

**UNIVERSITÉ DE STRASBOURG****ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE****Département de Biologie Polaire – Centre Scientifique de Monaco****THÈSE** présentée par :**Gaël BARDON**soutenue le : **30 septembre 2024**pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de Strasbourg**Discipline/ Spécialité : **Écologie-Éthologie****Réponses individuelles et populationnelles à la  
variabilité spatio-temporelle environnementale d'une  
espèce longévive : le cas du manchot royal,  
*Aptenodytes patagonicus*.**

THÈSE dirigée par :

**Dr. LE BOHEC Céline**

Directrice de recherche, CNRS (IPHC/CEFE) &amp; Centre Scientifique de Monaco

RAPPORTEURS :

**Dr. BESNARD Aurélien**

Directeur d'études, École Pratique des Hautes Études (CEFE)

**Dr. GAMELON Marlène**

Chargée de recherche, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive

AUTRES MEMBRES DU JURY :

**Prof. ALLEMAND Denis**

Professeur, Centre Scientifique de Monaco

**Dr. GEORGES Jean-Yves**

Directeur de recherche, CNRS (IPHC)

## Remerciements

Tout d'abord, je voudrais remercier Céline sans qui évidemment tout ça n'aurait pas pu être possible. Un énorme merci pour l'encadrement mais aussi la liberté que tu as pu m'accorder, pour le soutien et la bienveillance constante. Merci de m'avoir fait suffisamment confiance pour m'envoyer sur le terrain à peine 2 mois après le début de la thèse (puis encore deux fois après, à croire que tu voulais te débarrasser de moi...) et pour continuer à me faire confiance.

Merci aux membres du jury, Marlène Gamelon, Aurélien Besnard, Jean-Yves Georges et Denis Allemand d'avoir accepté d'évaluer cette thèse.

Merci également à Sylvain Moulhérat, Aurélie Coulon et Fred Barraquand pour m'avoir encadré durant mes stages et pour m'avoir guidé vers la recherche. Encore merci à Fred pour ce papier qui a bien fini par sortir !

Un grand merci à Denis pour l'accueil au CSM il y a déjà 4 ans.

Un immense merci à Robin pour tous les conseils, pour l'aide infaillible dans n'importe quel domaine et pour tous les bons moments passés aussi à côté !

Bien évidemment, un très très grand merci à Téo pour les franches rigolades, les tours de vélo, le gîte et le couvert, et un peu le boulot quand même (et comme promis, merci pour le coup de main sur le manuscrit !!). Enorme merci à Lana pour à peu près tout pareil sauf le vélo ! Merci à vous deux pour la bonne compagnie au quotidien !

Des gros mercis à Nina et Flaviaaaa, j'espère qu'un jour, on pourra reformer les Triplettes sur le Marion ! Merci pour tous ces super moments passés à Cro, sur le bateau et après !

Je ne vais quand même pas oublier l'équipe de bio marine du CSM, Camille, Clémence, Ophélie, Kiara, Ben, Guillaume ! Merci à vous pour la bonne ambiance au CSM, la digue du midi (ou du soir) et puis tout le reste ! Spéciale dédicace à Camille qui voulait un paragraphe pour elle toute seule (non mais faut pas abuser quand même !), et qui aura juste le droit à un superbe dessin de mola mola.

Merci aussi à toutes les autres personnes du CSM pour votre bonne compagnie au quotidien.



Merci à toutes les personnes rencontrées dans les TAAF et à toutes celles qui ont pu m'aider sur le terrain ! Un merci particulier aux VSC 137, Arnaud, Elo, Mai et Guillaume ! Merci Arnaud pour cette première campagne, pour la formation et la capture de tous ces cochons ! Enorme merci à Elo pour tout (même pour le cache-nez).

Merci également à la team 58 Marine, Alizette, Maël, Flow, Camille, Maëlle. Bien sûr, sans oublier Mathou et Toto !

A la 59, Yoann, Théo, Thibault, Céline, Natacha, Alex et Nolwenn !

Merci aussi à la team de Ker, particulièrement à Léna, Christophe, Tim, Arthur et Paul.

Merci à Benoit pour ma première formation de manchologue en 2020 et pour les moments plus tard, sur le Marion et à Ker !

Un grand merci aussi à Adélie pour la compagnie à Monaco mais aussi pour ton boulot acharné !

A big thank you to the Neumayer team, Johannes and Lauren, it was great to be there with you! I hope to do a little Skidoo tour with you again one day! Thanks also to Ben for the introduction to Neumayer and your madness about going out in the middle of the storm.

I'll stay in English to thank Dan and Alex for their support on my first paper and in the field.

Pour finir (enfin pas tout à fait), je voudrais remercier toutes les personnes d'« avant ». Les copains et copines de prépa, Alexis, Alexandre, Romain, Pierre, Jean, Aurélie, Manon, Maëlle. Merci à vous pour la bonne ambiance lors de ces deux ans de prépa (il y a fort fort longtemps) mais évidemment pour tout ce qu'il s'est passé ensuite. Hâte de voir à quoi ressemblera le Périfest dans 20 ans !

A l'agro et à la FIF, particulièrement à Vlad, Caramello et Océ, Raph et Roxane, P-A, Nathan, Max et Nono, Ophélie, Laurine, Camille, Laure, Lou, Clém, Virgil et Lily, Juliette, Rems, Romane ! Ça fait beaucoup de monde à remercier individuellement, je ne vais pas écrire un petit mot à chacun et chacune d'entre vous (ça serait trop long) mais sachez que le cœur y est !

Et pour finir, je remercie évidemment toute ma famille qui a toujours été d'une immense bienveillance.

Merci à Maïté, Elie et Maëva pour tout ce qui fait qu'on continue de s'entendre si bien

Merci à ma mère pour ce qu'elle m'a apporté depuis toujours, pour le goût qu'elle m'a donné pour la nature.

Merci à mon père, qui a su garder le sourire jusqu'au bout.

## Publications et communications scientifiques

### Articles en 1<sup>er</sup> auteur

**Bardon, G.**, Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E. M., \*Zitterbart, D. P. & \*Le Bohec, C. (2023). RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods in Ecology and Evolution*, 00, 1–13.

**Bardon, G.**, Barracho, T., Lecomte, N., Durant, J.M., Stenseth, N. C., [...], \*Cristofari, R. & \*Le Bohec, C. Multiannual environmental forcing shapes breeding phenology and success in a subantarctic species. (*prêt à être soumis*)

**Bardon, G.**, Barracho, T., Bonadonna, F., Chatelain, N., Cristofari, R., Durant, J. M., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Lecomte, N., Lenourry, L., Nesterova, A., Trucchi, E., [...], Le Bohec, C. Consequences of pre- and post-fledging environmental conditions in king penguin juvenile survival. (*en préparation*)

### Articles en coauteur

Barracho T., **Bardon, G.**, Choquet, R., Winterl, A., Beaulieu, M., Blanchard, P., Cornet, C. C., Cristofari, R., Raclot, T., Richter, S., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Brucker, M., Zitterbart, D. P., \*Lecomte, N. & \*Le Bohec, C. Declining juvenile survival of Adélie penguins in Antarctica. (*soumis à Science Advances*)

Cristofari, R., Davis, L., Figueroa M. E., Hukkanen, M., Ollikainen, M., Trucchi, E., Fernandes, F., Paciello, E., **Bardon, G.**, Franzenburg, S., Zahn, S., \*Le Bohec, C. & \*Meyer, B. S. Sedentary life leads to accelerated epigenetic aging in King penguins. (*en préparation*)

Fernandes, F., **Bardon G.**, Massa P., Paris, J., Gratton, P., Ancona, L., Gianelli, F., Cristofari, R., Ferrer-Obiol, J., Iannucci, A., Greco, S., Gerdol, M., Carette, P., Paciello, E., [...], \*Le Bohec, C. & \*Trucchi, E. Phenological mismatch as a mechanism of adaptation in a long lived species. (*en préparation*).

Le Scornec, E., Allain, J., **Bardon, G.**, Barracho, T., Chatelain, N., Delord, K., Filippi, D., Ribout, C., \*Le Bohec, C. & \*Barbraud, C. Intrinsic and extrinsic drivers of juvenile survival in Emperor penguins. (*soumis à Polar Biology*)

Robin, J.-P., **Bardon, G.**, Bertile, F., Carette, P., Cillard, A., Lenourry, L., Le Bohec, C. When the King Penguin meets macroplastics: a first case reported in the Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean. (*en révision pour publication dans Marine Pollution Bulletin*)



## Communications orales

**Bardon, G.**, Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E. M., Zitterbart, D. P. & Le Bohec, C. RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. EURING Analytical Meeting & Workshop 2023.

## Poster

**Bardon, G.**, Barracho, T., Lecomte, N., Durant, J.M., Stenseth, N. C., [...], Cristofari, R. & Le Bohec, C. Multiannual environmental forcing shapes breeding phenology and success in a subantarctic seabird. Poster presentation at the XVI International Seabird Group Conference, Coimbra, Portugal.

## Autres communications

Université de Strasbourg : « Analyser en temps quasi réel les données de différentes populations d'animaux. » <https://savoirs.unistra.fr/innovation/rfideep-analyser-en-temps-quasi-reel-les-donnees-de-differentes-populations-danimaux>

CNRS : « L'IA au service du suivi automatique de la faune sauvage ! » <https://www.inee.cnrs.fr/fr/cnrsinfo/lia-au-service-du-suivi-automatique-de-la-faune-sauvage>

Université de Genève : « Vingt mille manchots, émois, émois, émois. » <https://www.unige.ch/campus/155/recherche1/>

## Articles publiés pendant la thèse mais en dehors du sujet de thèse

**Bardon, G.**, & Barraquand, F. (2023). Effects of stage structure on coexistence: mixed benefits. *Bulletin of Mathematical Biology*, 85(5), 33.

Danel, S., **Bardon, G.**, de Franceschi, C., Bureau, L., Barbraud, C., Delord, K., Biro, D. & Bonadonna, F. (2023). Plant consumer innovation in skuas. *Journal of Ornithology*, 1-3.

# Table des matières

Remerciements .....	2
Publications et communications scientifiques.....	4
Table des figures .....	9
Chapitre 1. Introduction .....	11
1.1. Le changement climatique et l’océan Austral .....	12
1.1.a. Changement climatique passé, présent et futur .....	12
1.1.b. Un changement rapide du climat des hautes latitudes.....	13
1.1.c. L’océan Austral .....	16
1.1.d. Des prédictions très incertaines dans un milieu peu étudié .....	18
1.2. Réponses des espèces aux changements rapides de l’environnement .....	20
1.2.a. Stratégies et traits d’histoire de vie.....	20
1.2.b. Impacts des conditions environnementales sur les populations.....	22
1.2.c. Stratégies d’adaptation aux environnements changeants .....	24
1.3. Les suivis à long terme.....	27
1.3.a. Importance des suivis longitudinaux .....	27
1.3.b. Notion de temps d’émergence .....	28
1.3.c. Défis majeurs liés aux suivis à long terme en écologie.....	29
1.3.d. Le cas des oiseaux marins .....	30
1.4. Problématique de la thèse .....	34
1.4.a. Objectifs.....	34
1.4.b. Structure .....	34
Chapitre 2. Concepts et méthodes.....	36
2.1. Le manchot royal .....	37
2.1.a. Description de l’espèce, de son habitat et de sa distribution .....	37
2.1.b. Cycle de reproduction.....	41
2.1.c. Alimentation .....	42
2.1.d. Tendances générales des populations, statut de protection et menaces.....	44
2.2. Importance des fronts pour le manchot royal .....	47
2.2.a. Fronts et ressources de l’océan Austral.....	47
2.2.b. Utilisation du front polaire pour les manchots royaux.....	48
2.2.c. Menaces liées à la disponibilité de proies .....	49
2.3. Méthodes de suivi et sites d’étude .....	50
2.3.a. Radio-identification (RFID).....	50
2.3.b. Colonies d’étude, installations et marquage électronique.....	52

2.4.	Infrastructure logicielle pour le suivi à long terme de populations de manchots .....	55
2.4.a.	Besoin d'un système robuste, fiable et en accord avec les principes FAIR .....	55
2.4.b.	Intégration automatique des données à une base MySQL.....	57
2.4.c.	Sphenotron .....	59
2.5.	Méthodes de modélisation et d'analyses.....	62
2.5.a.	Apprentissage automatique et réseaux de neurones en écologie .....	62
2.5.b.	Méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR) .....	64
2.5.c.	Variables environnementales et prédictions.....	65
Chapitre 3.	Analyse automatique des histoires de vie individuelles de populations de manchots suivis par RFID .....	68
3.1.	Résumé.....	69
3.2.	Publication.....	70
Chapitre 4.	Comment les conditions environnementales pluriannuelles façonnent la phénologie et le succès reproducteur chez un oiseau marin subantarctique.....	99
4.1.	Résumé.....	100
4.2.	Publication.....	101
Chapitre 5.	Conséquences des conditions environnementales avant et après le premier départ en mer des jeunes manchots royaux sur les caractéristiques individuelles et la survie juvénile.....	133
5.1.	Résumé.....	134
5.2.	Publication.....	135
Chapitre 6.	Synthèse et discussion générale.....	170
6.1.	Des nouvelles connaissances sur l'écologie du manchot royal.....	171
6.1.a.	Estimations des traits démographiques et d'histoire de vie grâce à l'apprentissage profond .....	171
6.1.b.	La phénologie et le succès reproducteur.....	176
6.1.c.	La survie.....	179
6.2.	Le manchot royal : une espèce menacée ? .....	181
6.2.a.	Des traits démographiques variables et des effets contrastés de la variabilité environnementale .....	181
6.2.b.	Tendances et prédictions des conditions environnementales dans l'océan Austral.....	185
6.2.c.	Quel avenir pour le manchot royal ? .....	188
6.3.	Limites et perspectives de recherche.....	193
6.3.a.	Poursuivre l'identification et l'analyse des paramètres clés des populations de Crozet et Kerguelen .....	193
6.3.b.	Développer des modèles intégratifs pour comprendre et prédire les trajectoires démographiques des populations .....	196
6.3.c.	Adapter les méthodologies à de nouvelles questions.....	201

Bibliographie .....	205
Annexes .....	247
Annexe A. Declining juvenile survival of Adélie penguins in Antarctica .....	248
Annexe B. When the King Penguin meets macroplastics: a first case reported in the Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean .....	296
Annexe C. Intrinsic and extrinsic drivers of juvenile survival in Emperor penguins. ....	297
Annexe D. The epigenetic cost of modern life: sedentary King penguins live longer, but age faster .....	298
Annexe E. Phenological mismatch as a mechanism of adaptation in a long lived species.....	299

## Table des figures

Figure 1-1. Deux années de records de températures de surface des océans. ....	13
Figure 1-2. Impact des phases positives et négatives du SAM sur la température de surface des océans de l'hémisphère sud. ....	14
Figure 1-3. Trois années records consécutives d'étendue minimale de banquise.....	15
Figure 1-4. Représentation de la vélocité des eaux de surface dans l'hémisphère sud. ....	16
Figure 1-5. Synthèse d'une partie des changements observés dans l'océan Austral en lien avec les changements globaux. ....	18
Figure 1-6. Illustration de l'hypothèse du Match/Mismatch chez la mésange charbonnière Parus Major. ....	23
Figure 1-7. Illustration d'une micro-évolution adaptative chez la chouette hulotte.....	25
Figure 1-8 Cinq espèces d'oiseaux appartenant à cinq ordres distincts.....	31
Figure 2-1. Trois illustrations de manchot royal.....	38
Figure 2-2. Carte de distribution des colonies de manchots dans l'océan Austral. ....	39
Figure 2-3. Deux parties de la colonie de manchots royaux de la Baie du Marin sur l'île de Possession dans l'archipel de Crozet.....	39
Figure 2-4. Cycle de reproduction du manchot royal.....	42
Figure 2-5. Zones d'alimentation connues des manchots royaux de Crozet et de Kerguelen.....	44
Figure 2-6. Illustration de la structure des fronts formant le Courant Circumpolaire Antarctique (ACC). ....	48
Figure 2-7. Exemple de différentes méthodes de fixation de puces RFID.....	51
Figure 2-8. Carte de l'île de la Possession avec les différentes colonies de manchots royaux et site d'étude de la Baie du Marin. ....	53
Figure 2-9. Carte des îles Kerguelen et site d'étude de la colonie de manchots royaux de Ratmanoff. ....	55
Figure 2-10. Exemple d'une partie de protocole rédigée dans le DokuWiki. ....	56
Figure 2-11. Structure simplifiée de la nouvelle version de la base de données MySQL contenant les données collectées depuis 1991 sur les manchots royaux de Crozet et Kerguelen. ....	58
Figure 2-12. Panneau de recherche du Sphenotron.....	59
Figure 2-13. Panneau du Sphenotron représentant un cycle de reproduction.....	60
Figure 2-14. Données associées à un événement (capture, observation, etc.).....	60
Figure 2-15. L'onglet 'Modify Bird' permet de modifier les données de la base de données MySQL à partir de l'interface du logiciel.....	61

Figure 2-16. L'onglet 'Add bird' permet l'ajout de nouveaux individus dans la base de données MySQL.....	61
Figure 2-17. L'onglet 'Import Data' permet l'intégration de données à partir de tableaux CSV directement dans la base MySQL. ....	62
Figure 2-18 Illustration de l'utilisation d'une méthode de visualisation pour comprendre la décision d'un algorithme d'apprentissage profond. ....	64
Figure 6-1. Succès reproducteur âge-spécifique pour chaque cohorte estimé à partir de la classification générée par RFIDeep.....	172
Figure 6-2. Synthèse des résultats de phénologie et succès de reproduction chez le manchot royal en fonction de son statut précoce ou tardif.....	174
Figure 6-3. Cycles de reproduction d'un manchot royal s'étant reproduit en succès 6 fois en 7 ans. ....	175
Figure 6-4. Courbes de performances thermiques de cinq espèces de diatomées formant le phytoplancton de l'océan Austral. ....	184
Figure 6-5. Indice d'Oscillation Antarctique (SAM) entre 1979 et 2024.....	186
Figure 6-6. Conditions météorologiques mensuelles sur l'île de la Possession, Crozet.....	191
Figure 6-7. Représentation du cycle de vie du manchot royal.....	198
Figure 6-8. Taux de croissance asymptotique de la population entre 2007 et 2021. ....	199
Figure 6-9. Outil de comparaison de cycles permettant d'identifier des individus pucés en couple une année donnée.....	203

# Chapitre 1. Introduction



## 1.1. Le changement climatique et l'océan Austral

### 1.1.a. Changement climatique passé, présent et futur

Depuis l'ère pré-industrielle, la température de la surface du globe a connu une hausse significative de 1,1 °C (IPCC, 2023). Ce réchauffement, accompagné par de multiples changements des circulations atmosphériques et océaniques, a des conséquences drastiques sur l'équilibre du climat mondial (Cai et al., 2015; Marshall and Plumb, 2007).

Bien que les changements climatiques soient un phénomène naturel intrinsèque à l'histoire de notre planète, les changements en cours sont extrêmement rapides à l'échelle des temps géologiques (Burke et al., 2018; Diffenbaugh and Field, 2013; Osman et al., 2021). En cause, principalement, des émissions de gaz à effet de serre qui ne cessent de s'accroître dans des sociétés modernes productivistes et consuméristes, et qui dépassent largement la capacité de séquestration du carbone par les océans et la végétation (Friedlingstein et al., 2023).

A l'heure actuelle, des changements majeurs ont lieu au sein de l'atmosphère (World Meteorological Organization (WMO), 2023), des océans (IPCC, 2022; Johnson et al., 2023; Levin and Le Bris, 2015), de la biosphère (Bellard et al., 2012; Convention on Biological Diversity, 2020; Lovejoy and Hannah, 2019; Pecl et al., 2017) et de la cryosphère (IPCC, 2022; Marshall, 2012; Notz and Stroeve, 2016; Zemp et al., 2015). La biodiversité mondiale s'effondre et des perturbations irréversibles ont lieu au sein des écosystèmes (Ceballos et al., 2017; Dias et al., 2019; IPBES, 2019).

Cette augmentation de la température a des conséquences dramatiques sur la biodiversité, et elle est l'une des principales menaces d'extinction des espèces. Actuellement, 41 % des amphibiens, 12 % des oiseaux et 26 % des mammifères sont menacés d'extinction à l'échelle mondiale (Union internationale pour la conservation de la nature, IUCN, 2024).

Selon le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC<sup>1</sup>), cette tendance ne montre aucun signe de ralentissement (Figure 1-1). En effet, quel que soit le scénario d'émission envisagé, le GIEC estime que le réchauffement planétaire atteindra 1,5 °C dès le début des années 2030 (IPCC, 2023).

---

<sup>1</sup> Le GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) est le nom français de l'IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Nous utiliserons donc l'acronyme GIEC dans le texte, l'IPCC sera citée en référence bibliographique.



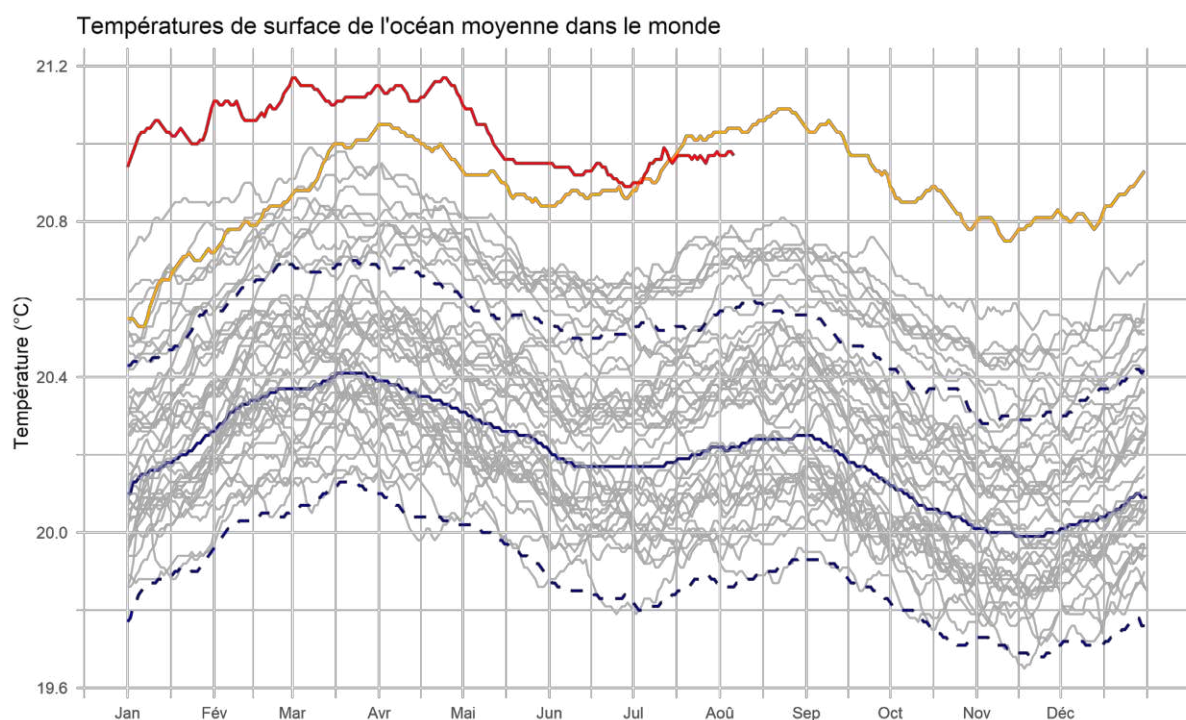


Figure 1-1. Deux années de records de températures de surface des océans. Chaque courbe représente les moyennes quotidiennes de la température de surface des océans (< 2 m) à l'échelle planétaire. Les courbes rouge et orange indiquent les températures durant les années 2023 et 2024 respectivement. Les courbes grises illustrent les températures des années de 1982 à 2022. Les courbes bleues indiquent les moyennes quotidiennes entre 1982 et 2011 (trait plein) et l'intervalle de confiance à 95 % (traits en pointillés). Les données sont issues des interpolations optimales des températures de surface de la mer fournies par la NOAA<sup>2</sup> (Huang et al., 2021).

### 1.1.b. Un changement rapide du climat des hautes latitudes

Les régions polaires sont particulièrement touchées par le changement climatique et connaissent, dans certains secteurs comme la Péninsule Antarctique, le réchauffement le plus rapide de la planète (IPCC, 2022). Les conséquences sont majeures, avec notamment des changements de l'habitat dus à la fonte des glaces, la hausse de fréquence d'événements extrêmes et des perturbations physico-chimiques des océans. Ces régions jouent pourtant un rôle clé dans la régulation du climat mondial par l'effet albédo de la couverture neigeuse (Hall, 2004) mais aussi par leur capacité à stocker le carbone (DeVries, 2014; Terhaar et al., 2021).

L'amplification polaire est un phénomène aggravant le réchauffement rapide des pôles (Lee, 2014; Smith et al., 2019) : une augmentation des températures globales entraîne une réduction de la surface glacée et enneigée, diminuant l'albédo et par conséquent la quantité d'énergie solaire réfléchie, ce qui favorise encore plus la fonte des glaces et des neiges (Hall, 2004), et alimente ainsi ce phénomène

<sup>2</sup> <https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst>

d'amplification. En outre, ces augmentations de flux de chaleur et d'eau contribuent également à une hausse de l'humidité atmosphérique qui favorise l'effet de serre et par conséquent le réchauffement (Graversen and Wang, 2009; Vavrus, 2004).

Alors qu'elle joue un rôle majeur dans l'augmentation des températures de l'ensemble de l'Arctique (Salzmann, 2017; Wang et al., 2021), l'amplification polaire n'existe pas encore dans toutes les régions de l'Antarctique. Le secteur ouest de l'Antarctique est particulièrement touché par un réchauffement rapide et une fonte des glaces (Bromwich et al., 2013), alors que l'Antarctique de l'est ne présente pas ou peu de tendance pour le moment.

Dans l'hémisphère sud, le climat est influencé par l'Oscillation Antarctique ou Mode Annulaire Sud (*Southern Annular Mode*, SAM; Fogt and Marshall, 2020; Rogers and Loon, 1982; Thompson and Wallace, 2000). Ce mode climatique décrit le mouvement nord/sud et la force des forts vents d'ouest qui dominent le sud de cet hémisphère. La variabilité du SAM a de nombreuses conséquences sur le climat lors des phases positives, négatives ou neutres, longues d'une semaine à plusieurs mois. Il existe, cependant, à une échelle plus longue (de l'ordre de la décennie), des changements de régime qui influent sur l'intensité et la longueur de ces phases. Globalement, les phases positives correspondent à une intensification des vents d'ouest et leur décalage vers le sud entraînant une baisse de la pression atmosphérique au sud. Cela engendre un refroidissement du continent Antarctique et des eaux proches du continent mais, au contraire, un réchauffement de la Péninsule Antarctique et des eaux plus au nord (Figure 1-2).

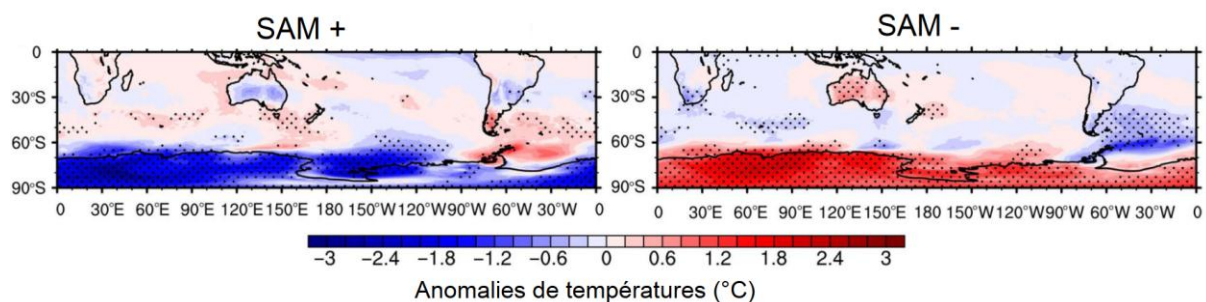


Figure 1-2. **Impact des phases positives et négatives du SAM sur la température de surface des océans de l'hémisphère sud.** Les anomalies de températures sont issues du modèle ERA5 (la cinquième réanalyse globale produite par le Centre européen pour les prévisions météorologiques à moyen terme, ECMWF ; Hersbach et al., 2019). Figure adaptée de Fogt & Marshall (2020).

Au cours des dernières décennies, le SAM a affiché une tendance positive pendant l'été austral (i.e. une augmentation de fréquence et d'intensité des phases positives), qui serait notamment liée au trou et à l'amincissement de la couche d'ozone (Gillett et al., 2013). Ces phases positives prolongées du SAM, sans précédent depuis au moins 600 ans (Abram et al., 2014; Dätwyler et al., 2018) pourraient être à l'origine d'une partie des changements majeurs observés aujourd'hui dans l'hémisphère sud.

Les régions polaires et subpolaires de l'hémisphère sud connaissent aujourd'hui une hausse de la fréquence des événements extrêmes et anormaux (IPCC, 2022). L'étendue de la glace de mer (ou banquise) en Antarctique atteint ses niveaux les plus bas ces trois dernières années (2022-2024) depuis 1978 (Figure 1-3), des vagues de chaleurs extrêmes touchent l'Antarctique de l'est (Wille et al., 2024) et la Péninsule Antarctique (Gorodetskaya et al., 2023). En Arctique, aussi, la banquise atteint des records de faible étendue (Parkinson and DiGirolamo, 2021) et les catastrophes naturelles, telles que les incendies (Hu et al., 2015) ou les inondations (Feng et al., 2021; IPCC, 2022; Rokaya et al., 2018), y sont de plus en plus fréquentes.

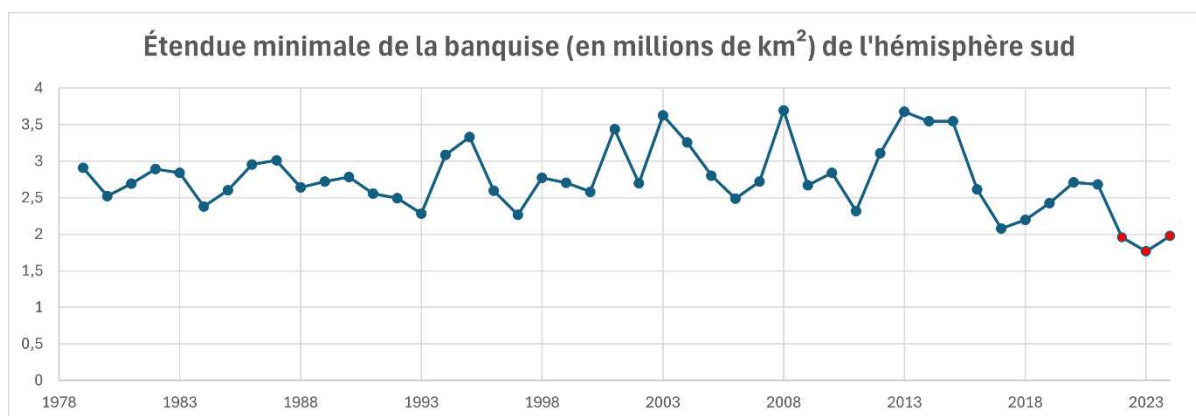


Figure 1-3. **Trois années records consécutives d'étendue minimale de banquise.** Chaque point correspond à la surface minimale de banquise mesurée chaque année (environ fin février) depuis 1979. Les trois points rouges indiquent les années 2022, 2023 et 2024 qui correspondent aux trois années où la banquise a été la moins étendue depuis 1979. Les données sont issues de la NSIDC<sup>3</sup> (Fetterer et al., 2017).

<sup>3</sup> <https://nsidc.org/data/g02135/versions/3>

### 1.1.c. L'océan Austral

L'océan Austral est défini comme étant les eaux bordant le continent Antarctique et s'étendant jusqu'à la latitude 60°S par l'Organisation hydrographique internationale (OHI), bien que dans l'usage, il est souvent étendu jusqu'aux latitudes 40°S, voire 30°S.

L'une des principales caractéristiques océanographiques de l'océan Austral est le courant circumpolaire antarctique (*Antarctic Circumpolar Current, ACC*), le plus grand courant océanique du monde, qui circule dans le sens des aiguilles d'une montre (d'ouest en est), au large (entre 40°S et 65°S) et autour du continent Antarctique, et qui relie les océans Atlantique, Indien et Pacifique (Figure 1-4). Cet océan est donc en contact avec tous les autres, à l'exception de l'océan Arctique, et a, par conséquent, un rôle central dans les échanges de chaleur, de carbone et de nutriments des océans (Lumpkin and Speer, 2007; Talley, 2013).

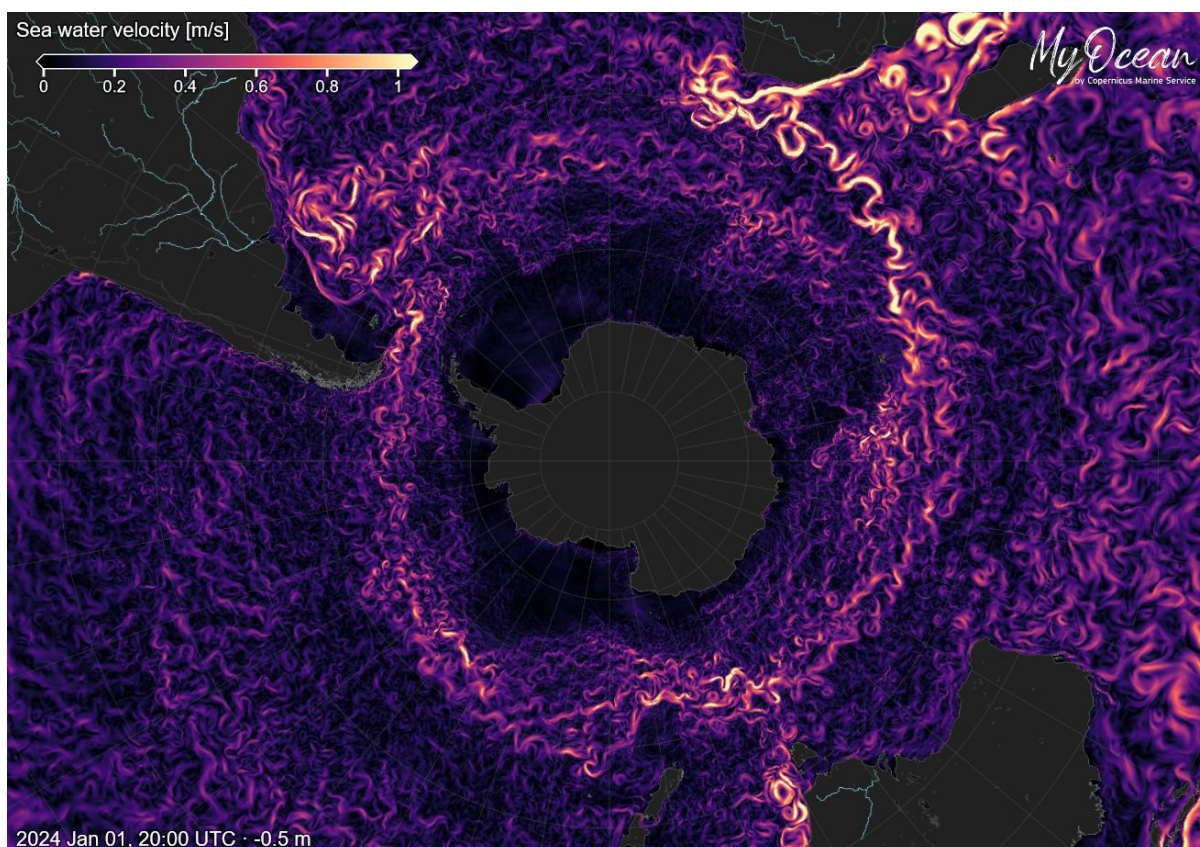


Figure 1-4. Représentation de la vitesse des eaux de surface dans l'hémisphère sud. L'anneau contenant les eaux à forte vitesse entourant le continent Antarctique constitue le courant circumpolaire antarctique (ACC). Données issues de Global Ocean Physics Analysis and Forecast (European Union-Copernicus Marine Service, 2016).



L'océan Austral absorberait à lui seul 40 % du CO<sub>2</sub> d'origine anthropique absorbé par la totalité des océans (Huang et al., 2023), notamment grâce aux remontées d'eaux (*upwelling*) au sud de l'ACC, qui, riches en macronutriments, favorisent une forte productivité primaire. Cependant, comme le souligne le GIEC, durant la période de 1970 à 2017, l'océan Austral (ici défini comme étant la partie au sud de la latitude 30°S) aurait aussi été responsable de 35 à 43 % de la hausse globale de la température des océans en surface (entre 0 et 2 000 m), alors qu'il ne représente qu'environ 25 % de la surface océanique mondiale. Cette proportion serait même supérieure (entre 45 et 62 %) sur la période de 2005 à 2017. Cette absorption disproportionnée dans l'hémisphère sud serait principalement due à la remontée des eaux froides importantes de l'océan Austral, ralentissant le réchauffement des eaux en surface et permettant ainsi un captage plus important de chaleur (Frölicher et al., 2015; Morrison and McC. Hogg, 2013). Elle pourrait également être due à une distribution, majoritairement dans l'hémisphère nord, des aérosols d'origine anthropique, ayant un effet refroidissant sur la planète (Shi et al., 2018; Wang et al., 2016; Williams et al., 2024).

L'accélération du réchauffement des eaux océaniques australes a déjà des conséquences notables sur les dynamiques océaniques, avec, entre autres, une intensification des tourbillons (*eddies*) liés à l'ACC (Patara et al., 2016), une baisse de la circulation profonde (de Lavergne et al., 2014), et une augmentation des activités d'*upwelling* associé à une intensification des vents (Ting and Holzer, 2017). Un bilan des changements de l'océan Austral au cours des dernières décennies est présenté dans la Figure 1-5, adaptée du rapport du GIEC de 2023.

Par sa place centrale dans la régulation des conditions océaniques et climatiques mondiales, l'océan Austral pourrait jouer un rôle majeur dans l'avenir de notre planète. Il est donc essentiel de mieux étudier et de mieux comprendre cet océan, pour prévenir des changements en cours et à venir et de leurs impacts sur les écosystèmes.

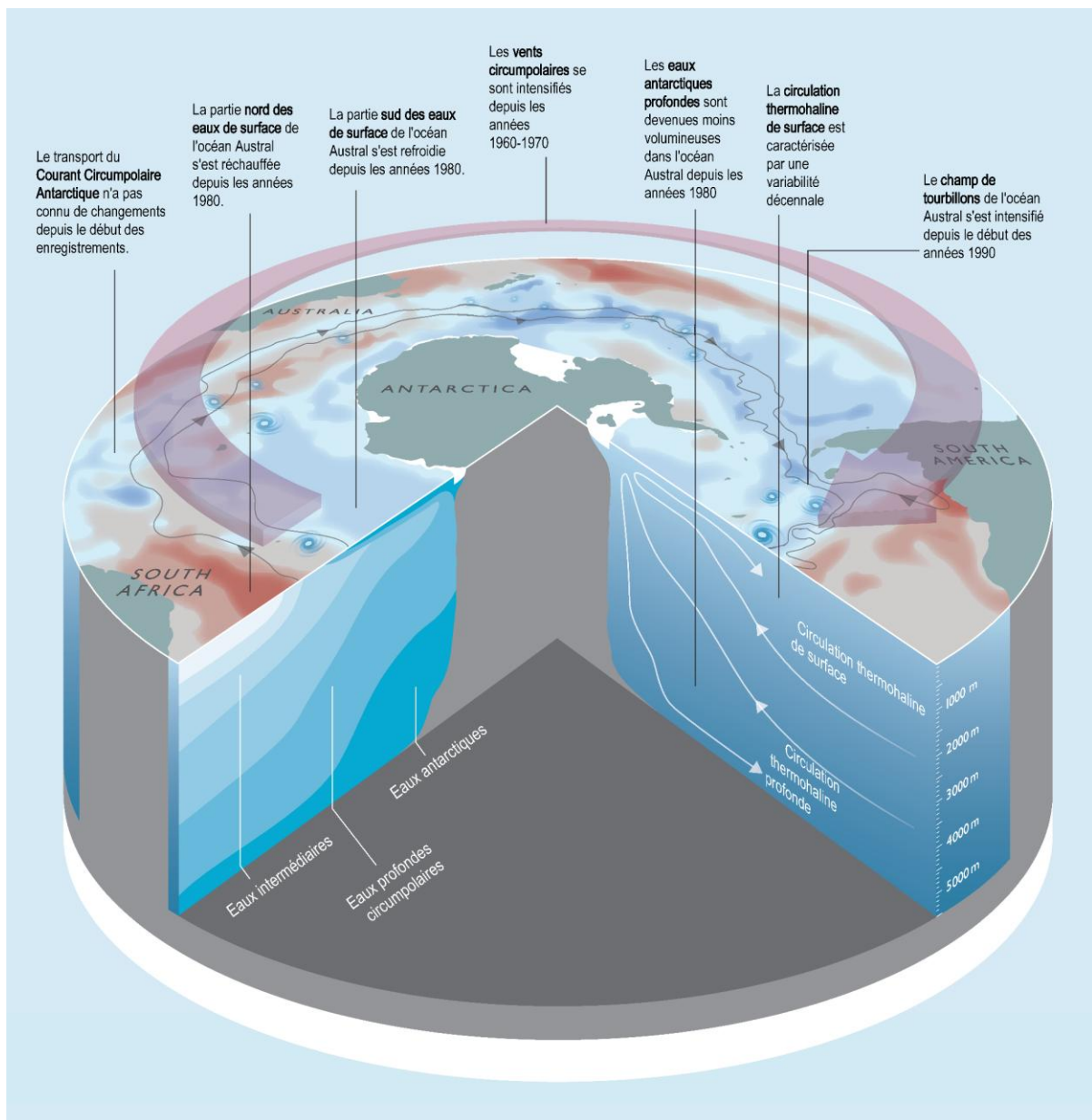


Figure 1-5. Synthèse d'une partie des changements observés dans l'océan Austral en lien avec les changements globaux. Figure adaptée du rapport spécial du GIEC sur l'océan et la cryosphère dans le contexte du changement climatique (IPCC, 2022).

### 1.1.d. Des prédictions très incertaines dans un milieu peu étudié

L'océan Austral est l'océan le plus difficile d'accès compte tenu de son éloignement des terres habitées mais également des conditions en mer souvent difficiles. Ainsi, les campagnes océanographiques sont particulièrement complexes, coûteuses et sont donc rares. Les données disponibles sur cet océan sont ainsi très limitées, à la fois sur ses caractéristiques physico-chimiques mais également biologiques.

La majorité des données disponibles sur cet océan est basée sur l'imagerie satellitaire qui produit, par exemple, une vue globale de la température de surface (SST) et de la concentration de chlorophylle  $a$ , indicatrice de la productivité primaire (Thomalla et al., 2011). Grâce à de nouvelles technologies, l'acquisition de nouvelles données plus précises et plus globales est cependant possible, notamment grâce à l'équipement de mammifères et d'oiseaux marins de capteurs embarqués (*bio-loggers* ; Treasure et al., 2017), qui fournissent près de 90 % des données collectées au sud de 60° de latitude et jusqu'à plusieurs kilomètres de profondeur.

Il reste, cependant, encore beaucoup à apprendre sur les dynamiques de cet océan. Par exemple, la modélisation des processus tourbillonnaires (*eddies*) extrêmement complexes, commence seulement à être résolue (Shi et al., 2021), et constitue toujours une source majeure d'incertitude dans les modèles de projections climatiques de l'océan Austral. La projection des futures circulations de masses d'eau de l'océan Austral du CMIP5 (*Coupled Model Intercomparison Project Phase 5*, Taylor et al., 2012) est, par conséquent, classée en tant que 'faible confiance' par le GIEC.

Une autre manière de mieux comprendre l'océan Austral et ses dynamiques est de s'intéresser aux écosystèmes qui y prospèrent et à leurs réponses face aux fluctuations de l'environnement (Kennicutt et al., 2015). Contrairement à ce qui a souvent été décrit dans la littérature, les réseaux trophiques de l'océan Austral ne sont pas moins complexes que ceux des autres océans (Ducklow et al., 2007; Murphy et al., 2021). En d'autres termes, les écosystèmes de l'océan Austral comprennent une diversité d'espèces allant des phytoplanctons aux prédateurs supérieurs, tels que les manchots, les phoques et les baleines, illustrant une complexité trophique comparable à celle observée dans d'autres systèmes océaniques (Constable et al., 2014). Cependant, les problématiques logistiques liées à l'accessibilité de ces régions demeurent limitantes, rendant les études sur le terrain et la collecte de données en continu particulièrement difficiles. Malgré ces défis, le suivi des processus démographiques des populations de ces écosystèmes offre une opportunité unique pour mieux comprendre cet océan. Par exemple, la variabilité des populations de krill antarctique *Euphausia superba*, au centre des réseaux trophiques de l'océan Austral (Hill et al., 2006), est étroitement liée aux conditions environnementales et climatiques, faisant de cet organisme un bioindicateur crucial (Atkinson et al., 2004). À ce jour, le suivi des écosystèmes de l'océan Austral demeure essentiel, non seulement pour anticiper les changements futurs des espèces peuplant ces écosystèmes, mais aussi pour mieux comprendre et anticiper les dynamiques de cet océan.

## 1.2. Réponses des espèces aux changements rapides de l'environnement

### 1.2.a. Stratégies et traits d'histoire de vie

Le cycle de vie d'un organisme est dicté par un ensemble de caractéristiques individuelles appelées traits d'histoire de vie (Stearns, 1976). Ces traits correspondent notamment à la longévité, la fécondité, la survie, les caractéristiques de la descendance (nombre, taille et sexe ratio) et l'âge à maturité. D'abord développée pour expliquer la grande variabilité de ces traits entre espèces (e.g., pourquoi les individus de certaines espèces vivent longtemps et se reproduisent peu fréquemment, alors que, chez d'autres espèces, les individus vivent peu de temps et se reproduisent à une fréquence élevée ?), la théorie sur l'évolution des traits d'histoire de vie (Stearns, 1992) est basée sur le concept de compromis entre traits : la maximisation de la valeur sélective (*fitness*<sup>4</sup>) d'un individu ou d'une espèce ne peut se faire en optimisant chacun des traits d'histoire de vie de manière indépendante. Par exemple, les traits d'histoire de vie associés à une grande longévité ne sont généralement pas associés aux traits liés à une fécondité importante (le compromis survie-reproduction ; Stearns, 1989). Ces compromis sont considérés comme émergeant de la nécessité de répartir une quantité finie d'énergie entre les différentes fonctions constitutives de la valeur sélective (survie, reproduction, croissance ; principe d'allocation ; Cody, 1966). La façon dont l'ensemble des traits est optimisé, en tenant compte des contraintes énergétiques, environnementales ou phylogénétiques, définit la stratégie d'histoire de vie des individus d'une population et d'une espèce (Stearns, 1989).

Les différentes espèces sont réparties le long d'un continuum de compromis possibles, allant d'espèces dites rapides, avec une durée de vie très courte mais une forte fécondité, à des espèces très longévives, dites lentes, dont la fécondité est faible et la maturité tardive (Stearns, 1977). Ce continuum rapide-lent se retrouve parmi les vertébrés (Beukhof et al., 2019; Bielby et al., 2007; Gaillard et al., 1989), les invertébrés (Bakewell et al., 2020; Blackburn, 1991), ou encore les plantes (Salguero-Gómez et al., 2016). Cependant, la diversité des stratégies d'histoire de vie entre les espèces ne peut être expliquée par un seul axe (Stott et al., 2024; Van de Walle et al., 2023) : des variations supplémentaires peuvent également se situer sur des axes liés au développement, à des schémas de reproduction, ou encore à des schémas de vieillissement.

---

<sup>4</sup> La *fitness* peut se référer à un génotype, un individu, une population ou une espèce. D'une manière générale, la *fitness* est liée à la capacité des organismes à transmettre les gènes qu'ils portent (Barker, 2009).



Sous la pression de contraintes environnementales locales, deux populations d'une même espèce peuvent aussi avoir des stratégies d'histoire de vie différentes. Par exemple, la survie adulte des albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophris* est plus élevée mais sa fécondité plus faible en Géorgie du Sud que dans la population des îles Kerguelen en réponse à une variabilité plus grande des conditions climatiques rencontrées en Géorgie du Sud (Nevoux et al., 2010).

Chez le Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata*, la prédictibilité de l'environnement influence les compromis d'allocation d'énergie entre la survie et la reproduction selon les populations (Cayuela et al., 2016). Chez le Sanglier *Sus scrofa*, un avancement de la date de naissance a été observé en réponse à de fortes pressions de chasse sur certaines populations, et cet avancement était associé à une augmentation de la probabilité de reproduction dès la première année de vie des femelles (Gamelon et al., 2011). Cependant, alors qu'une plus forte mortalité à l'âge adulte de ces femelles de sangliers nées précocement était attendue, celle-ci n'a pas été observée (Veylit et al., 2020), soulignant la complexité des compromis ayant lieu au sein même des populations.

Enfin, les compromis d'histoire de vie et les stratégies sont également variables à l'échelle individuelle. Une population est composée d'individus et de groupes d'individus dont les stratégies peuvent différer, par exemple en fonction de leur sexe. Ainsi, les mâles de nombreuses espèces connaissent un rythme de vie (*pace of life*) plus rapide que celui des femelles (Austad and Fischer, 2016; Bonduriansky et al., 2008). De plus, différentes stratégies d'histoire de vie co-existant au sein d'une même population pourront avoir une même valeur sélective, comme pour le Crapet arlequin *Lepomis macrochirus* chez qui certains mâles adoptent une stratégie de dominance et d'autres une stratégie furtive (Gross et al., 1997), ou chez le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* chez qui les individus peuvent atteindre un pic de succès reproducteur à des âges différents (Kappes et al., 2021). Bien que les différences interindividuelles de stratégies d'histoire de vie puissent être facilement observables car liées à des caractéristiques relativement simples à mesurer (e.g., sexe, âge, taille), la variabilité des stratégies individuelles peut également être "cachée" et uniquement visible en mesurant directement les composantes de la valeur sélective des individus (Cam et al., 2016; Gimenez et al., 2018a).

Un défi majeur reste, néanmoins, l'influence que des processus stochastiques peuvent avoir sur la survie et la fécondité des individus tout au long de leur vie. En effet, il est particulièrement compliqué de différencier des stratégies d'histoire de vie héréditaires, et donc potentiellement adaptatives, de suites de traits semblables à des stratégies mais purement issues du hasard et donc dépourvues de potentiel adaptatif (Cam et al., 2016; Jenouvrier et al., 2022a). Quelle que soit la contribution relative de ces deux scénarios, il est essentiel de considérer la variabilité interindividuelle en termes de traits d'histoire de vie et de contribution démographique lorsque l'on s'intéresse à la dynamique d'une

population (Kendall et al., 2011; Plard et al., 2015). Il apparaît probable que la variabilité individuelle au sein d'une population, combinée à des variations de fréquences des différents types d'individus, détermine la dynamique globale des populations en réponse aux changements environnementaux (Gimenez et al., 2018a; Jenouvrier et al., 2022a; Vindenes et al., 2008).

### 1.2.b. Impacts des conditions environnementales sur les populations

La variabilité des conditions environnementales peut avoir des effets directs ou indirects sur les traits d'histoire de vie des individus d'une population.

Les effets directs sont ceux qui engendrent une réponse directe des organismes, telle qu'une réponse physiologique ou une mortalité. Par exemple, une hausse des températures modifie le sexe-ratio à la naissance des tortues marines en augmentant le ratio de femelles (Laloë et al., 2014), et plus généralement elle impacte la fertilité des mammifères (Hansen, 2009). Les effets directs des événements extrêmes, comme des tempêtes (Marsh and Wilkinson, 1991), des inondations (Shine and Mason, 2004) ou des incendies (Sanderfoot et al., 2022), peuvent aussi se solder par des hausses de mortalité.

Les effets indirects des conditions environnementales sont plus difficiles à décrire et à estimer, car ils mettent en jeu des processus physiques ou biologiques à travers l'écosystème, l'habitat et la population (Paine, 1980; Tylianakis et al., 2008). Au niveau de l'écosystème, l'une des conséquences majeures des changements environnementaux correspond aux modifications d'accès à la ressource trophique pour une espèce. Par exemple, la fonte de la banquise, causée par réchauffement des régions arctiques, est à l'origine d'une diminution de la survie des ours polaires *Ursus maritimus* qui dépendent de cette banquise pour chasser leur proie principale, le phoque annelé *Pusa hispida* (Stirling and Derocher, 2012).

Lorsqu'une espèce dépend d'une autre pour se nourrir, elle est intrinsèquement liée aux conditions environnementales influençant cette dernière. Cela est particulièrement évident dans les interactions proie-prédateur, telles que celles observées dans le système bien documenté du lynx du Canada *Lynx canadensis* et du lièvre d'Amérique *Lepus americanus* (e.g., Yan et al., 2013). Ce phénomène se manifeste aussi dans d'autres types de relations écologiques, comme chez les coraux symbiotiques, chez qui l'augmentation de la température de l'eau provoque l'expulsion des zooxanthelles symbiotiques, entraînant une insuffisance nutritive qui peut aboutir à la mort du corail (Douglas, 2003; T. P. Hughes et al., 2017). Cette dépendance se fait au travers de croissance ou décroissance des tailles de populations, mais également de redistribution géographique ou de changements phénologiques (Bretagnolle and Terraube, 2019; Durant et al., 2007a).

Les plantes et les animaux suivent généralement une saisonnalité dans leurs activités et notamment leurs cycles de reproduction. En effet, il existe souvent une ou plusieurs fenêtres temporelles au cours de l'année qui sont favorables aux espèces, leur offrant des conditions optimales pour leur reproduction ou leur croissance. La perturbation de cette synchronisation entre le cycle biologique des espèces et la phénologie des ressources ou des conditions météorologiques favorables, a été associée à un déclin de nombreuses populations (Iler et al., 2021; Møller et al., 2008). L'importance de cette synchronisation temporelle est bien documentée chez la mésange charbonnière *Parus major*, dont le succès reproducteur dépend de la phénologie de l'abondance de chenilles (Perrins, 1991), qui dépend elle-même des températures au printemps (Visser et al., 2006) et de la phénologie du chêne pédonculé *Quercus robur* (Burgess et al., 2018). La variabilité du succès reproducteur et du recrutement, due à ce mécanisme de synchronisation, est formalisée dans l'hypothèse de 'Match/Mismatch' décrite par Cushing (1969, 1990) et illustrée dans la Figure 1-6.

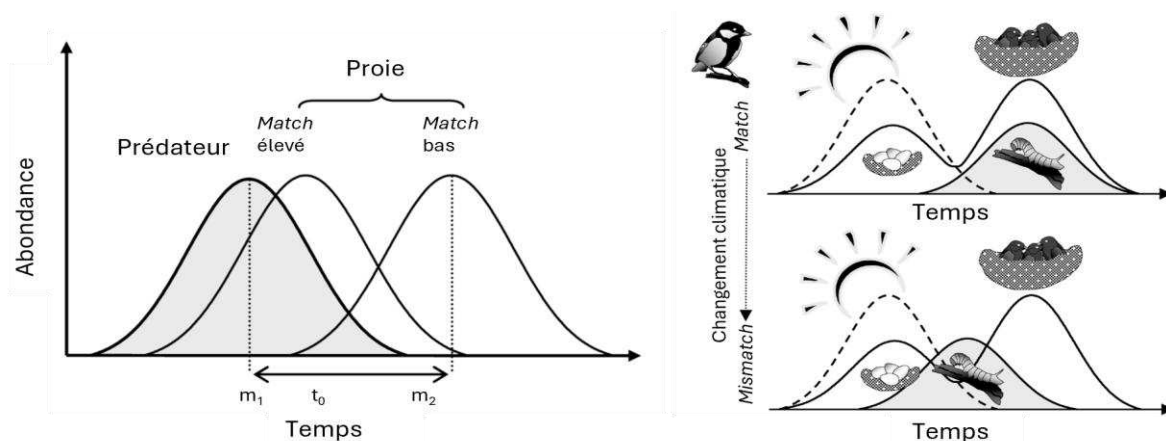


Figure 1-6. **Illustration de l'hypothèse du Match/Mismatch chez la mésange charbonnière *Parus Major*.** A gauche, l'interaction entre deux niveaux trophiques est représentée (proie/prédateur). Lorsque  $m_1$  et  $m_2$ , qui représentent les pics d'abondance des deux populations, sont éloignés dans le temps ( $t_0$  grand), le chevauchement est bas, ce qui entraîne un mismatch. A droite, l'exemple du mismatch engendré par un changement climatique est présenté. Les indices environnementaux (ligne pointillée), qui déclenchent la ponte, ne permettent plus de prédire les conditions environnementales prévalentes lors de la couvaison. Le pic d'abondance de chenilles, proies principales de la mésange charbonnière, n'est alors plus synchronisé avec la couvaison, lorsque les besoins énergétiques des oiseaux sont les plus élevés. Figure adaptée de Durant et al. (2007).

Les changements de disponibilité en ressources peuvent avoir des conséquences supplémentaires sur le réseau trophique, en favorisant, par exemple, la compétition entre deux espèces qui exploitent la même population de proies, comme cela a été observé chez les mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* et charbonnières (Stenseth et al., 2015).

Au-delà de ces effets indirects des modifications des conditions environnementales, il existe des effets intégrés qui correspondent à des réponses se manifestant au sein des populations au travers de mécanismes biologiques plus complexes et/ou plus lents. Par exemple, de mauvaises conditions environnementales au cours du développement et du début de vie peuvent produire des cohortes d'individus dont le succès reproducteur et la survie à l'âge adulte pourront être dégradés (Cam et al., 2003; Lindström, 1999). En revanche, on parle de *silver-spoon effect* lorsque de bonnes conditions au moment de la croissance sont bénéfiques plus tard, au cours de la vie des individus (Grafen, 1988; Van De Pol et al., 2006; Wong and Kölliker, 2014). Par exemple, les poussins nés précocement chez l'ibis nippon *Nipponia nippon* ont de meilleurs taux de survie et de succès reproducteurs au cours de leur vie que les poussins nés plus tardivement (Song et al., 2019).

De tels impacts peuvent avoir des répercussions sur la dynamique de la population sur le long terme (Beckerman et al., 2002; Lindström and Kokko, 2002), comme suggéré chez l'écureuil roux américain *Tamiasciurus hudsonicus* (Descamps et al., 2008).

### 1.2.c. Stratégies d'adaptation aux environnements changeants

Les espèces peuvent répondre et s'adapter aux changements de leur environnement selon trois mécanismes fondamentaux (Catullo et al., 2019; Nogués-Bravo et al., 2018). Une stratégie consiste en un déplacement des populations permettant de suivre les habitats et les ressources favorables à l'espèce (Chen et al., 2011; B. G. Freeman et al., 2018; Lenoir et al., 2020; Lenoir and Svenning, 2015; VanDerWal et al., 2013; Walther et al., 2005). Parmi les nombreux exemples documentés, nous pouvons citer le cas du papillon collier-de-corail *Aricia agestis*, dont l'aire de répartition s'est étendue de 80 kilomètres vers le nord en Grande-Bretagne en une vingtaine d'années (Pateman et al., 2012).

Les deux autres stratégies *in situ* consistent en des changements des traits d'histoire de vie et de comportements de l'espèce et de ses populations locales. Le premier mécanisme est la plasticité phénotypique : les espèces ont la capacité d'exprimer des phénotypes différents, c'est-à-dire des caractéristiques différentes, selon leurs environnements, à partir d'un même génome (Charmantier et al., 2008; Hoffmann and Sgrò, 2011; Pfennig, 2021). Par exemple, chez le scarabée bousier taureau *Onthophagus taurus*, les mâles développent des longues cornes courbées que si les conditions environnementales sont suffisamment favorables (Moczek and Emlen, 1999). Au contraire, la deuxième stratégie *in situ* consiste en des micro-évolutions adaptatives, par une modification des fréquences alléliques dans la population, au travers de la sélection de caractéristiques favorables aux nouvelles conditions (Bradshaw and Holzapfel, 2006; Hoffmann and Sgrò, 2011; Teplitsky and Charmantier, 2019). Par exemple, la chouette hulotte *Strix aluco* a connu une micro-évolution au

cours du 20<sup>ième</sup> siècle en Finlande en réponse au réchauffement climatique, avec une augmentation de la fréquence de morphes bruns plutôt que gris qui étaient auparavant sélectionnés au cours d’hiver neigeux (Figure 1-7; Karell et al., 2011; Teplitsky and Charmantier, 2019).

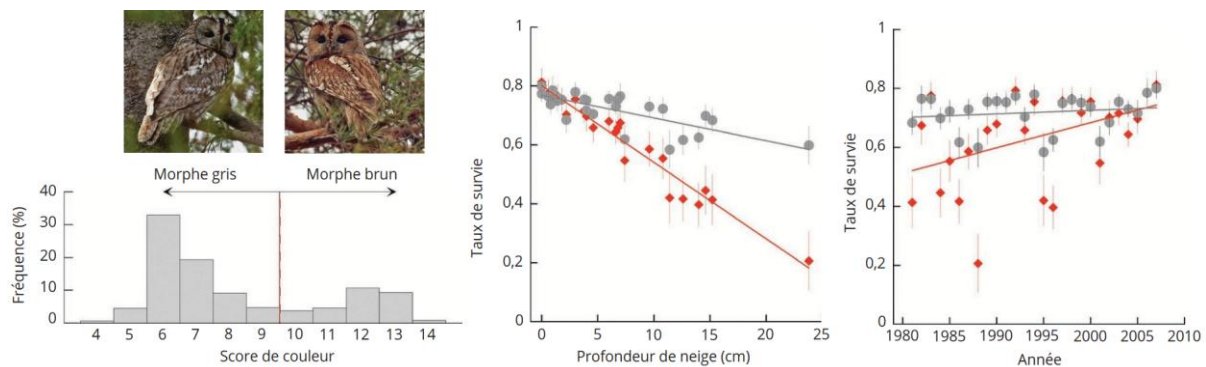


Figure 1-7. **Illustration d'une micro-évolution adaptative chez la chouette hulotte.** Chez la chouette hulotte, la coloration du plumage est indépendante de l'âge et du sexe et est fortement héréditaire. La distribution des scores de couleur est bimodale (à gauche) et permet de définir les morphes gris et bruns. Or, le taux de survie du morphe brun est plus faible en cas de neige abondante (représenté par la couleur rouge sur la figure du centre et de droite), générant une pression sélective forte contre le morphe brun et en faveur du morphe gris (représenté par la couleur grise sur les figures). À cause des changements climatiques, la quantité de neige a diminué dans l'environnement de la population étudiée, diminuant la forte sélection contre le morphe brun (figure de droite) et augmentant rapidement sa fréquence dans la population. Figure adaptée de Karell et al. (2011).

Ces trois mécanismes sont généralement en interaction et peuvent permettre, dans une certaine mesure, aux espèces de s'adapter aux changements de l'environnement. Cependant, alors que les stratégies *in situ* permettent aux espèces de persister dans leur environnement, la stratégie de déplacement peut engendrer des extinctions locales (Cooper et al., 2015; Nogués-Bravo et al., 2018; Panetta et al., 2018; Román-Palacios and Wiens, 2020). Ainsi, une étude menée depuis 1975 sur 200 sites au Mexique et 38 espèces de lézard, montre que 12 % de ces populations ont disparu (Sinervo et al., 2010).

Que ce soit au travers des mécanismes de plasticité phénotypique ou de processus micro-évolutifs, les espèces peuvent donc adapter leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques ou comportementales, pour répondre à de nouvelles contraintes environnementales. A l'échelle de la population, les organismes dont la valeur sélective est favorisée par les changements environnementaux sont préférentiellement sélectionnés, mais cela se produit sur des échelles temporelles multi-générationnelles. La plasticité phénotypique intervient au contraire à l'échelle individuelle et au cours de la vie de l'individu. On distingue généralement la plasticité du développement et la flexibilité phénotypique (Forsman, 2015). La plasticité du développement, qui consiste en une variation irréversible du développement d'un trait en réponse à une condition de

l'environnement, engendre une variabilité globalement fixe après la maturité (par exemple, sur des traits liés à la taille corporelle). La flexibilité phénotypique est, au contraire, réversible et concerne, par exemple, la flexibilité comportementale (Tuomainen and Candolin, 2011), ou encore les changements métaboliques et endocriniens (Hau and Goymann, 2015; Norin and Metcalfe, 2019).

Parmi tous ces mécanismes de réponse à un changement, la capacité des organismes à ajuster leur phénologie de manière appropriée, soit par la plasticité phénotypique, soit par la micro-évolution, constitue un des premiers leviers d'adaptation rapide aux changements environnementaux (Aubry and Williams, 2022; Parmesan and Yohe, 2003). Comme décrit dans la section précédente, la synchronisation entre les besoins du cycle biologique des espèces et l'accessibilité à la ressource trophique et aux conditions météorologiques favorables est fondamentale pour de nombreuses espèces. La flexibilité de la phénologie permet alors aux individus d'une espèce de maintenir cette synchronisation dans une certaine mesure. Chez les vertébrés, la phénologie est dictée par la perception et l'intégration de signaux environnementaux fiables (tels que la photopériode ou la température) qui permettent à un animal d'anticiper des changements prévisibles dans la disponibilité des ressources (Caro et al., 2013; Wingfield, 2015). Lorsque les conditions deviennent imprédictibles, que ces signaux ne suffisent pas aux organismes à ajuster leur phénologie ou que ceux-ci engendrent une réponse mal adaptée à de nouvelles conditions, des pressions sélectives s'exercent sur les traits de phénologie qui s'ajustent au travers de processus micro-évolutifs. Par exemple, chez le moustique *Wyeomyia smithii*, la réponse photopériodique, qui déclenche la fin et le début de la diapause hivernale (contrôlée génétiquement), s'est modifiée : la saison de développement de ce moustique débute plus tôt dans la saison et se termine plus tard en réponse à une baisse de saisonnalité due au réchauffement climatique (Bradshaw and Holzapfel, 2001).

Dans le cas des espèces longévives, la réponse micro-évolutive est lente car elle est par définition multi-générationnelle. Dans le contexte actuel où les changements d'origine anthropique sont exceptionnellement rapides, la majorité des changements phénotypiques observés, notamment au niveau de la phénologie, sont attribués à la plasticité (Merilä and Hendry, 2014). Néanmoins, une étude récente menée sur Sterne pierregarin *Sterna hirundo* a mis en évidence une réponse micro-évolutive liée à un avancement de la phénologie (Moiron et al., 2024). Cette étude a ainsi permis d'illustrer la combinaison de processus plastiques et génétiques dans l'adaptation d'une espèce longévive. Dans cette étude, Moiron *et al.* (2024) concluent alors sur "l'importance de mener des études individuelles à long terme sur les populations naturelles afin d'élucider la diversité des réponses biologiques au changement climatique et, d'une manière générale, de comprendre les schémas sélectifs et la dynamique évolutive des traits phénotypiques dans la nature. "

## 1.3. Les suivis à long terme

### 1.3.a. Importance des suivis longitudinaux

La plupart des études en écologie et en biologie évolutive nécessitent une collecte de données répétée d'un même phénomène ou d'une même mesure sur de longues périodes. Ces suivis longitudinaux, qu'on oppose aux études transversales, offrent ainsi l'opportunité d'estimer des paramètres non observables lors d'une seule occasion de collecte de données (e.g., estimation de taux de survie) et permettent la mise en évidence et l'étude des variations d'un phénomène ou d'un changement de régime (e.g., une tendance de diminution de la surface de la banquise).

Les études à long terme sont ainsi devenues un outil essentiel pour comprendre les dynamiques complexes des écosystèmes en constante évolution (Clutton-Brock and Sheldon, 2010; Cocciardi et al., 2024; Gamelon et al., 2021a; Magurran et al., 2010). Dans le cadre d'études démographiques, nombreux sont les suivis longitudinaux qui s'étendent sur plusieurs décennies, notamment chez les mammifères (Schradin and Hayes, 2017; Smith et al., 2017) et les oiseaux (Clutton-Brock and Sheldon, 2010; Taig-Johnston et al., 2017). Ces suivis démographiques peuvent être réalisés à l'échelle de la population, pour laquelle les individus ne sont pas marqués ou reconnaissables individuellement (Clutton-Brock and Sheldon, 2010) et fournissent des données sur la taille, la structure et la distribution des populations au cours du temps. Cependant, ils ne permettent pas la compréhension fine et l'analyse des mécanismes écologiques et évolutifs à l'origine des changements observés à l'échelle de la population. Au contraire, les suivis réalisés à l'échelle individuelle, pour lesquels les individus sont reconnaissables ou marqués, permettent l'étude des traits et des stratégies d'histoire de vie, et fournissent alors des informations précieuses sur leur variabilité et leurs impacts sur la dynamique de la population (Reinke et al., 2019). Ces études individuelles ont alors le potentiel de déterminer comment une population peut répondre à des changements environnementaux, à la fois d'un point de vue démographique (Frederiksen et al., 2014; Reinke et al., 2019) mais également évolutif (Cocciardi et al., 2024).

L'importance de l'établissement et du maintien des suivis à long terme, qui, pour les régions australes, a été soulignée dernièrement par le comité scientifique de recherche antarctique (*Scientific Committee for Antarctic Research* ou SCAR, Chown et al., 2022), n'est pas une notion récente. En effet, elle était déjà justifiée en 1989 par Franklin, qui écrit "*I believe that ecological scientists have a major responsibility in seeing that this need [sustained ecological research] is fulfilled by expanding, focusing, and stabilizing long-term studies in ecology.*" (Franklin, 1989).

Or, en dépit de cette importance fondamentale, et alors que les séries temporelles les plus longues sont aussi celles qui sont le plus citées et publiées dans des journaux de haut rang, le nombre et l'investissement dans les suivis à long terme en écologie et en environnement est en déclin (Hughes et al., 2017).

L'importance des études à long terme en écologie ne peut être sous-estimée. Elles fournissent des informations précieuses qui peuvent aider à prédire les réponses futures des écosystèmes aux changements environnementaux, et peuvent donc jouer un rôle clé dans la conservation et la gestion des ressources naturelles.

### 1.3.b. Notion de temps d'émergence

Dans le contexte d'études liées aux conséquences du changement climatique, il est nécessaire de collecter des données sur de longues périodes pour pouvoir faire la distinction entre les tendances à long terme et la variabilité naturelle à court-terme du climat. Le concept de "temps d'émergence" est un outil précieux dans ce contexte. Il se réfère au moment où les signaux d'un changement climatique deviennent statistiquement détectables par rapport à la variabilité rapide du climat, c'est-à-dire lorsque le rapport signal/bruit (*signal-to-noise ratio*, SNR) atteint un seuil donné (Hawkins and Sutton, 2012; Li et al., 2017; Madden and Ramanathan, 1980; Rivoire et al., 2024). Par exemple, le temps d'émergence pour détecter une tendance de la température de surface des océans serait de 45 à 90 ans (Keller et al., 2014) et serait de plus de 100 ans pour détecter certains changements s'opérant au sein de l'océan profond (Santer et al., 1995), justifiant ainsi l'importance des suivis à long et très long termes de ces conditions.

La notion de temps d'émergence peut également s'appliquer à l'écologie et à la réponse des populations au changement climatique, elle consiste alors au temps nécessaire pour qu'un signal de l'effet du changement climatique sur un processus écologique émerge de la variabilité naturelle de ce processus (Gamelon et al., 2023; Jenouvrier et al., 2022). Pour des espèces menacées par les changements environnementaux, ce temps d'émergence permet d'identifier à quel moment la population pourrait décliner de façon détectable, voire à quel moment l'espèce pourrait être exposée à un risque anormal d'extinction.

Ce temps d'émergence biologique n'est pas égal à celui des variables climatiques qui les impactent, puisqu'il peut dépendre du type de relation reliant le climat et les traits vitaux (Barraquand and Yoccoz, 2013) et des stratégies d'histoire de vie de l'espèce (Jenouvrier et al., 2022b). Par exemple, dans le cas d'une espèce longévive, le temps d'émergence d'un signal sur la croissance de population est plus court si l'impact d'une variable environnementale touche la survie adulte plutôt que la survie



juvénile (Jenouvrier et al., 2022b). Cet exemple illustre l'importance de connaître finement l'écologie de l'espèce que l'on étudie et de mesurer la variabilité de chaque trait d'histoire de vie, pour estimer précisément le temps d'émergence d'un changement de la croissance de population.

### 1.3.c. Défis majeurs liés aux suivis à long terme en écologie

Les études à long terme en écologie sont confrontées à de nombreux défis budgétaires, logistiques, méthodologiques et réglementaires. Premièrement, elles nécessitent un engagement durable en termes de temps et de ressources, un aspect souvent difficile à maintenir dans un environnement de recherche où les financements sont généralement limités à des périodes inférieures à trois ans (Kuebbing et al., 2018; Lindenmayer et al., 2012). En plus de financement direct, ces suivis peuvent nécessiter et dépendre d'un soutien logistique conséquent, particulièrement pour les sites d'étude situés dans des environnements difficiles d'accès, tels que les régions polaires ou les forêts amazoniennes, et plus généralement pour la plupart des milieux isolés ou éloignés des centres de recherche. Dans de nombreux cas, ces suivis reposent sur le soutien d'institutions publiques ou privées et d'acteurs issus de milieux non académiques. Certains suivis à long terme dépendent donc de parcs naturels, comme c'est le cas d'une étude menée au sein du Parc national du Serengeti (Tanzanie) qui bénéficie des autorisations et du soutien logistique du parc depuis 1999 pour la mise en place d'exclos de pâturage à long terme (Anderson et al., 2007; Mohanbabu and Ritchie, 2022). D'autres suivis dépendent également d'organismes de gestion des milieux naturels, à l'instar des études menées sur les populations de sangliers chassées en France, qui requièrent les autorisations et le soutien logistique de différentes institutions, telles que l'Office français de la biodiversité (OFB), l'Office national des forêts (ONF) et les Fédérations départementales des chasseurs (Cachelou et al., 2022; Gamelon et al., 2021b; Veylit et al., 2020). Dans tous ces cas, la continuité des suivis à long terme peut être compromise par des facteurs externes au financement de l'étude, tels que des changements dans les priorités institutionnelles, des modifications réglementaires, ou des réorientations stratégiques des partenaires logistiques.

La collecte de données à long terme représente en soi un défi majeur de ces suivis. Des changements dans les méthodes de collecte de données peuvent profondément nuire à la qualité des séries temporelles et introduire des biais dans les résultats qui peuvent masquer les processus écologiques. Par exemple, l'effet de l'expérience des expérimentateurs a été souligné dans le cadre d'études qui nécessitent une reconnaissance visuelle de poissons (Thompson and Mapstone, 1997). Ces biais peuvent être dus aux observations faites par les expérimentateurs, mais aussi à des changements de matériel ou des évolutions technologiques. Plus spécifiquement, dans le cadre des recherches et des

suivis mis en place en Antarctique et dans l'océan Austral, Kennicutt et al., (2016) donnent des priorités de recherche et appellent à un développement rapide des méthodologies pour permettre une collecte systématique et à long terme de données clés. Ils décrivent les exigences technologiques prioritaires comme : « i) des systèmes de capteurs améliorés, robustes, *in situ* et à haute résolution pour la surveillance des écosystèmes (incluant la capacité d'étalonnage automatique), ii) des systèmes et véhicules autonomes, polyvalents, pour le suivi continu et à long terme des processus *in situ* (avec des capacités de récupération et de retour des échantillons), iii) des capacités de calcul haute performance pour l'analyse des données massives, iv) des instruments multi-omiques automatisés à grand volume (pour des analyses métagénomiques et bioinformatiques intégrées automatisées *in situ*), et v) une bande passante de grande capacité pour la récolte et l'analyse des données sur site et hors site ».

### 1.3.d. Le cas des oiseaux marins

Les oiseaux marins constituent un groupe d'espèces présent dans tous les océans du monde, depuis les régions côtières jusqu'aux régions pélagiques. Ce groupe d'oiseaux dépend du milieu marin au moins une partie de l'année (Croxall et al., 2012), et il compterait à ce jour 359 espèces vivantes (Dias et al., 2019). Les oiseaux marins appartiennent aux ordres des Sphenisciformes, Procellariiformes, Suliformes, Pelecaniformes, Charadriiformes, Phaethontiformes, et des Anseriformes (Figure 1-8). Ce sont globalement des espèces longévives de niveau trophique supérieur (Schreiber and Burger, 2001).



**Sphenisciforme**  
Gourfou sauteur  
*Eudyptes chrysocome*



**Procellariiforme**  
Albatros fuligineux à dos clair  
*Phoebastria palpebrata*



**Suliforme**  
Cormorans de Crozet  
*Leucocarbo melanogenis*



**Charadriiformes**  
Goéland dominicain  
*Larus dominicanus*



**Pelecaniforme**  
Pélican brun  
*Pelecanus occidentalis*

Figure 1-8 Cinq espèces d'oiseaux appartenant à cinq ordres distincts. Les oiseaux marins appartenant aux ordres des Phaethontiformes et des Anseriformes ne sont pas représentés dans cette figure, ce sont respectivement les Phaétons (ou paille-en-queues) et plusieurs espèces de canards marins telles que l'eider à duvet *Somateria mollissima*. Crédit : Téo Barracho (pélican brun).

Parmi ces 359 espèces, 110 (31 %) sont globalement menacées et 40 (11 %) sont quasi-menacées d'après la liste rouge de l'UICN (IUCN, 2024), ce qui fait de ce groupe l'un des plus menacés parmi les oiseaux (Croxall et al., 2012). Les trois causes majeures de menaces sont les espèces invasives (notamment le rat noir *ratus ratus* et le chat domestique *felis domesticus*) qui constituent des prédateurs non naturels des oiseaux marins, les prises accessoires des bateaux de pêche, puis le changement climatique et l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes associée (Dias et al., 2019). Par conséquent, près de la moitié des espèces d'oiseaux voit actuellement sa population décliner (Dias et al., 2019).

Situés au sommet des réseaux trophiques, ces prédateurs supérieurs constituent des indicateurs reconnus des conditions de l'environnement marin et de l'état de santé des écosystèmes marins (Durant et al., 2009; Hazen et al., 2019; Parsons et al., 2008; Piatt and Sydeman, 2007). En effet, les perturbations survenant sur les différents échelons trophiques sont répercutées et intégrées par ces espèces (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Montevicchi, 1993). De plus, ces espèces sont généralement coloniales, fidèles à leur site de naissance et de reproduction, et nichent à terre lors de

la saison de reproduction. Il est donc particulièrement aisé de mettre en place des suivis longitudinaux de ces populations et de récolter des données pendant leur saison de reproduction.

En dépit de l'intérêt fondamental et de conservation qu'offre l'étude de ces espèces bioindicatrices, et de la facilité relative de les suivre, certaines étapes de leur cycle de vie et certains traits d'histoire de vie restent toujours mal documentés (Orgeret et al., 2022). Par exemple, la variabilité de la mortalité juvénile, durant les semaines ou les mois qui suivent l'envol, constitue l'une des causes majeures de la variabilité de la croissance des populations (Gaillard et al., 1998; Genovart et al., 2018). En effet, la survie juvénile est l'un des traits vitaux les plus impactés par les conditions environnementales chez les oiseaux marins (Votier et al., 2008), et paradoxalement il reste l'un des moins connus (Beauchamp, 2023). Cela en fait un des paramètres prioritaires à étudier pour comprendre comment les changements environnementaux affectent la dynamique des populations. Le stade adulte reproducteur est souvent mieux documenté, car il n'exige pas nécessairement le marquage des individus dès la naissance et son étude est facilitée par une mobilité généralement réduite comparée aux juvéniles. Cependant, l'exploration de la variabilité de la survie adulte et des mécanismes sous-jacents de cette hétérogénéité (liés, par exemple, aux coûts de la reproduction) restent encore limités, alors qu'ils jouent un rôle essentiel dans la dynamique des populations (Benton et al., 2006). La sénescence, qui affecte la survie et le succès reproducteur des individus en fin de vie (Caughley, 1966; Gaillard and Lemaître, 2020; Monaghan et al., 2008), est difficile à estimer chez les oiseaux marins : leur grande longévité nécessite en effet de longs suivis longitudinaux et le marquage d'un nombre conséquent d'individus pour être à même de travailler sur ces processus (Nisbet, 2001; Nussey et al., 2008). Pourtant, les différents patrons de sénescence pourraient représenter une part importante de la variabilité interindividuelle que l'on observe chez les oiseaux marins (Berman et al., 2009; Fay et al., 2018).

