over large spatial and temporal scales (Smith et al. 1999). Sea surface temperature and sea ice extent have been shown to affect the population dynamics of seabirds through effects on demographic traits such as productivity and adult survival (e.g., Barbraud and Weimerskirch 2001a, Ainley 2002). Several

authors have emphasized the important role of krill in the Antarctic food web in explaining the link between sea ice and the population dynamics of top predators (Tynan 1998, Nicol et al. 2000, Croxall et al. 2002), particularly seabirds (Fraser et al. 1992, Smith et al. 1999, Barbraud et al. 2000, Barbraud and Weimerskirch 2001a, b). The proposed mechanism is an effect of sea surface temperature and sea ice anomalies on food availability. For example, reduced sea ice extent and warm sea surface temperature negatively affect the abundance of krill (Pakhomov and McQuaid 1996, Loeb et al. 1997, Brierley et al. 2002) and, as a consequence, the demographic parameters of krill predators. These environmental variables have contrasting effects on populations and species: a decrease in sea ice extent may have a positive impact on some species and a negative impact on others (Croxall et al. 2002). Thus, population models are necessary to comprehend

demographic responses to climatic variations within and among species.

Understanding changes in seabird populations requires knowledge of the dynamics of marine ecosystems, which are among the most complex, most difficult to study, and least understood of Earth's biomes (Croxall et al. 2002). Studies are few, time series are short, and quantitative knowledge of the dynamics of interactions between predators, their prey, and the environment remains very limited. Nevertheless, some of the most plausible inferences of the effects of changes in ice distribution and extent on the distribution and ecology of Antarctic seabirds have come through studies of the Adélie Penguin (*Pygoscelis adeliae*), the Emperor Penguin (*Aptenodytes forsteri*), and the Snow Petrel (*Pagodroma nivea*) (Croxall et al. 2002). In addition, few long-term studies at the individual level, recording the survival and reproduction of marked individuals, exist. Long-term studies that monitor several sympatric species are even scarcer. In this study, we compare sympatric Snow Petrel and Emperor Penguin populations over a 40-year period in order to evaluate the impact of the variability of the Antarctic environment on their population dynamics.

The impact of environmental variability on vital rates has already been approached by previous work on the two species, but only on some demographic parameters (Chastel et al. 1993, Barbraud et al. 2000, Barbraud and Weimerskirch 2001a, b). Here we specify the impact of sea ice and air temperature, during different seasons, on demographic parameters, especially capture probabilities and adult survival. We analyze the two data sets conjointly. In addition, we construct appropriate life history models using a state-based approach (McNamara and Houston 1996), estimate demographic parameters for those models between 1962 and 2002, analyze the models from a prospective and retrospective point of view (Caswell 2001), and make comparisons among species.

METHODS

Study site and species

Both species were studied on Ile des Pétrels, Pointe Géologie Archipelago (66°40' S, 140°01' E), Terre Adélie, Antarctica (see Plate 1). Snow Petrels are cliff-nesting procellariiforms that forage over Antarctic waters, prey mainly on fish, crustaceans, and squids, and breed in summer (Ridoux and Offredo 1989). The Emperor Penguin is the only Antarctic winter breeder, and forages within the pack ice on fish, cephalopods, and Antarctic krill (*Euphausia superba*) (Offredo and Ridoux 1986). Breeding population censuses were carried out every year from 1963 to 2002 for the Snow Petrel, and from 1962 to 2001 for the Emperor Penguin. For the Snow Petrel, three colonies (Damier, Hybride, and Pylone) were intensively surveyed each year. Because no significant difference between the breeding perfor-

mances of pairs nesting in each of the three colonies was detected, data from the three colonies were pooled, except for the survival analysis. More details on the monitoring methodology are provided in Chastel et al. (1993) and Barbraud and Weimerskirch (2001a).

Environmental variables

Based on previous studies (Barbraud et al. 2000, Barbraud and Weimerskirch 2001a, b), we tested for the effect of four environmental variables on demographic parameters and population size of the two species: sea ice concentration, sea ice extent, air temperature, and Southern Oscillation Index (SOI).

The sea ice concentration data begin in 1982, because data derived from satellite radiometer measurements were not available prior to the 1980s. Sea ice concentration data were averaged over the area covered by ice, excluding regions with <15% ice concentration, for a sector 120 km wide off the colonies. Data were maintained by the International Research Institute for Climate Prediction (*available online*).² The sea ice extent data (i.e., the distance from the colonies to the limit of a $\geq 15\%$ ice concentration) begin in 1973, and were extracted for longitude 140° E from the Antarctic CRC and Australian Antarctic Division Climate Data Sets (*available online*).³ Air temperature data were obtained from the Météo France station at Dumont d'Urville, situated a few hundred meters from the studied colonies. Although ocean temperature is more relevant for marine organisms than is air temperature, the latter represents a useful proxy for sea surface temperature, as it is strongly influenced by the ocean surface temperature (Pearson correlation monthly data: $r = 0.40$, $P < 0.001$). Finally, we used the SOI as a proxy for the overall climate conditions because evidence of ENSO (El Niño Southern Oscillation) teleconnections in southern high-latitude climate has been identified (Liu et al. 2002). SOI is available from the Climatic Research Unit (*available online*).⁴ To study the effect of environmental variables on demographic parameters, we divided the year into four seasons reflecting the species' life histories (Table 1). The winter season plays a critical role for the abundance and availability of resources during summer (Loeb et al. 1997) and affects the survival or breeding performance of Snow Petrels and Emperor Penguins (Barbraud et al. 2000, Barbraud and Weimerskirch 2001a, b). We used the season of the year t or $t + 1$, depending on which demographic parameter was studied and according to the biology of the species. For example, to study the effect of environmental variables on Emperor Penguin breeding success, we used the summer before the breeding season of year t , and autumn and winter during the breeding season of year t . For the number of

² <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/>

³ http://www.antcrc.utas.edu.au/~jacka/seaice_C_html

⁴ <http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/soi.htm>

TABLE 1. Specification of biological meaning of seasonal periods used in analysis of the effect of environmental variables on demographic parameters of Snow Petrels and Emperor Penguins.

Year	Months	Season	Snow Petrel	Emperor Penguin
t	Jan–Mar	summer	rearing and fledging	not breeding
t	Apr–Jun	autumn	not breeding	laying and incubation
t	Jul–Sep	winter	not breeding	rearing
t	Oct–Dec	spring	laying and incubation	fledging
$t + 1$	Jan–Mar	summer	rearing and fledging	not breeding
$t + 1$	Apr–Jun	autumn	not breeding	laying and incubation

Note: Breeding season periods are set in boldface.

breeding pairs and proportion of breeders of Emperor Penguins, we used the previous autumn and winter (during the calendar year $t - 1$) for a breeding season during year t , and the summer (during the calendar year t) before the breeding season during year t . To investigate the relationships between environmental variables and demographic parameters, we used Pearson correlation coefficients (r) after checking the normality and homoscedasticity of the data.

Estimation of the demographic parameters

We estimated breeding success for each species as the proportion of eggs that fledged a chick. The proportion of birds attempting to breed was calculated as the number of individuals breeding in the colony during a particular year divided by the number of breeders known to be alive that season. The number of breeders known to be alive during a season t was calculated, from the capture–recapture studies conducted on each species, as the number of individuals that were observed at least during one preceding season. The proportion of adults marked as chicks that bred for the first time at the colony in each age class was estimated (see Appendix A). The proportion of birds attempting to breed for the first time as 6-year-olds or older was measured from 1980 to 2001 for Snow Petrels and from 1977 to 1987 for Emperor Penguins. Most (>90%) Snow Petrels started to breed before the age of 17 years, and most Emperor Penguins before the age of 8 years (see Appendix A). Juvenile survival rate was estimated for each cohort as the proportion of chicks that survived until recruitment divided by the number of marked chicks for each year. It was measured until the year when 90% of chicks had started to breed. Therefore, survival during the first year at sea was measured from 1963 to 1984 for Snow Petrels and from 1968 to 1977 for Emperor Penguins. To estimate the survival during the first year at sea, we assume that chicks recruited at the same age (the mode of the distribution of age at first breeding at the colony; see Appendix A: Fig. A1). We could not estimate immature survival for either species, because in these species with a delayed sexual maturity, individuals stay at sea for several years and remain unobservable. Therefore, we estimated survival during the first year at sea from the juvenile survival (from fledging to recruitment), and assumed that the

survival of immature birds after the first year at sea was similar to adult survival. We corrected the survival estimates during the first year at sea by the proportion of immigrants for the Snow Petrel, and by tag loss for Emperor Penguins.

Recent developments of multistate models permit one to account for detection rates in the estimation of juvenile survival, age-specific breeding probabilities, or transition rates from nonbreeder to skipped breeder (Spendlow et al. 2002, Beuplet et al. 2005). Unfortunately, we could not apply this approach to estimate the temporal variability of our demographic parameters, due to severe problems of convergence of this model and the estimability of the parameters, probably because of our data (censuses and studied species). It is also possible to consider detection probability in the population count data (Williams et al. 2001), but our censuses did not permit us to apply such models. However, due to a high sampling effort on breeding colonies, we could consider that detection probabilities of breeders were close to 1.

Capture–recapture modeling of survival

To estimate adult survival, we used the developments of the Cormack–Jolly–Seber (CJS) model (Lebreton et al. 1992), which provide unbiased estimators of survival probabilities. Our data set contains capture histories referring to the members of a same pair; thus the fates of paired individuals are not independent. We therefore separately analyzed data sets for males and females. For the Snow Petrel, we removed the first capture to limit heterogeneity among individuals, and worked with a total of 630 male and 640 female individual capture histories from 1967/1968 to 2001/2002. For the Emperor Penguin, we removed the first two captures to limit heterogeneity among individuals, and removed the important impact of tag loss that may have occurred during the first two years after banding. Consequently, we worked with a total of 327 male and 381 female individual capture histories from 1971 to 2002.

For penguins, tag loss may be important, and the bands may cause problems (Ainley 2002, Jackson and Wilson 2002). Marking was stopped in 1988, when there were some doubts about the costs induced by flipper banding. Mortality of penguins with flipper

bands may result from complications arising when the wings swell during molt and the band constricts blood flow (Ainley 2002). Tag loss arises when the flipper band is slack after the molt, probably mostly after the first molt. From a survival analysis with doubly marked individuals, we estimated the importance of tag loss (see *Results*) and corrected the survival estimates by $1/\tau$, where τ is the probability of retaining the tag.

To examine the goodness of fit of the most general models, we used tests implemented in U-CARE software (Choquet et al. 2002). We first started with the CJS model with time-dependent survival (ϕ_t) and capture probabilities (p_t) for each sex for Emperor Penguins, and with time-dependent survival (ϕ_t) and capture probabilities (p_t) for each sex and for each colony for the Snow Petrel. The CJS model fitted the data for females, but not for males, for the Snow Petrel (see Appendix B). For Emperor Penguins, it fitted the data poorly for both sexes. The CJS does not permit survival to differ between newly and previously marked animals, contrary to the transient model $\{\phi_{a2^*}, p_t\}$, nor does it permit capture to differ between animals captured at the previous occasion and those currently captured, contrary to the trap-dependent model $\{\phi, p_{t^*m}\}$. Here, $a2$ is the age-2 class, and was used to model the transient effect; m is the trap-dependent effect. For the two species and both sexes, Test 2 explained a large part of the CJS χ^2 statistic, whereas Test 3 explained a smaller part of the total χ^2 . This indicates a “trap-dependence” effect on capture (Pradel 1993). Indeed, the Test 2.CT presents a “trap-happiness” effect, indicating that capture probability at year $t + 1$ was higher for individuals captured at year t than for individuals not captured at year t . The trap-dependent model correctly fitted the data for both species and both sexes. Consequently, for both sexes we numerically fitted a model $\{\phi_t, p_{t^*m}\}$ to account for the trap effect in Emperor Penguin capture probabilities. In addition, a strong trap-dependent effect was found for the three colonies of Snow Petrels for both sexes. We numerically fitted a model $\{\phi_{t^*c}, p_{t^*m^*c}\}$ in order to account for the trap effect in the capture probabilities for each colony; c is the colony effect.

To test the main effects of different factors and their interaction, we used MARK software (White and Burnham 1999). The inferential statistic used for comparing the relative ability of each model to explain variation in the data was the Akaike Information Criterion (AIC_c), corrected for the effective sample size (Lebreton et al. 1992). We partitioned the variance of the survival estimates into sampling variance and process variance following Link and Nichols (1994), and used the process variance in the retrospective analysis.

The fieldwork protocols have important implications for the interpretation of recapture probabilities. Previous studies have shown that procellariiforms can skip breeding, once recruited into the breeding population (Chastel et al. 1993, Jenouvrier et al. 2003, 2005a).

Because encounters occur only on breeding grounds, recapture probabilities for Snow Petrels should be low in years during which a high proportion of breeders skip reproduction. We therefore studied the impact of the number of breeding pairs and environmental covariables on capture probabilities.

We then modeled the yearly variation in adult survival as a function of environmental covariates that might be relevant to the ecology of Snow Petrels and Emperor Penguins. We also used the number of breeding pairs as a covariate to investigate the possibility of density dependence on adult survival. To assess the effects of covariates, we estimated the amount of variation in survival or capture probabilities accounted for by covariates (R^2 , as $[\text{DEV}(\text{Model}_{\text{cov}}) - \text{DEV}(\text{Model})] / [\text{DEV}(\text{Model}_c) - \text{DEV}(\text{Model})]$, where DEV was the deviance for survival or capture models with covariate, constant, and time effects, respectively).

Modeling the population dynamics

For each species, we constructed a population model using a pre-breeding matrix (Caswell 2001) structured by age and reproductive status classes (Fig. 1). Factors entering the model were the proportion of birds attempting to breed and their fecundity, adult survival estimated with capture–recapture methods (S_a), and, for the Snow Petrel, immigration (m). Fecundity was the average breeding success (BS) multiplied by the mean survival during the first year at sea (S_0). We considered that the minimum age at first breeding was six years for the Snow Petrel and three years for the Emperor Penguin, according to the observed distribution of age at first breeding (see Appendix A). Once recruited, birds reproduce every year, with the probability ($S_a P_b$), P_b being the proportion of breeders. Birds are able to skip a reproductive event with the probability ($S_a(1 - P_b)$).

A previous analysis highlighted the importance of immigration in the dynamics of a procellariiform species (Jenouvrier et al. 2003). Therefore, we took into account the immigration rate for the Snow Petrel population. The number of immigrants was estimated from 1981 as those adults found breeding for the first time and not banded as chicks in the colony. This estimate is probably very reliable because Snow Petrels are highly philopatric once they started to breed in a colony, and all chicks from the study colonies were banded each year. The number of immigrants was correlated both with the number of local breeders and with the number of local recruits, pointing out a strong environmental influence on the reproductive decision of birds (see Appendix A: Fig. A2). To take into account the fact that temporal variations of immigration and breeding population are related, we considered a pro-

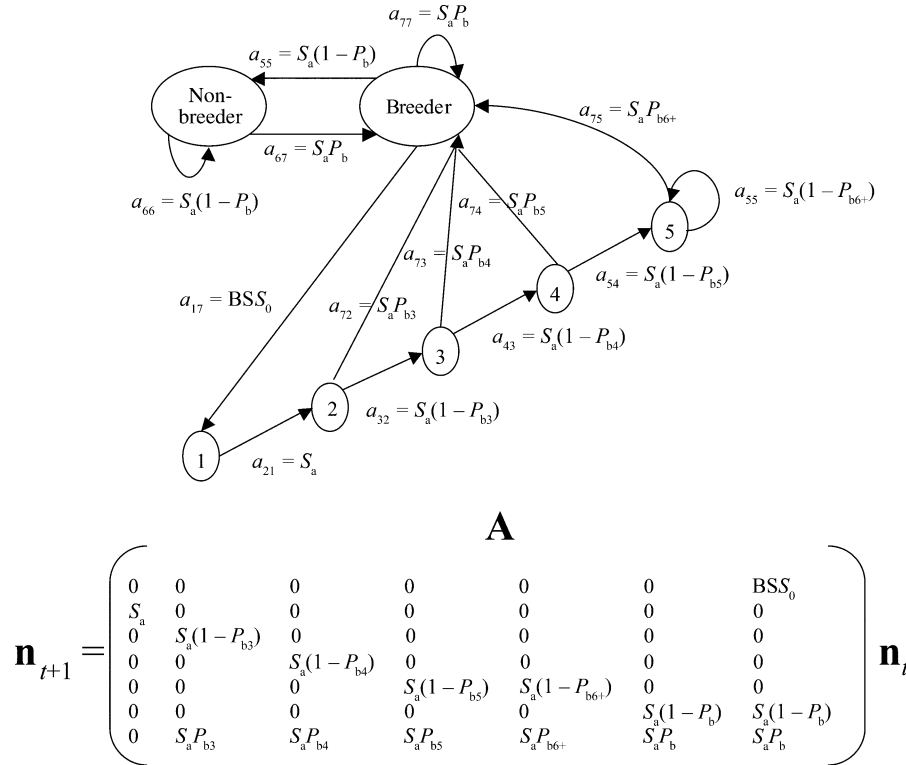


FIG. 1. Upper figure: Lifetime cycle graph for the Snow Petrel and Emperor Penguin populations at Dumont d’Urville, Terre Adélie, Antarctica. The probability of breeding for the first time at age i was $(S_a P_{bi})$, where P_{bi} was the proportion of birds banded as chicks that breed for the first time at i years old. We considered that the minimum age at first breeding was six years for the Snow Petrel ($P_{b3} = P_{b4} = P_{b5} = 0$) and three years for the Emperor Penguin. Once recruited, birds reproduce every year with the probability $(S_a P_b)$, where P_b is the proportion of breeders. BS is the overall breeding success. The first year, chicks survive with the probability S_0 . S_a corresponds to the adult survival estimated with capture–recapture methods. For Snow Petrels, we considered a proportion of immigrants of $P_{imm} = 0.05$. Lower figure: Population projection matrix **A** is multiplied to $\mathbf{n}(t)$, a vector describing the state of the population at time t , to obtain the state of the population at $t + 1$.

portion of immigrants, P_{imm} , calculated as the number of immigrants divided by the number of breeders.

The resulting model (Fig. 1) was a linear, time-invariant system of differential equation: $\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A} \mathbf{n}(t)$, where **A** is the population projection matrix, and $\mathbf{n}(t)$ is a vector describing the state of the population, whose entries \mathbf{n} give the numbers in each class. The projection interval (from t to $t + 1$) is one year. The elements of the matrix **A** are shown in Fig. 1, and a_{ij} is the entry in the i th row and j th column of the matrix **A** (Caswell 2001).

We first focused on a matrix model with no stochasticity, which included the mean values of the demographic rates. The matrix analysis yielded the deterministic population growth rate (largest eigenvalue of **A**), stable age distribution (right eigenvector of **A**), and the sensitivities of the growth rate to variations in demographic rates θ ($\partial\lambda/\partial\theta$) or matrix entries a_{ij} ($\partial\lambda/\partial a_{ij}$). The sensitivities were log-scaled (elasticities) for the matrix entry sensitivities and vital rate sensitivities. We also used arcsine-scaled sensitivities for the vital rate sensitivities because demographic parameters were bounded by 0 and 1 (Link and Doherty 2002). In order

to compare the constant deterministic model’s prediction, we calculated the observed growth rate as the slope of a least squares fit of the logged number of breeding pairs vs. time.

Second, we included temporal variability in the elements of the transition matrix using a linear time-varying model: $\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}_t \mathbf{n}(t)$. We used the adult survival rate between year t and $t + 1$, the proportion of breeders at year $t + 1$, the breeding success of a year t , and the chick survival rate between year t and $t + 1$ in the projection matrix of a year t (\mathbf{A}_t). We started with an initial vector where the number of breeding pairs and chicks were those observed, and the numbers in other classes were obtained by the stable age distribution produced by the left eigenvector compared to the initial number of breeding pairs.

Third, we conducted Life Table Response Experiments (LTRE) with random design analysis (Caswell 2001). The aim of this analysis is to quantify the contribution of each of the vital rates or matrix entries to the variability in the growth rate λ . This requires both the variability of the vital rates and the sensitivity analysis of λ because a particular vital rate may make a

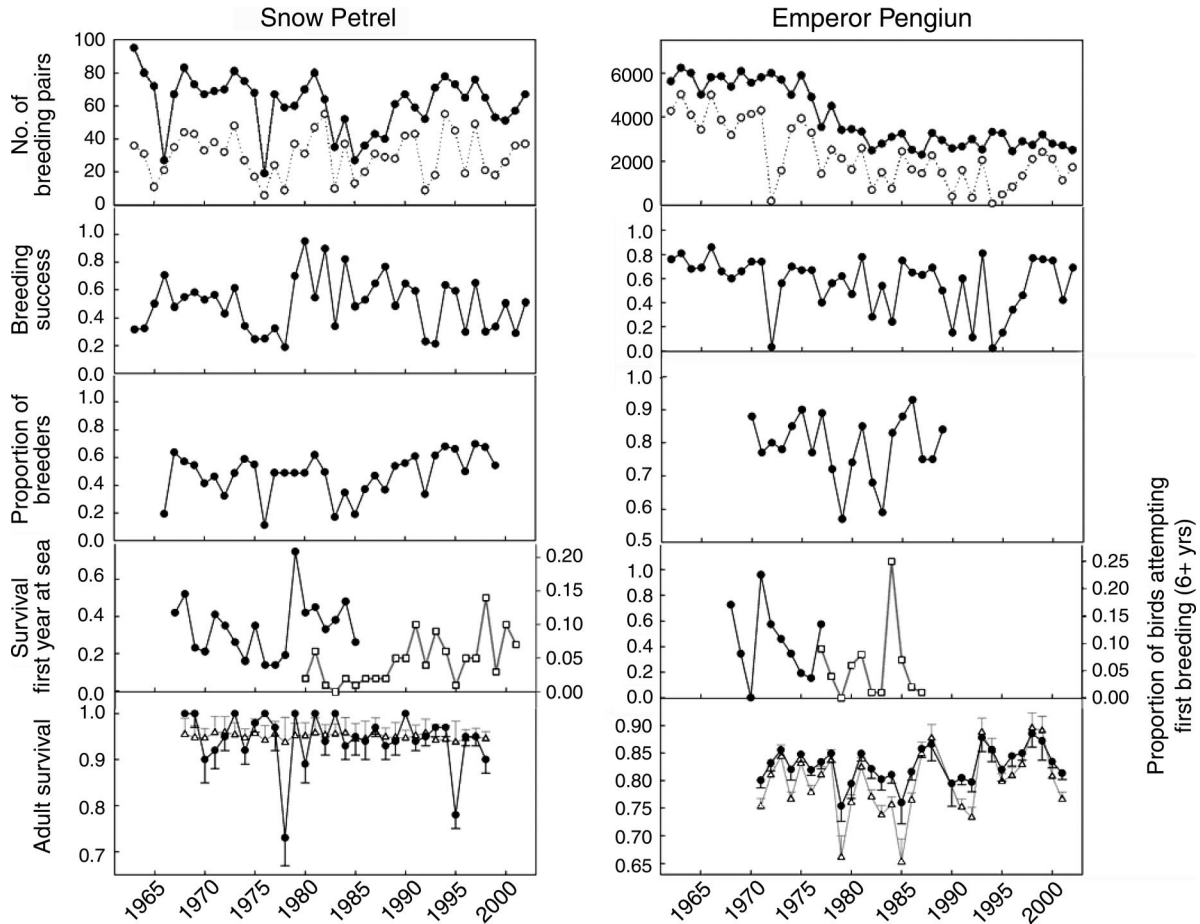


FIG. 2. Number of breeding pairs (solid circles) and fledged chicks (open circles); breeding success; proportion of birds attempting to breed; survival during the first year at sea (solid circles) and proportion of birds attempting to breed for the first time at ≥ 6 years old (gray squares); male (gray triangles) and female (solid circles) adult survival for Snow Petrels and Emperor Penguins at Dumont d’Urville, Terre Adélie, Antarctica, between 1962 and 2002. Survival estimates during the first year at sea were corrected by immigration for Snow Petrels and by tag loss for Emperor Penguins (see *Methods* and *Results*). Adult survival values were estimated from the best models (model averaging; Table 4), and error bars represent standard errors. Emperor Penguin adult survival was not corrected by tag loss.

small contribution, either because it does not vary much or because λ is not sensitive to its variation. Let $V(\lambda)$ denote the variance in λ among treatments (i.e., years). The first-order approximation to the variance in λ is

$$V(\lambda) \approx \sum_{ij} \sum_{kl} \mathbf{C}(ij, kl) s_{ij} s_{kl} = \mathbf{s}' \mathbf{C} \mathbf{s}$$

where $\mathbf{C}(ij,kl)$ is the covariance matrix of the matrix entries a_{ij} and a_{kl} . The sensitivity vectors s_{ij} and s_{kl} are evaluated at the mean matrix. We did not considered the covariance between matrix entries because they are due to the structure of the matrix \mathbf{A} (Fig. 1). Contributions to $V(\lambda)$ can also be calculated in terms of lower-level parameters with the parameter vector $\mathbf{p} = (S_0, B, S_a, P_b, P_{b6+})$, where P_{b6+} was the proportion of birds breeding for the first time at ≥ 6 years old. We could not include in the parameter vector the proportion of Emperor Penguins breeding for the first time before

age 6 because we did not have enough data to estimate its temporal variation. The effects of the temporal variation of a demographic parameter θ on the variability of λ can be approximated by using a first-order Taylor expansion, $V(\lambda) \approx s(\theta)^2 \text{var}(\theta)$, where $s(\theta)$ is the sensitivity of λ to demographic parameter θ . We also ignored covariation among demographic traits (see Braut and Caswell 1993).

RESULTS

Population size, breeding parameters, and first-year survival

The number of breeding pairs of Snow Petrels showed strong year-to-year variation (Fig. 2) and increased when sea ice concentration during autumn and winter increased (Table 2). The number of breeding pairs of Emperor Penguins showed a dramatic decrease between 1975 and 1982 (Fig. 2), and was positively

TABLE 2. Pearson correlation coefficients between demographic parameters and environmental variables for each season.

Environmental variable	Snow Petrel				
	<i>N</i>	BS	<i>S</i> ₀	<i>P</i> _b	<i>P</i> _{b6+}
SIC, sea ice concentration					
Summer					
Autumn	0.47*	-0.16		0.48*	0.47*
Winter	0.46*	0.12		0.19	0.42†
Spring	0.21	0.09		0.07	-0.02
SIE, sea ice extent					
Summer			0.39		
Autumn	-0.15	-0.29	-0.35	-0.10	0.24
Winter	-0.15	-0.16	-0.30	0.05	-0.07
Spring	0.24	0.12	0.20	-0.03	-0.07
T, air temperature					
Summer			0.20		
Autumn	0.09	0.25	0.21	-0.05	-0.16
Winter	0.16	-0.02	0.27	0.02	-0.08
Spring	-0.01	0.34*	0.41†	0.42*	-0.02
SOI	0.04	-0.23	0.02	0.00	0.14

Notes: Demographic parameters are: *N*, number of breeding pairs; *S*₀, survival during the first year at sea; BS, breeding success; *P*_b, proportion of breeders; and *P*_{b6+}, proportion of birds attempting to breed for the first time ≥6 years of age. SOI is the Southern Oscillation Index. A lag of 1 year for the environmental variable is shown in boldface. When the number of years is ≤10, Pearson correlation coefficients are not specified.

* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; † $P \leq 0.10$.

related to sea ice concentration, sea ice extent during summer, and SOI (Table 2). Fluctuations in the number of chicks produced followed fluctuations in the number of breeding pairs for both species (Fig. 2).

Survival during the first year at sea and breeding success showed high year-to-year variations for both species (Fig. 2). Emperor Penguin survival during the first year at sea increased when air temperature during autumn and winter increased (Table 2). Breeding success decreased for Snow Petrels when air temperature during spring decreased, and it decreased for Emperor Penguins when the SOI decreased (Table 2).

The proportion of birds alive in the breeding population during a particular year and attempting to breed was lower for Snow Petrels than for Emperor Penguins (Fig. 2). The relative variability of the proportion of breeders was similar to that of breeding success and survival during the first year at sea for Snow Petrels, but was lower for Emperor Penguins. The proportion of breeders increased for Snow Petrels when sea ice concentration during autumn and air temperature during spring increased (Table 2), and for Emperor Penguins when sea ice extent increased and air temperature decreased during the previous autumn (Table 2). The proportion of Snow Petrels attempting to breed for the first time at ≥6 years old was also positively related to sea ice concentration during autumn (Table 2).

Survival analysis

Modeling capture probabilities.—For both species and both sexes, the model selection procedure confirmed that there was a trap effect on capture probabilities (Table 3). For Snow Petrels, the trap effect was additive for both sexes, and there was no colony effect

on capture probabilities. For Emperor Penguins, the trap effect was additive for females but not for males. However, general trap-dependence models have severe identifiability problems, and the additive model is probably the best solution (Pradel 1993). In addition, considering the additive model for male Emperor Penguins instead of the model with interaction did not change the model selection results. Capture probabilities were time dependent for both species and both sexes. All of the models with a covariate effect on capture probabilities had a greater AIC_c than did the best model without a covariate.

Modeling survival probabilities.—Model $\{\phi_t p_{t+m}\}$ was thus used for modeling survival probabilities (Table 3). Snow Petrel adult annual survival probabilities did not differ between colonies for either sex. For both species, model $\{\phi_t p_{t+m}\}$ did not differ from the model $\{\phi_t p_{t+m}\}$ ($\Delta AIC_c < 2$) for males, indicating that male adult annual survival showed little year-to-year variation (Fig. 2). Survival of female Snow Petrels showed high year-to-year variations because the model $\{\phi_t p_{t+m}\}$ had the lowest AIC_c (Fig. 2). For female Emperor Penguins, in contrast, the model $\{\phi_t p_{t+m}\}$ had the lowest AIC_c .

Survival estimates for males (subscript M) and females (F) from models $\{\phi_t p_{t+m}\}$ and the process variance from best models (Table 4) were $\phi_M = 0.950$, $\tau_M^2 = 4 \times 10^{-7}$, and $\phi_F = 0.940$, $\tau_F^2 = 0.003$ for the Snow Petrel, and $\phi_M = 0.791$, $\tau_M^2 = 0.002$, and $\phi_F = 0.820$, $\tau_F^2 = 3 \times 10^{-5}$ for the Emperor Penguin.

To test for the effect of sex on adult survival, we used a general procedure for the comparison of several survival estimates that incorporates associated variance using the software CONTRAST (Hines and Sauer

TABLE 2. Extended.