Même si certains aspects des cycles de vie des oiseaux marins restent encore mal compris, l'impact des fluctuations environnementales sur ces espèces est bien documenté (Orgeret et al., 2022; Sydeman et al., 2015). Les conditions environnementales influencent tant la reproduction que la survie des oiseaux marins (Sandvik et al., 2012). Cependant, leurs effets se manifestent souvent de manière indirecte à travers le réseau alimentaire, en modifiant l'abondance et/ou la disponibilité des proies, plutôt qu'en agissant directement sur les individus eux-mêmes (Durant et al., 2005). Par conséquent, il existe généralement un décalage temporel entre une modification survenant au sein de l'environnement et la réponse des traits d'histoire de vie. Par exemple, on observe un décalage d'un an entre une phase positive du SAM et son impact négatif sur la survie adulte du pétrel antarctique *Thalassoica antarctica* (Descamps et al., 2016). Ce décalage se manifeste également à l'échelle de la dynamique globale des populations, comme chez le manchot Adélie, dont l'abondance

est influencée par des facteurs environnementaux apparus 1 à 6 ans auparavant (Chen et al., 2020). Cela pose un défi majeur pour identifier les variables environnementales pertinentes et déterminer les fenêtres temporelles et spatiales les plus susceptibles d'affecter les populations d'oiseaux marins. Encore largement méconnus jusqu'au milieu du siècle dernier, les comportements en mer et les aires d'alimentation des oiseaux marins sont désormais mieux compris, et ces informations jouent un rôle essentiel dans l'identification des variables environnementales pertinentes. L'évolution des capteurs embarqués (ou *biologgers*, Block, 2005; Bograd et al., 2010; Ropert-Coudert et al., 2009; Williams et al., 2020) a considérablement facilité l'accès à ces données, en permettant la collecte d'informations détaillées sur les individus et leur environnement, même loin des sites de reproduction (Beltran et al., 2024; Brisson-Curadeau et al., 2017). Ces dispositifs fournissent des données précieuses, telles que la position géographique, l'accélération, la fréquence cardiaque, ainsi que les conditions environnementales comme la température extérieure et la pression. Il peut ainsi être inféré, par exemple, les zones d'alimentation préférentielles et de bonne qualité (Warwick-Evans et al., 2015), la capacité individuelle à capturer des proies (Brisson-Curadeau et al., 2021; Manco et al., 2022) ou encore l'utilisation de l'habitat des juvéniles (Houstin et al., 2022; Orgeret et al., 2019).

Plus spécifiquement dans l'océan Austral, on compte environ 60 espèces d'oiseaux marins, nichant sur les îles subantarctiques et antarctiques, ou sur le continent Antarctique (De Broyer and Danis, 2011). Ils appartiennent principalement aux ordres des Sphénisciformes (Manchots et Gorfou) et Procellariiformes (Pétrels, Océanites et Albatros). Comme les oiseaux marins à l'échelle du globe, les oiseaux marins de l'océan Austral sont menacés par les activités anthropiques (Bestley et al., 2020) : prises accessoires de pêche (Barbraud et al., 2012; Clay et al., 2019), espèces introduites invasives (Barbraud et al., 2021; Dilley et al., 2016; Perez-Correa et al., 2020) pollution (Blévin et al., 2013; Fromant et al., 2016; Wilcox et al., 2015), épidémies (Barbosa and Palacios, 2009; Bennison et al., 2024; León et al., 2024), et bien sûr changements climatiques (Barbraud et al., 2012, 2011; Bestley et al., 2020; Krüger et al., 2018).

## 1.4. Problématique de la thèse

### 1.4.a. Objectifs

Mon projet de thèse s'ancre au sein d'un programme de suivis à long terme d'un oiseau marin polaire : le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*. Un des objectifs majeurs de ces suivis mis en place dans les îles subantarctiques de Crozet et de Kerguelen est de fournir des prédictions démographiques fiables dans le contexte du changement climatique. Cela passe par une compréhension des mécanismes spatio-temporels sous-jacents à la dynamique des populations, et notamment d'identifier les traits démographiques et les compromis entre les différents traits d'histoire de vie sensibles aux changements environnementaux.

Ainsi, les objectifs principaux de mon projet de thèse peuvent être synthétisés en trois points :

- Développer des nouvelles méthodes de suivis et d'analyses pour améliorer notre capacité à collecter des données de qualité et à traiter des jeux de données massifs et complexes au moyen d'outils d'analyse performants.
- Assurer une connaissance fondamentale du manchot royal - de son écologie au sens large et, plus spécifiquement, de ses traits phénotypiques et démographiques et de leurs tendances - via des méthodes non biaisées.
- Déterminer l'influence des variations environnementales actuelles sur les traits phénotypiques et démographiques, à l'échelle de la population, pour fournir un état des lieux des menaces qui pèsent sur les populations et anticiper leurs tendances.

### 1.4.b. Structure

Cette thèse s'articule autour de trois chapitres écrits sous forme d'articles scientifiques publiés (Chapitre 3), prêts à être soumis (Chapitre 4) ou en préparation (Chapitre 5).

Le Chapitre 2 présente les méthodes et les concepts nécessaires à la compréhension de la thèse. Une partie des méthodes présentées dans ce chapitre a été développée au cours de la thèse, notamment dans le cadre du suivi à long terme et des problématiques liées à la gestion des données.

Le Chapitre 3 est présenté sous la forme d'un article scientifique. Il a été publié dans le journal *Methods in Ecology and Evolution* (Bardon et al., 2023). Cet article méthodologique expose un processus d'analyse des données issues du marquage électronique des individus et présente son application sur la population de manchots royaux suivis électroniquement à Crozet. Cette méthode, construite pour être applicable dans un large spectre d'études basées sur la technologie RFID (Radio

Frequency Identification), nous a permis de générer un jeu de données exceptionnel sur la reproduction des manchots royaux, dont dépend une partie des analyses des chapitres suivants.

Le Chapitre 4 est une étude de la phénologie et du succès reproducteur des manchots royaux de Crozet, dont les estimations ont été obtenues grâce à la méthode présentée dans le Chapitre 3. Le premier objectif de cette étude a été de mettre en évidence le lien entre la phénologie et le succès reproducteur, ainsi que leurs tendances au cours des 25 dernières années. À partir de ces tendances et de la variabilité interannuelle résiduelle, le deuxième objectif a été d'identifier quelles variables océaniques et climatiques pourraient influencer ces traits et à quelle échelle temporelle. Une attention particulière a été de prendre en compte les délais possibles entre les fluctuations environnementales et la réponse de la population.

Le Chapitre 5 s'intéresse à un autre trait d'histoire de vie du manchot royal : la survie juvénile. À l'aide des données de détection (RFID) issues des colonies de Crozet et de Kerguelen, nous avons estimé les probabilités de survie des juvéniles lors de leur première année en mer. Nous utilisons la méthode de capture-marquage-recapture (CMR) afin de prendre en compte l'imperfection de recapture chez les jeunes individus. L'objectif de cette étude a été d'identifier les déterminants de cette survie juvénile. Nous avons donc examiné l'influence des conditions environnementales en mer, des caractéristiques individuelles (e.g., sexe et biométrie) et de la colonie (e.g., phénologie et succès reproducteur) sur ce paramètre vital.

Enfin, le Chapitre 6 offre une synthèse et une discussion des résultats obtenus au cours de la thèse. Il présente également des résultats préliminaires issus de nouvelles analyses en lien avec les chapitres précédents, ainsi que les perspectives de recherche.

## Chapitre 2. Concepts et méthodes





## 2.1. Le manchot royal

### 2.1.a. Description de l'espèce, de son habitat et de sa distribution

Le manchot<sup>5</sup> royal *Aptenodytes patagonicus* est un oiseau marin de la famille des Spheniscidae<sup>6</sup>. Il fait partie du genre *Aptenodytes* (du grec apteno- "sans ailes" et -dytes "plongeur") qui compte aujourd'hui les deux plus grandes espèces vivantes de manchots : le manchot royal qui mesure environ 90 cm de haut et pèse en moyenne entre 12 et 16 kg en début de reproduction (Gauthier-Clerc et al., 2001), derrière le manchot empereur (*A. forsteri*) atteignant 120 cm pour 35 à 40 kg pour le mâle et 28 à 32 kg pour la femelle en début de reproduction (Prévost, 1961).

L'espèce a été décrite pour la première fois par J.F. Miller en 1778 (Figure 2-1), et les premières connaissances de son écologie proviennent des études menées dans les années 1960 et 1970 en Géorgie du Sud (Stonehouse, 1960) et dans l'archipel de Crozet (Barrat, 1976).

Il n'existe pas de dimorphisme sexuel marqué chez le manchot royal, le mâle est juste légèrement plus grand en moyenne (Bost et al., 2013). L'espèce porte des tâches auriculaires oranges en forme de gouttes qui s'amincissent en un fin collier jusqu'aux plumes orange du haut de la poitrine (Figure 2-1). Ses plumes dorsales, gris-sombres aux reflets bleutés-argentés et ventrales blanches, lui confèrent une étanchéité, une isolation thermique, et participent à son excellent hydrodynamisme (Enstipp et al., 2017; Williams et al., 2015). Nu à la naissance, le poussin acquiert un duvet marron au cours des deux premières semaines après l'éclosion, qu'il gardera jusqu'à sa première mue (11 mois plus tard) lors de laquelle il développe des plumes adultes et des tâches auriculaires plus pâles que celles des adultes matures (Nicolaus et al., 2007).

---

<sup>5</sup> Mathurin-Jacques Brisson écrit en 1760 : "Manchot, nom que j'ai donné aux oiseaux de ce genre à cause de la brièveté de leurs ailes". Ornithologie Ou Méthode Contenant La Division Des Oiseaux En Ordres, Sections, Genres, Espèces & leurs Variétés. Tome VI. p.96

<sup>6</sup> Du grec sphêniskos signifiant « petit coin », probablement en lien avec la forme de l'aileron des manchots qui ressemble à un coin permettant de fendre le bois (Jobling, 2010). Cette famille comporte 18 espèces de manchots et gorfous, appelées sans distinction "penguins" en anglais.



Figure 2-1. **Trois illustrations de manchot royal.** L'illustration de gauche est le dessin réalisé J.F. Miller en 1778 pour décrire un adulte. Au centre, un adulte de la colonie de Ratmanoff, îles Kerguelen. À droite, un poussin d'environ 10-11 mois de la colonie de la Baie du Marin, île de la Possession, archipel de Crozet.

Les manchots royaux sont des oiseaux marins coloniaux qui se reproduisent aux latitudes subantarctiques (45°S à 55°S ; Figure 2-2), proches du front polaire qui marque la limite de l'océan Austral avec les autres océans du globe. Des colonies sont aujourd'hui uniquement présentes dans 7 archipels subantarctiques (Bost et al., 2013) - à l'exception de la petite colonie de la Baie Inutile en Terre de Feu (Bahía Inútil, Tierra del Fuego) récemment installée mais qui ne compte que quelques centaines d'individus reproducteurs (Gherardi-Fuentes et al., 2019; Pütz et al., 2021). Les colonies, actives tout au long de l'année, s'établissent sur des plages sablonneuses, en bas de pentes caillouteuses, ou parfois entre la végétation en forme de touradon typique des îles australes (voir Figure 2-3, et Figure 5 de Bost et al., 2013).

À l'heure actuelle, la population mondiale, globalement bien documentée, est estimée à ~1,6 millions de couples reproducteurs (Barbraud et al., 2020; Bost et al., 2013; Figure 2-2), dont ~700 000 au sein des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), dans les archipels de Crozet et Kerguelen (Figure 2-2). Ce chiffre pourrait être sous-estimé étant donné qu'il ne prend pas en compte les couples en échec en début d'incubation (Bost et al., 2013). Les principales estimations des traits d'histoire de vie des manchots royaux publiées dans la littérature sont synthétisées dans le Tableau 2-1.

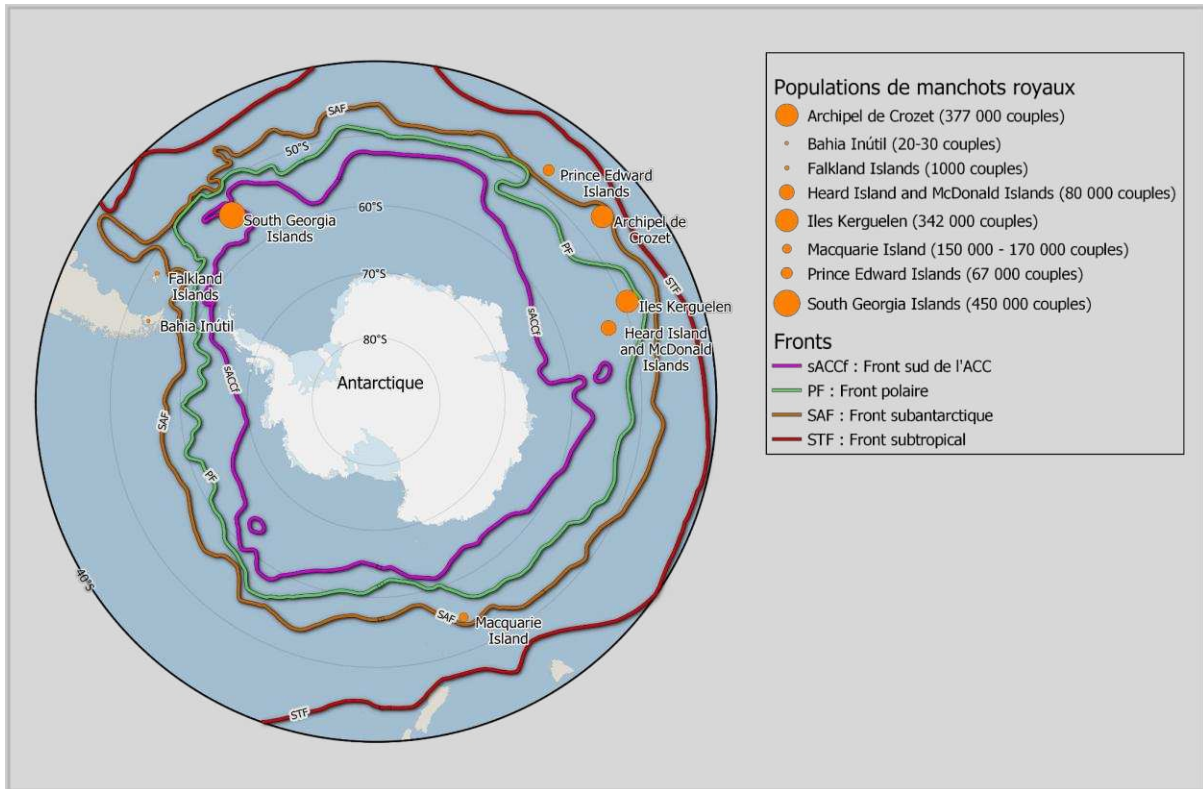


Figure 2-2. Carte de distribution des colonies de manchots dans l'océan Austral. Les emplacements des fronts ont été extraits des ensembles de données Quantarctica (Matsuoka et al., 2021) et représentent leur position moyenne dans la deuxième moitié du 20<sup>ème</sup> siècle. Les tailles de colonies sont issues de : Bahia Inutil : Pütz et al., 2021; archipel de Crozet et îles Kerguelen : Barbraud et al., 2020 ; îles Falkland, Macquarie, Prince Edward et South Georgia : Bost et al., 2013.



Figure 2-3. Deux parties de la colonie de manchots royaux de la Baie du Marin sur l'île de Possession dans l'archipel de Crozet. À gauche, les reproducteurs s'établissent sur une pente caillouteuse et autour de la végétation bordant la colonie. À droite, ils sont situés sur une plage sablonneuse.

Tableau 2-1. Synthèse des principales estimations des traits vitaux du manchot royal publiés dans la littérature. <sup>a</sup> Cette étude distingue deux estimations de la survie adulte pour les années favorables (97,7 %) et les années défavorables (qui fluctuent entre 68 % et 82 %). <sup>b</sup> Le succès reproducteur précoce est estimé dans cette étude pour les individus en échec l'année précédente (50,8 ± 4,4 %) ou pour les non-reproducteurs (60,2 ± 3,5 %). <sup>c</sup> Dans cette étude, 449 adultes ont été marqués au cours des 8 années de l'étude, mais le détail du nombre de cycles de reproduction précoces et tardifs n'est pas donné. <sup>d</sup> Les marquages de poussins ont été réalisés en 1969, 1970 et 1971, mais leurs taux de retour ont été estimés par des recaptures pendant 11, 10 et 9 ans, respectivement.

Trait vital	Estimation	Lieu	N	Durée de l'étude	Principales limites	Référence
Survie adulte	90,6 % [77,5 - 98,4 %]	Crozet	449	9 ans (1998 - 2006)	Adultes d'âge non connus	(Le Bohec et al., 2008)
Survie adulte	90,7 ± 1,8 %	Crozet	256	4 ans (1975 - 1978)	Effets du baguage alaire	(Weimerskirch et al., 1992a)
Survie adulte	95,2 ± 3,7 %	Crozet	111	3 ans (1988 - 1990)	Effets du baguage alaire	(Weimerskirch et al., 1992a)
Survie adulte	97,7 % ; 68 % - 82 % <sup>a</sup>	Géorgie du sud	200	5 ans (1991 - 1995)	Effets du baguage alaire	(Olsson and Van Der Jeugd, 2002)
Survie juvénile	40,3 % ; 49,4 % ; 50,1 %	Crozet	230 ; 83 ; 92	3 ans <sup>d</sup> : 1969 - 1971)	Effets du baguage alaire ; Hypothèse survie 2-3, 3-4 équivalente à la survie adulte	(Weimerskirch et al., 1992a)
Taux de retour juvénile	77 % [68 - 87 %]	Crozet	2375	7 ans (1999-2005)	Ne permet pas l'estimation de la survie âge-spécifique	(Saraux et al., 2011b)
Taux de retour juvénile	47 %	Géorgie du Sud	55	4 ans (1990 - 1994)	Effets du baguage alaire, petit échantillon	(Olsson, 1997)
Succès reproducteur moyen	30,6 %	Crozet	128381	3 ans (1986-1989)	Suivi à l'échelle des colonies de l'île de la Possession (comptages)	(Weimerskirch et al., 1992a)
Succès reproducteur moyen	22 %	Crozet	890	3 ans (1991-1993)	Effets du baguage alaire	(Jiguet and Jouventin, 1999)
Succès reproducteur moyen	44 %	Crozet	160	11 ans (1998-2008)	Petit échantillon, pas de distinction précoce/tardif	(Saraux et al., 2011a)
Succès reproducteur moyen	46 %	Île Heard	1672	1 an (1987)	Une seule année, estimation extrapolée de la survie hivernale	(Van Den Hoff and Copley, 1993)
Succès reproducteur précoce	60,2 ± 3,5 % ; 50,8 ± 4,4 % <sup>b</sup>	Crozet	449 <sup>c</sup>	8 ans (1998 - 2005)	Adultes d'âge non connu	(Le Bohec et al., 2007)
Succès reproducteur tardif	4,7 ± 1,3 %	Crozet	449 <sup>c</sup>	8 ans (1998 - 2005)	Adultes d'âge non connu	(Le Bohec et al., 2007)
Succès reproducteur tardif	1,6 %	Île Marion	60	8 ans (1984 - 1991)	Effets du baguage alaire	(van Heezik et al., 1994)
Succès reproducteur tardif	0 %	Géorgie du sud	79	4 ans (1991-1994)	Effets du baguage alaire	(Olsson, 1996)
Âge de 1 <sup>ère</sup> reproduction	5,9 ± 1,5	Crozet	54	4 ans (1975 - 1978)	Effets du baguage alaire	(Weimerskirch et al., 1992a)
Âge de 1 <sup>ère</sup> reproduction	0,1 % à 2 ans ; 1,8 % à 3 ans ; 5,7 % à 4 ans	Crozet	1835	7 ans (1999-2005)		(Saraux et al., 2011b)

### 2.1.b. Cycle de reproduction

Le cycle de reproduction du manchot royal s'étend sur 12 à 14 mois (Barrat, 1976; Stonehouse, 1960; Figure 2-4), ce qui en fait l'un des plus longs connus chez les oiseaux, suivi de près par l'albatros hurleur *Diomedea exulans*. Ce cycle débute au début de l'été austral, typiquement en novembre pour les individus qui ne se sont pas reproduits l'année précédente ou ceux qui ont échoué précocement. A leur arrivée sur la colonie, les oiseaux engagent une période de parades nuptiales, qui dure en général quelques jours (Weimerskirch et al., 1992a). Une fois le partenaire sélectionné, les copulations ont lieu, et l'œuf unique est pondu en moyenne 14 jours après l'arrivée à la colonie (Descamps et al., 2002). La femelle part ensuite se réalimenter en mer pour une première période d'environ 10 et 20 jours. Mâles et femelles alternent alors leur présence à terre pour assurer la période d'incubation (de  $53,8 \pm 1,5$  jours en moyenne ; Weimerskirch et al., 1992), puis de couvaison des jeunes poussins jusqu'à leur émancipation thermique environ un mois après l'éclosion (Weimerskirch et al., 1992a). Les poussins laissés seuls sur la colonie forment alors des crèches (Le Bohec et al., 2005), en attendant le retour de leurs parents partis en mer à la recherche de nourriture. Les parents enchaînent des retours rapides à la colonie (souvent inférieurs à 24 h, suivis de plusieurs jours en mer) pour nourrir leur poussin jusqu'à l'hiver austral (de juin à août), durant lequel le poussin est contraint de jeûner sur de longues périodes (Saraux et al., 2012). Après ce jeûne hivernal, les parents reprennent une phase de nourrissage intensif constituée de périodes en mer de plusieurs jours et de retours brefs à la colonie, permettant à leur poussin d'emmagasiner suffisamment d'énergie pour réaliser sa première mue et constituer son plumage immature imperméable (Corbel et al., 2009). Entre novembre et janvier, après environ 3 à 4 semaines de mue et un arrêt du nourrissage des parents (Corbel et al., 2009), le jeune manchot quitte la colonie pour la première fois pour son premier voyage en mer. Les parents peuvent alors reconstituer leurs réserves d'énergie en mer et revenir à terre pour réaliser leur mue, qui précède une nouvelle saison de reproduction (Weimerskirch et al., 1992a).

Le manchot royal n'a pas une saison de reproduction synchrone au sein de la colonie (Figure 2-4) : les individus en succès une année donnée ne peuvent pas commencer un nouveau cycle reproducteur dès le début de l'été austral, puisqu'ils nourrissent toujours leur poussin de la saison précédente (Barrat, 1976; Olsson, 1996; Van Den Hoff and Copley, 1993; van Heezik et al., 1994; Weimerskirch et al., 1992a). S'ils décident d'entamer une nouvelle reproduction après leur mue, celle-ci sera tardive. Cette dichotomie entre les individus précoces et tardifs témoigne ainsi de la grande flexibilité du cycle de reproduction du manchot royal, qui se traduit également par une période de croissance plus rapide pour les poussins nés tardivement (Stier et al., 2014) et une mue plus rapide pour les individus ayant réussi à se reproduire avec succès (Descamps et al., 2002).



Malgré un taux de succès reproducteur plus faible pour les individus ayant initié une reproduction tardive, ceux-ci sont tout de même capables de se reproduire avec succès (Le Bohec et al., 2007). De plus, il n'a pas été observé de différences entre les taux de retour après le départ en mer des poussins nés tardivement et précocement (Saraux et al., 2011b).

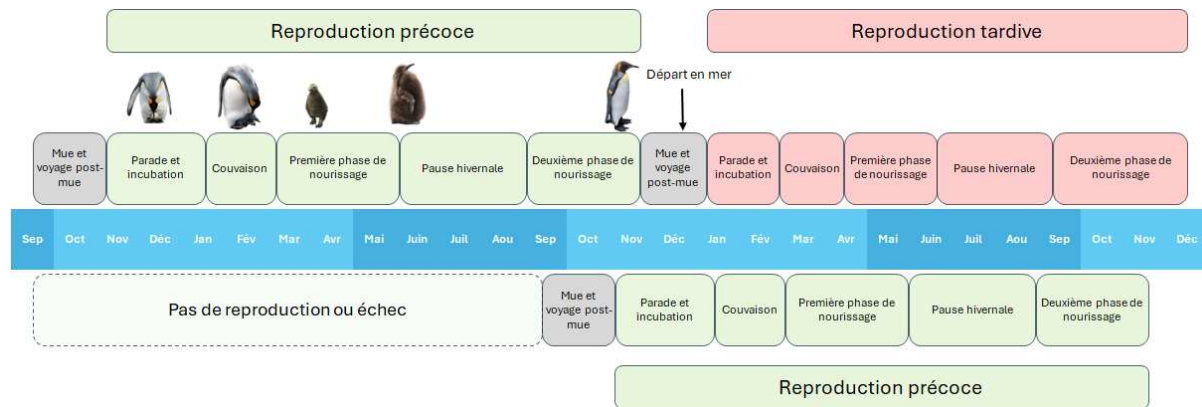


Figure 2-4. **Cycle de reproduction du manchot royal.** En haut, le cycle représente une reproduction précoce en succès (en vert), suivie d'une reproduction tardive (en rose). La partie du bas représente un cycle précocement non contraint par la saison de reproduction précédente.

### 2.1.c. Alimentation

Les manchots royaux se nourrissent exclusivement en mer où ils passent environ 70 % de leur temps à plonger pour chercher des proies, et le reste à voyager vers les zones d'alimentation (Enstipp et al., 2021). Ils sont capables de réaliser des plongées jusqu'à 340 m (Pütz and Cherel, 2005), pour des durées allant jusqu'à 9 minutes (Enstipp et al., 2021; Kooyman et al., 1992).

Les manchots royaux se nourrissent en grande majorité de myctophidés (communément appelés poissons lanternes), mais également de calamars et de quelques autres espèces de poissons (Cherel et al., 1993; Olsson and North, 1997). La composition de leur alimentation ainsi que les zones de pêche varient au cours des saisons. Pendant l'été austral, les adultes reproducteurs se nourrissent principalement de myctophidés mésopélagiques abondants dans la zone frontale polaire antarctique (Figure 2-5), à la fois pour l'alimentation de leur poussin et pour leur propre alimentation (Raclot et al., 1998). Trois espèces de myctophidés sont principalement consommées au stade mature : *Krefflichthys andersonni*, *Protomyctophum teniso*, *Electrona carlsberg*. Les manchots royaux de Kerguelen consommeraient, par exemple, principalement des *K. andersonni* de deux ans lors de la phase de couvaision (Bost et al., 2002; Brisson-Curadeau et al., 2023b), alors disponible en abondance

au niveau du front polaire, où la remontée des eaux froides produites en hiver (*Winter Water*) génère des conditions favorables à l'espèce (Park et al., 2014). Ces espèces mésopélagiques réalisent une migration verticale quotidienne (*diel vertical migration*) entre la zone mésopélagique en journée (entre 200 et 2 000 m) et la zone épipélagique la nuit (entre 10 et 100 m). Cette migration verticale des myctophidés se traduit d'ailleurs par des plongées profondes (entre 120 et 250 m) réalisées par les manchots royaux en journée, alors que les plongées nocturnes (bien plus rares) sont généralement inférieures à 60 mètres de profondeur (Bost et al., 2002). En hiver, l'accessibilité aux myctophidés est réduite due à une distribution plus en profondeur de ces poissons (entre 200 et 400 m ; Koslov et al., 1991; Sabourenkov, 1991). Les plongées des manchots sont alors plus longues et plus profondes (Charrassin et al., 2002). Par conséquent, la composition de proies est généralement différente, avec une part plus importante de calamars du genre *Onychoteuthis*, qui seraient pêchés par les adultes dans les eaux proches des colonies (Figure 2-5; Cherel et al., 1996; Jouventin et al., 1994). Les adultes reproducteurs vont également se nourrir au sud du front polaire en hiver, jusqu'à la bordure de la banquise antarctique (Figure 2-5; Bost et al., 2004; Charrassin and Bost, 2001; Jouventin et al., 1994) où ils chassent d'autres poissons pélagiques, tels que les poissons des glaces *Champscephalus gunnari* (Bost et al., 2013).

Contrairement à l'alimentation des adultes reproducteurs, celle des juvéniles et immatures est très peu documentée. Nous savons néanmoins que les juvéniles de Crozet utilisent les mêmes zones d'alimentation que les adultes reproducteurs (front polaire) suite à leur premier départ de la colonie (Figure 2-5; Orgeret et al., 2019). Leurs capacités de plongée sont limitées (en termes de profondeurs et de durées ; Enstipp et al., 2021; Le Vaillant et al., 2012; Orgeret et al., 2016) lors de leurs premiers mois passés en mer, mais ils seraient capables de se nourrir des mêmes proies que les adultes qui restent peu profondes durant l'été austral, au niveau du front polaire (Enstipp et al., 2021). Après quelques mois, les capacités de plongée juvéniles seraient équivalentes à celle des adultes (Enstipp et al., 2021), les jeunes oiseaux navigueraient alors vers d'autres zones d'alimentation. Les juvéniles nés à Crozet se dirigeraient principalement au sud-ouest de l'archipel, vers l'île Bouvet (Figure 2-5; Orgeret et al., 2019), mais nous ignorons encore la composition de leur régime alimentaire à cette étape de leur vie.

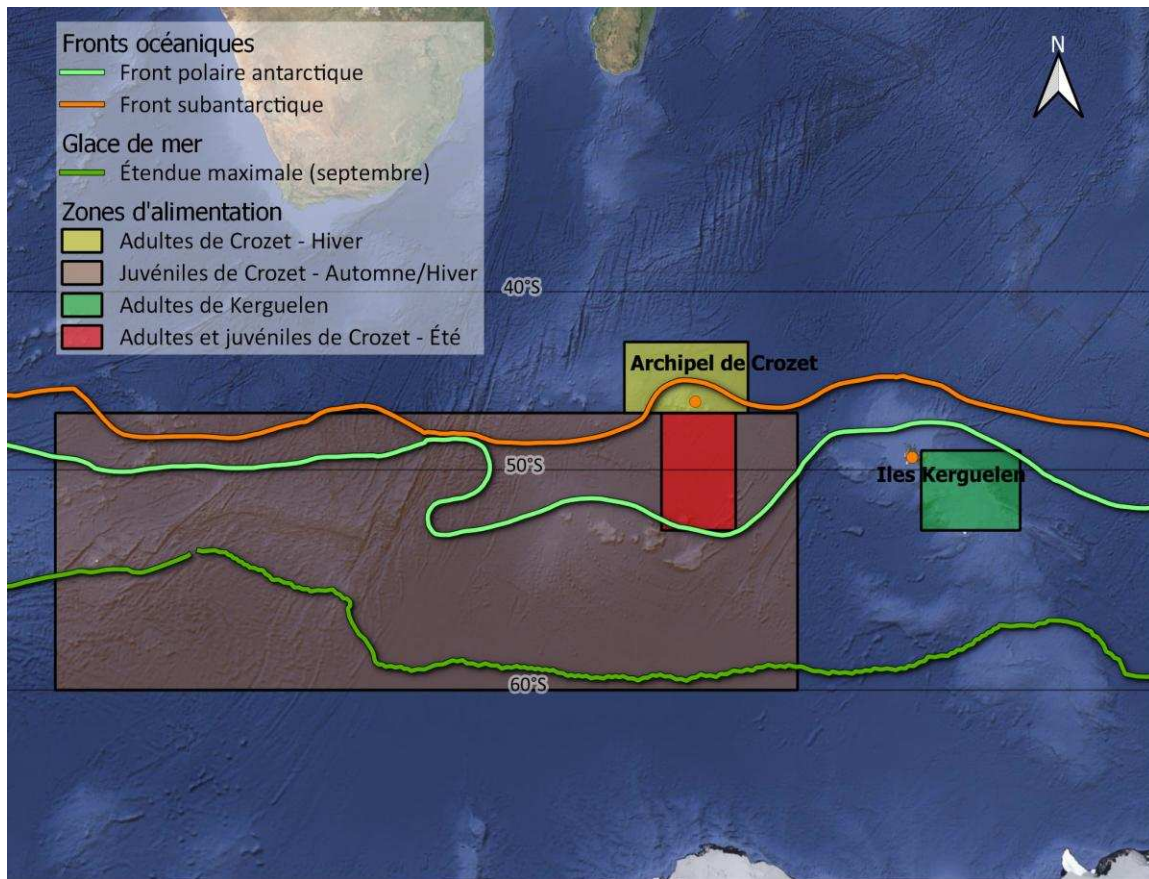


Figure 2-5. Zones d'alimentation connues des manchots royaux de Crozet et de Kerguelen. La zone d'alimentation des adultes en reproduction de Kerguelen est délimitée par les coordonnées 49-53°S et 70-78°E (Brisson-Curadeau et al., 2023b). Pour les adultes reproducteurs de Crozet, la zone d'alimentation pendant la saison estivale est délimitée par 47-53°S et 49-55°E (Bost et al., 2015; Le Bohec et al., 2008) et coïncide avec celle des juvéniles (Orgeret et al., 2019). La zone d'alimentation des juvéniles de Crozet pendant l'automne et l'hiver est définie selon les trajets fournis par Orgeret et al. (2019) et est délimitée par les coordonnées 47-60°S et 0-60°E. La zone d'alimentation des adultes en hiver, autour de la colonie est délimitée par 43-47°S et 46-56°E (Jouventin et al., 1994; Le Bohec et al., 2008). L'étendue maximale de la glace de mer correspond à l'étendue médiane de la glace de mer en septembre entre 1981 et 2010 et est issue du jeu de données Quantarctica (Matsuoka et al., 2021). Les adultes reproducteurs de Crozet atteignent régulièrement cette limite en hiver (Bost et al., 2004; Charrassin and Bost, 2001; Jouventin et al., 1994).

#### 2.1.d. Tendances générales des populations, statut de protection et menaces

Le manchot royal est aujourd'hui classé comme une "espèce de préoccupation mineure" par l'UICN (IUCN 2023). Pour le moment, il n'est pas observé de déclin global de la population, mais des décroissances et croissances démographiques locales ont pu être documentées (Bost et al., 2013). C'est le cas de la colonie de l'île aux Cochons dans l'archipel de Crozet, qui a vu sa population décliner de près de 88 % en 35 ans (Weimerskirch et al., 2018) sans qu'une cause ne soit clairement identifiée. En revanche, la croissance démographique d'autres colonies a pu être observée (Barbraud et al., 2020; Foley et al., 2018; Pascoe et al., 2022; Weimerskirch et al., 1992a) : l'arrêt des exploitations phoquières et baleinières à la fin du XIX siècle pourrait en être une des principales raisons (Foley et al., 2018; Rounsevell and Copson, 1982). La croissance démographique observée récemment en Géorgie du Sud



pourrait aussi être liée à des effets positifs des changements climatiques et océaniques à l'œuvre dans l'océan Austral qui favoriseraient l'abondance de proies, bien que les causes ne soient pas clairement identifiées (Foley et al., 2018).

Il pèse néanmoins de nombreuses menaces sur les manchots royaux, similaires à celles auxquelles doivent ou devront faire face les autres espèces de manchots, ou plus généralement les oiseaux marins. Les principales menaces identifiées à court et long terme sont les suivantes :

**Inaccessibilité et diminution des ressources alimentaires.** Le risque le plus important pour le manchot royal est probablement celui lié à la disponibilité de leurs proies : le changement climatique pourrait en effet modifier la distribution des myctophidés, éloignant les zones riches en proies, tel que le front polaire, des sites de reproduction (Bost et al., 2015; Péron et al., 2012; voir Section 2.2.b). La modification de la phénologie des proies est aussi à craindre, amenant à un *mismatch* entre le pic de disponibilité des ressources et les besoins énergétiques des oiseaux reproducteurs et de leur progéniture (Johnston et al., 2022; Keogan et al., 2018; Thomalla et al., 2023). L'abondance et/ou la qualité nutritionnelle des proies peut également être impactées par des conditions abiotiques défavorables à leur croissance (e.g. hausse des températures, acidification ; Caccavo et al., 2021; Freer et al., 2019; Woods et al., 2023) ou un effondrement en cascade du réseau trophique du fait d'une désynchronisation spatio-temporelle entre les différents échelons (McCormack et al., 2021). Enfin, la surexploitation par les pêcheries industrielles des ressources marines autour de l'Antarctique (notamment du krill Antarctique *Euphausia superba* à la base du réseau trophique de l'océan Austral, Hill et al., 2006) est une menace supplémentaire pour les manchots, qui risquent de voir leurs ressources alimentaires se raréfier dans leurs zones de pêche, comme c'est déjà le cas en Péninsule Antarctique pour les manchots Adélie, à jugulaire *P. antarcticus* et/ou papou *P. papua* (Krüger et al., 2021; Trivelpiece et al., 2011).

**Perte d'habitat.** L'habitat des manchots royaux pourrait être menacé par la montée des eaux. Les colonies s'établissent le long des côtes des îles subantarctiques, sur des plages généralement peu élevées par rapport au niveau de la mer. Étant donné le peu d'habitats favorables disponibles à accueillir de nouvelles colonies (voir Figure 1-1; Cristofari et al., 2018), l'élévation du niveau des mers pourrait devenir une menace majeure à moyen ou long terme (van de Pol et al., 2024; Von Holle et al., 2019). La proximité de la mer et de rivières, et la faible altitude sont également des facteurs de risque associés à l'augmentation des événements extrêmes (e.g. tempêtes, crues, glissements de terrain) engendrés par le changement climatique (Jiguet and Jouventin, 1999; Viera et al., 2006).

**Risques d'épidémies.** Aucune mortalité de masse liée à un pathogène n'a été confirmée jusqu'à présent chez les manchots royaux. Cependant, d'après Cooper *et al.* (2009), le choléra aviaire pourrait

avoir été la cause de mortalités de masse chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins subantarctiques, dont plusieurs centaines de manchots royaux. La grippe aviaire HPA1-H5N1 a été détectée pour la première fois sur les îles subantarctiques et en Péninsule Antarctique lors de la dernière saison estivale 2023/2024 (Bennison et al., 2024; León et al., 2024). Le virus pourrait avoir de graves répercussions sur les populations d'oiseaux et de mammifères marins de ces régions épargnées jusqu'à présent par cette épizootie mondiale. En mars 2024, des manchots royaux de Géorgie du Sud ont d'ailleurs été testés positifs (British Antarctic Survey, 2024). Il est bien sûr difficile de connaître la réponse individuelle et populationnelle chez cette espèce face à ce virus hautement pathogène, mais celui-ci atteindra sans nul doute la plupart des colonies de manchots royaux dans un avenir très proche, notamment du fait des déplacements intercontinentaux des labbes antarctiques *Stercorarius antarcticus* (Weimerskirch et al., 2015). Globalement, l'émergence de nouvelles maladies infectieuses due aux activités humaines (e.g. modifications des habitats favorisant le développement de vecteurs et de réservoirs, densification des populations humaines et déplacements massifs) et l'intensification du tourisme en Antarctique et en régions subantarctiques, représentent une menace pour les populations animales, dont beaucoup sont endémiques de ces régions (Bonnedahl et al., 2005; Tejado et al., 2022).

**Pollution.** Les polluants organiques persistants (POP), les métaux lourds (notamment le mercure), les pesticides/insecticides et autres produits toxiques résultant des activités humaines (par exemple, l'industrie et l'agriculture) sont transportés vers les régions polaires par l'atmosphère et les courants océaniques (de Wit et al., 2004). De même, la pollution plastique (macro et micro) dans les océans est un problème environnemental qui émerge de plus en plus dans les régions polaires (Wilcox et al., 2015). De récentes études alertent sur cette nouvelle menace qui pèsent particulièrement sur les oiseaux marins de l'océan Austral, dont les manchots (Bhattacharjee et al., 2024; Blévin et al., 2013; Fromant et al., 2016; Isobe et al., 2017; Lacerda et al., 2019; Scheifler et al., 2005; Waller et al., 2017; voir également une étude à laquelle je suis associé, Robin et al., *en révision* ; Annexe B.).

**Prédation par des espèces introduites.** Les impacts de la prédation par le chat haret *Felis silvestris catus* (chat domestique redevenu sauvage) et le rat noir, introduits dans les années 1950 sur les îles Kerguelen et sur l'île aux Cochons dans l'archipel de Crozet (Derenne and Mougin, 1976; Pascal, 1980), ont pu être observés sur plusieurs populations d'oiseaux marins endémiques de ces îles, comme l'albatros hurleur (Barbraud et al., 2021; Dilley et al., 2016) ou le pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* (Jouventin et al., 2003). Bien que ces deux espèces introduites ne semblent pas être actuellement la cause de mortalités massives ou de baisses de fécondité chez les espèces de manchots de ces îles, elles pourraient devenir une source de stress supplémentaire sur leurs populations, comme c'est le cas pour les manchots pygmées *Eudyptula minor* (Stevenson and Woehler, 2007).

## 2.2. Importance des fronts pour le manchot royal

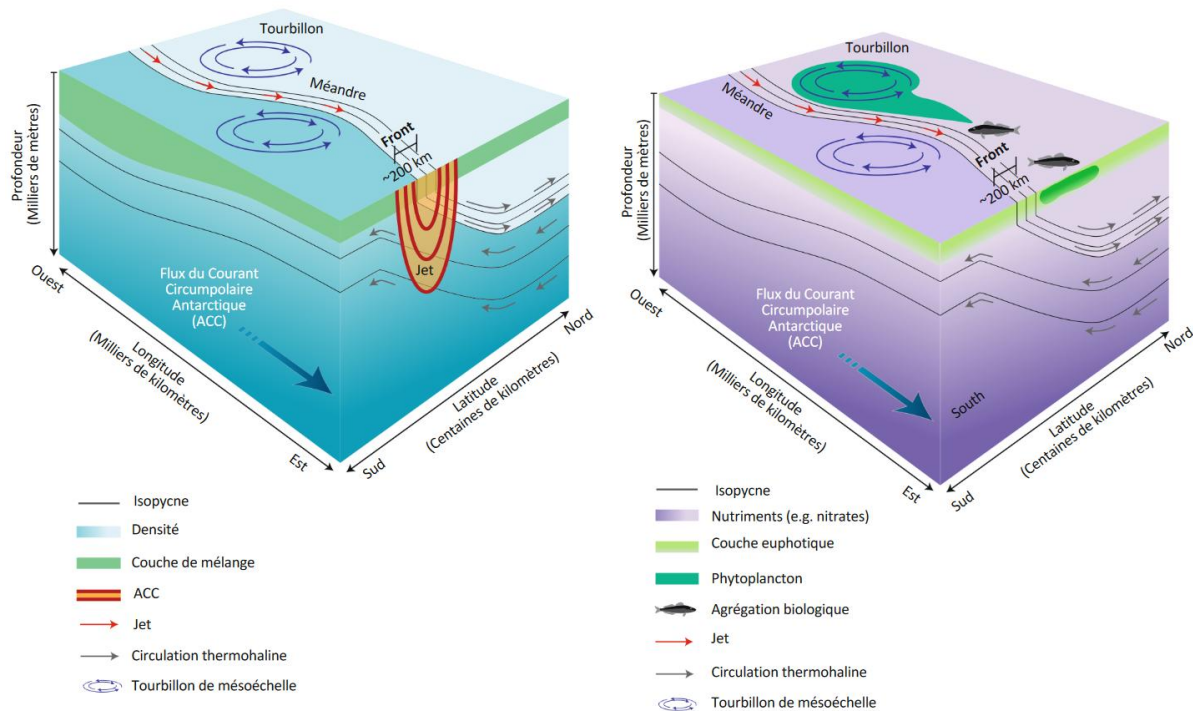
### 2.2.a. Fronts et ressources de l'océan Austral

L'océan Austral est structuré en différentes régions délimitées par des fronts, qui constituent des transitions marquées entre des eaux de températures, densités et salinités différentes (Chapman et al., 2020). Ces fronts, du nord au sud (Figure 2-2), forment des zones de transition entre les eaux subtropicales chaudes et les eaux froides antarctiques. Ils sont fortement liés au courant circumpolaire antarctique (ACC) et aux jets, courants étroits mais très intenses constituant le flux global de l'ACC (Rintoul et al., 2001; Thompson and Sallée, 2012; Figure 2-6).

Les quatre fronts principaux sont (du nord au sud) le front subtropical, le front subantarctique, le front polaire et le front sud du l'ACC. Les définitions de ces fronts sont toujours sujets à débat (Chapman et al., 2020), mais ils résultent en des zones proches géographiquement (en sachant qu'un front peut s'entendre sur plusieurs dizaines voire centaines de kilomètres en latitude). Le front polaire, qui est une zone particulièrement utilisée par les manchots royaux, peut être défini comme la limite nord des eaux de mer superficielles (< 200 m de profondeur) à 2°C (Park et al., 1993), ce qui correspond approximativement aux isothermes 4°C et 5°C de la température de surface en été au sud de Crozet (Bost et al., 2015; Park et al., 1993).

De nombreuses études ont montré que les oiseaux et mammifères marins ont tendance à se rassembler et à se nourrir au sein et autour des fronts, qui offrent des caractéristiques abiotiques et biotiques très favorables à la concentration de proies (Bost et al., 2015, 2009; Cherel et al., 2008; Derville et al., 2023). Les eaux profondes riches en nutriments et en CO<sub>2</sub> remontent en effet au niveau des fronts, ce qui favorise une biomasse importante accessible depuis la surface, dans la zone euphotique (Bost et al., 2009; Lutjeharms et al., 1985; Morrison et al., 2015; Figure 2-6).

Les fronts, et plus globalement la zone frontale antarctique (PFZ) délimitée par le front subtropical au nord et polaire au sud (Gordon et al., 1977), constituent donc une zone fondamentale pour les écosystèmes marins et pour les prédateurs supérieurs qui en dépendent.



## 2.2.b. Utilisation du front polaire pour les manchots royaux

Sur l'ensemble de leur aire biogéographique, les manchots royaux se nourrissent au niveau du front polaire durant l'été austral (Bost et al., 2009), et sont spécialisés sur les myctophidés qui peuplent cette zone (Adams and Klages, 1987; Cherel et al., 2007, 2002; Raclot et al., 1998). Cependant, la distance séparant les colonies du front polaire varie considérablement selon la colonie (Cristofari et al., 2018) et selon les conditions environnementales (Bost et al., 2015; Sallée et al., 2013).

Les populations de Crozet font partie de celles parcourant les plus grandes distances lors des trajets estivaux (Cristofari et al., 2018). Le front polaire est généralement situé entre 400 et 500 km au sud des colonies de cet archipel. Ainsi, selon le stade de la reproduction, les manchots peuvent réaliser des trajets de plus de 1000 kilomètres pour atteindre leurs aires d'alimentation (Charrassin and Bost, 2001; Jouventin et al., 1994). En moyenne, pendant la saison estivale, les individus en reproduction resteraient ~40 % de leur temps passé en mer au niveau du front polaire, où leur effort et succès de captures de proies est le plus haut (Bost et al., 1997). Les distances au front polaire sont généralement plus faibles pour les populations des îles Macquarie, Marion et Prince-Edward, Heard et McDonald et

Géorgie du Sud (< 300 km, voir Figure 2-2; Cristofari et al., 2018). Les populations de Kerguelen sont quant à elles très proches du front polaire grâce aux caractéristiques bathymétriques du plateau de Kerguelen qui poussent le front polaire plus vers le nord (Park et al., 2014).

Néanmoins, la latitude des zones d'alimentations liées au front polaire fluctue en fonction des conditions climatiques et océaniques. Des températures de surface de la mer élevées engendreraient un déplacement du front polaire vers le sud à la longitude de Crozet (Bost et al., 2015). Les régimes des forts vents d'ouest de la ceinture antarctique et du courant circumpolaire influent également sur la position du front polaire, et les phases positive de l'Oscillation Antarctique (SAM, voir Chapitre 1) et des années El Niño entraîneraient, par exemple dans le secteur indien de l'océan Austral, une migration du front vers le sud (Bost et al., 2015; Fogt and Marshall, 2020; Freeman et al., 2016; Thompson and Wallace, 2000). Dans tous les cas, la relation entre les conditions environnementales et la position du front polaire n'est, à ce jour, pas encore complètement formalisée du fait de sa complexité (Chapman et al., 2020).

Le front polaire offre aux manchots royaux, ainsi qu'aux autres prédateurs marins, des réservoirs de ressources prédictibles dans l'espace et dans le temps. En garantissant une grande quantité de proies accessibles, cette zone, bien que parfois éloignée des sites de reproduction, est donc d'une importance fondamentale lors des phases critiques de la reproduction, au cours desquelles les besoins énergétiques sont les plus grands.

### 2.2.c. Menaces liées à la disponibilité de proies

Le déplacement des fronts pourrait entraîner des conséquences majeures sur le réseau alimentaire et la distribution des proies des manchots royaux. Il a été montré que la distribution des myctophidés consommés par les manchots royaux durant l'été austral (principalement *Krefflichthys anderssoni* et *Electrona carlsbergi*) est corrélée à la température de surface de la mer (Freer et al., 2019), qui elle-même influence la position du front polaire. En effet, le réchauffement global des océans et notamment de l'océan Austral (qui absorbe une part disproportionnée de chaleur comparé à celle des océans mondiaux ; Li et al., 2023; Williams et al., 2024) entraîne inévitablement un déplacement vers le sud des isothermes 4°C et 5°C de température de surface qui constituent approximativement les niches thermiques de ces deux espèces de myctophidés (Freer et al., 2019). Ainsi, les déplacements de l'aire de répartition de ces poissons vers le sud auraient des conséquences délétères sur les populations de manchots situées au nord du front polaire (e.g. les colonies des îles Kerguelen et Crozet), tandis que celles au sud du front polaire (e.g. les colonies de Géorgie du Sud) pourraient

bénéficier du déplacement vers le sud de leurs proies (Bost et al., 2015; Cristofari et al., 2018; Péron et al., 2012).

En plus de la migration des niches écologiques, le découplage des fronts biogéochimiques et physiques, prédit par plusieurs modèles, pourrait également impacter les populations de myctophidés en dégradant les conditions environnementales optimales recherchées par ces espèces au niveau du front polaire (N. M. Freeman et al., 2018). Ce découplage jouerait également sur les capacités des manchots royaux à identifier et utiliser les indices de température comme information sur l'accessibilité à la ressource (Scheffer et al., 2010).

Dans les hautes latitudes, la saisonnalité des processus biologiques, tels que la photosynthèse et la capture visuelle de proies, est très marquée du fait de fortes contraintes de lumière (Ljungström et al., 2021). Les pics de productivité et la saison de reproduction des espèces inféodées à ces régions, sont plus restreints temporellement qu'aux plus basses latitudes. Les risques de *mismatch* trophiques, c'est-à-dire la désynchronisation entre le pic de ressources des espèces de bas niveau trophique et le pic de besoin en ressource des espèces de plus haut niveau trophique, sont donc plus grands dans ces régions. Plusieurs cas de *mismatch* au sein des réseaux trophiques polaires ont d'ailleurs déjà été observés (e.g. Doiron et al., 2015; Kwon et al., 2019). Dans l'océan Austral, des changements drastiques de la phénologie du bloom phytoplanctonique sont déjà observés (Thomalla et al., 2023) et pourraient menacer l'équilibre de l'écosystème marin.

## 2.3. Méthodes de suivi et sites d'étude

### 2.3.a. Radio-identification (RFID)

La radio-identification (Radio Frequency IDentification pour RFID) est une méthode d'identification permettant d'associer un numéro à une puce qui peut être implantée dans un organisme ou attachée à des objets. Utilisée depuis plusieurs décennies (Bonter and Bridge, 2011; Fagerstone and Johns, 1987; Schooley et al., 1993), cette technique permet de marquer (en sous-cutanée ou à l'aide de collier, bague ou étiquette ; Figure 2-7) des individus d'une population d'intérêt par un numéro unique et de les suivre par capture-marquage-recapture (CMR). Les puces et leur identifiant associé peuvent ensuite être lues par des lecteurs manuels ou des antennes placées stratégiquement pour enregistrer la présence des individus marqués à un endroit et un instant donné.

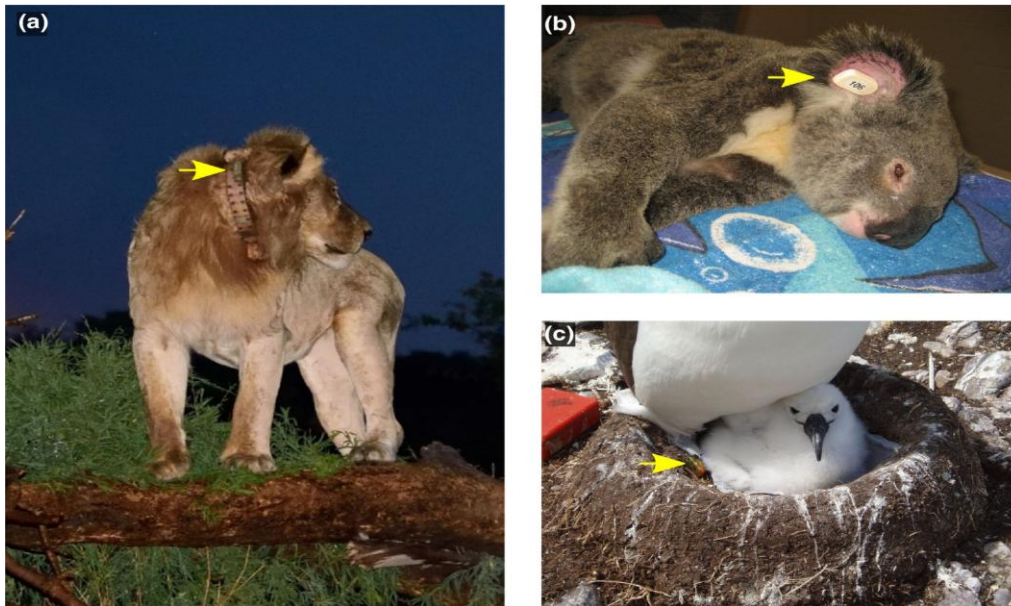


Figure 2-7. **Exemple de différentes méthodes de fixation de puces RFID.** Dans ces exemples, la technique de marquage est externe et la puce active, c'est-à-dire qu'elle est associée à une batterie permettant d'augmenter la distance de lecture de l'identifiant. Les systèmes d'attaches présentés sont (a) un collier posé sur un lion *Panthera leo*, (b) une marque auriculaire sur un koala *Phascolarctos cinereus* et (c) une bague sur un albatros à cape blanche *Thalassarche cauta*. Figure adaptée de Rafiq et al. (2021).

Les puces RFID passives (également appelées transpondeurs<sup>7</sup>) sont sans batterie, ce qui leur offre une durée de vie théoriquement illimitée. Elles fonctionnent grâce à une bobine de cuivre qui, dans un champ électromagnétique produit par une antenne RFID compatible, transmet une quantité d'énergie suffisante à l'alimentation d'une puce électronique qui émet un signal pouvant être capté par l'antenne (Jansen and Eradus, 1999). L'antenne est donc à la fois émettrice et réceptrice, le signal envoyé par la puce RFID contient son code d'identification qui est transmis à l'antenne 'en écoute' et décodé pour que la détection soit enregistrée.

Les puces utilisées dans le cadre de nos suivis de populations de manchot sont des capsules en verre de 3,85 x 32 mm pour 0,8 g (TIRIS pour *Texas Instruments Remote Identification System*, Texas USA), implantée en sous-cutanée entre la queue et la patte droite de l'animal, et dont le code unique est de 64 bits (Texas Instruments, 2000).

Les systèmes d'antennes utilisés sont de plusieurs types selon le site d'étude, mais ils fonctionnent tous de manière similaire. Concrètement, il s'agit d'un système comprenant une carte de contrôle, un émetteur-récepteur radio (RFM), une carte d'accord et une antenne de type fil de Litz. Ils sont alimentés par un courant continu de 12V (batterie ou via le réseau électrique des stations).

---

<sup>7</sup> Traduction de l'anglais 'transponder', contraction de 'transmitter' et 'responder'.



Le but de ces systèmes est d'envoyer une impulsion de puissance dans le câble de Litz (qui forme une boucle) pour générer un champ électromagnétique et détecter un transpondeur présent dans ce champ. La carte de contrôle permet de contrôler l'émetteur-récepteur radio, gérer la fréquence des impulsions envoyées, et elle permet la communication avec un ordinateur. L'émetteur-récepteur radio contient les fonctions analogiques nécessaires pour initialiser un transpondeur et pour détecter son signal de retour. Enfin, la carte d'accord permet d'accorder l'impédance de l'antenne à l'impédance de la source (émetteur-récepteur RFM et ligne twinax) afin de maximiser la résonance de l'antenne et ainsi générer un large champ électromagnétique. La fréquence de communication établie entre la puce RFID et l'antenne est de 134,2 kHz pour la charge du transpondeur : 134,2 kHz pour un bit 0, et 123,2 kHz pour un bit 1 lors de la réponse. L'antenne doit donc avoir une fréquence de résonance proche de 134,2 kHz pour que le champ électromagnétique produit par l'impulsion soit large et puisse atteindre les puces RFID proches.

La fréquence de charge et de lecture de nos antennes est de 7 Hz, ce qui signifie qu'elles envoient une impulsion 7 fois par seconde qui permet la charge du transpondeur, puis elles se mettent en attente de réception d'un signal. Le signal en sortie, qui correspond au numéro de la puce RFID, est directement envoyé par la carte de contrôle à un serveur (pour les systèmes d'antennes fixes) ou à un Raspberry Pi (pour les systèmes d'antennes mobiles).

### 2.3.b. Colonies d'étude, installations et marquage électronique

Les données analysées dans cette thèse ont été collectées dans les archipels de Crozet et de Kerguelen situés au sud de l'océan Indien (voir Figure 2-2). Ces deux territoires font partie des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Toutes les données ont été collectées dans le cadre du projet 137 ANTAVIA de l'Institut polaire français Paul-Émile-Victor (IPEV). Lors de mon doctorat, j'ai pu réaliser deux campagnes de collecte de données à Crozet et à Kerguelen<sup>8</sup>. Ces deux campagnes, d'une durée cumulée de 9 mois, ont également été l'occasion de mettre en place sur le terrain les outils développés au cours du doctorat.

---

<sup>8</sup> J'ai également participé à une campagne de terrain de 3 mois sur la base allemande Neumayer-III, en Terre de la Reine Maud, où j'étais responsable du marquage de la cohorte de poussins de manchots empereurs et du suivi de la colonie de la Baie d'Atka.



i. Crozet

Les données utilisées dans la thèse proviennent majoritairement du suivi de la colonie de manchots royaux de la Baie du Marin, installée sur la côte Est de l'île de la Possession dans l'archipel de Crozet (46°25S, 51°45E ; Figure 2-8). Cette colonie compte ~24 000 couples reproducteurs sur un total de 69 000 couples sur l'île de la Possession (Barbraud et al., 2020). La colonie de la Baie du Marin est divisée en sous-zones du fait d'infrastructures humaines installées au cours des années 1960. Grâce à ces infrastructures, une partie de la colonie, comptant ~10 000 couples, n'est accessible aux manchots que par quatre chemins d'accès (nommés "Autoroute", "Bretelle Sud", "Manchoduc" et "Prado", Figure 2-8). Cette configuration a donc permis l'installation de systèmes d'antennes RFID dès 1998 (Gendner et al., 2005), sur ces points de passages afin de pouvoir détecter les allées et venues des individus pucés. Il s'agit de systèmes d'antennes fixes, alimentés sur secteur en continu tout au long de l'année, dont la partie antenne (câble de Litz) est enterrée pour ne pas gêner le passage des manchots. Les antennes sont installées par paire (une 'mer' et une 'terre') à chaque chemin d'accès pour que la direction des individus pucés puisse être inférée. Grâce à la proximité de la colonie de la base Alfred Faure (~2,5 km), les antennes sont directement reliées à l'infrastructure réseau de la base. Les données de détection RFID sont donc instantanément intégrées dans une base MySQL (voir Section 2.4.b).

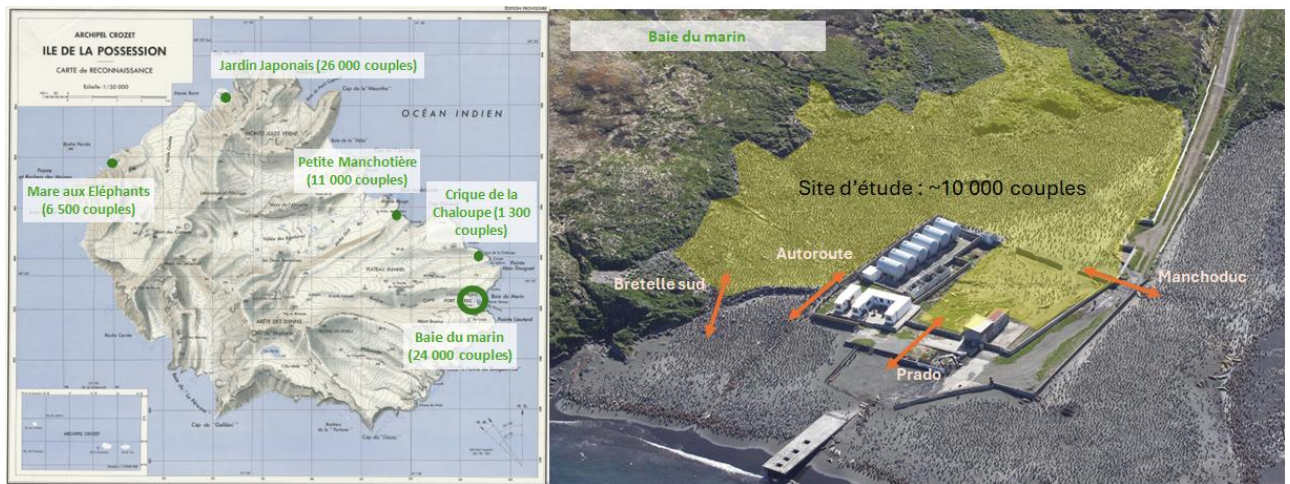


Figure 2-8. Carte de l'île de la Possession avec les différentes colonies de manchots royaux et site d'étude de la Baie du Marin. L'île de la Possession (46°25S, 51°45E) fait partie de l'archipel de Crozet (dont font également partie l'île de l'Est, l'île aux Cochons, l'île aux Pingouins, et les îlots des Apôtres). Cinq colonies de manchots royaux sont installées sur l'île de la Possession et cumulent un total de 69 000 couples reproducteurs. La Baie du Marin, au sud-est de l'île, compte 24 000 couples dont environ 10 000 se reproduisent sur le site d'étude (à gauche, en jaune). Pour accéder au site d'étude, les oiseaux empruntent un des quatre passages ("Autoroute", "Bretelle Sud", "Manchoduc" ou "Prado") où sont installés les systèmes d'antennes RFID.

Chaque année depuis 1998, plusieurs centaines de poussins de manchots royaux ( $472 \pm 27$  par an) en cours de mue, c'est-à-dire âgés d'environ 11 mois, sont marqués électroniquement d'une puce électronique en novembre/décembre, quelques jours avant de quitter pour la première fois leur colonie de naissance. Au cours de ces sessions de marquage, chaque poussin est mesuré (longueur du bec, des ailerons et des hémis tarsi), pesé et une prise de sang est effectuée. En plus du marquage de la cohorte annuelle de poussins d'âge connu, plusieurs dizaines d'adultes d'âge inconnu, reproducteurs dans le site d'étude, sont marqués chaque année depuis 1991 dans le cadre d'études démographiques et comportementales, avec, entre autres, la constitution d'une base de données de pedigrees et de fidélité au(x) site(s) et au(x) partenaire(s) de reproduction. Au total, environ 13 200 poussins et 2 800 adultes ont été marqués à Crozet depuis 1991.

Parmi les poussins choisis aléatoirement et de façon homogène dans la zone d'étude, une partie est suivie depuis l'incubation ou la couvaison de leurs parents, grâce à un marquage visuel (Fish-Tag). Ces individus ont donc une date ou période d'éclosion connue (poussins nés d'une reproduction précoce ou tardive, voir Section 1.b.), et pour une partie d'entre eux, au moins un des parents est connu (i.e. marqué électroniquement lors d'une saison précédente).

## ii. Kerguelen

Une partie des données analysées dans le Chapitre 5 a été collectée sur la colonie de Ratmanoff, installée sur la côte Est de la Grande Terre des îles Kerguelen ( $49^{\circ}24S$ ,  $70^{\circ}55E$  ; Figure 2-9). Cette colonie, qui compte 87 000 couples (Barbraud et al., 2020), s'est établie sur une plage, sans contrainte topographique majeure. Une partie de la colonie, en bordure sud, est suivie électroniquement depuis 2011, grâce à plusieurs systèmes d'antennes RFID mobiles déployés uniquement au cours des saisons estivales, d'environ mi-novembre à fin mars. Les dispositifs (trois à quatre selon les années), alimentés par des batteries chargées à l'aide de panneaux solaires, couvrent alors un des accès principaux à une zone de la colonie où sont marqués électroniquement, chaque année, les oiseaux (Figure 2-9). Chaque année depuis le début du suivi, 300 poussins sont pucés dans cette zone d'étude. La même méthodologie de mesure, pesée et prise de sang qu'à Crozet a été réalisée sur ces oiseaux. Le marquage d'adultes d'âge inconnu a également débuté en 2012 principalement dans le but de constituer des pedigrees et de réaliser des études comportementales sur les couples (Kriesell et al., 2018). Ce sont ainsi 3 300 poussins et 1 100 adultes qui ont été marqués dans la colonie de Ratmanoff.



Figure 2-9. **Carte des îles Kerguelen et site d'étude de la colonie de manchots royaux de Ratmanoff.** La colonie de manchots royaux de Ratmanoff (49°24S, 70°55E), longue d'environ 2,2 kilomètres, compte 87 000 couples reproducteurs sur un total de 342 000 couples sur l'ensemble des îles Kerguelen. Le site d'étude, situé à l'extrémité sud de la colonie, est limité par une étendue d'eau qui n'est pas traversée par les manchots. La majorité des manchots du site d'étude ne traverse pas le centre de la colonie et sont donc contraints de la contourner (comme représenté par la flèche orange). Les antennes ("Vagabond", "Ti-rat" et "Guetteur") sont ainsi placées pour détecter ces individus. L'antenne "Kiwi" est régulièrement déplacée pour détecter les individus empruntant d'autres chemins ou se reproduisant dans d'autres parties de la colonie.

## 2.4. Infrastructure logicielle pour le suivi à long terme de populations de manchots

### 2.4.a. Besoin d'un système robuste, fiable et en accord avec les principes FAIR

Les suivis à long terme, tels que ceux mis en place à Crozet et à Kerguelen, nécessitent des systèmes robustes d'acquisition, de gestion, de stockage et de sauvegarde des données collectées. L'acquisition de données sur le long terme représente un défi majeur, tant lié à l'évolution des technologies d'acquisition, de stockage et de traitement des données, qu'à la diversité des données collectées (détecteurs RFID, biométrie, génétique, pedigree, localisation, audio et vidéo, etc.), et à la variabilité de la qualité des données due aux contraintes du terrain (e.g. discontinuité des acquisitions liée à des problèmes techniques des équipements ou aux multiples observateurs/mesureurs engagés sur ces projets).

De plus, dans une démarche d'ouverture des données, de partage des connaissances et de valorisation des suivis à long terme, les données collectées doivent être suffisamment référencées par des métadonnées, standardisées, libres et accessibles gratuitement via des plateformes de stockage. Ces principes dits 'FAIR' (Wilkinson et al., 2016) visent en effet à améliorer la trouvable (Findable), l'accessibilité (Accessible), l'interopérabilité (Interoperable) et la réutilisation (Reusable) des données.

Dans ce contexte, des procédures de standardisation et d'automatisation de la collecte et du stockage des données ont été mises en place par le projet 137. Par exemple, les données de détection issues des antennes RFID sont automatiquement intégrées à une base de données MySQL (voir section suivante), dans un format texte simple et identique depuis 1998. Les données biométriques et d'observations sont saisies sur le terrain dans des tableurs standardisés qui sont ensuite intégrés à cette base de données. Afin de garantir l'uniformité de la collecte de données au cours du temps, entre les différents sites d'étude, et entre les différents expérimentateurs, une documentation synchronisée entre toutes les personnes impliquées dans la collecte et l'analyse de données a été développée sous la forme d'un DokuWiki<sup>9</sup> (Figure 2-10).

### 3.2. Routine de fin de journée

1. **Scanner** les feuilles de terrain/le carnet ou les prendre en photo ;
2. **Trier, aliquoter, identifier et ranger les échantillons** : voir ⇒ Procédure des prélèvements et traitements des échantillons et Étiquettes et identification des échantillons.

Pour la PULI hors BdM, en l'absence de réfrigérateur, les tubes de sang peuvent être laissés dans l'arbec, la température extérieure étant généralement suffisamment fraîche. Ne pas tarder à les mettre au congélateur dès le retour sur base.

1. **Démonter les aiguilles des pistolets, tout rincer, brosser et sécher** avec un morceau de tissu car le métal a tendance à s'oxyder rapidement. Les aiguilles s'émoussent également assez vite, vérifier à chaque fin de journée et les affûter si nécessaire.
2. **Ranger**, nettoyer et préparer l'ensemble du matériel pour le lendemain. Répertoire ce qui manque en BDM pour le descendre le lendemain.
3. **Charger** le lecteur RFID.
4. **Rentrer les données** si on a le temps.

Edit

### 3.3. En fin de saison de PIT-tagging

- **Rentrer toutes les données** et faire un nouveau **contrôle complet de toutes les données rentrées**.
  - Pour les **Early/Late** : Vérifier entre autre les concordances fish-tag / PIT-tag : que tous les fish-tags aient bien été récupérés, qu'un fish-tag ne soit attribué qu'à un PIT-tag, que les fish-tags morts avant le PIT-tagging n'aient pas été PITés par miracle... etc.
- **Compléter les fichiers** de votre année : pour que les données soient importables dans le Sphénotron il faut que **toutes les colonnes soient remplies**.
  - Puli : CRO\_KIN\_20XX-20XX\_Pul1XX.xlsx
  - Early/Late : CRO\_KIN\_20XX-20XX\_Fish-PIT-tagging.xlsx
  - FIDH : CRO\_KIN\_20XX-20XX\_FIDH\_Monitoring.xlsx (cf **Protocole FIDH** pour plus de précision pour remplir cet excel)
- Importer les données des fichiers excel au format .csv dans la base de donnée MySQL via le Sphénotron → "Database Management" → "Import Data".
- **Scanner les feuilles de PIT-tagging**, les mettre dans le dossier 20YY-20YY\1-CMR\3-CMR\_Fish-PIT-tagging\1-ScanNotebook sur le serveur. Archiver les feuilles de terrain dans une pochette étiquetée avec les autres feuilles de l'année au Biomar.
- **Avant OP1, bien nettoyer tout le matériel utilisé**, surtout les pistolets à PIT-tag qui sont fragiles. Aiguiser toutes les aiguilles ⇒ **Protocole aiguisage**.
- Faire la **liste du matériel defectueux** s'il y en a et, éventuellement le renvoyer (décision par la cheffe de programme), et réaliser un inventaire pour connaître ce qu'il faut commander pour l'année suivante.

Figure 2-10. Exemple d'une partie de protocole rédigée dans le DokuWiki. La documentation est accessible à toutes les personnes impliquées dans le projet 137. Dans cet exemple, les procédures en fin de journée et en fin de saison de marquage électronique (PIT-tagging) sont documentées.

<sup>9</sup> <https://www.dokuwiki.org/fr:dokuwiki>

## 2.4.b. Intégration automatique des données à une base MySQL

En réponse aux défis de gestion des données cités précédemment, une base de données MySQL a été construite pour regrouper l'ensemble des données collectées, les organiser et les rendre accessibles.

MySQL est un système de gestion de bases de données relationnelle (RDBMS) open source (DuBois, 2013). Les bases de données relationnelles correspondent à une collection de données organisées en tables inter-connectées. Chaque table, composée de colonnes (qui définissent le type de données) et de lignes (qui contiennent les données elles-mêmes), représente un certain type d'entité (une table 'Manchots', 'Mesures', etc.). Chaque ligne représente une instance de cette entité (un manchot marqué et identifié par son numéro de puce RFID, le nom d'une mesure et la valeur associée, etc.), et chaque colonne représente un attribut de cette entité (le numéro du manchot, son nom, la date du marquage, etc.).

L'aspect "interconnecté" vient du fait que ces tables ne sont pas isolées les unes des autres, mais peuvent être liées par des relations, et ces relations sont généralement établies en utilisant des clés étrangères. Une clé étrangère constitue un lien entre un champ (ou un ensemble de champs) dans une table et un champ d'une autre table. Par exemple, la table 'Manchots', contenant les informations individuelles, peut avoir une colonne qui contient le nom de la personne ayant marqué l'individu, et cette colonne peut faire référence à la table 'Expérimentateurs' qui contient la liste des expérimentateurs du programme et leurs informations (par exemple leur adresse électronique). Ces relations entre tables permettent de structurer les données de manière logique et cohérente, et de réaliser des requêtes complexes pour extraire des informations précises à partir de la base de données. C'est l'un des principaux avantages de ces bases de données qui assurent la robustesse et la qualité des données, limitent la redondance des informations et réduisent considérablement la taille nécessaire au stockage.

Le langage SQL est utilisé pour interagir avec la base de données. Il permet de créer, de modifier, de gérer et de récupérer des données à partir de bases de données relationnelles. Les requêtes de type 'SELECT' permettent, par exemple, d'extraire une information voulue comme toutes les mesures associées à un individu ou encore la liste des protocoles/manipulations réalisés au cours d'une année donnée.

La majorité des données collectées par le projet 137 dans les archipels de Crozet et Kerguelen sont ainsi regroupées au sein d'une même base de données MySQL, dont la base mère est actuellement localisée à Crozet. Cette base est sauvegardée quotidiennement sur des serveurs et est envoyée aux laboratoires plusieurs fois par an. Un des prochains défis du programme à long terme est de mettre



en place une synchronisation en temps réel ou quasi-réel des bases sur le terrain avec celles des laboratoires, ce qui demande notamment de prendre en compte les contraintes du terrain liées à l'accès à internet toujours très limité depuis sa mise en place vers la mi-fin des années 2000.

Au cours de ce doctorat, la base de données MySQL a été entièrement reconstruite à partir d'une nouvelle structure et d'une version plus récente de MySQL. Toutes les données ont été transférées dans ces nouvelles tables. Cette restructuration a permis d'assurer l'intégrité des données et de mieux prévoir l'ajout de nouvelles données et de nouveaux types de données, tout en augmentant la qualité des données déjà collectées (baisse de la redondance, ajout de contraintes pour garantir la cohérence, etc.). Un exemple simplifié de la base de données est donné en Figure 2-11.

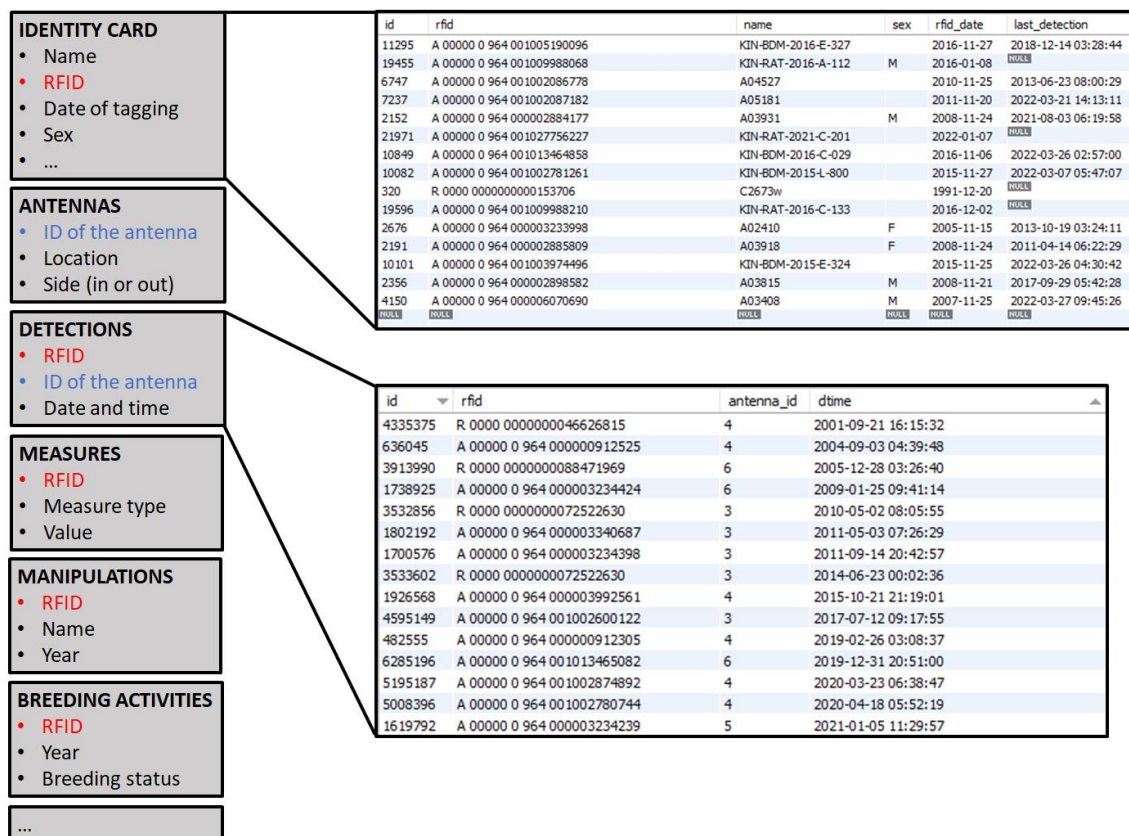


Figure 2-11. Structure simplifiée de la nouvelle version de la base de données MySQL contenant les données collectées depuis 1991 sur les manchots royaux de Crozet et Kerguelen. Chaque case grise correspond à une table. La base de données est construite autour de la table principale ('Identity Card') contenant toutes les informations clés des individus. Les autres tables font référence à cette table principale 'Identity Card', l'identité des individus étant donnée par les numéros RFID. Par exemple, la table 'Detections' enregistre toutes les détections RFID avec l'identifiant RFID de l'individu détecté et l'identifiant de l'antenne RFID, également liée à la table 'Antennas' compilant les informations de chaque antenne. Des extraits de la table principale et de la table 'Detections' sont présentés respectivement en haut et en bas à droite. La colonne « id » correspond au numéro d'identification unique attribué à chaque ligne du tableau. La colonne « rfid » correspond au numéro de la puce RFID (et, par extension, à l'identité du manchot associé). La colonne « nom » indique le nom des individus utilisé sur le terrain pour des raisons de simplicité. La colonne « sex » indique le sexe moléculaire s'il est connu. La colonne « rfid\_date » indique la date du marquage RFID. La colonne « last\_detection » indique la date de la dernière détection sur les antennes et est continuellement mise à jour. La colonne « antenna\_id » correspond au numéro d'identification de l'antenne. La colonne « dtime » indique la date et l'heure de la détection.