Emperor Penguin				
<i>N</i>	BS	<i>S</i> ₀	<i>P</i> _b	<i>P</i> _{b6+}
0.45*	-0.42†			
-0.08	-0.03			
-0.08	-0.40†			
0.40*	-0.08		-0.07	0.50
0.15	0.04		0.62*	0.55†
0.06	0.02		0.18	0.24
-0.09	0.02	0.14	0.23	0.25
0.09	-0.11	0.89**	-0.55*	-0.02
-0.18	-0.16	0.60*	-0.15	-0.30
		0.15		
0.38*	0.40*	-0.08	0.36	0.39

1989). Adult survival differed significantly between sexes for both species (for Snow Petrels, $\chi^2_1 = 4$, $P = 0.0455$; for Emperor Penguins, $\chi^2_1 = 3.85$, $P = 0.0498$). Male Snow Petrels survived better than females, whereas female Emperor Penguins survived better than males.

There was no effect of covariates on adult survival for Snow Petrels (Table 4; $\Delta AIC_c < 2$, $R^2 < 10\%$), whereas Emperor Penguin survival was strongly affected by covariates. The survival of male Emperor Penguins was negatively related to the number of breeding pairs ($\Delta AIC_c > 2$, $R^2_M = 22\%$). Air temperature during summer and winter, respectively, accounted for 35% and 18% for male and 21% and 15% for female Emperor Penguin yearly variation in survival (Table 4). Adult Emperor Penguins survived better when air temperature was lower. Sea ice concentration during summer, autumn, and winter had a strong positive influence on male Emperor Penguin survival (R^2 : 27%, 72%, and 50%, respectively).

To correct Emperor Penguin survival for tag loss, we fitted a model with an age effect for a cohort of birds marked with two tags or one tag. We compared adult survival between groups of birds that were double or single marked, for two different age classes. During the first year after marking (first age class), the difference between groups indicated an important tag loss of 44.6%. For 2–5 years after marking, we estimated a mark loss of 5.8%. Because we had already suppressed the two first captures, the effect of tag loss remained low, but not negligible. We thus corrected our adult survival estimate for matrix modeling by a factor $1/\tau$, where τ is the probability of retaining the tag ($1 - 0.058$).

Matrix analyses

For the prospective analysis, we focused on the period between 1962 and 1974 to study Emperor Penguin

population dynamics, i.e., when the population was stable (Fig. 2). We used the overall period for the Snow Petrel. The population projection matrix gave an annual growth rate of $\lambda = 0.9999$ for the Snow Petrel and $\lambda = 0.9978$ for the Emperor Penguin. These values agree well with the observed population stability for both species over the period considered (0.9986 and 0.9990, respectively).

Prospective analysis.—For Snow Petrels, the largest elasticities were found for the transition corresponding to the immatures staying in the same “breeding at age 6+ years” state (a_{55} , Table 5). The transitions between the breeding and nonbreeding states (a_{67} and a_{76}), for nonbreeders and breeders staying in the same states (a_{66} and a_{77}) were high and showed almost equal elasticity for the Snow Petrel, whereas the transition for breeders staying in the same state had by far the largest elasticity for the Emperor Penguin.

The sensitivity analysis of λ to changes in the lower-level demographic parameters showed that the growth rate is mainly sensitive to adult survival for both species at both scales (Table 6). Survival during the first year at sea, breeding success, the proportion of birds attempting to breed for the first time, the proportion of breeders, and the proportion of immigrants had lower elasticities.

Retrospective analyses.—The transitions between the breeder and nonbreeder state, for breeders or nonbreeders staying in the same state transition (a_{67} , a_{76} , a_{77} , and a_{66} , respectively) showed the most important variation and contribution to the variance of the growth rate ($V(\lambda)$) for the Snow Petrel (Table 5). Fecundity was also variable, but made no contribution to $V(\lambda)$. Emperor Penguins showed the opposite pattern, with a strongly variable fecundity that made the most important contribution to $V(\lambda)$, and slightly variable transitions a_{67} , a_{76} , a_{77} , and a_{66} that made a lower contribution

TABLE 3. Modeling capture and survival probabilities for adult Snow Petrels (1968–2001) and Emperor Penguins (1971–2002).

Model	Male			Female		
	ΔAIC_c	k	DEV	ΔAIC_c	k	DEV
Snow Petrel						
$\phi_t p_{t+m}$	0.00	36	2865.97	0.00	36	2877.95
$\phi_t p_{t+m}$	0.04	67	2802.29	-56.46	62	2767.92
$\phi_{t+c} p_{t+m}$	3.14	69	2801.26	-53.38	64	2766.83
$\phi_{t^c} p_{t+m+c}$	20.15	112	2728.08	-28.22	110	2694.98
$\phi_{t^c} p_{t+m}$	21.58	109	2735.87	-30.66	105	2703.22
$\phi_{t^c} p_{t+m^c}$	44.49	173	2620.87	-20.29	167	2578.78
$\phi_{t^c} p_{t+c}$	130.78	109	2845.07	37.42	106	2769.16
$\phi_{t^c} p_{t^c m^c}$	218.64	294	2520.81	159.77	294	2465.60
$\phi_{t^c} p_m$	657.68	104	3382.55	588.92	104	3324.93
Emperor Penguin						
$\phi_t p_{t^c m}$	0.00	87	1313.93	0.00	117	1631.74
$\phi_t p_{t+m}$	49.80	32	1487.77	-47.66	32	1772.86
$\phi_t p_{t+m}$	51.15	57	1434.47	-38.55	59	1724.45
$\phi_t p_t$	137.60	59	1516.42	76.66	59	1839.66
$\phi_t p_m$	147.44	33	1603.74	193.38	33	2011.81

Notes: The difference between the best model selected for males (lowest Akaike Information Criterion, AIC_c) and other models is specified (ΔAIC_c). The models are sorted according to the best model for males. Therefore, a negative ΔAIC_c for females means that the model is better than the model with $\Delta AIC_c = 0$ (i.e., the better model for males). For the other column headings, k refers to the number of parameters estimated, and DEV to the deviance of the model. Explanation of model notation: $\phi_t p_t$ is the CJS model where survival probability (ϕ) and capture probability (p) varied with time (t), $\phi_t p_{t^c m}$ is the trap-dependent model where capture probability varied over time and differed between animals captured at the previous occasion and those not captured then; subscript c denotes the colony effect.

to $V(\lambda)$. However, transitions a_{67} and a_{77} showed more variation and contribution to $V(\lambda)$ than the other transitions a_{76} and a_{66} . The transition of birds attempting to breed for the first time at ≥ 6 years old showed little variability and made no contribution to $V(\lambda)$ for either species.

Focusing on the lower-level parameters, the largest contribution came from the variability of adult survival, although adult survival varied little for both species (Table 6). Breeding success and survival during the first year at sea were the most variable demographic parameters for both species. However, their variability made no contribution to $V(\lambda)$ for Snow Petrels. For Emperor Penguins, in contrast, the contribution of breeding success was very high (the same value as adult survival), and survival during the first year at sea was the next demographic parameter that most contributed to the variability of population growth rate. The proportion of breeders showed a more important contribution to $V(\lambda)$ for the Snow Petrel than for the Emperor Penguin (next most important contribution for Snow Petrel among the other demographic parameters). The proportion of birds attempting to breed for the first time at ≥ 6 years old did not vary much and made no contribution to $V(\lambda)$ for either species.

DISCUSSION

Emperor Penguins and Snow Petrels live all year long in a harsh, unpredictable environment in terms of weather, sea ice, food, and breeding site availability. These highly ice-associated species are affected by sea

ice variability through an impact on food availability and/or habitat (Barbraud et al. 2000, Barbraud et Weimerskirch 2001a, b). The variability of sea ice is linked to local, direct factors, such as temperature and wind, as well as to remote, indirect factors that may be related to or affected by the Southern Oscillation (White and Peterson 1996). The impact of environmental variability on population dynamics through its effect on demographic parameters is complex, because it involves direct or indirect ecological mechanisms. In this study, we have highlighted our finding that Emperor Penguin and Snow Petrel populations show different demographic responses to climate variability, according to their demographic strategies.

The number of Snow Petrel breeding pairs varied greatly from year-to-year, whereas it showed a strong decrease during the mid 1970s for the Emperor Penguin. In Terre Adélie, the number of Southern Fulmars (*Fulmarus glacialisoides*) also showed strong interannual variations and decadal fluctuations similar to those observed for the Snow Petrel (Jenouvrier et al. 2005b). The differences in year-to-year variations in breeding numbers are related to differences in demographic strategies between petrels and penguins. Emperor Penguins are shorter lived species than Snow Petrels. In theory, long-lived species are more likely to refrain from breeding than shorter lived species during unfavorable years (Stearns 1992). Indeed, one of the most striking feature of the Snow Petrel demography is a low breeding frequency, with birds breeding in only half of the years, on average (Chastel et al. 1993).

TABLE 4. Modeling the effect of covariates on capture and survival probabilities for adult Snow Petrels (1968–2001) and Emperor Penguins (1971–2001).

Models	Males					Females				
	ΔAIC_c	k	DEV	R^2	Slope	ΔAIC_c	k	DEV	R^2	Slope
Snow Petrel, 1968–2001										
$\Phi_{Tautumn} P_{t+m}$	-0.92	37	2549.67	0.05		59.47	37	2543.94		
$\Phi_{Tsummer} P_{t+m}$	-0.78	37	2549.8	0.04		48.56	37	2533.02		
$\phi_{\cdot} P_{t+m}$	0	36	2552.62			58.51	36	2545.02		
$\phi_t P_{t+m}$	0.04	67	2488.96			0	61	2435.01		
$\Phi_{Twinter} P_{t+m}$	1.71	37	2552.3			59.92	37	2544.38		
$\Phi_N P_{t+m}$	1.8	37	2552.39			49.77	37	2534.23		
$\Phi_{Tspring} P_{t+m}$	1.91	37	2552.49			60.5	37	2544.96		
Snow Petrel, 1972–2001										
$\Phi_{SIEsummer} P_{t+m}$	-0.62	32	2417.19	0.09		61.47	32	2372.76		
$\phi_{\cdot} P_{t+m}$	0	57	2366.53			0	52	2270.16		
$\phi_{\cdot} P_{t+m}$	2.15	31	2421.99			59.56	31	2372.89		
Emperor Penguin, 1971–2002										
$\Phi_{Tsummer} P_{t+m}$	-16.44	33	1469.20	0.35	-	-14.92	34	1762.87	0.21	-
$\Phi_N P_{t+m}$	-7.46	34	1476.03	0.22	-	-6.07	34	1771.72		
$\Phi_{Tspring} P_{t+m}$	-7.19	33	1478.44	0.17		-5.93	34	1771.86		
$\Phi_{Twinter} P_{t+m}$	-5.53	34	1477.96	0.18	-	-12.13	34	1765.65	0.15	-
$\Phi_{Tautumn} P_{t+m}$	-4.41	34	1479.09	0.16		-5.80	34	1771.99		
$\Phi_{SIEWinter} P_{t+m}$	-0.92	35	1480.43	0.14		-3.69	35	1772.00		
$\Phi_{SIEautumn} P_{t+m}$	-0.70	35	1480.65	0.13		-3.87	35	1771.82		
$\Phi_{SIEspring} P_{t+m}$	-0.21	35	1481.15	0.12		-4.39	35	1771.30		
$\phi_{\cdot} P_{t+m}$	0.00	32	1487.77			-9.11	32	1772.86		
$\Phi_{SIEsummer} P_{t+m}$	0.13	35	1481.48	0.12		-3.99	35	1771.70		
$\phi_t P_{t+m}$	1.35	57	1434.47			0.00	59	1724.45		
Emperor Penguin, 1981–2002										
$\Phi_{SICautumn} P_{t+m}$	-15.54	21	479.45	0.72	+	4.02	24	847.05		
$\Phi_{SICwinter} P_{t+m}$	-9.53	21	485.45	0.50	+	3.61	24	846.64		
$\Phi_{SICsummer} P_{t+m}$	-3.07	21	491.91	0.27	+	3.77	24	846.80		
$\Phi_{SSTspring} P_{t+m}$	-2.09	21	492.89	0.23		2.80	24	845.84	0.05	
$\Phi_{SSTwinter} P_{t+m}$	-1.38	21	493.60	0.21		3.56	24	846.60		
$\phi_{\cdot} P_{t+m}$	0.00	19	499.41			0.00	22	847.30		
$\Phi_{SSTautumn} P_{t+m}$	0.64	21	495.62	0.14		2.50	24	845.54	0.06	
$\Phi_{SSTsummer} P_{t+m}$	1.42	21	496.40	0.11		0.36	24	843.39	0.14	
$\Phi_{SICspring} P_{t+m}$	1.85	21	496.83			4.02	24	847.06		
$\phi_t P_{t+m}$	8.97	35	471.60			9.39	39	819.66		

Notes: Only the covariates that have a significant impact are represented ($\Delta AIC_c < 2$). R^2 refers to the proportion of explained variation in survival or capture probabilities accounted by covariates. Abbreviations of model factors are as in Table 2. Significant slopes at $P < 0.05$ are indicated; negative slopes are designated “-.”

Emperor Penguins, however, breed almost annually, but their adult survival is sensitive to unfavorable oceanographic conditions (Barbraud and Weimerskirch 2001a).

Adult survival, a key demographic parameter for both species

As predicted by a slow-fast continuum in avian life histories for species that lay only a single egg and have deferred breeding and high adult survival rates (Sæther and Bakke 2000), the sensitivity of population growth rate to adult survival was very high, and the adult survival variability was weak for both species in our study. A decrease in the variation of a trait with increasing sensitivity may be a common pattern (Sæther and Bakke 2000, Gaillard and Yoccoz 2003, Morris and Doak 2004), suggesting that a reduction in the variance of sensitive traits is favored through selection. However, our results indicate that adult survival variability made the largest contribution to the variance of the popu-

lation growth rates. Adult survival is thus a key demographic parameter for the population dynamics of both species, from a prospective and a retrospective point of view (Caswell 2001).

For both species, the difference in adult survival between sexes increased during unfavorable years, indicating that the sex with higher mortality was more strongly affected. Male Snow Petrels survived better than females, whereas male Emperor Penguins survived less than females. These differences may be explained by the different investment in breeding. The Snow Petrel is one of the most sexually dimorphic species of petrels, males being much larger (nearly 8%), and heavier (20.5%) than females (Barbraud and Jouventin 1998). A previous study (Barbraud et Chastel 1999) showed that the body condition of females, but not of males, had a significant effect on hatching success. Being structurally smaller, females have a lower fasting capacity, and the higher breeding effort of females may reduce their survival. In Emperor Penguins,

TABLE 5. Elasticity of the population growth rate to changes in the matrix entries of **A** (Fig. 1), variability (*V*) of matrix entries of **A**, and their contribution (Cont) to the variance of the population growth rate for two different time periods when variability of demographic parameter could be estimated (see Fig. 2).