## 2.4.c. Sphenotron

Un logiciel a été développé au cours de ce doctorat. Écrit en Python, il reprend certaines bases d'anciens logiciels écrits en C++ (*Xmanchot* puis *Sphénotron*) et développés au fil des 25 dernières années pour accéder et interagir avec la base de données sans connaissance du langage MySQL et pour visualiser des détections RFID pour un traitement manuel ou semi-automatique des cycles de reproduction des oiseaux pucés.

Le *Sphenotron* est constitué de plusieurs panneaux permettant par exemple 1) la recherche et la sélection d'individus (Figure 2-12), 2) la visualisation des informations individuelles et de leurs cycles de reproduction (Figure 2-13 et Figure 2-14), ou encore 3) la gestion des données (Figure 2-15, Figure 2-16 et Figure 2-17).

En plus de la visualisation des données, le *Sphenotron* dispose d'un algorithme de traitement des détections manquantes, présenté en *Supplément B* du Chapitre 3. Cet algorithme est capable d'inférer une détection manquante à partir des détections précédentes et suivantes. Il permet de faciliter la représentation des périodes passées sur la colonie ou en mer (Figure 2-13) et ainsi d'augmenter la qualité des données de détection pour des analyses ultérieures, telles que la classification automatique présentée dans le Chapitre 3.

NAME	RFID	MANIPULATIONS	ALARM	RFID DATE	LAST DETECTION	SEX
A01361	A 00000 0 964 000000912363	Puli 12		2002-11-15	2002-12-18 09:36:50	M
A01362	A 00000 0 964 000000912364	Puli 12		2002-11-15	2006-04-25 14:06:01	M
A01363	A 00000 0 964 000000912365	Puli 12		2002-11-15	2021-04-19 07:26:02	M
A01366	A 00000 0 964 000000912368	Puli 12		2002-11-15	2005-04-20 08:13:10	M
A01367	A 00000 0 964 000000912369	Fidelity 2012, Puli 12		2002-11-15	2022-12-04 07:34:50	M
A01370	A 00000 0 964 000000912373	Puli 12		2002-11-15	2012-02-07 12:30:36	M
A01371	A 00000 0 964 000000912374	Puli 12		2002-11-15	2002-12-09 04:28:53	M
A01376	A 00000 0 964 000000912379	Fidelity 2012, Fidelity 2015, ...		2002-11-15	2022-12-17 14:04:01	M
A01378	A 00000 0 964 000000912381	Puli 12		2002-11-15	2010-06-29 08:20:08	M
A01381	A 00000 0 964 000000912384	Puli 12		2002-11-15	2004-03-05 12:49:22	M
A01382	A 00000 0 964 000000912385	Puli 12		2002-11-15	2005-04-15 06:14:12	M
A01383	A 00000 0 964 000000912386	Puli 12		2002-11-15	2010-06-02 17:46:18	M
A01384	A 00000 0 964 000000912387	Puli 12		2002-11-15	2005-11-08 07:01:13	M
A01385	A 00000 0 964 000000912388	Puli 12		2002-11-15	2009-11-07 04:22:59	M
A01386	A 00000 0 964 000000912389	Puli 12		2002-11-15	2016-04-29 05:31:31	M
A01388	A 00000 0 964 000000912391	Fidelity 2012, Puli 12		2002-11-16	2017-03-01 11:52:20	M
A01389	A 00000 0 964 000000912392	Puli 12		2002-11-16	2002-12-13 18:35:05	M
A01391	A 00000 0 964 000000912394	Puli 12		2002-11-16	2002-12-19 04:09:14	M
A01394	A 00000 0 964 000000912397	Puli 12		2002-11-16	2021-07-26 09:08:37	M
A01395	A 00000 0 964 000000912398	Puli 12		2002-11-16	2009-06-29 08:54:19	M
A01396	A 00000 0 964 000000912399	Fidelity 2012, Fidelity 2013, ...		2002-11-16	2022-12-08 06:02:24	M
A01398	A 00000 0 964 000000912501	Puli 12		2002-11-16	2002-12-22 16:48:21	M
A01399	A 00000 0 964 000000912502	Puli 12		2002-11-16	2002-12-15 09:17:30	M
A01400	A 00000 0 964 000000912503	Puli 12		2002-11-16	2002-12-08 06:25:48	M
A01402	A 00000 0 964 000000912505	Puli 12		2002-11-16	2012-04-30 06:49:46	M
A01404	A 00000 0 964 000000911970	Puli 12		2002-11-16	2005-04-27 06:18:47	M

Figure 2-12. **Panneau de recherche du Sphenotron.** A gauche, les différents filtres communs permettent une sélection précise d'oiseaux d'intérêt (ici les mâles issus de la manipulation 'Puli 12' qui ont été marqués électroniquement après le 15 novembre 2002). A droite, est donné le résultat de la recherche dans la base de données MySQL et les informations principales de chaque individu. Ces individus peuvent être sélectionnés pour 'ouvrir' leur cycle (voir Figure 2-13).

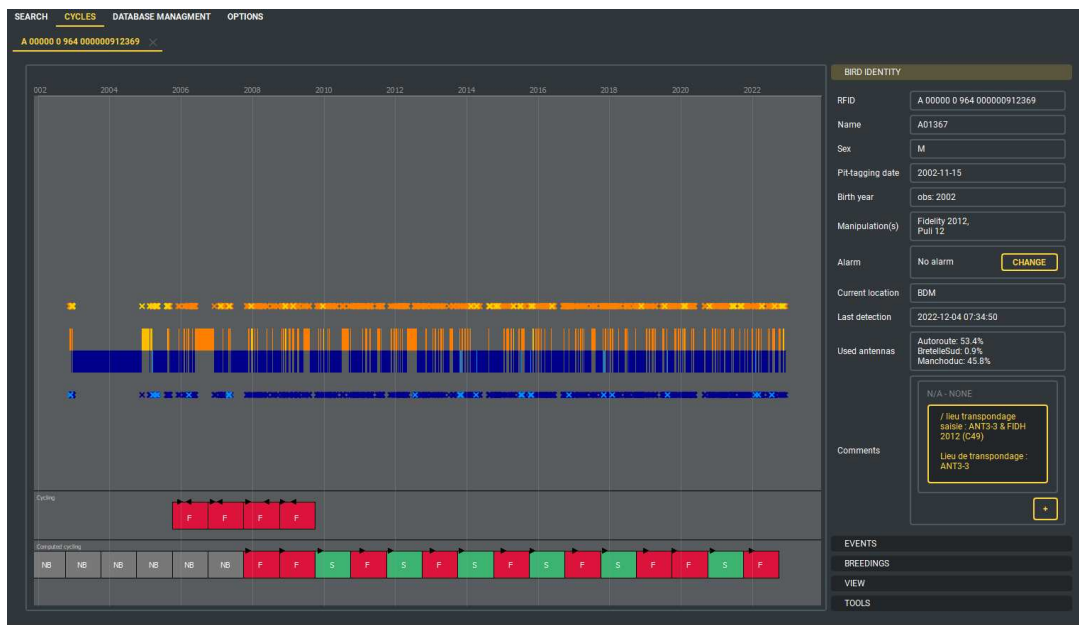


Figure 2-13. **Panneau du Sphenotron représentant un cycle de reproduction.** Schémas de présence/absence à la colonie issus des détections RFID d'un individu (ici A01367) au cours de sa vie. Les périodes qu'il a passées sur la colonie sont représentées en orange, et les périodes en mer sont en bleu. Les périodes en bleu clair et jaune représentent également des périodes en mer et sur la colonie, mais après la correction d'une détection RFID manquante grâce à un algorithme défini au cours de la thèse. Chaque croix représente une détection RFID en respectant le même code couleur. La partie inférieure présente les cycles de reproduction analysés par des experts humains (en haut) et par la méthode RFIDeep (en bas) présentée en Chapitre 3 (Bardon et al., 2023). Les saisons de reproduction en succès sont en vert, les échecs en rouge, et les années sabbatiques en gris. Les triangles noirs correspondent aux dates d'initiation et de fin d'une reproduction annuelle.

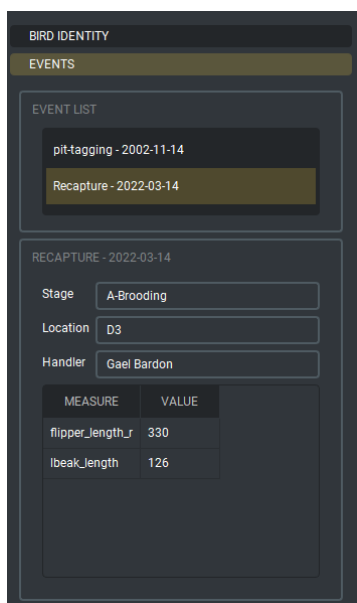


Figure 2-14. **Données associées à un événement (capture, observation, etc.).** Ici, sont présentées des données biométriques associées à la recapture d'un individu.



The screenshot shows the 'Modify Bird' interface with the following sections:

- IDENTITY:** Fields for RFID (A 00000 0 964 00000911992), Name (A01219), Sex (M), Birth year (2002), and Death (No data), each with a 'MODIFY' button.
- MANIPULATIONS:** A list of manipulations (Fidelity 2012, Fidelity 2013, Pull 12) with buttons for 'REMOVE SELECTED MANIPULATION' and 'ADD MANIPULATION'.
- COMMENTS:** A text area with a comment about transponder location and buttons for 'MODIFY' and 'DELETE', plus an 'ADD NEW COMMENT' button.
- EVENTS:** A table with columns: DATE, TYPE, BIRD STAGE, LOCATION, HANDLER, COMMENT. One event is listed: 2002-11-11, pit-tagging, P-Mue, ANTAVIA, N/A.
- MEASURES ASSOCIATED WITH SELECTED EVENT:** A table with columns: MEASURE, VALUE, RAW VALUE, COMMENT. Measures include mass (9.9), repletion (1.0), lbeak\_length (87.0), and flipper\_length\_l (306.0).

Figure 2-15. L'onglet 'Modify Bird' permet de modifier les données de la base de données MySQL à partir de l'interface du logiciel. De nombreuses contraintes ont été incluses pour éviter les erreurs lors des modifications. Par exemple, il n'est pas possible d'ajouter une mesure aberrante compte tenu des mesures existantes dans la base de données. De plus, chaque modification est automatiquement associée à l'utilisateur et un commentaire est ajouté pour assurer un suivi des modifications réalisées.

The screenshot shows the 'Add Bird' interface with the following sections:

- IDENTITY RECORD:** Fields for RFID (with 'CHECK' button), Name (with 'CHECK' button), Sex (Unknown), Birth year (UNKNOWN, 2023), Birth year type (J01), RFID date (NONE, 15/03/2023), RFID Stage (A-Brooding), Fish-tagging date (NONE, 15/03/2023), Dead (No data), and Manipulations (Ecophy).
- RFID DATA:** Fields for Handler\* (Adrien Gannier), Location\* (A0), Pit-tag packing, Pit-tag disinfectant, Mass (kg), Beak (Upper length, Lower length, Height, Width), Flipper length (Right, Left), Hemi-tarsus length (Right, Left), Repletion (0.4), and Circumference (mm).

Buttons for 'ADD' and 'REMOVE SELECTED' are present at the bottom of each section, along with 'RESET' and 'SAVE' buttons at the bottom right.

Figure 2-16. L'onglet 'Add bird' permet l'ajout de nouveaux individus dans la base de données MySQL. Les données sont obligatoirement vérifiées puis validées par l'utilisateur avant l'ajout définitif dans la base de données. Par exemple, le numéro RFID doit correspondre à la structure du numéro de puce utilisé depuis les débuts du programme à long terme. Cela évite également l'ajout de doublons (pour le nom et le numéro RFID).

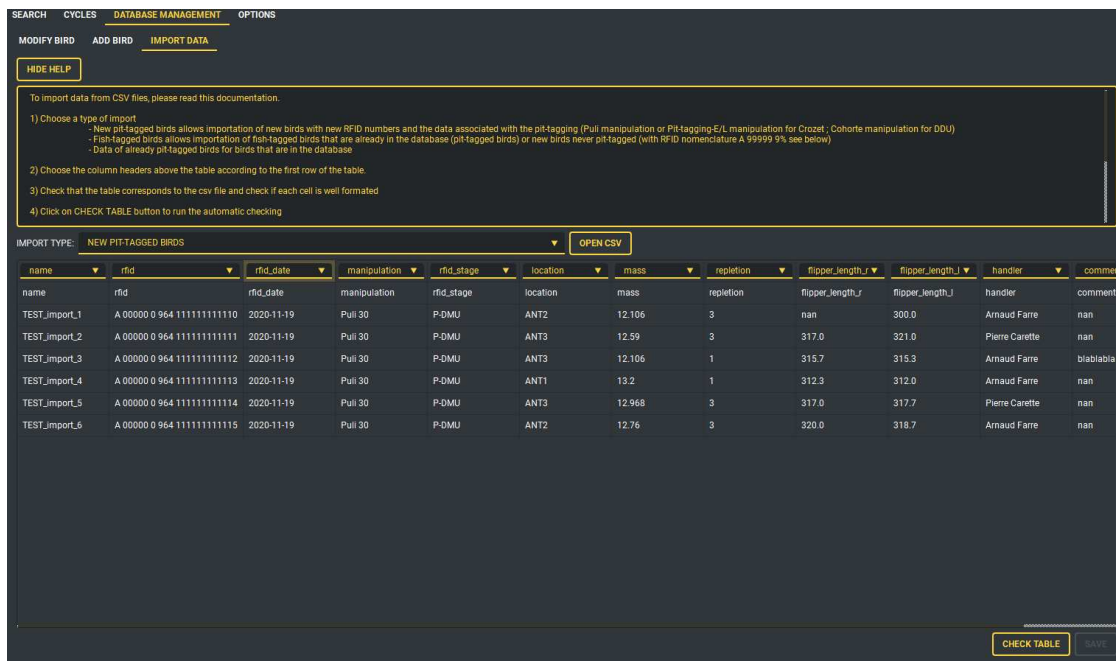


Figure 2-17. L'onglet 'Import Data' permet l'intégration de données à partir de tableaux CSV directement dans la base MySQL. Cet outil assure une intégration homogène et facile des données collectées au cours des saisons par des utilisateurs ne sachant pas nécessairement utiliser MySQL. Lorsqu'un fichier CSV est importé, les colonnes sont automatiquement associées à des colonnes connues issues de la base MySQL. Lorsque toutes les colonnes ont été associées à une colonne standardisée, l'utilisateur peut vérifier l'intégrité des données grâce à des fonctions de comparaison avec les données existantes dans la base de données (comparaison des données biométriques, vérification des doublons, du format des dates, etc.). Des alertes sont affichées lorsque les valeurs biométriques font partie des 5 % les plus hautes ou les plus basses des valeurs existantes.

## 2.5. Méthodes de modélisation et d'analyses

### 2.5.a. Apprentissage automatique et réseaux de neurones en écologie

L'intelligence artificielle, au sens très large, constitue l'ensemble des théories et des méthodes inspirées de l'intelligence humaine, permettant de résoudre des problèmes complexes, souvent non résolubles par des méthodes classiques en mathématiques (Russell and Norvig, 2016; Winston, 1984). L'intelligence artificielle englobe l'apprentissage automatique (ou *machine learning*, Bishop & Nasrabadi, 2006) qui englobe lui-même l'apprentissage profond (ou *deep learning*, LeCun et al., 2015). L'apprentissage automatique fait, en général, référence aux algorithmes capables de générer automatiquement des modèles prédictifs en détectant des schémas (ou *pattern*) dans les données. L'apprentissage profond est un type d'apprentissage automatique basé sur les réseaux neuronaux, inspirés de la structure des neurones biologiques. Ces réseaux permettent à l'algorithme de détecter et extraire automatiquement des informations dans des données.

Parmi tous les algorithmes d'apprentissage automatique (et donc d'apprentissage profond), on distingue notamment l'apprentissage supervisé et non supervisé<sup>10</sup>. L'apprentissage supervisé correspond aux méthodes basées sur des jeux de données annotées, qui permettent à l'algorithme d'être entraîné. Au contraire, l'apprentissage non supervisé est utilisé pour former des groupes de données similaires au sein d'un jeu de données, sans information préalable.

L'apprentissage automatique est de plus en plus utilisé dans les domaines de l'écologie, de l'évolution et de la conservation (Borowiec et al., 2022; Christin et al., 2019). Cela s'est notamment popularisé avec la nécessité de traiter et d'analyser de gros jeux de données issus de suivis par pièges photographiques (ou *camera trap*) et d'enregistreurs sonores (Stowell and Plumbly, 2014; Tabak et al., 2019). Ces algorithmes sont maintenant utilisés pour travailler aussi bien à l'échelle individuelle que de la population ou de l'écosystème (voir la Figure 3 de Christin et al., 2019). Certains algorithmes sont d'ailleurs maintenant utilisés dans le cadre d'applications grand public, par exemple BirdNet, MerlinID<sup>11</sup> ou encore PlantNet (Affouard et al., 2017; Kahl et al., 2021), qui permettent l'identification acoustique d'oiseaux et visuelle de plantes.

Cependant, l'utilisation de l'apprentissage automatique, et particulièrement de l'apprentissage profond, comporte de nombreux défis en écologie. Tout d'abord, les jeux de données doivent être conséquents pour atteindre une bonne précision de classification ou d'identification (Knight et al., 2017; Marcus, 2018). Dans le cas d'algorithmes supervisés, les données d'entraînement doivent couvrir l'ensemble de la variabilité biologique contenue dans les jeux de données à analyser, même si les méthodes d'augmentation de données peuvent partiellement résoudre ce problème (Goodfellow et al., 2014; Wearn et al., 2019). Une autre préoccupation majeure est la qualité des données puisqu'une faible qualité peut rapidement générer des artefacts et une faible précision (Villon et al., 2022; Whang and Lee, 2020). C'est notamment un problème lorsque les jeux de données sont issus de programmes de science participative pour lesquels les données sont récoltées par des non-experts (Dickinson et al., 2010).

Enfin, il est souvent reproché aux algorithmes d'apprentissage profond d'être des 'boîtes noires' qui ne permettent pas aux utilisateurs de comprendre les processus de décision de l'algorithme. Il est, par exemple, difficile de savoir quelles sont les composantes des données utilisées par les algorithmes, ce qui peut engendrer des décisions basées sur des artefacts non prévus par l'utilisateur. Néanmoins, ce dernier point est de moins en moins problématique grâce à l'apparition de méthodes de

---

<sup>10</sup> D'autres types d'apprentissage moins fréquemment utilisés en écologie existent comme l'apprentissage semi-supervisé ou auto-supervisé.

<sup>11</sup> <https://merlin.allaboutbirds.org/>

visualisation telles que les cartes d'activation (Zhou et al., 2016) ou des cartes de saillances (Zeiler and Fergus, 2014), qui fournissent des représentations de ce que 'voient' les algorithmes (Figure 2-18).



*Figure 2-18 Illustration de l'utilisation d'une méthode de visualisation pour comprendre la décision d'un algorithme d'apprentissage profond. Dans cet exemple, nous utilisons un algorithme de classification d'image (VGG-16, Simonyan, 2014) sur l'image de gauche. La classification indique 'Leonberg' qui correspond effectivement à la race du chien présent sur cette photo. L'algorithme Grad-CAM (Selvaraju et al., 2020) permet d'identifier les pixels ayant contribué à la décision prise par l'algorithme (image de droite).*

L'application concrète d'un modèle d'apprentissage profond et des méthodes permettant la préparation des données, la classification, la visualisation et le test des résultats est présentée dans le Chapitre 3.

### 2.5.b. Méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR)

En milieu naturel, il est généralement difficile de suivre tous les individus d'une population. Cependant, si l'on marque une certaine fraction de la population et qu'on relâche les individus dans leur milieu, il est possible d'estimer la taille de la population en mesurant leur taux de recapture au cours de prospections ultérieures de leur milieu, appelées 'occasions'. Cette méthode, développée au 19<sup>ème</sup> siècle, constitue la base d'une multitude de méthodes d'estimation des traits vitaux d'une population ou d'une sous-population, tels que les survies âge-spécifiques, les taux de dispersion, ou encore des transitions entre états reproducteurs (Lebreton et al., 2009, 1992; Pradel, 2005).

Cette section n'a pas pour but de détailler le fonctionnement de ces méthodes mais de présenter l'approche générale abordée dans le Chapitre 5. Pour plus de détails concernant ces modèles, je réfère au *Handbook of Capture-Recapture Analysis* (Amstrup et al., 2010), au livre MARK (Cooch and White, 2024), et à la partie Materials & Methods du Chapitre 5.

Dans cette thèse, nous utilisons une approche à état unique (*single state*) issu du modèle de Cormack-Jolly-Seber qui permet d'estimer le taux de survie d'une population (Lebreton et al., 1992). Ainsi, pour chaque manchot équipé d'une puce RFID, nous pouvons construire son histoire de recapture. Concrètement, il s'agit d'une suite de 1 et de 0 qui correspondent respectivement aux années où un individu a été détecté ou non par une antenne RFID. Les manchots royaux sont très fidèles à leur site de naissance et de reproduction, ainsi, les suivis en continu de la population de Crozet et quasi continu de Kerguelen se traduisent par un taux de recapture très élevé des oiseaux pucés pouvant conduire à des estimations précises et robustes. De plus, grâce aux marquages de poussins chaque année, nous disposons d'un jeu de données conséquent d'histoire de recaptures d'âge connu, qui nous permet d'estimer les taux de survie âge-spécifiques au cours de la durée de l'étude. Afin de nous assurer que les jeux de données issus des recaptures individuelles de manchots respectaient les hypothèses du modèle de Cormack-Jolly-Seber, nous avons utilisé les tests de qualité d'ajustement (ou GOF pour *Goodness-Of-Fit*; White, 2002) implémentés dans la librairie R *R2Ucare* (Gimenez et al., 2018b). Afin de prendre en compte les résultats de ces tests, nous avons adapté notre modèle grâce à la méthode décrite par Pradel et Sanz-Aguilar (2012) et ce modèle a été implanté dans le logiciel E-surge (Choquet et al., 2009). Ce logiciel nous a permis, après avoir sélectionné le modèle le plus parcimonieux, de tester l'effet des conditions environnementales, des colonies et les caractéristiques des individus.

### 2.5.c. Variables environnementales et prédictions

Comme introduit au début de ce chapitre, les variables environnementales susceptibles d'impacter les populations de manchots royaux sont de plusieurs natures : elles peuvent être locales ou à large échelle, climatiques ou océanographiques.

**Température de surface de la mer (SST pour *Sea Surface Temperature*) et front polaire.** La SST est largement considérée comme l'un des principaux moteurs de la productivité marine, des interactions trophiques et de la distribution des espèces (Cheung et al., 2013). La température des eaux de surface est disponible sur toute la surface des océans grâce à une interpolation des relevés obtenus par satellites, par bateaux et par bouées. Dans cette thèse, l'*Optimum Interpolation SST* issue de la

*National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA)<sup>12</sup> a été utilisée pour calculer la SST moyenne quotidienne sur les aires d'alimentation utilisées par l'espèce au cours de l'année (voir Figure 2-5). Nous avons également calculé les latitudes des isothermes 2°, 4° et 5°C au sud de Crozet et Kerguelen, étant donné que ces latitudes ont pu être reliées au front polaire antarctique (Park et al., 2014, 1993), une zone d'alimentation importante pour les manchots royaux en été (Bost et al., 2009). La distance entre les isothermes 4°C et 5°C a été estimée comme indicateur du gradient latitudinal de SST au sud des archipels. Enfin, la latitude du front polaire a été définie comme la limite nord des eaux superficielles (< 200 m de profondeur) à 2°C (Pollard et al., 2002) en utilisant les données issues du modèle GODAS (*Global Ocean Data Assimilation System*)<sup>13</sup>.

**Zone Marginale de Glace (MIZ pour *Marginal Ice Zone*).** La MIZ, définie comme la zone où la concentration de glace de mer est située entre 15 % et 80 %, est connue pour favoriser la productivité, l'accumulation de proies et les zones de pêche favorables pour les oiseaux et mammifères marins (Ainley et al., 2017; Bester et al., 2017). La MIZ serait ainsi une zone d'alimentation importante pour les manchots royaux en hiver (Bost et al., 2004; Charrassin and Bost, 2001; Jouventin et al., 1994). La concentration de glace de mer, disponible à l'échelle journalière et sur des mailles de 25 km<sup>2</sup>, est issue des données de la *National Snow and Ice Data Center* (NSIDC)<sup>14</sup>. A partir de ces données, nous avons mesuré l'étendue de la MIZ et deux variables ont été calculées à partir de ces données : la distance entre limite nord de la MIZ et les colonies et la fraction de l'étendue de glace totale (concentration > 15 %) couverte par la MIZ. La première variable est un indicateur de la distance entre cette zone productive et les colonies de reproduction, alors que la deuxième est un indicateur de la qualité globale de la zone englacée pour la recherche alimentaire (Sausser et al., 2024).

**Concentration de chlorophylle *a* (Chla).** La Chla est également un bon indicateur de la productivité marine (Thomalla et al., 2011). Ces données, issues des observations satellitaires *Copernicus-GlobColour*, sont disponibles quotidiennement et sur les régions autour et au sud des archipels de Crozet et de Kerguelen, grâce à des interpolations spatio-temporelles<sup>15</sup>. Nous avons calculé les concentrations moyennes sur les régions d'intérêt utilisées par les manchots royaux (voir Figure 2-5). Le centre de masse de Chla aux longitudes des deux archipels et entre 40°S et 56°S a également été estimé comme indicateur de la localisation de la productivité maximale.

**Oscillation Antarctique (SAM pour *Southern Annular Mode*).** Le climat de l'océan Austral est fortement influencé par cette oscillation (Fogt and Marshall, 2020; Thompson and Wallace, 2000). En

---

<sup>12</sup> <https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst>

<sup>13</sup> <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/GODAS/>

<sup>14</sup> <https://nsidc.org/data/g02202/versions/4>

<sup>15</sup> [https://data.marine.copernicus.eu/product/OCEANCOLOUR\\_GLO\\_BGC\\_L4\\_MY\\_009\\_104/description](https://data.marine.copernicus.eu/product/OCEANCOLOUR_GLO_BGC_L4_MY_009_104/description)

prenant en compte cette variable à grande échelle, il est ainsi possible de tenir compte d'une variabilité climatique qui peut ne pas être détectée dans les variables locales présentées précédemment. Il existe plusieurs indices avec différentes définitions pour caractériser le SAM. Dans cette thèse, nous l'avons défini à partir de la première composante principale de l'ACP de la hauteur géopotentielle extratropicale (< 20° de latitude) de la basse troposphère (700 mb) obtenue à partir d'ensembles de données de réanalyses atmosphériques NCEP/NCAR<sup>16</sup>.

**Indice de probabilité de la trajectoire des tempêtes (Storm track probability index).** Cet indice a été défini comme la latitude du gradient maximum de la couche 500 mb à la longitude de Crozet et Kerguelen (Marshall and Plumb, 2007). Il informe donc de la latitude la plus probable où sont susceptibles de se former les tempêtes dans l'océan Austral, et ainsi de la probabilité de toucher les zones d'études (la colonie de Crozet dans le Chapitre 4, et les zones d'alimentation dans le Chapitre 5). Les données de pressions atmosphériques nécessaires au calcul de cet indice ont été extraites du jeu de données de réanalyses atmosphériques NCEP/NCAR<sup>17</sup>.

**Dipôle de l'Atlantique sud et de l'océan Indien (SAIOD pour *Southern Atlantic–Indian Oceans Dipole*).** Le SAIOD, proposé par Bost *et al.* (2015), est défini comme la première composante principale de l'ACP des champs d'anomalies de la SST dans la région Atlantique sud-océan Indien (10°-50°S, 50°W-150°E) pendant les mois de février et mars. Cet indice climatique à grande échelle pourrait notamment expliquer le déplacement du front polaire vers le sud durant la saison de reproduction des manchots royaux (Bost *et al.*, 2015).

---

<sup>16</sup> [https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily\\_ao\\_index/aao/aao.shtml](https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/aao/aao.shtml)

<sup>17</sup> <https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.ncep.reanalysis.html>



### Chapitre 3. Analyse automatique des histoires de vie individuelles de populations de manchots suivis par RFID





### 3.1. Résumé

Le suivi automatique de la faune sauvage est devenu un outil essentiel en écologie (Nguyen et al., 2017; Petso et al., 2021). En particulier, l'identification par radiofréquence (RFID) est désormais une technologie très répandue pour estimer les paramètres phénologiques, de reproduction et de survie de nombreuses espèces (Bonter and Bridge, 2011). Cependant, alors que la RFID produit de vastes jeux de données, aucune méthode permettant un traitement fiable et rapide de cette masse de données n'était encore disponible à ce jour.

Notre étude propose un flux de travail d'apprentissage profond (*RFIDeep*), visant à estimer des caractéristiques écologiques individuelles, telles que le statut et le succès reproducteur, le sexe et la date de reproduction, à partir de données de marquage-recapture RFID. Afin de démontrer les performances de *RFIDeep* sur des jeux de données massifs et complexes, nous avons utilisé les données RFID collectées sur les manchots royaux de la colonie de la Baie du Marin dans l'archipel de Crozet (~15 000 individus marqués et suivis de 1998 à 2022) et sur les manchots Adéliques de la colonie de l'île de Péterel dans l'archipel de Pointe Géologie en Antarctique (~3600 individus marqués et suivis de 2006 à 2022).

Pour déterminer le statut reproducteur, le sexe et la phénologie des individus pour chaque saison de reproduction, nous avons développé une architecture de réseau neuronal convolutif unidimensionnel (1D-CNN). Pour tenir compte de la variabilité phénologique et des limites techniques d'acquisition de données, nous avons développé une étape d'augmentation de données imitant un décalage des dates de reproduction et simulant des détections RFID manquantes. Enfin, pour identifier les phases de la reproduction utilisées lors de la classification, un outil de visualisation a été mis en place pour permettre aux utilisateurs de se familiariser et de comprendre ce qui est généralement considéré comme une "boîte noire" en apprentissage profond.

Grâce à ces trois étapes, nous avons atteint une grande précision pour tous les paramètres recherchés. Pour la classification des cycles de reproduction du manchot royal, nous avons obtenu une précision de 96,3 % pour le statut, 97,3 % pour le succès et 86,9 % pour la phénologie. Grâce à l'ensemble des saisons de reproduction de chaque individu, nous avons pu déterminer leur sexe avec une précision globale de 88,6 %, croissante avec le nombre de saisons de reproduction disponibles. Pour les manchots Adélie, nous avons pu déterminer le succès de reproduction et le sexe des individus avec une précision de 95,2 % et 93,5 %, respectivement.

*RFIDeep* met ainsi en évidence le potentiel de l'intelligence artificielle pour suivre les changements qui s'opèrent au sein des populations animales, décuplant les avantages des suivis automatiques. *RFIDeep* est un code source ouvert, ce qui facilite l'utilisation, l'adaptation et le perfectionnement des

données RFID pour une grande variété d'espèces. Outre un gain de temps considérable pour l'analyse de ces jeux de données volumineux, notre étude démontre la capacité des modèles CNN à détecter dans ces données des motifs pertinents d'un point de vue écologique grâce à des techniques de visualisation qui sont rarement utilisées en écologie.

En plus de fournir de précieuses données fondamentales sur l'écologie et les tendances des populations, le traitement automatisé et standardisé de ces données massives, et leur intégration en continu et en temps quasi réel, permet de gérer et de sécuriser les séries temporelles biologiques à long terme. Cela permet d'optimiser leur utilisation et leur réutilisation, ce qui est essentiel pour répondre aux principes FAIR (données facilement accessibles, comprises, échangeables et réutilisables). Ces informations, en temps quasi réel, sur l'état de santé de ces espèces bioindicatrices de leurs écosystèmes, sont aussi capitales afin d'alerter nos gouvernements, et de mettre en œuvre rapidement des mesures de conservation efficaces.

### 3.2. Publication

**Bardon, G.**, Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E. M., \*Zitterbart, D. P. & \*Le Bohec, C. (2023). RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods in Ecology and Evolution*, 00, 1–13.

# RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification

Gaël Bardon<sup>1,2</sup>  | Robin Cristofari<sup>3</sup>  | Alexander Winterl<sup>4</sup>  | Téo Barracho<sup>2,5</sup>  |  
 Marine Benoiste<sup>2</sup> | Claire Ceresa<sup>1</sup> | Nicolas Chatelain<sup>2</sup>  | Julien Courtecuisse<sup>2</sup>  |  
 Flávia A. N. Fernandes<sup>2,6</sup>  | Michel Gauthier-Clerc<sup>7</sup> | Jean-Paul Gendner<sup>2</sup> |  
 Yves Handrich<sup>2</sup>  | Aymeric Houstin<sup>1,2,8</sup>  | Adélie Krellenstein<sup>2,4</sup> | Nicolas Lecomte<sup>5</sup>  |  
 Charles-Edouard Salmon<sup>9</sup> | Emiliano Trucchi<sup>6</sup>  | Benoit Vallas<sup>2,10</sup> | Emily M. Wong<sup>8,11</sup>  |  
 Daniel P. Zitterbart<sup>4,8</sup>  | Céline Le Bohec<sup>1,2,12</sup> 

<sup>1</sup>Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, Monaco, Principality of Monaco; <sup>2</sup>Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg, France; <sup>3</sup>University of Turku, Department of Biology, Turku, Finland; <sup>4</sup>Friedrich-Alexander-University Erlangen-Nürnberg, Department of Physics, Erlangen, Germany; <sup>5</sup>University of Moncton, Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology and Centre d'Études Nordiques, Department of Biology, Moncton, New Brunswick, Canada; <sup>6</sup>Marche Polytechnic University, Department of Life and Environmental Sciences, Ancona, Italy; <sup>7</sup>University of Geneva, Faculty of Sciences, Geneva, Switzerland; <sup>8</sup>Woods Hole Oceanographic Institution, Applied Ocean Physics and Engineering Department, Woods Hole, Massachusetts, USA; <sup>9</sup>Beefutures, Nantes, France; <sup>10</sup>Terres australes et antarctiques françaises, Saint-Pierre, France; <sup>11</sup>Stanford University, Stanford, California, USA and <sup>12</sup>Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, CNRS, CEFE UMR 5175, Montpellier, France

## Correspondence

Gaël Bardon

Email: [gbardon@centrescientifique.mc](mailto:gbardon@centrescientifique.mc)

Céline Le Bohec

Email: [celine.le-bohec@cnrs.fr](mailto:celine.le-bohec@cnrs.fr)

## Funding information

Academy of Finland, Grant/Award Number: 331320; Centre National de la Recherche Scientifique; Centre Scientifique de Monaco, Grant/Award Number: LIA-647 and RTP1-NUTRESS; Deutsche Forschungsgemeinschaft, Grant/Award Number: Z11525/3-1 and Z11525/7-1; Institut Polaire Français Paul Emile Victor

**Handling Editor:** Sarab Sethi

## Abstract

1. Automatic monitoring of wildlife is becoming a critical tool in the field of ecology. In particular, Radio-Frequency Identification (RFID) is now a widespread technology to assess the phenology, breeding and survival of many species. While RFID produces massive datasets, no established fast and accurate methods are yet available for this type of data processing. Deep learning approaches have been used to overcome similar problems in other scientific fields and hence might hold the potential to overcome these analytical challenges and unlock the full potential of RFID studies.
2. We present a deep learning workflow, coined "RFIDeep", to derive ecological features, such as breeding status and outcome, from RFID mark-recapture data. To demonstrate the performance of RFIDeep with complex datasets, we used a long-term automatic monitoring of a long-lived seabird that breeds in densely packed colonies, hence with many daily entries and exits.
3. To determine individual breeding status and phenology and for each breeding season, we first developed a one-dimensional convolution neural network (1D-CNN) architecture. Second, to account for variance in breeding phenology and technical limitations of field data acquisition, we built a new data augmentation

Daniel P. Zitterbart and Céline Le Bohec co-last authors.

This is an open access article under the terms of the [Creative Commons Attribution](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2023 The Authors. *Methods in Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ecological Society.

step mimicking a shift in breeding dates and missing RFID detections, a common issue with RFIDs. Third, to identify the segments of the breeding activity used during classification, we also included a visualisation tool, which allows users to understand what is usually considered a “black box” step of deep learning. With these three steps, we achieved a high accuracy for all breeding parameters: breeding status accuracy=96.3%; phenological accuracy=86.9%; and breeding success accuracy=97.3%.

4. RFIDeep has unfolded the potential of artificial intelligence for tracking changes in animal populations, multiplying the benefit of automated mark-recapture monitoring of undisturbed wildlife populations. RFIDeep is an open source code to facilitate the use, adaptation, or enhancement of RFID data in a wide variety of species. In addition to a tremendous time saving for analysing these large datasets, our study shows the capacities of CNN models to autonomously detect ecologically meaningful patterns in data through visualisation techniques, which are seldom used in ecology.

#### KEYWORDS

artificial intelligence, behaviour, machine learning, RFID, wildlife monitoring

## 1 | INTRODUCTION

Electronic monitoring systems have been widely used over the past two decades to better understand animal populations without human disturbance (Fagerstone & Johns, 1987; Schooley et al., 1993). Radio-Frequency Identification (RFID) technology allows the monitoring of uniquely identified individuals and automated recording of the presence of tagged individuals at chosen locations (Gibbons & Andrews, 2004). By placing RFID antennas along animal paths, at perches or narrow entries of the breeding site (Bonter & Bridge, 2011; Zydlewski et al., 2006), individual survival and breeding rates as well as behaviour and locations can be precisely estimated in, for example the classical capture-mark-recapture framework (Le Bohec et al., 2008). While RFID technology allows the recording of vast amounts of data, it also creates new challenges for data treatment, even if the data structure itself is rather simple (i.e. id, date and time, and location for each detection; Iserbyt et al., 2018). Because RFID data are not directly linked with biological parameters, one of the classic approaches is human expert interpretation (Afanasyev et al., 2015; Descamps et al., 2002). Even today, most of the information extraction and ecological interpretation from such detection data is done manually, although this remains extremely time-consuming and potentially biased by human interpretation. Additionally, the difficulty in manually processing potentially large numbers of detection data is increased by the possibility of missing detections (Hughes et al., 2021).

A solution to these challenges may lie in automated data processing that could mimic the behaviour of an expert analyst. Artificial intelligence has been the focus of intense methodological effort in ecology: it has been used to process various sources

of data including imagery or passive and active acoustic data, and to detect, classify, localise, identify, estimate and predict at every biological scale, from individuals to ecosystems (Christin et al., 2019; Pichler & Hartig, 2022). Among artificial intelligence methods, deep learning has a wide and promising scope but often lacks approachable workflows for ecologists. Deep learning can be generally defined as a set of methods using “deep” (i.e. multi-layer) networks of artificial neurons to process and “learn” complex features from data: see LeCun et al. (2015). Among these, convolutional neural networks (CNN) have been initially developed for image content classification (Krizhevsky et al., 2017) but have also been used for classifying signals (Hinton et al., 2012) such as human activity classification (Mutegeki & Han, 2020), birds vocalisation classification (Kahl et al., 2021) or marine mammal detections (Shiu et al., 2020). Yet, CNN capacities remain unexplored in numerous fields such as RFID data processing.

Recent efforts have been made to automatically infer behavioural patterns from various types of biologgers through AI (Fannjiang et al., 2019; Wang, 2019): for instance, accelerometers have shown promising capacities to detect food-catching events (Brisson-Curadeau et al., 2021) or to classify activity (Jeantet et al., 2021; Sakamoto et al., 2009). RFIDeep builds upon these efforts to address the specific nature of RFID data. While active biologgers record rich, multidimensional data, their record time is limited because of the required trade-off between miniaturisation, storage capacity, power consumption and impact on wildlife (Bodey et al., 2018). In contrast, passive, battery-less RFID tags have no demonstrable impact on an animal's behaviour and function throughout the individual's lifetime but the trade-off is that although the tag is attached to the animal, detection only occurs

at one or more fixed points (the active antennas), thereby offering a very narrow observation window, similar to the classical bird ringing observation approach (e.g. with mist nets). This creates a rather unique data structure with specific challenges for interpretation. RFID technology is also exposed to two major constraints because of the impossibility to detect multiple tags at the same time with a single antenna and the impossibility to instal several antennas at the same place, due to electromagnetic interference. By increasing probability of missing detections, the tag and reader collision problems create a trade-off between the number of deployed tags (the size of the dataset) and the probability of undetected individuals (the completeness of the dataset). This leads to challenges in inferring missing detections to correct the locations and movement patterns of individuals. Like in other automated data processes, such data imperfections need to be considered and if possible repaired with suitable algorithms.

Here, we demonstrate that non-explicit detection data from fixed observation points contain enough information to infer individual behaviour. Taking advantage of the recent developments in deep learning methods, we develop the “RFIDeep” workflow to automatically extract breeding status and outcome from detection data acquired by RFID antennas using CNN. We illustrate how deep learning methods detect biological features in RFID data with very high classification accuracy and demonstrate the use of a visualisation method not yet commonly implemented in ecology.

RFIDeep was initially developed for an “archetypal” real-life dataset with a ca. 25 years-long RFID detection time series collected on known-age/history king penguins *Aptenodytes patagonicus* (Gendner et al., 2005). Unlike flipper bands used until then, which are detrimental to the individuals (Gauthier-Clerc et al., 2004), the recording of every transit between the colony and the sea of RFID-tagged birds, throughout their life, allowed a more accurate and unbiased description of the reproductive patterns of the species (Descamps et al., 2002), and of the population's demographic parameters (Le Bohec et al., 2008). In these previous studies, all RFID detections were manually analysed by human experts and none of them used the entire dataset of RFID-tagged penguins. Since breeding king penguins exhibit highly stereotyped movement patterns (Descamps et al., 2002), they were good candidates for artificial intelligence classification. Based on direct field observations and molecular sexing data, we trained several CNN to infer RFID-tagged penguins' sex, breeding status and outcome (Breeding vs. Non-Breeding; Success vs. Failure), and breeding dates. We developed RFID-specific data augmentation steps to account for biological variance and data acquisition imperfections. We trained our classification process with field observation data and tested it with (i) annotated data to compare the performance of automatic classification with the human experts and (ii) independent field observation data.

We provide all source codes used in RFIDeep workflow that could be applicable for studies using RFID data acquisition and that could inspire ecologists to develop their deep learning process. Finally, a software named Sphenotron, developed to represent

movements and locations (in or outside the breeding site) based on RFID detections, is provided with a sample dataset as an example of an RFID data visualisation method.

## 2 | MATERIALS AND METHODS

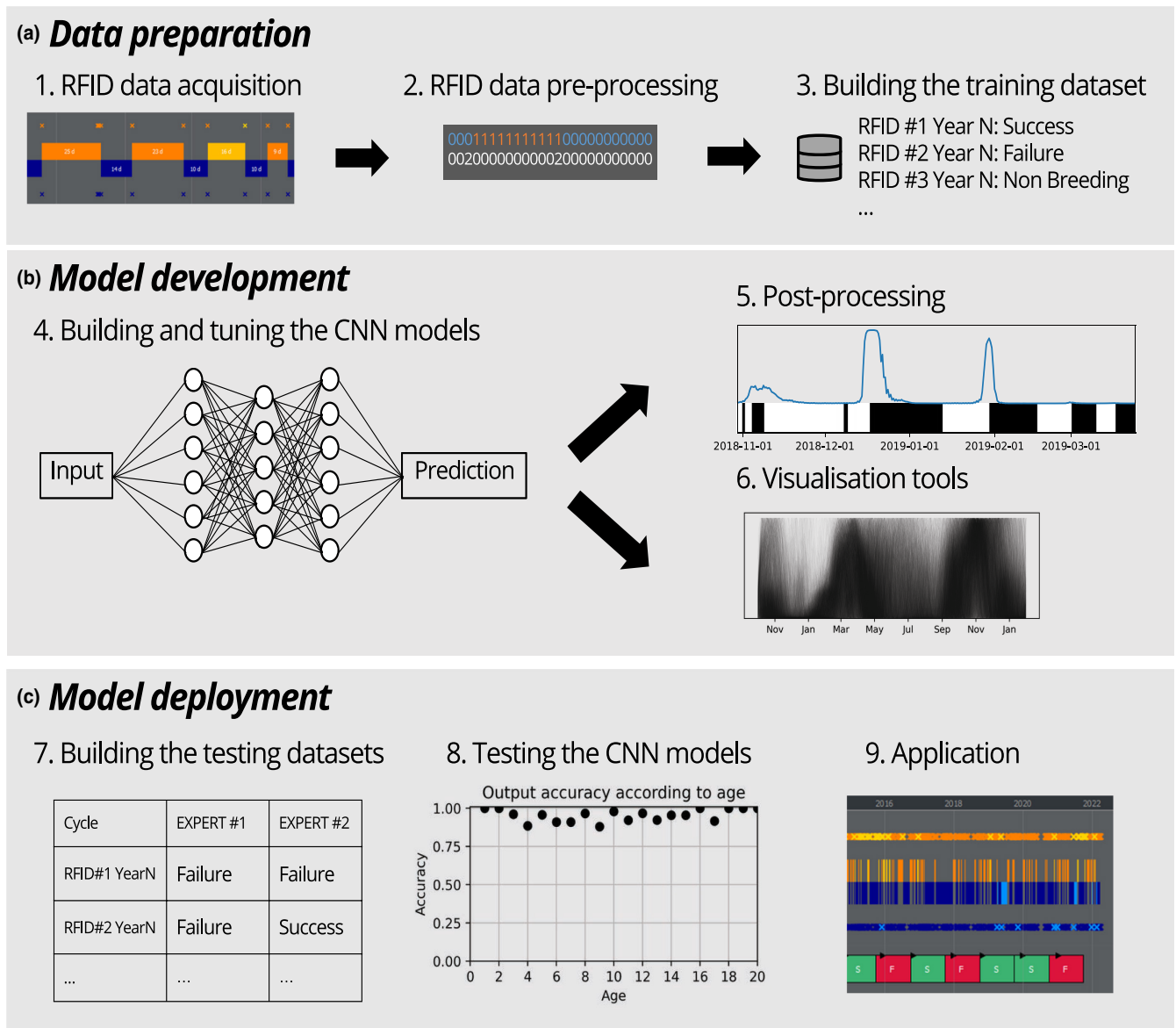
### 2.1 | Overall structure of RFIDeep workflow

Figure 1 summarises the steps needed to classify RFID data within a deep learning framework and provides a comprehensive view of the use of the RFIDeep workflow. This workflow can be adapted to fit other acquisition systems and species, if we have access to (1) RFID detection data (timestamp and individual ID) collected in a repeatable way and (2) ground truth data for a subset of individuals. The size of this ground truth set depends heavily on the signal-noise ratio in the target system, but a key requirement is its diversity, which must cover all expected biological situations (Christin et al., 2019).

### 2.2 | Application on a seabird species long-term monitored by RFID

#### 2.2.1 | RFID data acquisition

Here, we used data collected from the colony of king penguins (*A. patagonicus*) named ‘La Grande Manchotière’ and located at Possession Island, Crozet Archipelago (46°25 S, 51°45 E). This fieldwork was approved by the French ethics committee (last: APAFIS#29338-2020070210516365) and the French Polar Environmental Committee and permits handling animals and access breeding sites were delivered by the “Terres Australes et Antarctiques Françaises”. A sub-area of the colony of ca. 10,000 breeding pairs has been electronically monitored since 1998 with RFID technology. As of 2022, four pathways between the sea and the colony (the only ways in or out of the colony) are equipped with permanent automatic identification systems (the detailed information of the field site and systems are described in Gendner et al., 2005). In short, these automatic systems are composed of paired antennas that record the direction of each commuting bird that has been implanted subcutaneously with an RFID tag. Patterns of presence and absence of ca. 15,000 RFID-tagged birds throughout their breeding seasons and life have thus been recorded since 1998. This has generated a large (and increasing) quantity of data, with, for instance, seven million individual detections as of 2022. To manage, visualise and use information in the field (e.g. select specific groups of birds of known age or history), we developed *Sphenotron*, a python software that displays the location (in or out of the colony) of the individuals during their life, based on the latest known location transition (entrance or exit) for each bird (see [Supporting Information A](#)). Thanks to well-known king penguin's stereotyped presence/absence patterns at the



**FIGURE 1** Overall structure of the RFIDeep workflow classifying Radio-Frequency Identification (RFID) data with deep learning. The workflow is divided into three phases: data preparation, model development, and model deployment. (a) *Data preparation*. (1) RFID data acquisition: many individuals are equipped with RFID tags and antenna systems are installed at key locations to register the detections. A software called Sphenotron ([Supporting Information A](#)) has been developed to represent detections and transitions (in or out of a specific location, e.g. a colony or a nest) of RFID-tagged individuals. A colouring scheme is available to picture the ins (orange, above the line) and outs (blue, below the line) of tagged individuals. (2) RFID data pre-processing: a correction of missing detections is first applied. RFID data are then formatted (e.g. in or out of a specific location encoded as 1 and 0, and number of detections per time period) to have a unique and readable format for deep learning or for other analyses. (3) Building the training dataset: direct observations of RFID-tagged individuals are used to build a ground truth dataset of labelled vectors giving the true classification. (b) *Model development*. (4) Building and tuning the convolution neural network (CNN) models: the architecture of deep learning models and hyperparameters are tuned with the training dataset. Data augmentation is implemented to cover more biological and technical variance. An individual network is built for each classification problem (e.g. breeding status, sex). (5) Post-processing: classification networks are derived to extract other biological information requiring a post-processing step such as location of stereotyped patterns in RFID data (e.g. determination of the breeding dates with a probability curve (in blue) over presence/absence pattern in black and white, respectively). (6) Visualisation tools: models are validated and interpreted with visualisation tools (e.g. with black curves representing the focus of the model during the breeding season). (c) *Model deployment*. (7) Building the testing datasets: a testing step is used to remove biases induced during parameterisation with independent datasets (i.e. human expert classifications and independent ground truth dataset). (8) Testing the CNN models: model tests assess performance but also ensure that models consistently perform according to classes and individual characteristics (e.g. age, sex and life stage). (9) Application: classifications are applied to all detection data after pre-processing and formatting (i.e. after correction of missing detections and building of vectors), and results are represented in Sphenotron for each individual (successful breeding cycles “S” in green, failed breeding cycles “F” in red).



breeding site (see [Figure S7](#)), we can classify the breeding status of any RFID-tagged individual (Non-Breeding, Failed Breeding, Successful Breeding). Start of a breeding cycle (breeding date) can also be determined, it is defined as the beginning of the pattern characteristic of the courtship and incubation period, that is the first long sojourn at the colony following the annual moult and exceeding 10 days (Descamps et al., 2002). Additionally, the sex of an individual can also be derived from presence/absence patterns at the colony. An automatic sex determination has great potential application for many species where sex determination is challenging (i.e. monomorphic species like king penguins).

## 2.2.2 | RFID data pre-processing

### *Input data*

To prepare the detection data in an appropriate format, we chose to represent absence and presence time-series for each breeding cycle with two vectors providing the location of the individual at the end of 12-h periods (states 0 and 1) and the number of detections occurring during the 12 h ([Figure S8](#)). For one individual and one given year  $n$ , we built vectors encompassing the breeding cycle. For the King penguin, vectors start 1 October of the year  $Y$  and end 31 January of the year  $Y+2$  to cover the entire >1-year breeding cycle of the species ([Figure S7](#)). We obtained two vectors of 974 elements for each individual and each year. This step can be tailored to match other RFID acquisition systems and species, for instance by dropping the first vector when no location ('in' or 'out') is defined but only simple detection are recorded, for example at a feeding site.

### *Missing detection correction*

To tackle missing detections that can occur when individuals exit or enter their breeding site, we developed an algorithm to repair simple missing detections (i.e. detections on only one antenna of a pair, resulting in uncertainty in the individual's walking direction), as was similarly done by Austad et al. (2023). These corrections are usually trivial: for example, when an individual is detected only on the inside antenna, followed later by an entrance (i.e. outside-inside transition), an outside detection is inferred to restore a valid pattern in detections corresponding to the missed exit from the colony. We simply built the algorithm to detect all unrealistic successions of detections and to add the corresponding missing detections in all possible cases (see [Supporting Information B](#)).

## 2.2.3 | Building the training dataset

To build a training/ground truth dataset, we visually monitored 295 RFID-tagged individuals over 9 years (2011–2019), assessing their breeding status and behaviour directly through field observations. Birds were monitored from the beginning of the breeding season (November–January), thereby we were able to detect early

breeding failures that may have been difficult to distinguish from non-breeding behaviour using RFID detections alone. Breeding outcomes (S: Success; F: Failure) from these study birds was determined according to the survival of their chicks until they fledged. The sex of individuals was determined with the observation of their first period in the colony, as females leave the breeding site right after egg laying, while males care for the egg (Descamps et al., 2002). A ground truth database with breeding status, timing of breeding, and sexing for 463 breeding cycles was then compiled over the years.

## 2.2.4 | Building and tuning the CNN models

Several models were built to describe breeding activities from regular movement patterns (see [Figure S7](#)) with a classification workflow (see [Figure S9](#)):

1. Two models to determine if an individual in a given year was a breeder (Breeding vs. Non-Breeding) and if the breeding cycle was successful (Success vs. Failure),
2. A model to distinguish the sex of an individual through sex classification of only breeding cycles and a prediction compiling all the sexes identified over the lifetime breeding seasons,
3. A model to determine the most likely breeding date of males and females separately, through post-processing of a CNN model.

CNN architecture of these models was chosen using a classical simple architecture (see LeCun et al., 2015) and through trial and error (see details in [Figure S10](#)). Each model was trained on a training set of 80% of the dataset, and the remaining 20% was used as a validation set to measure model performances and avoid overfitting (shown by low validation accuracy and high training accuracy), as suggested by Christin et al. (2019). Multiple training of the models with random splitting of the training/validation sets was performed to cross-validate the hyperparameters. Once the final hyperparameters were chosen, validation accuracy with the 20% validation set was recorded, and the final models were trained with 100% of the training datasets. When the models were applied to detection vectors to generate the classifications, the most probable class was chosen for the classification.

To extend the generalisation capacities of our models, we used a data augmentation process during the training of the models, in the sense of a distortion of the data (LeCun et al., 1998). In other words, during the training, the dataset is perturbed in a controlled way at each iteration: while the data quantity remains unchanged, its variability is increased, thus covering more possible situations, and avoiding overfitting. We used two types of augmentation: the first one consisted in shifting the breeding cycles by a random number of days, as usually done with imagery data to make the models translational invariant. At each iteration of the training, we shifted each training vector by a zero padding at the end or at the beginning of the vector, while trimming the same number of elements on the opposite side. We used a random offset between -30 and 30 days to cover large biological variability in the

phenology of our species (but this can be easily changed in the code, and this step can be turned off). The second part of data augmentation focused on simulating missing RFID detections. In the actual dataset, the most frequent problem is the loss of a single detection, which is solved by our correction algorithm. Therefore, we chose to remove 10% of the single detections at each iteration, before applying our correction algorithm, allowing a complete recovery of the original detections for at least 50% of individuals (see [Supporting Information C](#)) and leaving uncorrected detections and erroneous locations to improve training generality. Models for determining the breeding status were trained with and without these data augmentation processes to assess the benefits of this step.

## 2.2.5 | Post-processing

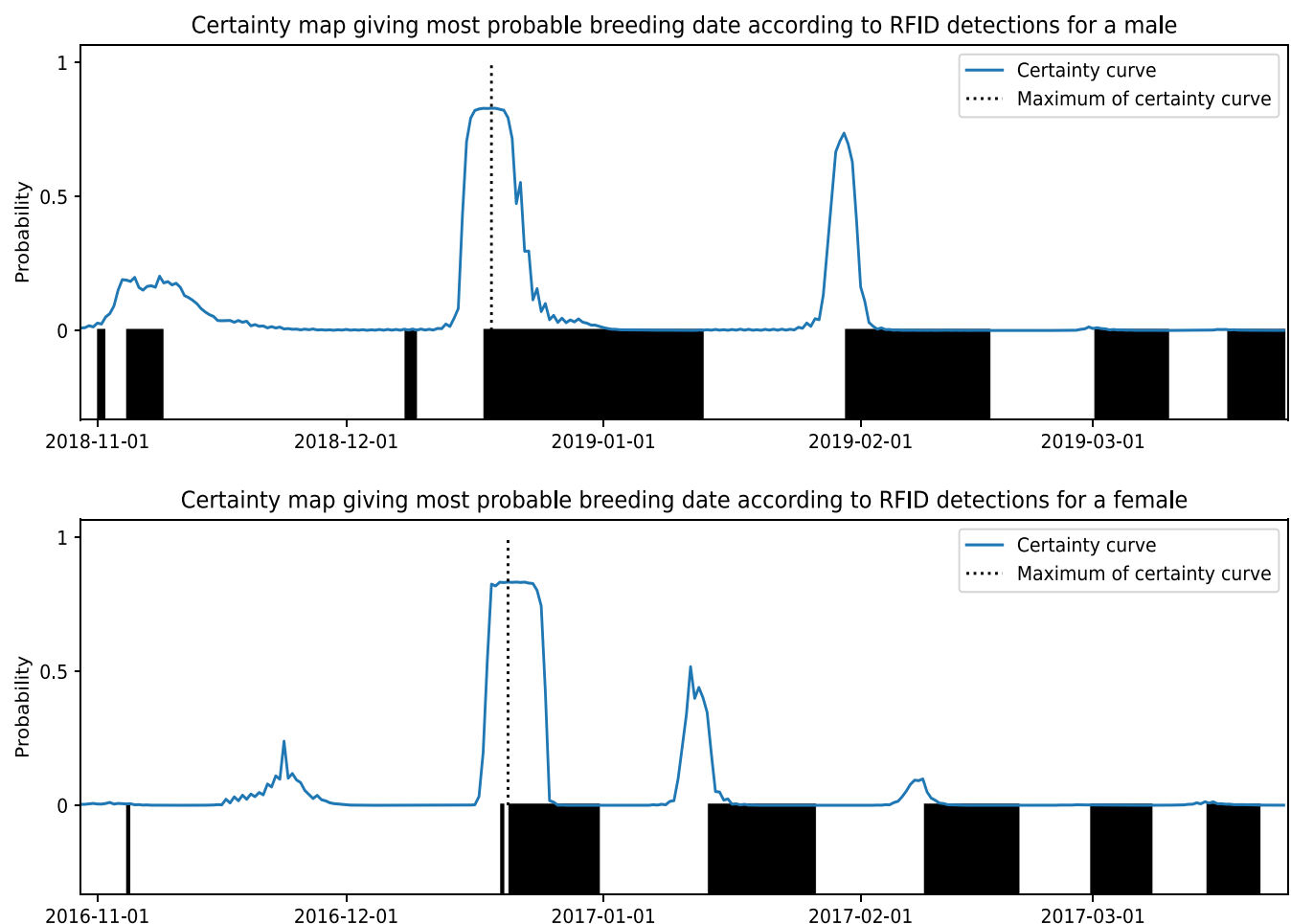
### Sex determination

With RFID detections of king penguins, a human expert can only distinguish males and females based on the length of the first periods in colony of the breeding cycles, therefore we thought it safer

to assume that prediction over a single breeding season would be less reliable than prediction over the whole lifetime. We then averaged the classification probabilities for each sex, for each identified breeding attempt and we obtained the most probable sex over the lifetime of the individuals. We also registered the sex classification for each breeding cycle to measure the benefit of this pooling in classification performance. This step can be skipped for species where sex is readily identified but can be useful for species such as seabirds in which sex can be more easily determined using behavioural data.

### Breeding date

We used CNN models to determine the breeding date by scanning all possible breeding cycles in a year and determining the most probable one (see [Supporting Information D](#) for details on the method). We obtained a certainty curve along the year, with the maximum corresponding to the most probable breeding date (as illustrated in [Figure 2](#) with two true breeding cycles). In our King penguin study case, we trained two different models for males and females separately to account for the difference in patterns at the beginning of their breeding cycles.



**FIGURE 2** Examples of certainty maps produced by the scanning algorithm to detect the beginning of a stereotyped pattern. Here, the most probable breeding date of a male and a female was determined. The blue curve represents the probability (between 0 and 1) that the breeding cycle starts on a relevant date. The black and white bars in the lower part of the figures represent the location of the Radio-Frequency Identification (RFID)-tagged individual (inside and outside the colony, respectively). The most probable breeding date corresponds to the maximum of the blue curve (dashed line).



## 2.2.6 | Visualisation tools

We used visual explanation techniques to show parts of the input data that are identified by the convolutional layers and used to perform the classification. We leveraged techniques recently developed to produce heat maps on images classified by a 2-D CNN algorithm to show which pixels contribute most to the classification (saliency maps, Zeiler & Fergus, 2014 and class activation mapping, Zhou et al., 2016). We produced this type of visualisation on breeding cycles with the GRADient-weighted Class Activation Mapping (Grad-CAM) algorithm (Selvaraju et al., 2017) that was directly applicable to the 1-D CNN layers. In short, the Grad-CAM uses the gradients of the final convolutional layer to produce a coarse localization map from an input image (or vector) by searching for pixels whose intensity should be increased to increase the probability of a given class. We ran this algorithm on all breeding cycles in our dataset and obtained a graph of importance value for each element of the vector (each 12-h period in our example) for a particular class of interest. We computed these activation plots and compared to the raw input detection data for (1) the Breeding versus Non-Breeding model, which restricts the dataset to breeding cycles classified as breeding in order to identify the features used by the algorithm to detect a breeding cycle, and (2) the Success versus Failure model, which includes only breeding cycles classified as successful in order to identify the regions of the breeding cycle that were indicative of a success.

## 2.2.7 | Testing the CNN models

To test the overall classification performance, we used a global accuracy metric of the different models given by  $ACC = N_{\text{correct predictions}} / N_{\text{predictions}}$  (Powers, 2020). Since our ground truth datasets were well balanced across classes (168 Non-Breeding; 131 Failure; 164 Success), the global accuracy metric did not approach its limits through class unbalance, and it provided a simple and effective metric of overall classification performance for training. To provide a measure of classification accuracy for all possible classification thresholds, we also used the AUC-ROC score (Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve; Fawcett, 2006). To assess the accuracy of breeding date determination, we used a threshold of 5 days between the true breeding date and the predicted date to define whether or not a breeding date was correctly predicted (see Supporting Information E). Two fully independent datasets that were never used in model training were used to quantify an unbiased estimate of model performance (Kuhn & Johnson, 2013): (i) an additional ground truth dataset for years 2021 and 2022 containing 302 field observations of breeding outcomes only (Successful or Failed breeding seasons) and (ii) a blind-labelled testing dataset encompassing 917 breeding cycles of penguin individuals: breeding status and breeding date were not determined through field observations but by human experts who examined the RFID detections of individuals using our custom-designed Sphenotron software (see Supporting

Information A). Human experts, with a strong knowledge and experience of the species in the field, were trained using the ground truth dataset, blindly examining detection data to infer breeding cycles, and cross-checking previously assigned breeding cycles. Two human experts were chosen to label the same dataset, and we tested our models with both classifications. We also computed the global accuracy metric between the datasets labelled by the two human experts to assess human variability in classification. The performance of the lifetime sexing method was compared to a molecular sexing dataset of 6196 birds (molecular sexing method adapted from Griffiths et al., 1998 showing 100% accuracy in typical cases, Purwaningrum et al., 2019). Because sex was estimated with a variable number of breeding cycles between individuals (we used all available breeding cycles for each bird), we also tested whether the accuracy of pooled sexing increased when including additional breeding cycles. Finally, we computed the accuracy of the models for each age class and for males and females separately to test whether the performance of our models was consistent over the whole dataset.

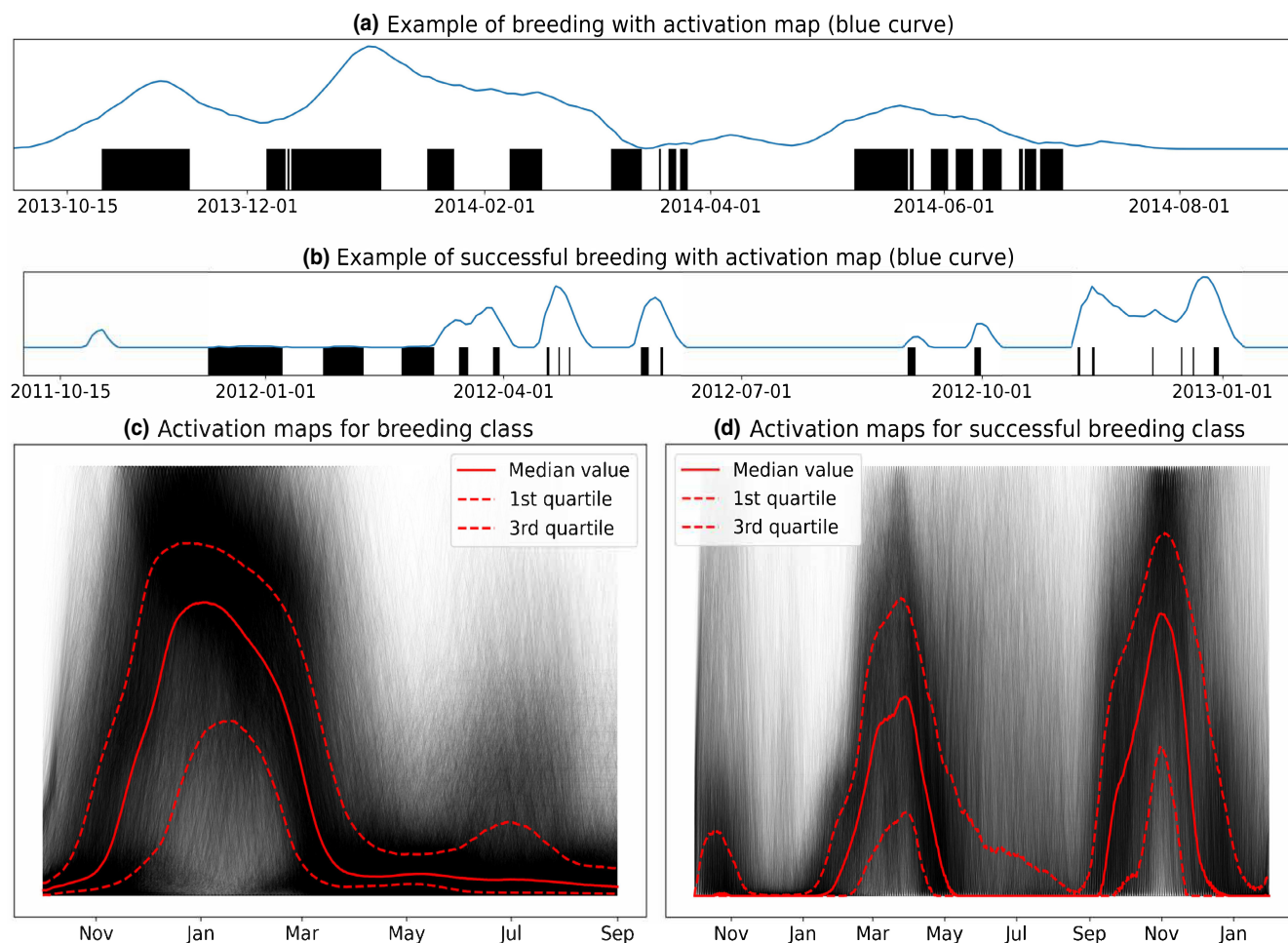
## 3 | RESULTS

### 3.1 | Model training

We chose 200 epochs (i.e. training iterations) for training of each model, which yielded the best results for validating model accuracy while avoiding overfitting. Each model took approximately 1 h to train using a laptop computer with a CPU Intel Core i7-10750H (2.60 GHz) and a GPU Nvidia GeForce GTX 1660 Ti, a non-prohibitive technology as of 2023. The performance of models, according to the validation datasets used to select the CNN architecture and hyperparameters, reached near perfection for the three models, that is Breeding versus Non-Breeding, Success versus Failure, and Male versus Female, with global accuracy of 99.1%, 99.7% and 100%, respectively. As expected, the three models without a data augmentation step achieved lower performances with global accuracy of 94.6%, 91.5% and 96.6% for Breeding versus Non-Breeding, Success versus Failure, and Male versus Female, respectively.

### 3.2 | Model visualisation

Activation maps  $L_{(\text{grad-CAM})}^c$  (Figure 3) showed that for the vectors classified in the Breeding class (i.e. individuals that attempt to breed; Figure 3a,c), the model focused on the beginning of breeding, when long periods in the colony occur for breeders but not for non-breeding birds that do not have long fasting periods on the breeding site. For the Success class (Figure 3b,d), the model focused the pre-winter period and the post-winter feeding period. As expected, these are the parts of the breeding cycle that can be missing if the breeding fails during incubation, brooding or even during the winter fasting period. Unsurprisingly, the visualisation maps relied on the



**FIGURE 3** Activation map (blue curve) showing regions of the cycle used by the convolution neural network procedure to produce the classifications and simplified presence/absence pattern (black: inside the colony; white: outside the colony) for two true breeding cycles (a, b), and median maps (c, d) illustrating all maps with the median curve, the first quartile and the third quartile. (a, c) Correspond to the Breeding class (all breeding cycles classified as Breeding) and (b, d) to the Success class (all breeding cycles classified as Success), respectively.

same regions that human experts reported using as criteria for determining whether individuals actually attempted to breed and succeeded in breeding.

### 3.3 | Model deployment

The trained models were used to predict the breeding status and dates of all RFID-tagged individuals since 1998 (i.e. 85,524 breeding cycles from 14,795 different individuals). On the laptop computer used here, prediction (from raw RFID data to classification) of breeding status and sex of all birds required 140 s, but it took 1.1 h for the determination of the breeding date due to the number of predictions needed (320 for each breeding cycle). In comparison, it took a human about 1 min to make the same decision as RFIDeep for one bird and one breeding cycle, which would correspond to 1320 h or 165 work-days (8 h per day) to classify all breeding cycles. Tests of model's classifications against two human expert classification datasets resulted in high global accuracy metric (Table S1, e.g.  $ACC_{Bvs,NB} = 0.963$  and  $ACC_{Svs,F} = 0.967$  for prediction vs. dataset 1). Similarities between the expert-labelled datasets were globally equivalent to the accuracy

of our CNN models, indicating the high performance of the automatic classification procedure. The AUC scores of Breeding versus Non-Breeding and Success versus Failure computed with the human expert classification were even higher (e.g.  $AUC_{Bvs,NB} = 0.993$  and  $AUC_{Svs,F} = 0.992$  for prediction versus dataset 1, see Figure S11). As expected, models with data augmentation consistently performed better than models without any transformation of the input data. Furthermore, tests on the independent ground truth dataset confirmed the high performance: all cycles were indeed well classified as breeding season and Success versus Failure classification reached a 96% accuracy and an AUC-ROC score of 0.995. The lifetime classification sexing procedure yielded an 88.6% accuracy compared to the molecular data ( $AUC_{sex} = 0.930$  see Figure S12). Before pooling lifetime sex probabilities, the global accuracy of sexing was only 81.7%. As expected, we also found that sex classification accuracy from the pooling of lifetime sex probabilities increased with the number of breeding cycles used to determine the sex of an individual (see Figure S12). According to the expert-labelled dataset 1, predictions were slightly better for males than for females for the breeding status ( $ACC_{males} = 0.945$  vs.  $ACC_{females} = 0.932$ ) and inversely for the breeding dates ( $ACC_{males} = 0.852$  vs.  $ACC_{females} = 0.889$ ). The

breeding dates also appeared to be less predictable for young individuals (see [Figure S13](#)).

## 4 | DISCUSSION

In this study, we developed and tested a complete workflow based on CNN models to automatically infer behavioural and fitness traits from RFID-tagged animal detection data. Based on a train-test split approach, we showcased the potential of deep learning to adequately replace human expertise in RFID data processing in a much shorter time span. Remarkably, humanlike performance to translate patterns from detection data into meaningful biological parameters was reached with a rather simple CNN architecture and standard desktop computing capacity. To improve results, we used time-shift data augmentation to mimic the variability that could occur due to biological mechanisms (e.g. a shift in breeding dates) and simulated data dropouts to mimic technical constraints (e.g. missing detections). We also developed a post-processing step to extract dates of breeding, and, with a visualisation technique, we identified the regions of the dataset used by the models to classify the breeding cycles. Such a framework can be used beyond our example dataset and help to quickly classify the breeding activities of many individuals, even more so for long-term projects for which pre-processing analysis is very time- and labor-consuming (in our example, we worked on ca. 15,000 individuals over ca. 25 years). Certainly, we do anticipate a wide application for other colonial birds with their many ins and outs of their colonies and with their complex patterns of phenology—however, we acknowledge that RFID monitoring may be more challenging in some species (Bonter & Bridge, 2011). For non-colonial species, we anticipate a good performance of our model with likely simpler RFID data (e.g. simple detection at a feeding site), if detection rate is high enough to capture regular patterns. While it is still challenging to successfully transfer pre-trained deep learning from a study case to another (Marcus, 2018), RFIDDeep workflow is tailored for any study classifying behaviours based on RFID-tagged animal detections. RFIDDeep was successfully tested and used on another species, the Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*), for which breeding is markedly different from our first dataset example, yet monitored with a similar automatic RFID setup. Given that our model performed well for these contrasting datasets (global accuracy of 95.2% for breeding outcome determination and 93.5% for sex, see [Supporting Information F](#) for details), we argue that any RFID-monitored species with stereotyped movements during a given life stage could certainly benefit from the RFIDDeep workflow, such as bumblebees (Molet et al., 2008), Leach's Storm-petrels (Zangmeister et al., 2009), hummingbirds (Bandivadekar et al., 2018), as well as other penguin species (Chiaradia & Kerry, 1999; Horswill et al., 2014). Other configurations of acquisition system are compatible with this workflow, as for example (1) RFID antennas at the entrance of cave for Yelkouan Shearwater (*Puffinus yelkouan*; Austad et al., 2023) or for southern bent-winged bat (*Miniopterus orianae bassanii*; van Harten et al., 2019); (2) RFID-equipped nesting-box

allowing continuous record of presence/absence in the nesting box of equipped individuals for Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*; Zárýbnická et al., 2016) that could certainly allow the classification of breeding status for multiple species with nest attendance patterns (Bambini et al., 2019); (3) feeders equipped with antennas that detect RFID-equipped birds coming to search for food and that record frequency of visits and time-spent (Bandivadekar et al., 2018); and (4) safe passages equipped with RFID antennas such as eco-passages across/over or under roads that can be frequently used by some monitored individuals (Dexter et al., 2016) and be informative on their biological status. We are confident that the RFIDDeep workflow will help biologists to adopt deep learning applications more easily, either by using the codes directly or by adapting it for their requirements.

Furthermore, the missing detection correction and data augmentation algorithms implemented in RFIDDeep have great potential to tackle uncompleted and/or low-quality datasets, such as those produced by mobile RFID antennas temporarily deployed (Cristofari et al., 2018). It is important to note that our correction algorithm does not generate new data, but explicitly fills in information (here, direction of the bird) that is already contained in other detections in order to help classification. This is in contrast with generative AI, which is capable of generating new data. However, classification results could be used to recover fully missing events as a post-processing step: for example, we may infer a fully missing detection date given breeding date and outcome, and sex.

Both validation (during training) and testing steps (afterward) showed the high performances of the RFIDDeep models, on the one hand, in reference to the ground truth data (96% accuracy for Success vs. Failure) and, on the other hand, with a human-machine comparison (>96% accuracy for Success vs. Failure and >93% accuracy for Breeding vs. Non-Breeding). Even though we developed a software specifically to display detections and locations (inside or outside the colony) of RFID-tagged individuals during their life (Sphenotron, see [Supporting Information A](#)), the distinction between specific breeding status can be challenging, if not impossible. For example, a confounding situation in our case study happens between non-breeding and failed breeding when the failure occurs very early in the season. By using automatic classification, we standardised the bias among all breeding classifications throughout the years of monitoring through the removal of variability related to potential differences in human expert interpretation. This allowed for remarkably fast extraction of life history parameters of the monitored individuals, necessary to estimate population vital rates (e.g. survival, breeding success) and viability, in addition to other breeding and phenological traits. For example, breeding success inferred with a very good classification accuracy (97.5% of accuracy in the classification of successful vs. non-breeding or failed breeding) can then be used to estimate fecundity rates of the monitored population with high confidence for all monitored years. Further analysis on classification scores given by the models also showed that in situations where the classification is wrong, the score is more uncertain (average score for well classified success: 0.995 vs. average score for misclassified success: 0.785; see

distribution of scores in Figure S14). It leads us to consider an 'uncertain' class to avoid misclassification of a large part of cycles that cannot be classified with RFID detections only.

Our analysis highlights the benefits of data augmentation to cope with more biological variance than contained in our ground truth data. Data augmentation is commonly used to improve deep learning applications (Taylor & Nitschke, 2018) and sometimes developed in the application of deep learning in ecology (e.g. with image data, Kälin et al., 2019 or audio data, Kahl et al., 2021), and has significantly enhanced our classification process. While data augmentation is usually done by adding random noise to the dataset (e.g. in pictures for 2-D CNN classification with image rotations for instance, Pawara et al., 2017), here we aimed to mimic biological variance and technical limitations of the RFID data acquisition systems. Doing so, we covered a large variance in breeding dates, enabling us to anticipate breeding seasons that could begin earlier or later than those existing in our ground truth data, because of environmental shifts already observed or expected in the coming years/decades (Visser et al., 2021). This applies not only for the Sphenisciformes species used in this study but likely also for other species with a high variance in breeding phenology (De Villemerueil et al., 2020). Another interesting aspect of the automatic classification of breeding cycles is the independence among predictions. Indeed, each breeding cycle was analysed without supplement information about the year (e.g. average breeding success, phenological data), the individual (e.g. age, body condition), and previous and future breeding cycles. The breeding classification of lifetime datasets by human experts can induce bias for quantifying the inter-individual and intra-individual heterogeneity in breeding cycles since they are usually not classified independently. However, while there may be an advantage to having independent classifications, the lifetime information may also be beneficial, for instance to better determine the breeding date of the very first breeding seasons that tend to be less predictable for numerous species (see Figure S13) and to consider intra-individual repeatability of phenological and behavioural traits. It would also be useful to train CNN models with mixed data (e.g. RFID detections and automated weighting at the detection point) to increase the classification accuracy and/or complexity, and to refine further some of the analyses (e.g. the stage of breeding failure), as it has also been done in other fields (Ahsan et al., 2020). With visualisation techniques, we showed which parts of the datasets are mostly used to perform classification. They provided a peek into the deep learning 'black box', making the process more transparent for the user, a shortcoming that often prevents its use by ecologists (Borowiec et al., 2022). We argue that such a step can help expand the potential of deep learning to describe and analyse ecological big data. In our example, while activation maps are primarily used by CNN for classification, their visualisation allows the detection of the specific breeding activities or features, such as seasonal phenology. In our application on king penguins, the CNN models showed that the presence or absence of pre- and post-winter chick feeding patterns were the most important criteria for predicting breeding outcome. Although these regions can be used for distinguishing between failure and success, it reinforces

our interest in using these visualisation techniques not only to understand how our deep learning models work, but also to detect regions of interest in our datasets. It also highlights the use of CNN models that are not frequently found in ecological studies but have great potential, for instance, to detect hidden patterns in large datasets. Moreover, to cope with the recent explosion of big data acquisition due to increasingly sophisticated, miniaturised, autonomous, and powerful data collection instruments (Williams et al., 2020), visualisation tools are becoming increasingly important in detecting similar patterns in given classes or differences between similar classes. For instance, identifying parts of the vocalisation essential to distinguish between species or even individuals is key in bioacoustic studies (Kobayashi et al., 2021; Stowell et al., 2016). Visualisation techniques have also been used to select the most informative variables to infer animal behaviours from multi-sensor data (in green turtles, *Chelonia mydas*, Jeantet et al., 2021) or to select the most relevant morphological characters to identify species (among midges, Milošević et al., 2020 and mosquitoes, Park et al., 2020). By developing tools to help users unleash the vast potential of machine learning in ecology and to increase numerous benefits of RFID technology, we also aim with RFIDeep to foster low-impact monitoring of sensitive species by reducing human presence and intervention in wild habitats (Hughes et al., 2021; Rafiq et al., 2021). We are convinced that combining automatic data collection and real-time data analysis and storage will help secure key ecological information over time necessary to continuously monitor the health of wild populations and their ecosystems.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

Gaël Bardon, Robin Cristofari, Nicolas Chatelain, Michel Gauthier-Clerc, Jean-Paul Gendner, Yves Handrich, Charles-Edouard Salmon, Daniel P. Zitterbart and Céline Le Bohec conceived the ideas and designed methodology. Gaël Bardon, Robin Cristofari, Téo Barracho, Marine Benoiste, Nicolas Chatelain, Flávia A. N. Fernandes, Michel Gauthier-Clerc, Aymeric Houstin, Adélie Krellenstein, Nicolas Lecomte, Charles-Edouard Salmon, Emiliano Trucchi, Benoit Vallas and Céline Le Bohec collected the data. Gaël Bardon, Robin Cristofari, Téo Barracho, Marine Benoiste, Claire Ceresa, Flávia A. N. Fernandes, Michel Gauthier-Clerc, Aymeric Houstin, Charles-Edouard Salmon, Benoit Vallas and Céline Le Bohec cured and/or analysed the data. Gaël Bardon, Robin Cristofari, Alexander Winterl, Claire Ceresa, Julien Courtecuisse, Aymeric Houstin, Charles-Edouard Salmon, Emily M. Wong, Daniel P. Zitterbart and Céline Le Bohec wrote codes for RFIDeep and software. Robin Cristofari, Nicolas Chatelain, Julien Courtecuisse, Michel Gauthier-Clerc, Jean-Paul Gendner, Yves Handrich, Daniel P. Zitterbart and Céline Le Bohec developed the hardware. Project administration and supervision was done by Céline Le Bohec. Gaël Bardon and Céline Le Bohec led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) within the framework of the Project 137-ANTAVIA,



by the Centre Scientifique de Monaco with additional support from the LIA-647 and RTPI-NUTRESS (CSM/CNRS-UNISTRA), by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) through the Programme Zone Atelier Antarctique et Terres Australes (ZATA), by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) grants ZI1525/3-1 and ZI1525/7-1, and by the Academy of Finland grant #331320. We are deeply grateful to all the wintering and summering members of Project 137, Denis Allemand, Benjamin Friess, Yvon Le Maho, Victor Planas-Bielsa, Claire Saraux and all the other colleagues and students within the team who have contributed over the last 20 years to the improvement of hardware, software and databases. We also sincerely thank the IPEV logistics teams for their important and continued support in the field. We are grateful to two reviewers for their constructive comments.

### CONFLICT OF INTEREST STATEMENT

The authors declare no conflict of interest.

### PEER REVIEW

The peer review history for this article is available at <https://www.webofscience.com/api/gateway/wos/peer-review/10.1111/2041-210X.14187>.

### DATA AVAILABILITY STATEMENT

RFIDeep and Sphenotron codes are accessible from Zenodo repository: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7986367> (Bardon & Le Bohec, 2023).

### ORCID

Gaël Bardon  <https://orcid.org/0000-0002-0243-9178>  
 Robin Cristofari  <https://orcid.org/0000-0001-8430-7453>  
 Alexander Winterl  <https://orcid.org/0000-0003-0688-9317>  
 Téó Barracho  <https://orcid.org/0000-0002-8742-4062>  
 Nicolas Chatelain  <https://orcid.org/0000-0002-1346-3595>  
 Julien Courtecuisse  <https://orcid.org/0000-0002-0179-379X>  
 Flávia A. N. Fernandes  <https://orcid.org/0000-0001-7897-6976>  
 Yves Handrich  <https://orcid.org/0000-0002-4478-5562>  
 Aymeric Houstin  <https://orcid.org/0000-0001-8676-819X>  
 Nicolas Lecomte  <https://orcid.org/0000-0002-8473-5375>  
 Emiliano Trucchi  <https://orcid.org/0000-0002-1270-5273>  
 Emily M. Wong  <https://orcid.org/0000-0003-1445-1614>  
 Daniel P. Zitterbart  <https://orcid.org/0000-0001-9429-4350>  
 Céline Le Bohec  <https://orcid.org/0000-0003-0149-6477>

### REFERENCES

- Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Dunn, M. J., Robst, J., Preston, M., Bremner, S. F., Briggs, D. R., Brown, R., Adlard, S., & Peat, H. J. (2015). Increasing accuracy: A new design and algorithm for automatically measuring weights, travel direction and radio frequency identification (RFID) of penguins. *PLoS One*, *10*, e0126292.
- Ahsan, M. M., Alam, E. T., Trafalis, T., & Huebner, P. (2020). Deep MLP-CNN model using mixed-data to distinguish between COVID-19 and non-COVID-19 patients. *Symmetry*, *12*, 1526.
- Austad, M., Oppel, S., Crymble, J., Greetham, H., Sahin, D., Lago, P., Metzger, B., & Quillfeldt, P. (2023). The effects of temporally distinct light pollution from ships on nocturnal colony attendance in a threatened seabird. *Journal of Ornithology*, *164*, 527–536.
- Bambini, G., Schlicht, E., & Kempnaers, B. (2019). Patterns of female nest attendance and male feeding throughout the incubation period in blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Ibis*, *161*, 50–65.
- Bandivadekar, R. R., Pandit, P. S., Sollmann, R., Thomas, M. J., Logan, S. M., Brown, J. C., Klimley, A. P., & Tell, L. A. (2018). Use of rfid technology to characterize feeder visitations and contact network of hummingbirds in urban habitats. *PLoS One*, *13*, e0208057.
- Bardon, G., & Le Bohec, C. (2023). Codes for: "RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification". *Zenodo*.
- Bodey, T. W., Cleasby, I. R., Bell, F., Parr, N., Schultz, A., Votier, S. C., & Bearhop, S. (2018). A phylogenetically controlled meta-analysis of biologging device effects on birds: Deleterious effects and a call for more standardized reporting of study data. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*, 946–955.
- Bonter, D. N., & Bridge, E. S. (2011). Applications of radio frequency identification (RFID) in ornithological research: A review. *Journal of Field Ornithology*, *82*, 1–10.
- Borowiec, M. L., Dikow, R. B., Frandsen, P. B., McKeeken, A., Valentini, G., & White, A. E. (2022). Deep learning as a tool for ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, *13*, 1640–1660.
- Brisson-Curadeau, É., Handrich, Y., Elliott, K. H., & Bost, C. A. (2021). Accelerometry predicts prey-capture rates in the deep-diving king penguin aptenodytes patagonicus. *Marine Biology*, *168*, 1–10.
- Chiaradia, A. F., & Kerry, K. R. (1999). Daily nest attendance and breeding performance in the little penguin *Eudyptula minor* at Phillip Island, Australia. *Marine Ornithology*, *27*, 13–20.
- Christin, S., Hervet, É., & Lecomte, N. (2019). Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*, 1632–1644.
- Cristofari, R., Liu, X., Bonadonna, F., Cherel, Y., Pistorius, P., Le Maho, Y., Raynaud, V., Stenseth, N. C., Le Bohec, C., & Trucchi, E. (2018). Climate-driven range shifts of the king penguin in a fragmented ecosystem. *Nature Climate Change*, *8*, 245–251.
- De Villemereuil, P., Charmantier, A., Arlt, D., Bize, P., Brekke, P., Brouwer, L., Cockburn, A., Côté, S. D., Dobson, F. S., Evans, S. R., Festa-Bianchet, M., Gamelon, M., Hamel, S., Hegelbach, J., Jerstad, K., Kempnaers, B., Kruuk, L., Kumpula, J., Kvalnes, T., ... Chevin, L.-M. (2020). Fluctuating optimum and temporally variable selection on breeding date in birds and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*, 31969–31978.
- Descamps, S., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J. P., & Le Maho, Y. (2002). The annual breeding cycle of unbanded king penguins aptenodytes patagonicus on possession Island (crozet). *Avian Science*, *2*, 87–98.
- Dexter, C., Appleby, R., Edgar, J., Scott, J., & Jones, D. (2016). Using complementary remote detection methods for retrofitted eco-passages: A case study for monitoring individual koalas in south-East Queensland. *Wildlife Research*, *43*, 369.
- Fagerstone, K. A., & Johns, B. E. (1987). Transponders as permanent identification markers for domestic ferrets, black-footed ferrets, and other wildlife. *The Journal of Wildlife Management*, *51*, 294–297.
- Fannjiang, C., Mooney, T. A., Cones, S., Mann, D., Shorter, K. A., & Katija, K. (2019). Augmenting biologging with supervised machine learning to study in situ behavior of the medusa *chrysaora fuscescens*. *Journal of Experimental Biology*, *222*, jeb207654.
- Fawcett, T. (2006). An introduction to roc analysis. *Pattern Recognition Letters*, *27*, 861–874.
- Gauthier-Clerc, M., Gendner, J. P., Ribic, C., Fraser, W. R., Woehler, E. J., Descamps, S., Gilly, C., Le Bohec, C., & Le Maho, Y. (2004). Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*, S423–S426.
- Gendner, J. P., Gauthier-Clerc, M., Le Bohec, C., Descamps, S., & Le Maho, Y. (2005). A new application for transponders in studying penguins. *Journal of Field Ornithology*, *76*, 138–142.
- Gibbons, W. J., & Andrews, K. M. (2004). Pit tagging: Simple technology at its best. *Bioscience*, *54*, 447–454.

- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K., & Dawson, R. J. (1998). A dna test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7, 1071–1075.
- Hinton, G., Deng, L., Yu, D., Dahl, G. E., Mohamed, A. R., Jaitly, N., Senior, A., Vanhoucke, V., Nguyen, P., Sainath, T. N., & Kingsbury, B. (2012). Deep neural networks for acoustic modeling in speech recognition: The shared views of four research groups. *IEEE Signal Processing Magazine*, 29, 82–97.
- Horswill, C., Matthiopoulos, J., Green, J. A., Meredith, M. P., Forcada, J., Peat, H., Preston, M., Trathan, P. N., & Ratcliffe, N. (2014). Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: Individual traits, predation pressure and environmental variability. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1057–1067.
- Hughes, E. J., Mady, R. P., & Bonter, D. N. (2021). Evaluating the accuracy and biological meaning of visits to rfid-enabled bird feeders using video. *Ecology and Evolution*, 11, 17132–17141.
- Iserbyt, A., Griffioen, M., Borremans, B., Eens, M., & Müller, W. (2018). How to quantify animal activity from radio-frequency identification (RFID) recordings. *Ecology and Evolution*, 8, 10166–10174.
- Jeantet, L., Vigon, V., Geiger, S., & Chevallier, D. (2021). Fully convolutional neural network: A solution to infer animal behaviours from multi-sensor data. *Ecological Modelling*, 450, 109555.
- Kahl, S., Wood, C. M., Eibl, M., & Klinck, H. (2021). Birdnet: A deep learning solution for avian diversity monitoring. *Ecological Informatics*, 61, 101236.
- Kälin, U., Lang, N., Hug, C., Gessler, A., & Wegner, J. D. (2019). Defoliation estimation of forest trees from ground-level images. *Remote Sensing of Environment*, 223, 143–153.
- Kobayashi, K., Masuda, K., Haga, C., Matsui, T., Fukui, D., & Machimura, T. (2021). Development of a species identification system of japanese bats from echolocation calls using convolutional neural networks. *Ecological Informatics*, 62, 101253.
- Krizhevsky, A., Sutskever, I., & Hinton, G. E. (2017). Imagenet classification with deep convolutional neural networks. *Communications of the ACM*, 60, 84–90.
- Kuhn, M., & Johnson, K. (2013). *Applied predictive modeling* (Vol. 26). Springer.
- Le Bohec, C., Durant, J. M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N. C., Park, Y. H., Pradel, R., Gremillet, D., Gendner, J. P., & Le Maho, Y. (2008). King penguin population threatened by southern ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 2493–2497.
- LeCun, Y., Bengio, Y., & Hinton, G. (2015). Deep learning. *Nature*, 521, 436–444.
- LeCun, Y., Bottou, L., Bengio, Y., & Haffner, P. (1998). Gradient-based learning applied to document recognition. *Proceedings of the IEEE*, 86, 2278–2324.
- Marcus, G. (2018). Deep learning: A critical appraisal. *arXiv preprint arXiv:1801.00631*.
- Milošević, D., Milosavljević, A., Predić, B., Medeiros, A. S., Savić-Zdravković, D., Piperac, M. S., Kostić, T., Spasić, F., & Leese, F. (2020). Application of deep learning in aquatic bioassessment: Towards automated identification of non-biting midges. *Science of the Total Environment*, 711, 135160.
- Molet, M., Chittka, L., Stelzer, R. J., Streit, S., & Raine, N. E. (2008). Colony nutritional status modulates worker responses to foraging recruitment pheromone in the bumblebee *bombus terrestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1919–1926.
- Mutegeki, R., & Han, D. S. (2020). A cnn-lstm approach to human activity recognition. In: *2020 International conference on artificial intelligence in information and communication (ICAIC)* (pp. 362–366). IEEE.
- Park, J., Kim, D. I., Choi, B., Kang, W., & Kwon, H. W. (2020). Classification and morphological analysis of vector mosquitoes using deep convolutional neural networks. *Scientific Reports*, 10, 1012.
- Pawara, P., Okafor, E., Schomaker, L., & Wiering, M. (2017). Data augmentation for plant classification. In: *Advanced concepts for intelligent vision systems: 18th international conference, ACIVS 2017, Antwerp, Belgium, September 18–21, 2017, Proceedings 18* (pp. 615–626). Springer.
- Pichler, M., & Hartig, F. (2022). Machine learning and deep learning—A review for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 14, 994–1016.
- Powers, D. M. (2020). Evaluation: From precision, recall and f-measure to roc, informedness, markedness and correlation. *arXiv preprint arXiv:2010.16061*.
- Purwaningrum, M., Nugroho, H. A., Asvan, M., Karyanti, K., Alviyanto, B., Kusuma, R., & Haryanto, A. (2019). Molecular techniques for sex identification of captive birds. *Veterinary World*, 12, 1506–1513.
- Rafiq, K., Appleby, R. G., Edgar, J. P., Radford, C., Smith, B. P., Jordan, N. R., Dexter, C. E., Jones, D. N., Blacker, A. R., & Cochrane, M. (2021). Wildwid: An open-source active rfid system for wildlife research. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 1580–1587.
- Sakamoto, K. Q., Sato, K., Ishizuka, M., Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., & Wanless, S. (2009). Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLoS One*, 4, e5379.
- Schooley, R. L., Van Horne, B., & Burnham, K. P. (1993). Passive integrated transponders for marking free-ranging townsend's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 74, 480–484.
- Selvaraju, R. R., Cogswell, M., Das, A., Vedantam, R., Parikh, D., & Batra, D. (2017). Grad-cam: Visual explanations from deep networks via gradient-based localization. In: *Proceedings of the IEEE International Conference on Computer Vision* (pp. 618–626).
- Shiu, Y., Palmer, K., Roch, M. A., Fleishman, E., Liu, X., Nosal, E. M., Helble, T., Cholewiak, D., Gillespie, D., & Klinck, H. (2020). Deep neural networks for automated detection of marine mammal species. *Scientific Reports*, 10, 607.
- Stowell, D., Morfi, V., & Gill, L. F. (2016). Individual identity in songbirds: Signal representations and metric learning for locating the information in complex corvid calls. *arXiv preprint arXiv:1603.07236*.
- Taylor, L., & Nitschke, G. (2018). Improving deep learning with generic data augmentation. In: *2018 IEEE Symposium Series on Computational Intelligence (SSCI)* (pp. 1542–1547). IEEE.
- van Harten, E., Reardon, T., Lumsden, L., Meyers, N., Prowse, T., Weyland, J., & Lawrence, R. (2019). High detectability with low impact: Optimizing large pit tracking systems for cave-dwelling bats. *Ecology and Evolution*, 9, 10916–10928.
- Visser, M. E., Lindner, M., Gienapp, P., Long, M. C., & Jenouvrier, S. (2021). Recent natural variability in global warming weakened phenological mismatch and selection on seasonal timing in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B*, 288, 20211337.
- Wang, G. (2019). Machine learning for inferring animal behavior from location and movement data. *Ecological Informatics*, 49, 69–76.
- Williams, H. J., Taylor, L. A., Benhamou, S., Bijleveld, A. I., Clay, T. A., de Grissac, S., Demšar, U., English, H. M., Franconi, N., Gómez-Laich, A., Griffiths, R. C., Kay, W. P., Morales, J. M., Potts, J. R., Rogerson, K. F., Rutz, C., Spelt, A., Trevail, A. M., Wilson, R. P., & Börger, L. (2020). Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology*, 89, 186–206.
- Zangmeister, J. L., Hausmann, M. F., Cerchiara, J., & Mauck, R. A. (2009). Incubation failure and nest abandonment by leach's storm-petrels detected using pit tags and temperature loggers. *Journal of Field Ornithology*, 80, 373–379.
- Zárybnická, M., Kubizňák, P., Šindelář, J., & Hlaváč, V. (2016). Smart nest box: A tool and methodology for monitoring of cavity-dwelling animals. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 483–492.
- Zeiler, M. D., & Fergus, R. (2014). Visualizing and understanding convolutional networks. In: *Computer vision—ECCV 2014: 13th European conference, Zurich, Switzerland, September 6–12, 2014, Proceedings, Part I 13* (pp. 818–833). Springer.

- Zhou, B., Khosla, A., Lapedriza, A., Oliva, A., & Torralba, A. (2016). Learning deep features for discriminative localization. In: *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition* (pp. 2921–2929).
- Zydlowski, G. B., Horton, G., Dubreuil, T., Letcher, B., Casey, S., & Zydlowski, J. (2006). Remote monitoring of fish in small streams. *Fisheries*, 31, 492–502.

### SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

**Appendix S1.** Supplementary Materials.

**How to cite this article:** Bardon, G., Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E. M. ... Le Bohec, C. (2023). RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods in Ecology and Evolution*, 14, 2814–2826. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14187>



## Supplement A Sphenotron software

Sphenotron is an open-source software written in Python. The current version of Sphenotron has been developed to interact with MySQL databases composed of several tables compiling all known information on each RFID-tagged individual, such as biometric or phenological data, sampling and recapture events if any, past breeding territories/coordinates, etc., in addition to detections (see Figure S1). Sphenotron was initially developed to interact with databases related to specific species (order Sphenisciformes). Yet, the code can be reused and adjusted to manage and interact with databases of similar or different formats of other species. The complete Sphenotron software and codes, with examples of database, are downloadable from Zenodo repository: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7986367> (Bardon & Le Bohec, 2023), and can be fully modified for a wide range of species (e.g., sea or terrestrial birds or mammals, fishes) and monitoring scheme (e.g., with and without mass tracking).

With automatic data pre-processing and analysis, Sphenotron allows the organisation, aggregation, management, and storage of biological time series in near real time (Figure S2). The development, improvement and tests have been implemented to long-term monitored penguin populations since 2002. With the development of this novel interface, we aim to optimise data reuse following the FAIR principles (Wilkinson *et al.*, 2016). In addition to automating the time-consuming pre-processing of detection data into biologically meaningful data (e.g., breeding outcome, sexing), the other advantage of this automatisisation is to assist scientists in the field by accessing information from RFID-tagged individuals to conduct specific experiments or observations on selected individuals with the desired characteristics.

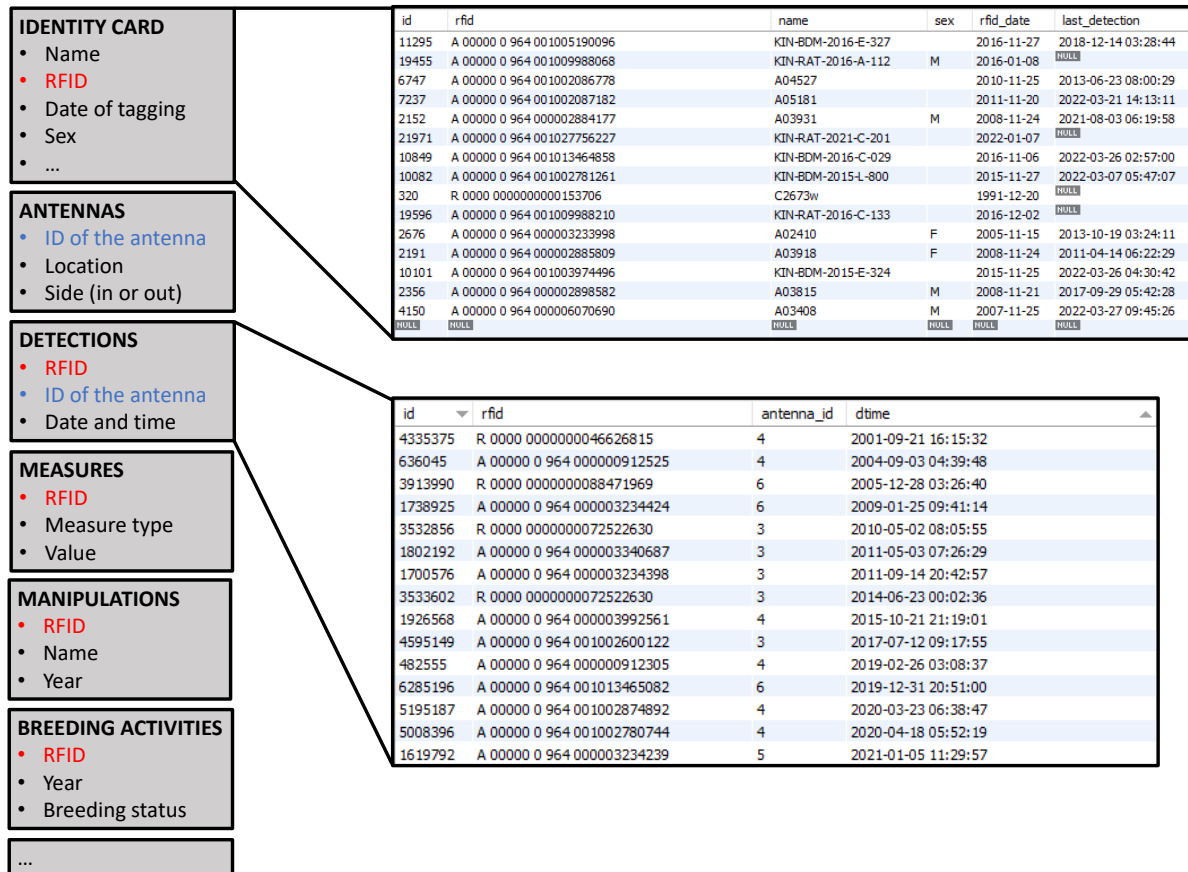


Figure S1: Schematic illustration of the main tables of the database. Each light grey box corresponds to one table. The database is built around the main table (IDENTITY CARD) containing all the key information of the individuals. The other tables refer to this main IDENTITY CARD table with the identity of the individuals given by the RFID numbers. For example, the DETECTIONS table records all RFID detections with the RFID identity of the detected individual and the identity of the antenna, also linked to ANTENNAS table compiling all information about the different antennas. Additional information on the individuals is given in other tables for better clarity and flexibility in data storage. Extracts of the IDENTITY CARD and DETECTIONS table are given on the top and bottom right side, respectively. The 'id' column stands for the unique identification number assigned to each row of the table. The 'rfid' column corresponds to the RFID-tag number (and by extension the identity of the associated individual). The 'name' column gives the name of the individuals used in the field for simplicity and clarity. The 'sex' column gives the molecular sex if known. The 'rfid\_date' column gives the date of RFID-tagging. The 'last\_detection' column gives the date of the last detection on the antennas and is continuously updated. The column 'antenna\_id' corresponds to the identification number of the antenna. The 'dtime' column gives the date and time of the detection.

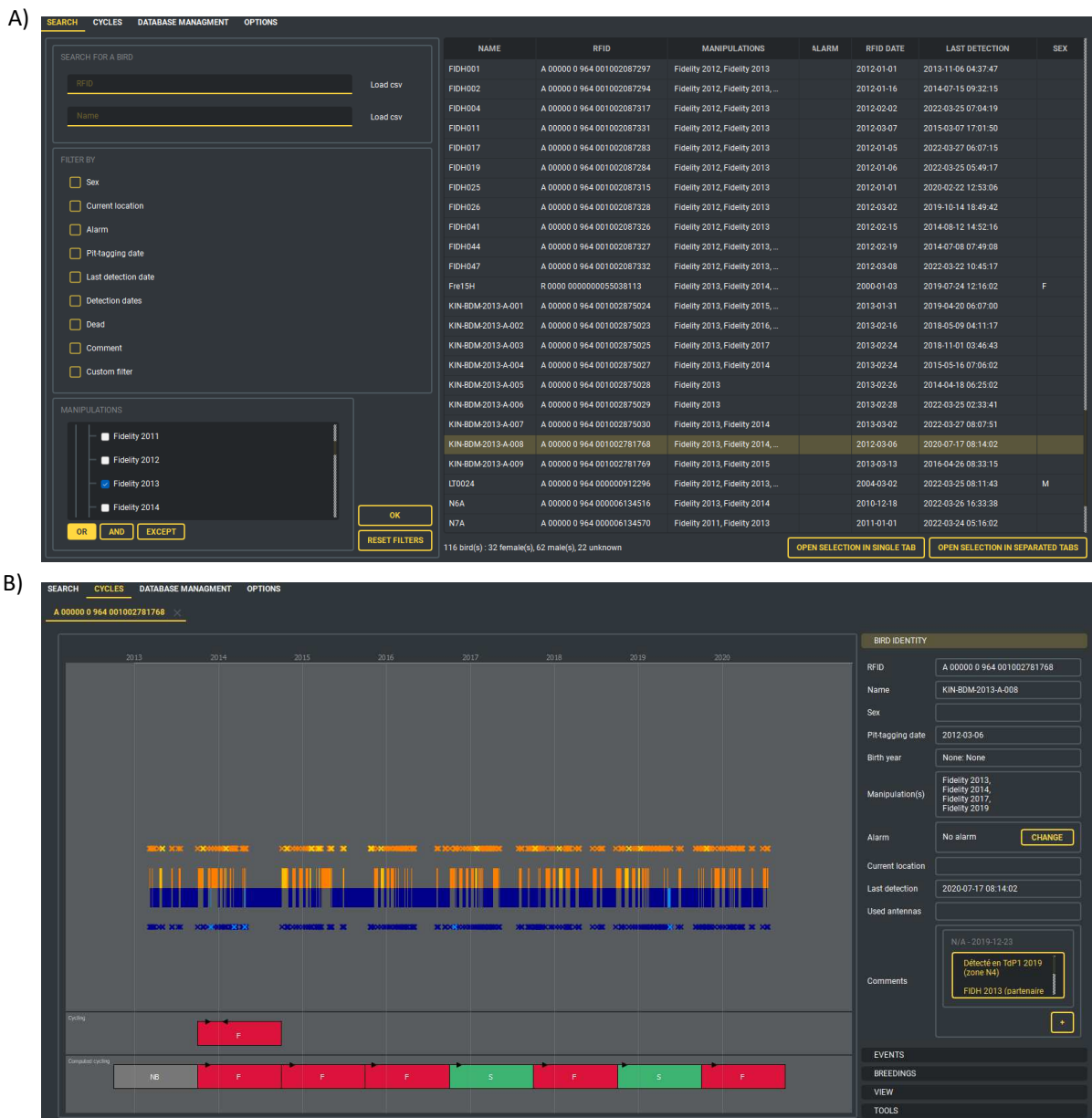


Figure S2: (A) Main window of the Sphenotron software showing a search feature to easily find one or more individuals in the database. The left side of the window contains common filters used to search for specific birds according to chosen filters (e.g., filter by Sex, micro-tagging date, or Manipulations). The right side gives the result of the search in the database and the main information known on the individual. These individuals can be selected, and the detections can be displayed in (B) Individual window showing the presence/absence pattern of a selected individual (here KIN-BDM-2013-A-008) during its electronically monitored lifetime. The right panel displays the individual's information. The central chart displays the lifetime locations of the individual: inside the colony in orange, and outside the colony in blue. Yellow and light blue correspond respectively to inside corrected location and outside corrected location (with the algorithm of missing detection correction). Each cross corresponds to one detection (with the same colour scheme). The bottom panel displays the breeding cycles analysed by human experts (top) and by RFIDDeep function (bottom): Success in green, Failure in red, and Non-Breeding in grey. Black triangles correspond to the Breeding dates.

## Supplement B Missing detection correction algorithm

To build the missing detection correction algorithm, the detections have been converted into short or long transitions (duration between two following detections and the side of both detections), which were coded in 3 bits: the 1st bit gives the side of the first detection (0 for outside the colony and 1 for inside the colony), the 2nd bit gives the duration between the two detections (0 for less than 10 minutes and 1 for more), and the 3rd bit gives the side of the second detection. These encoded transitions have then been converted into numerical and the vectors of all transitions have been built. A correct schema of transition is therefore 1-7-4-2 (corresponding to 001 – 111 – 100 – 010 in 3-bit code) as shown in Figure S3. The algorithm has then been built to detect the incorrect successions of transitions and to correct each possible error by adding one or several detections to recover the 1-7-4-2 successive transitions. Some missing detections remain impossible to correct in this way, e.g., an individual leaving the colony two successive times without entering in between, because no information is known on the date of the entering.

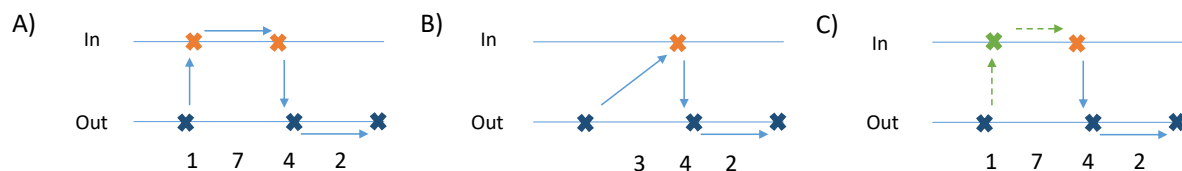


Figure S3: The blue crosses correspond to true detections at the outside antenna and the orange crosses to true detections at the inside antenna. The green cross corresponds to a logically added detection. Arrows represent transitions. A) Correct schema of transition. B) Incorrect schema of transition leading to an impossible long duration between detection time recorded by the outside and inside antennas. C) Schema that gives the correction of B) with the addition of a logical detection (green cross) just after the first one to recover the correct schema.

## Supplement C Missing detection correction performances

The algorithm to solve the missing detections was tested based on the detections from our ground truth dataset to assess its performances according to various degrees of missing detections. The first step was to get a cleaned detection dataset with corrected detections (because we used detections from the field). Thus, detections have been corrected with the algorithm to remove original missing detections and we manually validated the new corrected detections. Then, this cleaned dataset was used to test the algorithm performance by removing a various number of detections and by comparing the cleaned dataset with the newly corrected one (Figure S4).

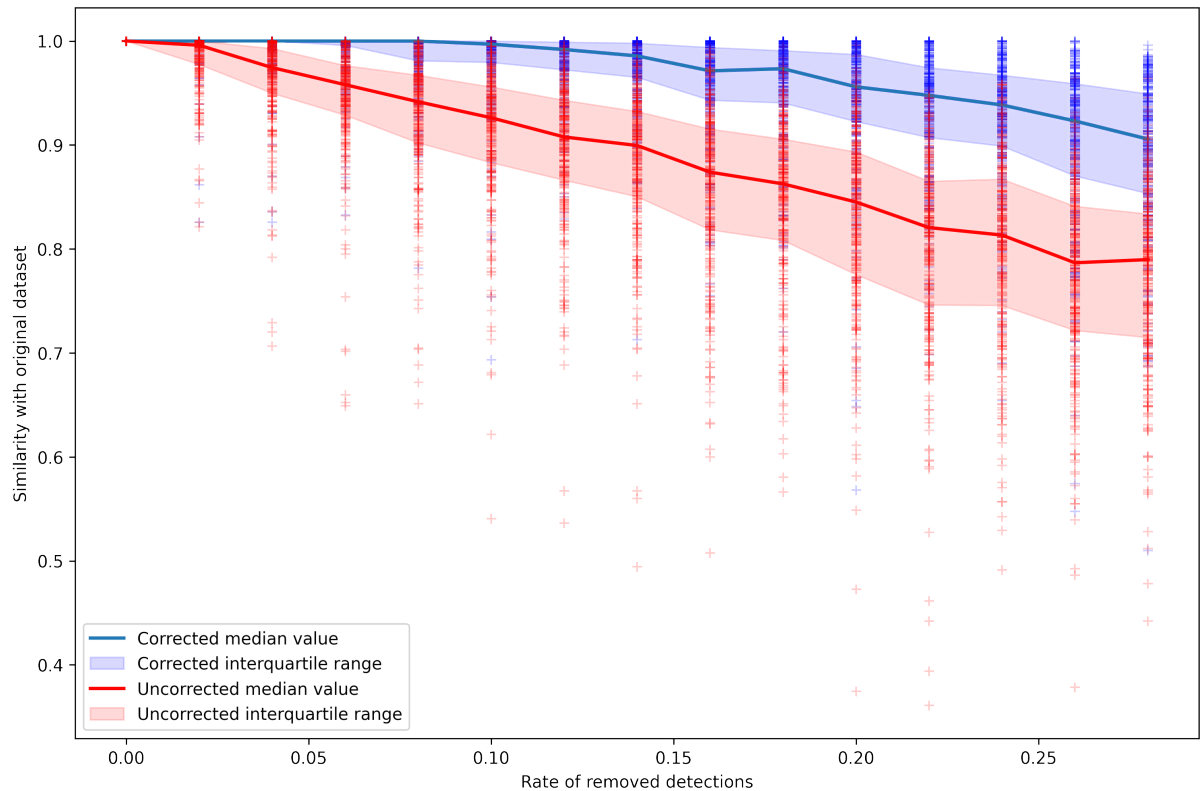


Figure S4: Performance of missing detection correction algorithm with various rates of removed detections. Similarity of location vectors giving the location (inside or outside the colony) of the individuals in 12-hour periods during the breeding season are compared to the cleaned location vector where raw RFID data was corrected by the algorithm. The blue curve gives the median of the similarity of the vectors for the corrected one while the red curve gives the uncorrected vectors similarity.

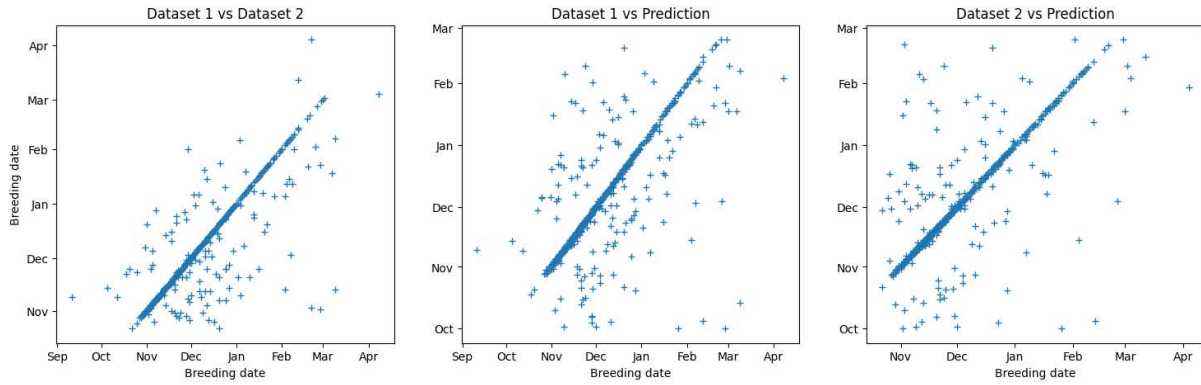


Figure S5: Regression of the Breeding date datasets obtained by the two human experts (Datasets 1 and 2) and the one predicted by RFIDeep (Prediction).

## Supplement D Breeding date determination

We trained a new CNN model (with the same architecture and hyperparameters as before) to classify whether the detection vector was aligned with the breeding date (positive class) or not (negative class). To build the positive class, a dataset where each vector was aligned to a known breeding date was designed. We used ground truth breeding cycles with a known breeding date and truncated the detection vectors around the breeding date (30 days before and 75 days after). These vectors constituted the positive class of our training dataset with vectors aligned on the breeding date. The dataset was completed with a negative class corresponding to breeding cycles that were not aligned to the breeding date (e.g., starting at an unrealistic date): we draw a random breeding date for each correct breeding cycle and truncated the vectors around this random date, giving us the second half part of our training dataset. This data generation was repeated at each iteration (epoch) of the training to cover the maximum number of unrealistic breeding cycles possible while keeping a 50/50 ratio of positive to negative classes at each iteration. The data augmentation processes were tailored to fit with this specific classification: the shift of breeding cycles were turned off because it would make our classification irrelevant. To apply this model and obtain the most probable breeding date for a given breeding cycle, we classified detection vectors that were aligned to each 12-hour period between November 1st to April 1st, and assessed the probability of having a correctly aligned vector with the previously trained model.

## Supplement E Computation of breeding dates accuracy

To compute the accuracy of breeding date determination, we used a score giving the proportion of breeding dates that were correctly determined by taking a threshold of 5 days between the true breeding date and the prediction. Indeed, most predictions are either perfectly accurate or completely false (Figure S5). This threshold was chosen to consider uncertainties in the definition of the breeding date (the beginning of the first long period on the breeding site is not always well clearly recognisable) and because the period of 5 days before and after the predicted date leads to only one possible breeding date given that the first period on the breeding site lasts more than 10 days for our species.

## Supplement F Applying RFIDeep to another species, the Adélie penguin

Similar to king penguins, Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) routinely perform foraging trips between their breeding colonies and the sea during reproduction. However, their breeding cycle is much more constrained temporally than that of the king penguin. All land-based breeding activities take place during a 6-month window between October and March (Ainley & deLeiris, 2002). As part of the long-term monitoring program 137 of the French polar Institute Paul-Emile Victor (IPEV), an Adélie penguin colony of ca. 300 breeding pairs are electronically monitored with RFID tags off the coast of Adélie Land, Antarctica (ANTAVIA colony, Île des Pétrels, Pointe Géologie archipelago). Every breeding season since 2009-2010, two-access pathways equipped with RFID antennas record the colony attendance patterns of known RFID-tagged individuals. As with king penguins, these patterns are informative on both the breeding outcome (Success or Failure) and the sex of individuals. These biological parameters are not easily determined by direct observations yet are critical for understanding population processes from individual-based data. There is thus a genuine interest in an automated assessment of individual sex and breeding outcome, especially given the potential for comparisons with other locations around Antarctica, where similar electronic monitoring setups exist (Kerry *et al.*, 1993; Olmastroni *et al.*, 2000; Ballard *et al.*, 2001; Lescroël *et al.*, 2014; Afanasyev *et al.*, 2015). Here, the RFIDeep approach was applied to 3,959 breeding cycles collected between 2009-2010 and 2021-2022 (907 unique individuals). One breeding cycle corresponds to all the detections of an individual in each breeding season (Figure S6). The algorithm was trained using ground truth data from 319 breeding cycles, when breeding outcomes and sex were determined by (labor-intensive) field observations. The resulting model's accuracy was then tested on a separate dataset of 1,164 breeding cycles, where breeding outcomes and sex were determined by human observation of breeding cycles (e.g., as in Figure S6). In this new application, no hyperparameter in the architecture of the model was changed (i.e., we kept the same number of layers, filters, and kernel), but the length of the input vector (364,2) was modified to fit the shorter breeding season of the Adélie penguins (here it corresponds to 182 days with a 12-hour time-steps, meaning 6 months, encompassing all possible breeding season lengths). The accuracy of RFIDeep reached 95.2% for breeding outcome determination and 93.5% for sex. These values are comparable to those obtained for king penguins. These results further demonstrate the broad applicability and effectiveness of RFIDeep for extracting biologically meaningful parameters from RFID data. This electronic monitoring is also paired with weighbridges, meaning that weights are recorded when an individual crosses the bridge and is detected by the antenna. In future development of the RFIDeep, mass information could be paired with the detection vectors to help the model to determine individual status and sex.



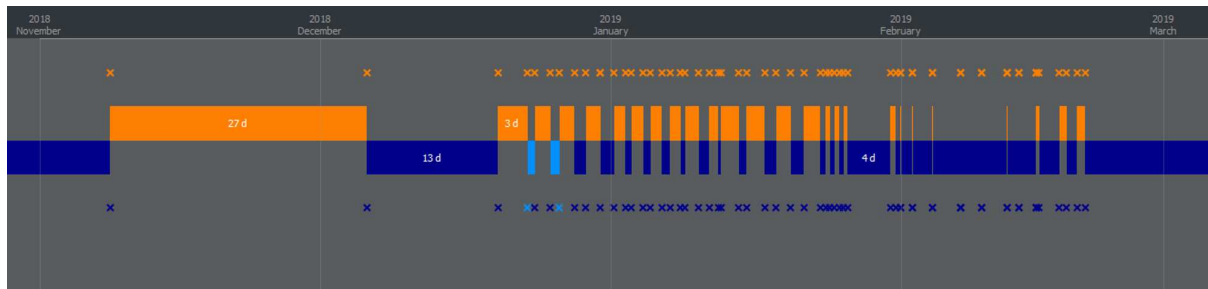


Figure S6: Typical pattern of presence/absence of a successful breeding male Adélie penguin. Each cross corresponds to one detection by an antenna (blue and orange indicating outside and inside the colony, respectively). Light blue indicates corrected detections and locations at sea.

# Figures and Tables

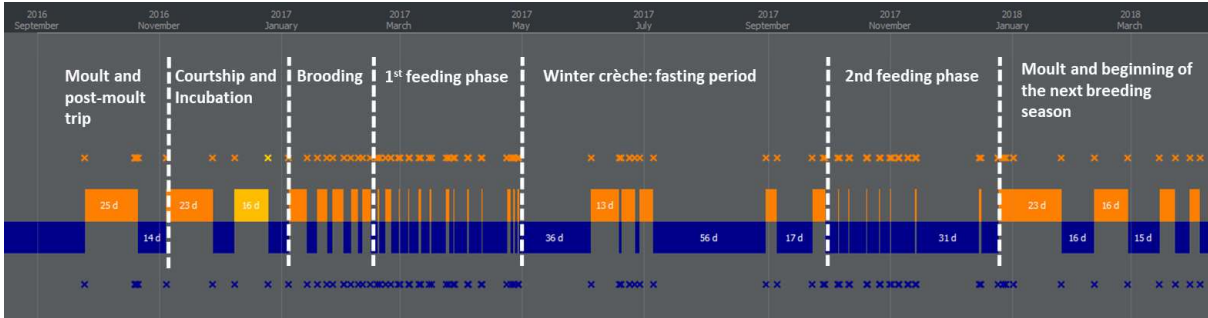


Figure S7: Representation of the presence/absence patterns at the breeding site of a given RFID-tagged individual for one successful breeding cycle. Each cross corresponds to one RFID detection (outside antenna in blue, and inside antenna in orange). The periods outside the colony (in blue) and inside (in orange, or in yellow after the correction of missing detection) are deduced from the sequence of detection. The duration in or out of the specific area is given in days (d). The presence/absence patterns presented here correspond to the annual activities of a male king penguin but can be applied to any individual or any targeted species to understand, for instance, how long an individual stays or leaves a specific study area where RFID antennas are installed. Phases of the breeding cycle, identified from the presence/absence patterns of a bird, are indicated by the white dashed lines. The breeding cycle starts between November and March, and a successful cycle lasts 12 to 14 months (Barrat, 1976). Three status can be listed: (1) Successful breeding with regular presence/absence patterns during the first austral summer and after the austral winter, (2) Failed breeding when at least one major pattern of (1) is lacking, and (3) Non-breeding when no regular presence/absence pattern is identified.

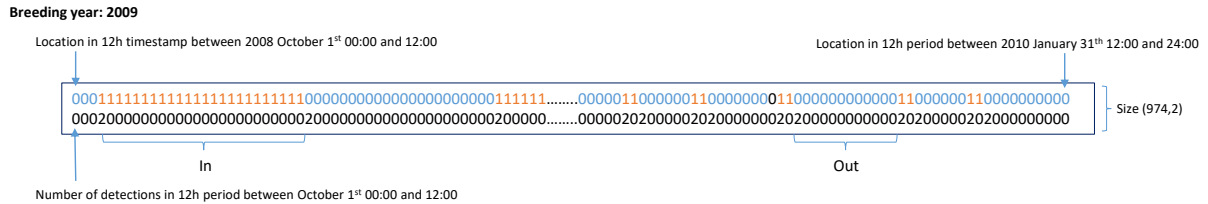


Figure S8: Example of one breeding cycle converted into 2 vectors of length 974. The first row corresponds to the location of the individual at each 12-hour period (0 for outside the colony and 1 for inside the colony). The second row gives the number of detection per 12-hour period.

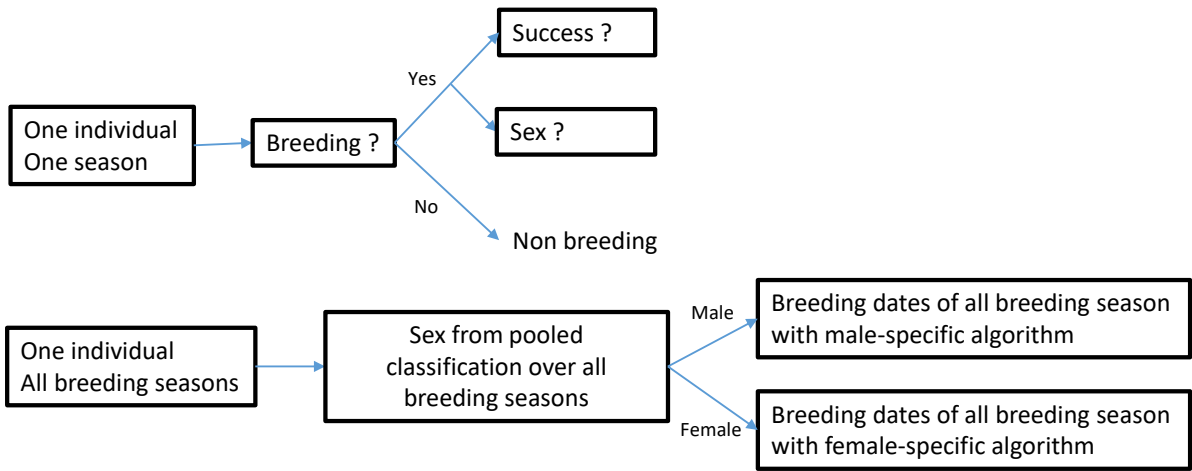


Figure S9: The classification scheme used to determine breeding specifications. The top part of the scheme gives the classification procedure performed on each individual and each season: it leads to classification of the breeding status (Breeding vs. Non-Breeding), the breeding outcome (Success vs. Failure), and the sex (Male vs. Female). The lower part of the scheme corresponds to the determination of sex from the pooled classification of breeding cycles and to the determination of breeding dates of each breeding season according to the sex.

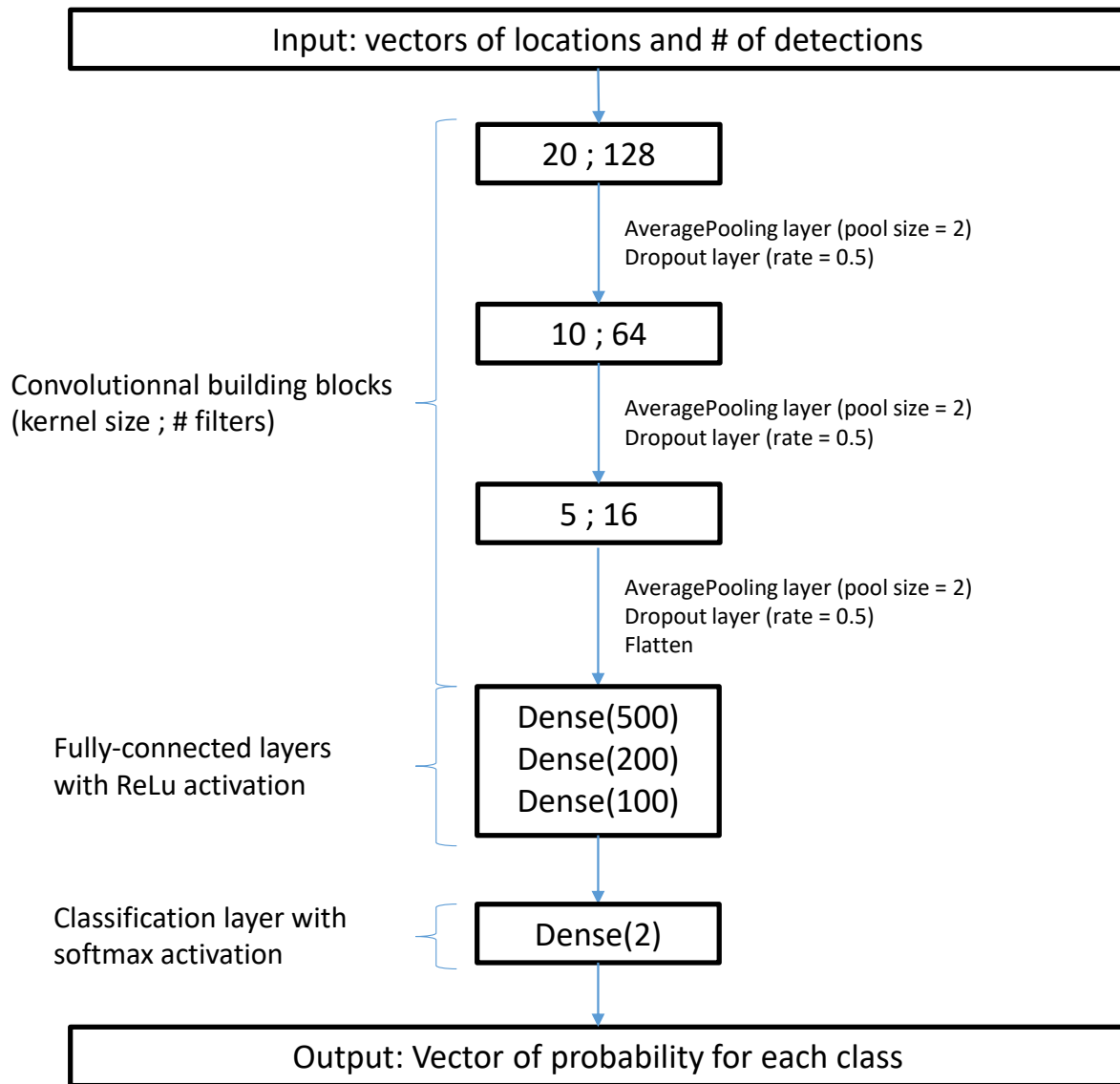


Figure S10: CNN architecture used for the classification model of Success vs. Failure. The CNN architecture consisted of three 1-D convolutional layers (with the size of the kernels and the number of filters shown in the three boxes on the top). Each convolutional layer was interleaved with a dropout layer and a common value of 0.5 as drop rate (to avoid overfitting (Srivastava *et al.*, 2014)) and an average pooling layer (with typical pool size of 2) to keep the most essential elements (see LeCun *et al.* (2015) for details on CNN architectures). A flatten function was used at the end of convolution blocks to obtain a single 1-D vector from the previous layers. Three fully connected layers (Dense) followed the building blocks with the Rectified Linear Unit or ReLU (default activation function that applies  $f(x) = \max(0, x)$ ) to all neurons, used to improve performance of training) and were included just before the prediction layer to interpret the learned features. The final classification uses the most common softmax activation function with a fully connected layer (Dense) that convert vectors of numbers (the last Dense layer) into a vector of 2 output probabilities. Several CNN models were trained to classify the detection vectors into different classes (Breeding vs. Non-Breeding; Success vs. Failure; Male vs. Female), but the same CNN architecture was used for each classification, meaning that the same layers were used in the same order. Kernel sizes were chosen through trials and errors and multiple training of the model leading to kernel of size 20, 10, and 5 for Success vs. Failure and Male vs. Female models, and 50, 20, and 10 for Breeding vs. Non-Breeding model. The CNN was implemented using the Keras tensorflow framework (Abadi *et al.*, 2015) in Python 3.9.7.

	B vs. NB	B vs. NB (without DA)	S vs. F	S vs. F (without DA)	Compiled NB vs. F vs. S	Compiled NB vs. F vs. S (without DA)	Breeding date
Pred. vs. Dat.1	0.963	0.940	0.967	0.904	0.938	0.868	0.869
Pred. vs. Dat.2	0.931	0.905	0.973	0.910	0.910	0.839	0.811
Dat.1 vs. Dat.2	0.951	0.951	0.975	0.975	0.932	0.932	0.858

Table S1: Results of the comparison between the predictions (Pred.) yielded by RFIDeep and two datasets labelled by human experts (Dat.1 and Dat.2). These datasets were well balanced across classes, with about 50% of Failure and 25% of Success and Non-Breeding. For each model (with and without data augmentation ‘DA’ procedure), global accuracy metrics between CNN predictions and the two datasets labelled by human experts are given, as well as the global accuracy between the two datasets. These accuracy metrics are given for the classifications of Breeding vs. Non-Breeding (B vs. NB), Success vs. Failure (S vs. F), compiled Non-Breeding vs. Failure vs. Success (NB vs. F vs. S), and Breeding date.

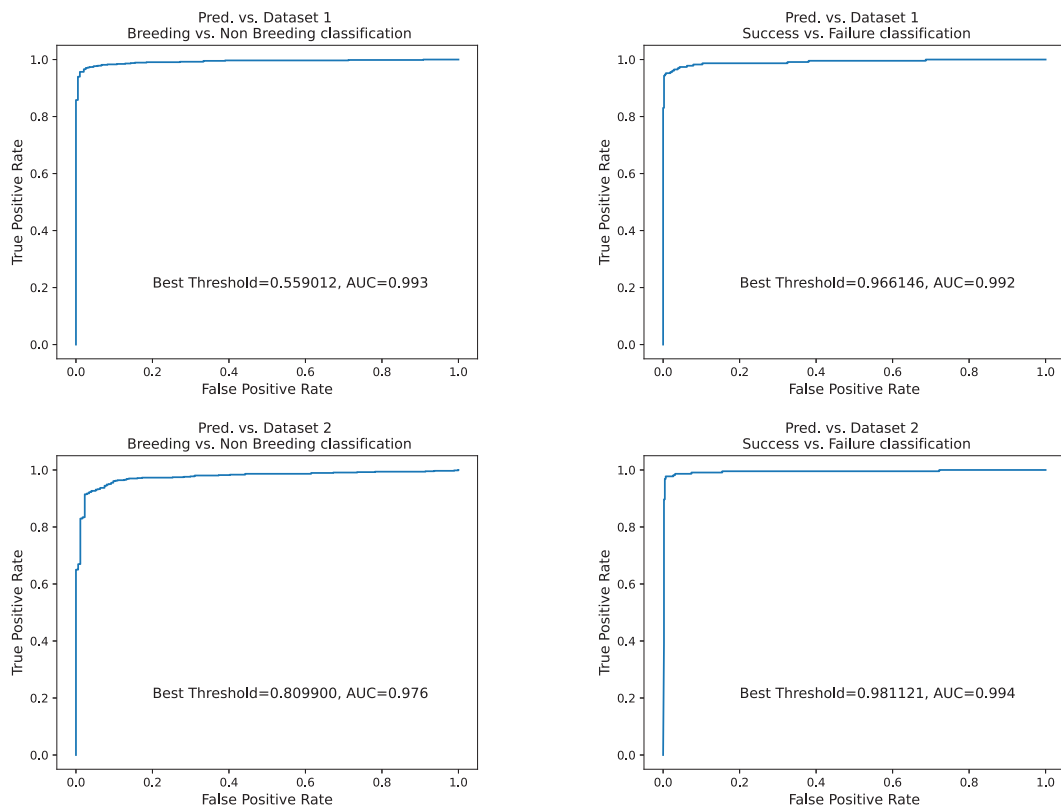


Figure S11: Receiver Operating Characteristic (ROC) curves and associated Area Under the Curve (AUC)-ROC scores, and best classification threshold for the Breeding vs. Non-Breeding model and for the Failure vs. Success model. These metrics were computed using two human expert labelled datasets. High AUC-ROC scores (i.e.,  $> 0.99$ ) reveal high accuracy in comparison to the human performances. The values of the threshold reveal that the models tend to be less restrictive to classify a breeding cycle as a success than the human expert.

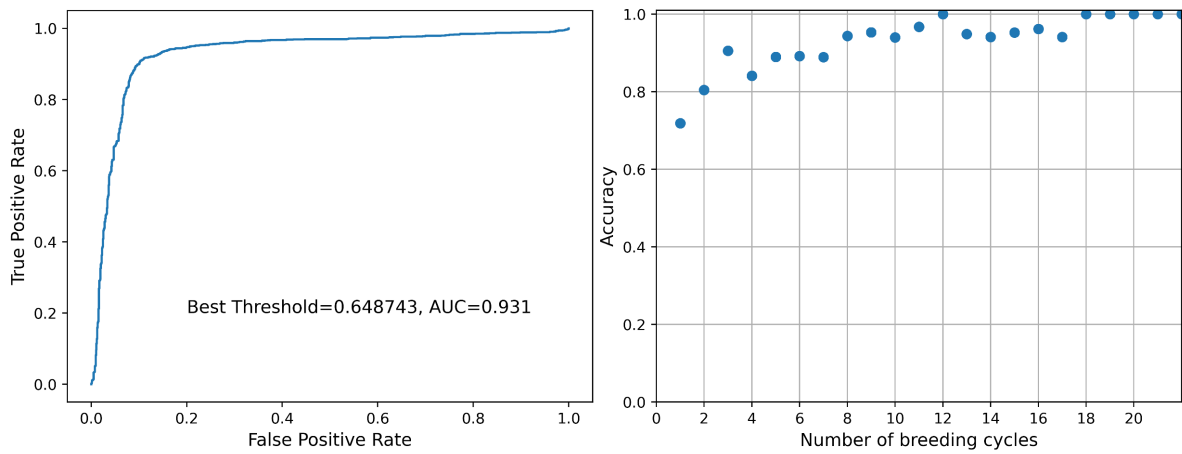


Figure S12: A) Receiver Operating Characteristic (ROC) curve of the sex probability for each individual given by the pooling of its lifetime sex probabilities against the molecular sexing. The Area Under the Curve (AUC)-ROC score and the best threshold are indicated in the figure. (B) Accuracy of sex classification according to the number of breeding cycles pooled together to determine the most probable sex of an individual. Higher number of breeding cycles leads to a better classification of the sex supporting the benefit of the pooling method.

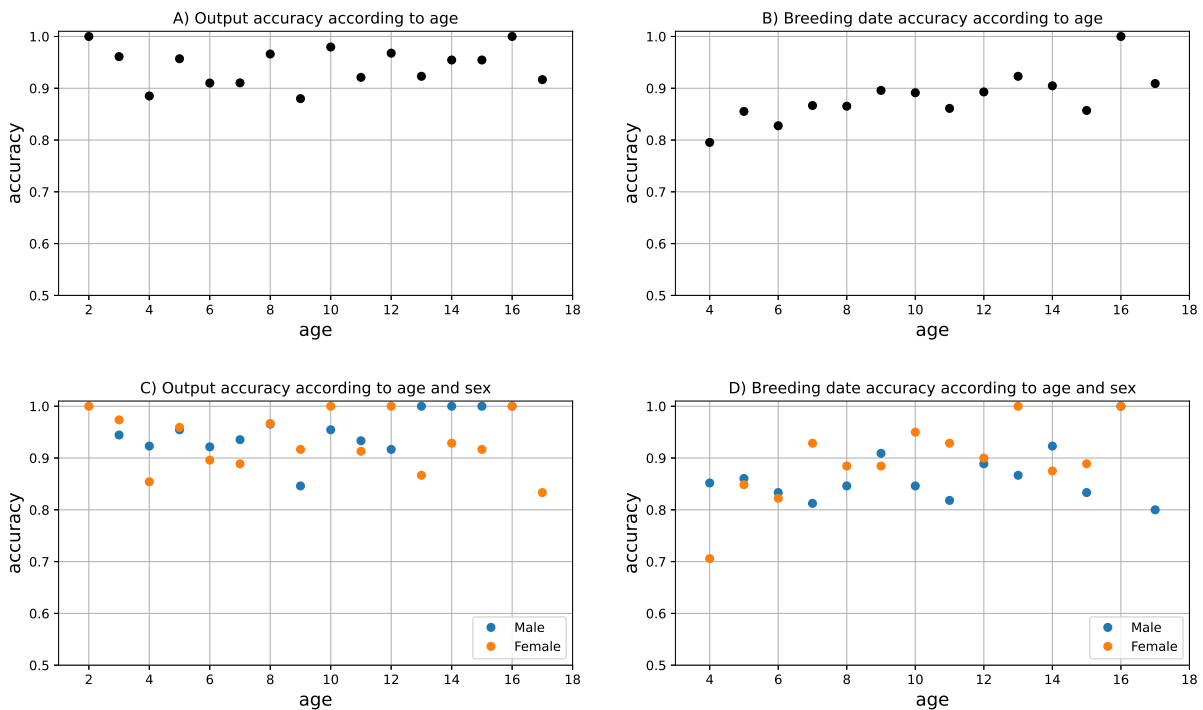


Figure S13: Age-specific (A, B, C, D) and sex-specific (C, D) accuracy metrics of output classification and breeding date determination. Output classification (Non-Breeder vs. Failure vs. Success) accuracy appeared stable according to age and sex. Age-specific accuracy metrics are given for age classes with sample sizes greater than 10 individuals. Accuracy of breeding date determination is slightly lower for young birds (breakpoint at 7 years old, from segmented regression analysis, ‘segmented’ R package).



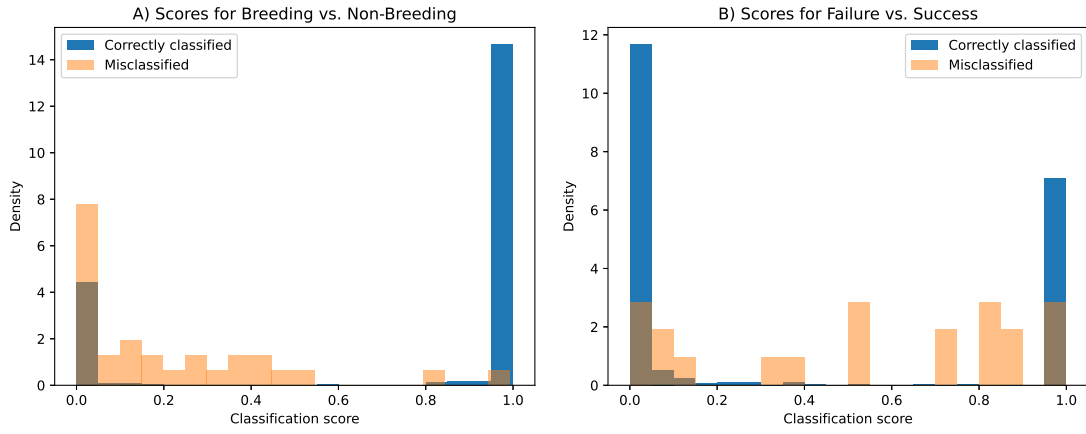
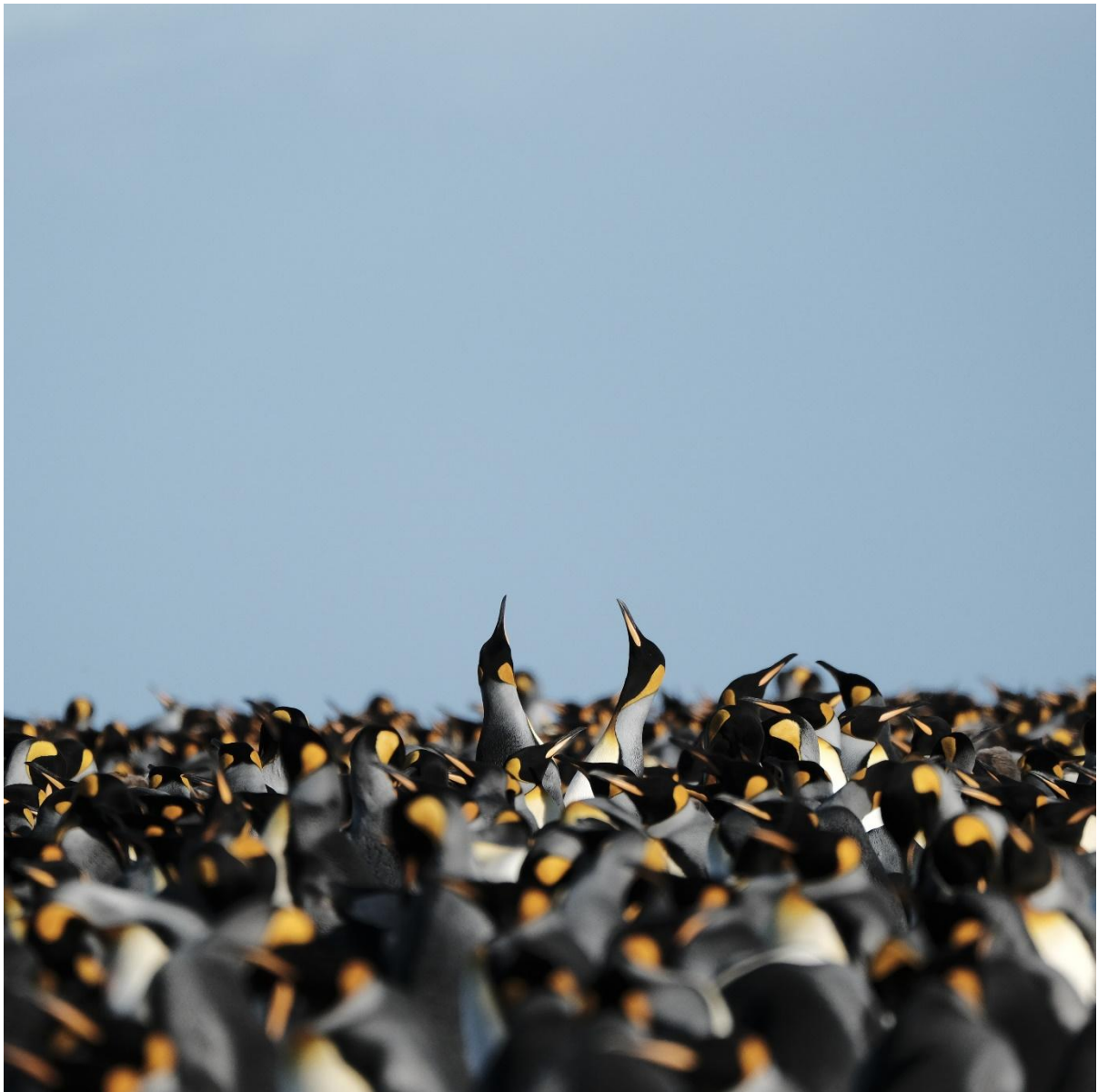


Figure S14: Distribution of scores for A) Breeding vs. Non-Breeding classification and B) Failure vs. Success classification. Scores are given for correctly classified and misclassified cycles (according to one human expert) separately. As expected, most of misclassified cycles have an uncertain score, which is different from 0 (Failure) or 1 (Success).

## References

- Abadi, M., Agarwal, A., Barham, P., Brevdo, E., Chen, Z., Citro, C., Corrado, G.S., Davis, A., Dean, J., Devin, M. *et al.* (2015). Tensorflow: Large-scale machine learning on heterogeneous systems, software available from tensorflow.org (2015). <https://www.tensorflow.org>.
- Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., Dunn, M.J., Robst, J., Preston, M., Bremner, S.F., Briggs, D.R., Brown, R., Adlard, S. & Peat, H.J. (2015). Increasing accuracy: A new design and algorithm for automatically measuring weights, travel direction and radio frequency identification (rfid) of penguins. *Plos one*, 10, e0126292.
- Ainley, D.G. & deLeiris, L. (2002). *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change*. Columbia University Press.
- Ballard, G., Ainley, D.G., Ribic, C.A. & Barton, K.R. (2001). Effect of instrument attachment and other factors on foraging trip duration and nesting success of adélie penguins. *The Condor*, 103, 481–490.
- Bardon, G. & Le Bohec, C. (2023). Codes for : "RFIDeep: Unfolding the Potential of Deep Learning for Radio-Frequency Identification".
- Barrat, A. (1976). Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du manchot royal (aptenodytes patagonicus) des îles crozet. *Comité Nation. Fr. Rech. Antarct.*
- Kerry, K., Clarke, J. & Grant, E. (1993). The use of an automated weighing and recording system for the study of the biology of adélie penguins (*pygoscelis adeliae*)(14th symposium on polar biology).
- LeCun, Y., Bengio, Y. & Hinton, G. (2015). Deep learning. *nature*, 521, 436–444.
- Lescroël, A., Ballard, G., Grémillet, D., Authier, M. & Ainley, D.G. (2014). Antarctic climate change: extreme events disrupt plastic phenotypic response in adélie penguins. *PloS one*, 9, e85291.
- Olmastroni, S., Corsolini, S., Pezzo, F., Focardi, S. & Kerry, K. (2000). The first five years of the italian-australian joint programme on the adélie penguin: An overview.
- Srivastava, N., Hinton, G., Krizhevsky, A., Sutskever, I. & Salakhutdinov, R. (2014). Dropout: a simple way to prevent neural networks from overfitting. *The journal of machine learning research*, 15, 1929–1958.
- Wilkinson, M.D., Dumontier, M., Aalbersberg, I.J., Appleton, G., Axton, M., Baak, A., Blomberg, N., Boiten, J.W., da Silva Santos, L.B., Bourne, P.E. *et al.* (2016). The fair guiding principles for scientific data management and stewardship. *Scientific data*, 3, 1–9.

Chapitre 4. Comment les conditions  
environnementales pluriannuelles façonnent la  
phénologie et le succès reproducteur  
chez un oiseau marin subantarctique



## 4.1. Résumé

Les conséquences du dérèglement climatique mondial sont considérables, en particulier sur le cycle de vie des animaux (Carey, 2009; Kharouba et al., 2018; Parmesan, 2006). Au cours des dernières décennies, de nombreux organismes vivants ont modifié leur phénologie (Hällfors et al., 2020; Parmesan and Yohe, 2003; Walther et al., 2005), et parmi eux, de nombreux oiseaux se reproduisent ou migrent plus tôt. Pour bon nombre d'espèces, ces changements phénologiques impactent déjà le succès reproducteur en perturbant la synchronisation entre le moment où l'abondance et la disponibilité des ressources sont maximales et les stades critiques de la reproduction où la demande énergétique est maximale ("Match-Mismatch hypothesis" ; Durant et al., 2007b; Miller-Rushing et al., 2010). Les réseaux trophiques marins demeurent insuffisamment étudiés du fait de contraintes logistiques généralement plus grandes qu'en milieu terrestre. L'influence des fluctuations environnementales sur les écosystèmes marins et tout particulièrement les écarts temporels entre ces changements et les effets en cascade sur l'ensemble du réseau, sont donc difficile à modéliser (Behrenfeld, 2014; Murphy et al., 2012; Yamaguchi et al., 2022). Pourtant, les perturbations de ce réseau trophique peuvent exercer une influence majeure sur le succès reproducteur des prédateurs supérieurs, tels que les oiseaux marins.

Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer si et comment les conditions océaniques et climatiques ont eu un impact sur la phénologie et le succès de la reproduction des manchots royaux au cours des dernières décennies. Pour cela, nous avons utilisé une analyse de fenêtre coulissante ("sliding-windows") sur la période de 2000 à 2023 pour identifier quelles conditions environnementales ont pu influencer les paramètres reproducteurs de cet oiseau marin, ainsi que sur quelles zones et sur quelles fenêtres temporelles.

Nos résultats dévoilent une avancée de la phénologie de la reproduction d'une semaine par décennie chez cette population de manchots royaux : au début des années 2000, l'entrée en reproduction des oiseaux non contraints par la reproduction précédente (dits "précoces") se faisait en moyenne vers le 25 novembre, alors qu'aujourd'hui, au début des années 2020, les oiseaux débutent leur reproduction vers le 7 novembre. Cet avancement de la reproduction coïncide avec une augmentation annuelle moyenne du succès de la reproduction de 0,8 % (45 % en 2000 à plus de 60 % en 2023). La forte variabilité interannuelle de ces deux paramètres (phénologie et succès reproducteur) est corrélée à des indices de température de la mer et de production primaire dans les zones d'alimentation de la population, avec des délais allant de quelques semaines à près de deux ans.

Actuellement classé comme une "espèce de préoccupation mineure" par l'UICN, le manchot royal semble, pour le moment, être capable d'ajuster sa phénologie au rythme des changements survenant

dans son écosystème, mais pour combien de temps ? L'adaptabilité des populations et leur capacité à faire face aux changements futurs sont encore difficiles à évaluer. Si l'espèce semble en mesure d'utiliser des indicateurs environnementaux pour débiter une reproduction et être en phase avec les conditions les plus optimales, le fait que le succès reproducteur soit le résultat d'une intégration complexe de deux années de conditions environnementales signifie que certaines de ces conditions restent difficilement prévisibles par les manchots. Ces délais dans l'espace et le temps pourraient rendre l'espèce plus vulnérable à la hausse de la fréquence des événements extrêmes et imprévisibles annoncée par l'ensemble des scénarios climatiques (IPCC, 2023).

## 4.2. Publication

**Bardon, G.**, Barracho, T., Lecomte, N., Durant, J.M., Stenseth, N. C., [...], \*Cristofari, R. & \*Le Bohec, C. Multiannual environmental forcing shapes breeding phenology and success in a subantarctic species. (*prêt à être soumis*)

# Multiannual environmental forcing shapes breeding phenology and success in a subantarctic seabird

Gaël Bardon<sup>1,2</sup>, Téo Barracho<sup>1,2,3,4</sup>, Nicolas Lecomte<sup>3</sup>, Joël M. Durant<sup>5</sup>, Nils Chr. Stenseth<sup>5</sup>, [...], Robin Cristofari<sup>6\*</sup> & Céline Le Bohec<sup>1,2,4\*</sup>

<sup>1</sup> Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, Monaco, Principality of Monaco

<sup>2</sup> Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

<sup>3</sup> Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Department of Biology, University of Moncton, Moncton, NB, Canada

<sup>4</sup> CEFE, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

<sup>5</sup> Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Department of Biosciences, University of Oslo, Oslo, Norway

<sup>6</sup> Institute of Biotechnology, University of Helsinki, Helsinki, Finland

\* Co-last authors by alphabetical order



## Abstract

Climate-driven phenological mismatches threaten avian breeding success by disrupting the synchrony between food abundance and availability at critical breeding stages. In an understudied marine food web, the time lags between environmental changes and their effect on interspecific interactions are particularly difficult to model, yet they can have a strong influence on the breeding success of top predators.

Here we disentangled how oceanic and climatic conditions have impacted the breeding phenology and success of king penguins over the past 24 years (2000 - 2023). We used a sliding window analysis to identify which environmental parameters had an impact on the reproduction of this seabird.

We measured an advance in breeding seasonality of one week per decade, which coincided with an average annual increase in breeding success of 0.8% (45% in 2000 to >60% in 2023). The strong inter-annual variability in these two responses was correlated with indices of sea temperature and primary production in the population's foraging areas, with time lags ranging from a few weeks to almost 2 years.

For now, the King penguin seems to be keeping pace, matching its needs with available resources, and responding to environmental conditions, but for how long? Since king penguin breeding success results from two years of environmental conditions, the species may become more vulnerable to unpredictable and extreme conditions.

## Main

The timing of life-history events like reproduction is central in optimising fitness under changing environmental conditions, as it effectively modulates the biotic and abiotic conditions and interactions encountered by both parents and offsprings (McNamara et al., 2011; Miller-Rushing et al., 2010). However, the phenology of high trophic level species is often less responsive to changing conditions than that of low trophic level species such as primary producers (Both et al., 2009; Thackeray et al., 2010). This means that, while their prey might follow tightly the changes in climate, upper level predators could be unable to keep pace by adjusting their breeding, growth cycles and distribution (Burthe et al., 2012), leading to well-documented mismatch between peaks in resource availability and breeding phenology (Burgess et al., 2018; Durant et al., 2007; Kharouba et al., 2018).

At high latitudes, ecological processes such as thermal regimes, photosynthesis, and behaviour of visual organisms are more seasonally constrained by light (Ljungström et al., 2021). This seasonal light availability and temperature shape a narrower annual peak of productivity compared to tropical and subtropical zones (Boyce et al., 2017; Falkowski et al., 1998), leading to a high risk of trophic mismatch in the current context of rapid global change (Durant et al., 2019; Ljungström et al., 2021). Many high latitude species are already in mismatch situations (e.g., Doiron et al., 2015; Kwon et al., 2019). Combined with the fact that polar environments are experiencing among the fastest warming on Earth (IPCC, 2022), this represents a critical threat to these ecosystems.

In marine food webs, extreme abiotic forcing and high capacity for spatial movement of primary producers make decoupling of trophic levels prevalent (Durant et al., 2019; Ferreira et al., 2023), leading to bottom-up impacts on higher trophic levels (Asch et al., 2019; Yamaguchi et al., 2022). By integrating the modifications occurring across all trophic levels, seabirds show a high sensitivity to changes in oceanic conditions. At higher latitudes, breeding occurs within a limited seasonal window when environmental conditions are good enough for providing offspring with an adequate food supply (Burr et al., 2016; Descamps et al., 2019; Seyer et al., 2021). Yet, despite observed strong changes in abiotic forcing in polar oceans and phenological shifts in the trophic network (IPCC, 2022; Yamaguchi et al., 2022), many seabirds were shown to not adjust their breeding phenology (Keogan et al., 2018) or with little consistency with prey phenology (Burthe et al., 2012).

This study focuses on one of the main central place foragers of the Southern Ocean: the King penguin *Aptenodytes patagonicus*, who have a particularly long breeding cycle of 12 to 14 months, usually begins in November (Barrat, 1976). King penguins can adapt their foraging behaviour to prey availability, for example by adjusting their foraging latitude to variations in the location of the Antarctic polar front (Bost et al., 2009, 2015), their foraging trip duration (Weimerskirch et al., 1992), or their foraging effort (Brisson-Curadeau et

al., 2023). King penguins establish breeding colonies of a few hundred to several hundred thousand individuals on the ice-free coastal lands of the few sub-Antarctic islands (45°S to 55°S). Despite this narrow geographic range, they exhibit a certain degree of plasticity in their phenological, behavioural and life-history traits (Bost et al., 2013). The ability to adjust phenology may also reflect the capacity to identify and perceive cues in its environment. To unravel how oceanic and climatic conditions influence the breeding activities of king penguins, we used data from a 24-year long electronic monitoring program in the subantarctic archipelago of Crozet in the Southern Ocean (Suppl. Figure S1), an archipelago home to 20 to 25% of the King penguins world population (Barbraud et al., 2020; Bost et al., 2013). We estimated the annual breeding phenology and the annual breeding success of the king penguin colony. Then, we aimed at identifying, from a wide range of indices, which ones best explain the variability of the breeding timing and outcome, and over which time window.