Matrix entries	Snow Petrel					Emperor Penguin				
	Elasticity	1968–1984		1979–2000		Elasticity	1971–1977		1976–1986	
		<i>V</i>	Cont	<i>V</i>	Cont		<i>V</i>	Cont	<i>V</i>	Cont
a_{17}	0.0289	0.0134	0.0003			0.0633	0.98968	0.0746		
a_{77}	0.1734	0.0221	0.0029	0.0221	0.0029	0.3831	0.0030	0.0009	0.0075	0.0023
a_{66}	0.1441	0.0210	0.0019	0.0203	0.0018	0.0211	0.0035	0.00003	0.0117	0.0001
a_{76}	0.1581	0.0221	0.0024	0.0221	0.0024	0.0898	0.0030	0.00003	0.0075	0.00008
a_{67}	0.1581	0.0210	0.0023	0.0203	0.0022	0.0898	0.0035	0.0008	0.0117	0.0027
a_{55}	0.1929			0.0019	0.00009	0.1015			0.0068	0.0001
a_{75}	0.0289			0.0013	0.0002	0.0260			0.0034	0.0002
a_{54}	0.0289					0.0260				
a_{43}	0.0289					0.0415				
a_{32}	0.0289					0.0572				
a_{21}	0.0289					0.0633				
a_{74}						0.0155				
a_{73}						0.0156				
a_{72}						0.0061				

males are larger than females, and undertake the entire incubation in a single 60–70 day shift, during which they fast. Consequently, their survival will be much more dependent on environmental conditions during winter than that of females. Indeed, Emperor Penguin adult survival was affected by air temperature for both sexes and by sea ice concentration for males, whereas there was no effect of environmental covariates on Snow Petrel adult survival.

Barbraud and Weimerskirch (2001a) have suggested that the population of Emperor Penguins has declined by 50% because of a decrease in adult survival during the late 1970s related to reduced winter sea ice extent. Our retrospective analysis confirms that the variation in adult survival makes the strongest contribution to the variability of Emperor Penguin population growth rate. During the late 1970s, a regime shift probably occurred in the Southern Indian Ocean (Weimerskirch et al. 2003, Jenouvrier et al. 2005b), with an important

warm event affecting the marine ecosystem. The dramatic decrease in the Emperor Penguin population during this regime shift suggests that this species may be very susceptible to environmental variability, and particularly to sudden changes in the environment. Snow Petrels showed their lowest number during this period, but being able to skip reproduction, they seem to be less sensitive to major changes in their environment.

How oceanographic conditions affect two contrasting breeding strategies

The proportion of breeders was demographic parameter making the second greatest contribution to the variance of the Snow Petrel population growth rate, whereas it showed a weak contribution to the variance of the Emperor Penguin population growth rate. For Emperor Penguins, breeding success showed a similar contribution to that of adult survival, and survival during the first year at sea was the second-ranked demographic

TABLE 6. Sensitivity of population growth rate to changes in demographic parameters for Snow Petrel (SP) and Emperor Penguin (EP), relative variability of demographic parameters (corrected cv as a fraction of maximum value), and their contribution to variance of the population growth rate.

Demographic parameter	Sensitivity									
	Mean value		Log scale		Sin^{-1} scale		cv, corrected†		Contribution	
	SP	EP	SP	EP	SP	EP	SP	EP	SP	EP
S_a	0.94	0.86	0.976	0.929	0.236	0.390	0.11	0.06	0.0008	0.0008
S_0	0.34	0.43	0.029	0.071	0.035	0.077	0.35	0.58	0.0001	0.0002
BS	0.50	0.56	0.029	0.071	0.029	0.065	0.38	0.46	0.0001	0.0008
P_b	0.48	0.79	0.041	0.057	0.042	0.027	0.31	0.24	0.0002	0.00004
P_{b6+}	0.05	0.12	0.015	0.013	0.053	0.034	0.17	0.30	0.00006	0.00005
P_{b5}		0.24		0.007		0.013				
P_{b4}		0.18		0.007		0.014				
P_{b3}		0.06		0.003		0.010				
P_{imm}^\ddagger	0.05		0.017		0.075					

† cv corrected by its maximum possible value, given the mean (Morris and Doak 2004).

‡ Proportion of immigrants.

parameter in contribution to the variance of the population growth rate. Moreover, the retrospective analysis of the projection population matrix entries demonstrated that breeding abstention played a critical role in Snow Petrel population dynamics, whereas the fecundity of birds attempting to breed contributed most to the Emperor Penguin population dynamics. In fact, fecundity was the most variable matrix entry that showed the largest contribution to the variance of the Emperor Penguin population growth rate. The transition from nonbreeder to breeder state, and for breeders staying in the same state also contributed to the variance of the Emperor Penguin population growth rate, but not the transition from the breeder to nonbreeder state or nonbreeders staying in the same state. On the other hand, the lower variability of Snow Petrel fecundity made no contribution to the variance of the population growth rate. The transition between the breeder and nonbreeder state, and high elasticities for breeders and nonbreeders staying in the same state, showed the strongest variations and made the most important contributions to variance in the Snow Petrel population growth rate. These results highlight the important role of breeders and nonbreeders in the Snow Petrel population dynamics, while nonbreeders did not contribute to the Emperor Penguin population dynamics. Therefore the demographic strategy of Snow Petrels, but not Emperor Penguins, is characterized by breeding abstention.

Birds of the order Procellariiformes are very long-lived organisms that should be less prone to trade their own survival for that of their offspring because any reduction in adult survival would greatly reduce lifetime reproductive success (Stearns 1992). Weimerskirch (1999) showed the important role of body condition in allocation decisions for foraging and breeding albatrosses and petrels. Breeding abstention among long-lived species may be a response to poor feeding conditions early in the breeding season (Chastel et al. 1993). When facing food shortage, individuals may not reach a threshold value of early body condition. Indeed, Southern Fulmars and Snow Petrels are able to skip reproduction when environmental conditions are poor (Chastel et al. 1993, Jenouvrier et al. 2003). Snow Petrels do not breed when severe physical conditions (snow, ice) make nest attendance and laying impossible, or when food is not available (Chastel et al. 1993).

Our study supports these findings because the proportion of Snow Petrels attempting to breed increased with air temperature during spring. Breeding success was also positively related to air temperature during spring. Chastel et al. (1993) highlighted a negative relationship between breeding success and average snowfall during spring. Indeed, breeding failure was mostly due to incubation failure because Snow Petrels nest in crevices, which could be obstructed with snow and ice, making laying impossible. Therefore, when air temperature during spring increased, the availability of

nests without ice probably increased, and more Snow Petrels attempted to breed.

We also showed that fewer Snow Petrels attempted to breed when sea ice concentration was lower in autumn preceding the breeding season. Sea ice influences the distribution and abundance of food supplies. Indeed, decreased frequency of krill recruitment associated with a decreased sea ice extent may be responsible for low population sizes of krill (Loeb et al. 1997, Brierley et al. 2002), and lower krill abundance is associated with areas with lower winter cover of sea ice (Nicol et al. 2000). In years with low sea ice concentration during autumn, Snow Petrels may have difficulty in finding food, and may not reach the threshold value of early body condition necessary for breeding.

Similarly to Snow Petrels, but to a larger extent, Emperor Penguins are able to store energetic reserves (Prévost 1961). The proportion of breeding Emperor Penguins was almost twice as high as for the Snow Petrel, and showed less contribution to the variance of the population growth rate. Nevertheless, the proportion of birds attempting to breed increased when sea ice extent increased and air temperature decreased in the previous autumn. Like Snow Petrels, in years with low sea ice extent and high air temperature during autumn, Emperor Penguins may have difficulty in finding food, and may not reach the body condition necessary for breeding.

However, is it fecundity, and especially breeding success, that contributes most to the variance of the Emperor Penguin population growth rate. Emperor Penguin breeding success decreased continually from a maximum in the early 1960s to a minimum in the mid 1990s, and this decrease probably explains why the Emperor Penguin population did not recover to the levels prior to the 50% population decrease. Emperor Penguin breeding success was positively related to the Southern Oscillation Index. In years with a negative SOI (warm sea surface temperature and lower sea ice extent), Emperor Penguins may have difficulties in finding food to rear their chicks until fledging.

The number of breeding pairs of Snow Petrels was most strongly affected by variability in adult survival and the proportion of birds attempting to breed. None of the environmental covariables examined influenced adult survival, whereas the proportion of breeders was mostly positively correlated with sea ice concentration during autumn. Therefore, sea ice concentration during autumn had the greatest effect (of the environmental variables examined) on the number of breeding pairs. For Emperor Penguins, on the other hand, the number of breeding pairs was mostly influenced by the variability in adult survival and breeding success. Adult survival of males was highly affected by sea ice concentration between autumn and summer, and survival of both sexes was negatively related to air temperature during summer. In addition, breeding success increased when the SOI increased. Thus, the number of breeding

pairs of Emperor Penguins was affected by sea ice concentration and sea ice extent during autumn and the SOI.

CONCLUSIONS

Snow Petrels and Southern Fulmars, with their high and little-varying adult survival (despite a small body size) and low and highly variable breeding frequency and breeding success (Jenouvrier et al. 2003), can be placed at the extreme end of a "slow-fast continuum" of avian life histories (Sæther and Bakke 2000). The important role of nonbreeders in the population dynamics of these two petrel species (Jenouvrier et al. 2005a) highlights the need to understand the effects of environmental variation on the propensity of birds to skip breeding. This extreme feature allows these species to spread their breeding attempts over a long lifetime, whereas individuals of species such as the Emperor Penguin attempt to breed more often, but have lower adult survival.

This study, and our previous study of the Southern Fulmar, show that the breeding population sizes of these three Antarctic species are positively influenced by sea ice. Sea ice has strong influences on key demographic parameters through its impact on food web processes (Loeb et al. 1997), on the distribution and abundance of food supplies (Loeb et al. 1997, Nicol et al. 2000, Brierley et al. 2002), and on the nature and extent of breeding and feeding habitats (Chastel et al. 1993, Barbraud et Weimerskirch 2001a).

Therefore, we can predict that the population sizes of these three species probably will be negatively affected by reduced sea ice in the context of a global warming (Curran et al. 2003). Moreover, Emperor Penguin populations are more susceptible to environmental variations than Snow Petrel and Southern Fulmar populations because petrels can avoid the important costs of reproduction by skipping reproduction during unfavorable years.

ACKNOWLEDGMENTS

We greatly acknowledge all of the wintering fieldworkers involved in the long-term monitoring programs in Terre Adélie since 1962, and Dominique Besson for her constant support and help in management of the database. We thank Christine Hunter and the anonymous referee for helpful comments on the analysis and manuscript, and Timothée Cook for his advice on English spelling. This long-term study was supported by Expéditions Polaires Françaises, by Institut Paul Emile Victor (Programme IPEV number 109), and by Terres Australes et Antarctiques Françaises.

LITERATURE CITED

- Aebischer, N. J., J. C. Coulson, and J. M. Colebrook. 1990. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* **347**:753–755.
- Ainley, D. G. 2002. The Adélie penguin: bellwether of climate change. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Barbraud, C., and O. Chastel. 1999. Early body condition and hatching success in the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biology* **21**:1–4.
- Barbraud, C., and P. Jouventin. 1998. What causes body size variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*? *Journal of Avian Biology* **29**:161–171.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2001a. Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**:183–186.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2001b. Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Avian Biology* **32**:297–302.
- Barbraud, C., H. Weimerskirch, C. Guinet, and P. Jouventin. 2000. Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* **125**:483–488.
- Beauplet, G., C. Barbraud, M. Chambellant, and C. Guinet. 2005. Interannual variation in the post-weaning and juvenile survival of subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate, and oceanographic conditions. *Journal of Animal Ecology*, in press.
- Brault, S., and H. Caswell. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* **74**:1444–1454.
- Brierley, A. S., P. G. Fernandes, M. A. Brandon, F. Armstrong, N. W. Millard, S. D. McPhail, P. Stevenson, M. Pebody, J. Perrett, M. Squires, D. G. Bone, and A. M. Griffiths. 2002. Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. *Science* **295**:1890–1892.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin. 1993. High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* **94**:278–285.
- Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2002. User's manual for U-CARE. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, France.
- Croxall, J. P., P. N. Trathan, and E. J. Murphy. 2002. Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science* **297**:1510–1514.
- Curran, M. A. J., T. D. van Ommen, V. I. Morgan, K. L. Phillips, and A. S. Palmer. 2003. Ice core evidence for Antarctic sea ice decline since the 1950s. *Science* **302**:1203–1206.
- Fraser, W. R., W. Z. Trivelpiece, D. G. Ainley, and S. G. Trivelpiece. 1992. Increase in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? *Polar Biology* **11**:525–531.
- Gaillard, J. M., J. M. Boutin, D. Delorme, G. Van Laere, P. Duncan, and J. D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* **112**:502–513.
- Gaillard, J. M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* **84**:3294–3306.
- Hines, J. E., and J. R. Sauer. 1989. CONTRAST: a program for the analysis of several survival or recovery rate estimates. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland, USA.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* **15**:56–61.
- Jackson, S., and R. P. Wilson. 2002. The potential costs of flipper-bands to penguins. *Functional Ecology* **16**:141–148.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, B. Cazelles, and H. Weimerskirch. 2005a. Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* **108**:511–522.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* **72**:576–587.

- Jenouvrier, S., H. Weimerskirch, C. Barbraud, Y.-H. Park, and B. Cazelles. 2005b. Evidence of a shift in the cyclicality of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society of London* **272**:887–895.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**:67–118.
- Link, W. A., and P. F. Doherty. 2002. Scaling in sensitivity analysis. *Ecology* **83**:3299–3305.
- Link, W. A., and J. D. Nichols. 1994. On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population size. *Oikos* **69**:539–544.
- Liu, J. P., X. Yuan, D. Rind, and D. G. Martison. 2002. Mechanism study of the ENSO and southern high latitude climate teleconnections. *Geophysical Research Letters* **29**(14):24–1. [doi: 10.1029/2002GLO15143]
- Loeb, V. J., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece, and S. G. Trivelpiece. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* **387**:897–900.
- McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1996. State dependent life histories. *Nature* **380**:215–221.
- Morris, W. F., and D. F. Doak. 2004. Buffering of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. *American Naturalist* **163**:579–590.
- Nicol, S., T. Pauly, N. L. Bindoff, S. Wright, D. Thiele, G. W. Hosie, P. G. Strutton, and E. Woehler. 2000. Ocean circulation off East Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* **406**:504–507.
- Offredo, C., and V. Ridoux. 1986. The diet of Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Adélie Land, Antarctica. *Ibis* **128**:409–413.
- Pakhomov, E. A., and C. D. McQuaid. 1996. Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean. *Polar Biology* **16**:271–286.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. Pages 29–37 in J. D. Lebreton and P. M. North, editors. *Marked individuals in the study of bird populations*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.
- Rhodes, O. E. J., and E. P. Odum. 1996. Spatiotemporal approaches in ecology and genetics: the road less traveled. Pages 1–8 in O. E. J. Rhodes, R. K. Chesser, and H. H. Smith, editors. *Population dynamics in ecological space and time*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Ridoux, V., and C. Offredo. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biology* **9**:137–145.
- Sæther, B. E., and O. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* **81**:642–653.
- Smith, R. C., D. Ainley, K. Baker, E. Domack, S. Emslie, B. Fraser, J. Kenett, A. Leventer, E. Mosley-Thompson, S. Stammerjohn, and M. Vernet. 1999. Marine ecosystem sensitivity to climate change. *BioScience* **49**:393–404.
- Spendelov, J. A., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. D. Lebreton, and R. Pradel. 2002. Modelling postfledging survival and age-specific breeding probabilities in species with delayed maturity: a case study of Roseate Terns at Falkner Island, Connecticut. *Journal of Applied Statistics* **29**:385–405.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K. S. Chan, and M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**:1292–1295.
- Tynan, C. T. 1998. Ecological importance of the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature* **392**:708–710.
- Weimerskirch, H. 1999. The role of body condition in breeding and foraging decision in albatrosses and petrels. Pages 1178–1189 in N. J. Adams and R. H. Slotow, editors. *BirdLife South Africa*. Durban, South Africa.
- Weimerskirch, H., P. Inchausti, C. Guinet, and C. Barbraud. 2003. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the southern ocean. *Antarctic Science* **15**:249–256.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**(Supplement):120–138.
- White, W. B., and R. G. Peterson. 1996. An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature* **380**:699–702.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2001. *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego, California, USA.