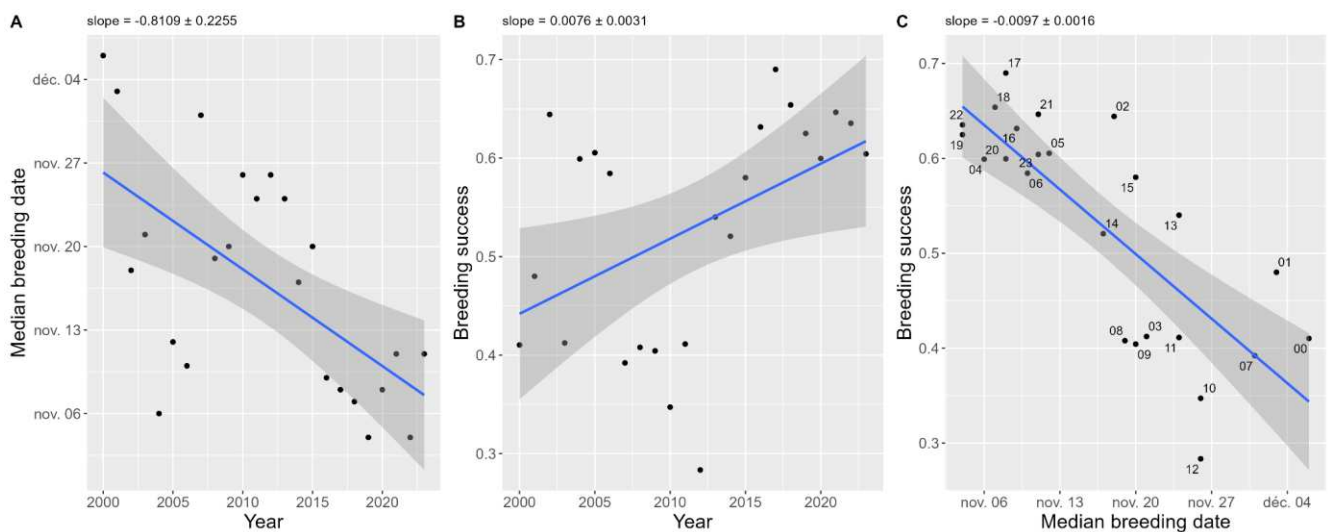
## Phenological and breeding success trend

We observed a temporal trend in annual phenology towards an earlier onset of breeding. The breeding season shifted eight days earlier per decade over the 24-year study period (27 November in 2000 to 8 November in 2023; slope =  $0.81 \pm 0.23$  days per year, p-value = 0.0016, Figure 4-1A). Over the same period, breeding success increased slowly at an annual rate of 0.76% (45% in 2000 to >60% in 2023; slope =  $0.76 \pm 0.31\%$  per year, p-value = 0.0232, Figure 4-1B), which was strongly correlated with the median breeding date (slope =  $-0.97 \pm 0.16\%$  per day, p-value  $\ll 0.001$ , Figure 4-1C). No temporal trend in breeding success was observed when the median breeding date was accounted for in the model (p-value = 0.885).

This 2-week advancement in phenology over the past two decades is remarkable compared to other high latitude species (Cohen et al., 2018). For example, decadal advance in breeding initiation reached only 1.2 days for 73 bird species in Finland (Hällfors et al., 2020), less than 2 days for Swedish Lapland passerines (Ram et al., 2019), or 4 days for Arctic squirrels (Chmura et al., 2023). To our knowledge, it is also the fastest shift observed in penguin species: the clutch initiation date of Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* from the Antarctic Peninsula remained stable over the last three decades despite major changes in environmental conditions (Cimino et al., 2023), and an average advance <1 day per decade has been recorded over 35 years for royal penguins *Eudyptes schlegeli* (Hindell et al., 2012).

King penguins appear to succeed in tracking favourable environmental conditions for reproduction by adjusting their breeding date. Our results indeed suggest that recent environmental changes may have been beneficial to the breeding success of the Crozet king penguin population, allowing the birds to start breeding earlier by reducing constraints on the breeding season. Several studies have found that advanced breeding timing due to climate change does not affect the productivity of migratory and/or sedentary avian species

(Dyrzc & Czyż, 2018; McLean et al., 2022; Usui et al., 2017). It has been demonstrated experimentally that very early breeding can significantly enhance fitness, with no cost of earlier arrival, which supports the idea that the population has not yet fully optimised its breeding timing (Lamers et al., 2023). In our study, no evidence of trophic mismatch has been observed, suggesting that king penguins are able to synchronise their breeding period with maximum prey availability. However, penguin prey and the underlying community in the Southern Ocean are also experiencing rapid and continuous changes in their phenology in response to climate forcing (Krumhardt et al., 2022; Thomalla et al., 2023). With the projected changes in Southern Ocean ecosystems, major shifts in the marine food web may result in seasonal mismatches between predators and prey at multiple trophic levels, threatening penguins, their prey and the ecosystem as a whole (Durant et al., 2019).



**Figure 4-1. Temporal trends of (A) annual median breeding dates, (B) annual breeding success, and (C) annual breeding success explained by the median breeding date of the king penguin population of the Possession Island, Crozet archipelago, South Indian Ocean.** Each point represents one year, and the blue line represents univariate linear regressions. The grey shaded areas show 95% confidence intervals of the regression lines. Slope coefficients and their standard error are given for each regression.

## Environmental predictors of breeding phenology

Seasonally predictable environmental cues, in other words phenological cues, that guide the annual breeding initiation of high-latitude top predators have been largely unexplored. Identifying the variables that are strongly correlated with the breeding initiation date can provide some initial clues as to the information used by the birds to initiate breeding. Using a sliding window analysis (Bailey & Pol, 2016; Simmonds et al., 2019; Van De Pol et al., 2016; see Methods), we investigated how environmental conditions (i) around King penguin breeding habitat, (ii) in their main foraging areas and (iii) at a global scale, impact the date of their annual

breeding onset while accounting for short and long term lags (see tested variables and model selection in Supplementary Supp. Table 1 and Supp. Table 2). We identified two variables likely to influence individuals' decision to start breeding: (a) Chlorophyll *a* concentrations (Chl*a*, Figure 4-2B) in late winter (i.e. mid-August to late September) and (b) the Sea Surface Temperature (SST, Figure 4-2A) in autumn (i.e. the first two weeks of May), both in the Polar Front Area (i.e. the main summer foraging area for the species; see Supp. Figure 4-1). None of these two variables taken in isolation showed a significant temporal trend over the study period (Supp. Figure 4-6). However, when accounting for these two environmental variables, the year coefficient was not significant in the final model (slope =  $-0.25 \pm 0.14$  days per year, *p*-value = 0.087), unlike in the year-only model (slope =  $0.81 \pm 0.23$  days per year, *p*-value = 0.0016). This observation clearly indicates that a substantial fraction of the observed trend in breeding phenology is actually explained by the combination of these two variables.

Lower Chl*a* and an optimal SST in the Polar Front Area promoted an earlier onset of breeding. SST is a well-established driver of fish productivity across numerous species (see review in van der Sleen et al., 2022). The seasonal growth peak of several species of myctophidae, which are primary food sources for king penguins (Cherel et al., 1993), has been observed to occur in autumn (Saunders et al., 2020). We suggest that the optimal SST identified in our study is likely linked to the optimal temperature for the growth of these myctophid species. Moreover, although the exact link between Chl*a* and fish productivity is still debated, it has been demonstrated that the abundance of the Tenison's lanternfish *Protomyctophum tenisoni*, one of the king penguins' main preys in spring, is inversely correlated with Chl*a* (Woods et al., 2023). A similar trend has been observed for another species, the Antarctic lanternfish *Electrona antarctica* (Loots et al., 2007), consumed by king penguins in winter (Cherel et al., 1993). Therefore, these two environmental cues could serve as predictors of resource abundance and timing for king penguins prior to the breeding season.

## Environmental predictors of breeding success

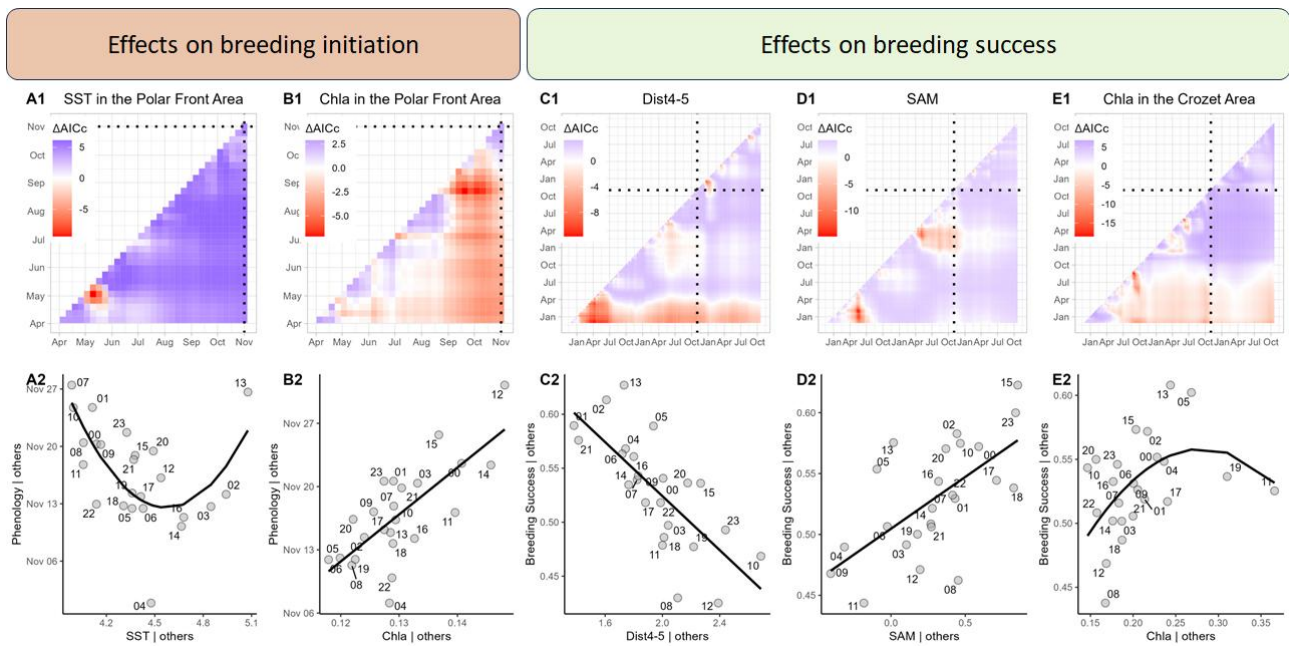
Using the same sliding window analysis method, we found that, while breeding phenology explained a substantial part of the variance in breeding success (Figure 4-1), the remaining variance was mainly explained by three environmental parameters (Figure 4-2D-E-F) with a time lag of a year to a year and half prior to the onset of the breeding season (see model selection in

Supp. Table 3). Our selection model indicates (a) a linear effect of the distance between the isotherms 4°C and 5° almost two years before the start of a the breeding season (i.e. from mid-December to mid-April), (b) a linear effect of the Southern Annular Mode (SAM) index a year and half before the start of the breeding season (i.e. from February to May), and (c) a quadratic effect of the mean Chlorophyll *a* concentration (Chl*a* in mg/m<sup>3</sup>) in the Crozet Area in late winter (from mid-august to early September), a year before the start of the breeding season.

A short distance between the 4°C and 5° isotherms (i.e. a strong latitudinal SST gradient) and a positive SAM index appear to benefit king penguin breeding success. Both the strong SST gradient and the positive SAM are associated with positive temperature anomalies in the subtropical zone and negative anomalies south of the Antarctic Polar Front (Fogt & Marshall, 2020), a pattern associated with increased primary productivity in Antarctic waters (Lovenduski & Gruber, 2005). King penguin breeding success was also higher when the Chl*a* in the Crozet Area reached an optimum slightly over one year before the start of the breeding cycle. We suggest that this optimal primary productivity is linked to optimal conditions that favour the growth and abundance of available prey, and especially squids (Cherel & Weimerskirch, 1999), spawned near the breeding colony, which could improve the foraging efficiency during circular trips (*sensu* Jouventin et al., 1994) in the outer shelf, upper slope, and oceanic areas in the close vicinity of Crozet Islands.

Warm events (depicted by negative SOI in a given year) are expected to reduce King penguin breeding success (Le Bohec et al., 2008), and high SST values are related to longer foraging trips towards the oceanic fronts of high productivity (Bost et al., 2009, 2015), which can negatively affect breeding success. However, unlike these previous studies, we did not detect any relationship between breeding success and warm environmental conditions during the ongoing breeding season. This suggests that the abundance and/or quality of prey, driven by oceanic conditions up to one to several years prior to a breeding season, may be more critical than the spatial distribution of prey. It also highlights king penguins' abilities to find prey in an unpredictable environment (Gauthier-Clerc et al., 2002; Weimerskirch, 2007), while having a strong plasticity in their foraging behaviour and breeding cycle.



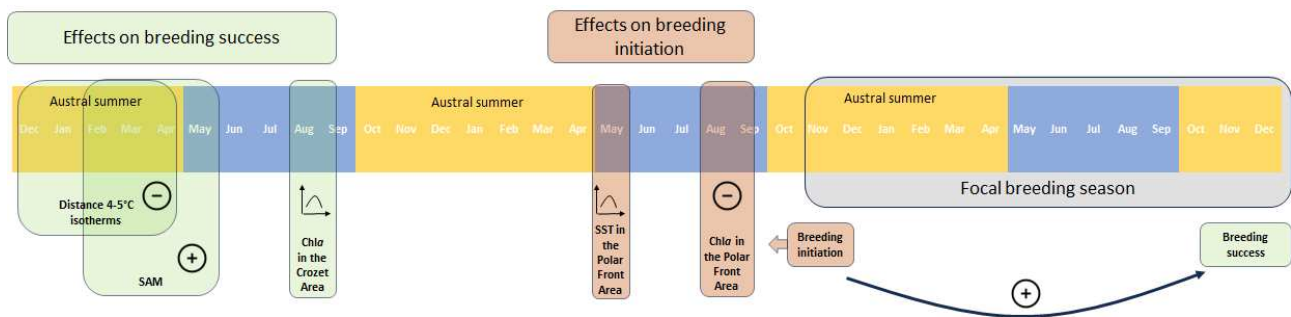


**Figure 4-2. Environmental conditions affecting the breeding initiation date and the breeding success.** The first two columns (A and B) correspond to the variables selected to explain the breeding initiation date. The three columns on the right (C, D, E) correspond to the variables selected to explain the breeding success rate. The dashed lines correspond to the average breeding initiation date. A1 and B1 represent the  $\Delta AICc$  between the reference model explaining breeding initiation date (Median breeding initiation date  $\sim$  Year) and the same model including the mean value of the environmental variable over each time window. C1, D1, and E1 represent the  $\Delta AICc$  between the reference model explaining breeding success (Breeding success  $\sim$  Year + Median breeding date) and the same model including the mean value of the environmental variable over each time window. The time windows are given by the coordinate of each pixel: the window starts at the coordinate of the y-axis and ends at the coordinate of the x-axis. The second row gives the partial regression between the biological variable and the environmental variable with a correction of the residuals by the mean value of the biological variable and the environmental variable, respectively. SAM: Southern Annular Mode Index; Chla: Chlorophyll a concentration; SST: Sea Surface Temperature; Dist4-5: Distance between 4°C and 5°C isotherms. The Crozet Area (43°S-47°S - 46°E-56°E) and the Polar Front Area (47°S-53°S - 49°E-55°E) are the areas used to calculate our environmental variables.

In conclusion, our study showed a drastic advance of the breeding season by 2 weeks over the last two decades in a key species of the Southern Ocean ecosystems usually considered as an indicator of environmental changes (Durant et al., 2009; Le Bohec et al., 2008; Parsons et al., 2008; Piatt & Sydeman, 2007). This result pinpoints profound and rapid changes trickling all the way to the top of the polar food chain, by increasing the breeding success of the king penguin populations of the Indian sector. Foraging by king penguins from the Kerguelen archipelago, located 1,500 km east of Crozet, also appears to benefit through better breeding success from the current rise in temperature through a positive effect on prey abundance (Brisson-Curadeau et al. 2023). For now, organisms seem to keep pace, matching their needs with available resources and responding to changing environmental conditions, but for how long? The plasticity of populations and their ability to cope with future changes is still challenging to gauge (e.g. Lewin et al., 2024). Nevertheless, the quadratic effects found in our study provide an initial understanding of the ecosystem's limits, indicating negative impacts from excessively warm temperatures ( $> 4.6^{\circ}\text{C}$  in the Polar

Front Area in May, Figure 4-2A) and too high chlorophyll concentrations ( $> 0.50 \text{ mg/m}^3$  in the Crozet Area in end of August, Figure 4-2E).

We also highlighted that the initiation and success of the king penguin breeding cycle result from the integration of one to two years of environmental conditions around their breeding and foraging areas (Figure 4-3). While short-term conditions just prior to the breeding season might work as direct phenological cues informing penguins when to start breeding, other long-term environmental conditions may have a major impact on resource availability and distribution during breeding, when poor foraging conditions can lead to a high rate of breeding failure (Bost et al., 2015). By identifying the multi-annual factors at play, it becomes clear that the breeding activities and output of king penguins depend largely on conditions that persist for almost two years. With the more frequent occurrence of extreme and unprecedented events resulting from climate change (IPCC, 2023), we have yet to understand the consequences of growing unpredictability of weather patterns for species and their ecosystems.



**Figure 4-3. Overview of the relations found between environmental conditions, breeding phenology, and breeding success.** SAM: Southern Annular Mode Index; Chla: Chlorophyll a concentration; SST: Sea Surface Temperature. The Crozet Area (43S-47S - 46E-56E) and the Polar Front Area (47S-53S - 49E-55E) are the areas used to calculate our environmental variables. 'Plus' indicates that the variable has a positive effect either on the breeding success (in green) or on the breeding initiation (in red). In this figure, a positive effect on breeding initiation corresponds to an earlier onset of breeding initiation.

## Acknowledgments

This study was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) within the framework of the project 137-ANTAVIA, by the Centre Scientifique de Monaco, and by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) through the Programme Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Terres Australes Subantarctique (ZATA). This study is part of and supported by the long-term Studies in Ecology and Evolution (SEE-Life) programme of CNRS. R.C. was supported by Research Council of Finland (#331320 and #354649), and N.L. and T.B. by the Canada Research Program, NSERC, and Université de Moncton. We are deeply grateful to all the wintering and summering members of project IPEV 137 and all the other colleagues and students within the team, who participated in the long-term monitoring as part of the project IPEV 137 since 1998. All members of the MIBE team at the IPHC in Strasbourg are thanked for their technical expertise and support. We also sincerely thank the IPEV logistics teams for their important and continued support in the field. This study was approved by the French Polar Environmental Committee and permits handling animals and access breeding sites were delivered by the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

## Methods

### Long-term monitored population and datasets

The study was carried out on the king penguin *Aptenodytes patagonicus* colony of ‘Baie du Marin’ settled on the Possession Island in the Crozet Archipelago (46°25S, 51°45E). A sub-area of the colony of ca. 10,000 breeding pairs has been continuously electronically monitored since 1998 using Radiofrequency identification (RFID) technology (Bardon et al., 2023; Gendner et al., 2005). As of 2024, the database contains information on ~17,000 birds, including ~12,000 of known age and ~5,500 currently active in the colony.

Using a new application of deep learning (Bardon et al., 2023) on our RFID-detection dataset, we estimated the status and the timing of breeding for each micro-tagged individual and for each breeding season. Briefly, we used a convolutional neural network workflow to classify each season based on a 10 year-training of direct field observations and performed two testing steps to ensure the quality of the classification (see Bardon et al., 2023 for precisions on the system and on classification methods). For each individual and each year, we thus obtained the breeding status (non-breeding, failed breeding, successful breeding) and the most probable date for the onset of breeding (defined here as the mating event). King penguins breed in an asynchronous cycle that lasts from 12 to 14 months (Barrat, 1976). As a result, every year, the individuals that were successful the previous year either take a “sabbatical” or start breeding later in the season (Jiguet & Jouventin, 1999). To avoid confounding our results with the variation in asynchrony parameters, we restricted our dataset to birds that (1) did not breed successfully in the previous season, (2) were at least 9 years old at the start of the breeding season, since young inexperienced breeders have a low overall contribution to the breeding success of the population (see Supp. Figure 4-2 and Supp. Figure 4-3). We included in this dataset unknown-age adults: as these birds were systematically RFID-tagged at an advanced stage of breeding, they were at least 5 years-old (the mean age at first breeding of sexual maturity), and we then used data of these birds with a 3-year delay after their marking. Out of the 28,000 breeding seasons available in our dataset, 8,800 were thus selected to compute the annual median breeding initiation date of the colony and the annual breeding success rate, obtained by dividing the number of successful cycles by the number of breeding attempts (Supp. Figure 4-4).

### Environmental datasets

We selected climate variables likely to have an impact on the phenology and reproductive success of king penguins from the Crozet population (see Supp. Table 1). Two main areas were considered: 1) an area centred on Crozet archipelago (43°S-47°S – 46°E-56°E) used by the birds during their foraging circular trips (sensu Jouventin et al., 1994) that we refer to as “Crozet Area” ; 2) an area south of the archipelago (47°S-53°S –

49°E-55°E) corresponding to their main foraging area during summer, tightly linked to the polar front (Bost et al., 2015; Charrassin & Bost, 2001), that we refer that as “Polar Front Area”.

Sea surface temperature (SST) is widely reported as one of the main drivers of marine productivity, trophic interactions, and distribution of species (Cheung et al., 2013). SST is likely to impact breeding phenology and success as it has been already shown previously for many seabirds (Carroll et al., 2015) and in particular for several penguin species (Cullen et al., 2009; Cunningham & Moors, 1994; Le Bohec et al., 2008). We computed daily mean OI (optimal interpolation) SST in the areas around and south of the archipelago. We computed 2°, 4°, and 5° isotherm latitude south of Crozet as they were also previously linked to the positions of the Antarctic polar fronts and the main foraging area of the king penguins (Bost et al., 2015; Park et al., 1993). We considered the distance between isotherms 4° and 5° as an index of SST latitudinal gradient between the breeding colony and the main foraging area. The latitude of the Antarctic Polar Front has been defined as the northernmost extent of the 200 m surface layer temperature minimum of 2 °C (Pollard et al., 2002) and computed at the latitude of Crozet from the GODAS model (NCEP Global Ocean Data Assimilation System). The latitude of the northern edge of the Marginal Ice Zone (MIZ), defined as the area covered by an ice concentration between 15 and 80%, was considered as previous studies showed presence of king penguins at these latitudes, especially during winter season (Bost et al., 2004; Charrassin & Bost, 2001). In addition to the MIZ latitude, we computed the part of the total ice area (with ice concentration >15%) that is covered by the marginal ice zone (between 15% and 80% of sea ice concentration) in the defined area south of Crozet (50°S-70°S - 46°E-56°E), as an index of the quality of the sea ice to forage.

As a proxy of marine productivity, we considered the mean concentration of Chlorophyll *a* (Chl*a*) both in Crozet Area and in the Polar Front Area, which could act as phenological cue (Crossin et al., 2022) and index of prey availability. We computed the centre of mass of the Chl*a* concentrations at the longitude of Crozet and between 40°S and 56°S as an indicator of location of the maximum productivity.

Wind force and storm probability were used to reflect direct climatic constraints on land and at sea that can affect breeding birds and their chicks. Wind force index was computed from the daily maximum wind force by taking the monthly mean of the 25% windiest days. The storm track probability index was computed as the mean latitude of the maximum gradient in the isobaric surface 500 mb (Marshall & Plumb, 2007).

Finally, two global climatic indexes were considered to detect indirect effects of climate that can be left unexplained by more specific climate variables. The Southern Annular Mode (SAM) defined as 700mb height anomalies poleward of 20°S onto the loading pattern of the Antarctic Oscillation (the leading mode of Empirical Orthogonal Function (EOF) analysis of monthly mean 700 hPa height during 1979-2000 period) was considered as the main mode of this region (Thompson & Wallace, 2000). The Subtropical Atlantic and Indian

Oceans dipole (SAIOD, Bost et al., 2015) defined as the first principal component of the PCA of SST anomaly fields over the South Atlantic–Indian region (10°S–50°S, 50°W–150°E) during February–March was also considered as it was known to influence polar front dynamics and large-scale SST fluctuations.

## General trends

Phenological annual trend, given by the annual median breeding date, has been tested using a linear and a quadratic regression of the phenology against the year. We considered that the quadratic regression best supported the correlation if the Akaike information criterion corrected for small sample size (AICc) were at least inferior to the linear regression by 2 units (Akaike, 1998; Anderson & Burnham, 2004).

Trend of the mean annual breeding success rate was tested with the same method. As breeding success is likely linked to the breeding starting date, we also tested if the temporal trend of the annual breeding success rate is explained by the annual median breeding date.

## Time window identification

Despite previous studies relating environmental predictors with annual breeding traits of penguins, it is still unclear when these climate variables can affect breeding. To avoid arbitrary choice of temporal windows and explore possible long-term effects, we used a systematic method to find which time window has the strongest association with the response variable, while avoiding false-positive correlations when testing a large number of variables. We therefore used the sliding window approach implemented in R (version 4.3.0, R Core Team, 2013) in the *Climwin* package (Bailey & Pol, 2016; Van De Pol et al., 2016).

We first defined baseline models for phenology and breeding success. To avoid spurious correlation due to temporal trends (Iler et al., 2017), we included year as a continuous variable in both baseline models. For breeding success, we included the median breeding date in the baseline model as it greatly explained the annual breeding success ( $R^2 = 0.60$ ). For both phenology and breeding success, we compared the AICc given by the linear and quadratic model with different time windows of each climate variable with the respective baseline models. All combinations of time windows in the temporal extent that we considered were tested. For phenology, we considered a period of 30 weeks before the breeding season (1<sup>st</sup> of November), a period long enough to catch short-lagged effects of climate conditions while avoiding the effects of autocorrelation between seasons.

For breeding success, because we designed our dataset to remove the breeding birds that were successful the previous season, there was no correlation between the current and the past breeding success rate. We



then considered a longer period of 2 years preceding the beginning of the breeding season and until 1 year after (corresponding to the end of a successful breeding season).

The best model was chosen for each response variable and each environmental explanatory variable based on the highest difference in AICc ( $\Delta\text{AICc}$ ) with the baseline models (Akaike, 1998; Anderson & Burnham, 2004). For each environmental variable, the quadratic model was selected only when the  $\Delta\text{AICc}$  was at least 2 units higher than the best linear model, otherwise the linear model was selected.

For each selected window, we performed a randomization approach as described by Van De Pol et al. (2016) to avoid correlation due to chance. We used 10 randomisations of the response variable and calculated the probability that a signal is not due to chance ( $P_c$ ) given by the function *randwin* of the package *Climwin* (Bailey & Pol, 2016). The variable was selected only if this likelihood was lower than 0.5.

We tested for multicollinearity among variables using variance inflation factors (VIF). The variables with the highest VIF were removed iteratively until no variables left had a  $\text{VIF} > 3$ .

We performed a model selection with all the candidate variables using package *MuMin* and *Dredge* function (Bartoń, 2023). Among all equally best performing models (with a  $\Delta\text{AICc} < 2$  from the lowest AICc model), we selected the one with the lowest number of parameters (Anderson & Burnham, 2004).

## Contribution of environmental conditions in explaining observed trends

We estimated how much of the observed trends could be explained by the environmental variables obtained from our model selection. We added year in the final selected model and extracted its remaining associated linear coefficient. We compared this coefficient to the slope of the temporal trend-only model to obtain the part of the observed temporal trend explained in the final model including environmental variables (Haest et al., 2020).

## References

- Akaike, H. (1998). Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In E. Parzen, K. Tanabe, & G. Kitagawa (Eds.), *Selected Papers of Hirotugu Akaike* (pp. 199–213). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_15)
- Anderson, D., & Burnham, K. (2004). Model selection and multi-model inference. *Second*. NY: Springer-Verlag, 63(2020), 10.
- Asch, R. G., Stock, C. A., & Sarmiento, J. L. (2019). Climate change impacts on mismatches between phytoplankton blooms and fish spawning phenology. *Global Change Biology*, 25(8), 2544–2559. <https://doi.org/10.1111/gcb.14650>
- Bailey, L. D., & Pol, M. van de. (2016). climwin: An R Toolbox for Climate Window Analysis. *PLOS ONE*, 11(12), e0167980. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167980>
- Barbraud, C., Delord, K., Bost, C. A., Chaigne, A., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2020). Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biology*, 43(7), 835–850. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02691-6>
- Bardon, G., Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E. M., ... Le Bohec, C. (2023). RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(11), 2814–2826. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14187>
- Barrat, A. (1976). Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot Royal Aptenodytes patagonicus des Iles Crozet. *Com Natl Fr Rech Antarct*, 40, 9–51.
- Bartoń, K. (2023). *MuMIn: Multi-Model Inference* (Version 1.47.5) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>
- Bost, C.-A., Charrassin, J. B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y., & Maho, Y. L. (2004). Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. *Marine Ecology Progress Series*, 283, 293–297. <https://doi.org/10.3354/meps283293>
- Bost, C.-A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., & Weimerskirch, H. (2009). The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78(3), 363–376. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.022>
- Bost, C.-A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., Handrich, Y., Naito, Y., Guinet, C., & Weimerskirch, H. (2015). Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nature Communications*, 6(1), 8220. <https://doi.org/10.1038/ncomms9220>
- Bost, C.-A., Delord, K., Barbraud, C., Cotte, C., Péron, C., & Weimerskirch, H. (2013). *The King Penguin: Life History, current status and priority conservation actions*. In: *Penguins Book*. Eds P. de Boersma & PG Borboroglu, University of Washington Press, Seattle, USA. <https://hal.science/hal-00810735/>
- Both, C., Van Asch, M., Bijlsma, R. G., Van Den Burg, A. B., & Visser, M. E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 73–83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x>

- Boyce, D. G., Petrie, B., Frank, K. T., Worm, B., & Leggett, W. C. (2017). Environmental structuring of marine plankton phenology. *Nature Ecology & Evolution*, 1(10), 1484–1494. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0287-3>
- Brisson-Curadeau, É., Bost, C.-A., Cherel, Y., & Elliott, K. (2023). King Penguins adjust foraging effort rather than diet when faced with poor foraging conditions. *Ibis*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/ibi.13287>
- Burgess, M. D., Smith, K. W., Evans, K. L., Leech, D., Pearce-Higgins, J. W., Branston, C. J., Briggs, K., Clark, J. R., du Feu, C. R., Lewthwaite, K., Nager, R. G., Sheldon, B. C., Smith, J. A., Whytock, R. C., Willis, S. G., & Phillimore, A. B. (2018). Tritrophic phenological match–mismatch in space and time. *Nature Ecology & Evolution*, 2(6), 970–975. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0543-1>
- Burr, Z. M., Varpe, Ø., Anker-Nilssen, T., Erikstad, K. E., Descamps, S., Barrett, R. T., Bech, C., Christensen-Dalsgaard, S., Lorentsen, S.-H., Moe, B., Reiertsen, T. K., & Strøm, H. (2016). Later at higher latitudes: Large-scale variability in seabird breeding timing and synchronicity. *Ecosphere*, 7(5), e01283. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1283>
- Burthe, S., Daunt, F., Butler, A., Elston, D. A., Frederiksen, M., Johns, D., Newell, M., Thackeray, S. J., & Wanless, S. (2012). Phenological trends and trophic mismatch across multiple levels of a North Sea pelagic food web. *Marine Ecology Progress Series*, 454, 119–134.
- Carroll, M. J., Butler, A., Owen, E., Ewing, S. R., Cole, T., Green, J. A., Soanes, L. M., Arnould, J. P. Y., Newton, S. F., Baer, J., Daunt, F., Wanless, S., Newell, M. A., Robertson, G. S., Mavor, R. A., & Bolton, M. (2015). Effects of sea temperature and stratification changes on seabird breeding success. *Climate Research*, 66(1), 75–89. <https://doi.org/10.3354/cr01332>
- Charrassin, J.-B., & Bost, C. (2001). Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology-Progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 221, 285–298. <https://doi.org/10.3354/meps221285>
- Cherel, Y., Verdon, C., & Ridoux, V. (1993). Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. *Polar Biology*, 13(5). <https://doi.org/10.1007/BF00238362>
- Cherel, Y., & Weimerskirch, H. (1999). Spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabird predators. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 93–104. <https://doi.org/10.3354/meps188093>
- Cheung, W. W., Watson, R., & Pauly, D. (2013). Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, 497(7449), 365–368.
- Chmura, H. E., Duncan, C., Burrell, G., Barnes, B. M., Buck, C. L., & Williams, C. T. (2023). Climate change is altering the physiology and phenology of an arctic hibernator. *Science*, 380(6647), 846–849. <https://doi.org/10.1126/science.adf5341>
- Cimino, M. A., Conroy, J. A., Connors, E., Bowman, J., Corso, A., Ducklow, H., Fraser, W., Friedlaender, A., Kim, H. H., Larsen, G. D., Moffat, C., Nichols, R., Pallin, L., Patterson-Fraser, D., Roberts, D., Roberts, M., Steinberg, D. K., Thibodeau, P., Trinh, R., ... Stammerjohn, S. (2023). Long-term patterns in ecosystem phenology near Palmer Station, Antarctica, from the perspective of the Adélie penguin. *Ecosphere*, 14(2), e4417. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4417>
- Cohen, J. M., Lajeunesse, M. J., & Rohr, J. R. (2018). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 8(3), 224–228. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3>

- Crossin, G., Filgueira, R., Studholme, K., & Hipfner, J. (2022). Phenological cues to breeding and the differential response of Pacific auks to variation in marine productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 687, 163–172. <https://doi.org/10.3354/meps14015>
- Cullen, J. M., Chambers, L. E., Coutin, P. C., & Dann, P. (2009). Predicting onset and success of breeding in little penguins *Eudyptula minor* from ocean temperatures. *Marine Ecology Progress Series*, 378, 269–278. <https://doi.org/10.3354/meps07881>
- Cunningham, D. M., & Moors, P. J. (1994). The Decline of Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* at Campbell Island, Southern Ocean and the Influence of Rising Sea Temperatures. *Emu*, 94(1), 27–36. <https://doi.org/10.1071/mu9940027>
- Descamps, S., Ramírez, F., Benjaminsen, S., Anker-Nilssen, T., Barrett, R. T., Burr, Z., Christensen-Dalsgaard, S., Erikstad, K.-E., Irons, D. B., & Lorentsen, S.-H. (2019). Diverging phenological responses of Arctic seabirds to an earlier spring. *Global Change Biology*, 25(12), 4081–4091.
- Doiron, M., Gauthier, G., & Lévesque, E. (2015). Trophic mismatch and its effects on the growth of young in an Arctic herbivore. *Global Change Biology*, 21(12), 4364–4376. <https://doi.org/10.1111/gcb.13057>
- Durant, J. M., Hjermann, D. Ø., Frederiksen, M., Charrassin, J. B., Maho, Y. L., Sabarros, P. S., Crawford, R. J. M., & Stenseth, N. C. (2009). Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Climate Research*, 39(2), 115–129. <https://doi.org/10.3354/cr00798>
- Durant, J. M., Hjermann, D., Ottersen, G., & Stenseth, N. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33, 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Durant, J. M., Molinero, J.-C., Ottersen, G., Reygondeau, G., Stige, L. C., & Langangen, Ø. (2019). Contrasting effects of rising temperatures on trophic interactions in marine ecosystems. *Scientific Reports*, 9(1), 15213. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51607-w>
- Dyrz, A., & Czyż, B. (2018). Advanced Breeding Time in Line with Climate Did Not Affect Productivity of Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* Despite the Shortening of the Nestling Period. *Acta Ornithologica*, 53(1), 13–22. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2018.53.1.002>
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., & Smetacek, V. (1998). Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science*, 281(5374), 200–206. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.200>
- Ferreira, A. S. A., Neuheimer, A. B., & Durant, J. M. (2023). Impacts of the match-mismatch hypothesis across three trophic levels—A case study in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 80(2), 308–316. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac237>
- Fetterer, F., Knowles, K., Meier, W., Savoie, M., & Windnagel, A. (2017). *Sea Ice Index, Version 3* [Dataset]. NSIDC. <https://doi.org/10.7265/N5K072F8>
- Fogt, R. L., & Marshall, G. J. (2020). The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *WIREs Climate Change*, 11(4), e652. <https://doi.org/10.1002/wcc.652>
- Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., Clerquin, Y., Bost, C., & Handrich, Y. (2002). Seabird reproduction in an unpredictable environment: How King penguins provide their young chicks with food. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 291–300. <https://doi.org/10.3354/meps237291>

- Gendner, J.-P., Gauthier-Clerc, M., Bohec, C. L., Descamps, S., & Maho, Y. L. (2005). A new application for transponders in studying of penguins. *J. Field Ornithol.*, 76(2).
- Haest, B., Hüppop, O., & Bairlein, F. (2020). Weather at the winter and stopover areas determines spring migration onset, progress, and advancements in Afro-Palearctic migrant birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(29), 17056–17062. <https://doi.org/10.1073/pnas.1920448117>
- Hällfors, M. H., Antão, L. H., Itter, M., Lehikoinen, A., Lindholm, T., Roslin, T., & Saastamoinen, M. (2020). Shifts in timing and duration of breeding for 73 boreal bird species over four decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(31), 18557–18565. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913579117>
- Hindell, M. A., Bradshaw, C. J. A., Brook, B. W., Fordham, D. A., Kerry, K., Hull, C., & McMahon, C. R. (2012). Long-term breeding phenology shift in royal penguins. *Ecology and Evolution*, 2(7), 1563–1571. <https://doi.org/10.1002/ece3.281>
- Iler, A. M., Inouye, D. W., Schmidt, N. M., & Høye, T. T. (2017). Detrending phenological time series improves climate–phenology analyses and reveals evidence of plasticity. *Ecology*, 98(3), 647–655. <https://doi.org/10.1002/ecy.1690>
- IPCC. (2022). *The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (1st ed.)*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157964>
- IPCC. (2023). *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (1st ed.)*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Jiguet, F., & Jouventin, P. (1999). Individual breeding decisions and long-term reproductive strategy in the King Penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Ibis*, 141, 428–433. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1999.tb04411.x>
- Jouventin, P., Capdeville, D., Cuenot-Chaillet, R., & Boiteau, C. (1994). Exploitation of pelagic resources by a non-flying seabird: Satellite tracking of the king penguin throughout the breeding cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 106, 11–19. <https://doi.org/10.3354/meps106011>
- Keogan, K., Daunt, F., Wanless, S., Phillips, R. A., Walling, C. A., Agnew, P., Ainley, D. G., Anker-Nilssen, T., Ballard, G., Barrett, R. T., Barton, K. J., Bech, C., Becker, P., Berglund, P.-A., Bollache, L., Bond, A. L., Bouwhuis, S., Bradley, R. W., Burr, Z. M., ... Lewis, S. (2018). Global phenological insensitivity to shifting ocean temperatures among seabirds. *Nature Climate Change*, 8(4), Article 4. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0115-z>
- Kharouba, H. M., Ehrlén, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, J. M., Travers, S. E., & Wolkovich, E. M. (2018). Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(20), 5211–5216. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714511115>
- Krumhardt, K. M., Long, M. C., Sylvester, Z. T., & Petrik, C. M. (2022). Climate drivers of Southern Ocean phytoplankton community composition and potential impacts on higher trophic levels. *Frontiers in Marine Science*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2022.916140>
- Kwon, E., Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Gilchrist, G., Kendall, S. J., Lank, D. B., Liebezeit, J. R., McKinnon, L., Nol, E., Payer, D. C., Rausch, J., Rinella, D. J., Saalfeld, S. T., Senner, N. R., Smith,

- P. A., Ward, D., Wisseman, R. W., & Sandercock, B. K. (2019). Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates. *Ecological Monographs*, *89*(4), e01383. <https://doi.org/10.1002/ecm.1383>
- Lamers, K. P., Nilsson, J.-Å., Nicolaus, M., & Both, C. (2023). Adaptation to climate change through dispersal and inherited timing in an avian migrant. *Nature Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02191-w>
- Le Bohec, C., Durant, J. M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N. C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.-P., & Le Maho, Y. (2008). King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(7), 2493–2497. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712031105>
- Lewin, P. J., Wynn, J., Arcos, J. M., Austin, R. E., Blagrove, J., Bond, S., Carrasco, G., Delord, K., Fisher-Reeves, L., García, D., Gillies, N., Guilford, T., Hawkins, I., Jagers, P., Kirk, C., Louzao, M., Maurice, L., McMinn, M., Micol, T., ... Padget, O. (2024). Climate change drives migratory range shift via individual plasticity in shearwaters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *121*(6), e2312438121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2312438121>
- Ljungström, G., Langbehn, T. J., & Jørgensen, C. (2021). Light and energetics at seasonal extremes limit poleward range shifts. *Nature Climate Change*, *11*(6), 530–536. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01045-2>
- Loots, C., Koubbi, P., & Duhamel, G. (2007). Habitat modelling of *Electrona antarctica* (Myctophidae, Pisces) in Kerguelen by generalized additive models and geographic information systems. *Polar Biology*, *30*(8), 951–959. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0253-7>
- Lovenduski, N. S., & Gruber, N. (2005). Impact of the Southern Annular Mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters*, *32*(11). <https://doi.org/10.1029/2005GL022727>
- Marshall, J., & Plumb, R. A. (2007). *Atmosphere, Ocean and Climate Dynamics: An Introductory Text*. Elsevier.
- Matsuoka, K., Skoglund, A., Roth, G., de Pomereu, J., Griffiths, H., Headland, R., Herried, B., Katsumata, K., Le Brocq, A., Licht, K., Morgan, F., Neff, P. D., Ritz, C., Scheinert, M., Tamura, T., Van de Putte, A., van den Broeke, M., von Deschwanen, A., Deschamps-Berger, C., ... Melvæ, Y. (2021). Quantarctica, an integrated mapping environment for Antarctica, the Southern Ocean, and sub-Antarctic islands. *Environmental Modelling & Software*, *140*, 105015. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2021.105015>
- McLean, N., Kruuk, L. E. B., van der Jeugd, H. P., Leech, D., van Turnhout, C. A. M., & van de Pol, M. (2022). Warming temperatures drive at least half of the magnitude of long-term trait changes in European birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(10), e2105416119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2105416119>
- McNamara, J. M., Barta, Z., Klaassen, M., & Bauer, S. (2011). Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters*, *14*(12), 1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01686.x>
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., & Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1555), 3177–3186. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0148>

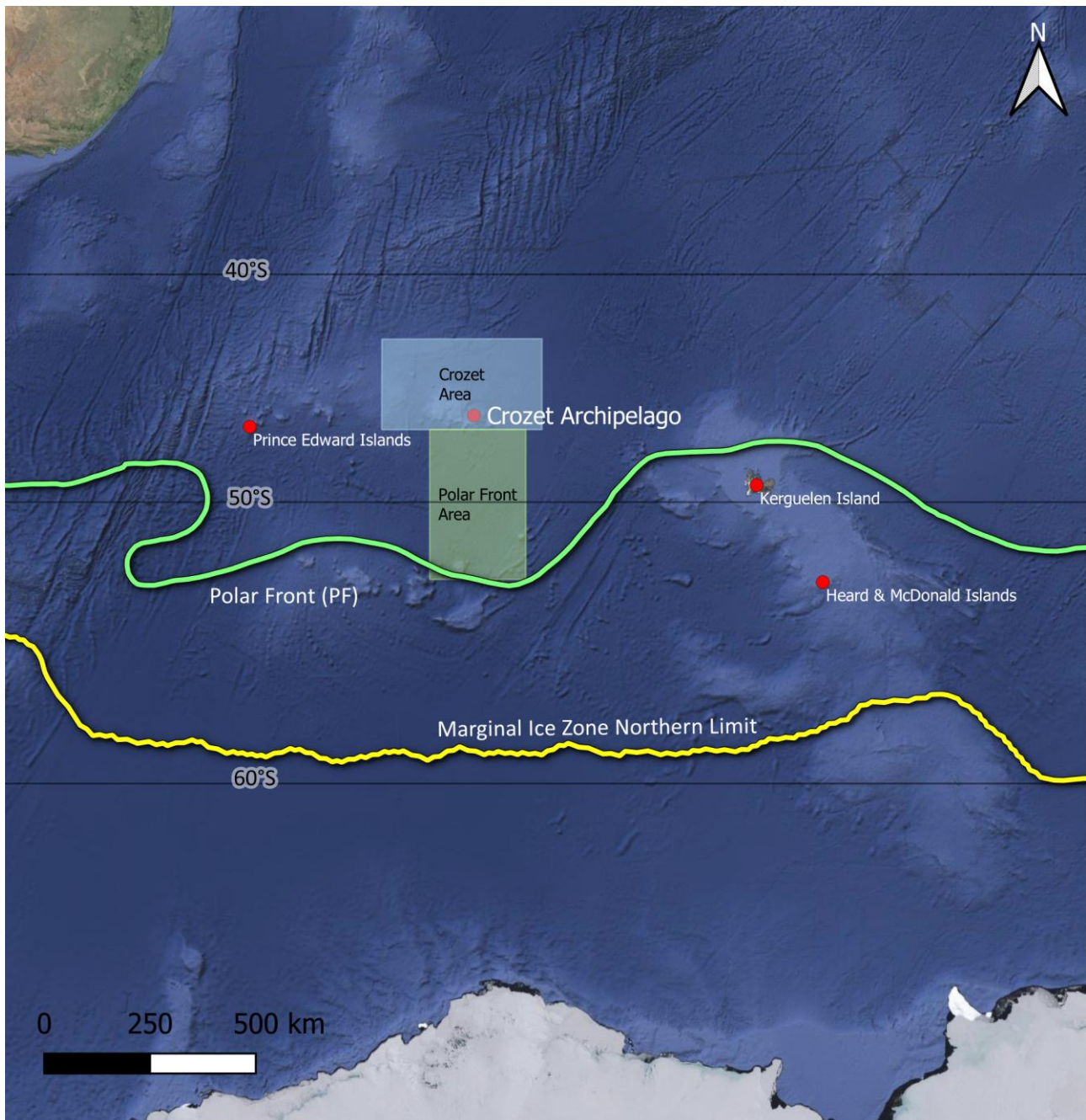
- Orsi, A. H., Whitworth, T., & Nowlin, W. D. (1995). On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42(5), 641–673. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00021-W](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00021-W)
- Park, Y.-H., Gamberoni, L., & Charriaud, E. (1993). Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 98(C7), 12361–12385. <https://doi.org/10.1029/93JC00938>
- Parsons, M., Mitchell, I., Butler, A., Ratcliffe, N., Frederiksen, M., Foster, S., & Reid, J. B. (2008). Seabirds as indicators of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, 65(8), 1520–1526. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn155>
- Piatt, I., & Sydeman, W. (2007). Seabirds as indicators of marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 199–204. <https://doi.org/10.3354/meps07070>
- Pollard, R. T., Lucas, M. I., & Read, J. F. (2002). Physical controls on biogeochemical zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(16), 3289–3305. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00084-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00084-X)
- R Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing* [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing.
- Ram, D., Nyholm, N. E. I., Arlt, D., & Lindström, Å. (2019). Small changes in timing of breeding among subarctic passerines over a 32-year period. *Ibis*, 161(4), 730–743. <https://doi.org/10.1111/ibi.12682>
- Saunders, R. A., Lourenço, S., Vieira, R. P., Collins, M. A., Assis, C. A., & Xavier, J. C. (2020). Age and growth of Brauer's lanternfish *Gymnoscopelus braueri* and rhombic lanternfish *Krefflichthys anderssoni* (Family Myctophidae) in the Scotia Sea, Southern Ocean. *Journal of Fish Biology*, 96(2), 364–377. <https://doi.org/10.1111/jfb.14206>
- Seyer, Y., Gauthier, G., Bêty, J., Therrien, J.-F., & Lecomte, N. (2021). Seasonal variations in migration strategy of a longdistance Arctic-breeding seabird. *Marine Ecology Progress Series*, 677, 1–16.
- Simmonds, E. G., Cole, E. F., & Sheldon, B. C. (2019). Cue identification in phenology: A case study of the predictive performance of current statistical tools. *Journal of Animal Ecology*, 88(9), 1428–1440. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13038>
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Bright, P. W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J. M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I. D., Jones, J. T., Leech, D. I., ... Wanless, S. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304–3313. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x>
- Thomalla, S. J., Nicholson, S.-A., Ryan-Keogh, T. J., & Smith, M. E. (2023). Widespread changes in Southern Ocean phytoplankton blooms linked to climate drivers. *Nature Climate Change*, 13(9), Article 9. <https://doi.org/10.1038/s41558-023-01768-4>
- Thompson, D. W. J., & Wallace, J. M. (2000). Annular Modes in the Extratropical Circulation. Part I: Month-to-Month Variability. *Journal of Climate*, 13(5), 1000–1016. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2000\)013<1000:AMITEC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2000)013<1000:AMITEC>2.0.CO;2)



- Usui, T., Butchart, S. H. M., & Phillimore, A. B. (2017). Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: A phylogenetic meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, *86*(2), 250–261. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12612>
- Van De Pol, M., Bailey, L. D., McLean, N., Rijdsdijk, L., Lawson, C. R., & Brouwer, L. (2016). Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(10), 1246–1257. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12590>
- van der Sleen, P., Zuidema, P. A., Morrongiello, J., Ong, J. L. J., Rykaczewski, R. R., Sydeman, W. J., Di Lorenzo, E., & Black, B. A. (2022). Interannual temperature variability is a principal driver of low-frequency fluctuations in marine fish populations. *Communications Biology*, *5*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02960-y>
- Weimerskirch, H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *54*(3–4), 211–223.
- Weimerskirch, H., Stahl, J. C., & Jouventin, P. (1992). The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis*, *134*(2), 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08387.x>
- Woods, B. L., Van de Putte, A. P., Hindell, M. A., Raymond, B., Saunders, R. A., Walters, A., & Trebilco, R. (2023). Species distribution models describe spatial variability in mesopelagic fish abundance in the Southern Ocean. *Frontiers in Marine Science*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.981434>
- Yamaguchi, R., Rodgers, K. B., Timmermann, A., Stein, K., Schlunegger, S., Bianchi, D., Dunne, J. P., & Slater, R. D. (2022). Trophic level decoupling drives future changes in phytoplankton bloom phenology. *Nature Climate Change*, *12*(5), Article 5. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01353-1>

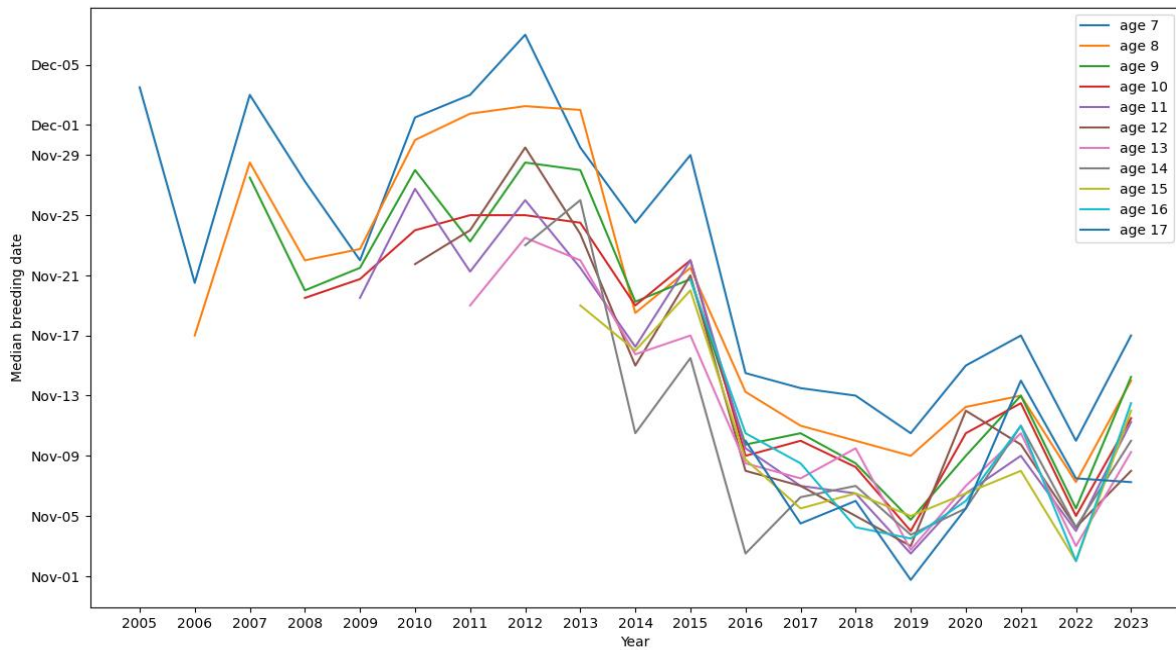
## Supplementary Information

### Supplement A. Study area

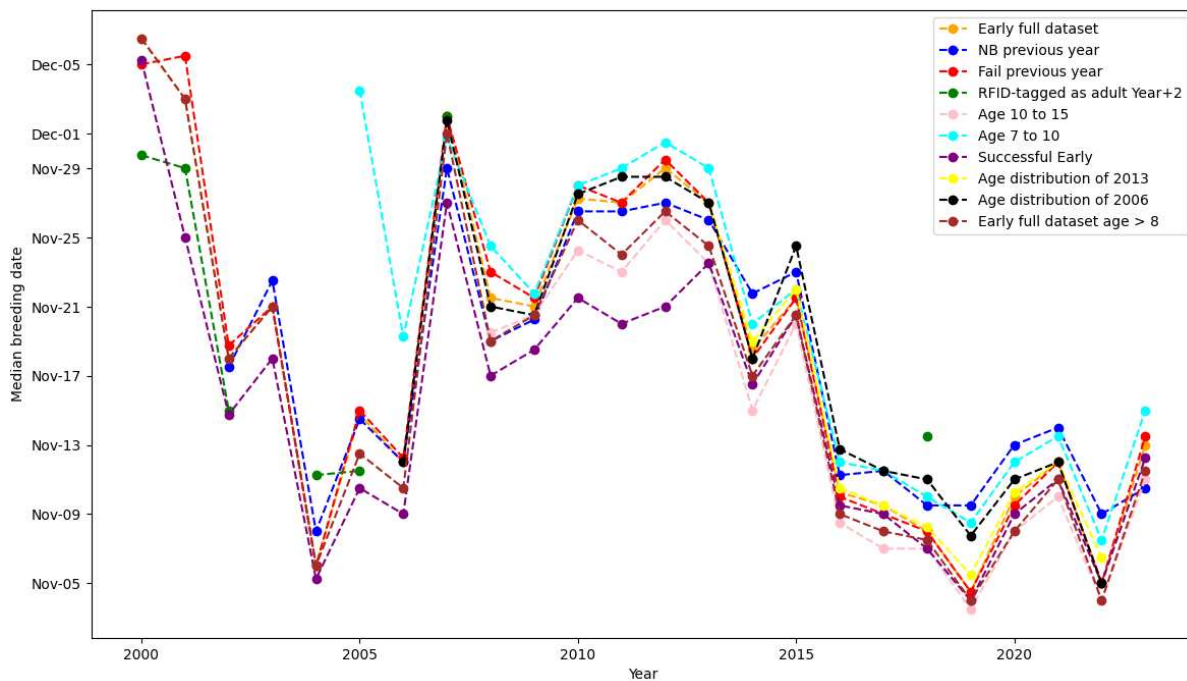


Supp. Figure 4-1. **Location of the study site (Crozet Archipelago) in the Southern Ocean.** Other islands with king penguin colonies are indicated. The Crozet Area (43S-47S - 46E-56E) and the Polar Front Area (47S-53S - 49E-55E) are the areas used to calculate our environmental variables (Sea Surface Temperature SST, and Chlorophyll *a* concentrations Chl*a*). The location of the polar front and the northern limit of the Marginal Ice Zone (MIZ) were extracted from the Quantarctica datasets (Matsuoka et al., 2021). The northern limit of the MIZ was calculated from the mean sea ice extent in October between 1981 and 2010 (Fetterer et al., 2017). The polar front location represents the climatological position and was estimated from observed temperature and salinity data (Orsi et al., 1995). The background map was extracted from GoogleEarth.

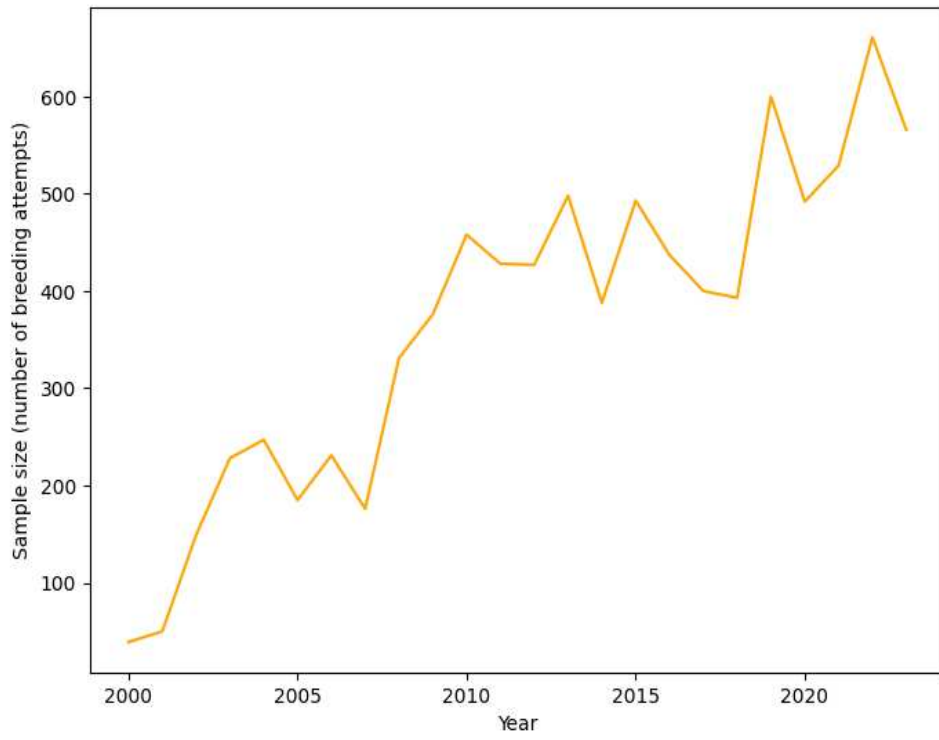
## Supplement B. Dataset selection



Supp. Figure 4-2. **Median breeding initiation date calculated for groups of birds of any breeding ages and for each monitoring year.** Birds aged 7 and 8 (the first effective breeding ages for king penguins) breed later each year than older groups and have therefore been removed from the dataset used in the study.



Supp. Figure 4-3. **Median breeding initiation date calculated for groups of birds with various filters.** 'Early full dataset': all birds considered 'early' (not successful the previous year). 'NB previous year': all birds that were non-breeder the previous year. 'Fail previous year': all birds that failed to breed the previous year. 'RFID-tagged as adult Year+2': only early birds that were tagged as adults (with unknown age) and 2 years after their tagging (because we do not have the breeding starting date of year N and most of them are not 'Early' during year N+1). 'Age 10 to 15': only early birds aged between 10 and 15. 'Age 7 to 10': only early birds aged between 7 and 10. 'Successful Early': birds that were successful in year N. 'Age distribution of 2013': resampling of birds to keep the known age distribution of 2013. 'Age distribution of 2006': resampling of birds to keep the known age distribution of 2006. 'Early full dataset age > 8': dataset used in the study with only early birds aged more than 8.



Supp. Figure 4-4. *Number of breeding attempts per year in the final dataset containing birds aged more than 8 and being 'early'.*

## Supplement C. Climate variables

Supp. Table 1. Summary of climate variables tested in the study.

Variable	Extent	Time resolution	Data source
Optimal Interpolation Sea Surface Temperature (OISST) in the Crozet Area	43°S-47°S - 46°E-56°E	Daily	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>
OISST in the Polar Front Area	47°S-53°S - 49°E-55°E	Daily	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>
Isotherm 2° SST latitude	South at the longitude of Crozet (51°E)	Daily	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>
Isotherm 4° SST latitude	South at the longitude of Crozet (51°E)	Daily	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>
Isotherm 5° SST latitude	South at the longitude of Crozet (51°E)	Daily	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>
Distance between isotherms 4° and 5°SST (SST gradient)	South at the longitude of Crozet (51°E)	Daily	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>
Southern Annular Mode (SAM)	Global	Monthly	<a href="https://psl.noaa.gov/data/20thC_Rean/timeseries/monthly/SAM/">https://psl.noaa.gov/data/20thC_Rean/timeseries/monthly/SAM/</a>
Marginal Ice Zone (MIZ) latitude	46°E-56°E	Daily	<a href="https://noaadata.apps.nsidc.org/NOAA/G02202_V4/south/aggregate/">https://noaadata.apps.nsidc.org/NOAA/G02202_V4/south/aggregate/</a>
Marginal Ice Zone area south of Crozet	50°S-75°S - 46°E-56°E	Daily	<a href="https://noaadata.apps.nsidc.org/NOAA/G02202_V4/south/aggregate/">https://noaadata.apps.nsidc.org/NOAA/G02202_V4/south/aggregate/</a>
Mean wind force around Crozet	44°S - 48°S - 50°E - 54°E	Monthly	<a href="https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.ncep.reanalysis.html">https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.ncep.reanalysis.html</a>
Index of storm probability	30°S to 75°S - At the longitude of Crozet (51°E)	Monthly	<a href="https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.ncep.reanalysis.html">https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.ncep.reanalysis.html</a>
Antarctic Polar Front latitude (limit of 2°C water in the upper watermass)	South at the longitude of Crozet (51°E)	Monthly	<a href="https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.godas.html">https://www.psl.noaa.gov/data/gridded/data.godas.html</a>
Mean Chlorophyll <i>a</i> concentration (Chl <i>a</i> ) in the Crozet Area	43°S-47°S - 46°E-56°E	Daily	Global Ocean Colour (Copernicus-GlobColour), Bio-Geo-Chemical, L4 (monthly and interpolated) from Satellite Observations
Mean Chl <i>a</i> in the Polar Front Area	47°S-53°S - 49°E-55°E	Daily	Global Ocean Colour (Copernicus-GlobColour), Bio-Geo-Chemical, L4 (monthly and interpolated) from Satellite Observations
Centre of mass of Chl <i>a</i> in the Southern Ocean	40°S to 54°S - At the longitude of Crozet (51°E)	Daily	Global Ocean Colour (Copernicus-GlobColour), Bio-Geo-Chemical, L4 (monthly and interpolated) from Satellite Observations
Subtropical Atlantic and Indian Oceans dipole (SAIOD)	Global	Annual	<a href="https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst">https://www.ncei.noaa.gov/products/optimum-interpolation-sst</a>

## Supplement D. Model selection

### Summary of climate variables tested in the study for phenology analysis.

The first step of variable selection resulted in candidate time windows for eight variables. From those, three were removed due to correlation with other variables. We then conducted the model selection with the following variables: the mean SST in the Polar Front Area during autumn, the mean SST in the Crozet Area during winter, the MIZ latitude during autumn and winter, the MIZ area during spring, and the mean Chlorophyll *a* concentration in the Polar Front Area at the end of winter (see Table S2).

*Supp. Table 2. Model selection for prediction of phenology. Chla PFA: Chlorophyll *a* Polar Front Area, SST PFA: Sea Surface Temperature Polar Front Area, MIZ Frac: Marginal Ice Zone Fraction, MIZ lat: Marginal Ice Zone Latitude.*

Covariate	df	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
Chla PFA + SST PFA <sup>2</sup>	5	146.4	0	0.605
Chla PFA + SST PFA <sup>2</sup> + MIZ Frac	6	148.2	1.86	0.239
Chla PFA + SST PFA <sup>2</sup> + MIZ Lat	6	149.9	3.59	0.101
Chla PFA + SST PFA <sup>2</sup> + MIZ Frac + MIZ Lat	7	152.2	5.80	0.033
Year	3	170.9	24.5	

### Summary of climate variables tested in the study for breeding success analysis.

The first step of variable selection resulted in candidate climate windows for 6 variables (see Table S3). From those, none were removed due to correlation with another variable. We then conducted the model selection with the following variables: mean Chlorophyll *a* concentration in the Polar Front Area, mean Chlorophyll *a* concentration in the Crozet Area, latitude of the 5° isotherm, distance between isotherms 4° and 5°, Southern Annular Mode (SAM), Index of storm track probability (see Table S3).



Supp. Table 3. **Model selection for prediction of breeding success.** Phenology: Annual median breeding date, SAM: Southern Annular Mode index, SST Gradient: Distance between 4°C and 5°C isotherms, Chla Crozet Area: Chlorophyll a concentration in Crozet Area, Storm Index: Storm track probability index, 5°C Lat: Latitude of 5°C isotherm, CHla Polar Front Area: Chlorophyll a concentration in the Polar Front Area.

Covariate	df	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
Phenology + SAM + SST Gradient + CHla Crozet Area <sup>2</sup>	7	-82.1	0	0.360
Phenology + SAM + SST Gradient + CHla Crozet Area <sup>2</sup> + Storm Index	8	-80.8	1.29	0.188
Phenology + SST Gradient + CHla Crozet Area <sup>2</sup>	6	-79.9	2.16	0.122
Phenology + SAM + SST Gradient + Storm Index	6	-79.7	2.43	0.107
Phenology + SAM + SST Gradient + CHla Crozet Area <sup>2</sup> + 5°C Lat	8	-78.6	3.53	0.062
Phenology + SST Gradient + CHla Crozet Area <sup>2</sup> + CHla Polar Front Area <sup>2</sup>	8	-78.6	3.54	0.061
Phenology + SST Gradient + CHla Crozet Area <sup>2</sup> + Storm Index	7	-78.2	3.91	0.051



## Supplement E. Supplement results for phenology analysis

Final selected model summary:

lm(formula = Phenology ~ Chla\_PFA + poly(SST\_PFA, 2))

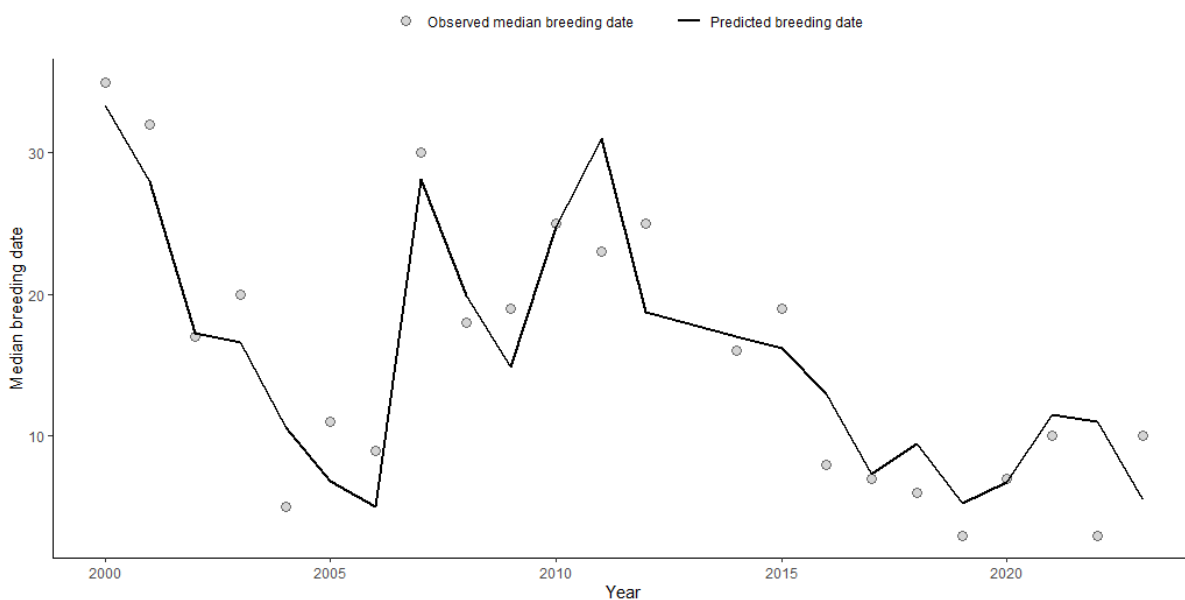
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
Intercept	953.734	160.950	5.926	8.53e-06 ***
Chla_PFA	571.155	111.643	5.116	5.27e-05 ***
SST_PFA	-449.287	71.250	-6.306	3.72e-06 ***
SST_PFA <sup>2</sup>	49.598	8.024	6.181	4.88e-06 ***

Signif. codes : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

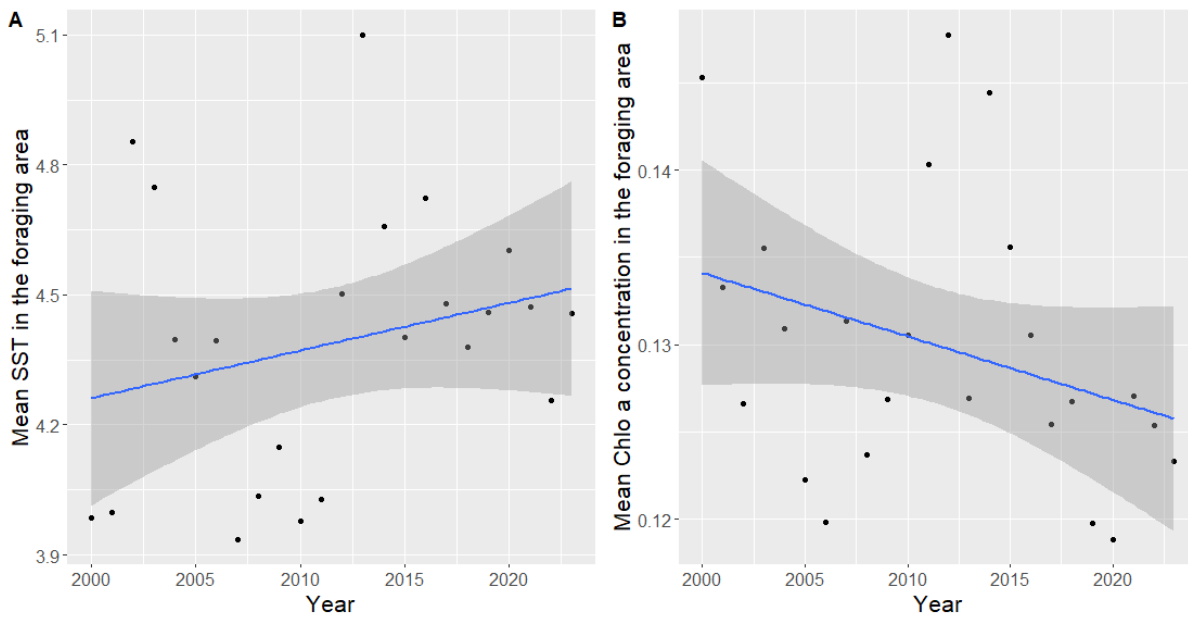
Residual standard error: 4.235 on 20 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.8243, Adjusted R-squared: 0.798

F-statistic: 31.29 on 3 and 20 DF, p-value: 9.482e-08



Supp. Figure 4-5. **Observed and predicted breeding initiation date in King Penguins, Crozet Archipelago.**



Supp. Figure 4-6. **Temporal trends of the best selected environmental variables explaining breeding phenology in King Penguins, Crozet Archipelago.** (A) represents the trend for the mean SST in the Polar Front Area and during the best temporal window, i.e. in the fall preceding the breeding season. (B) represents the trend for the mean Chlorophyll a concentration in the Polar Front Area and during the best temporal window, i.e. in the spring preceding the breeding season. Each point represents one year and the blue line simple linear regressions. The grey shaded areas show 95% confidence intervals of the trend lines. P-values of year coefficient are 0.217 and 0.1313 for (A) and (B), respectively. Slopes of the year coefficient are  $0.011 \pm 0.0089$  ( $p\text{-value} = 0.217$ ) and  $-0.00036 \pm 0.00023$  ( $p\text{-value} = 0.1313$ ) for (A) and (B) respectively.

## Supplement F. Supplement results for breeding success analysis

Results of the final selected model: Phenology + SAM + SST Gradient + CHla Crozet Area<sup>2</sup>

lm(formula = Breeding\_success ~ Phenology + SST\_Gradient + SAM + poly(CHla\_Crozet\_Area, 2))

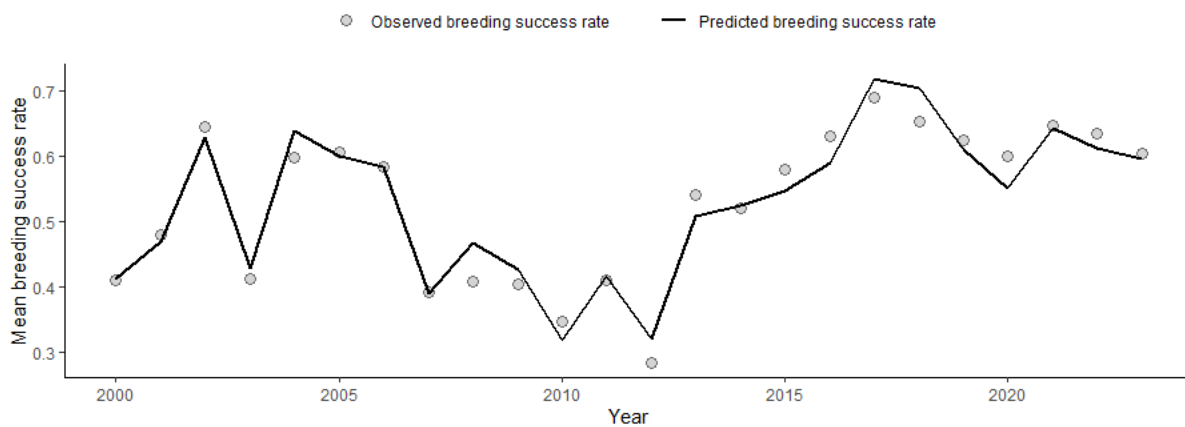
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
Intercept	0.8379550	0.0544418	15.392	8.37e-12 ***
Phenology	-0.0103023	0.0007818	-13.178	1.10e-10 ***
SST_Gradient	-0.0862725	0.0244353	-3.531	0.00239 **
SAM	0.0339748	0.0146494	2.319	0.03235 *
CHla_Crozet_Area	0.0967712	0.0353152	2.740	0.01345 *
CHla_Crozet_Area <sup>2</sup>	-0.1307176	0.0425171	-3.074	0.00653 **

Signif. codes : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

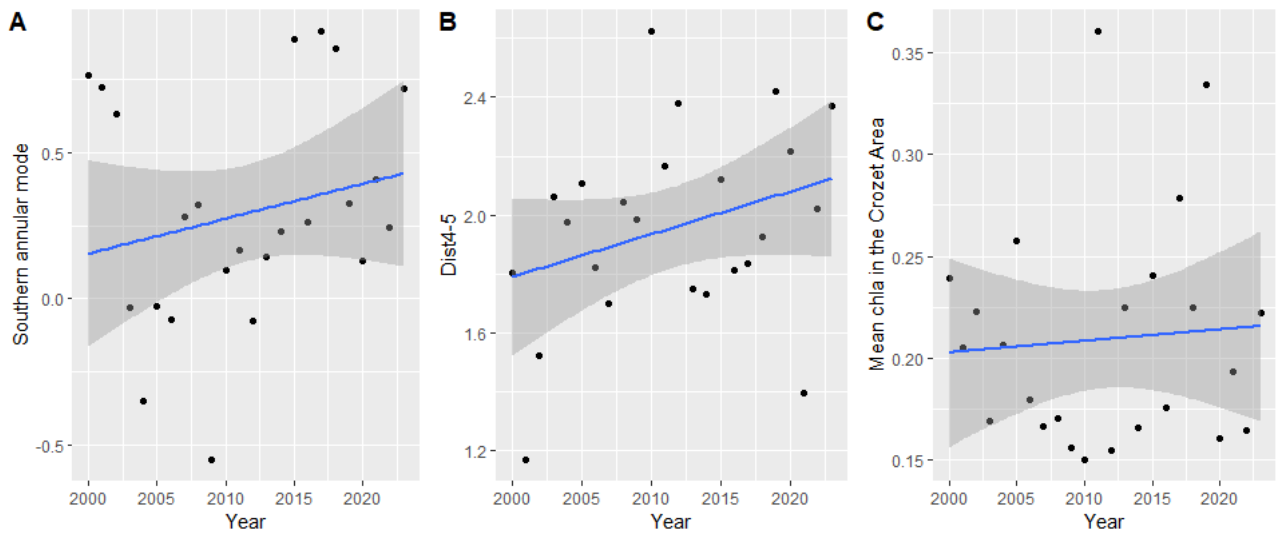
Residual standard error: 0.03257 on 18 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9391, Adjusted R-squared: 0.9221

F-statistic: 55.47 on 5 and 18 DF, p-value: 2.629e-10

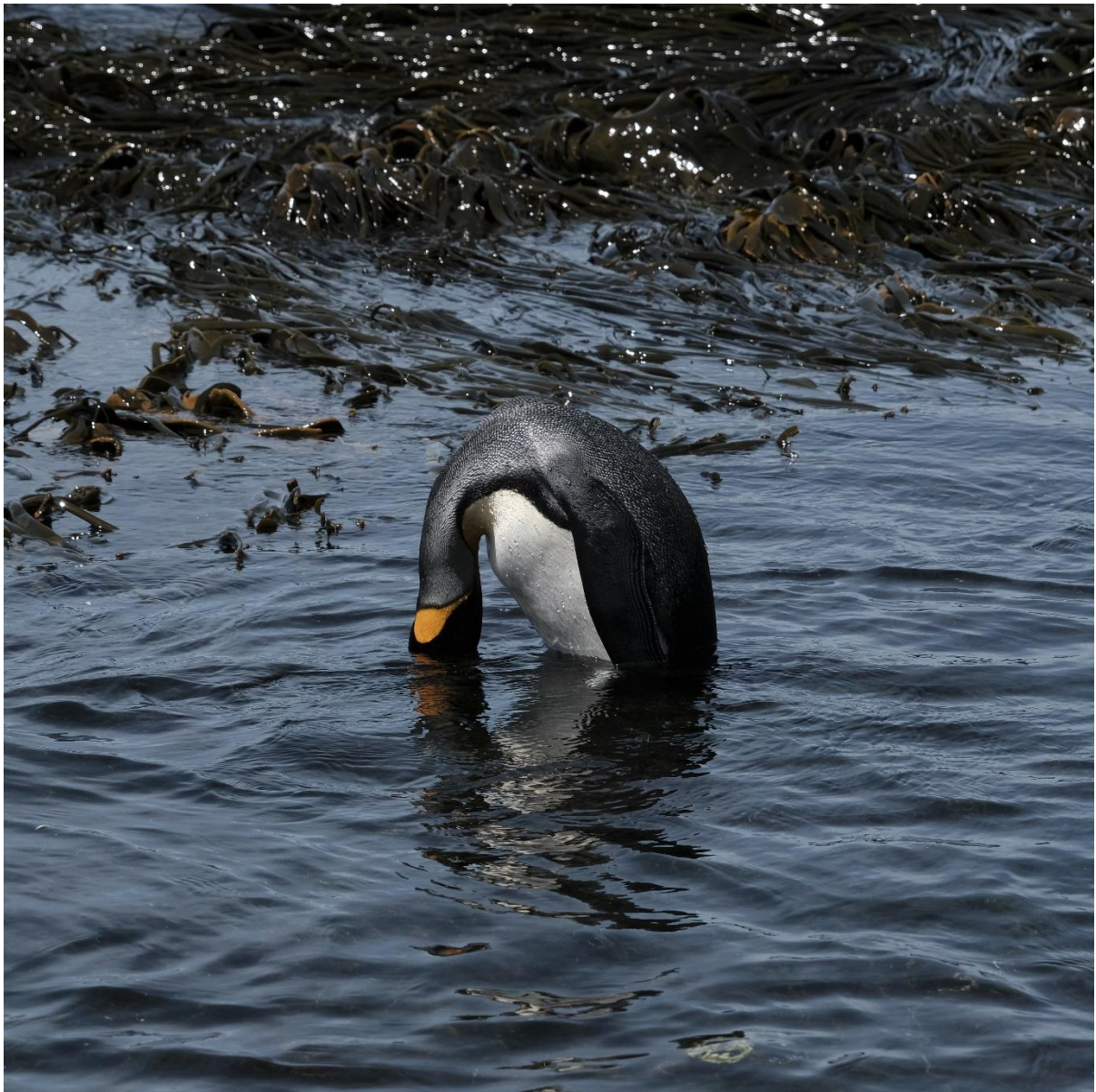


Supp. Figure 4-7. Observed and predicted breeding success rate in King Penguins, Crozet Archipelago.



Supp. Figure 4-8. **Temporal trends of the best selected environmental variables explaining breeding success in King Penguins, Crozet Archipelago.** (A) represents the trend for the mean SST in the Southern Annular Mode index and during the best temporal window, i.e. from February to May (B) represents the trend for the distance between the isotherms 4°C and 5°C during the best temporal window, i.e. from mid-December to mid-April, (C) mean Chlorophyll a concentration in the Crozet Area and during the best temporal window, i.e. from mid-august to early September. Each point represents one year and the blue line simple linear regressions. The grey shaded areas show 95% confidence intervals of the regression trend lines. Slopes of the year coefficient are  $0.012 \pm 0.011$  ( $p$ -value = 0.31),  $0.0145 \pm 0.0095$  ( $p$ -value = 0.143) and  $0.00056 \pm 0.00167$  ( $p$ -value = 0.74) for (A), (B) and (C) respectively.

Chapitre 5. Conséquences des conditions  
environnementales avant et après le premier départ  
en mer des jeunes manchots royaux sur les  
caractéristiques individuelles et la survie juvénile



## 5.1. Résumé

La première expérience en mer suite à l'envol est une étape critique dans la vie des oiseaux marins. Les jeunes oiseaux inexpérimentés doivent apprendre à se nourrir par eux-mêmes, tout en faisant face à des conditions environnementales fluctuantes et à de nouvelles menaces, comme la prédation et les effets directs ou indirects des activités anthropiques (Afán et al., 2019; Votier et al., 2008). Bien que la survie des juvéniles joue un rôle clé dans la viabilité des populations, elle reste souvent négligée car difficile à estimer en milieu naturel. Pour les espèces à longue durée de vie, la variabilité de ce trait vital est pourtant l'un des principaux moteurs de la dynamique globale des populations (Gaillard et al., 1998; Genovart et al., 2018).

Des études récentes montrent que les jeunes manchots royaux ont des capacités de plongée et une efficacité de recherche alimentaire inférieures à celles des adultes, ce qui les rend particulièrement vulnérables les premiers mois après l'envol (Enstipp et al., 2021, 2017; Le Vaillant et al., 2012; Orgeret et al., 2019, 2016). D'autres travaux ont aussi permis d'identifier les liens et les effets contrastés de certaines variables environnementales sur les taux vitaux de cette espèce, notamment la survie des adultes (Le Bohec et al., 2008) et le succès reproducteur (Bost et al., 2015; Brisson-Curadeau et al., 2023b; Le Bohec et al., 2007). Les rares études s'intéressant à la survie juvénile du manchot royal reposent, cependant, sur des oiseaux bagués ou sur de courtes séries temporelles, ce qui n'a pas permis d'examiner en détail et de façon robuste ce trait vital et les pressions qui s'exercent sur ce trait.

Dans cette étude, nous avons utilisé deux séries temporelles de manchots royaux marqués électroniquement nés dans les archipels subantarctiques de Kerguelen (2015-2022) et de Crozet (2000-2022), distantes de ~1500 km au sud de l'océan Indien. Nous avons utilisé un modèle de Capture-Marquage-Recapture de Cormack-Jolly-Seber (CJS) pour estimer les probabilités de survie au cours de la première année en mer des deux populations. En nous basant sur des connaissances préalables sur la distribution en mer des juvéniles (Orgeret et al., 2019), nous avons testé l'influence de facteurs environnementaux, ainsi que des paramètres individuels et démographiques, sur leur survie juvénile.

Nos résultats montrent que les chances de survie des jeunes manchots royaux, l'année qui suit leur envol, diffèrent selon la colonie de naissance ( $79,5 \pm 3,7$  % à Crozet et  $75,8 \pm 4,1$  % à Kerguelen). Quel que soit le site de naissance, nous n'observons pas de tendance globale des taux de survie juvénile, bien qu'un déclin entre 1998 et 2015 ait été observé à Crozet, suivi d'un rétablissement rapide jusqu'en 2022. La condition corporelle individuelle à l'envol influence significativement la probabilité de survie des juvéniles des deux populations. Seule la survie moyenne des cohortes de juvéniles nés

à Crozet est affectée par la taille structurelle moyenne à l'envol, qui pourrait être indicatrice de la qualité globale des conditions annuelles de croissance. La survie juvénile des oiseaux nés à Crozet est aussi impactée négativement par la fréquence et l'intensité des tempêtes dans la zone d'alimentation de l'espèce, favorisées par les phases positives de l'Oscillation Antarctique (SAM). La série temporelle relativement courte de la population de Kerguelen montre de fortes variations interannuelles de la survie juvénile, qui ne sont toutefois pas synchronisées avec celles de Crozet. Les variables environnementales identifiées à Crozet ne semblent pas non plus influencer la population de Kerguelen, probablement en raison d'un manque de puissance statistique. Ces résultats suggèrent néanmoins de moins fortes contraintes sur les juvéniles de Kerguelen du fait de la proximité et de la stabilité du front polaire dans la zone.

## 5.2. Publication

**Bardon, G.**, Barracho, T., Bonadonna, F., Chatelain, N., Cristofari, R., Durant, J. M., Fernandes, F. A. N., Gauthier-Clerc, M., Lecomte, N., Lenourry, L., Nesterova, A., Trucchi, E., [...], Le Bohec, C. Consequences of pre- and post-fledging environmental conditions in king penguin juvenile survival. (*en préparation*)



# Consequences of pre- and post-fledging environmental conditions in king penguin juvenile survival.

Gaël Bardon<sup>1,2</sup>, Téo Barracho<sup>1,2,3,4</sup>, Bonadonna Francesco<sup>4</sup>, Nicolas Chatelain<sup>5</sup>, Robin Cristofari<sup>6</sup>, Joël M. Durant<sup>7</sup>, Flavia A. N. Fernandes<sup>2,6,8</sup>, Michel Gauthier-Clerc<sup>9</sup>, Nicolas Lecomte<sup>3</sup>, Lana Lenourry<sup>4</sup>, Anna Nesterova<sup>10</sup>, Emiliano Trucchi<sup>8</sup>, [...], Le Bohec Céline<sup>1,2,4</sup>

<sup>1</sup> Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, Monaco, Principality of Monaco

<sup>2</sup> Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

<sup>3</sup> Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Department of Biology, University of Moncton, Moncton, NB, Canada

<sup>4</sup> CEFE, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

<sup>5</sup> Institut Terre et Environnement de Strasbourg, UMR 7063, Université de Strasbourg

<sup>6</sup> Institute of Biotechnology, University of Helsinki, Helsinki, Finland

<sup>7</sup> Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Department of Biosciences, University of Oslo, Oslo, Norway

<sup>8</sup> Marche Polytechnic University, Department of Life and Environmental Sciences, Ancona, Italy

<sup>9</sup> University of Geneva, Faculty of Sciences, Geneva, Switzerland

<sup>10</sup> Oréade-Brèche, 70, rue de l'Église, 67130 Schirmeck, France

## Abstract

For seabirds, departure from the birth site for their first experience out to sea is a decisive stage: fledglings discover a whole new environment and must feed on their own for the first time. Their ability to survive this initial period is a major determinant of population viability. Understanding the individual and environmental determinants of juvenile survival is therefore central for predicting the consequences of global change on seabird populations. In this study, we analysed two time series, spanning 7 and 22 years, for juvenile survival in micro-tagged king penguins from the subantarctic Kerguelen and Crozet archipelagos, in the Indian sector of the Southern Ocean. We obtained high-accuracy survival estimates during the first year at sea for both populations using a Cormack-Jolly-Seber (CJS) Capture-Mark-Recapture model. Using prior knowledge on juvenile location at sea, we tested the influence of climate factors, demographic parameters and individual traits on survival. We observed no trend in juvenile survival probability in either time series, but strong fluctuation in the Crozet population, marked by a decadal decline in survival between 1998 and 2015, followed by a relatively fast but variable recovery. Unsurprisingly, pre-fledging body condition significantly influenced juvenile survival probability. For the Crozet population, we found negative impacts of the global-scale Southern Annular Mode (SAM) index and storm probability in the species foraging areas on the juvenile survival probability. The relatively short time-series from the monitored Kerguelen population also displayed large interannual variations, although not in tune with Crozet. We did not find any impact of these environmental variables for the Kerguelen population, which are likely due to a lack of statistical power, but also indicate that fewer constraints are imposed on this population due to the proximity and stability of the Polar Front at Kerguelen.

## Introduction

Population growth depends on the combination of age-specific survival, and breeding success (Caswell, 2000). In this framework, juvenile survival occupies a special place. On the one hand, it is an unobserved extension of parental breeding success, as juveniles who do not reach breeding age do not contribute at all to their parents' fitness, and as their survival is partly determined by the parental care they received. On the other hand, it is also the first stage of adult life, in which survival of an individual depends largely on this individual's own characteristics and choices. Yet although it occupies such a pivotal role in population viability, juvenile survival is often the least-well-known vital rate in wildlife populations, either because marking juveniles is technically challenging, as seen in species like sea turtles (Chaloupka and Limpus, 2002), eider ducks (Wilson et al., 2007) or because important postnatal dispersal prevents reliable estimates of survival before the sexual maturity, as observed in white-throated dipper *Cinclus cinclus* (Tyler et al., 1990). For long-lived species, however, the survival rate of the juvenile age group is one of the main drivers of global population dynamics (Gaillard et al., 1998; Genovart et al., 2018). After independence, young inexperienced individuals are often more vulnerable than adults to adverse environmental conditions (Votier et al., 2008), predation (Barbosa and Castellanos, 2005) and anthropogenic threats (e.g. through fisheries or hunting, Afán et al., 2019; Benson et al., 2018; Gosselin et al., 2015), a vulnerability compounded by individual characteristics.

In seabirds, the critical period immediately following fledging is likely to account for a large part the variability in survival rates, as inexperienced individuals must learn to forage to feed for themselves in a fluctuating environment (Daunt et al., 2007; Riotte-Lambert and Weimerskirch, 2013). This reliance on highly variable food sources, which poses a particular challenge for juveniles (Enstipp et al., 2021; Orgeret et al., 2016; Weimerskirch, 2007), is also a vulnerability in a rapidly changing climate: and indeed, seabirds as a group are now particularly threatened by climate change (Croxall et al., 2012; Dias et al., 2019). Understanding the biotic and abiotic constraints that can affect their survival in general, and during the pivotal juvenile years in particular, is therefore an essential part of the puzzle if we are to better understand and mitigate the threats weighing on these species.

King penguins *Aptenodytes patagonicus* are long-lived colonial birds, and one of the major high-level predators in the Southern Ocean ecosystem. The behaviour and capabilities of juvenile king penguins during their first voyage at sea have been well-studied in recent years (Enstipp et al., 2021, 2017; Le Vaillant et al., 2012; Orgeret et al., 2019, 2016): in particular, the distribution of juveniles from the Crozet colony, together with the factors that determine their movements, are now well understood (Orgeret et al., 2019). Several juvenile mortality events have thus been documented during the first few months at sea, and correlated with distinct behavioural patterns, including a tendency for

shallower dives preceding death (Orgeret et al., 2016). Overall, juvenile king penguins are now understood to have a lower diving ability and a reduced foraging efficiency than adults during the initial five months after departure (Enstipp et al., 2021), while they also face stronger energetic challenges for thermoregulation and locomotion (Enstipp et al., 2017; Teulier et al., 2012). These recent results underline the specific vulnerability of juvenile king penguins discovering the marine environment, and stress the importance of understanding the determinants of their survival to better predict the viability of their populations.

But while we now better understand typical at-sea behaviour patterns for a small number of King penguin juveniles, we still know surprisingly little about the environmental forcings driving their behaviour and, ultimately, their survival. Several studies have underlined the importance of climate forcing on king penguin vital rates, including adult survival (Le Bohec et al., 2008), breeding success (Bohec et al., 2007; Bost et al., 2015; Brisson-Curadeau et al., 2023a, 2023b; Bardon et al. *in preparation*) or juvenile survival (Saraux et al., 2011b). But recent work by Brisson-Curadeau and colleagues (2023) also reported contrasted effects of environmental conditions on breeding success and pre-fledging survival in two distinct populations from the Crozet and Kerguelen archipelagos, with breeding success in Kerguelen predominantly affected by sea temperature, suggesting a dependence on prey abundance rather than prey location, while breeding success in the Crozet population was influenced mostly by the location of the polar front, indicating a strong dependence on prey distribution (Bost et al., 2015; Brisson-Curadeau et al., 2023a). This result underlines the complexity of the impact of climate on vital rates in this species.

Here, our goal is to understand the interplay between individual characteristics and environmental drivers in determining juvenile survival in king penguins. While there have been several attempts at estimating juvenile survival in this species (Gauthier-Clerc et al., 2004; Olsson, 1997; Saraux et al., 2011b; Weimerskirch et al., 1992), these studies share two main limitations: they are either based on flipper bands (Olsson, 1997; Weimerskirch et al., 1992), with now-known deleterious effects on return rate (Gauthier-Clerc et al., 2004; Saraux et al., 2011a), or rely on short time series to estimate parameter averages (Gauthier-Clerc et al., 2004; Saraux et al., 2011b). These necessary technical limitations have so far made impossible the exploration of the determinants of variation in juvenile survival. Yet thanks to the species' high philopatry, survival can be estimated more accurately in king penguins than in other species (Saraux et al., 2011b, 2011a).

This study aims at filling this knowledge gap by focusing on two time series, spanning 7 and 22 years, of micro-tagged king penguins from the subantarctic Kerguelen and Crozet archipelagos in order to estimate juvenile survival rates, defined as the probability of surviving until the next austral summer

after fledging. Capture–mark–recapture (CMR) techniques were employed to accurately estimate this vital rate, assessing the impacts of environmental covariates, colony-scale characteristics, and individual variables. By jointly analysing data from colonies in two archipelagos that together host nearly 50% of the world's king penguin population (Barbraud et al., 2020), our objective is to better understand the determinants of survival during the first year at sea for this species.

## Material and Methods

### Species and study sites

King penguins are highly philopatric colonial seabirds (Clucas et al., 2016; Saraux et al., 2011b; Weimerskirch et al., 1992). Chick development (from hatching in January–March to fledging in November–January) lasts approximately 11 to 13 months (Barrat, 1976; Stonehouse, 1960). This exceptionally long period before fledging includes a period of fasting during the austral winter (from May to September), during which the chicks are seldom fed (Saraux et al., 2012; Weimerskirch et al., 1992). After this period, chicks are fed again by both parents allowing them to restore their energy reserves, resume their growth and begin their pre-fledging moult. Chicks generally go to sea for the first time in December after having completed their moult (Corbel et al., 2009; Descamps et al., 2002). During the following 1 to 3 years, they travel over a large oceanic area to forage (Orgeret et al., 2019, 2016) and do not return to the natal colony before the austral summer following the fledging year at the earliest (Saraux et al., 2011b), and generally for their annual moult (Enstipp et al., 2019). Most birds that survived this critical period will attempt to breed for the first time at 3 or 4 years (Weimerskirch et al., 1992). We studied two colonies of king penguins located in Crozet archipelago (colony of 'Baie du Marin' on Possession Island; 46°25 S, 51°45 E) and in Kerguelen archipelago (colony of Ratmanoff; 49°24 S, 70°55 E) in the Southern Ocean. The colonies, some 1500 km apart, count around 25,000 and 90,000 breeding pairs, respectively (Barbraud et al., 2020).

### Data collection

In both colonies, since 1998 in Crozet and 2011 in Kerguelen, Passive Integrated Transponders (PIT-tags) have been annually implanted in chicks before fledging (Crozet:  $472 \pm 27$  per year; Kerguelen:  $301 \pm 1$  per year). Unlike flipper bands that are known to have deleterious effects on survival and breeding success (Gauthier-Clerc et al., 2004; Saraux et al., 2011a), this method of marking has no known impacts on individuals (Nicolaus et al., 2008). The study sites have been equipped with RFID antennas to detect PIT-tagged individuals entering and leaving the colonies as they come and go at sea. In Crozet, since 1998, a sub-area of ~10,000 breeding pairs has been equipped with four antennas

that virtually cannot be avoided by the penguins entering or leaving this area (see Bardon et al., 2023 and Gendner et al., 2005 for details on the system). All chicks were PIT-tagged within this area to ensure that they could be detected on their return. In Kerguelen, a small part of the colony has been monitored using mobile RFID antennas since October 2016. The antennas are placed on the penguins' preferred access routes to a defined area of the colony where the chicks are PIT-tagged. These antennas are only installed during the austral summer season (between November and April) to cover the period of the year when most individuals are coming back to the colony.

The fledglings were PIT-tagged during their first moult, they were almost systematically measured (flipper length, beak length) and weighed. The moulting period is marked by a fast growth and significant mass loss (Corbel et al., 2009). Thus, to be able to test the effect of body size and body condition, we restricted our data sets to individuals at the beginning of the moulting stage. In addition, we removed the years when the antennas were not installed to detect juveniles in Kerguelen. The final dataset contained 8719 PIT-tagged birds between November 1998 and December 2021 for Crozet and 1651 PIT-tagged birds between December 2015 and January 2022 for Kerguelen. The sex of individuals was determined with molecular sexing from a blood sample taken during the PIT-tagging procedure. This molecular sexing was only available for individuals PIT-tagged in Crozet between November 2002 and December 2011.

## Building capture histories

Fledglings are coming back to their natal colony during the austral summer following their fledging at earliest (Saraux et al., 2011b). It means that most of the birds will not be detected at 2 years-old (approximately one year after fledging) despite being alive, and they will be detected later at 3 years-old or older. To overcome this imperfect recapture probability, we performed a Capture-Mark-Recapture (CMR) analysis to estimate recapture probability and the juvenile survival rate defined as the probability to survive between the capture and the next occasion, corresponding to the next austral summer. Detection of individuals can occur at any time of the year but occur predominantly during the austral summer (October to May) when the first steps of breeding happen and when the annual moult of adults is done. August and September are the months with the fewest detections in our permanent system in Crozet, totalling only 5% of the annual detections. We therefore clustered our continuous 24 years of detections into separate resighting occasions spanning from the 1<sup>st</sup> of September of each year to the 31<sup>st</sup> of August of the following year (one year duration). Individual capture histories were built to contain a '1' when the individual was observed within a given resighting occasion, and a '0' when the individual was not observed.

## GOF tests and model selection

The survival analysis and tests for covariates were performed using three datasets as the sex of the individuals was only available for part of the full dataset, and for Crozet only:

1. RFID detections collected from September 2001 to August 2023 ( $k = 22$  occasions) on known-sex birds marked as fledging chicks in Crozet between November 2001 and January 2012. All these birds were molecularly sexed to test, among others, for the effect of sex on juvenile survival and its interaction on pre-fledging condition ( $n = 3773$ ).
2. The full dataset containing RFID detections collected in Crozet archipelago between September 1998 and August 2023 and containing all (sexed and unsexed) RFID-tagged and measured birds between November 1998 and December 2021, to test for the effect of colony-scale and environmental covariates ( $n = 8719$ ).
3. A dataset containing RFID detections collected in Kerguelen archipelago between November 2016 and March 2024 and containing RFID-tagged birds between November 2015 and January 2023, to test only the covariates found with the dataset 1 and 2 and avoid spurious correlations induced by testing too many covariates on a shorter time series ( $n = 1651$ ).

The procedure for model selection was consistent across all three datasets. We began with a single-state Cormack-Jolly-Seber (CJS) model. To verify the single-state models against the CJS model hypothesis, we computed goodness-of-fit tests (GOF) for single-mark-recapture models (Pradel et al., 2003)(Pradel et al. 2003) using R2ucare (Gimenez et al., 2018). GOF tests indicated the presence of transience and trap-dependence in all datasets. The deviations from the CJS hypotheses were then treated using Immediate Trap Effect on Capture (ITEC) model (Pradel and Sanz-Aguilar, 2012) and age-dependency on recapture and survival probabilities (see Supplement A. Goodness-of-fit for GOF procedure and results for the three datasets). The remaining lack-of-fit was accounted for by including an overdispersion factor ( $\hat{c}$ ) in model selection and parameter estimation. Survival modelling was performed using the E-SURGE program (Choquet et al., 2009). The umbrella model was selected according to the GOF results. To obtain a parsimonious model and to estimate accurate apparent juvenile survival probabilities, we performed a model selection based on QAICc, an Akaike Information Criterion corrected for over-dispersion (Anderson and Burnham, 2004). Among the equally performing models ( $\Delta\text{QAICc} < 2$ ), we selected the one with the fewest parameters (see Supplement B. Model selection for model selection results).



## Individual covariates

Separately in both colonies, we computed the Structural Size Index (SSI) of each bird, defined as the first component of the PCA containing flipper and beak length variables. This first component explained 81.56% and 83.29% of the variation for Crozet and Kerguelen datasets, respectively. The body condition (BC) was defined as the residual of the linear regression between the mass and the SSI to inform the nutritional state (see Supp. Figure 5-1). In the event that the relationship between survival and BC or SSI was not linear, we also included in the analysis these covariates after a log-transformation (pseudo-threshold). Sex was already shown to significantly influence the size of fledging chicks (Bordier et al., 2014), thus we tested its effect on size and body condition at the fledging stage. We also checked for sex-ratio biases over the years and its relationship with the annual breeding success of the colony. The effect of sex and its interaction with other covariates were then incorporated into the survival models accordingly.

## Colony-based covariates

We tested the influence of the mean BC and the mean SSI of the cohort, to test for inter-annual variability in juvenile survival that could be induced by pre-fledging conditions, as indices of the annual quality of growth and particularly of the feeding period preceding the moulting of chicks. In addition, we tested the linear and quadratic effect of the annual breeding success of the population during the growing season and during the first year at sea. As suggested by Saraux and colleagues (2011b), annual breeding success rate can be used as a proxy of conditions endured during the rearing period. The breeding success during the first year at sea can inform on the accessibility of prey for breeders, which are known to feed on similar prey and location than juveniles, at least during the first period at sea of juveniles (Orgeret et al., 2019). Annual breeding success was assessed using a deep learning classification of breeding season from RFID detections and was calculated on experienced individuals that were not constrained by their previous breeding season (see Bardon et al., 2023 for details).

Phenology in king penguins is a strong driver of the breeding success and is tightly linked to environmental variables at sea (Bardon et al. *in preparation*). We therefore tested the effect of fledging dates on juvenile survival probability, as this could play a role in favouring early access to highly productive foraging areas during the summer. These fledging dates were defined as the date of last detection during the summer season, following the PIT-tagging. As fledging dates were not available for all birds (if several RFID-tagged birds pass over the 4-metre-long antennae at the same time, some detections may be missed), we computed the annual median fledging date and tested the annual covariate.

## Environmental covariates

Environmental covariates were considered over spatio-temporal windows inferred from the location of juveniles during their first year at sea (Orgeret et al., 2019, 2016). We defined two areas corresponding to the regions used by juveniles during the summer (just after their fledging) and the following autumn-winter period. Covariates associated with the summer area were computed as their mean value in January and February over the area delimited by [47°00 S, 53°00S - 49°00 E, 55°00 E]. Covariates associated with the autumn-winter area were computed as their mean value between March and August over the area delimited by [47°00 S, 60°00 S - 0°00 E, 60°00 E]. We tested the effects of the sea surface temperature (SST), known to influence marine productivity, trophic interactions, and distribution of marine species (Cheung et al., 2013). The mixed layer depth was also tested as it may influence prey accessibility, particularly for juveniles that appear to be particularly constrained by their diving capabilities (Enstipp et al., 2021; Orgeret et al., 2016). Storm track probability indices were defined as the latitude of the maximum gradient of the 500 mb layer at the longitude of Crozet and Kerguelen (Marshall and Plumb, 2007). These indices were expected to inform on storm probability in the areas used by juveniles during their first year at sea. Additionally, we computed the latitude of the isotherm 5°C in SST at the longitude of Crozet and Kerguelen in January since it was often associated with polar front location in summer (Bost et al., 2015) which is, for Crozet population, the first foraging area used by juveniles after their departure from the colony (Orgeret et al., 2019). Finally, we tested the influence of the Southern Annular Mode (SAM) index as a large-scale climatic variable. To consider for known potential lag effect of climatic variability on oceanic ecosystems, the SAM indices was averaged over three successive years (from January to December of year N-2 and N-1, and from January to September of year N, with N being the first year at sea of the juveniles).

## Testing covariates

Upon selecting the best survival models for the three datasets, we first tested the effect of individual covariates by conducting model selection based on QAIC. Before testing the annual variables, we tested for the presence of temporal trends in juvenile survival to avoid spurious correlations with trended environmental covariates (Royama, 1992). The annual variables, i.e. environmental and colony-scale covariates, were tested using the model including the individual variable(s) as the reference model. We used the percentage of variation explained by a given covariate and calculated

$$\text{as: } \%Dev_{\text{explained}} = \frac{Dev_{\Phi(\text{cov})} - Dev_{\Phi(.)}}{Dev_{\Phi(t)} - Dev_{\Phi(.)}}$$

where  $Dev_{\Phi(\text{cov})}$ ,  $Dev_{\Phi(.)}$  and  $Dev_{\Phi(t)}$  are the deviance of the survival model including the covariate effect, of the constant survival model, and of the survival model with time effect  $\Phi(t)$ , respectively

(Grosbois et al., 2008). Covariates were selected individually when they accounted for more than 20% of the temporal variation in juvenile survival (Grosbois et al., 2008). Selected covariates were then included in commensurate models with multiple terms. Model selection on commensurate models was performed using QAIC.

## Results

### Sex ratio and sex effect on SSI and BC (Crozet)

The overall fledging sex ratio slightly differed from 1:1 sex ratio toward a male bias (sex ratio = 0.517, binomial test:  $p$ -value = 0.040). However, the annual fledging sex ratio was significantly male-biased only for birds born in 2002 (sex ratio = 0.568, binomial test:  $p$ -value = 0.029). We did not find any relationship between the annual breeding success and the sex ratio at fledging (logistic regression:  $\beta$  = 0.52, SE = 0.44,  $p$  = 0.236). Just before fledging, males were significantly larger than females with flipper lengths of  $315.1 \pm 11.0$  compared to  $308.3 \pm 10.7$  mm for females. Similarly, lower beak lengths were  $102.5 \pm 7.0$  mm for males and  $100.0 \pm 6.6$  mm for females. Consequently, males had higher SSI than females (MeanSSImale = 0.297; MeanSSIfemale = -0.318; Anova:  $F(1, 3773) = 409.03$ ,  $p < 0.001$ ). However, the sex had no significant effect on BC (Anova:  $F(1, 3773) = 0.1614$ ,  $p = 0.688$ ). Interestingly, we observed a positive linear trend in SSI over the years, while accounting for the effect of sex (GLM:  $\beta = 0.0225$ , SE = 0.00549,  $t = 4.093$ ,  $p < 0.001$ ; Supp. Figure 5-3), and a non-significant linear trend in BC (GLM:  $\beta = 0.00987$ , SE = 0.00578,  $t = 1.708$ ,  $p = 0.0878$ ).

### Juvenile survival probability of sexed individuals (Crozet)

Goodness-of-fit tests resulted in an overdispersion factor  $\hat{c} = 2.58$ . The best survival model found after selection contained 4 age classes (1, 2, 3, and 4+ years-old) on both recapture and survival probabilities. The model containing no time-dependency in any age class on survival was preferred and was then used to test the effect of sex and of individual covariates. As the SSI was significantly correlated with sex, we did not test the effect of SSI alone on juvenile survival probability, but only coupled with the sex covariate. We did not find any significant effect of sex and individual SSI on juvenile survival probability (Supp. Table 5-3). However, the BC was found to explain a significant part of the variability in juvenile survival probability, independently of the sex. We found that the log-transformed BC was the best predictor of juvenile survival probability, and was then included in the next steps of covariate tests.

Juvenile survival probability on the full time series (Crozet)

Because no effect of sex on juvenile survival probability was found in the previous step, we tested the environmental and colony-scale covariates using the dataset combining sexed and unsexed individuals. GOF tests resulted in an overdispersion factor  $\hat{c} = 2.53$ . Similarly to the previous model selection, the best model structure contained 4 age classes (1, 2, 3, and 4+ years-old) on both recapture and survival probabilities. However, the most parsimonious model had time-dependency on juvenile survival probability, indicating higher inter-annual variability of juvenile survival over the full time series. We did not find any linear temporal trend on juvenile survival over the full time series. However, a significant trend was observed between 2000 and 2015 (slope =  $-0.043 \pm 0.008$ ). The juvenile survival estimates ranged from 0.66 to 0.93, with a mean value of  $0.795 \pm 0.037$  (Figure 5-1). The log-transformed BC was still the best individual covariate and was included in the selection process of annual covariates. Among all colony-scale and environmental covariates, only the annual SSI, the storm probability, and the SAM during the first year at sea explained a significant part of the deviance (%Dev explained > 20%; see Table 5-1). The most parsimonious model included the log-transformed BC as individual covariate and the mean SSI and the storm probability as annual covariates (Table 5-1).

*Table 5-1. Summary of environmental predictor model selection. The best model is indicated in bold. All covariates are tested on the juvenile survival only, which corresponds to the first age-class in our model. BC<sub>log</sub>: individual log-transformed body condition index, SSI<sub>cohort</sub>: mean structural size index of the cohort, Storm: Storm track probability index, SAM<sub>y</sub>: SAM indices computed over the fledging year. k: number of parameters.*

Model	k	Deviance	QAIC	QAICc	%Dev <sub>explained</sub>
BC <sub>log</sub> + SSI <sub>cohort</sub> + Storm + SAM <sub>y</sub>	54	57229.76	22908.70	22908.83	0,4721
<b>BC<sub>log</sub>+ SSI<sub>cohort</sub>+ Storm</b>	<b>53</b>	<b>57235.76</b>	<b>22909.90</b>	<b>22909.21</b>	<b>0,4350</b>
BC <sub>log</sub> + Time	72	57144.54	22910.75	22910.97	1
BC <sub>log</sub> + SSI <sub>cohort</sub> + SAM <sub>y</sub>	53	57245.60	22913.01	22913.13	0,3741
BC <sub>log</sub> + Storm + SAM <sub>y</sub>	53	57256.47	22917.34	22917.46	0,3067
BC <sub>log</sub> + SAM <sub>y</sub>	52	57263.20	22918.02	22918.14	0,2650
BC <sub>log</sub> + Storm	52	57266.89	22919.50	22919.61	0,2422
BC <sub>log</sub> + SSI <sub>cohort</sub>	52	57267.96	22919.92	22920.04	0,2356
BC <sub>log</sub>	51	57305.99	22933.07	22933.18	0

## Kerguelen dataset

The best survival model included the same age structure in recapture and survival probabilities than for Crozet time series (1, 2, 3, and 4+ years-old). No overdispersion coefficient was included. Juvenile survival probability for the Kerguelen population ranged from 0.65 to 0.83, with a mean value of  $0.758 \pm 0.041$  (Figure 5-1). We found a significant effect of the log-transformed BC, similarly to the Crozet colony. However, none of the annual covariates explaining >20% of the temporal variation in juvenile survival at Crozet explained a significant proportion of the temporal variation for Kerguelen. Inter-annual variation of juvenile survival in the Kerguelen time series was not in tune with the Crozet results (Pearson correlation coefficient:  $r = 0.050$ ).

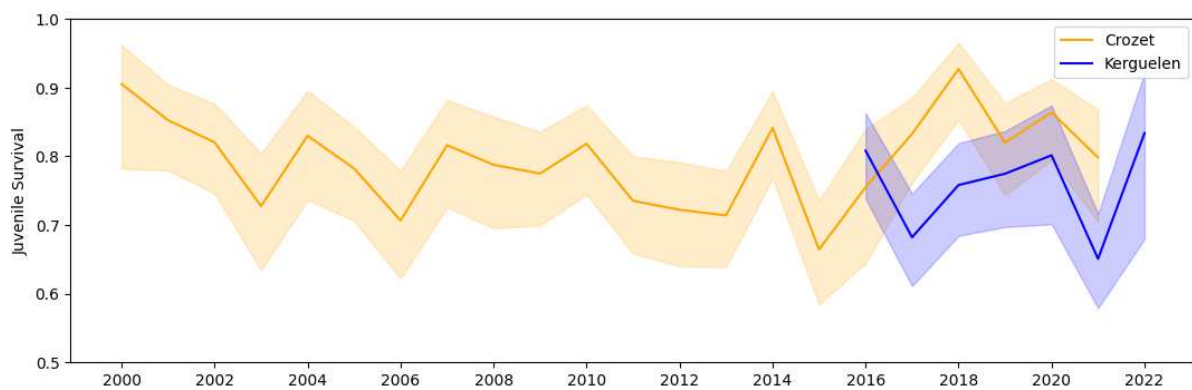


Figure 5-1. Inter-annual king penguin juvenile survival probability estimated by CMR for the Crozet (orange) and Kerguelen (blue) populations. Coloured areas around juvenile average estimates (bold lines) represent the 95% confidence intervals.

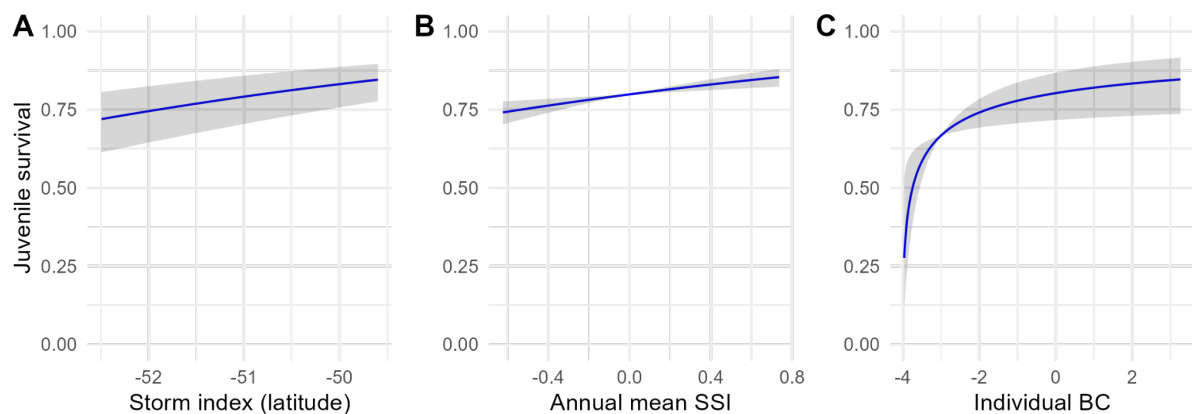


Figure 5-2. Juvenile survival probability of Crozet population as a function of (A) storm index, (B) annual mean structural size index (SSI), and (C) individual body condition (BC). The relationships are derived from parameter estimates provided by E-surge for the model containing the three covariates, and are back-transformed from the logit scale. The relationships are represented independently by keeping the other covariates at their mean value. Grey areas represent the 95% confidence intervals of the slope estimates.

## Discussion

Our study presents the first robust estimates of king penguin survival probability during their first year at sea, based on long-term time series collected from the unbiased RFID methodology. While no overall trend was observed in the two monitored populations, we identified a significant decline in juvenile survival until 2015 for the Crozet population, followed by a rapid but fluctuating recovery. We demonstrated the impact of body condition at fledging, supporting the 'body-reserve advantage hypothesis' proposed by Lack (1966). Additionally, we identified three annual covariates that may influence juvenile survival in the Crozet population: mean cohort structural size, a storm probability index, and the Southern Annular Mode (SAM). None of these environmental factors were found to affect juvenile survival in the Kerguelen population.

### Juvenile survival variability and trends in the Indian sector of the king penguin distribution

As suggested in previous studies, though biased by flipper bands or based solely on return rates and short data series, we found very high estimates of juvenile survival probability (Crozet:  $0.795 \pm 0.037$ , Kerguelen:  $0.758 \pm 0.041$ ). To our knowledge, this is among the highest juvenile survival probability in penguin species (see Borboroglu and Boersma, 2015 for a complete review done before 2010, and Barracho et al. *submitted*, Le Scornec et al. *submitted* for the most recent estimates on Adélie and emperor penguins), similar to the very high estimates (0.823 95% CI: 0.733–0.887) found for the male Southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome* based on a small sample size ( $n = 114$ , Dehnhard et al., 2014). It is possible to find such high values on other seabirds, like the wandering albatross *Diomedea exulans* (annual juvenile survival probability of  $0.801 \pm 0.014$ , Fay et al., 2015) known to be one of the highest values of juvenile survival estimated for a bird species.

The consistently higher survival probability in Crozet compared to Kerguelen (except for 2015) suggests, at a first glance, more favourable environmental conditions at Crozet. However, an underestimation may occur for the Kerguelen population due to methodological constraints, particularly to the small area covered by the antennas compared to the size of the whole Ratmanoff colony. Nonetheless, the interannual variations observed in Kerguelen juvenile survival estimates were not in tune with Crozet population's, which indicates complex regional and local dynamics.

### No influence of sex and individual structural size at fledging on juvenile survival

We found that males and females already differed in size at fledging, with males being slightly larger, as already observed at this stage (Bordier et al., 2014) and later at the adult stage (Bost et al., 2013). Neither sex nor size, including their interaction effects, showed any impact on juvenile survival, which

contradicts Garnett's hypothesis of a selective advantage of size at this stage (Garnett, 1981), but which could be explained by the very small differences between males and females compared with the overall variability of size. However, since the mean size of individuals from a cohort is a good predictor of the annual juvenile survival probability, the SSI could still be a reliable indicator of the quality of environmental and food resource conditions encountered during the pre-fledging growth period. A cohort with smaller individuals likely indicates poor conditions in prey availability for the parents and may be associated with high stress levels (Honarmand et al., 2010) or metabolic rates (Crisuolo et al., 2008). We found that the average SSI increased over the course of the study in Crozet, suggesting an improvement in growth conditions that might be supported by the observed increase in reproductive success rate within this population (Bardon et al. in *preparation*). However, this contrasts with our finding of no overall trend in juvenile survival, underscoring the complex interplay of both pre- and post-fledging conditions.

#### Fledging body condition influences juvenile survival

Our results support the hypothesis that individuals in good body condition, defined by high fat reserves and/or muscle constitution, are more likely to survive their first experience at sea, regardless of their sex. Specifically, the logarithmic form of the relationship (Figure 5-2C) indicates that individuals in very poor body condition were particularly prone to high mortality, whereas those in average to very good condition had relatively equivalent survival chances. This suggests the presence of a threshold below which individuals lack the necessary energy reserves to cope with the initial weeks at sea, when foraging effort is high to compensate for poor foraging performance (Daunt et al., 2007; Enstipp et al., 2021). The high mortality rate among fledglings in poor condition highlights the impact of adverse environmental conditions during growth, particularly in the second post-winter feeding phase preceding chick moulting (Corbel et al., 2009). As environmental conditions become more unpredictable and extreme events more frequent, the likelihood that parents will struggle to find sufficient food during this critical phase could increase. Consequently, the frequency of chicks failing to reach the critical body condition threshold at moulting may also rise.

#### Identification of environmental predictors

In addition to the colony- and individual-scale variables, the storm probability track index was also included in the final best model predicting juvenile survival for the Crozet population. This index, which represents the average latitude of the region most affected by storms (by the maximum gradient latitude of the 500 mb atmospheric layer) throughout the first year at sea, indicates that a poleward shift of these storms (also associated with a poleward shift of the polar jet; Kidson and Sinclair, 1995) may negatively impact juvenile survival. This is expected, as such shifts likely disrupt juvenile foraging



areas, affecting their survival due to the well-documented impacts of strong winds (e.g., Brichetti et al., 2000; Jenouvrier et al., 2009; Tavares et al., 2016). Strong winds may reduce resource accessibility (Clairbaux et al., 2021; Finney et al., 1999) because king penguins, particularly juveniles, predominantly feed from the upper sea surface layer, and prey may move deeper in response to adverse sea conditions (Nikolsky, 1963). However, the precise mechanisms of the effect of storms and stronger winds are still poorly understood and might, in certain cases, be beneficial for some populations (Nicoll et al., 2017).

The negative effect of the SAM (Supp. Figure 5-2) observed in a slightly less supported model may also be linked to this poleward shift of storms, as evidenced by the relatively high Pearson correlation coefficient with the storm index ( $r = -0.64$ ). Positive SAM phases are characterised by a poleward shift of the eddy-driven jet, which typically sits at  $\sim 50^{\circ}\text{S}$  (Pezza et al., 2008), with increased rainfall in high latitudes and an increase in the frequency and intensity of cyclones around Antarctica (Fogt and Marshall, 2020; Grieger et al., 2018; Lim et al., 2016). With a likely increase in the frequency of stronger cyclones due to climate change (IPCC, 2023), associated with a strong positive linear trend of SAM already documented and expected to continue into the 21<sup>st</sup> century (Fogt and Marshall, 2020; Simpkins and Karpechko, 2012), this impact may increasingly threaten juvenile penguins and, consequently, their populations.

#### Kerguelen case

Unlike the Crozet population, the mean cohort SSI, storm index, and SAM did not influence juvenile survival in the Kerguelen population. This result should be interpreted with caution due to the limited time series (2015-2022). However, it may indicate that environmental constraints are less severe on Kerguelen than on Crozet, as suggested by recent findings on the winter survival of chicks during their growth (Brisson-Curadeau et al., 2023a). Unfortunately, the at-sea behaviour of Kerguelen juveniles remains unknown, making it difficult to investigate environmental predictors of their survival more precisely. It is likely that juvenile king penguins from Kerguelen follow the breeders to their summer foraging areas when they leave for the first time their natal colony, similar to the behaviour observed in Crozet (Orgeret et al., 2019). Adult king penguins from Kerguelen tracked during their summer breeding period, typically head southeast, close to the colony (63 to 107 km; Brisson-Curadeau et al., 2023a), towards the polar front zone. However, unlike Crozet, where the distance between the colony and the breeder foraging area is usually greater and much more variable (217 to 642 km; Bost et al., 2015) due to its sensitivity to climatic conditions, on Kerguelen the position of the polar front used by the penguins, is much less sensitive to environmental conditions (Park et al., 2014). By initially moving to this more accessible and stable area, Kerguelen juveniles may be less sensitive to environmental

constraints, despite their overall lower survival probability compared to those from Crozet, which could be due to methodological limitations (mobile versus permanent RFID installations).

Our study highlights the complex regional dynamics affecting this seabird species and underscores the strong possibility that these two populations will respond differently to climate change. Based on maximum foraging distance during breeding, it has already been suggested that king penguin populations globally will be differentially affected by climate change (Cristofari et al., 2018). Our study reinforces the importance of studying multiple populations in a wide range of habitats to fully understand the overall fate of this circumpolar species.

## Acknowledgments

This study was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) within the framework of the project 137-ANTAVIA, by the Centre Scientifique de Monaco, and by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) through the Programme Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Terres Australes Subantarctique (ZATA). This study is part of and supported by the long-term Studies in Ecology and Evolution (SEE-Life) programme of CNRS. N.L. and T.B. were supported by the Canada Research Program, NSERC, and Université de Moncton, and R.C. by Research Council of Finland (#331320 and #354649). We are deeply grateful to all the wintering and summering members of project IPEV 137 and all the other colleagues and students within the team, who participated in the long-term monitoring as part of the project IPEV 137 since 1998. All members of the MIBE team at the IPHC in Strasbourg are thanked for their technical expertise and support. We also sincerely thank the IPEV logistics teams for their important and continued support in the field. This study was approved by the French Polar Environmental Committee and permits handling animals and access breeding sites were delivered by the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

## References

- Afán, I., Navarro, J., Grémillet, D., Coll, M., Forero, M.G., 2019. Maiden voyage into death: are fisheries affecting seabird juvenile survival during the first days at sea? *Royal Society Open Science* 6, 181151. <https://doi.org/10.1098/rsos.181151>
- Anderson, D., Burnham, K., 2004. *Model selection and multi-model inference*. Second. NY: Springer-Verlag 63, 10.
- Barbosa, P., Castellanos, I., 2005. *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford University Press.
- Barbraud, C., Delord, K., Bost, C.A., Chaigne, A., Marteau, C., Weimerskirch, H., 2020. Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biol* 43, 835–850. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02691-6>
- Bardon, G., Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F.A.N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E.M., Zitterbart, D.P., Le Bohec, C., 2023. RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods in Ecology and Evolution* 14, 2814–2826. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14187>
- Barrat, A., 1976. Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot Royal *Aptenodytes patagonicus* des Iles Crozet. *Com Natl Fr Rech Antarct* 40, 9–51.
- Benson, J.F., Jorgensen, S.J., O'Sullivan, J.B., Winkler, C., White, C.F., Garcia-Rodriguez, E., Sosa-Nishizaki, O., Lowe, C.G., 2018. Juvenile survival, competing risks, and spatial variation in mortality risk of a marine apex predator. *Journal of Applied Ecology* 55, 2888–2897. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13158>
- Bohec, C.L., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P., Maho, Y.L., 2007. Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *Journal of Animal Ecology* 76, 1149–1160. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01268.x>
- Borboroglu, P.G., Boersma, P.D., 2015. *Penguins: Natural History and Conservation*. University of Washington Press.
- Bordier, C., Saraux, C., Viblanc, V.A., Gachot-Neveu, H., Beaughey, M., Maho, Y.L., Bohec, C.L., 2014. Inter-Annual Variability of Fledgling Sex Ratio in King Penguins. *PLOS ONE* 9, e114052. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114052>
- Bost, C.-A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., Handrich, Y., Naito, Y., Guinet, C., Weimerskirch, H., 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nat Commun* 6, 8220. <https://doi.org/10.1038/ncomms9220>
- Bost, C.-A., Delord, K., Barbraud, C., Cotte, C., Péron, C., Weimerskirch, H., 2013. The King Penguin: Life History, current status and priority conservation actions. In: *Penguins Book*.
- Brichetti, P., Foschi, U.F., Boano, G., 2000. Does El Niño affect survival rate of Mediterranean populations of Cory's shearwater? *Waterbirds* 147–154.

- Brisson-Curadeau, É., Elliott, K., Bost, C.-A., 2023a. Contrasting bottom-up effects of warming ocean on two king penguin populations. *Global Change Biology* 29, 998–1008. <https://doi.org/10.1111/gcb.16519>
- Brisson-Curadeau, É., Scheffer, A., Trathan, P., Roquet, F., Cotté, C., Delord, K., Barbraud, C., Elliott, K., Bost, C.-A., 2023b. Investigating two consecutive catastrophic breeding seasons in a large king penguin colony. *Sci Rep* 13, 12967. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-40123-7>
- Caswell, H., 2000. *Matrix population models*. Sinauer Sunderland, MA.
- Chaloupka, M., Limpus, C., 2002. Survival probability estimates for the endangered loggerhead sea turtle resident in southern Great Barrier Reef waters. *Marine Biology* 140, 267–277. <https://doi.org/10.1007/s002270100697>
- Cheung, W.W., Watson, R., Pauly, D., 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* 497, 365–368.
- Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R., 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models, in: Thomson, D.L., Cooch, E.G., Conroy, M.J. (Eds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA, pp. 845–865. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8\\_39](https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39)
- Clairbaux, M., Mathewson, P., Porter, W., Fort, J., Strøm, H., Moe, B., Fauchald, P., Descamps, S., Helgason, H.H., Bråthen, V.S., Merkel, B., Anker-Nilssen, T., Bringsvor, I.S., Chastel, O., Christensen-Dalsgaard, S., Danielsen, J., Daunt, F., Dehnhard, N., Erikstad, K.E., Ezhov, A., Gavrilov, M., Krasnov, Y., Langset, M., Lorentsen, S.-H., Newell, M., Olsen, B., Reiertsen, T.K., Systad, G.H., Thórarinnsson, T.L., Baran, M., Diamond, T., Fayet, A.L., Fitzsimmons, M.G., Frederiksen, M., Gilchrist, H.G., Guilford, T., Huffeldt, N.P., Jessopp, M., Johansen, K.L., Kouwenberg, A.-L., Linnebjerg, J.F., Major, H.L., Tranquilla, L.M., Mallory, M., Merkel, F.R., Montevecchi, W., Mosbech, A., Petersen, A., Grémillet, D., 2021. North Atlantic winter cyclones starve seabirds. *Current Biology* 31, 3964-3971.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.059>
- Clucas, G.V., Younger, J.L., Kao, D., Rogers, A.D., Handley, J., Miller, G.D., Jouventin, P., Nolan, P., Gharbi, K., Miller, K.J., Hart, T., 2016. Dispersal in the sub-Antarctic: king penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range. *BMC Evol Biol* 16, 211. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0784-z>
- Corbel, H., Morlon, F., Geiger, S., Groscolas, R., 2009. State-dependent decisions during the fledging process of king penguin chicks. *Animal Behaviour* 78, 829–838. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.019>
- Criscuolo, F., Monaghan, P., Nasir, L., Metcalfe, N.B., 2008. Early nutrition and phenotypic development: ‘catch-up’ growth leads to elevated metabolic rate in adulthood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 1565–1570. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0148>
- Cristofari, R., Liu, X., Bonadonna, F., Cherel, Y., Pistorius, P., Le Maho, Y., Raybaud, V., Stenseth, N.C., Le Bohec, C., Trucchi, E., 2018. Climate-driven range shifts of the king penguin in a fragmented ecosystem. *Nature Clim Change* 8, 245–251. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0084-2>

- Croxall, J.P., Butchart, S.H., Lascelles, B.E.N., Stattersfield, A.J., Sullivan, B.E.N., Symes, A., Taylor, P., 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* 22, 1–34.
- Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J.P., Wanless, S., 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol Lett* 3, 371–374. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0157>
- Dehnhard, N., Poisbleau, M., Demongin, L., Ludynia, K., Quillfeldt, P., 2014. High juvenile annual survival probabilities in Southern Rockhopper Penguins *udyptes chrysocome* are independent of individual fledging traits. *Ibis* 156, 548–560. <https://doi.org/10.1111/ibi.12167>
- Descamps, S., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Le Maho, Y., 2002. The annual breeding cycle of unbanded king penguins *Aptenodytes patagonicus* on Possession Island (Crozet). *Avian Science* 2, 87–98.
- Dias, M.P., Martin, R., Pearmain, E.J., Burfield, I.J., Small, C., Phillips, R.A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P.G., Croxall, J.P., 2019. Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation* 237, 525–537. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.033>
- Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Le Bohec, C., Bost, C., Laesser, R., Le Maho, Y., Weimerskirch, H., Handrich, Y., 2019. The dive performance of immature king penguins following their annual molt suggests physiological constraints. *Journal of Experimental Biology* 222, jeb208900. <https://doi.org/10.1242/jeb.208900>
- Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Le Bohec, C., Bost, C., Le Maho, Y., Weimerskirch, H., Handrich, Y., 2017. Apparent changes in body insulation of juvenile king penguins suggest an energetic challenge during their early life at sea. *Journal of Experimental Biology* 220, 2666–2678. <https://doi.org/10.1242/jeb.160143>
- Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Le Bohec, C., Chatelain, N., Weimerskirch, H., Handrich, Y., 2021. The early life of king penguins: ontogeny of dive capacity and foraging behaviour in an expert diver. *Journal of Experimental Biology* 224, jeb242512. <https://doi.org/10.1242/jeb.242512>
- Fay, R., Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* 84, 1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390>
- Finney, S.K., Wanless, S., Harris, M.P., 1999. The Effect of Weather Conditions on the Feeding Behaviour of a Diving Bird, the Common Guillemot *Uria aalge*. *Journal of Avian Biology* 30, 23. <https://doi.org/10.2307/3677239>
- Fogt, R.L., Marshall, G.J., 2020. The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *WIREs Climate Change* 11, e652. <https://doi.org/10.1002/wcc.652>
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 58–63. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01237-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01237-8)
- Garnett, M., 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among great tits, *Parus major*. *Ibis* 123, 31–41.

- Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.P., Ribic, C.A., Fraser, W.R., Woehler, E.J., Descamps, S., Gilly, C., Le Bohec, C., Le Maho, Y., 2004. Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proc Biol Sci* 271, S423–S426.
- Gendner, J.-P., Gauthier-Clerc, M., Bohec, C.L., Descamps, S., Maho, Y.L., 2005. A new application for transponders in studying of penguins. *J. Field Ornithol.* 76.
- Genovart, M., Oro, D., Tenan, S., 2018. Immature survival, fertility, and density dependence drive global population dynamics in a long-lived species. *Ecology* 99, 2823–2832. <https://doi.org/10.1002/ecy.2515>
- Gimenez, O., Lebreton, J.-D., Choquet, R., Pradel, R., 2018. R2ucare: An r package to perform goodness-of-fit tests for capture–recapture models. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 1749–1754. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13014>
- Gosselin, J., Zedrosser, A., Swenson, J.E., Pelletier, F., 2015. The relative importance of direct and indirect effects of hunting mortality on the population dynamics of brown bears. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20141840. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1840>
- Grieger, J., Leckebusch, G.C., Raible, C.C., Rudeva, I., Simmonds, I., 2018. Subantarctic cyclones identified by 14 tracking methods, and their role for moisture transports into the continent. *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography* 70, 1454808. <https://doi.org/10.1080/16000870.2018.1454808>
- Grosbois, V., Gimenez, O., Gaillard, J.-M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., Møller, A.P., Weimerskirch, H., 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews* 83, 357–399. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00047.x>
- Honarmand, M., Goymann, W., Naguib, M., 2010. Stressful Dieting: Nutritional Conditions but Not Compensatory Growth Elevate Corticosterone Levels in Zebra Finch Nestlings and Fledglings. *PLOS ONE* 5, e12930. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012930>
- IPCC, 2023. *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Jenouvrier, S., THIBAUT, J., Viallefont, A., Vidal, P., Ristow, D., MOUGIN, J., Bricchetti, P., Borg, J.J., Bretagnolle, V., 2009. Global climate patterns explain range-wide synchronicity in survival of a migratory seabird. *Global Change Biology* 15, 268–279.
- Kidson, J.W., Sinclair, M.R., 1995. The Influence of Persistent Anomalies on Southern Hemisphere Storm Tracks. *J. Climate* 8, 1938–1950. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1995\)008<1938:TIOPAO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1995)008<1938:TIOPAO>2.0.CO;2)
- Lack, D., 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press Oxford.
- Le Bohec, C., Durant, J.M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N.C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.-P., Le Maho, Y., 2008. King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 2493–2497. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712031105>

- Le Vaillant, M., Wilson, R.P., Kato, A., Saraux, C., Hanuise, N., Prud'Homme, O., Le Maho, Y., Le Bohec, C., Ropert-Coudert, Y., 2012. King penguins adjust their diving behaviour with age. *Journal of Experimental Biology* 215, 3685–3692. <https://doi.org/10.1242/jeb.071175>
- Lim, E.-P., Hendon, H.H., Arblaster, J.M., Delage, F., Nguyen, H., Min, S.-K., Wheeler, M.C., 2016. The impact of the Southern Annular Mode on future changes in Southern Hemisphere rainfall. *Geophysical Research Letters* 43, 7160–7167. <https://doi.org/10.1002/2016GL069453>
- Marshall, J., Plumb, R.A., 2007. *Atmosphere, Ocean and Climate Dynamics: An Introductory Text*. Elsevier.
- Nicolaus, M., Bouwman, K.M., Dingemanse, N.J., 2008. Effect of PIT tags on the survival and recruitment of great tits *Parus major*. *Ardea* 96, 286–292.
- Nicoll, M.A.C., Nevoux, M., Jones, C.G., Ratcliffe, N., Ruhomaun, K., Tatayah, V., Norris, K., 2017. Contrasting effects of tropical cyclones on the annual survival of a pelagic seabird in the Indian Ocean. *Global Change Biology* 23, 550–565. <https://doi.org/10.1111/gcb.13324>
- Nikolsky, G.V., 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press.
- Olsson, O., 1997. Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. *Polar Biol* 18, 161–165. <https://doi.org/10.1007/s003000050172>
- Orgeret, F., Péron, C., Enstipp, M.R., Delord, K., Weimerskirch, H., Bost, C.A., 2019. Exploration during early life: distribution, habitat and orientation preferences in juvenile king penguins. *Movement Ecology* 7, 29. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0175-3>
- Orgeret, F., Weimerskirch, H., Bost, C.-A., 2016. Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. *Biology Letters* 12, 20160490. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0490>
- Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J.-H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119, 6575–6592. <https://doi.org/10.1002/2014JC010061>
- Pezza, A.B., Durrant, T., Simmonds, I., Smith, I., 2008. Southern Hemisphere Synoptic Behavior in Extreme Phases of SAM, ENSO, Sea Ice Extent, and Southern Australia Rainfall. *Journal of Climate* 21, 5566–5584. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2128.1>
- Pradel, R., Sanz-Aguilar, A., 2012. Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PLoS One* 7, e32666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032666>
- Pradel, R., Wintrebert, C.M.A., Gimenez, O., 2003. A Proposal for a Goodness-of-Fit Test to the Arnason-Schwarz Multisite Capture-Recapture Model. *Biometrics* 59, 43–53. <https://doi.org/10.1111/1541-0420.00006>
- Riotte-Lambert, L., Weimerskirch, H., 2013. Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? *Proc. R. Soc. B* 280, 20131434. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1434>
- Royama, T., 1992. *Analytical Population Dynamics*. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-2916-9>



- Saroux, C., Friess, B., Le Maho, Y., Le Bohec, C., 2012. Chick-provisioning strategies used by king penguins to adapt to a multiseasonal breeding cycle. *Animal Behaviour* 84, 675–683. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.024>
- Saroux, C., Le Bohec, C., Durant, J.M., Viblanc, V.A., Gauthier-Clerc, M., Beaune, D., Park, Y.-H., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C., Le Maho, Y., 2011a. Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature* 469, 203–206. <https://doi.org/10.1038/nature09630>
- Saroux, C., Viblanc, V.A., Hanuise, N., Maho, Y.L., Bohec, C.L., 2011b. Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. *PLOS ONE* 6, e20407. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020407>
- Simpkins, G.R., Karpechko, A.Yu., 2012. Sensitivity of the southern annular mode to greenhouse gas emission scenarios. *Climate Dynamics* 38, 563–572. <https://doi.org/10.1007/s00382-011-1121-2>
- Stonehouse, B., 1960. The king penguin (*Aptenodytes patagonica*) of South Georgia: I. Breeding behaviour and development.
- Tavares, D.C., Moura, J.F. de, Siciliano, S., 2016. Environmental Predictors of Seabird Wrecks in a Tropical Coastal Area. *PLOS ONE* 11, e0168717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168717>
- Teulier, L., Dégletagne, C., Rey, B., Tornos, J., Keime, C., de Dinechin, M., Raccurt, M., Rouanet, J.-L., Roussel, D., Duchamp, C., 2012. Selective upregulation of lipid metabolism in skeletal muscle of foraging juvenile king penguins: an integrative study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 2464–2472. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2664>
- Tyler, S.J., Ormerod, S.J., Lewis, J.M.S., 1990. The post-natal and breeding dispersal of Welsh Dippers *Cinclus cinclus*. *Bird Study* 37, 18–22. <https://doi.org/10.1080/00063659009477032>
- Votier, S.C., Birkhead, T.R., Oro, D., Trinder, M., Grantham, M.J., Clark, J.A., McCleery, R.H., Hatchwell, B.J., 2008. Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology* 77, 974–983. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01421.x>
- Weimerskirch, H., 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54, 211–223.
- Weimerskirch, H., Stahl, J.C., Jouventin, P., 1992. The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134, 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08387.x>
- Wilson, H.M., Flint, P.L., Moran, C.L., Powell, A.N., 2007. Survival of Breeding Pacific Common Eiders on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *The Journal of Wildlife Management* 71, 403–410.

## Supplementary Information

### Supplement A. Goodness-of-fit

For all datasets, the four GOF tests were highly significant, indicating the presence of transience, age effects, and trap dependency. The transience and age effects were tested by removing the first encounters of each individual. This adjustment resulted in non-significant tests for 3G.SR and 3G.SM, indicating that age effects were mostly confined to the young age classes covering the immature stage of the birds. Consequently, age-dependency was included in the umbrella model for the initial age classes. Despite improvements in the Tests 2.CT and 2.CL in the situation when the first age classes were removed, the tests remained significant. Trap-dependence was expected due to high breeding site fidelity, thus we followed Pradel and Sanz-Aguilar (2012) and used an Immediate Trap Effect on Capture (ITEC) model instead of the CJS model. This multi-state model included two states: 'Trap-aware' and 'Trap-Unaware' to account for the higher probability of detecting individuals seen in the previous year (trap-happiness). The remaining lack-of-fit indicated by the Test 2.CL was accounted for by including an overdispersion factor  $\hat{c}$  in model selection and parameter estimation.

#### Dataset with sexed individuals from Crozet

GOF tests on recaptures history indicated that transience effects were located on the 3 first age classes. After removing the three first encounters of each bird, we obtained an overdispersion factor  $\hat{c} = 2.584$  (stat/df = 116.273/45) given by the Test 2.CL.

#### Full dataset from Crozet

GOF tests also indicated that transience was located on the three first age classes, consistently with the results of the previous smaller dataset. After removing the three first encounters of each bird, we obtained an overdispersion factor  $\hat{c} = 2.530$  (stat/df = 149.426/59) given by the Test 2.CL.

#### Full dataset from Kerguelen

GOF tests for the Kerguelen dataset indicated that transience was only located on the first age class. After removing the first encounter of each bird, only the Test 2.CT was still significant, which we accounted for by using the ITEC model, as for the Crozet datasets. No overdispersion coefficient was included.

## Supplement B. Model selection

To obtain the most parsimonious model of survival rates, we performed model selection on the age- and time-dependent recaptures rates and survival rates. For each dataset, the umbrella model was refined by first simplifying the age- and time-dependent recapture probability while maintaining full age- and time-dependency for survival. Age-dependency was simplified first, keeping full time-dependency on detection probability. After identifying the best age structure, we tested time-dependency within each age-class. The same steps were then applied to simplify the survival structure.

We started with an umbrella model including age-dependency on, at least, the four first age classes on the survival and recapture probabilities (here, defined as the transition between 'Trap-aware' state and 'Trap-Unaware' state), following GOF results. Based on previous knowledge of the ecology of the species, we expected to find additional structure in the survival and/or detection probability beyond four age classes. To consider the additional heterogeneity due to age and get a more parsimonious model, we started with 10 age classes (with all age > 10 pooled).

## Model with only sexed individuals

Supp. Table 5-1. **Model selection for recapture probability on the dataset including birds of known sex.** For simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation.

Model formulation on recapture rate	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>t.a(1) + a(2) + a(3) + t.a(4:10)</b>	<b>131</b>	<b>30283.92</b>	<b>11999.95</b>	<b>12001.42</b>
t.a(1) + a(2) + a(3) + a(4:10)	115	30377.62	12004.27	12005.40
t.a(1) + t.a(2) + a(3) + a(4:10)	140	30258.49	12008.09	12009.77
a(1) + a(2) + a(3) + t.a(4:10)	122	30352.27	12008.44	12009.72
t.a(1) + a(2) + t.a(3) + t.a(4:10)	140	30267.12	12011.44	12013.12
a(1_3, 4:10)	106	30445.95	12012.75	12013.72
t.a(1_4, 5:10)	148	30242.72	12017.98	12019.86
t.a(1) + t.a(2) + t.a(3) + a(4:10)	133	30336.84	12024.46	12025.98
a(1) + t.a(2) + t.a(3) + t.a(4:10)	140	30311.63	12028.69	12030.37
t.a(1_4, 5:10)	157	30235.32	12033.11	12035.23
t.a(1_5, 6:10)	166	30226.83	12047.82	12050.19
t.a(1_6, 7:10)	175	30219.02	12062.79	12065.42
t.a(1_3, 3:10)	139	30464.06	12085.77	12087.43
t.a	202	30201.67	12110.07	12113.58

Supp. Table 5-2. **Model selection for survival probability on the dataset including birds of known sex.** For simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>a(1) + a(2) + a(3) + a(4:10)</b>	<b>34</b>	<b>30437.70</b>	<b>11865.55</b>	<b>11865.66</b>
t.a(1) + a(2) + a(3) + a(4:10)	43	30409.37	11872.57	11872.73
t.a(1) + a(2) + a(3) + t.a(4:10)	59	30357.84	11884.60	11884.90
t.a(1) + t.a(2) + a(3) + t.a(4:10)	68	30346.10	11898.05	11898.45
t.a(1) + a(2) + t.a(3) + t.a(4:10)	68	30350.91	11899.91	11900.31
t.a(1) + t.a(2) + t.a(3) + a(4:10)	61	30390.64	11901.31	11901.64
t.a(1_3, 4:10)	77	30339.14	11913.35	11913.86
t.a(1_4, 5:10)	86	30330.17	11927.88	11928.51
t.a(1_5, 6:10)	95	30317.16	11940.83	11941.61
t.a(1_6, 7:10)	104	30311.87	11956.78	11957.71
t.a	131	30283.92	11999.95	12001.42

Supp. Table 5-3. **Model selection for the effect of sex and individual covariates on survival rate at age 1 on the dataset including birds of known sex.** The influence of individual covariates is only tested on the survival of the juvenile class. Structure of age- and time-dependent recapture probabilities and survival rates are the best found in Supp. Table 5-1 and Supp. Table 5-2. BC and BC<sub>log</sub>: Individual body condition index and individual log-transformed body condition index. SSI and SSI<sub>log</sub>: Individual structural size index and lag-transformed individual structural size index.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>BC<sub>log</sub></b>	<b>35</b>	<b>30421.67</b>	<b>11861.34</b>	<b>11861.45</b>
BC <sub>log</sub> + sex	36	30416.70	11861.41	11861.53
BC <sub>log</sub> x sex	37	30415.84	11863.09	11863.21
BC	35	30426.23	11863.11	11863.22
BC x sex	37	30420.97	11865.07	11865.19
Reference model	34	30437.70	11865.56	11865.66
sex	35	30432.62	11865.59	11865.70
sex x SSI <sub>log</sub>	37	30427.65	11867.66	11867.78
sex x SSI	37	30428.00	11867.80	11867.92

Full dataset (Crozet)

Supp. Table 5-4. **Model selection for recapture probability on the full dataset (Crozet).** For simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation.

Model formulation on recapture rate	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>t.a(1) +a(2) + a(3) + t.a(4:10)</b>	<b>230</b>	<b>56942.33</b>	<b>23146.18</b>	<b>23148.41</b>
t.a(1) +a(2) + a(3) + a(4:10)	211	57054.50	23152.87	23154.75
t.a(1) +t.a(2) + a(3) + t.a(4:10)	250	56878.87	23160.90	23163.53
t.a(1_3, 4:10)	268	56834.43	23179.20	23182.23
t.a(1_4, 5:10)	286	57024.42	23290.89	23294.34
a(1) +a(2) + a(3) + t.a(4:10)	209	57499.15	23326.02	23327.86
t.a	361	56757.57	23334.57	23340.07

Supp. Table 5-5. **Model selection for survival probability on the full dataset (Crozet).** For simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>t.a(1) +a(2) + a(3) + a(4:10)</b>	<b>71</b>	<b>57186.28</b>	<b>22925.37</b>	<b>22925.59</b>
a(1) +a(2) + a(3) + t.a(4:10)	69	57236.61	22941.43	22941.63
t.a(1) +t.a(2) + a(3) + t.a(4:10)	111	57040.25	22947.19	22947.72
t.a(1) +a(2) + t.a(3) + t.a(4:10)	110	57048.47	22948.47	22948.99
a(1_3, 4:10)	50	57351.07	22949.03	22949.14
t.a(1) +a(2) + a(3) + t.a(4:10)	90	57173.49	22958.28	22958.62
t.a(1_3, 4:10)	131	57022.86	22980.27	22980.99
t.a(1) +t.a(2) + t.a(3) + a(4:10)	112	57139.53	22988.75	22989.28
t.a(1_4, 5:10)	150	57007.87	23012.30	23013.24
t.a(1_5, 6:10)	168	56986.31	23039.71	23040.90
a(1) +t.a(2) + t.a(3) + t.a(4:10)	110	57280.16	23040.78	23041.29
t.a(1_6, 7:10)	185	56974.16	23068.87	23070.31
t.a	230	56942.33	23146.18	23148.41

Supp. Table 5-6. **Model selection for the effect individual covariates on survival rate at age 1 on the full dataset (Crozet).** The influence of individual covariates is only tested on the survival of the juvenile class. A linear trend in juvenile survival throughout the study and up to 2015 is also tested. Structure of age- and time-dependent recapture probabilities and survival rates are the best found in Supp. Table 5-4 and Supp. Table 5-5.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>BC<sub>log</sub> + t</b>	<b>72</b>	<b>57144.54</b>	<b>22910.75</b>	<b>22910.97</b>
BC + t	72	57153.43	22914.29	22914.51
t.a(1) + a(2) + a(3) + a(4:10) (time-dependant)	71	57186.28	22925.38	22925.59
Trend to 2015	51	57302.03	22931.49	22931.61
<b>BC<sub>log</sub></b>	<b>51</b>	<b>57305.99</b>	<b>22933.07</b>	<b>22933.18</b>
BC	51	57314.75	22936.56	22936.67
a(1_3, 4:10) (time-constant)	50	57351.07	22949.03	22949.14
Trend	51	57367.50	22957.58	22957.69

Supp. Table 5-7. **Model selection for the effect of annual covariates on survival rate at age 1 on the full dataset (Crozet).** The influence of covariates is only tested on the survival of the juvenile class and with the additive effect of  $BC_{log}$ . Structure of age- and time-dependent recapture probabilities and survival rates are the best found in Supp. Table 5-4 and Supp. Table 5-5.  $BC_{log}$ : Individual log-transformed body condition index,  $SSI_{cohort}$ : Mean SSI of the cohort, Storm: Storm track probability index,  $SAM_y$ ,  $SAM_{y-1}$  and  $SAM_{y-2}$ : SAM indices computed on the fledging year, one year before and two years before, respectively. K: number of parameters.  $MLD_{winter}$ : mixed layer depth in winter.  $MLD_{summer}$ : mixed layer depth in summer. BS and  $BS_{y-1}$ : Colony mean breeding success estimated for the fledging season and for the previous season, respectively.  $FD_{cohort}$ : Median fledging date of the cohort.  $SST_{winter}$ : Sea surface temperature in winter.  $SST_{summer}$ : Sea surface temperature in summer. Isoth5: Latitude of the isotherm 5°C at the longitude of Crozet during summer.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc	%Dev <sub>explained</sub>
$BC_{log} + SSI_{cohort} + Storm + SAM_y$	54	57229,76	22908,70	22908,82	0,472
<b><math>BC_{log} + SSI_{cohort} + Storm</math></b>	<b>53</b>	<b>57235,75</b>	<b>22909,09</b>	<b>22909,21</b>	<b>0,435</b>
$BC_{log} + t$ (time-dependant)	72	57144,54	22910,74	22910,96	1
$BC_{log} + SSI_{cohort} + SAM_y$	53	57245,59	22913,01	22913,13	0,374
$BC_{log} + storm + SAM_y$	53	57256,47	22917,34	22917,46	0,307
$BC_{log} + SAM_y$	52	57263,20	22918,02	22918,13	0,265
$BC_{log} + Storm$	52	57266,89	22919,49	22919,61	0,242
$BC_{log} + SSI_{cohort}$	52	57267,96	22919,92	22920,03	0,236
$BC_{log} + FD_{cohort}$	52	57282,25	22925,61	22925,73	0,147
$BC_{log} + SAM_{y-2}$	52	57282,96	22925,89	22926,01	0,143
$BC_{log} + BS_y + (BS_y)^2$	53	57280,91	22927,07	22927,19	0,155
$BC_{log} + MLD_{winter}$	52	57292,79	22929,81	22929,92	0,0817
$BC_{log} + BS$	52	57300,73	22932,97	22933,09	0,0326
$BC_{log}$ (time-constant)	51	57305,99	22933,07	22933,18	0
$BC_{log} + SAM_{y-1}$	52	57302,41	22933,64	22933,76	0,0222
$BC_{log} + BC_{cohort}$	52	57303,80	22934,19	22934,31	0,0136
$BC_{log} + BS_{y-1}$	52	57304,20	22934,36	22934,47	0,0111
$BC_{log} + BS_y + (BS_y)^2$	53	57300,00	22934,68	22934,80	0,0371
$BC_{log} + MLD_{summer}$	52	57305,21	22934,76	22934,87	0,00481
$BC_{log} + SST_{winter}$	52	57305,84	22935,01	22935,12	0,000946
$BC_{log} + SST_{summer}$	52	57305,97	22935,06	22935,17	0,000147
$BC_{log} + Isoth5$	52	57305,98	22935,07	22935,18	0,0000526



## Kerguelen dataset

Supp. Table 5-8. **Model selection for recapture probability on Kerguelen dataset.** For simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation.

Model formulation on recapture probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>a(1) +a(2) + a(3) +t.a(4:10)</b>	<b>44</b>	<b>7629.6452</b>	<b>7717.6452</b>	<b>7718.4056</b>
a(1) +a(2) + t.a(3) +t.a(4:10)	49	7619.7275	7717.7275	7718.6692
a(1_3, 4:10)	40	7639.4648	7719.4648	7720.0941
a(1) +t.a(2) + t.a(3) +t.a(4:10)	55	7610.4552	7720.4552	7721.6405
t.a(1_3, 4:10)	58	7605.3486	7721.3486	7722.6663
t.a(1_5, 6:10)	63	7595.5241	7721.5241	7723.0781
t.a(1_4, 5:10)	61	7599.8426	7721.8426	7723.2998
t.a(1) + a(2) + t.a(3) +t.a(4:10)	55	7612.5478	7722.5478	7723.7331
t.a	64	7595.2727	7723.2727	7724.8764
t.a(1_6, 7:10)	64	7595.2727	7723.2727	7724.8764
t.a(1) +t.a(2) + a(3) +t.a(4:10)	55	7614.6352	7724.6352	7725.8205
t.a(1) +t.a(2) + t.a(3) +a(4:10)	55	7615.2072	7725.2072	7726.3925
t.a(1_2, 3:10)	54	7626.8413	7734.8413	7735.9841
t.a(1, 2:10)	49	7650.9505	7748.9505	7749.8923

Supp. Table 5-9. **Model selection for survival probability on the Kerguelen dataset.** For simplicity, we used the GEPAT phrases from E-SURGE to indicate model formulation.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
<b>t.a(1) +a(2) + a(3) +a(4:10)</b>	<b>15</b>	<b>7661.4907</b>	<b>7691.4907</b>	<b>7691.5824</b>
t.a(1) +t.a(2) + a(3) +t.a(4:10)	25	7650.8622	7700.8622	7701.1109
a(1_3, 4:10)	9	7683.2604	7701.2604	7701.2948
t.a(1) +a(2) + t.a(3) +t.a(4:10)	24	7653.5402	7701.5402	7701.7697
t.a(1) +t.a(2) + t.a(3) +a(4:10)	26	7649.8007	7701.8007	7702.0693
t.a(1_3, 4:10)	30	7646.4378	7706.4378	7706.7939
t.a(1_2, 3:10)	25	7659.4635	7709.4635	7709.7122
t.a(1_4, 5:10)	34	7642.5215	7710.5215	7710.9776
a(1) +t.a(2) + t.a(3) +t.a(4:10)	24	7662.8625	7710.8625	7711.0921
t.a(1_5, 6:10)	37	7640.6198	7714.6198	7715.159
t.a	44	7629.6452	7717.6452	7718.4056

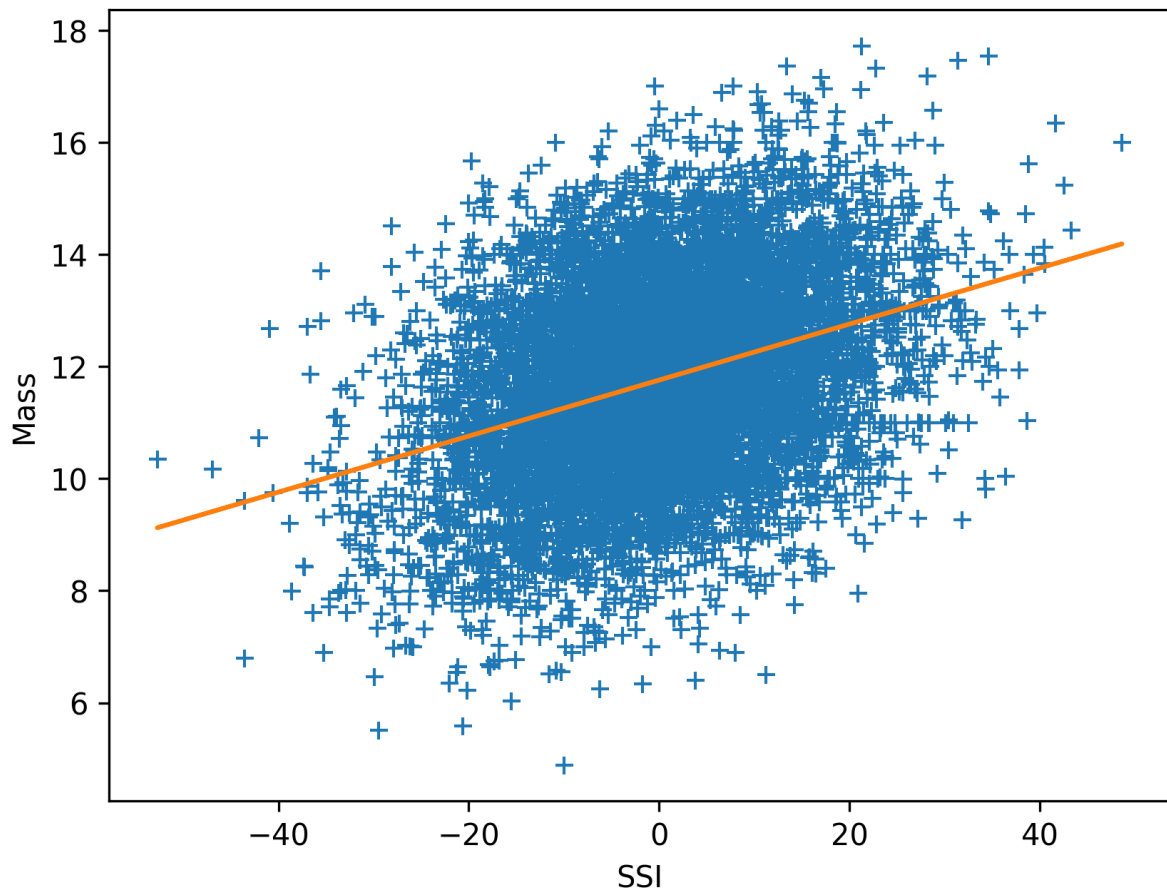
Supp. Table 5-10. **Model selection for the effect individual covariates on survival rate at age 1 on the Kerguelen dataset.** The influence of individual covariates is only tested on the survival of the juvenile class. A linear trend in juvenile survival throughout the study was also tested. Structure of age- and time-dependent recapture probabilities and survival rates are the best found in Supp. Table 5-8 and Supp. Table 5-9.  $BC_{log}$ : Individual log-transformed body condition index

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc
$BC_{log} + t$	16	7652.8941	7684.8941	7684.998
t.a(1) +a(2) + a(3) +a(4:10)	15	7661.4907	7691.4907	7691.5824
$BC_{log}$ (time-constant)	10	7676.4672	7696.4672	7696.5091
a(1) +a(2) + a(3) +a(4:10)	9	7683.2604	7701.2604	7701.2948
Trend	10	7681.9277	7701.9277	7701.9697

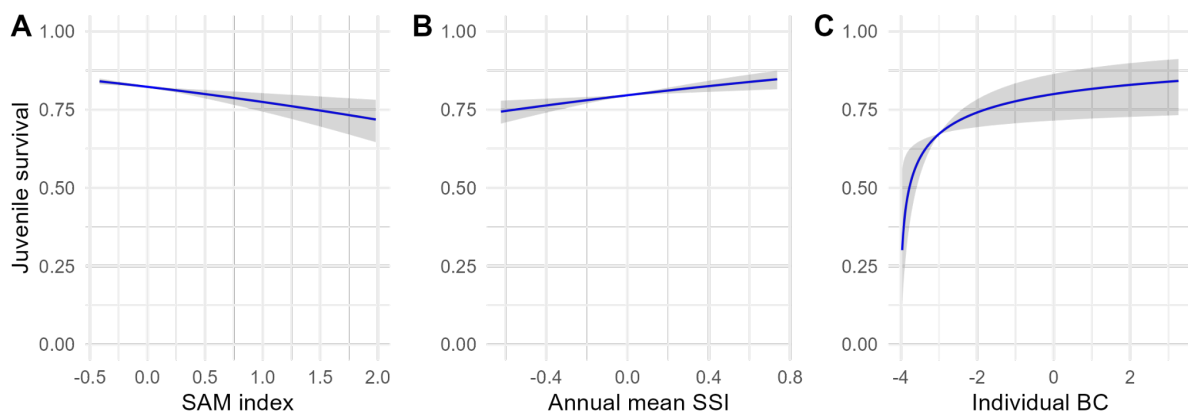
Supp. Table 5-11. **Model selection for the effect of annual covariates on survival rate at age 1 on the Kerguelen dataset.** The influence of covariates is only tested on the survival of the juvenile class and with the additive effect of  $BC_{log}$ . Structure of age- and time-dependent recapture probabilities and survival rates are the best found in Supp. Table 5-8 and Supp. Table 5-9.  $BC_{log}$ : Individual log-transformed body condition index,  $SSI_{cohort}$ : Mean SSI of the cohort, Storm: Storm track probability index,  $SAM_y$ : SAM indices computed during the fledging year.