APPENDIX A

Figures showing recruitment are available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E086-157-A1.

APPENDIX B

A table showing goodness-of-fit tests is available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E086-157-A2.

APPENDIX A: Recruitment

Most snow petrel came back for the first time at the colony and bred around nine years of age (modal values for age at first return and first breeding are nine years; Fig. 1), whereas most emperor penguins returned for the first time at the colony around four years of age, and bred one year later (modal values for age at first return and first breeding are four and five years respectively).

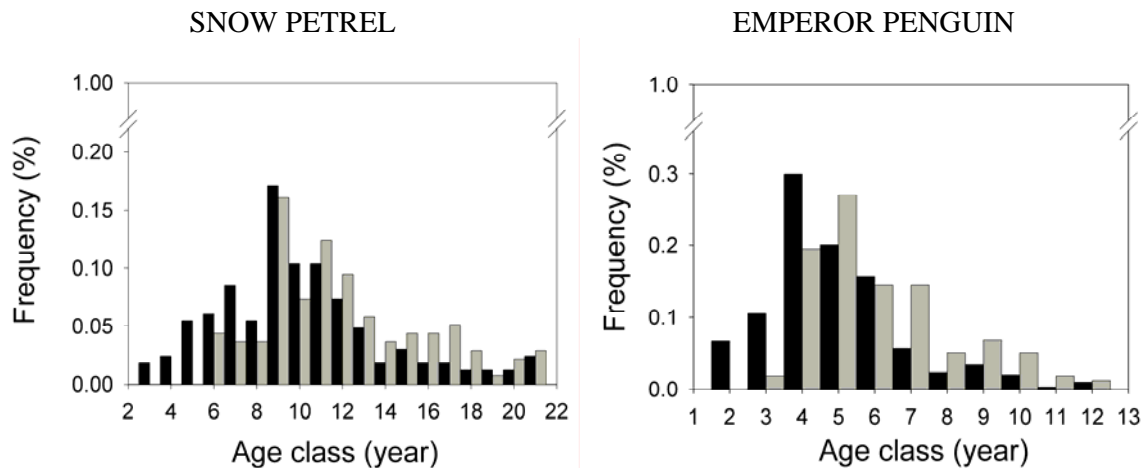


Fig. 1. Proportion of adults marked as chicks that came back for the first time at the colony (black bars) or that were breeding for the first time at the colony (grey bars) as a function of age, for snow petrels (left panel) and emperor penguins (right panels).

The proportions of adults marked as chicks that came back or bred for the first time at the colony in each age class were calculated as the number of birds in each age class on the total number of birds that came back or bred for the first time at the colony. Therefore, these proportions did not account for mortality. The proportions of birds attempting to breed for the first time used in the matrix models were based on the log normal regression of the proportion of adults marked as chicks that breed for the first time at the colony. Emperor penguins can breed when three years old, and age specific probabilities of first time breeding were: $P_{b3}=0.06$, $P_{b4}=0.18$ and $P_{b5}=0.24$. All birds can breed after six years old for both species with

a probability (P_{b6}^+) calculated according to the distribution of age at first breeding (Fig. 1).

For the snow petrel: $P_{b6}^+=0.91/13=0.07$, because 91% of birds bred for the first time before 17

years old, and for the emperor penguin $P_{b6}^+=\frac{0.97 - \sum_{i=3}^5 Pb_i}{4}=0.12$, where Pb_i are the

probabilities of first time breeding at age i , and because 97% of birds bred for the first time before nine years old.

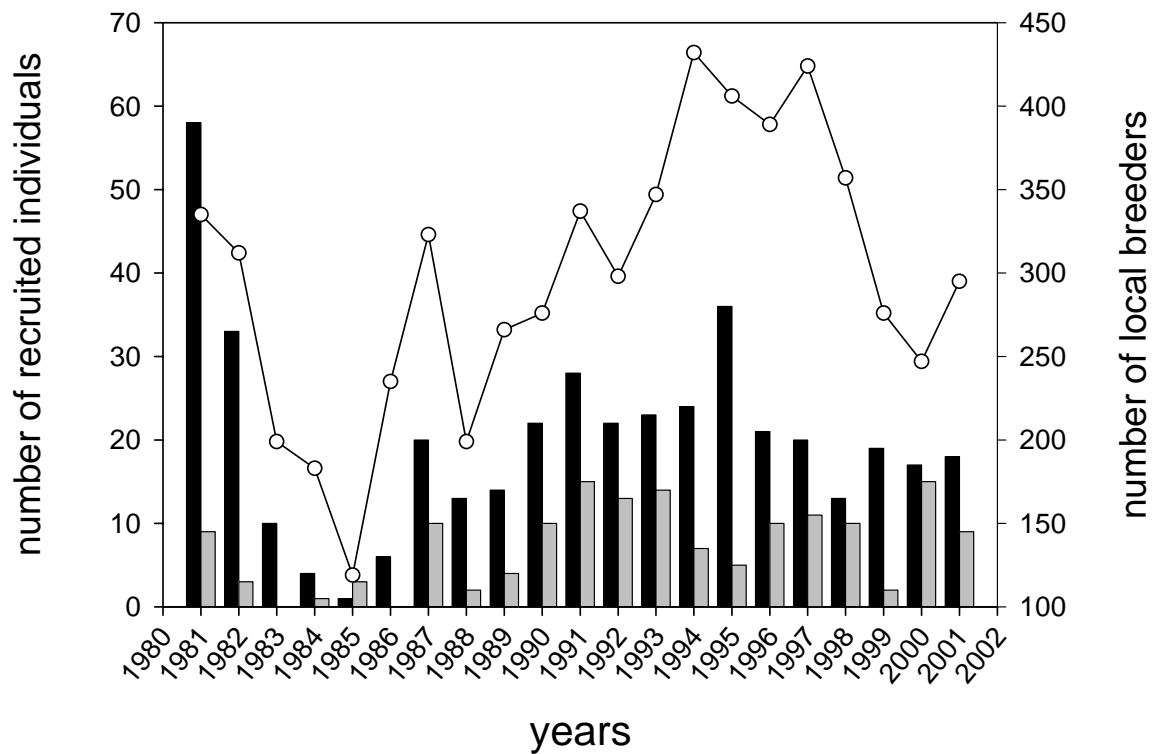


Fig. 2. Annual variation of the number of local breeders (black line), the number of immigrants (black bar) and the number of local recruits (grey bar) for snow petrels between 1981 and 2001. The number of local breeders represents the birds that bred at least one time before. The sum of local recruits (adults marked as chicks that bred for the first time at the colony) and immigrants (adults found breeding for the first time and not banded as chicks in the colony) represents the recruitment. The number of local breeders, local recruits and immigrants is calculated from 1981 since more than 90% of the birds at 17 years old have bred at least once (Fig. 1). The number of local breeders, the number of immigrants and the number of local recruits showed similar inter-annual variations (Spearman correlation coefficient: local breeders- immigrants: $r_s=0.75$, $p<0.05$, local breeders- local recruits: $r_s=0.55$, $p<0.05$, and immigrants-local recruits: $r_s=0.52$, $p<0.05$)

APPENDIX B : Goodness of fit tests

Table 1. Goodness of fit tests for the modeling of capture and survival probabilities for adult snow petrels (1968-2001) and emperor penguins (1971-2002) at Dumont d’Urville. $\phi_t p_t$ is the CJS model where survival probability (ϕ) and capture probability (p) varied with time (t). $\phi_t p_{t^*m}$ is the trap dependent model where capture probability varied over time and differed between animal captured at the previous occasion and those not captured then. $\phi_{a2^*t} p_t$ is the transient model where survival probability varied over time and differed between newly marked and previously marked animals.

SNOW PETREL														
Male										Female				
GOF	3SR	3SM	2CT	2CL	$\phi_t p_t$	$\phi_t p_{t^*m}$	$\phi_{a2^*t} p_t$	3SR	3SM	2CT	2CL	$\phi_t p_t$	$\phi_t p_{t^*m}$	$\phi_{a2^*t} p_t$
DAMIER COLONY														
Df	20	26	28	22	96	68	76	19	24	28	22	93	65	74
χ^2	32	15	48	19	114	66	82	11	9.5	39	16	75.5	36.5	64.5
P	0.04	0.95	0.01	0.65	0.10	0.556	0.299	0.91	0.99	0.09	0.82	0.907	0.998	0.777
HYBRIDE COLONY														
Df	25	29	30	29	113	83	88	27	31	32	31	121	89	94
χ^2	13	9	58	20	100	42	87	9	21	60	13	103	43	94
p	0.98	0.99	0.001	0.9	0.804	1.000	0.510	0.99	0.91	0.002	0.99	0.88	1	0.481
PYLONE COLONY														
Df	32	31	32	32	127	95	95	30	33	32	34	129	97	99
χ^2	10	35	93	51	189	96	179	21	42	68	27	158	90	137
p	0.99	0.29	<0.001	0.02	<0.001	0.452	<0.001	0.87	0.13	<0.001	0.81	0.04	0.666	0.007
SUM OVER GROUPS														
Df					336	246	259					343	251	267
χ^2					403	204	348					337	170	295.5
p					0.007	0.976	0.000					0.581	1	0.111
EMPEROR PENGUIN														
Male										Female				
GOF	3SR	3SM	2CT	2CL	$\phi_t p_t$	$\phi_t p_{t^*m}$	$\phi_{a2^*t} p_t$	3SR	3SM	2CT	2CL	$\phi_t p_t$	$\phi_t p_{t^*m}$	$\phi_{a2^*t} p_t$
Df	23	18	27	22	90	63	67	22	14	27	17	80	53	58
χ^2	19	14	112	40	185	73	167	22	9	148	24	204	56	182
p	0.714	0.721	<0.001	0.010	<0.001	0.182	<0.001	0.449	0.799	<0.001	0.116	<0.001	0.370	<0.001

. Annexe 7 : A recent shift in cyclicity of climatic and demographic parameters of Antarctic seabirds

STEPHANIE JENOUVRIER, HENRI WEIMERSKIRCH, CHRISTOPHE
BARBRAUD, YOUNG-HYANG PARK AND BERNARD CAZELLES

Accepté avec révisions mineures à la revue

« *Proceedings of the Royal Society : Biological Sciences.* »

Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate

Stéphanie Jenouvrier^{1*}, Henri Weimerskirch^{1,2}, Christophe Barbraud¹,
Young-Hyang Park³ and Bernard Cazelles^{4,5}

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, F-79360 Villiers en Bois, France

²IRD, UR Thetis, 97492 Sainte Clotilde, Ile de la Réunion, France

³Département des Milieux et Peuplements Aquatiques, USM 0402, Muséum National d'Histoire Naturelle, 75231 Paris, France

⁴CNRS UMR 7625, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris, France

⁵IRD UR GEODES, 93 143 Bondy, France

Ecosystems and populations are known to be influenced not only by long-term climatic trends, but also by other short-term climatic modes, such as interannual and decadal-scale variabilities. Because interactions between climatic forcing, biotic and abiotic components of ecosystems are subtle and complex, analysis of long-term series of both biological and physical factors is essential to understanding these interactions. Here, we apply a wavelet analysis simultaneously to long-term datasets on the environment and on the populations and breeding success of three Antarctic seabirds (southern fulmar, snow petrel, emperor penguin) breeding in Terre Adélie, to study the effects of climate fluctuations on Antarctic marine ecosystems. We show that over the past 40 years, populations and demographic parameters of the three species fluctuate with a periodicity of 3–5 years that was also detected in sea-ice extent and the Southern Oscillation Index. Although the major periodicity of these interannual fluctuations is not common to different species and environmental variables, their cyclic characteristics reveal a significant change since 1980. Moreover, sliding-correlation analysis highlighted the relationships between environmental variables and the demography of the three species, with important change of correlation occurring between the end of the 1970s and the beginning of the 1980s. These results suggest that a regime shift has probably occurred during this period, significantly affecting the Antarctic ecosystem, but with contrasted effects on the three species.

Keywords: climate change; cyclic variability; regime shift; Antarctic marine predators; time-series analysis

1. INTRODUCTION

Climate records indicate that the Earth is experiencing dramatic changes (Hughes 2000), with an overall trend of increasing temperatures for the past 100 years. Long-term monitoring studies suggest that these recent climate changes probably already affect species abundance, distribution or phenology (Walther *et al.* 2002). However, superimposed to long-term warming trends, other short-term climatic changes, such as interannual and decadal variabilities or stepwise changes associated with system shifts, affect ecosystems (Hare & Mantua 2000; Stenseth *et al.* 2002).

In ecological studies, population cycles have been the focus of interest for a long time. The possible causes of population cycles are linked to intrinsic biological processes, such as a combination of direct and delayed effects of density dependence, and to extrinsic environmental factors (Berryman 2002). There is evidence that several ecological and population processes are affected by climatic oscillations. In particular, the North Atlantic Oscillation and the El Niño Southern Oscillation (ENSO) have been shown to affect a variety of ecosystems and populations (Stenseth *et al.* 2002). Moreover, recent studies have also shown that ecosystems can switch between stable states, or regimes, and that these shifts

can be triggered by small environmental changes (Hare & Mantua 2000; Scheffer & Carpenter 2003).

Antarctica and the surrounding Southern Ocean play a critical role in global climate changes, and constitute a particularly interesting place to study the impact of climatic trends, oscillations and anomalies on ecosystems. In the Southern Ocean, interannual anomalies of atmospheric and oceanic parameters like sea-surface temperature (SST) and sea-ice extent (SIE) occur in close relation to tropical ENSO events (Park *et al.* 2004). In addition, a noticeable change in climate or a regime shift in the Southern Ocean has been suggested during the late 1970s (Masson-Delmotte *et al.* 2003; Weimerskirch *et al.* 2003) affecting the entire ecosystem (Reid & Croxall 2001; Weimerskirch *et al.* 2003). The consequences of this complex set of environmental variabilities on the biological patterns and processes are poorly understood, especially in waters close to Antarctica where little information is available on the different components of the ecosystem.

Marine mammals and seabirds are upper trophic-level predators in marine ecosystems, and are sensitive indicators of changes in oceanic environments. Changes in the foraging habitats, distribution and abundance of prey species of marine top predators may affect their population dynamics and distribution. Since their demographic parameters can easily be measured on breeding sites, seabirds can provide an integrative view of the ecological consequences of environmental variability (Croxall *et al.*

* Author for correspondence (jenouvrier@cebc.cnrs.fr).

2002), and even amplify the effects of climatic forcing on lower marine trophic levels.

Population size or demographic parameter changes of several seabird species have already been related to environmental fluctuations occurring worldwide in marine ecosystems (Croxall 1992), and more specifically to abiotic components such as sea ice, SST or air temperature (Wilson *et al.* 2001; Barbraud & Weimerskirch 2001a,b; Jenouvrier *et al.* 2003; Weimerskirch *et al.* 2003). Such long-term datasets are essential to understand these interactions and provide a unique opportunity to observe how changes in the physical environment can affect marine ecosystems on long-term scales (Hare & Mantua 2000; Croxall *et al.* 2002; Stenseth *et al.* 2002). However, very few decadal-scale studies of seabirds are available to assess the impacts of oscillations and regime shift in climate. Here, we analyse the changes in population size and a key demographic parameter (breeding success) of three Antarctic seabird species breeding in sympatry in Adélie land, in conjunction with a series of regional and global environmental parameters over a 40 year time-span. We focus particularly on the cyclicity of demographic and environmental time-series, to examine the periodicity changes over time and the possibility that a regime shift occurred during the 1980s.

Because interactions between climatic forcing, biotic and abiotic components of ecosystems are subtle and complex, analysis of long-term series of biophysical parameters requires adequate methodologies (Croxall *et al.* 2002; Stenseth *et al.* 2003). The detection of temporal oscillation in time-series is greatly complicated by both non-stationary temporal variations, and unavoidable noise components. Here, we used improved methodologies for time-series analysis, namely wavelet analysis, to describe the non-stationarity of the demographic parameters, and of environmental fluctuations (e.g. Klvana *et al.* 2004).

2. MATERIAL AND METHODS

(a) *Species and environmental variables*

We used population abundance data of southern fulmars (*Fulmar glacialisoides*), snow petrels (*Pagodroma nivea*) and emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) breeding on Ile des Pétrels, Pointe Géologie Archipelago (66°40'S, 140°01'E), Terre Adélie, Antarctica. Breeding population monitoring was carried out every year from 1963 to 2002 for the southern fulmar and snow petrel, and from 1962 to 2001 for the emperor penguin (see Jenouvrier *et al.* 2003, Chastel *et al.* 1993 and Barbraud & Weimerskirch 2001a, respectively, for details on monitoring methodology). Breeding success for each species was estimated as the proportion of eggs that fledged a chick.

To investigate the relationship between environmental fluctuations and population dynamics, we analysed time-series of regional and global environmental parameters. We used SIE during Austral winter (April–November), because winter is a critical biological period for krill (Loeb *et al.* 1997) and Antarctic seabirds (Barbraud *et al.* 2000; Barbraud & Weimerskirch 2001a; Jenouvrier *et al.* 2003). It was computed for a sector around Dumont d'Urville station between the longitudes 130–150° E using the sea-ice data available from the Antarctic CRC and Australian Antarctic Division Climate Datasets (http://www.antcrc.utas.edu.au/~jacka/seaice_C.html). We used the Southern Oscillation Index (SOI) as a

proxy of overall climate condition over the Southern Ocean (Liu *et al.* 2002; Kwok & Comiso 2002; Stenseth *et al.* 2003; Park *et al.* 2004). SOI is available from the Climatic Research Unit, University of East Anglia, Norwich, UK (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/soi.htm>).

(b) *Wavelet analysis*

Because our time-series showed marked changes in cycle period through time, we applied a wavelet analysis to take into account the non-stationarity in population dynamics. By decomposing a time-series into time and frequency domains, the wavelet analysis can determine both the dominant modes of variability, and how those modes vary in time (Torrence & Compo 1998; Klvana *et al.* 2004). Owing to the maximum length of time-series of 40 years, low-frequency components having periods greater than 8 years (corresponding to one-fifth of the total length of time-series) may not be well resolved. Therefore, before applying the method, we removed low frequencies in our time-series using an 8 year high-pass Gaussian filter (Park & Gambéroni 1995) and focused on periods between 2 and 8 years.

We used the Morlet wavelet function ψ_0 that is essentially a damped complex exponential function, which can quantify local cyclic fluctuations in the time-series. The frequency–time range over which it does this is set by a scale parameter, s , relating to the conventional Fourier period of oscillations, and a translation parameter n . The Morlet wavelet function is $\psi_0(\eta) = \pi^{1/4} \exp(i\omega_0\eta) \exp(-\eta^2/2)$, where ω_0 is the non-dimensional frequency and $\eta = n/s$ (Torrence & Compo 1998).

With $\omega_0 = 6$, the wavelet scale s is inversely proportional to the central frequency of the wavelet, and the frequency is equal to $1/s$, or the period p is equal to s . The continuous wavelet transformation (CWT), $W_n(s)$, of the time-series X_n is calculated as the convolution of X_n with ψ_0 . Local matching of wavelet function for a scale s at a time point n with the signal X_n leads to a high value of $W_n(s)$. Inversely, with no matching, one obtains a low value for $W_n(s)$. The wavelet transform coefficients $W_n(s)$ represent the contribution of the scale s to the signal at different time position n . By taking into account a range of s and n values, one can explore and identify the structures relating to time and frequency.

The wavelet power spectrum (WPS), at time point n and scale s , is then given by $|W_n(s)|^2$. The WPS gives a measure of the variance distribution of the time-series at time point n and scale s . To compare WPS with classical spectral methods, global wavelet spectrum is computed as the time-average of the WPS for each frequency component. It has been shown that the global wavelet spectrum provides an unbiased and consistent estimation of the Fourier spectrum (Percival 1995).

As with classical Fourier analysis using fast Fourier transform, the data were padded with zero up to the next-highest power of two (Torrence & Compo 1998). The 'cone of influence' is a reflection of a consequent loss in statistical power near the start and the end of the series. This area dashed in the WPS figure and delimited by a white line (see § 3) should be interpreted cautiously. Nevertheless, the zero padding, owing to numerous introduced zeros, mainly induces reduction in the CWT and in the associated quantities.

The 5% and 10% significance levels were determined with bootstrapped simulations. We consider the null hypothesis as the observed time-series being different from that expected through chance alone. We constructed 1000 surrogate datasets, and calculated for each surrogate the CWT. Based on these surrogate series, one constructs the distribution

under the null hypothesis of WPS and global WPS. These distributions are then used to establish the 5% and 10% significance levels for the WPS and global WPS.

Algorithms and notations used here were based on a practical guide to meteorological wavelet analysis (Torrence & Compo 1998). Nevertheless, the results presented in this work have been computed on the basis of a new MATLAB package, which has the advantage of incorporating both cross analyses and adapted statistical procedures (B. Cazelles, M. Chavez, D. Berteaux, F. Menard, J. O. Vik, S. Jenouvrier & N. Chr. Stenseth, unpublished data).

(c) Relationships between environmental variables and demographic parameters

There are several reasons to believe that the strongest relationship between an environmental variable and population size does not necessarily occur in phase but could occur with a lag through an effect on recruitment (e.g. Guinet *et al.* 1998; Thompson & Ollason 2001). We estimated lagged Pearson correlation coefficients of the breeding population size of each seabird in response to the assumed 'external forcing' of SOI and SIE, within a lag range of 0–10 years. For breeding success, we focused on Pearson correlations without lag, because breeding success depends mainly on the availability of resources during the incubation and rearing period in seabirds (e.g. Barbraud & Chastel 1999). We used bootstrap methods to calculate the significance levels. We considered the null hypothesis as the observed time-series being different from that expected through chance alone. We constructed 1000 surrogate datasets, calculated for each surrogate Pearson correlation coefficient, and established distribution of Pearson correlation coefficient under the null hypothesis.

We also conducted a 7 year sliding window correlation incremented by 1 year of the number of breeding pairs, breeding success and environmental variables to highlight change in correlation pattern over time. We specified the mean confidence intervals calculated with bootstrap methods, based on the Pearson correlation coefficient distributions calculated for each species with a times-series of the same length as the window. We focused on correlation coefficient sign change. We tested the possibility that the observed correlations sign change was developed by chance alone by generating 1000 random sequences of the demographic times-series. The significant level of this change was denoted p_c (see the Electronic Appendix).

3. RESULTS

(a) Species and environmental variables

(i) General description of time-series

The number of breeding pairs of southern fulmars and snow petrels fluctuated strongly, averaging 33 ± 11 and 62 ± 17 pairs, respectively (figure 1a). It was particularly low in 1976 for the southern fulmar, and in 1966, 1976 and 1985 for the snow petrel. These two petrel species show a similar trend, with minima during the mid-1970s and 1980s. From 1962 to 1975, the colony of emperor penguins numbered 5709 ± 371 pairs, but the population decreased dramatically between 1975 and 1980, but stabilized since 1983 to 2853 ± 320 breeding pairs.

The breeding success of the three species showed high interannual variability (figure 2a). The mean breeding successes were, respectively, 0.70 ± 0.14 , 0.50 ± 0.19 and 0.56 ± 0.23 for the southern fulmar, snow petrel and

emperor penguin. The breeding success was particularly low in 1964, 1976, 1996 and 2001 for the southern fulmar, and in 1963–1964, 1975–1978 and 1992–1993 for the snow petrel. These two petrel species show a somewhat similar trend, with a minimum in the late 1970s, followed by an abrupt increase peaking in 1980. For both species, there is a gradual decreasing trend since that time. The breeding success of the emperor penguin reveals a different trend, without any noticeable drop in the late 1970s, but decreasing continually from a maximum in the early 1960s to a minimum in the mid-1990s. On two occasions (1972, 1994), there was a near-complete failure (greater than 95%) of breeding. The emperor penguin breeding performance returned to relatively high values in the late 1990s.

Winter SIE and SOI showed strong year-to-year variations (figure 3a). An abrupt sea-ice retreat occurred between 1976 and 1981, corresponding to a similar drop in SOI values. Indeed, the 13 lowest SOI values from the low-pass filtered times-series since 1866 (figure 3a) fall within the 1979–1984 and 1990–1996 periods (mean: -0.60 ± 0.10 and -0.70 ± 0.17 , respectively), whereas the four highest values occurred in the 1972–1975 period (mean: -0.47 ± 0.06).

(ii) Wavelet analysis

The population size and breeding success of all three species (figures 1 and 2b) fluctuated with a main cyclic periodicity of 3–5 years (figures 1 and 2d), which was also detected in SIE and SOI (figure 3d). However, these periodicities were not constant over time, nor were they common to different species and environment factors, but they revealed a significant change in their cyclic characteristics since 1980 (figures 1–3c).

The fulmar population showed pronounced quasi-regular fluctuations with a 3 year periodicity only after 1980 (figure 1b), especially during 1980–1990. Conversely, the snow petrel population revealed a significant periodicity only before 1980, with a 5 year periodicity before 1975, and a 2–4 year periodicity from 1975 to 1980. The emperor penguin population was also characterized by a marked change in periodicity around 1980. A significant 3 year periodicity appeared before 1980, especially in 1972–1980, which was followed by a significant change to a longer period of 4 years, especially during 1980–1990.

The breeding success of southern fulmars revealed a significant 3 year periodicity before 1980 and around 1995 (figure 2b). Outside these time-intervals, there was no significant variability. Conversely, the snow petrel breeding success showed pronounced quasi-regular fluctuations with a dominant period of 2–3 years only after the 1980s, but with a changing periodicity around 3–4 years after the 1988. The emperor penguin breeding success was characterized by two marked periodicities of 2–3 years and 6 years after 1990, and a single periodicity of 4–5 years between 1975 and 1978.

Wavelet power spectra revealed a clear shift in the SIE periodicity, from a weak periodicity of 4 years before 1980 to a strong one of 2–3 years between 1980 and 1995 (figure 3b). On the other hand, the periodicity of SOI increased from 3 to 5 years during the early 1970s, and decreased from 5 to 3 years at the end of the 1980s and 1990s. A dominant periodicity of 5 years appeared in the mid-1970s and remained steady until the end of the study.

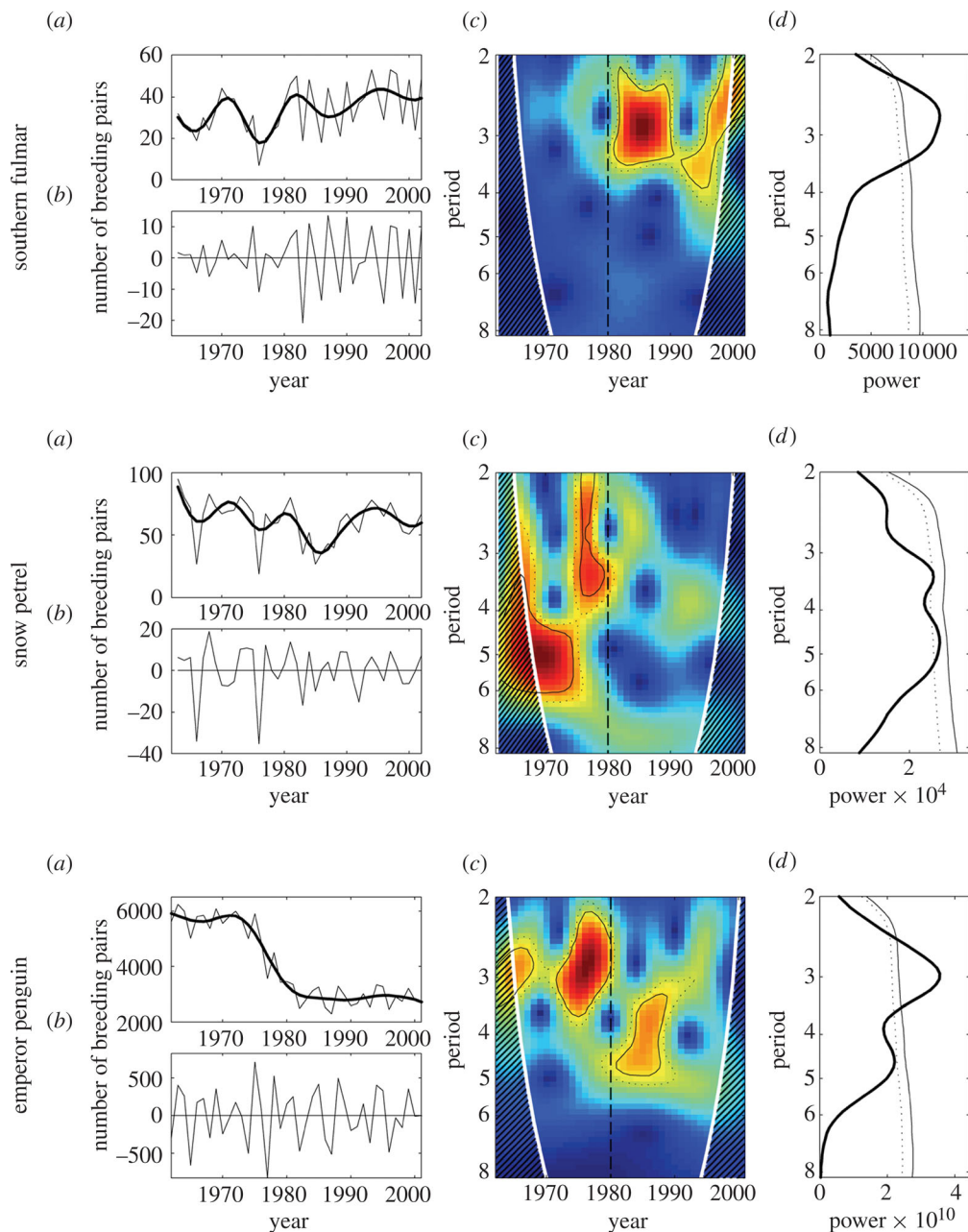


Figure 1. (a) Annual variation of the number of breeding pairs for southern fulmars, snow petrels between 1963 and 2002, and emperor penguins between 1962 and 2002, at Dumont d'Urville, Terre Adélie, Antarctica (thin line). The thick line represents the low-pass filtered times-series (see § 2). (b) Data used for the analyses (difference between the unfiltered and low-pass filtered times-series of figure (a)). (c) Local wavelet power spectrum of breeding population sizes. The y-axis was in log 2 scale. The thick black contour is the 5% significance level and the dotted black contour is the 10% significance level calculated with a bootstrap method (see § 2). The white contour indicates the cone of influence, and the dashed area stands for the region where zero padding has reduced the variance. The local wavelet power spectrum gives a measure of the variance distribution of the time-series according to time and for each periodicity; high variability is represented by red colour, whereas blue colour indicates a weak variability. The dark dashed lines at 1980 were a visual help. (d) Global wavelet power spectrum of interannual variability (2–8 years) of breeding pairs of the three species. The dotted and dashed black lines are, respectively, the 5% and 10% significance levels.