Model formulation on survival probability	k	Deviance	QAIC	QAICc	%Dev <sub>explained</sub>
$BC_{log} + t$	16	7652,89	7684,89	7685,00	1
$BC_{log} + SSI_{cohort}$	11	7674,03	7696,03	7696,08	0,103
$BC_{log}$	10	7676,47	7696,47	7696,51	0
$BC_{log} + SAM_y$	11	7675,29	7697,29	7697,34	0,050
$BC_{log} + Storm$	11	7676,28	7698,28	7698,33	0,00805

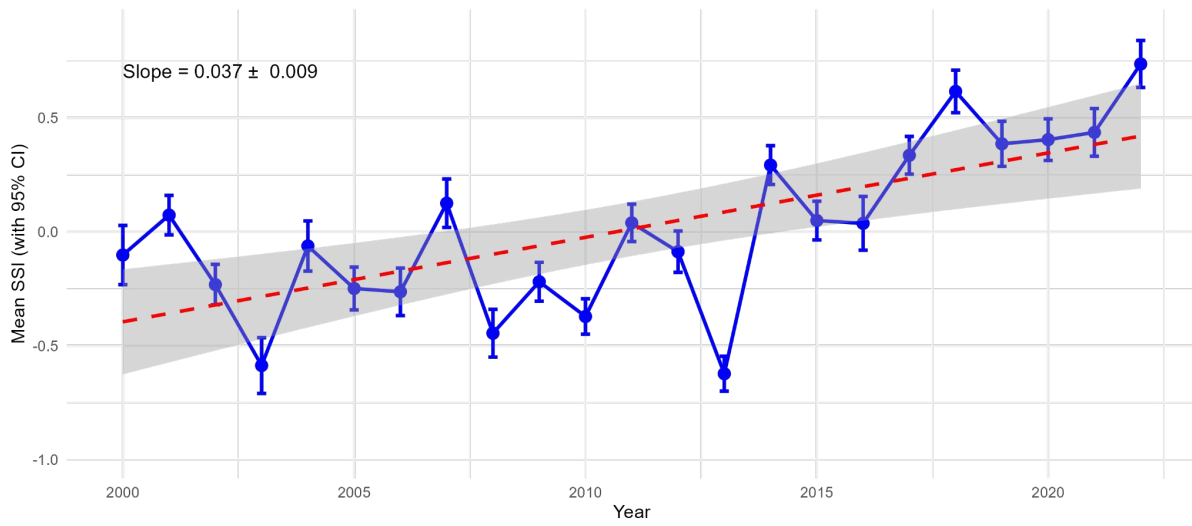
Supplement C. Supplementary figures



Supp. Figure 5-1. Linear regression between the mass and the structural size index (SSI) of king penguins at the start of their moult preceding their fledging. The residuals between the points and the linear curve correspond to the values of the individual body condition (BC) index.



Supp. Figure 5-2. Juvenile survival probability of Crozet birds as a function of (A) Southern Annular Mode (SAM) index, (B) annual mean colony structural size index (SSI), and (C) individual body condition (BC). The relationships are derived from parameter estimates provided by E-surge for the model containing the three covariates and are back-transformed from the logit scale. The relationships are represented independently by keeping the other covariates at their mean value. Grey areas represent the 95% confidence intervals of the slope estimates.



*Supp. Figure 5-3. Mean cohort structural size index preceding fledging between 2000 and 2022 in the Crozet king penguin population.*

## Chapitre 6. Synthèse et discussion générale





Dans ce chapitre, je propose une synthèse approfondie des connaissances acquises au cours de ce doctorat concernant l'écologie du manchot royal et des populations étudiées, en les replaçant dans un contexte plus large. La première partie se concentre sur la synthèse des nouvelles estimations de traits d'histoire de vie du manchot royal dans le but d'étendre et/ou de rectifier les connaissances actuelles sur l'espèce. La deuxième partie examine en détail la variabilité de ces traits au cours des 25 dernières années, en relation avec les fluctuations de l'environnement. Elle offre aussi des perspectives sur l'avenir de ces conditions et du manchot royal. Enfin, la dernière partie discute des limites des résultats obtenus et propose des perspectives pour les recherches futures, tout en intégrant une synthèse des études préliminaires et en cours sur la démographie de l'espèce.

## 6.1. Des nouvelles connaissances sur l'écologie du manchot royal

### 6.1.a. Estimations des traits démographiques et d'histoire de vie grâce à l'apprentissage profond

La méthodologie développée au cours du doctorat, et présentée dans le Chapitre 3, a permis d'analyser des jeux de données collectés depuis 1998 à Crozet. Les estimations des traits vitaux de l'espèce, jusqu'alors basées sur des oiseaux bagués (et donc biaisées, Gauthier-Clerc et al., 2004; Saraux et al., 2011) ou sur de courtes séries temporelles et de faibles tailles d'échantillons, ont pu être réalisées avec fiabilité et efficacité (Bardon et al., 2023).

Basée sur l'apprentissage profond, *RFIDeep* permet la classification des saisons de reproduction, la détermination de la date du début de reproduction et le sexage comportemental des manchots royaux à partir de leurs détections en entrée et sortie de la colonie. La fiabilité et la précision des paramètres obtenus ont pu être vérifiées grâce aux différents contrôles de qualité de la classification, par test et validation des classifications mais également par visualisation du processus de classification.

Avant le développement de *RFIDeep*, les cycles de reproduction des oiseaux pucés étaient déterminés manuellement par des personnes formées à partir d'observations de terrain et/ou en s'entraînant sur des individus déjà cyclés (voir section *Materials and Methods* du Chapitre 3). Les biais d'observateurs étaient inévitables au vu de la quantité de données à examiner, un seul observateur ne pouvant bien évidemment pas classifier le jeu de données complet.

Grâce à *RFIDeep*, près de 80 000 cycles de reproduction ont pu être classifiés de façon standardisée, et donc non biaisée entre observateurs et dans le temps, de 1998 à 2023. Ce jeu de données

exceptionnel nous offre maintenant l'opportunité d'estimer, de manière très précise et au cours du temps, les paramètres de reproduction et d'histoire de vie de cette population.

En premier lieu, nous pouvons estimer un succès reproducteur annuel moyen de  $40,5 \pm 10,5$  % pour des individus considérés sexuellement matures et expérimentés (âge > 9 ans, Chapitre 4). Cette estimation, plus haute que celle estimée auparavant à l'échelle des colonies de l'île de la Possession de l'archipel de Crozet (30,6 % sur la période 1986 à 1989 ; Weimerskirch et al., 1992) et sur les oiseaux bagués (22 % sur la période 1991 à 1993; Jiguet and Jouventin, 1999), est proche de celle fournie par (Saraux et al., 2011a), à partir d'un échantillon de 50 individus non bagués (44 % sur la période 1998 à 2010) (voir Tableau 2-1). Grâce à l'analyse de l'ensemble du jeu de données, nous avons également pu estimer le succès reproducteur âge-spécifique pour chaque cohorte (Figure 6-1), des données qui nous seront nécessaires ensuite à la construction des matrices de population pour estimer les taux de croissance de la population et projeter les trajectoires démographiques en fonction des conditions environnementales (voir Section 6.3.b).

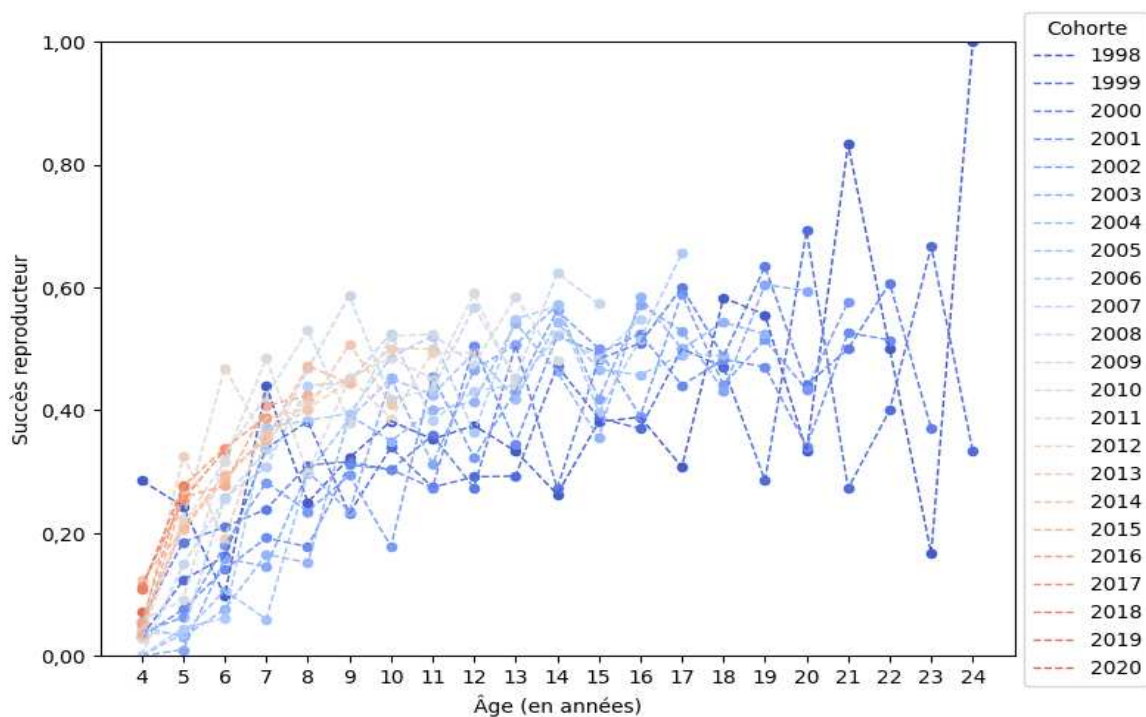


Figure 6-1. Succès reproducteur âge-spécifique pour chaque cohorte estimé à partir de la classification générée par **RFIDeep**. Les taux de succès reproducteur sont définis comme la fraction du nombre d'individus en succès sur le nombre d'individus reproducteurs de chaque cohorte et dans chaque classe d'âge.



L'analyse des données de détection par *RFIDeep* nous permet d'estimer un âge de première reproduction avec succès de 4 ans (Figure 6-1). L'âge de première reproduction, calculé à partir des oiseaux nés avant 2011, est en moyenne à  $5,16 \pm 1,46$  ans, ce qui est plus tôt que l'estimation donnée par Weimerskirch *et al.* (1992) sur les cohortes d'oiseaux bagués de 1975 à 1978 de la colonie de la Baie du Marin ( $5,9 \pm 1,5$  ans). La première reproduction en succès arrive, quant à elle, en moyenne à  $7,72 \pm 2,19$  ans. Nos résultats montrent aussi une très forte variabilité entre et au sein des cohortes. Cette forte variance inter-cohorte semble augmenter après 20 ans, mais le jeu de données, et notamment la taille d'échantillon après 15 ans, reste encore trop faible pour pouvoir réaliser des analyses robustes sur les processus de sénescence. L'espèce suit-elle la théorie de l'investissement terminal invoquée par Williams (1966) ou Heidinger *et al.* (2006) selon laquelle il est plus optimal pour un organisme d'investir davantage dans sa reproduction au fur et à mesure qu'il vieillit, ou montre-t-elle des signes de sénescence reproductive (McNamara *et al.*, 2009), qui contraignent les individus à investir moins dans la reproduction avec l'âge ? Alors que certaines espèces, comme le pétrel des neiges *Pagodroma nivea* (Berman *et al.*, 2009), ne présentent pas ou peu de signes de sénescence reproductive, un déclin du succès reproducteur a été observé chez le manchot pygmée *Eudyptes minor* (Saraux and Chiaradia, 2022), l'albatros hurleur *Diomedea exulans* (Pardo *et al.*, 2013), ou encore le fulmar antarctique *Fulmarus glacialis* (Berman *et al.*, 2009). Certaines de nos cohortes de manchots royaux présentent un déclin du succès reproducteur à partir de 20 ans (Figure 6-1), mais si elle existe, cette tendance et ces signes de sénescence reproductive ne pourront être validés que dans une dizaine d'années. Une analyse à l'échelle individuelle de possibles changements des performances de reproduction chez nos oiseaux âgés permettra à terme de tester l'existence de cet investissement terminal. La longévité du manchot royal dans la nature est d'au moins de 34 ans<sup>18</sup>. Notre jeu de données n'est donc pas encore suffisamment long pour détecter de façon robuste ces patrons de sénescence, même si des analyses préliminaires, intégrant les adultes d'âge inconnu marqués dès le début des années 1990, nous permettront d'examiner de possibles phénomènes de vieillissement (Müller *et al.*, 2004).

---

<sup>18</sup> Le manchot royal le plus âgé de notre base de données est une femelle marquée électroniquement en 1991 à l'âge adulte (> 4 ans) et détectée pour la dernière fois en août 2021. Des individus marqués poussins en 1998 sont toujours actifs en 2024, i.e. âgés de 27 ans.

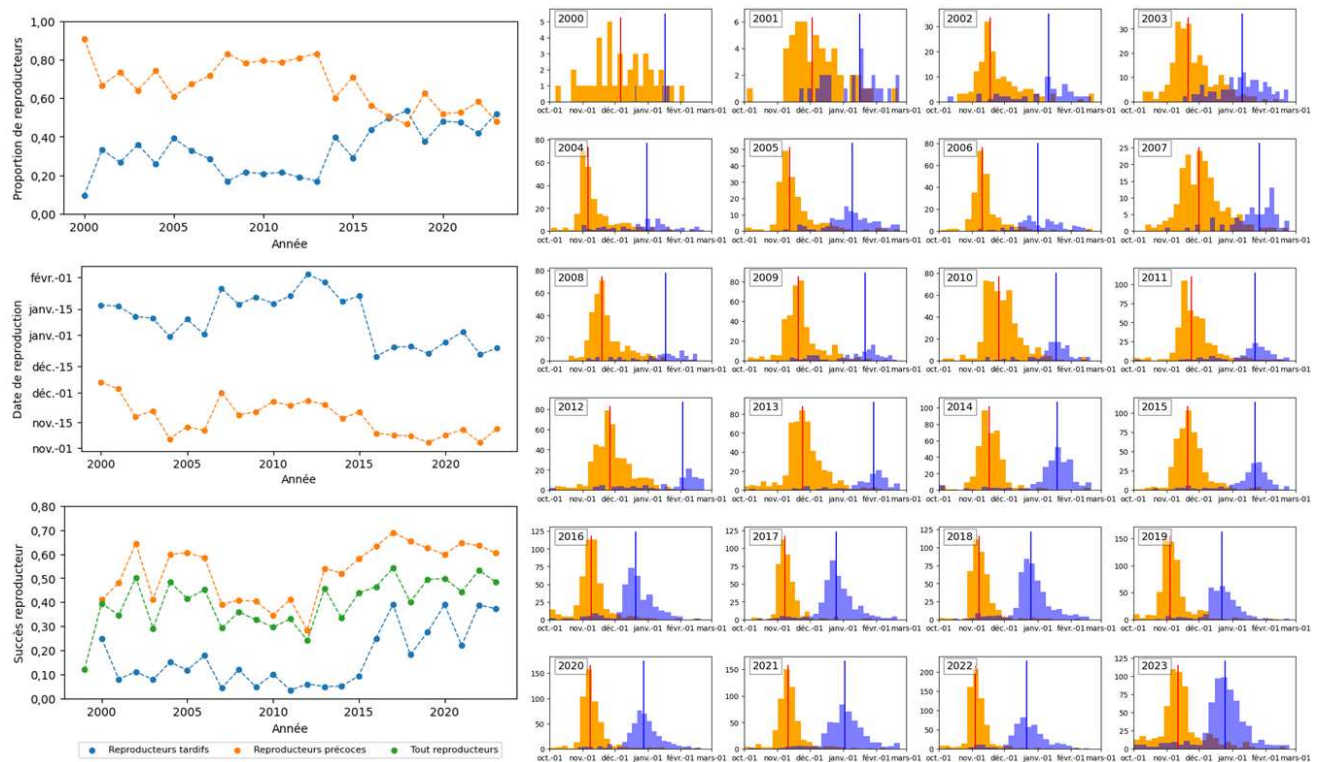


Figure 6-2. Synthèse des résultats de phénologie et succès de reproduction chez le manchot royal en fonction de son statut précoce ou tardif. À gauche (de haut en bas), sont donnés la proportion annuelle de reproducteurs précoces (orange) et tardifs (bleu), la date de reproduction médiane annuelle des individus âgés de 9 ans et plus, et le succès reproducteur annuel des individus en reproduction précoce, tardive et toutes confondues (en vert). À droite, les histogrammes indiquent les dates de reproduction des individus âgés d'au moins 9 ans selon leur statut.

Le cycle de reproduction du manchot royal dure 12 à 14 mois (Barrat, 1976; Stonehouse, 1960), ainsi un individu se reproduisant avec succès une année donnée et ne pouvant donc pas initier une reproduction précoce l'année suivante, est considéré comme tardif. Or, il a longtemps été reporté que les cycles de reproduction tardifs étaient quasiment systématiquement voués à l'échec (Jiguet and Jouventin, 1999; Olsson, 1996) et que la succession de plus de deux reproductions en succès n'était pas possible chez le manchot royal (Weimerskirch et al., 1992b). Nos données contredisent ces hypothèses : le succès des reproductions tardives est effectivement inférieur à celui des reproductions précoces, mais il bien supérieur à 0 ( $16,6 \pm 11,7$  versus  $4,7 \pm 1,3$  % de Le Bohec *et al.* (2007) ; 1,6 % de Heezik *et al.* (1994) et 0 % selon Olsson (1996) et Weimerskirch *et al.* (1992) ; Figure 6-2). Ces dernières années, nous observons également plusieurs individus, principalement très expérimentés, capables de se reproduire en succès de manière annuelle (Figure 6-3). Le cycle de reproduction des manchots royaux a d'abord été considéré comme bisannuel par Barrat (1976) puis quasi-annuel par Weimerskirch *et al.* (1992) du fait de la capacité de certains individus à se reproduire en succès deux années sur trois. van Heezik *et al.* (1994) ont, quant à eux, suggéré que le cycle des manchots royaux avait évolué vers une reproduction annuelle (comme toutes les autres espèces de manchots), mais

qu'ils avaient été contraints d'adopter cette stratégie, qu'ils qualifient de '*less-than-annual*', en raison de changements défavorables d'accessibilité aux proies, notamment durant l'hiver. Jiguet et Jouventin (1999) et Jouventin et Mauget (1996) suggèrent également que, physiologiquement, le manchot royal est un reproducteur annuel, mais que sa reproduction n'a pas de périodicité régulière, annuelle ou bisannuelle, du fait de la variabilité des conditions environnementales. Les résultats de cette thèse soutiennent effectivement cette hypothèse. Ils montrent aussi que le cycle de reproduction des manchots royaux tendrait vers une reproduction annuelle dans le contexte des changements actuels de leur environnement.

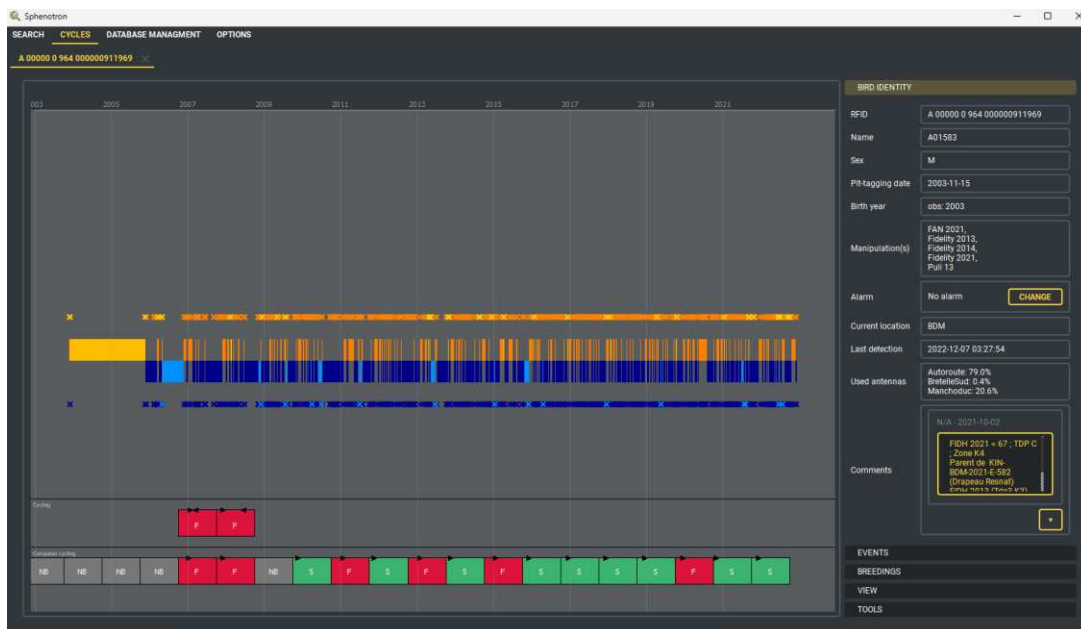


Figure 6-3. **Cycles de reproduction d'un manchot royal s'étant reproduit en succès 6 fois en 7 ans.** Visualisation graphique, depuis le Sphenotron, des schémas de présence-absence et de la classification des saisons de reproduction par RFIDeep d'un mâle manchot royal né en 2003 (voir Chapitre 2, Supplement A). En bas, les rectangles gris, rouges et verts indiquent les années sabbatiques, les cycles en échec et les cycles en succès, respectivement.

Un autre avantage de l'utilisation de *RFIDeep* réside dans la capacité à déterminer le sexe des oiseaux pucés à partir de l'analyse de leurs patrons de présence/absence en début d'incubation. Ce sexage automatique basé sur le comportement offre une manière standardisée et fiable de sexer des individus à moindre coût, contrairement au sexage moléculaire qui nécessite l'analyse génétique des échantillons sanguins. Cependant, ce sexage comportemental n'est possible que si les individus se reproduisent, et l'incertitude de la classification diminue à mesure que l'individu vieillit et se reproduit. Dès lors, il n'est pas possible d'estimer avec cette méthode les taux de survie sexe-spezifiques des classes d'âge immatures, voire jeunes reproducteurs. Le sexage comportemental est

couramment utilisé chez les oiseaux sans dimorphisme sexuel et il a été validé par des études comparatives avec le sexage génétique (Jodice et al., 2000; Redman et al., 2002). Ces travaux ont montré une très bonne précision de la méthode pour les mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* et les fous de bassan *Morus bassanus*, notamment lorsque les observations du comportement sex-spécifique étaient répétées, comme c'est le cas pour le manchot royal. Jodice *et al.* (2000) suggèrent que le sexage comportemental est principalement adapté en complément d'un sexage moléculaire, puisqu'il demande généralement un fort investissement d'observations visuelles et que les individus soient facilement identifiables et observables. Le suivi à long terme et continu de la colonie de manchot à Crozet, associé à la méthode automatique développée au cours de la thèse, répond à ces conditions pour fournir un sexage comportemental fiable. La méthode sera complétée par un sexage moléculaire pour les individus non observables (morts avant leur recrutement ou non-reproducteurs dans la zone d'étude). Dans tous cas, il sera nécessaire de s'assurer que la méthode de sexage ne biaise pas les résultats lorsque l'effet du sexe est testé : en testant une différence entre les sexes, elle-même utilisée par l'algorithme pour la classification, notre raisonnement pourrait devenir circulaire, comme cela a été reporté par Nisbet (2005).

### 6.1.b. La phénologie et le succès reproducteur

L'analyse des données obtenues à partir de *RFIDeep* (Chapitre 3) nous a permis de mesurer un avancement de la phénologie de reproduction de la colonie de manchots royaux de la Baie du Marin dans l'archipel de Crozet, ainsi qu'une augmentation du succès reproducteur de la population (Chapitre 4). Nous avons basé notre analyse sur des individus non contraints par leur reproduction précédente, c'est-à-dire des individus non reproducteurs ou en échec la saison précédente qui débutent une reproduction précoce, et l'effet de l'âge sur la date d'initiation de la reproduction a été examiné pour contrôler un effet potentiel du vieillissement moyen de la population suivie électroniquement (Chapitre 4, Supp. Figure 4-2, Supp. Figure 4-3).

Pour des individus considérés matures, c'est-à-dire ayant au minimum 9 ans, la date médiane du début de reproduction (définie comme le début de la première période sur la colonie au cours de laquelle les parades et copulations ont lieu) a été estimée au 17 novembre au cours de l'étude (au plus tard le 6 décembre en 1999 et au plus tôt le 4 novembre en 2021), avec un avancement moyen de 8 jours par décennie entre 1999 et 2023. Cette date moyenne est plus précoce que la phénologie reportée dans la littérature pour cette espèce, avec une date médiane au 4 décembre pour les individus précoces, bagués et suivis entre 1991 et 1993 sur une colonie de l'île Marion (Olsson, 1996). Des observations plus anciennes, réalisées par Weimerskirch *et al.* (1992) sur des oiseaux bagués

(mais dont le statut reproducteur de l'année précédente n'était pas connu) de la Baie du Marin dans l'archipel de Crozet, indiquent également des dates d'entrée en reproduction plus tardives, avec des dates médianes d'initiation le 28 décembre, 12 décembre et 2 janvier pour les saisons entre 1975/1976 et 1977/1978. Enfin, le premier pic de début de reproduction a été observé la première semaine de décembre sur l'île Marion en 1989/1990 (du Plessis et al., 1994) en Géorgie du Sud en 1953/1954 (Stonehouse, 1960), et sur l'île Heard en 1987/1988 (Van Den Hoff and Copley, 1993). Il semble ainsi que les pics de début de reproduction que nous avons pu observer ces dernières années au cours du mois de novembre soient inédits dans l'histoire récente des populations de manchots royaux.

Parallèlement à cet avancement de la phénologie des manchots en reproduction précoce, nous observons un succès reproducteur élevé tout au long de l'étude, avec une moyenne de  $51,3 \pm 13,8 \%$ , ainsi qu'une augmentation rapide de près de 1 % par jour d'avancement de la phénologie (pente =  $0,97 \pm 0,16 \%$  par jour,  $p \ll 0,001$ ).

Des analyses complémentaires montrent également que la phénologie des reproducteurs tardifs est fortement corrélée à celle des reproducteurs précoces (Pearson correlation coefficient  $r = 0,835$  ; Figure 6-2). L'avancement de la phénologie des reproducteurs tardifs (pente =  $-0,92 \pm 0,36$  jour/an,  $p = 0,016$ ) est également corrélé à leur succès reproducteur (pente =  $-0,73 \pm 0,1 \%$  par jour,  $p \ll 0,001$ ). L'avancement global de la phénologie de la reproduction de la population de Crozet semble donc avoir profité à l'ensemble des reproducteurs, avec un effet particulièrement positif pour les reproducteurs tardifs puisque leur succès reproducteur oscillait autour de  $\sim 10 \%$  jusqu'en 2015 pour atteindre les  $\sim 30 \%$  après 2016 (Figure 6-2). On remarque également que la proportion de reproducteurs tardifs tend à augmenter ces dernières années (Figure 6-2), parallèlement à une augmentation du succès reproducteur moyen associé à l'avancement de la phénologie (voir Chapitre 4).

Ces résultats suggèrent que l'avancement de la reproduction, au cours des 25 dernières années, optimiserait la fenêtre temporelle de nourrissage et de croissance intensifs des poussins, leur permettant d'atteindre une bonne condition corporelle avant leur jeûne hivernal. Il s'agit, en effet, d'une étape critique pour les poussins, dont la survie hivernale a été corrélée à leur condition corporelle avant l'hiver à Crozet (Stier et al., 2014; Weimerskirch et al., 1992b), à Kerguelen (Brisson-Curadeau et al., 2023b) et en Géorgie du Sud (Stonehouse, 1960). Les besoins énergétiques des poussins augmentent pendant les premiers mois de sa vie, à mesure que celui-ci grandit, et ceux-ci sont assouvis par une augmentation de la quantité de nourriture rapportée par les adultes (Hindell, 1988), permettant aux poussins de constituer des réserves suffisantes pour survivre à l'hiver. En avançant l'initiation de la reproduction, les contraintes temporelles liées à cette période critique pré-

hivernale peuvent être relaxées, laissant plus de temps aux adultes pour rapporter une quantité suffisante de nourriture avant la période hivernale aux ressources limitées.

Une étude menée sur les albatros hurleurs de l'île Marion a mis en évidence une phénologie de reproduction de la population de cette île comparable à celle de Crozet et Kerguelen, mais plus tardive que celle des populations plus au sud de Géorgie du Sud (Jones et al., 2017). Les auteurs suggèrent que cette différence latitudinale pourrait être une adaptation locale permettant aux poussins de grandir et d'accumuler suffisamment de réserves avant les conditions hivernales plus difficiles en Géorgie du Sud. Comme sur cette espèce, la durée de croissance des manchots royaux avant les conditions particulièrement difficiles de l'hiver pourrait être déterminante pour les chances de survie des poussins, et ainsi expliquer l'effet bénéfique d'un avancement de la phénologie.

Un avancement de la phénologie a également été observé chez les gorfous de Schlegel *Eudyptes schlegeli* (Hindell et al., 2012) ou encore chez les manchots pygmées (Cullen et al., 2009). Chez ces derniers, l'avancement a également été associé à une augmentation de la production de poussins. Une plus longue saison de reproduction laisserait plus de temps à cette espèce pour réaliser une seconde couvée ou une couvée de remplacement en cas d'échec de la première.

Au-delà des écosystèmes polaires, la relation positive entre l'avancement de la phénologie et l'augmentation du succès reproducteur est observée chez de nombreuses espèces d'oiseaux, telles que le gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* (Lamers et al., 2023; Tomotani et al., 2018), la rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus* (Dyrz and Czyż, 2018) ou la cigogne blanche *Ciconia ciconia* (Vergara et al., 2007). L'étude de translocation, menée par Lamers *et al.* (2023) sur le gobemouche noir, met en évidence qu'une population en Europe du Nord n'optimise cependant pas encore sa phénologie de reproduction, en dépit d'un fort bénéfice à se reproduire plus tôt et un avancement significatif de la phénologie entre 1971 et 2020. Comme chez ces populations, les manchots royaux de Crozet pourraient ne pas encore avoir optimisé leur saison de reproduction dans le contexte des conditions favorables actuelles, et ils pourraient continuer à bénéficier d'un avancement de leur phénologie.

Cependant, la synchronisation des besoins énergétiques liés à la croissance du poussin et l'accessibilité aux proies reste essentielle chez les oiseaux (Perrins, 1970). Un avancement rapide de la phénologie chez les manchots royaux pourrait devenir un facteur limitant pour le succès reproducteur, car la période de croissance du poussin pourrait ne plus être synchronisée avec l'abondance et la proximité des ressources alimentaires. Nous n'observons pas encore de conséquences d'un possible *mismatch* à l'échelle de la population, ce qui suggère que la phénologie des manchots reste, pour le moment, synchronisée avec une abondance maximale de myctophidés

au niveau du front polaire. Aussi, comme cela a déjà été montré chez les cormorans huppés *Phalacrocorax aristotelis*, un *mismatch* trophique n'a pas toujours de conséquences délétères sur la valeur sélective des individus, bien que la phénologie reste, en général, un déterminant majeur du succès reproducteur (Keogan et al., 2021). Une analyse plus détaillée des comportements des manchots royaux lors de la reproduction, par exemple sur les durées passées sur la colonie et en mer, pourrait nous aider à tester l'existence d'une désynchronisation avec leurs proies, comme cela a été montré chez le guillemot de Troïl *Uria aalge* qui passent moins de temps sur la colonie et qui augmentent leur effort de recherche alimentaire en cas de *mismatch* (Regular et al., 2014).

Plusieurs questions restent encore en suspens sur les causes et les conséquences de cet avancement de la phénologie chez le manchot royal, et nos jeux de données nous aideront certainement à élucider ces mécanismes qui dirigent la phénologie et le succès reproducteur du manchot royal. Par exemple, les oiseaux sont-ils simplement contraints par les conditions environnementales lors de leur mue annuelle (incluant leurs voyages pré et post-mue) qui serait plus précoce et plus rapide dans des conditions favorables et entraînerait une initiation plus précoce de la reproduction ? Ou encore, dans un contexte des changements globaux très rapides, les oiseaux seront-ils capables de prédire efficacement un avancement de la disponibilité en ressources grâce à des indices environnementaux et ainsi d'ajuster la date d'initiation de leur reproduction ? Nous prévoyons de travailler sur des analyses individu-centrées qui devraient nous permettre de détecter de possibles effets négatifs d'une reproduction trop précoce, ou encore de mettre en évidence l'importance de la période pré-reproduction.

### 6.1.c. La survie

Ce doctorat offre les premières estimations robustes de la survie juvénile (probabilité de survie à l'âge de 2 ans, définie entre le premier départ en mer à l'âge de 1 an et le premier retour à la colonie au cours de l'été austral suivant) chez les manchots royaux des archipels de Crozet et de Kerguelen :  $79,5 \pm 3,7$  % entre 1999 et 2022 pour la population de Crozet et  $75,8 \pm 4,1$  % entre 2015 et 2022 pour la population de Kerguelen (Chapitre 5). La différence entre ces deux estimations pourrait potentiellement être due à un biais méthodologique. En effet, la taille de la colonie de Ratmanoff à Kerguelen étant élevée (environ 2,2 km de long pour 90 000 couples reproducteurs ; Barbraud et al., 2020), une partie des juvéniles pourraient avoir dispersé localement dans une autre partie de la colonie, et notre réseau d'antennes RFID ne permettrait pas de les détecter malgré leur retour sur leur colonie de naissance. La différence entre l'estimation de la survie apparente estimée par le modèle CMR et la survie réelle serait donc plus grande pour la population de Kerguelen que pour celle

de Crozet. Cependant, nous ne pouvons pas exclure que cette différence soit aussi liée aux conditions environnementales très différentes autour de Crozet et de Kerguelen (Brisson-Curadeau et al., 2023b).

Les probabilités de survie juvénile que nous obtenons sont plus élevées que celles estimées précédemment à partir d'oiseaux bagués. Weimerskirch *et al.* (1992) estiment la survie juvénile à 40,3 %, 49,4 % et 50,1 % pour trois cohortes de 1969 à 1971, à partir des taux de retour et sous l'hypothèse que la survie dès 2 ans est égale ou équivalente à celle des adultes. Les taux de retour d'individus non bagués ont déjà été estimés sur la même population de manchots royaux que dans notre étude, entre 1999 et 2005, et montrent une valeur proche de 77 %, variant entre 68 et 87 % (Saraux et al., 2011b). Cette étude ne permet cependant pas de distinguer la mortalité survenant la première année de celle des années suivantes : parmi tous les oiseaux revus après leur premier départ en mer, seuls 37 % furent détectés l'été suivant. Ces taux de retour demeurent cohérents avec les estimations de notre étude, mais montrent un effet du sexe (les mâles ayant un plus fort taux de retour) que nous n'observons pas dans l'estimation de la survie entre 1 et 2 ans. Des analyses complémentaires des différences sexe-spécifiques, notamment sur les taux de dispersion et sur la survie après 2 ans, devraient nous permettre d'expliquer la différence observée sur les taux de retours.

À notre connaissance, les estimations de survie juvénile que nous avons obtenues sont parmi les plus élevées chez les manchots (Borboroglu and Boersma, 2015) avec, par exemple, 17 % de survie chez le manchot pygmée la première année (Sidhu et al., 2007), ou encore une survie très variable entre 1 % et 79 % chez le manchot du Cap *Spheniscus demersus* selon les populations et les années (Sherley et al., 2014). Dans le cadre d'une étude à laquelle je suis associé (Le Scornec et al., *soumis* ; Annexe C.), la survie juvénile du manchot empereur a pu être récemment estimée grâce à un système de collecte de données similaire (marquage électronique de cohortes de poussins à l'envol et lecteurs RFID mobiles) sur la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie, Antarctique). L'analyse par CMR de la série temporelle de 13 ans (de 2009 à 2022) estime à 34 % la probabilité de survie entre l'envol (poussins âgés de ~5 mois) et les premiers retours après deux années passées en mer, ce qui correspondrait à une probabilité de survie annuelle de 58 % si la survie était égale au cours des deux années. Chez le manchot Adélie, la probabilité de survie juvénile, entre le premier départ en mer et le deuxième été, a été estimée à  $43 \pm 18$  % entre 2007 et 2020 (étude à laquelle je suis également associé, Barracho et al., *soumis* ; Annexe A.).

De façon cohérente avec la théorie des compromis d'histoires de vie, la survie juvénile des manchots royaux est particulièrement haute pour compenser un cycle de vie lent et un investissement parental



élevé dans la reproduction. On observe une survie juvénile également exceptionnelle chez les albatros hurleurs, estimée  $80,1 \pm 1,4$  % (Fay et al., 2015), qui est également cohérente avec la longévité de l'espèce (probablement 60 à 70 ans ; Weimerskirch, 2018) et le rythme bisannuel de la reproduction (Tickell, 1968).

Dans les trois études portant sur la survie juvénile des manchots royaux, empereurs et Adélie (Bardon et al., *en préparation*, Le Scornec et al., *soumis*, Barracho et al., *soumis*), nous avons pu montrer un effet positif de la condition corporelle à l'envol sur la survie juvénile, ce qui confirme l'hypothèse de (Lack, 1966) sur les bénéfices liés à l'accumulation de réserves de graisse et au développement musculaire avant l'envol. Ce bénéfice a été très couramment reporté comme un des déterminant majeur de la survie après l'envol, chez d'autres espèces de manchot comme le manchot antipode *Megadyptes antipodes* (McClung et al., 2004), chez de nombreux oiseaux marins comme le goéland leucophaée *Larus michahellis* (Arizaga et al., 2015), et plus globalement chez de très nombreuses espèces d'oiseaux (Maness and Anderson, 2013; Naef-Daenzer and Gruebler, 2016). Pour le manchot royal, cette relation indique que la période de nourrissage post-hivernale, qui précède la mue des poussins et leur confère l'énergie nécessaire pour réaliser leur mue et atteindre une condition optimale au moment du départ (Corbel et al., 2009), est une étape critique de la reproduction et, ainsi, de la dynamique de la population. Cette courte période de nourrissage post-hivernale des poussins par les reproducteurs se fait au même moment que la mue des reproducteurs précoces dont les voyages alimentaires pré et post-mue sont décisifs pour initier une nouvelle reproduction et résister aux longs jeûnes de l'incubation grâce aux réserves accumulées. Les conditions environnementales et l'accessibilité aux proies pendant cette courte période post-hivernale pourraient donc être des déterminants majeurs du cycle du manchot royal.

## 6.2. Le manchot royal : une espèce menacée ?

### 6.2.a. Des traits démographiques variables et des effets contrastés de la variabilité environnementale

Au sein de notre population de manchots royaux de Crozet, la phénologie de la reproduction a avancé, le succès reproducteur a augmenté, et la survie juvénile a décliné de 1999 à 2015, puis s'est rétablie entre 2016 et 2023 (Chapitres 4 et 5).

Nos résultats montrent une forte variabilité interannuelle du succès reproducteur des reproducteurs précoces, avec un taux minimal de 28,3 % en 2012 et de 64,7 % en 2021 (le succès reproducteur

moyen pour l'ensemble de la colonie - reproducteurs précoces et tardifs inclus - varie de 24,1 % en 2012 à 53,2 % en 2022). De même, la survie juvénile est très variable, avec un minimum de 66,4 % en 2015 contre un maximum de 92,7 % en 2018. La variabilité de la survie juvénile est, cependant, plus faible que chez les manchots Adélie (entre 15 % en 2018 et 68 % en 2012, Barracho et al., *soumis*) et les manchots empereurs (entre 28 % en 2016 et 70 % en 2015, Le Scornec et al., *soumis*). Le succès reproducteur des manchots royaux reste aussi relativement stable comparé à celui des manchots Adélie et empereurs qui peut être nul certaines années (Fretwell et al., 2023; Ropert-Coudert et al., 2018), tout comme celui des manchots papous *Pygoscelis papua* dont le nombre de poussins produit par an et par nid varie de 0 à 1,5 (Lynch, 2013). La stratégie du manchot royal semble être de limiter, dans une certaine mesure, la variabilité de ces traits vitaux, et d'éviter les années catastrophiques où son succès reproducteur ou la survie des juvéniles seraient nuls ou quasi-nuls. Comme indiqué précédemment, contrairement à toutes les autres espèces de manchots, le cycle de reproduction du manchot royal dure plus d'un an : il serait le fruit d'un compromis entre la taille de l'espèce et la fenêtre estivale restreinte de disponibilité alimentaire proche des sites de reproduction qui ne lui permet pas actuellement d'accomplir son cycle sur une seule saison estivale. Le cycle de reproduction précoce-tardifs qui en découle pourrait constituer une stratégie de minimisation des risques, ou *bet-hedging* (Philippi and Seger, 1989; Simons, 2011). Cette stratégie consiste à sacrifier un taux optimal de succès reproducteur à court terme pour une meilleure résilience et une plus faible variabilité du succès reproducteur à plus long terme, comme cela a été montré récemment chez l'écureuil roux *Sciurus vulgaris* (Petrullo et al., 2023). Ce cycle particulièrement long offrirait aux manchots royaux une flexibilité leur permettant de limiter l'impact de la variabilité environnementale en 'jouant la sécurité'<sup>19</sup>.

La variabilité de ces traits vitaux de la population de Crozet a pu être expliquée en partie par des variables environnementales locales en mer autour de la colonie et sur les sites d'alimentation utilisés par les manchots au cours de l'année. Nos résultats montrent un effet positif de l'Oscillation Antarctique (SAM) sur le succès reproducteur, alors qu'il est négatif sur la survie juvénile. Les phases positives du SAM sont généralement associées à une augmentation de la productivité primaire au sud du front polaire (Lovenduski and Gruber, 2005), ce qui pourrait expliquer un effet positif sur la reproduction un an et demi après (Chapitre 4). Les conséquences bénéfiques des phases positives du

---

<sup>19</sup> Dans l'hypothèse d'une reproduction strictement annuelle, les manchots nécessiteraient, en moyenne, de meilleures conditions environnementales sur une fenêtre temporelle plus courte, pour garantir la possibilité d'un succès reproducteur chaque année. Dans les conditions actuelles, la stratégie précoce-tardive permet aux reproducteurs précoces de se reproduire en succès avec de moins bonnes conditions mais permet aussi aux reproducteurs tardifs de se reproduire en succès lorsque les conditions sont optimales.

SAM ont déjà été observées chez différentes espèces subantarctiques : sur l'île Macquarie, les femelles reproductrices d'éléphants de mer du sud *Mirounga leonina* montrent une meilleure condition corporelle (McMahon et al., 2017), les albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophris* et fuligineux *Phoebastria palpebrata* ont une meilleure survie adulte, et les albatros à sourcils noirs et à tête grise *Thalassarche chrysostoma* ont un meilleur succès reproducteur, après un délai de 2 à 3 ans (Cleeland et al., 2021). Inversement, nous trouvons qu'une phase positive du SAM pendant la première année en mer des juvéniles de manchots royaux leur serait délétère, probablement à cause d'une intensification des vents et du décalage vers le sud des vents d'ouest et des tempêtes (Fogt and Marshall, 2020). Ces modifications atmosphériques et océanographiques conduiraient à une baisse de l'accessibilité aux proies de ces jeunes oiseaux non expérimentés, en élargissant la couche d'eau superficielle mélangée (Sallée et al., 2010) et en modifiant la distribution spatiale des proies (Lovenduski and Gruber, 2005).

Un effet contrasté des conditions environnementales sur les manchots royaux a déjà été relevé par des analyses précédentes menées sur cette même colonie : la survie adulte et le succès reproducteur apparaissent négativement impactés par la hausse de température de surface de la mer (SST) (Le Bohec et al., 2008), alors que le taux de retour des juvéniles était favorisé par ces températures élevées (Saraux et al., 2011b). Cet effet contrasté d'une variable environnementale sur différents stades de vie s'observe aussi plus largement chez d'autres espèces d'oiseaux marins de l'océan Austral, comme l'albatros hurleur chez qui des anomalies positives de la SST favorisent la survie des immatures mais impactent négativement la survie des adultes (Fay et al., 2017; Weimerskirch et al., 2014). Plus globalement, l'existence d'effets contrastés sur différents stades de vie a pu être observé chez plusieurs espèces, telles que l'huîtrier pie *Haematopus ostralegus* (van de Pol et al., 2010) ou le papillon Nacré de la bistorte *Boloria eunomia* (Radchuk et al., 2013). Ces résultats chez le manchot royal, et chez ces autres espèces, soulignent l'importance de prendre en compte la variabilité de tous les stades de vie et les différents effets des conditions environnementales qui doivent être intégrés dans les modèles de population, comme suggéré par Dybala *et al.* (2013) dans l'étude menée sur les bruants chanteurs *Melospiza melodia*. En outre, les effets à la fois directs et indirects du SAM sur la survie juvénile (en cours d'année) et sur la reproduction (avec un délai d'un an et demi) démontrent l'importance fondamentale de considérer les effets possibles des conditions environnementales qui peuvent être retardés par la complexité du réseau alimentaire.

Nos résultats montrent aussi un effet quadratique de la SST dans la zone d'alimentation des manchots sur la phénologie et le succès de reproduction. Dans un premier temps, une anomalie positive de la température semble être bénéfique à la reproduction. Comme suggéré par Brisson-Curadeau *et al.*

(2023b) la croissance des myctophidés et leur abondance pourraient en effet être favorisées par une hausse des températures. Cet effet positif de la SST a d'ailleurs été fréquemment rapporté chez les espèces peuplant l'océan Austral (Fay et al., 2017; Inchausti et al., 2003), bien que de nombreux effets négatifs soient également observés (e.g. Guinet et al., 1998; Jenouvrier et al., 2003). Nous montrons, cependant, que des températures trop hautes peuvent devenir délétères pour la reproduction des manchots royaux : un éloignement du front polaire de la colonie de Crozet, comme révélé par *Bost et al.* (1997, voir Figure 1 de Bost et al., 2015) augmenteraient drastiquement la distance que doivent parcourir les manchots pour atteindre les zones les plus productives en proies. De plus, des températures trop hautes et trop éloignées des optimaux de croissance des organismes marins de l'océan Austral (Figure 6-4) impacteraient négativement les différents échelons du réseau trophique et, en cascade, la disponibilité en proies pour les prédateurs supérieurs. Par exemple, il a été observé que les pétrels plongeurs communs *Pelecanoides urinatrix* étaient fortement impactés par des températures extrêmes au travers d'effet en cascade au sein du réseau alimentaire (Fromant et al., 2021).

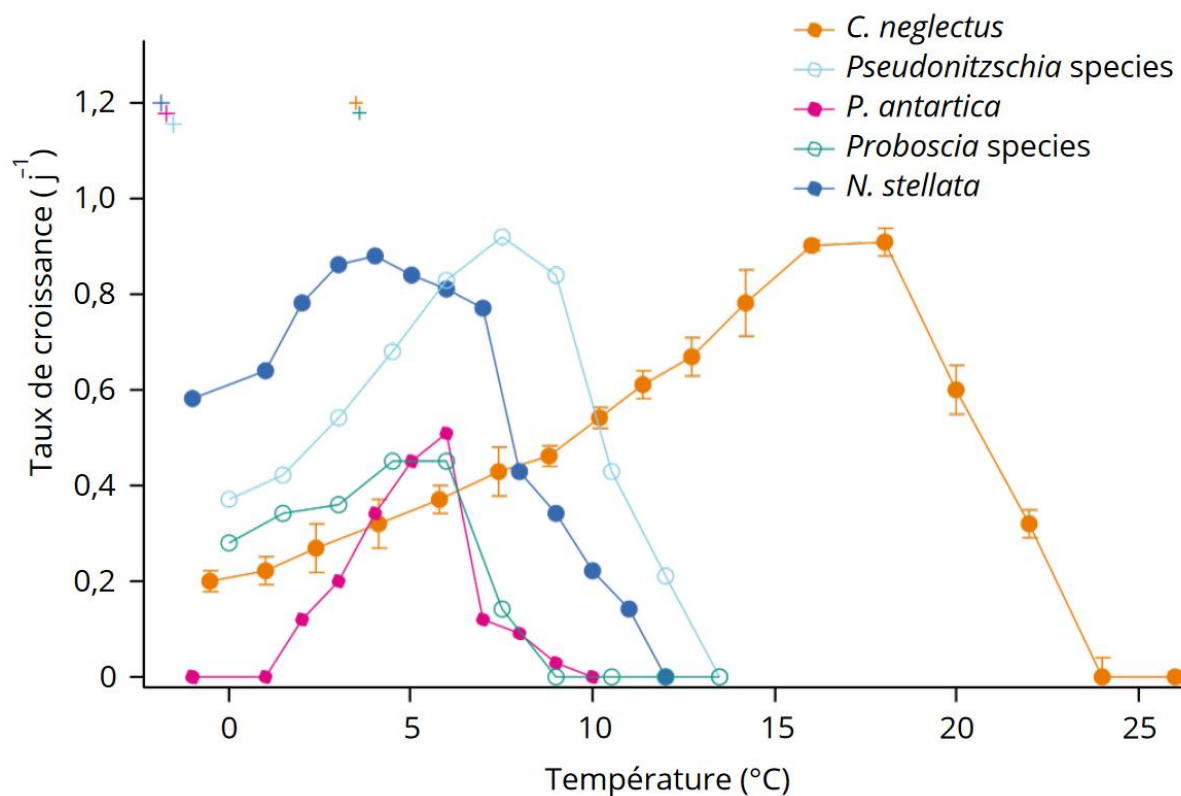


Figure 6-4. Courbes de performances thermiques de cinq espèces de diatomées formant le phytoplancton de l'océan Austral. Des taux nuls indiquent que la croissance est inhibée à une température donnée, ce qui permet de définir les limites supérieures ou inférieures des niches thermiques des espèces. Figure adaptée de Boyd (2019).

D'autres sources d'hétérogénéité, qui ne sont pas forcément liées aux conditions environnementales, peuvent aussi générer les variations que nous observons sur les traits démographiques du manchot royal. Par exemple, l'augmentation de la proportion d'individus nés tardivement dans la population ces dernières années (Figure 6-2), qui, potentiellement, expriment des phénotypes très différents, pourrait influencer les chances de survie juvénile des cohortes. Nous pourrions, par exemple, assister à des effets '*silver-spoon*' : les oiseaux nés tardivement dans des conditions défavorables connaissent une croissance plus rapide (Stier et al., 2014) et ils pourraient subir une plus forte sélection pendant l'hiver austral (Pigeon et al., 2019 ; voir également la thèse de Flavia Fernandes (Fernandes, 2023) pour plus de détails sur l'impact de la date d'éclosion sur les caractéristiques génomique et phénotypiques, études auxquelles j'ai participé, et Annexe E.). Ainsi, ces poussins sont susceptibles de présenter des traits vitaux différents après leur premier départ en mer, influençant plus globalement la survie juvénile de leur cohorte et leur réponse aux conditions environnementales. Il est aussi à prévoir que ces effets s'étendent à des temps plus longs, sur la valeur sélective des adultes (survie et succès reproducteur au cours de la vie des individus, *Lifetime reproductive success* ou LRS ; Clutton-Brock, 1988; Newton, 1989).

## 6.2.b. Tendances et prédictions des conditions environnementales dans l'océan Austral

L'océan Austral reste encore aujourd'hui largement méconnu bien que majeur dans l'équilibre du climat global. Les données collectées et analysées ces dernières décennies dévoilent, cependant, des changements notables des conditions environnementales au sein de cet océan. Les paramètres environnementaux que nous avons identifiés comme pouvant affecter les traits démographiques des manchots royaux, montrent une forte variabilité depuis le début du suivi électronique de la population de Crozet (1998), mais également sur des échelles de temps plus longues. Leurs prédictions, bien qu'encore très incertaines, laissent présager une accentuation des pressions sur les populations de ces régions polaires/subpolaires, dont les manchots.

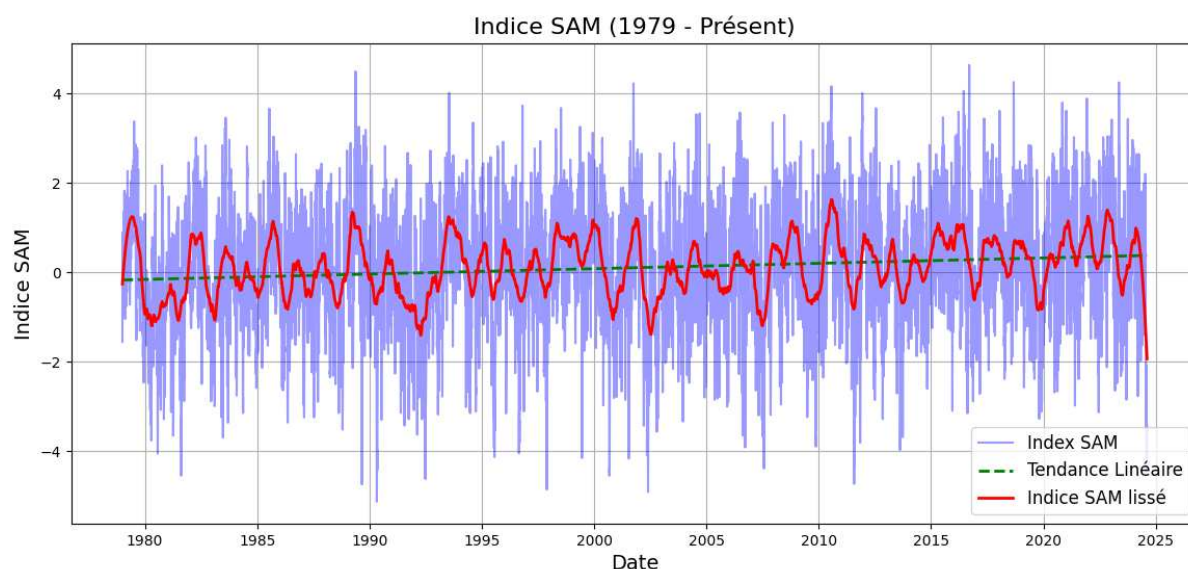


Figure 6-5. **Indice d'Oscillation Antarctique (SAM) entre 1979 et 2024.** La tendance temporelle est significative ( $p < 0.001$ ). Les valeurs de l'indice SAM sont issues de la NOAA<sup>20</sup>.

Par exemple, l'Oscillation Antarctique (SAM) montre une tendance à l'augmentation des phases positives depuis 1957 (Fogt and Marshall, 2020; Figure 6-5). Cette tendance est principalement marquée durant l'été et l'automne, c'est-à-dire des périodes critiques pour la reproduction des manchots (Chapitre 4) et la survie des jeunes manchots qui découvrent pour la première fois ce milieu océanique. Cette tendance du SAM se traduit aussi par une intensification et un déplacement vers le sud des vents d'ouest (Fogt and Marshall, 2020; Thompson and Wallace, 2000), associé à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des tempêtes dans l'océan Austral (Swart et al., 2014). Cette tendance du SAM n'est, cependant, pas significative sur la durée de notre suivi (1998-2023 : pente =  $0,012 \pm 0,011$  ;  $p = 0,31$  ; voir Supp. Figure 4-8 du Chapitre 4), du fait d'un ralentissement de la tendance positive, que Fogt et Marshall (2020) ont pu observer au cours des deux dernières décennies. Les prédictions du SAM demeurent cependant incertaines, notamment en été lorsque la régénération de la couche d'ozone vient contrebalancer l'intensification des phases positives du SAM du fait de l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre (IPCC, 2023; Simpkins and Karpechko, 2012). La majorité des modèles semblent, néanmoins, converger vers une tendance positive marquée, dont le niveau de confiance est élevé (en dehors de l'été austral) au cours du 21<sup>ème</sup> siècle quel que soit le scénario prévisionnel du GIEC (Fogt and Marshall, 2020; Simpkins and Karpechko, 2012).

<sup>20</sup> [https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily\\_ao\\_index/ao/ao.shtml](https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/ao/ao.shtml)

Parallèlement, les changements globaux influencent les températures de surface (SST) de l'océan Austral, avec un réchauffement significatif des eaux subantarctiques ( $0,29 \pm 0,09$  °C par décennie) et un refroidissement des eaux au sud du front polaire ( $-0,07 \pm 0,04$  °C par décennie) entre 1992 et 2017 (Auger et al., 2021). La SST dans la zone d'alimentation des manchots au cours de l'été (i.e. la zone productive du front polaire ; Bost et al., 2015) montre également une tendance positive entre 1982 et 2024 (pente =  $0,08 \pm 0,03$  °C par décennie ;  $p = 0,006$ ). La zone d'alimentation durant l'été et l'automne ( $47^{\circ}\text{S} - 53^{\circ}\text{S} - 49^{\circ}\text{E} - 55^{\circ}\text{E}$ ) couvre à la fois des eaux au nord et au sud du front polaire : ces eaux connaissent donc des tendances contraires de températures. Par conséquent, la SST au mois de mars, qui est la fenêtre temporelle critique pour la phénologie de reproduction des manchots royaux, ne présente pas de tendance positive au cours de l'étude (2000-2023 : pente =  $0,11 \pm 0,09$  °C par décennie ;  $p = 0,217$  ; Supp. Figure 4-6 du Chapitre 4 ; 1982-2024 : pente =  $0,02 \pm 0,04$  °C par décennie ;  $p = 0,57$ ).

Dans tous les cas, les prédictions globales de températures de l'océan Austral sont assez claires quel que soit le scénario de trajectoire d'émissions anthropiques de gaz à effet de serre : un réchauffement significatif de l'ensemble de l'océan et un déplacement vers le sud des isothermes (Chapman et al., 2020; IPCC, 2022; Sallée, 2018). Néanmoins, les régions de fort gradient de SST, indicatrices des fronts, ne connaîtront pas nécessairement de décalage vers le sud d'après les modèles climatiques récents (Chapman et al., 2020). Dans les conditions actuelles, les isothermes 4°C et 5°C constituent de bonnes approximations de la localisation du front polaire au sud de Crozet pendant l'été austral. Un découplage de ces isothermes avec le front polaire (lié notamment aux *upwellings* d'eaux riches en nutriments, voir Figure 2-6) pourrait alors avoir lieu dans les prochaines décennies.

Enfin, nos résultats indiquent que la reproduction des manchots est sensible aux concentrations en chlorophylle *a*, indicatrices de la productivité primaire dans l'océan Austral. Aucune tendance significative de cette variable n'a été observée au cours de notre suivi, ni dans la zone d'alimentation des reproducteurs durant l'été, ni dans les eaux autour de la colonie. Cependant, la croissance et la phénologie du phytoplancton dans l'océan Austral a été fortement impactée au cours des 25 dernières années, avec une durée plus courte du bloom phytoplanctonique d'une amplitude plus forte (Thomalla et al., 2023). Une augmentation de la productivité primaire dans l'océan Austral est globalement prédite d'ici la fin du 21<sup>ème</sup> siècle (Henley et al., 2020), même si les modèles ne s'accordent pas tous sur cette prédiction (Tagliabue et al., 2021). Cette tendance serait principalement associée à une augmentation de l'apport en fer (un facteur limitant de l'activité photosynthétique actuelle dans l'océan Austral ; Ryan-Keogh et al., 2023) et à des modifications de la stratification verticale de la colonne d'eau liées aux tendances positives prédites du SAM (Lovenduski

and Gruber, 2005; Sallée et al., 2021). D'autres études parlent aussi d'un effet positif du réchauffement global sur les taux de croissance du phytoplancton, avec cependant un degré de confiance moyen (Sherman et al., 2016).

### 6.2.c. Quel avenir pour le manchot royal ?

Nous avons pu mettre en évidence des réponses contrastées des paramètres démographiques aux fluctuations des conditions environnementales chez le manchot royal. La variabilité de ces réponses nous informe sur les capacités d'adaptation et sur les menaces qui pèsent sur cette espèce longévive. Une des principales menaces liées au changement climatique, à laquelle vont devoir faire face les manchots royaux, est son impact sur la ressource alimentaire, qui est aussi le principal déterminant de la survie et de la fécondité pour de nombreuses espèces d'oiseaux marins (Fayet et al., 2021; Oro et al., 2004; Vincenzi et al., 2013) et plus généralement pour les oiseaux (Møller, 2019; Seress et al., 2020).

Pour les oiseaux marins et les mammifères de l'océan Austral, la disponibilité en ressources alimentaires peut être divisée en quatre composantes en interaction : l'abondance, l'accessibilité, la distance au site de reproduction, et la disparité (Boyd et al., 2017; Boyd, 1999). Ainsi, les menaces liées à la baisse de cette disponibilité aux proies pour les manchots royaux peuvent être attribuées à des perturbations sur chacune des quatre composantes. Nos résultats suggèrent que les traits vitaux des manchots de Crozet seraient actuellement principalement dépendants de l'abondance des proies, sensibles à la variabilité de la SST, du SAM et de la productivité primaire. Nous n'avons pas trouvé d'effet de la distance entre la colonie et la zone riche du front polaire sur les traits vitaux étudiés, ce qui suggère que la localisation des stocks de proies ne serait pas le facteur limitant pour le moment. Cependant, Bost *et al.* (2015) montrent, à partir de l'analyse des trajets en mer des individus reproducteurs, que l'année 1997 a été particulièrement défavorable en termes de succès reproducteur (< 15 %), en raison de l'éloignement excessif du front polaire. Cette observation suggère l'existence d'un effet de seuil quant à la distance maximale des ressources alimentaires à ne pas dépasser. Ce seuil pourrait être plus fréquemment atteint en raison d'un déplacement vers le sud des myctophidés associé aux isothermes 4 et 5°C (Bost et al., 2015; Cristofari et al., 2018; Péron et al., 2012). Le décalage vers le sud, observé et prédit, de la distribution spatiale de nombreuses espèces d'oiseaux marins des régions subantarctiques (e.g. albatros, pétrels, pétrels géants ; Krüger et al., 2018; Péron et al., 2010) signale très probablement une migration de la ressource alimentaire, qui pourrait contraindre de plus en plus et menacer localement les populations de manchots royaux.



La hausse de la fréquence et de l'intensité des phases positives du SAM et de la SST, que nous observons actuellement dans la région de Crozet et dont la tendance devrait subsister au cours du 21<sup>ème</sup> siècle, pourrait favoriser l'abondance des proies privilégiées par les adultes reproducteurs et ainsi le succès de leur reproduction (Chapitre 4). La hausse globale de la productivité primaire prédite dans l'océan Austral devrait également favoriser les différents maillons du réseau trophique, en remontant jusqu'aux prédateurs supérieurs. En revanche, la tendance positive SAM, couplée au déplacement vers le sud des vents d'ouest et des tempêtes, pourrait avoir un impact négatif sur l'accessibilité aux proies, comme nous l'observons déjà par son impact négatif sur la survie juvénile (Chapitre 5). La modification de la stratification en surface, associée à l'épaississement de la couche de mélange (Carranza et al., 2018; Clairbaux et al., 2021; Finney et al., 1999), induit un déplacement plus en profondeur des proies. Les manchots sont alors amenés à ajuster leur effort de recherche de nourriture en plongeant plus profondément et plus longtemps (Brisson-Curadeau et al., 2023a), avec des conséquences délétères évidentes sur la survie et le succès reproducteur (Gilman et al., 2010), comme cela a déjà été montré chez les mergules nains *alle alle* (Jakubas et al., 2007).

Nous ne constatons pas d'impact direct de l'épaisseur de la couche de mélange de surface sur les manchots. En raison de la rareté des proies, cette couche n'est généralement pas exploitée par les manchots ou les autres prédateurs marins (Bost et al., 2009; Shealer, 2002; Wege et al., 2021). L'épaisseur de cette couche, qui doit être franchie pour atteindre les proies, peut être ainsi utilisée comme indicateur de l'accessibilité des ressources alimentaires pour les prédateurs marins (Evans et al., 2021). Pour les manchots royaux juvéniles, cette épaisseur serait déterminante, comme le suggèrent plusieurs études (Enstipp et al., 2021; Orgeret et al., 2019): durant les premiers mois de leur vie, les jeunes manchots ne seraient pas en mesure de plonger à de grandes profondeurs. Le fait que cette variable ne soit pas retenue dans nos analyses est peut-être lié à la façon de la définir : l'épaisseur de la couche de mélange de surface a été moyennée sur une vaste zone utilisée par les jeunes manchots lors de leur première année en mer. Ce paramètre pourrait ne pas refléter de manière adéquate l'accessibilité aux proies dans les zones précisément exploitées par les oiseaux. Des variables calculées à des échelles spatio-temporelles plus fines et spécifiques à la zone du front polaire (caractérisée par un amincissement de cette couche de mélange ; Sokolov and Rintoul, 2007) pourraient sans doute mieux refléter l'accessibilité des proies.

Les tendances des conditions environnementales que nous observons et leur impact sur les manchots pourraient indiquer des tendances inverses de l'abondance (positive) et de l'accessibilité (négative) aux proies. Les conséquences restent difficiles à évaluer mais ces tendances contraires soulignent l'importance de prendre en compte ces deux composantes simultanément pour évaluer les menaces

qui pèsent sur les manchots royaux, comme suggéré chez les fous variés *Sula variegata* et les cormorans des Bougainville *Phalacrocorax bougainvilliorum* (Boyd et al., 2015).

Nos résultats suggèrent aussi que les manchots royaux sont en mesure de s'adapter aux modifications de leur habitat en ajustant (en l'occurrence ici en avançant) leur phénologie de reproduction (Chapitre 4). Cet ajustement leur permet de maximiser l'utilisation de la fenêtre de productivité et/ou de rester synchronisés avec le pic de disponibilités des proies durant la période critique de croissance du très jeune poussin (les premières semaines/mois).

Contrairement à de nombreuses espèces d'oiseaux marins arctiques (Gaston and Hipfner, 1998; Liebezeit et al., 2014) et antarctiques (Bricher et al., 2008; Lynch et al., 2012; Quintana, 2001) contraintes par la banquise hivernale et/ou l'enneigement hivernal de leurs sites de reproduction, les espèces subantarctiques ne connaissent *a priori* pas de contraintes majeures locales qui viendraient entraver le début de leur reproduction. Elles pourraient alors ajuster plus librement leur phénologie de reproduction pour garantir une synchronisation optimale avec une disponibilité en proies maximale. Malgré tout, l'avancement de la phénologie des manchots royaux pourrait être limité par leur mue et leurs voyages pré et post-mue. Il s'agit en effet d'une étape essentielle pour débiter une reproduction, qui nécessite de constituer des réserves énergétiques suffisantes pour réaliser la mue, puis de les reconstituer pour initier la reproduction. La disponibilité en proies en fin d'hiver pourrait donc être un facteur limitant. De plus, les conditions locales à terre, sur les sites de mue et de reproduction, sont généralement défavorables en fin d'hiver/printemps avec des risques accrus de fortes précipitations induisant des crues ou des éboulements, de tempêtes et vents violents conduisant à des vagues submergeant les plages, et de températures basses qui induisent des durées de gel importantes (Figure 6-6). Un avancement de la phénologie pourrait ainsi exposer les oiseaux (en mue ou en incubation) à de fortes contraintes et finalement impacter leur survie et leur reproduction (Jiguet and Jouventin, 1999).

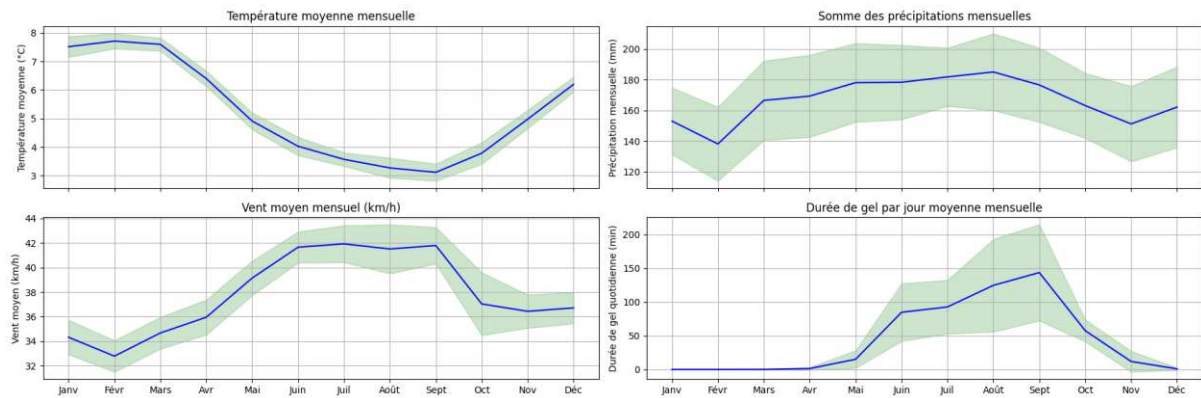


Figure 6-6. Conditions météorologiques mensuelles sur l'île de la Possession, Crozet. Les données sont issues de la station Météo France de la base Alfred Faure sur l'île de la Possession<sup>21</sup>. On observe la détérioration des conditions locales à terre en hiver et une très forte variabilité de ces conditions en fin d'hiver/printemps (août à mi-octobre).

L'effet quadratique de la SST sur la date d'entrée en reproduction révèle cependant des limites à la flexibilité phénotypique que nous avons observée. Des températures de surface supérieures à 4,6°C au cours du mois de mai dans la région du front polaire pourraient retarder la reproduction et ainsi diminuer le succès reproducteur annuel de la population. De 2000 à 2023, la SST dans cette zone à l'orée de l'hiver austral a été en moyenne de  $4,39 \pm 0,31^\circ\text{C}$ . Les différents modèles climatiques et scénarios d'émission de gaz à effet de serre projettent un réchauffement global de l'océan Austral (IPCC, 2023). Le risque de dépasser ce seuil de 4,6°C de manière plus fréquente et plus intense pourrait dès lors augmenter rapidement.

Au-delà des réponses directes des manchots aux variations des conditions environnementales, nous avons pu mettre en évidence que la phénologie et le succès reproducteur des manchots étaient influencés par les conditions environnementales sur leurs sites d'alimentation au cours des deux années qui précèdent la reproduction (Chapitre 4). Cette fenêtre très large de conditions environnementales pouvant impacter la population et le retard entre les effets de ces conditions et la réponse de la population à ces effets (*lag effect*) rendent cet oiseau marin longévif particulièrement vulnérable à l'imprédictibilité croissante du climat et à la hausse de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes (IPCC, 2023). Cette latence des conditions environnementales sur les populations a déjà été observée : par exemple, un effet du SAM un an avant la reproduction des pétrels antarctiques *Thalassoica antarctica* (Descamps et al., 2015), et deux ans et demi à trois ans avant la reproduction de quatre espèces d'albatros (Cleeland et al., 2021), a été observé. Dans l'hémisphère nord, les effets de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) sur plusieurs populations d'alcidés

<sup>21</sup> <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/r/02c60c03-eeea-4719-9adb-5f4c4bf329d0>

ne sont visibles qu'après un à deux ans (Sandvik et al., 2005). Cette influence retardée est aussi visible à des échelles plus locales. Par exemple, la SST autour de l'île de May affecte plusieurs populations d'oiseaux marins nichant sur l'île avec un décalage d'un an (Robinson et al., 2013). De même, la SST pendant l'hiver, mesurée près des côtes de Grande-Bretagne et à proximité de diverses populations de mouettes tridactyles impacte ces populations avec un décalage de plus d'un an (Frederiksen et al., 2007).

Les populations de manchots royaux que nous suivons actuellement à Crozet et à Kerguelen ne sont pas menacées pour le moment, comme l'attestent la tendance positive du succès reproducteur de notre colonie d'étude au cours des deux dernières décennies (Chapitre 4), la survie juvénile stable (Chapitre 5), ou encore la taille des populations croissantes ou stables (Barbraud et al., 2020; Foley et al., 2018; Pascoe et al., 2022). De façon plus large, de nouvelles populations se sont implantées dans des zones inexploitées jusque-là ou des zones désertées : une nouvelle colonie s'est installée, il y a une quinzaine d'années, le long de la côte de la Terre de Feu (Baie inutile ou Bahía Inútil ; Gherardi-Fuentes et al., 2019; Pütz et al., 2021) et une colonie éteinte au 19<sup>ème</sup> siècle s'est reformée à Macquarie à la fin des années 1990 (van den Hoff et al., 2009). Il n'est donc pas exclu que la population globale de manchots royaux continue de bénéficier des changements environnementaux en cours dans les années voire les décennies à venir. Néanmoins, dans le contexte des changements globaux, il devient pressant d'identifier les seuils critiques (ou *tipping points* ; Drake and Griffen, 2010; Osmond and Klausmeier, 2017) auxquels les populations seront confrontées d'ici la fin du siècle. En effet, si des événements similaires à l'année El Niño de 1997 deviennent plus fréquents (année où le succès reproducteur a été très faible (< 15 %) en raison de trajets alimentaires prolongés concomitants à l'éloignement du front polaire ; Bost et al., 2015), les populations de manchots royaux pourraient rapidement connaître un déclin, comme montré chez une autre espèce longévive de l'océan Austral, le pétrel antarctique (Descamps et al., 2015). De plus, certains facteurs déterminants de la croissance des populations de manchots royaux restent encore inconnus, comme le souligne le déclin catastrophique de la population de manchots royaux de l'île aux Cochons dans l'archipel de Crozet. Cette population a en effet décliné de 88 % en l'espace de trois décennies (Weimerskirch et al., 2018), et cette décroissance vertigineuse reste à ce jour toujours inexplicée. Elle témoigne aussi de la complexité des dynamiques locales puisque ce déclin n'a pas été observé dans les colonies d'autres îles de l'archipel, malgré leur proximité géographique.

## 6.3. Limites et perspectives de recherche

### 6.3.a. Poursuivre l'identification et l'analyse des paramètres clés des populations de Crozet et Kerguelen

Au cours de ce doctorat, nous nous sommes intéressés à la phénologie, au succès reproducteur et à la survie juvénile. Cependant, de nombreux traits et stratégies d'histoire de vie du manchot royal restent à explorer.

#### **Survie et succès reproducteur âge-spécifique.**

La première étape sera d'examiner en détail les probabilités de survie sur l'ensemble des classes ou catégories d'âge. Les séries temporelles issues du suivi à long terme de la population de manchots royaux de Crozet sont maintenant assez longues pour estimer de façon robuste ces survies âge-spécifiques. Les premières analyses CMR (Chapitre 5) donnent des valeurs de survie adulte (dès 4 ans) de  $89,9 \pm 0,3$  % entre 2000 et 2021, proche des estimations déjà connues (voir Tableau 2-1). Des mécanismes de sénescence semblent cependant être à l'œuvre, comme le suggèrent les premières analyses des cohortes les plus anciennes (étude à laquelle je suis associé, Cristofari et al., *en préparation* ; Annexe D.). Aussi, pour poursuivre nos analyses de survie âge-spécifique, nous projetons de modéliser les trajectoires de survie (ou de mortalité) au cours de la vie des individus à l'aide de modèles paramétriques de mortalité, comme les fonctions Gompertz et Weibull, ou avec des modèles à risque proportionnel (Gaillard et al., 2004). Des méthodes sont maintenant disponibles pour intégrer ces modèles de survie dans le cadre des analyses CMR fréquentistes (Choquet et al., 2011) et bayésiennes (Kéry and Schaub, 2011), par exemple grâce au package R BaSTA (Colchero et al., 2012). Cette approche a, par exemple, été appliquée récemment pour examiner les patrons de vieillissement du fou de Grant *Sula granti* (Tompkins and Anderson, 2019). Elle a ainsi permis de mettre en évidence des patrons de sénescence différents entre les mâles et les femelles. Comme dans cette étude sur les fous de Grant, nous chercherons à identifier les mécanismes faisant varier ces patrons de vieillissement sur la survie des manchots royaux, mais également sur leur reproduction. Nous prévoyons de tester l'influence du sexe, de l'âge de recrutement, ou encore de l'environnement en début de vie (par exemple selon la date d'éclosion précoce ou tardive, ou selon les conditions environnementales lors de l'année de croissance ou de première année en mer), sur ces patrons. Nous explorerons aussi en détail les coûts de la reproduction tout au long de la vie, un sujet qui a déjà été abordé chez cette espèce par Le Bohec *et al.* (2007) mais sur des séries temporelles relativement courtes et des oiseaux adultes d'âge inconnu. De cette manière, nous chercherons à évaluer

l'hétérogénéité existante au sein de la population et à identifier les différentes stratégies d'histoire de vie adoptées par les individus.

### **Qualité individuelle.**

La part non-observable de l'hétérogénéité dans la population, que l'on n'explique pas avec les effets du sexe, de l'âge ou de la taille des individus, sera examinée. Le succès reproducteur sur toute la vie des individus (LRS, Clutton-Brock, 1988; Newton, 1989) nous permettra d'évaluer les qualités individuelles ou hétérogénéité fixe (ou cachée ; Aubry et al., 2011; Cam et al., 2016) présente au sein de nos populations. Nous prévoyons, par exemple, de comparer les LRS des individus nés précocement *versus* tardivement, pour mettre en lumière des pressions sélectives spécifiques à cette stratégie précoce-tardive et mieux comprendre l'évolution du cycle particulier du manchot royal dans le contexte des changements climatiques actuels. Aussi, nous évaluerons comment les conditions environnementales rencontrées à la naissance et pendant la croissance peuvent affecter, plus tard, les autres stades de vie (comme démontré chez l'albatros hurleur, Fay et al., 2017) et amener à des variations de qualité individuelle au sein de la population. Cela nous permettra de détecter, par exemple, l'existence d'effets *silver-spoon* qui favorisent la qualité individuelle d'oiseaux qui sont nés et qui ont grandi dans des conditions favorables. La mesure de LRS nous permettra aussi de tester l'hypothèse de la réponse adaptative prédictive (*Predictive Adaptive Response* ou PAR ; Gluckman et al., 2008, 2005) Cette hypothèse stipule que les conditions rencontrées à la naissance et pendant la croissance influencent le développement de phénotypes qui maximisent la valeur sélective plus tard dans la vie, lorsque les conditions rencontrées à l'âge adulte sont les mêmes que pendant le développement.