(b) Relationships between demographic parameters and environmental variables

(i) Number of breeding pairs

For a given environmental variable, there were contrasted correlations for different species (table 1), and change in correlation pattern over time (figure 4).

The number of breeding pairs for snow petrel and emperor penguin was positively correlated with SIE at a lag of 7 and 6 years, respectively (table 1). For snow petrel and southern fulmar, the correlation coefficients between

SIE and the number of breeding pairs were not significant for the overall period (table 1), but showed a change of sign from negative to positive starting at the beginning of the 1980s ($p_c=0.073$ and $p_c=0.030$, respectively; Electronic Appendix; figure 4a).

For SOI during the whole data period (1963–2002), the number of breeding pairs of southern fulmars was positively correlated at a lag of 9 years (table 1). The number of breeding emperor penguin pairs was positively related to SOI without any lag (table 1), particularly between 1975

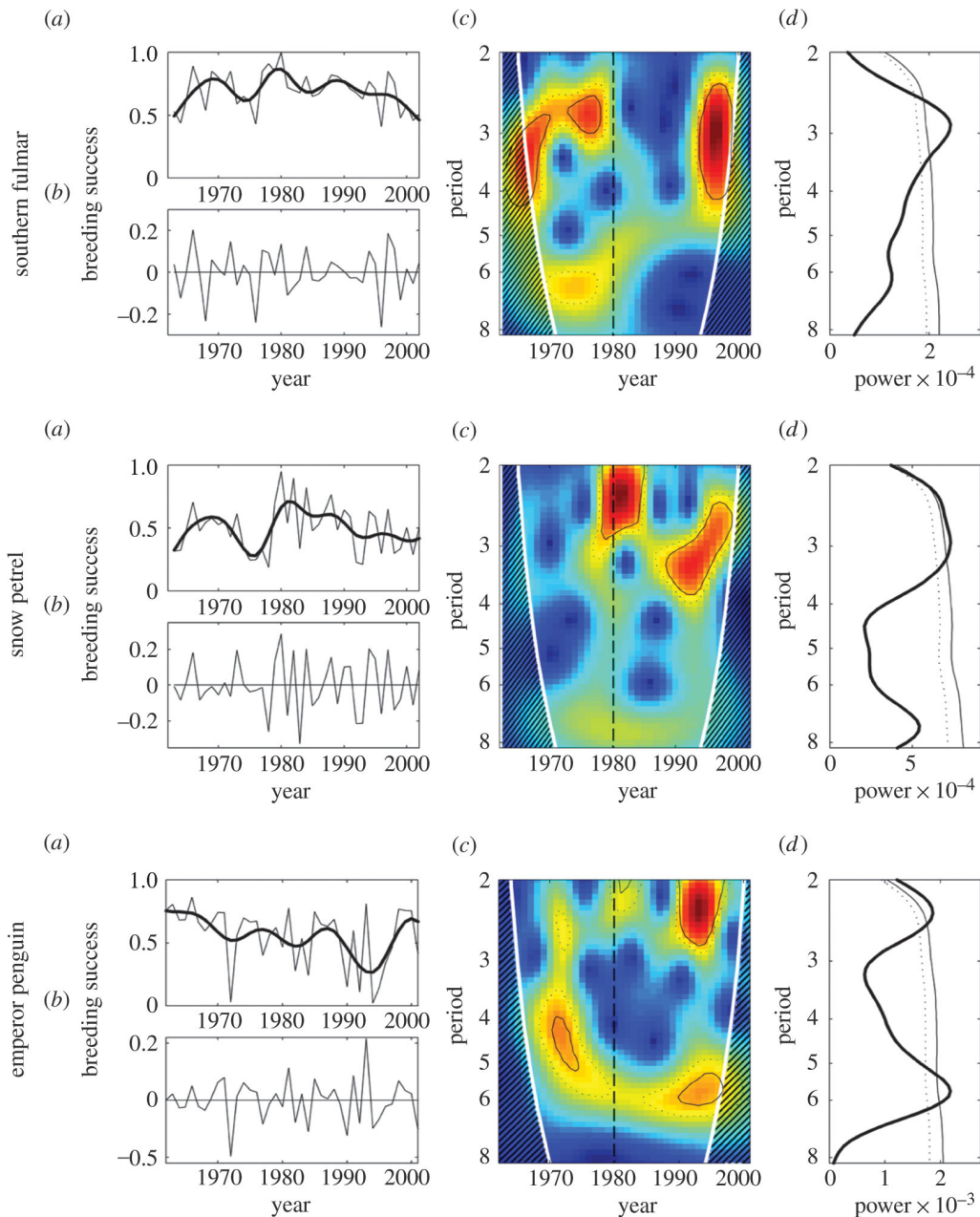


Figure 2. Same as figure 1, but for the breeding success of southern fulmars, snow petrels and emperor penguins between 1962 and 2002.

and 1995 (figure 4b), with significant changes from negative to positive correlation coefficient in the mid-1970s, and from a positive to a negative value during the mid-1990s ($p_c < 0.001$, Electronic Appendix). The next higher correlation occurred at a lag of 5 years (table 1), that is consistent with the previous lagged positive relation highlighted with SIE. In contrast to this, no significant correlations were found for snow petrels during any time-period.

(ii) Breeding success

Snow petrel breeding success was not significantly related to environmental variable during the overall period (table 1), but showed a strong positive correlation with SIE after 1990 (figure 4c), with a significant change to a negative relationship before the mid-1980s to a positive one afterwards ($p_c = 0.015$, Electronic Appendix). For the whole period, the breeding success of southern fulmar was negatively related with SOI, whereas it was positively correlated for emperor penguin (table 1). However, the correlation

between southern fulmar breeding success and SOI was strongly negative only before 1980 and after 1990 (figure 4d), and this change in correlation pattern during the 1980s was highly significant ($p_c < 0.001$, Electronic Appendix). For the emperor penguin, there was also a significant change of correlation during the 1980s, with a strong positive one before 1980 (figure 4d, $p_c < 0.001$, Electronic Appendix).

4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The breeding populations of three seabird species breeding in sympatry in coastal Antarctica and their breeding success strongly fluctuated from year to year during the past 40 years. All shared a dominant periodicity around 3 years for both population and breeding success time-series. Snow petrel and emperor penguin populations also shared a marginal periodicity around 5 years, and in addition emperor penguin breeding success showed a

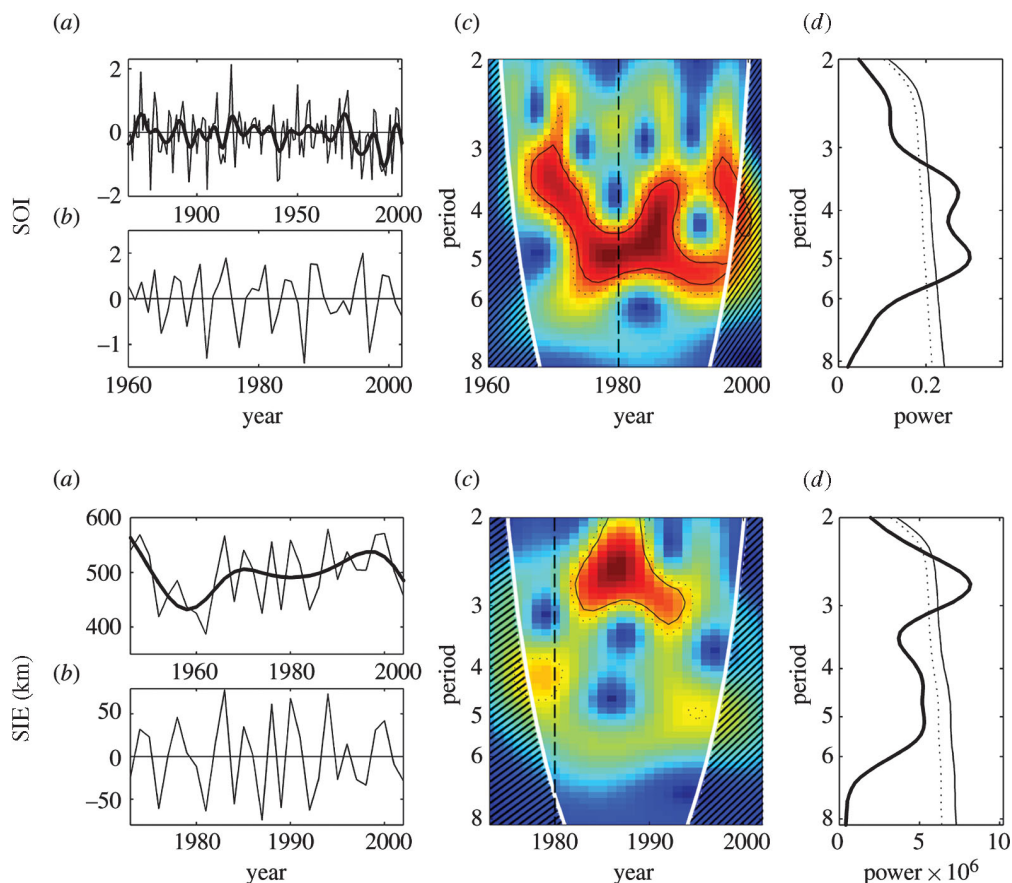


Figure 3. Same as figure 1, but for environmental variables: winter SIE for a sector of 130–150°E off Dumont d’Urville since 1973, and SOI for two time-scales ((a) 1866–2002 and (b) 1960–2002).

Table 1. Lagged Pearson correlation coefficient between environmental variables (SOI, SIE) and demographic parameters of three seabirds at Terre Adélie, Antarctica.

(Values within parentheses represent lags in year for the first significant coefficient correlation during the overall period. Significant correlations at a 0.10 (*), 0.05 level (**), and 0.01 level (***) calculated with bootstrap methods are indicated.)

			SIE	SOI
southern fulmar	number of breeding pairs	no lag	−0.10	−0.21
		lag	0.30* (4)	0.33** (9)
snow petrel	breeding success	no lag	0.06	−0.41***
	number of breeding pairs	no lag	−0.06	0.03
		lag	0.34** (7)	0.26* (6)
emperor penguin	breeding success	no lag	0.02	−0.14
	number of breeding pairs	no lag	0.24*	0.39***
		lag	0.35 (6)**	0.38** (5)
	breeding success	no lag	−0.08	0.30**

cyclicity around 6 years. Population models showed that the breeding success variations have a limited impact on breeding population sizes on short time-scales for such long-lived species (Lebreton & Clobert 1991; Jenouvrier *et al.* 2003), and consequently the cyclic variations around 3 years of breeding success cannot be a primary determinant of the same periodicity observed in breeding population size.

These common periodicity patterns across species suggested the existence of a common environmental forcing on the demography of this seabird community. However, wavelet analysis clearly indicated that the interannual variability of the population and breeding success of the three species have significantly changed

since 1980, although the intensity and periodicity of these changes were not uniform but varied considerably depending on the species. The cyclicity for the snow petrel disappeared after 1980, while at the same time, it appeared for the southern fulmar. It was almost the opposite pattern for breeding success. For the emperor penguin, population periodicity showed a strong periodicity change from 3 to 4 years. Together, these significant changes in periodicity of demographic parameters around the 1980s suggested a change in environmental conditions, perhaps indicating a regime shift.

Indeed, environmental parameters also showed a significant change in cyclicity around 1980. Winter SIE presents a well-known periodicity between 3 and 5 years

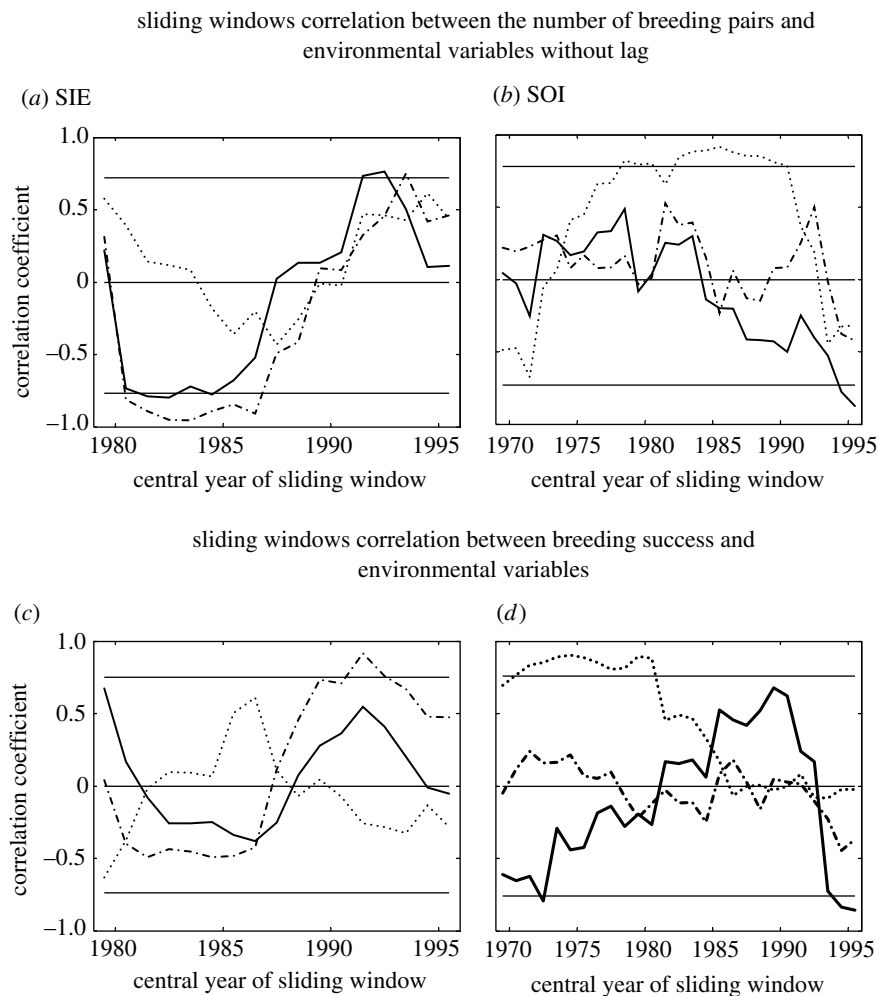


Figure 4. A 7 year sliding window correlation between the demographic data (figures 1b and 2b) and the environmental data (figure 3b). Sliding windows correlation between the number of breeding pairs of the three species and (a) SIE and (b) SOI without lag. Sliding windows correlation between the breeding success of the three species and (c) SIE and (d) SOI. The symbols represent the three species: southern fulmar (solid line), snow petrel (dashed line) and emperor penguin (dotted line). The Pearson's product-moment correlations were conducted for overlapping 7 year intervals incremented by 1 year and the correlation value of each window was affected to the central year of the window. The hairline represents the limit of the mean confidence intervals based on the Pearson correlation coefficient distributions calculated by bootstrap for each species with times-series of the same length as the window. More details on the signification of correlation coefficient sign change observed here are available in the Electronic Appendix.

(Zwally *et al.* 2002), which was especially marked around 3 years from 1980 to 1995 in Terre Adélie. The periodicity of SOI also changed from 3 years before 1975 to 5 years after 1980, which was accompanied by an unprecedented, significant decadal variability of low SOI values appearing since 1975.

Our results are consistent with those of Weimerskirch *et al.* (2003) who interpreted the concomitant changes in climate and Southern Ocean ecosystems during the late 1970s in the light of a regime shift. Based on an analysis of ice core data in Antarctica, Masson-Delmotte *et al.* (2003) suggested a change in meridional atmospheric circulation during the 1970s, bringing more moisture from warm subtropical moisture sources to the Antarctic coast. Our local data are consistent with this, as the winter SIE decreased steadily from 1973 to 1981, reaching the smallest SIE in 1981. Moreover, SST over the Southern Ocean as a whole rose abruptly during the same period (Weimerskirch *et al.* 2003). Finally, the SOI decadal trend since 1866 reached maximum values in the early 1970s, but experienced an important decrease during the late 1970s. It then shifted to a

negative trend since 1980 with unprecedented lower values, especially during the 1979–1984 and 1990–1996 periods.

The hypothesis that changes in cyclic patterns of demographic parameters of the three species are linked to changes in environmental cyclic patterns is supported by the observed variations in the correlation patterns between demographic and environmental variables. In Antarctic ecosystems, environmental conditions may have an important influence on food availability either directly or indirectly, and thus are likely to influence population dynamics of seabirds. SST and sea-ice anomalies could affect food availability of seabirds, since reduced SIE and warm SST negatively affect the abundance of krill (Loeb *et al.* 1997), a major prey species for Antarctic top predators. Fraser & Hofmann (2003) showed that there is a direct causal relationship between variability in sea-ice cover, krill recruitment, prey availability and seabird foraging ecology. Krill populations are sustained by strong age class that emerges episodically after years of heavy sea-ice condition.

Southern fulmar and snow petrel populations showed very similar correlation patterns with environmental

variables without lag, especially with SIE. These similarities may be explained by the fact that the life cycles of these two fulmarine petrels are nearly identical (similar age at first breeding, breeding frequency, adult survival, etc.). They both forage in the pack ice during the breeding season in summer, although snow petrel is a more pagophilic species. Moreover, the key demographic parameter that explained the number of breeding pair fluctuations was the proportion of breeders for both species (Jenouvrier *et al.* 2005). These species behave as prudent parents (Drent & Dann 1980) in that they never allow their body condition to deteriorate to a level that may jeopardize their lifetime reproductive success. Breeding abstention among long-lived species may be a response to poor feeding conditions early in the breeding season. Indeed, other studies showed that southern fulmars and snow petrels are able to skip reproduction when environmental conditions are poor (Chastel *et al.* 1993; Jenouvrier *et al.* 2003).

On the other hand, only the two pagophilic species (i.e. snow petrel and emperor penguin) were strongly related to SIE with a lag. The lagged relations between environmental variables and the number of breeding pairs may be explained by an effect of environmental fluctuations on recruitment (e.g. Wilson *et al.* 2001; Thompson & Ollason 2001). Our results highlighted a positive relationship between snow petrel breeding success and SIE. Moreover, Barbraud & Weimerskirch (2001a,b) showed that the overall breeding success and fledging body condition of the snow petrel were improved during the year with extensive sea-ice cover in July. Therefore, when SIE during winter increased, recruitment was enhanced and population size increased several years later.

Although SIE is a reasonable proxy for investigating the impact of Antarctic climate on population dynamics through its effect on food availability, it is only one manifestation of a host of associated processes that might explain variability in marine populations (Nicol *et al.* 2000). However, using a global climate index (Stenseth *et al.* 2003), the SOI, we showed an environmental influence on populations at different lags, and on breeding success for both southern fulmar and emperor penguin.

The number of breeding pairs was positively related with SOI at a lag of 9 years for southern fulmars, and at a lag of 5 years for emperor penguins. These lags correspond for both species to the age at first breeding attempt (Mougin & Vanbeveren 1979; Jenouvrier *et al.* 2003). During negative SOI, reduced SIE and warm SST negatively affect the abundance of krill (Loeb *et al.* 1997), a major prey species for emperor penguins and southern fulmars but not for snow petrels (Offredo & Ridoux 1986; Ridoux & Offredo 1989; Kirkwood & Robertson 1997). Therefore, in years of lower SOI and reduced SIE, juvenile inexperienced birds may have difficulties in finding food, which could decrease the number of recruits several years later. Similarly, emperor penguin breeding success was negatively affected by warm events.

Emperor penguin population was also strongly positively related to SOI without lag, especially between 1975 and 1995. The dramatic decrease in the emperor penguin population during 1975 to 1980 was thus probably related to the high decrease of SOI, and the reduced winter SIE, suggesting that this species may be very susceptible to environmental variability, and particularly to sudden

changes in their environment. The mechanism proposed by Barbraud & Weimerskirch (2001a) was a high decrease in adult survival linked to warm events (higher SST and lower SIE). Southern fulmars and snow petrels showed their lowest number in 1976, but they are able to skip reproduction, and seem to be less sensitive to major changes in their environment.

Most of the demographic parameters and environmental variables are related, but showed significant shift in their correlation. The majority of changes started at the end of the 1970s and at the beginning of the 1980s. These results are consistent with the variability in the demographic and environmental times-series described above, and highlight major changes around the 1980s. Based on the abrupt change of the SOI during 1975 and 1979, with an amplitude never experienced since 1866, and the dramatic 50% decrease in the emperor penguin population starting in 1975, we suggest that a major regime shift occurred from 1975.

In conclusion, after a significant change during the late 1970s, the Antarctic environmental factors have shifted into a relatively stable, new state since the end of the 1980s. In response to this shift in climate, the demographic parameters of three Antarctic seabird species have also changed significantly in their cyclic periodicities and relations with the environmental variables, although the causal mechanisms underlying such changes remain unclear. This regime shift around 1980 may have affected the dynamics of the Southern Ocean, but more work is needed to understand the demographic and ecological mechanisms that could explain the changes in correlation patterns observed during this shift. For this, *in situ* observations of the foraging tactics of the Antarctic seabirds together with their prey are necessary.

We acknowledge all the wintering fieldworkers involved in the long-term monitoring programmes in Terre Adélie since 1963, and Dominique Besson for her constant support and help in the management of the database. This long-term study was supported by Expéditions Polaires Françaises, by Institut Paul Emile Victor (Programme IPEV no. 109), and by Terres Australes et Antarctiques Françaises.

REFERENCES

- Barbraud, C. & Chastel, O. 1999 Early body condition and hatching success in the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biol.* **21**, 1–4.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001a Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**, 183–186.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001b Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *J. Avian Biol.* **32**, 297–302.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Guinet, C. & Jouventin, P. 2000 Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* **125**, 483–488.
- Berryman, A. 2002 *Population cycles. The case for trophic interactions*. Oxford: Oxford University Press.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. 1993 High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia* **94**, 278–285.
- Croxall, J. P. 1992 Southern ocean environmental changes, effects on seabird, seal and whale populations. *Phil. Trans. R. Soc. B* **338**, 319–328.

- Croxall, J. P., Trathan, P. N. & Murphy, E. J. 2002 Environmental change and Antarctic seabirds populations. *Science* **297**, 1510–1514.
- Drent, R. H. & Dann, S. 1980 The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* **68**, 225–252.
- Fraser, W. R. & Hofmann, E. E. 2003 A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **265**, 1–15.
- Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J. P. & Jouventin, P. 1998 Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proc. R. Soc. B* **265**, 1001–1006. (<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1998.0390>)
- Hare, S. R. & Mantua, N. J. 2000 Empirical evidence for a North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Prog. Oceanogr.* **47**, 103–145.
- Hughes, L. 2000 Biological consequences of global warming, is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* **15**, 56–61.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2003 Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *J. Anim. Ecol.* **72**, 576–587.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., Cazelles, B. & Weimerskirch, H. 2005 Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* **108**, 511–522.
- Kirkwood, R. & Robertson, G. 1997 The foraging ecology of female emperor penguins in winter. *Ecol. Monogr.* **67**, 155–176.
- Klvana, I., Berteaux, D. & Cazelles, B. 2004 Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *Am. Nat.* **164**, 283–297.
- Kwok, R. & Comiso, J. C. 2002 Southern ocean climate and sea ice anomalies associated with the southern oscillation. *J. Clim.* **15**, 487–501.
- Lebreton, J.-D. & Clobert, J. 1991 Birds population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. In *Bird population studies: relevance to conservation and management* (ed. C. M. Perrins, J. D. Lebreton & G. J. M. Hiron), pp. 105–125. Oxford: Oxford University Press.
- Liu, J., Yuan, X., Rind, D. & Martison, D. G. 2002 Mechanism study of the ENSO and southern high latitude climate teleconnections. *Geophys. Res. Lett.* **29**, 24.1–24.3.
- Loeb, V. J., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W. & Trivelpiece, S. G. 1997 Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* **387**, 897–900.
- Masson-Delmotte, V., Delmotte, V., Morgan, V., Etheridge, D., Van Ommen, T., Tartarin, S. & Hoffmann, G. 2003 Recent southern Indian Ocean climate variability inferred from a Law Dome ice core, new insights for the interpretation of coastal Antarctic isotopic records. *Clim. Dyn.* **21**, 153–166. (<http://dx.doi.org/10.1007/s00382-003-0321-9>)
- Mougin, J. L. & Vanbeveren, M. 1979 Structure et dynamique de la population de Manchots empereurs *Aptenodytes forsteri* de la colonie de l'archipel de Pointe Géologie, Terre Adélie. *C. R. Acad. Sci.* **289**, 157–160.
- Nicol, S., Pauly, T., Bindoff, N. L., Wright, S., Thiele, D., Hosie, G. W., Strutton, P. G. & Woehler, E. 2000 Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* **406**, 504–507.
- Offredo, C. & Ridoux, V. 1986 The diet of Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Adélie Land, Antarctica. *Ibis* **128**, 409–413.
- Park, Y.-H. & Gambéroni, L. 1995 Large-scale circulation and its variability in the south Indian Ocean from TOPEX/POSEIDON altimetry. *J. Geophys. Res.* **100**, 24 911–24 929.
- Park, Y.-H., Roquet, F. & Vivier, F. 2004 Quasi-stationary ENSO wave signals versus the Antarctic Circumpolar Wave scenario. *Geophys. Res. Lett.* **31**, L09315. (<http://dx.doi.org/10.1029/2004GL019806>)
- Percival, D. P. 1995 On the estimation of the wavelet variance. *Biometrika* **82**, 619–631.
- Reid, K. & Croxall, J. P. 2001 Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proc. R. Soc. B* **268**, 377–384. (<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2000.1371>)
- Ridoux, V. & Offredo, C. 1989 The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biol.* **9**, 137–145.
- Scheffer, M. & Carpenter, S. R. 2003 Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 648–656. (<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.002>)
- Spiegel, M. R. 1972 *Theory and problems of statistics*. New York: McGraw-Hill.
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Mysterud, A., Hurrell, J. W., Chan, K. S. & Lima, M. 2002 Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**, 1292–1295.
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K. S., Yoccoz, N. G. & Adlandsvik, B. 2003 Studying climate effects on ecology through the use of climate indices, the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. B* **270**, 2087–2096. (<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2003.2415>)
- Thompson, P. M. & Ollason, J. C. 2001 Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature* **413**, 417–420.
- Torrence, C. & Compo, G. P. 1998 A practical guide to wavelet analysis. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* **79**, 61–78.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389–395.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C. & Barbraud, C. 2003 Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the southern ocean. *Ant. Sci.* **15**, 249–256.
- Wilson, P. R., Ainley, D. G., Nur, N., Jacobs, S. S., Barton, K. J., Ballard, J. C. & Comiso, J. C. 2001 Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **213**, 301–309.
- Zwally, H. J., Comiso, J. C., Parkinson, C. L., Cavalieri, D. J. & Gloersen, P. 2002 Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. *J. Geophys. Res.* **107**, 9.1–9.18.

The supplementary Electronic Appendix is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2004.2988> or via <http://www.journals.royalsoc.ac.uk>.

As this paper exceeds the maximum length normally permitted, the authors have agreed to contribute to production costs.

ELECTRONIC APPENDIX

This is the Electronic Appendix to the article

**Evidence of a shift in the cyclicity of
Antarctic seabirds dynamics linked to climate**

by

Stéphanie Jenouvrier, Henri Weimerskirch, Christophe Barbraud,
Young-Hyang Park and Bernard Cazelles

Proc. R. Soc. B ([doi:10.1098/rspb.2004.2978](https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2978))

Electronic appendices are refereed with the text; however, no attempt is made
to impose a uniform editorial style on the electronic appendices.

ELECTRONIC APPENDIX

We conducted a sliding window correlation of the number of breeding pairs, breeding success and environmental variables to highlighted change in correlation pattern over time. As specified in the Methods, we focused on periods between 2 and 8 years due to the maximum length of demographic time series of 40 years. Therefore, the Pearson's product-moment correlations were conducted for overlapping 7-year intervals incremented by one year and the correlation value of each window was affected to the central year of the window. We tested the sensitivity of the results to the length of the sliding window correlation, and showed that the results are consistent for a window length varying from 5 to 12 years.

From this sliding window correlation analysis we obtained correlation patterns between demographic and environmental parameters (correlation coefficient as a function of year, see figure 4). We also calculated overall correlation coefficients (Table 1), and focus on the significant relationships. We studied the relationships that showed strong change of correlation coefficient sign, i.e. when the sliding window correlation coefficient was outside the confidence intervals calculated with bootstrap methods with time series of the same length than the window. We estimated the probability that observed correlations were obtained by chance alone by bootstrap analyses. We also calculated the probability that each change, called "p_c", characterised by a change of coefficients correlation sign, was obtained by chance by bootstrap analyses. We randomised 1000 times the demographic time series, and calculated for each simulation, each correlation with the untransformed environmental time series that characterise a pattern.

Table A1 : The relationships between the demographic data (figure 1*b* and 2*b*) and the environmental data (figure 3*b*) used in the analyses (i.e. : we removed low frequencies in our time series using a 8-year high-pass Gaussian filter and used the difference between the unfiltered and low-pass filtered times series). The sliding window correlation analysis (figure 4) determined several time period where the responses of population size, and breeding success to environmental variable changed. We defined a change as a change of correlation coefficient sign. During these periods an overall correlation coefficient (r) and its significance by bootstrap methods were calculated. Significant correlations at a 0.10 (*), 0.05 level (**) and 0.01 level (***) are indicated. The significance of the pattern of change was also calculated by bootstrap methods (p_c). SF stands for southern fulmar, SP for snow petrel and EP for emperor penguin.

figure 4	Species	Period	r	p_c
(a)	SF	Negative phase before change	-0.28	0.073
		Positive phase after change	0.10	
	SP	Negative phase before change	-0.38*	
		Positive phase after change	0.09	
(b)	EP	Negative phase before change	-0.12	<0.001
		Positive phase	0.40**	
		Negative phase after change	-0.16	
(c)	SP	Negative phase before change	-0.15	0.015
		Positive phase after change	0.47*	
(d)	SF	Negative phase before change	-0.44**	<0.001
		Positive phase	0.28	
		Negative phase after change	-0.83***	
	EP	Positive phase before change	0.58***	
		Negative phase after change	-0.01	