### **Recrutement, densité dépendance, dispersion.**

Le recrutement au sein d'une population est défini par la fécondité et la survie juvénile mais également par la probabilité qu'un individu vienne se reproduire dans la population (Gaillard et al., 1998). Nous examinerons quels facteurs influencent ce recrutement, en mesurant l'âge à la première reproduction (première tentative et premier succès) et la fréquence et patrons de reproduction en début de vie. Ces traits et stratégies sont généralement sensibles à la densité-dépendance (Crespin et al., 2006; Gaillard et al., 1998). Or, la population de la Baie du Marin a atteint un plateau et est stable depuis le début des années 2000 (Barbraud et al., 2020). Les effets de densité-dépendance, qui s'appliquent probablement sur le recrutement, devront donc être pris en compte. Pour cela, nous utiliserons les données démographiques issues des photo-comptages des colonies de l'île de la Possession réalisés de façon hebdomadaire pour la Baie du Marin et mensuelle pour les autres colonies de l'île. Associés à cette densité-dépendance, la dispersion (natale et reproductive) peut aussi

fluctuer au cours du temps et en fonction des conditions environnementales. Les mouvements entre colonies de l'île de la Possession et entre archipel (Crozet et Kerguelen) seront déterminés à l'aide de nos antennes de détections RFID mobiles installées sur les autres colonies afin d'estimer les taux de dispersion à courte et longue distance. Cela nous permettra aussi d'évaluer la capacité des populations à migrer, et éventuellement à coloniser de nouveaux sites de reproduction.

#### **Autres fluctuations environnementales.**

L'influence des conditions environnementales sera testée sur l'ensemble des traits vitaux qui n'ont pas encore été traités dans la thèse. L'effet des conditions environnementales en fonction du sexe sera, par exemple, examiné : le mâle étant confronté à jeûne plus long que la femelle en début d'incubation (Descamps et al., 2002), sa survie pourrait être plus sensible à de mauvaises conditions environnementales.

Les contraintes terrestres, qui n'ont pas été analysées de manière approfondie dans cette thèse, seront examinées. Par exemple, les vagues de chaleur risquent d'être de plus en plus fréquentes et intenses (IPCC 2023). Elles pourraient provoquer des stress thermiques et une mortalité anormale (Cunningham et al., 2013; McKechnie and Wolf, 2009), comme observé récemment sur une colonie de manchots de Magellan *Spheniscus magellanicus* (Holt and Boersma, 2022).

En mer, l'analyse de l'effet des conditions environnementales à plus fine échelle sera réalisée (e.g. sur des zones d'alimentation et des périodes précises). Des analyses isotopiques peuvent aussi fournir des données sur la variabilité interannuelle du régime alimentaire, nous informant sur l'état des conditions de ressources en mer et de leur accessibilité. La collecte de données sur l'abondance et la distribution des ressources marines, via des campagnes océanographiques dans cette région, pourrait fournir des informations précieuses sur l'état des populations de myctophidés et autres échelons du réseau, mais ces campagnes sont souvent logistiquement et budgétairement difficiles à mettre en œuvre de manière régulière. À terme, une modélisation couplée des populations de manchots et des populations des proies ou des autres espèces sympatriques pourrait non seulement nous permettre d'identifier les menaces pesant sur ces populations, mais aussi offrir des informations inédites sur l'état de santé de l'écosystème marin dans l'océan Austral.

### 6.3.b. Développer des modèles intégratifs pour comprendre et prédire les trajectoires démographiques des populations

Une fois l'ensemble des paramètres biodémographiques estimés et leur lien avec les paramètres environnementaux identifiés, l'étape suivante est d'intégrer ces informations dans des modèles matriciels de population (voir Encadré 6-1) pour déterminer i) les taux de croissance et tendances (passées et actuelles) des populations, ii) la sensibilité du taux de croissance des populations à la perturbation d'un trait particulier à l'aide de mesures d'élasticité (étude prospective ; Caswell, 2000), et iii) la trajectoire démographique de ces populations en fonction des fluctuations des conditions environnementales observées par le passé et celles prédites par les scénarios prévisionnels du climat.

*Encadré 6-1. Notions sur les modèles matriciels de population et les analyses de sensibilité.*

**Modèle matriciel de population.** Pour étudier la démographie et les dynamiques passées et futures des populations, une des méthodes les plus répandues est de modéliser le cycle de vie d'une espèce à partir des traits démographiques des individus (Caswell, 2000; Vindenes et al., 2021). Pour cela, il faut pouvoir travailler sur un échantillon représentatif de la population et de sa diversité, et établir des groupes pour lesquels nous pouvons faire l'hypothèse que les individus sont équivalents. Ces groupes constituent des états que l'on peut représenter sous la forme d'un graphe du cycle de vie de la population ou de l'espèce étudiée (Figure 6-7). Il est alors possible de représenter les transitions entre ces différents états qui correspondent aux traits vitaux estimés, par exemple, par les méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR). Le cycle de vie permet de définir un modèle matriciel du type :

$$n(t+1) = A n(t)$$

où  $A$  est la matrice de projection de la population et  $n(t)$  le vecteur correspondant au nombre d'individus dans chaque état à l'instant  $t$ .

Les coefficients de la matrice de projection correspondent aux transitions d'états définies dans le cycle de vie. La valeur propre dominante ( $\lambda$ ) de la matrice  $A$  équivaut à la croissance asymptotique de la population, sous l'hypothèse que cette matrice ne varie pas au cours du temps. La valeur propre dominante renseigne alors la tendance de la population : la population est considérée en déclin si  $\lambda < 1$ , alors qu'elle sera stable ou en croissance si  $\lambda = 1$  et  $\lambda > 1$  respectivement. De plus, le vecteur correspondant à cette valeur propre dominante donne la structuration à l'équilibre de la population entre les différents états.



La première approche présentée correspond à une approche statique dans le cas où les traits vitaux seraient invariants dans le temps, ce qui n'est généralement pas le cas en milieu naturel. Cette modélisation permet néanmoins de fournir à un instant  $t$  une information sur l'état de santé de la population et de sa vulnérabilité en calculant chaque année la croissance de la population à partir des estimations annuelles des traits vitaux.

Une approche complémentaire est de prendre en compte les variations temporelles des traits vitaux avec un modèle matriciel du type :

$$n(t+1) = A(t) n(t)$$

où la matrice de projection de population  $A(t)$  varie au cours du temps.

Il est alors possible de corrélérer les traits démographiques de la population avec les conditions environnementales et de produire des matrices de projection de population prédites par les conditions environnementales suggérées par les modèles prédictifs du climat tels que ceux projetés par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC).

**Analyse de sensibilité.** L'analyse de sensibilité est une approche essentielle pour comprendre l'impact relatif des différents paramètres démographiques sur la croissance de la population ( $\lambda$ ) à un instant  $t$ . La sensibilité est définie par la dérivée partielle de la croissance de population en fonction d'un trait vital :  $S_{ij} = \frac{\delta\lambda}{a_{ij}}$ . Cette dérivée est calculée en utilisant les vecteurs propre droit et gauche associé à  $\lambda$ . Grâce à cette mesure de sensibilité, il est possible d'identifier quels traits vitaux influencent le plus  $\lambda$  et sont donc les plus critiques pour la dynamique de la population. L'élasticité, quant à elle, mesure le changement proportionnel de  $\lambda$  en réponse à un changement proportionnel d'un trait vital. Elle est souvent plus interprétable que la sensibilité car elle tient compte de l'échelle naturelle des paramètres de la matrice de projection.

Une extension de cette approche est l'analyse des réponses expérimentales basées sur les tables de survie, connue sous le nom de *Life Table Response Experiment* (LTRE). Le LTRE permet d'explorer, de façon rétrospective, comment les variations des traits démographiques, par exemple induites par des facteurs environnementaux, se traduisent en variation de la croissance de la population au cours du temps. En d'autres termes, cette méthode décompose les contributions de chaque trait vital aux différences observées dans  $\lambda$  entre différentes conditions environnementales ou périodes temporelles. Le LTRE offre donc un cadre puissant pour lier les variations environnementales aux dynamiques démographiques, en quantifiant explicitement l'impact de ces variations sur la croissance de la population.

Nous avons donc construit un premier modèle matriciel à partir des premières estimations de taux de survie et de fécondité âge-spécifiques issus de l'analyse *RFIDeep* du jeu de données de Crozet. Le cycle de vie que nous avons défini pour le moment (Figure 6-7) comprend 4 classes d'âge pour la survie (avec une probabilité de survie égale pour toutes les classes d'âges supérieures ou égales à 4 ans) et 8 classes d'âge pour la fécondité (avec une fécondité égale pour toutes les classes d'âges supérieures ou égales à 9 ans).

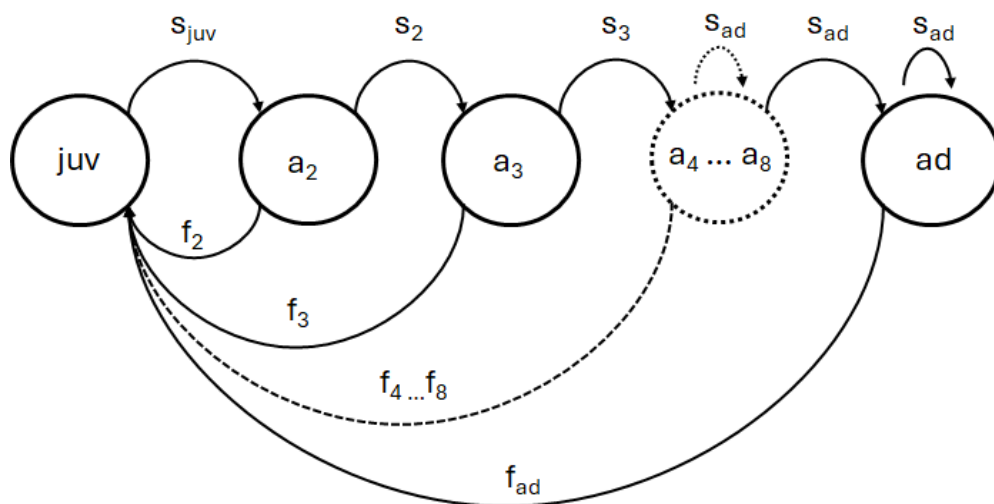


Figure 6-7. **Représentation du cycle de vie du manchot royal.** Ce cycle comprend 4 classes d'âge sur la survie ( $s_{juv}$ ,  $s_2$ ,  $s_3$  et  $s_{ad}$ ) et 8 classes d'âge sur la fécondité (de  $f_2$  à  $f_8$ , puis  $f_{ad}$ ).

Cette matrice a été complétée chaque année avec les estimations de chaque trait vital. Le taux de croissance annuel de la population, qui correspond à la valeur propre dominante de la matrice, a été calculé (Figure 6-8). Dans notre analyse CMR (Chapitre 5), le modèle retenu était temps-dépendant sur la probabilité de survie juvénile (1 à 2 ans) uniquement. Nous avons donc fixé les probabilités de survie au-delà de 2 ans à leur valeur constante au cours du temps. Dans cette première analyse matricielle, la croissance de la population au cours du temps n'est alors dépendante que de la survie juvénile et de la fécondité interannuelle.

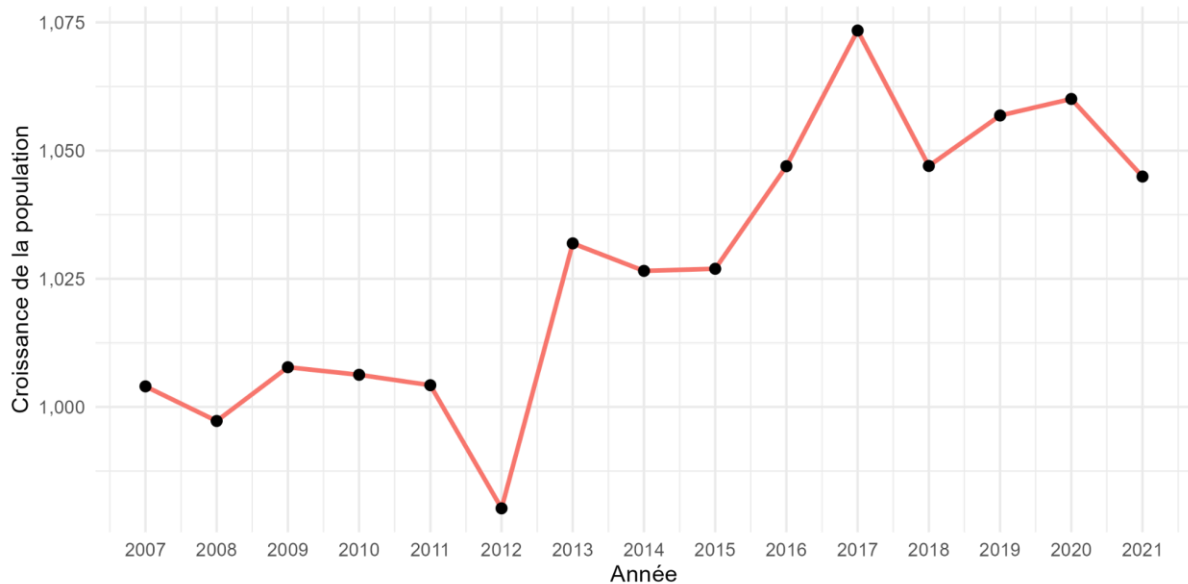


Figure 6-8. **Taux de croissance asymptotique de la population entre 2007 et 2021.** Les taux de croissance asymptotique sont calculés grâce à la valeur propre dominante des matrices de projection annuelles. Ces matrices ne varient qu'en fonction de la survie juvénile et des taux de succès de reproduction annuels.

Cette première analyse permet de mettre en évidence une tendance positive entre 2007 et 2021 de la population de manchots royaux que nous suivons à Crozet (pente =  $0,005 \pm 0,001$  par an,  $p < 0,001$ ), avec des taux de croissance inférieurs à 1 uniquement en 2008 et 2012.

Dans de nombreux modèles de population, en raison des difficultés liées à l'estimation de la survie juvénile, ce trait vital est assigné à des valeurs approximatives (par exemple Jenouvrier et al., 2005<sup>22</sup>) ou fixé à une valeur constante simplifiée (par exemple Dasnon et al., 2022<sup>23</sup>). La forte philopatrie du manchot royal fait que la survie juvénile chez cette espèce peut être estimée avec grande précision. Nous sommes donc en mesure d'obtenir des modèles de population précis et fidèles, capables de prendre en compte les menaces qui pèsent sur les jeunes individus plus fragiles face aux contraintes de leur environnement (Votier et al., 2008). De plus, l'hypothèse de la canalisation environnementale suppose que les traits impactant le plus la croissance de la population sont les moins sensibles aux variations environnementales (Gaillard and Yoccoz, 2003; Stearns and Kawecki, 1994; Wagner et al., 1997). Notre analyse CMR (Chapitre 5) indique une très forte stabilité interannuelle de la survie dès 4 ans, dont les faibles variations sont généralement dues à des évènements extrêmes (comme des

<sup>22</sup> Jenouvrier et al. (2005) intègrent dans leur modèle une approximation de la survie juvénile du manchot empereur à partir de la survie apparente entre l'envol et le recrutement, faisant aussi l'hypothèse que le taux de survie après 1 an en mer était égale à la survie des adultes reproducteurs.

<sup>23</sup> Dasnon et al. (2022) utilisent une valeur de survie juvénile fixée à 0,7 car la survie apparente issue des analyses par CMR sous-estimait la survie réelle du fait d'une trop forte dispersion natale.

tempêtes hivernales chez les cormorans huppés, Frederiksen et al. (2008), ou des événements El Niño extrêmes chez trois espèces d'alcidés, Morrison et al., 2011). Notre analyse de sensibilité confirme une très forte sensibilité du taux d'accroissement de la population à la survie adulte ( $\frac{\delta\lambda}{s_{g+}} = 0,42$  contre  $\frac{\delta\lambda}{s_{juv}} = 0,097$  pour la survie juvénile). Par conséquent, nous prévoyons d'intégrer à nos modèles les résultats des analyses de la variabilité de la survie adulte au cours du temps mais également au cours de la vie, selon le sexe des individus et leurs stratégies d'histoire de vie. L'étape suivante est donc de complexifier notre matrice et de prendre en compte les états de reproduction des individus : adultes non-reproducteurs (années sabbatiques), jeunes reproducteurs non expérimentés, reproducteurs expérimentés, mais aussi la dynamique précoce/tardif spécifique au cycle de reproduction du manchot royal qui pourrait constituer un mécanisme majeur de la dynamique des populations des manchots royaux et de son évolution dans le contexte des changements globaux. Enfin, pour mettre en évidence les composantes de la population qui ont le plus d'influence sur les variations de croissance de la population, nous poursuivrons avec une analyse LTRE (voir Encadré 6-1) à partir de nos matrices de projections annuellement sur la durée de l'étude. Nous pourrions, de cette manière, mettre en évidence quelles sont les conditions environnementales susceptibles de menacer, ou au contraire de profiter, à l'espèce.

Les modèles matriciels de population offrent un cadre méthodologique très flexible pour modéliser fidèlement les dynamiques des populations, en prenant en compte une partie de l'hétérogénéité individuelle observable au travers de différents stades de vie comme nous venons de le voir pour le manchot royal. Au-delà de cette approche rétrospective, de nombreux développements de ces modèles peuvent nous aider à comprendre comment la population répondra aux variations climatiques et à prévoir sa trajectoire face aux futures conditions environnementales. Ainsi, à partir des liens observés entre les traits phénotypiques et d'histoires de vie et les conditions environnementales, nous pouvons projeter des trajectoires démographiques stochastiques en fonction des scénarios de changements climatiques. Pour cela, nous prévoyons de simuler des matrices de projection à partir de valeurs de traits d'histoire de vie tirées aléatoirement dans la distribution mesurée au cours de notre suivi. Nous appliquerons ensuite à ces traits d'histoire de vie l'effet de conditions environnementales également simulées selon leur distribution observée et prédites par les scénarios du GIEC (Beissinger and McCullough, 2002). En simulant un grand nombre de trajectoires (méthode de Monte Carlo), nous mesurerons le risque d'extinction et le temps de quasi-extinction de la population (Boyce, 1992). Au début des années 2000, cette approche a permis de prédire un temps d'extinction moyen d'environ 40 ans chez les puffins des Baléares *Puffinus*

*mauretanicus* (Oro et al., 2004), contribuant à la classification par l’UICN de cet oiseau comme une espèce en danger critique d’extinction (IUCN 2024).

Des travaux montrent aussi l’importance de prendre en compte les changements possibles de phénologie des espèces dans les modèles démographiques (Forrest and Miller-Rushing, 2010). Par exemple, à l’aide de modèles individu-centrés (*Individual-based models* ou IBM), Anderson et al. (2013) proposent une approche pour modéliser explicitement la dynamique de populations d’espèces marines migratrices (par exemple, des baleines, tortues ou saumons) dans un cadre théorique. Dans cette approche, l’influence de la phénologie de migration est appliquée individuellement sur les chances de survie à partir d’une phénologie optimale déterminée par les conditions environnementales et la phénologie individuelle déterminée par des facteurs génétiques, phénotypiques et de la stochasticité. Cependant, ces approches nécessitent une connaissance fine des mécanismes qui régissent la phénologie. Or ces connaissances restent encore marginales chez une grande majorité des espèces (Charmantier and Gienapp, 2014) alors qu’elles pourraient participer à la construction de modèles robustes unifiant les processus éco-évolutifs des populations pour prédire les réponses aux changements climatiques (Jenouvrier and Visser, 2011).

Pour terminer, l’intégration de données génomiques liées à l’adaptation des populations face aux pressions environnementales croissante pourrait augmenter la précision de nos prédictions, comme suggéré par une étude menée sur les populations de paruline des mangroves *Setophaga petechia* (Bay et al., 2018). Chez le manchot royal, des analyses génomiques et transcriptomiques réalisées sur des poussins nés précocement et tardivement ont déjà permis de mettre en évidence que la plus forte sélection naturelle exercée sur les poussins tardifs pourrait bénéficier à la population (une étude à laquelle je suis aussi associé, Fernandes et al., *en préparation* ; Annexe E.). En intégrant les dynamiques éco-évolutives dans les modèles matriciels de population (Bukkuri and Brown, 2023; De Vries and Caswell, 2019), nous pourrions envisager les trajectoires évolutives de la population de Crozet.

### 6.3.c. Adapter les méthodologies à de nouvelles questions

Cette thèse ouvre de nombreuses perspectives vers de nouvelles recherches sur les manchots royaux, ainsi que sur d’autres espèces susceptibles d’être suivies par le même type de dispositif électronique.

Comme présenté en *Supplement F* du Chapitre 3, l’algorithme *RFIDeep* a été testé et validé sur une autre espèce que le manchot royal : le manchot Adélie. Outre la spécificité des cycles biologiques qui génère des patrons de détection et de présence/absence spécifiques aux espèces, des défis

méthodologiques sont à relever pour utiliser cet algorithme sur d'autres espèces ou d'autres systèmes. C'est le cas, par exemple, pour notre suivi de manchots royaux de Ratmanoff et de manchots empereurs de la Terre Adélie et de la Terre de la Reine Maud. Ces suivis sont basés sur des dispositifs mobiles déployés sur des chemins d'accès aux colonies. Ces dispositifs ne couvrent pas un secteur spécifique de la colonie (les colonies étant mobiles et éphémères chez les manchots empereurs par exemple) et ne sont pas déployés en continu sur les colonies (par exemple, uniquement lors de la saison estivale pour les manchots royaux de Kerguelen et les manchots empereurs de la Baie d'Atka, du fait d'un manque de personnel sur le terrain). Nous chercherons donc à améliorer les performances de l'algorithme sur des jeux de données de détections incomplets voire tronqués, qui rendent la classification des paramètres de reproduction plus complexe mais plus ambitieuse. Nous espérons que cette méthode, dont les codes sont disponibles en libre accès, pourra aussi être adaptée à d'autres espèces suivies électroniquement, comme c'est le cas des études menées sur les petits passereaux et sur les colibris détectés sur des mangeoires équipées d'antennes (Hou et al., 2015; Iserbyt et al., 2018) ou sur les chauves-souris dans leur dortoir (Kerth, 2022; Meier et al., 2022).

Pour ce qui est des manchots royaux, l'analyse des saisons de reproduction grâce à l'apprentissage profond a permis de générer des jeux de données exceptionnels, autant pour des études démographiques que comportementales. Par exemple, à l'aide de la classification des saisons de reproduction, de la date de début de reproduction, et des patrons de présence/absence de la colonie, il est possible d'identifier automatiquement les couples d'individus marqués électroniquement. En effet, les partenaires d'un couple alternent la garde de l'œuf et du poussin sur près de trois mois. Cela génère un schéma inversé des patrons de présence/absence des deux individus (Figure 6-9). La visualisation dans le logiciel *Sphenotron*, développée au cours de la thèse, permet d'ores et déjà de représenter graphiquement deux cycles afin de les comparer visuellement.

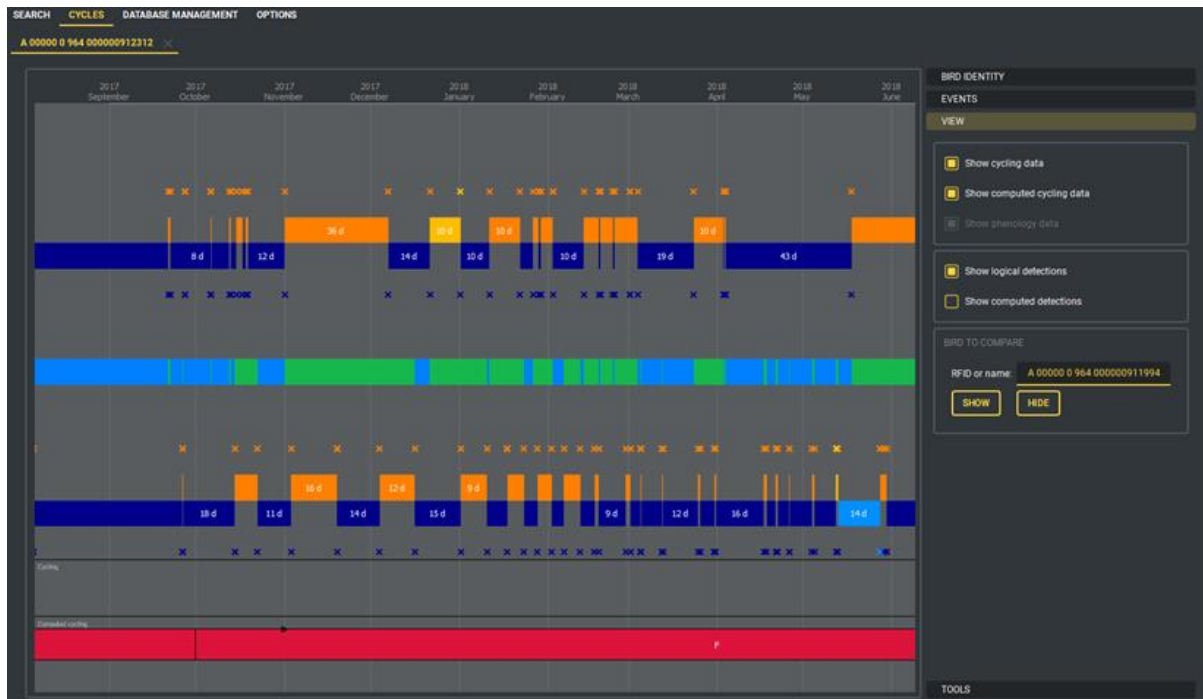


Figure 6-9. Outil de comparaison de cycles permettant d'identifier des individus pucés en couple une année donnée. Le schéma de présence/absence de la colonie est inversé entre le mâle et la femelle du couple lors du stade d'incubation et de couvaison du jeune poussin. La frise centrale indique en vert la présence dans la colonie d'au moins un des deux individus et en bleu les périodes où les deux oiseaux sont en mer. Un couple en succès doit présenter 2,5 à 3 mois de présence en continue sur la colonie. Dans cet exemple, le mâle (en haut) et la femelle (en bas) ne sont probablement pas en couple car les deux sont absents de la colonie environ 40 jours après le début de leur reproduction (le 1<sup>er</sup> novembre).

Compte tenu du nombre d'individus pucés actifs dans la colonie de la Baie du Marin à un instant donné (~5 000 pendant la saison estivale de 2023-2024), le nombre de combinaisons possibles est trop important pour être réalisé visuellement. Ainsi, nous prévoyons d'adapter l'algorithme *RFIDeep* afin d'identifier automatiquement les couples pucés qui seront validés par des données d'observations de terrain et/ou visuellement à partir d'un algorithme simple mais non exhaustif de présélection de couples compatibles.

Outre l'intérêt d'acquérir des connaissances fondamentales sur l'espèce et son comportement, par exemple sur le degré de fidélité, les causes de divorce, et leurs conséquences sur la valeur sélective des individus, la détermination des couples devrait permettre de mieux comprendre la dynamique de la population. En effet, chez les espèces à soins biparentaux, le succès reproducteur dépend des deux individus et les coûts de la reproduction sont partagés. Pour les manchots royaux, il reste à élucider quel lien unit le succès reproducteur du couple et la valeur sélective des deux individus. Chez le guillemot de Troïl, il a été montré que le succès reproducteur dépendait majoritairement du temps passé au nid par les deux parents, alors qu'à l'échelle individuelle, le succès était dépendant de la qualité de la femelle mais pas du mâle (Lewis et al., 2006). Néanmoins, cette étude souligne que l'effet

lié au couple est bien plus grand que celui de la femelle seul, démontrant l'intérêt d'examiner la contribution des deux partenaires du couple. Des modèles individus-centrés intégrant les caractéristiques d'appariement seront développés pour déterminer les coûts/bénéfices de la fidélité au partenaire et de ce mode de reproduction coloniale dans un environnement changeant rapidement du fait des changements globaux.



## Bibliographie

- Abram, N.J., Mulvaney, R., Vimeux, F., Phipps, S.J., Turner, J., England, M.H., 2014. Evolution of the Southern Annular Mode during the past millennium. *Nature Clim Change* 4, 564–569. <https://doi.org/10.1038/nclimate2235>
- Adams, N.J., Klages, N.T., 1987. Seasonal variation in the diet of the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) at sub-Antarctic Marion Island. *Journal of Zoology* 212, 303–324. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb05992.x>
- Afán, I., Navarro, J., Grémillet, D., Coll, M., Forero, M.G., 2019. Maiden voyage into death: are fisheries affecting seabird juvenile survival during the first days at sea? *Royal Society Open Science* 6, 181151. <https://doi.org/10.1098/rsos.181151>
- Affouard, A., Goëau, H., Bonnet, P., Lombardo, J.-C., Joly, A., 2017. Pl@ ntnet app in the era of deep learning. Presented at the ICLR: International Conference on Learning Representations.
- Ainley, D., Woehler, E.J., Lescroë, A., 2017. Birds and Antarctic sea ice, in: *Sea Ice*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 570–582. <https://doi.org/10.1002/9781118778371.ch24>
- Amstrup, S.C., McDonald, T.L., Manly, B.F.J. (Eds.), 2010. *Handbook of Capture-Recapture Analysis*: Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400837717>
- Anderson, J.J., Gurarie, E., Bracis, C., Burke, B.J., Laidre, K.L., 2013. Modeling climate change impacts on phenology and population dynamics of migratory marine species. *Ecological Modelling, Global Climate Change and Marine Ecosystems* 264, 83–97. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.03.009>
- Anderson, T.M., Ritchie, M.E., McNaughton, S.J., 2007. Rainfall and Soils Modify Plant Community Response to Grazing in Serengeti National Park. *Ecology* 88, 1191–1201. <https://doi.org/10.1890/06-0399>
- Arizaga, J., Herrero, A., Aldalur, A., Cuadrado, J.F., Oro, D., 2015. Effect of Pre-Fledging Body Condition on Juvenile Survival in Yellowlegged Gulls *Larus michahellis*. *aorn* 50, 139–147. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2015.50.2.002>
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E., Rothery, P., 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature* 432, 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature02996>
- Aubry, L.M., Cam, E., Koons, D.N., Monnat, J.-Y., Pavard, S., 2011. Drivers of age-specific survival in a long-lived seabird: contributions of observed and hidden sources of heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 80, 375–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01784.x>
- Aubry, L.M., Williams, C.T., 2022. Vertebrate Phenological Plasticity: From Molecular Mechanisms to Ecological and Evolutionary Implications. *Integrative and Comparative Biology* 62, 958–971. <https://doi.org/10.1093/icb/icac121>
- Auger, M., Morrow, R., Kestenare, E., Sallée, J.-B., Cowley, R., 2021. Southern Ocean in-situ temperature trends over 25 years emerge from interannual variability. *Nat Commun* 12, 514. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20781-1>

- Austad, S.N., Fischer, K.E., 2016. Sex Differences in Lifespan. *Cell Metabolism* 23, 1022–1033. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2016.05.019>
- Bakewell, A.T., Davis, K.E., Freckleton, R.P., Isaac, N.J.B., Mayhew, P.J., 2020. Comparing Life Histories across Taxonomic Groups in Multiple Dimensions: How Mammal-Like Are Insects? *The American Naturalist* 195, 70–81. <https://doi.org/10.1086/706195>
- Barbosa, A., Palacios, M.J., 2009. Health of Antarctic birds: a review of their parasites, pathogens and diseases. *Polar Biol* 32, 1095. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0640-3>
- Barbraud, C., Delord, K., Bost, C.A., Chaigne, A., Marteau, C., Weimerskirch, H., 2020. Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biol* 43, 835–850. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02691-6>
- Barbraud, C., des Monstiers, B., Chaigne, A., Marteau, C., Weimerskirch, H., Delord, K., 2021. Predation by feral cats threatens great albatrosses. *Biol Invasions* 23, 2389–2405. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02512-9>
- Barbraud, C., Rivalan, P., Inchausti, P., Nevoux, M., Rolland, V., Weimerskirch, H., 2011. Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *Journal of Animal Ecology* 80, 89–100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01752.x>
- Barbraud, C., Rolland, V., Jenouvrier, S., Nevoux, M., Delord, K., Weimerskirch, H., 2012. Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Marine Ecology Progress Series* 454, 285–307. <https://doi.org/10.3354/meps09616>
- Bardon, G., Cristofari, R., Winterl, A., Barracho, T., Benoiste, M., Ceresa, C., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Fernandes, F.A.N., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Houstin, A., Krellenstein, A., Lecomte, N., Salmon, C.-E., Trucchi, E., Vallas, B., Wong, E.M., Zitterbart, D.P., Le Bohec, C., 2023. RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods in Ecology and Evolution* 14, 2814–2826. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14187>
- Barraquand, F., Yoccoz, N.G., 2013. When can environmental variability benefit population growth? Counterintuitive effects of nonlinearities in vital rates. *Theoretical Population Biology* 89, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2013.07.002>
- Barrat, A., 1976. Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot Royal *Aptenodytes patagonicus* des Iles Crozet. *Com Natl Fr Rech Antarct* 40, 9–51.
- Bay, R.A., Harrigan, R.J., Underwood, V.L., Gibbs, H.L., Smith, T.B., Ruegg, K., 2018. Genomic signals of selection predict climate-driven population declines in a migratory bird. *Science* 359, 83–86. <https://doi.org/10.1126/science.aan4380>
- Beauchamp, G., 2023. Annual apparent survival across species is lower in juvenile than adult birds but has similar ecological correlates. *Ibis* 165, 448–457. <https://doi.org/10.1111/ibi.13167>
- Beckerman, A., Benton, T.G., Ranta, E., Kaitala, V., Lundberg, P., 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 263–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02469-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02469-2)
- Behrenfeld, M.J., 2014. Climate-mediated dance of the plankton. *Nature Clim Change* 4, 880–887. <https://doi.org/10.1038/nclimate2349>

- Beissinger, S.R., McCullough, D.R., 2002. Population viability analysis. University of Chicago Press.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett* 15, 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Beltran, R., Kilpatrick, A.M., Picardi, S., Abrahms, B., Barrile, G., Oestreich, W., Smith, J.A., Czapanskiy, M., Favilla, A., Reisinger, R., Kendall-Bar, J., Payne, A., Savoca, M., Palance, D., Andrzejaczek, S., Shen, D., Adachi, T., Costa, D., Storm, N., Hale, C., Robinson, P., 2024. Biologging for the future: how biologists can help solve fundamental questions, from individuals to ecosystems.
- Bennison, A., Byrne, A.M.P., Reid, S.M., Lynton-Jenkins, J.G., Mollett, B., Silva, D.D., Peers-Dent, J., Finlayson, K., Hall, R., Blockley, F., Blyth, M., Falchieri, M., Fowler, Z., Fitzcharles, E.M., Brown, I.H., James, J., Banyard, A.C., 2024. Detection and spread of high pathogenicity avian influenza virus H5N1 in the Antarctic Region. <https://doi.org/10.1101/2023.11.23.568045>
- Benton, T.G., Plaistow, S.J., Coulson, T.N., 2006. Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 1173–1181. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3495>
- Berman, M., Gaillard, J.-M., Weimerskirch, H., 2009. Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proc. R. Soc. B* 276, 375–382. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0925>
- Bester, M.N., Bornemann, H., McIntyre, T., 2017. Antarctic marine mammals and sea ice, in: *Sea Ice*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 534–555. <https://doi.org/10.1002/9781118778371.ch22>
- Bestley, S., Ropert-Coudert, Y., Bengtson Nash, S., Brooks, C.M., Cotté, C., Dewar, M., Friedlaender, A.S., Jackson, J.A., Labrousse, S., Lowther, A.D., McMahon, C.R., Phillips, R.A., Pistorius, P., Puskic, P.S., Reis, A.O. de A., Reisinger, R.R., Santos, M., Tarszisz, E., Tixier, P., Trathan, P.N., Wege, M., Wienecke, B., 2020. Marine Ecosystem Assessment for the Southern Ocean: Birds and Marine Mammals in a Changing Climate. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8.
- Beukhof, E., Frelat, R., Pecuchet, L., Maureaud, A., Dencker, T.S., Sólmundsson, J., Punzón, A., Primicerio, R., Hidalgo, M., Möllmann, C., Lindegren, M., 2019. Marine fish traits follow fast-slow continuum across oceans. *Sci Rep* 9, 17878. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53998-2>
- Bhattacharjee, S., Rathore, C., Naik, A., Saha, M., Tudu, P., Dastidar, P.G., Bhattacharyya, S., de Boer, J., Chaudhuri, P., 2024. Do microplastics accumulate in penguin internal organs? Evidence from Svenner island, Antarctica. *Science of The Total Environment* 951, 175361. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175361>
- Bielby, J., Mace, G.M., Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L., Jones, K.E., Orme, C.D.L., Purvis, A., 2007. The Fast-Slow Continuum in Mammalian Life History: An Empirical Reevaluation. *The American Naturalist* 169, 748–757. <https://doi.org/10.1086/516847>
- Bishop, C.M., Nasrabadi, N.M., 2006. Pattern recognition and machine learning. Springer.
- Blackburn, T.M., 1991. Evidence for a 'Fast--Slow' Continuum of Life-History Traits Among Parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5, 65–74. <https://doi.org/10.2307/2389556>

- Blévin, P., Carravieri, A., Jaeger, A., Chastel, O., Bustamante, P., Cherel, Y., 2013. Wide Range of Mercury Contamination in Chicks of Southern Ocean Seabirds. *PLOS ONE* 8, e54508. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054508>
- Block, B.A., 2005. Physiological Ecology in the 21st Century: Advancements in Biologging Science. *Integrative and Comparative Biology* 45, 305–320. <https://doi.org/10.1093/icb/45.2.305>
- Bograd, S.J., Block, B.A., Costa, D.P., Godley, B.J., 2010. Biologging technologies: new tools for conservation. Introduction. *Endangered Species Research* 10, 1–7. <https://doi.org/10.3354/esr00269>
- Bonduriansky, R., Maklakov, A., Zajitschek, F., Brooks, R., 2008. Sexual Selection, Sexual Conflict and the Evolution of Ageing and Life Span. *Functional Ecology* 22, 443–453.
- Bonnedahl, J., Broman, T., Waldenström, J., Palmgren, H., Niskanen, T., Olsen, B., 2005. In Search of Human-associated Bacterial Pathogens in Antarctic Wildlife: Report from Six Penguin Colonies Regularly Visited by Tourists. *ambi* 34, 430–432. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-34.6.430>
- Bonter, D.N., Bridge, E.S., 2011. Applications of radio frequency identification (RFID) in ornithological research: a review. *Journal of Field Ornithology* 82, 1–10.
- Borboroglu, P.G., Boersma, P.D., 2015. *Penguins: Natural History and Conservation*. University of Washington Press.
- Borowiec, M.L., Dikow, R.B., Frandsen, P.B., McKeeken, A., Valentini, G., White, A.E., 2022. Deep learning as a tool for ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 13, 1640–1660. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13901>
- Bost, C.-A., Charrassin, J.B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y., Maho, Y.L., 2004. Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. *Marine Ecology Progress Series* 283, 293–297. <https://doi.org/10.3354/meps283293>
- Bost, C.-A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., Ainley, D.G., Weimerskirch, H., 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, Special Issue on Observational Studies of Oceanic Fronts 78, 363–376. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.022>
- Bost, C.-A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., Handrich, Y., Naito, Y., Guinet, C., Weimerskirch, H., 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nat Commun* 6, 8220. <https://doi.org/10.1038/ncomms9220>
- Bost, C.-A., Delord, K., Barbraud, C., Cotte, C., Péron, C., Weimerskirch, H., 2013. The King Penguin: Life History, current status and priority conservation actions. In: *Penguins Book*.
- Bost, C.-A., Georges, J., Guinet, C., Cherel, Y., Pütz, K., Charrassin, J., Handrich, Y., Zorn, T., Lage, J., Le Maho, Y., 1997. Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 150, 21–33. <https://doi.org/10.3354/meps150021>
- Bost, C.-A., Zorn, T., Le Maho, Y., Duhamel, G., 2002. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguin diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 227, 51–61. <https://doi.org/10.3354/meps227051>

- Boyce, M., 1992. Population Viability Analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 481–506. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.23.1.481>
- Boyd, C., Castillo, R., Hunt Jr, G.L., Punt, A.E., VanBlaricom, G.R., Weimerskirch, H., Bertrand, S., 2015. Predictive modelling of habitat selection by marine predators with respect to the abundance and depth distribution of pelagic prey. *Journal of Animal Ecology* 84, 1575–1588. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12409>
- Boyd, C., Grünbaum, D., Hunt Jr, G.L., Punt, A.E., Weimerskirch, H., Bertrand, S., 2017. Effects of variation in the abundance and distribution of prey on the foraging success of central place foragers. *Journal of Applied Ecology* 54, 1362–1372. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12832>
- Boyd, I.L., 1999. Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time-energy budgets. *Behavioral Ecology* 10, 198–208. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.2.198>
- Boyd, P.W., 2019. Physiology and iron modulate diverse responses of diatoms to a warming Southern Ocean. *Nature Clim Change* 9, 148–152. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0389-1>
- Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M., 2006. Evolutionary Response to Rapid Climate Change. *Science* 312, 1477–1478. <https://doi.org/10.1126/science.1127000>
- Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M., 2001. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 14509–14511. <https://doi.org/10.1073/pnas.241391498>
- Bretagnolle, V., Terraube, J., 2019. Predator–prey interactions and climate change, in: Dunn, P.O., Møller, A.P. (Eds.), *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford University Press Oxford, pp. 199–220. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824268.003.0015>
- Bricher, P.K., Lucieer, A., Woehler, E.J., 2008. Population trends of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) breeding colonies: a spatial analysis of the effects of snow accumulation and human activities. *Polar Biol* 31, 1397–1407. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0479-z>
- Brisson-Curadeau, É., Bost, C.-A., Cherel, Y., Elliott, K., 2023a. King Penguins adjust foraging effort rather than diet when faced with poor foraging conditions. *Ibis* n/a. <https://doi.org/10.1111/ibi.13287>
- Brisson-Curadeau, É., Elliott, K., Bost, C.-A., 2023b. Contrasting bottom-up effects of warming ocean on two king penguin populations. *Global Change Biology* 29, 998–1008. <https://doi.org/10.1111/gcb.16519>
- Brisson-Curadeau, É., Handrich, Y., Elliott, K.H., Bost, C.-A., 2021. Accelerometry predicts prey-capture rates in the deep-diving king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Mar Biol* 168, 156. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03968-y>
- Brisson-Curadeau, É., Patterson, A., Whelan, S., Lazarus, T., Elliott, K.H., 2017. Tracking Cairns: Biologging Improves the Use of Seabirds as Sentinels of the Sea. *Front. Mar. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00357>
- British Antarctic Survey, 2024. Penguins test positive for Avian Flu on South Georgia [WWW Document]. British Antarctic Survey. URL <https://www.bas.ac.uk/media-post/penguins-test-positive-for-avian-flu-on-south-georgia/> (accessed 8.16.24).

- Bromwich, D.H., Nicolas, J.P., Monaghan, A.J., Lazzara, M.A., Keller, L.M., Weidner, G.A., Wilson, A.B., 2013. Central West Antarctica among the most rapidly warming regions on Earth. *Nature Geosci* 6, 139–145. <https://doi.org/10.1038/ngeo1671>
- Bukkuri, A., Brown, J.S., 2023. Integrating eco-evolutionary dynamics into matrix population models for structured populations: Discrete and continuous frameworks. *Methods in Ecology and Evolution* 14, 1475–1488. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14111>
- Burgess, M.D., Smith, K.W., Evans, K.L., Leech, D., Pearce-Higgins, J.W., Branston, C.J., Briggs, K., Clark, J.R., du Feu, C.R., Lewthwaite, K., Nager, R.G., Sheldon, B.C., Smith, J.A., Whytock, R.C., Willis, S.G., Phillimore, A.B., 2018. Tritrophic phenological match–mismatch in space and time. *Nat Ecol Evol* 2, 970–975. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0543-1>
- Burke, K.D., Williams, J.W., Chandler, M.A., Haywood, A.M., Lunt, D.J., Otto-Bliesner, B.L., 2018. Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 13288–13293. <https://doi.org/10.1073/pnas.1809600115>
- Caccavo, J.A., Christiansen, H., Constable, A.J., Ghigliotti, L., Trebilco, R., Brooks, C.M., Cotte, C., Desvignes, T., Dornan, T., Jones, C.D., Koubbi, P., Saunders, R.A., Strobel, A., Vacchi, M., van de Putte, A.P., Walters, A., Waluda, C.M., Woods, B.L., Xavier, J.C., 2021. Productivity and Change in Fish and Squid in the Southern Ocean. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9.
- Cachelou, J., Saint-Andrieux, C., Baubet, E., Nivois, E., Richard, E., Gaillard, J.-M., Gamelon, M., 2022. Does mast seeding shape mating time in wild boar? A comparative study. *Biology Letters* 18, 20220213. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0213>
- Cai, W., Santoso, A., Wang, G., Yeh, S.-W., An, S.-I., Cobb, K.M., Collins, M., Guilyardi, E., Jin, F.-F., Kug, J.-S., Lengaigne, M., McPhaden, M.J., Takahashi, K., Timmermann, A., Vecchi, G., Watanabe, M., Wu, L., 2015. ENSO and greenhouse warming. *Nature Clim Change* 5, 849–859. <https://doi.org/10.1038/nclimate2743>
- Cam, E., Aubry, L.M., Authier, M., 2016. The Conundrum of Heterogeneities in Life History Studies. *Trends in Ecology & Evolution* 31, 872–886. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.002>
- Cam, E., Monnat, J.-Y., Hines, J.E., 2003. Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology* 72, 411–424. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00708.x>
- Carey, C., 2009. The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364, 3321–3330. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0182>
- Caro, S.P., Schaper, S.V., Hut, R.A., Ball, G.F., Visser, M.E., 2013. The Case of the Missing Mechanism: How Does Temperature Influence Seasonal Timing in Endotherms? *PLOS Biology* 11, e1001517. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001517>
- Carranza, M.M., Gille, S.T., Franks, P.J.S., Johnson, K.S., Pinkel, R., Girton, J.B., 2018. When Mixed Layers Are Not Mixed. Storm-Driven Mixing and Bio-optical Vertical Gradients in Mixed Layers of the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 123, 7264–7289. <https://doi.org/10.1029/2018JC014416>
- Caswell, H., 2000. *Matrix population models*. Sinauer Sunderland, MA.

- Catullo, R.A., Llewelyn, J., Phillips, B.L., Moritz, C.C., 2019. The Potential for Rapid Evolution under Anthropogenic Climate Change. *Current Biology* 29, R996–R1007. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.028>
- Caughley, G., 1966. Mortality Patterns in Mammals. *Ecology* 47, 906–918. <https://doi.org/10.2307/1935638>
- Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J.-M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitaud, S., Brison, A.-L., Miaud, C., Joly, P., Besnard, A., 2016. Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology* 97, 980–991. <https://doi.org/10.1890/15-0693.1>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Chapman, C.C., Lea, M.-A., Meyer, A., Sallée, J.-B., Hindell, M., 2020. Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nat. Clim. Chang.* 10, 209–219. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0705-4>
- Charmantier, A., Gienapp, P., 2014. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications* 7, 15–28. <https://doi.org/10.1111/eva.12126>
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B., Sheldon, B.C., 2008. Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science* 320, 800–803. <https://doi.org/10.1126/science.1157174>
- Charrassin, J.-B., Bost, C., 2001. Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER* 221, 285–298. <https://doi.org/10.3354/meps221285>
- Charrassin, J.-B., Le Maho, Y., Bost, C.-A., 2002. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Marine Biology* 141, 581–589. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0843-4>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chen, X., Cheng, X., Zhang, B., Meng, H., Wu, D., Zhang, M., Ji, M., Li, X., 2020. Lagged response of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) abundance to environmental variability in the Ross Sea, Antarctica. *Polar Biol* 43, 1769–1781. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02743-x>
- Cherel, Y., Ducatez, S., Fontaine, C., Richard, P., Guinet, C., 2008. Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series* 370, 239–247. <https://doi.org/10.3354/meps07673>
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Guinet, C., Vanpe, C., 2007. Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology* 76, 826–836. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01238.x>

- Cherel, Y., Pütz, K., Hobson, K.A., 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, southern Atlantic Ocean. *Polar Biol* 25, 898–906. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0419-2>
- Cherel, Y., Ridoux, V., Rodhouse, P.G., 1996. Fish and squid in the diet of king penguin chicks, *Aptenodytes patagonicus*, during winter at sub-antarctic Crozet Islands. *Marine Biology* 126, 559–570. <https://doi.org/10.1007/BF00351323>
- Cherel, Y., Verdon, C., Ridoux, V., 1993. Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. *Polar Biol* 13. <https://doi.org/10.1007/BF00238362>
- Cheung, W.W., Watson, R., Pauly, D., 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* 497, 365–368.
- Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R., 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models, in: Thomson, D.L., Cooch, E.G., Conroy, M.J. (Eds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA, pp. 845–865. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8\\_39](https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39)
- Choquet, R., Viallefont, A., Rouan, L., Gaanoun, K., Gaillard, J.-M., 2011. A semi-Markov model to assess reliably survival patterns from birth to death in free-ranging populations. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 383–389. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00088.x>
- Chown, S.L., Leihy, R.I., Naish, T.R., Brooks, C.M., Convey, P., Henley, B.J., Mackintosh, A.N., Phillips, L.M., Kennicutt II, M.C., Grant, S.M., 2022. Antarctic climate change and the environment: A decadal synopsis and recommendations for action.
- Christin, S., Hervet, É., Lecomte, N., 2019. Applications for deep learning in ecology. *Methods Ecol Evol* 10, 1632–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13256>
- Clairbaux, M., Mathewson, P., Porter, W., Fort, J., Strøm, H., Moe, B., Fauchald, P., Descamps, S., Helgason, H.H., Bråthen, V.S., Merkel, B., Anker-Nilssen, T., Bringsvor, I.S., Chastel, O., Christensen-Dalsgaard, S., Danielsen, J., Daunt, F., Dehnhard, N., Erikstad, K.E., Ezhov, A., Gavrilov, M., Krasnov, Y., Langset, M., Lorentsen, S.-H., Newell, M., Olsen, B., Reiertsen, T.K., Systad, G.H., Thórarinnsson, T.L., Baran, M., Diamond, T., Fayet, A.L., Fitzsimmons, M.G., Frederiksen, M., Gilchrist, H.G., Guilford, T., Huffeldt, N.P., Jessopp, M., Johansen, K.L., Kouwenberg, A.-L., Linnebjerg, J.F., Major, H.L., Tranquilla, L.M., Mallory, M., Merkel, F.R., Montevecchi, W., Mosbech, A., Petersen, A., Grémillet, D., 2021. North Atlantic winter cyclones starve seabirds. *Current Biology* 31, 3964-3971.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.059>
- Clay, T.A., Small, C., Tuck, G.N., Pardo, D., Carneiro, A.P.B., Wood, A.G., Croxall, J.P., Crossin, G.T., Phillips, R.A., 2019. A comprehensive large-scale assessment of fisheries bycatch risk to threatened seabird populations. *Journal of Applied Ecology* 56, 1882–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13407>
- Cleeland, J.B., Pardo, D., Raymond, B., Tuck, G.N., McMahon, C.R., Phillips, R.A., Alderman, R., Lea, M.-A., Hindell, M.A., 2021. Disentangling the Influence of Three Major Threats on the Demography of an Albatross Community. *Front. Mar. Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.578144>



- Clutton-Brock, T., Sheldon, B.C., 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 562–573. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.002>
- Clutton-Brock, T.H., 1988. *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago press.
- Cocciardi, J.M., Hoffman, A.M., Alvarado-Serrano, D.F., Anderson, J., Blumstein, M., Boehm, E.L., Bolin, L.G., Borokini, I.T., Bradburd, G.S., Branch, H.A., Brudvig, L.A., Chen, Y., Collins, S.L., Des Marais, D.L., Gamba, D., Hanan, N.P., Howard, M.M., Jaros, J., Juenger, T.E., Kooyers, N.J., Kottler, E.J., Lau, J.A., Menon, M., Moeller, D.A., Mozdzer, T.J., Sheth, S.N., Smith, M., Toll, K., Ungerer, M.C., Vahsen, M.L., Wadgymar, S.M., Waananen, A., Whitney, K.D., Avolio, M.L., 2024. The value of long-term ecological research for evolutionary insights. *Nat Ecol Evol* 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02464-y>
- Cody, M.L., 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 174–184.
- Colchero, F., Jones, O.R., Rebke, M., 2012. BaSTA: an R package for Bayesian estimation of age-specific survival from incomplete mark–recapture/recovery data with covariates. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 466–470. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00186.x>
- Constable, A.J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S.P., Arrigo, K.R., Barbraud, C., Barnes, D.K.A., Bindoff, N.L., Boyd, P.W., Brandt, A., Costa, D.P., Davidson, A.T., Ducklow, H.W., Emmerson, L., Fukuchi, M., Gutt, J., Hindell, M.A., Hofmann, E.E., Hosie, G.W., Iida, T., Jacob, S., Johnston, N.M., Kawaguchi, S., Kokubun, N., Koubbi, P., Lea, M.-A., Makhado, A., Massom, R.A., Meiners, K., Meredith, M.P., Murphy, E.J., Nicol, S., Reid, K., Richerson, K., Riddle, M.J., Rintoul, S.R., Smith Jr, W.O., Southwell, C., Stark, J.S., Sumner, M., Swadling, K.M., Takahashi, K.T., Trathan, P.N., Welsford, D.C., Weimerskirch, H., Westwood, K.J., Wienecke, B.C., Wolf-Gladrow, D., Wright, S.W., Xavier, J.C., Ziegler, P., 2014. Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology* 20, 3004–3025. <https://doi.org/10.1111/gcb.12623>
- Convention on Biological Diversity, 2020. *Global Biodiversity Outlook 5* [WWW Document]. Convention on Biological Diversity. URL <https://www.cbd.int/gbo5> (accessed 8.4.24).
- Cooch, E., White, G., 2024. Program MARK - “A Gentle Introduction” 23rd revision [WWW Document]. URL <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/> (accessed 8.10.24).
- Cooper, A., Turney, C., Hugueny, K.A., Brook, B.W., McDonald, H.G., Bradshaw, C.J.A., 2015. Abrupt warming events drove Late Pleistocene Holarctic megafaunal turnover. *Science* 349, 602–606. <https://doi.org/10.1126/science.aac4315>
- Cooper, J., Crawford, R., de Villiers, M., Dyer, B., Hofmeyr, G., Jonker, A., Villiers, D., 2009. Disease outbreaks among penguins at sub-Antarctic Marion Island: A conservation concern. *Marine Ornithology* 37, 193–196.
- Corbel, H., Morlon, F., Geiger, S., Groscolas, R., 2009. State-dependent decisions during the fledging process of king penguin chicks. *Animal Behaviour* 78, 829–838. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.019>
- Crespin, L., Harris, M.P., Lebreton, J.-D., Frederiksen, M., Wanless, S., 2006. Recruitment to a seabird population depends on environmental factors and on population size. *J Anim Ecology* 75, 228–238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01035.x>

- Cristofari, R., Liu, X., Bonadonna, F., Cherel, Y., Pistorius, P., Le Maho, Y., Raybaud, V., Stenseth, N.C., Le Bohec, C., Trucchi, E., 2018. Climate-driven range shifts of the king penguin in a fragmented ecosystem. *Nature Clim Change* 8, 245–251. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0084-2>
- Croxall, J.P., Butchart, S.H., Lascelles, B.E.N., Stattersfield, A.J., Sullivan, B.E.N., Symes, A., Taylor, P., 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* 22, 1–34.
- Cullen, J.M., Chambers, L.E., Coutin, P.C., Dann, P., 2009. Predicting onset and success of breeding in little penguins *Eudyptula minor* from ocean temperatures. *Marine Ecology Progress Series* 378, 269–278. <https://doi.org/10.3354/meps07881>
- Cunningham, S.J., Kruger, A.C., Nxumalo, M.P., Hockey, P.A.R., 2013. Identifying Biologically Meaningful Hot-Weather Events Using Threshold Temperatures That Affect Life-History. *PLOS ONE* 8, e82492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082492>
- Cushing, D.H., 1990. Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an Update of the Match/Mismatch Hypothesis, in: Blaxter, J.H.S., Southward, A.J. (Eds.), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 249–293. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60202-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3)
- Cushing, D.H., 1969. The Regularity of the Spawning Season of Some Fishes. *ICES Journal of Marine Science* 33, 81–92. <https://doi.org/10.1093/icesjms/33.1.81>
- Dasnon, A., Delord, K., Chaigne, A., Barbraud, C., 2022. Fisheries bycatch mitigation measures as an efficient tool for the conservation of seabird populations. *Journal of Applied Ecology* 59, 1674–1685. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14189>
- Dätwyler, C., Neukom, R., Abram, N.J., Gallant, A.J.E., Grosjean, M., Jacques-Coper, M., Karoly, D.J., Villalba, R., 2018. Teleconnection stationarity, variability and trends of the Southern Annular Mode (SAM) during the last millennium. *Clim Dyn* 51, 2321–2339. <https://doi.org/10.1007/s00382-017-4015-0>
- De Broyer, C., Danis, B., 2011. How many species in the Southern Ocean? Towards a dynamic inventory of the Antarctic marine species. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Census of Antarctic Marine Life: Diversity and Change in the Southern Ocean Ecosystems* 58, 5–17. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.10.007>
- de Lavergne, C., Palter, J.B., Galbraith, E.D., Bernardello, R., Marinov, I., 2014. Cessation of deep convection in the open Southern Ocean under anthropogenic climate change. *Nature Clim Change* 4, 278–282. <https://doi.org/10.1038/nclimate2132>
- De Vries, C., Caswell, H., 2019. Stage-Structured Evolutionary Demography: Linking Life Histories, Population Genetics, and Ecological Dynamics. *The American Naturalist* 193, 545–559. <https://doi.org/10.1086/701857>
- de Wit, C., Fisk, A.T., Hobbs, K.E., 2004. AMAP assessment 2002: Persistent organic pollutants in the Arctic. Arctic Monitoring and Assessment Programme.
- Derenne, P., Mougin, J.L., 1976. DONNÉES CRANIOMÉTRIQUES SUR LE LAPIN ET LE CHAT HARET DE L'ILE AUX COCHONS, ARCHIPEL CROZET (46°06' S, 50°14' E) 40, 495–516. <https://doi.org/10.1515/mamm.1976.40.3.495>

- Derville, S., Torres, L.G., Newsome, S.D., Somes, C.J., Valenzuela, L.O., Vander Zanden, H.B., Baker, C.S., Bérubé, M., Busquets-Vass, G., Carlyon, K., Childerhouse, S.J., Constantine, R., Dunshea, G., Flores, P.A.C., Goldsworthy, S.D., Graham, B., Groch, K., Gröcke, D.R., Harcourt, R., Hindell, M.A., Hulva, P., Jackson, J.A., Kennedy, A.S., Lundquist, D., Mackay, A.I., Neveceralova, P., Oliveira, L., Ott, P.H., Palsbøll, P.J., Patenaude, N.J., Rowntree, V., Sironi, M., Vermeulen, E., Watson, M., Zerbini, A.N., Carroll, E.L., 2023. Long-term stability in the circumpolar foraging range of a Southern Ocean predator between the eras of whaling and rapid climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2214035120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2214035120>
- Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., McAdam, A.G., Gaillard, J.-M., 2008. Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 77, 305–314. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01340.x>
- Descamps, S., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P., Le Maho, Y., 2002. The annual breeding cycle of unbanded king penguins *Aptenodytes patagonicus* on Possession Island (Crozet). *Avian Science* 2, 87–98.
- Descamps, S., Tarroux, A., Lorentsen, S., Love, O.P., Varpe, Ø., Yoccoz, N.G., 2016. Large-scale oceanographic fluctuations drive Antarctic petrel survival and reproduction. *Ecography* 39, 496–505. <https://doi.org/10.1111/ecog.01659>
- Descamps, S., Tarroux, A., Varpe, Ø., Yoccoz, N.G., Tveraa, T., Lorentsen, S.-H., 2015. Demographic effects of extreme weather events: snow storms, breeding success, and population growth rate in a long-lived Antarctic seabird. *Ecology and Evolution* 5, 314–325. <https://doi.org/10.1002/ece3.1357>
- DeVries, T., 2014. The oceanic anthropogenic CO<sub>2</sub> sink: Storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era. *Global Biogeochemical Cycles* 28, 631–647. <https://doi.org/10.1002/2013GB004739>
- Dias, M.P., Martin, R., Pearmain, E.J., Burfield, I.J., Small, C., Phillips, R.A., Yates, O., Lascelles, B., Borboroglu, P.G., Croxall, J.P., 2019. Threats to seabirds: A global assessment. *Biological Conservation* 237, 525–537. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.033>
- Dickinson, J.L., Zuckerberg, B., Bonter, D.N., 2010. Citizen science as an ecological research tool: challenges and benefits. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 41, 149–172.
- Diffenbaugh, N.S., Field, C.B., 2013. Changes in Ecologically Critical Terrestrial Climate Conditions. *Science* 341, 486–492. <https://doi.org/10.1126/science.1237123>
- Dilley, B.J., Schoombie, S., Schoombie, J., Ryan, P.G., 2016. ‘Scalping’ of albatross fledglings by introduced mice spreads rapidly at Marion Island. *Antarctic Science* 28, 73–80. <https://doi.org/10.1017/S0954102015000486>
- Doiron, M., Gauthier, G., Lévesque, E., 2015. Trophic mismatch and its effects on the growth of young in an Arctic herbivore. *Global Change Biology* 21, 4364–4376. <https://doi.org/10.1111/gcb.13057>
- Douglas, A.E., 2003. Coral bleaching—how and why? *Marine Pollution Bulletin* 46, 385–392. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00037-7](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00037-7)

- Drake, J.M., Griffen, B.D., 2010. Early warning signals of extinction in deteriorating environments. *Nature* 467, 456–459. <https://doi.org/10.1038/nature09389>
- du Plessis, C.J., van Heezik, Y.M., Seddon, P.J., 1994. Timing of King Penguin Breeding at Marion Island. *Emu - Austral Ornithology*. <https://doi.org/10.1071/MU9940216>
- DuBois, P., 2013. MySQL. Addison-Wesley.
- Ducklow, H.W., Baker, K., Martinson, D.G., Quetin, L.B., Ross, R.M., Smith, R.C., Stammerjohn, S.E., Vernet, M., Fraser, W., 2007. Marine pelagic ecosystems: the west Antarctic Peninsula. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362, 67–94. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1955>
- Durant, J.M., Hjermann, D., Ottersen, G., Stenseth, N., 2007a. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33, 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Durant, J.M., Hjermann, D., Ottersen, G., Stenseth, N., 2007b. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33, 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Durant, J.M., Hjermann, D.Ø., Frederiksen, M., Charrassin, J.B., Maho, Y.L., Sabarros, P.S., Crawford, R.J.M., Stenseth, N.C., 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Climate Research* 39, 115–129. <https://doi.org/10.3354/cr00798>
- Durant, J.M., Stenseth, N.Chr., Anker-Nilssen, T., Harris, M.P., Thompson, P.M., Wanless, S., 2005. Marine Birds and Climate Fluctuation in the North Atlantic, in: Stenseth, N.Chr., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Belgrano, A. (Eds.), *Marine Ecosystems and Climate Variation: The North Atlantic: A Comparative Perspective*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198507499.003.0007>
- Dybala, K.E., Eadie, J.M., Gardali, T., Seavy, N.E., Herzog, M.P., 2013. Projecting demographic responses to climate change: adult and juvenile survival respond differently to direct and indirect effects of weather in a passerine population. *Global Change Biology* 19, 2688–2697. <https://doi.org/10.1111/gcb.12228>
- Dyrcz, A., Czyż, B., 2018. Advanced Breeding Time in Line with Climate Did Not Affect Productivity of Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* Despite the Shortening of the Nestling Period. *aorn* 53, 13–22. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2018.53.1.002>
- Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Le Bohec, C., Bost, C., Le Maho, Y., Weimerskirch, H., Handrich, Y., 2017. Apparent changes in body insulation of juvenile king penguins suggest an energetic challenge during their early life at sea. *Journal of Experimental Biology* 220, 2666–2678. <https://doi.org/10.1242/jeb.160143>
- Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Le Bohec, C., Chatelain, N., Weimerskirch, H., Handrich, Y., 2021. The early life of king penguins: ontogeny of dive capacity and foraging behaviour in an expert diver. *Journal of Experimental Biology* 224, jeb242512. <https://doi.org/10.1242/jeb.242512>
- European Union-Copernicus Marine Service, 2016. Global Ocean 1/12° Physics Analysis and Forecast updated Daily. <https://doi.org/10.48670/MOI-00016>

- Evans, R., Lea, M.-A., Hindell, M.A., 2021. Predicting the distribution of foraging seabirds during a period of heightened environmental variability. *Ecological Applications* 31, e02343. <https://doi.org/10.1002/eap.2343>
- Fagerstone, K.A., Johns, B.E., 1987. Transponders as permanent identification markers for domestic ferrets, black-footed ferrets, and other wildlife. *The Journal of wildlife management* 294–297.
- Fay, R., Barbraud, C., Delord, K., Weimerskirch, H., 2018. From early life to senescence: individual heterogeneity in a long-lived seabird. *Ecological Monographs* 88, 60–73. <https://doi.org/10.1002/ecm.1275>
- Fay, R., Barbraud, C., Delord, K., Weimerskirch, H., 2017. Contrasting effects of climate and population density over time and life stages in a long-lived seabird. *Functional Ecology* 31, 1275–1284. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12831>
- Fay, R., Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* 84, 1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390>
- Fayet, A.L., Clucas, G.V., Anker-Nilssen, T., Syposz, M., Hansen, E.S., 2021. Local prey shortages drive foraging costs and breeding success in a declining seabird, the Atlantic puffin. *Journal of Animal Ecology* 90, 1152–1164. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13442>
- Feng, D., Gleason, C.J., Lin, P., Yang, X., Pan, M., Ishitsuka, Y., 2021. Recent changes to Arctic river discharge. *Nat Commun* 12, 6917. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27228-1>
- Fernandes, F.A.N., 2023. Ongoing selective forces driving King penguin evolution (These de doctorat). Strasbourg.
- Fetterer, F., Knowles, K., Meier, W., Savoie, M., Windnagel, A., 2017. Sea Ice Index, Version 3. <https://doi.org/10.7265/N5K072F8>
- Finney, S.K., Wanless, S., Harris, M.P., 1999. The Effect of Weather Conditions on the Feeding Behaviour of a Diving Bird, the Common Guillemot *Uria aalge*. *Journal of Avian Biology* 30, 23. <https://doi.org/10.2307/3677239>
- Fogt, R.L., Marshall, G.J., 2020. The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *WIREs Climate Change* 11, e652. <https://doi.org/10.1002/wcc.652>
- Foley, C.M., Hart, T., Lynch, H.J., 2018. King Penguin populations increase on South Georgia but explanations remain elusive. *Polar Biol* 41, 1111–1122. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2271-z>
- Forrest, J., Miller-Rushing, A.J., 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3101–3112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0145>
- Forsman, A., 2015. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity* 115, 276–284. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.92>

- Franklin, J.F., 1989. Importance and Justification of Long-Term Studies in Ecology, in: Likens, G.E. (Ed.), *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives*. Springer, New York, NY, pp. 3–19. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_1)
- Frederiksen, M., Daunt, F., Harris, M.P., Wanless, S., 2008. The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 77, 1020–1029. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01422.x>
- Frederiksen, M., Edwards, M., Mavor, R., Wanless, S., 2007. Regional and annual variation in Black-legged Kittiwake breeding productivity is related to sea surface temperature. *Marine Ecology Progress Series* 350, 137–143. <https://doi.org/10.3354/meps07126>
- Frederiksen, M., Lebreton, J.-D., Pradel, R., Choquet, R., Gimenez, O., 2014. Identifying links between vital rates and environment: a toolbox for the applied ecologist. *Journal of Applied Ecology* 51, 71–81.
- Freeman, B.G., Lee-Yaw, J.A., Sunday, J.M., Hargreaves, A.L., 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions. *Global Ecology and Biogeography* 27, 1268–1276. <https://doi.org/10.1111/geb.12774>
- Freeman, N.M., Lovenduski, N.S., Gent, P.R., 2016. Temporal variability in the Antarctic Polar Front (2002–2014). *Journal of Geophysical Research: Oceans* 121, 7263–7276. <https://doi.org/10.1002/2016JC012145>
- Freeman, N.M., Lovenduski, N.S., Munro, D.R., Krumhardt, K.M., Lindsay, K., Long, M.C., MacLennan, M., 2018. The Variable and Changing Southern Ocean Silicate Front: Insights From the CESM Large Ensemble. *Global Biogeochemical Cycles* 32, 752–768. <https://doi.org/10.1029/2017GB005816>
- Freer, J.J., Tarling, G.A., Collins, M.A., Partridge, J.C., Genner, M.J., 2019. Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. *Diversity and Distributions* 25, 1259–1272. <https://doi.org/10.1111/ddi.12934>
- Fretwell, P.T., Boutet, A., Ratcliffe, N., 2023. Record low 2022 Antarctic sea ice led to catastrophic breeding failure of emperor penguins. *Commun Earth Environ* 4, 1–6. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00927-x>
- Friedlingstein, P., O'Sullivan, M., Jones, M.W., Andrew, R.M., Bakker, D.C.E., Hauck, J., Landschützer, P., Le Quéré, C., Luijkx, I.T., Peters, G.P., Peters, W., Pongratz, J., Schwingshackl, C., Sitch, S., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Alin, S.R., Anthoni, P., Barbero, L., Bates, N.R., Becker, M., Bellouin, N., Decharme, B., Bopp, L., Brasika, I.B.M., Cadule, P., Chamberlain, M.A., Chandra, N., Chau, T.-T.-T., Chevallier, F., Chini, L.P., Cronin, M., Dou, X., Enyo, K., Evans, W., Falk, S., Feely, R.A., Feng, L., Ford, D.J., Gasser, T., Ghattas, J., Gkritzalis, T., Grassi, G., Gregor, L., Gruber, N., Gürses, Ö., Harris, I., Hefner, M., Heinke, J., Houghton, R.A., Hurtt, G.C., Iida, Y., Ilyina, T., Jacobson, A.R., Jain, A., Jarníková, T., Jersild, A., Jiang, F., Jin, Z., Joos, F., Kato, E., Keeling, R.F., Kennedy, D., Klein Goldewijk, K., Knauer, J., Korsbakken, J.I., Körtzinger, A., Lan, X., Lefèvre, N., Li, H., Liu, J., Liu, Z., Ma, L., Marland, G., Mayot, N., McGuire, P.C., McKinley, G.A., Meyer, G., Morgan, E.J., Munro, D.R., Nakaoka, S.-I., Niwa, Y., O'Brien, K.M., Olsen, A., Omar, A.M., Ono, T., Paulsen, M., Pierrot, D., Pocock, K., Poulter, B., Powis, C.M., Rehder, G., Resplandy, L., Robertson, E., Rödenbeck, C., Rosan, T.M., Schwinger, J., Séférian, R., Smallman, T.L., Smith, S.M., Sospedra-Alfonso, R., Sun, Q., Sutton, A.J., Sweeney, C., Takao, S., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Tsujino, H., Tubiello, F., van der Werf, G.R., van Ooijen, E., Wanninkhof,

- R., Watanabe, M., Wimart-Rousseau, C., Yang, D., Yang, X., Yuan, W., Yue, X., Zaehle, S., Zeng, J., Zheng, B., 2023. Global Carbon Budget 2023. *Earth System Science Data* 15, 5301–5369. <https://doi.org/10.5194/essd-15-5301-2023>
- Frölicher, T.L., Sarmiento, J.L., Paynter, D.J., Dunne, J.P., Krasting, J.P., Winton, M., 2015. Dominance of the Southern Ocean in Anthropogenic Carbon and Heat Uptake in CMIP5 Models. *Journal of Climate* 28, 862–886. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-14-00117.1>
- Fromant, A., Carravieri, A., Bustamante, P., Labadie, P., Budzinski, H., Peluhet, L., Churlaud, C., Chastel, O., Cherel, Y., 2016. Wide range of metallic and organic contaminants in various tissues of the Antarctic prion, a planktonophagous seabird from the Southern Ocean. *Science of The Total Environment* 544, 754–764. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.11.114>
- Fromant, A., Delord, K., Bost, C.-A., Eizenberg, Y.H., Botha, J.A., Cherel, Y., Bustamante, P., Gardner, B.R., Brault-Favrou, M., Lec’Hvien, A., 2021. Impact of extreme environmental conditions: foraging behaviour and trophic ecology responses of a diving seabird, the common diving petrel. *Progress in Oceanography* 198, 102676.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 58–63. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01237-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01237-8)
- Gaillard, J.-M., Lemaître, J.-F., 2020. An integrative view of senescence in nature. *Functional Ecology* 34, 4–16. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13506>
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J., Clobert, J., 1989. An Analysis of Demographic Tactics in Birds and Mammals. *Oikos* 56, 59–76. <https://doi.org/10.2307/3566088>
- Gaillard, J.-M., Viallefont, A., Loison, A., Festa-Bianchet, M., 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27, 47–58.
- Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., 2003. Temporal Variation in Survival of Mammals: A Case of Environmental Canalization? *Ecology* 84, 3294–3306. <https://doi.org/10.1890/02-0409>
- Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Baubet, E., Brandt, S., Gimenez, O., 2011. High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. *Evolution* 65, 3100–3112. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01366.x>
- Gamelon, M., Firth, J.A., Le Moullec, M., Petry, W.K., Salguero-Gómez, R., 2021a. Longitudinal demographic data collection, in: Salguero-Gomez, R., Gamelon, M. (Eds.), *Demographic Methods across the Tree of Life*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198838609.003.0005>
- Gamelon, M., Jenouvrier, S., Lindner, M., Sæther, B.-E., Visser, M.E., 2023. Detecting climate signals cascading through levels of biological organization. *Nat. Clim. Chang.* 13, 985–989. <https://doi.org/10.1038/s41558-023-01760-y>
- Gamelon, M., Touzot, L., Baubet, É., Cachelou, J., Focardi, S., Franzetti, B., Nivois, É., Veylit, L., Sæther, B.-E., 2021b. Effects of pulsed resources on the dynamics of seed consumer populations: a comparative demographic study in wild boar. *Ecosphere* 12, e03395. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3395>

- Gaston, A.J., Hipfner, M., 1998. The effect of ice conditions in northern Hudson Bay on breeding by Thick-billed Murres ( *Uria lomvia* ). *Can. J. Zool.* 76, 480–492. <https://doi.org/10.1139/z97-222>
- Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.P., Ribic, C.A., Fraser, W.R., Woehler, E.J., Descamps, S., Gilly, C., Le Bohec, C., Le Maho, Y., 2004. Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proc Biol Sci* 271, S423–S426.
- Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., Gendner, J.-P., Durant, J., Handrich, Y., 2001. State-dependent decisions in long term fasting King Penguins *Aptenodytes patagonicus* during reproduction. *Animal Behaviour - ANIM BEHAV* 62, 661–669. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1803>
- Gendner, J.-P., Gauthier-Clerc, M., Bohec, C.L., Descamps, S., Maho, Y.L., 2005. A new application for transponders in studying of penguins. *J. Field Ornithol.* 76.
- Genovart, M., Oro, D., Tenan, S., 2018. Immature survival, fertility, and density dependence drive global population dynamics in a long-lived species. *Ecology* 99, 2823–2832. <https://doi.org/10.1002/ecy.2515>
- Gherardi-Fuentes, C., Pütz, K., Anguita, C., Simeone, A., 2019. Comparative foraging and diving behaviour of coexisting breeding and non-breeding King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) in Tierra del Fuego, Chile. *Emu - Austral Ornithology* 119, 61–70. <https://doi.org/10.1080/01584197.2018.1530061>
- Gillett, N.P., Fyfe, J.C., Parker, D.E., 2013. Attribution of observed sea level pressure trends to greenhouse gas, aerosol, and ozone changes. *Geophysical Research Letters* 40, 2302–2306. <https://doi.org/10.1002/grl.50500>
- Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W., Holt, R.D., 2010. A framework for community interactions under climate change. *Trends Ecol Evol* 25, 325–331. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.002>
- Gimenez, O., Cam, E., Gaillard, J.-M., 2018a. Individual heterogeneity and capture-recapture models: what, why and how? *Oikos* 127, 664–686. <https://doi.org/10.1111/oik.04532>
- Gimenez, O., Lebreton, J.-D., Choquet, R., Pradel, R., 2018b. R2ucare: An r package to perform goodness-of-fit tests for capture–recapture models. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 1749–1754. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13014>
- Gluckman, P.D., Hanson, M.A., Beedle, A.S., Spencer, H.G., 2008. Predictive adaptive responses in perspective. *Trends in Endocrinology & Metabolism* 19, 109–110. <https://doi.org/10.1016/j.tem.2008.02.002>
- Gluckman, P.D., Hanson, M.A., Spencer, H.G., 2005. Predictive adaptive responses and human evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 527–533. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.001>
- Goodfellow, I., Pouget-Abadie, J., Mirza, M., Xu, B., Warde-Farley, D., Ozair, S., Courville, A., Bengio, Y., 2014. Advances in neural information processing systems. *Curran Associates, Inc* 27, 2672–2680.
- Gordon, A., Georgi, D., Taylor, H., 1977. Antarctic polar front zone in the western Scotia Sea—Summer 1975. *Journal of Physical Oceanography* 7, 309–328.



- Gorodetskaya, I.V., Durán-Alarcón, C., González-Herrero, S., Clem, K.R., Zou, X., Rowe, P., Rodriguez Imazio, P., Campos, D., Leroy-Dos Santos, C., Dutrievoz, N., Wille, J.D., Chyhareva, A., Favier, V., Blanchet, J., Pohl, B., Cordero, R.R., Park, S.-J., Colwell, S., Lazzara, M.A., Carrasco, J., Gulisano, A.M., Krakovska, S., Ralph, F.M., Dethinne, T., Picard, G., 2023. Record-high Antarctic Peninsula temperatures and surface melt in February 2022: a compound event with an intense atmospheric river. *npj Clim Atmos Sci* 6, 1–18. <https://doi.org/10.1038/s41612-023-00529-6>
- Grafen, A., 1988. Grafen, A. (1988). On the uses of data on lifetime reproductive success, in: *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. pp. 454–471.
- Graversen, R.G., Wang, M., 2009. Polar amplification in a coupled climate model with locked albedo. *Clim Dyn* 33, 629–643. <https://doi.org/10.1007/s00382-009-0535-6>
- Gross, M.R., Harvey, P.H., Partridge, L., Southwood, S.R., 1997. Evolution of alternative reproductive strategies: frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 332, 59–66. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0033>
- 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. Series B: Biological Sciences* 265, 1001–1006. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0390>
- Hall, A., 2004. The Role of Surface Albedo Feedback in Climate. *Journal of Climate* 17, 1550–1568. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2004\)017<1550:TROSAF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017<1550:TROSAF>2.0.CO;2)
- Hällfors, M.H., Antão, L.H., Itter, M., Lehikoinen, A., Lindholm, T., Roslin, T., Saastamoinen, M., 2020. Shifts in timing and duration of breeding for 73 boreal bird species over four decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117, 18557–18565. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913579117>
- Hansen, P.J., 2009. Effects of heat stress on mammalian reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0131>
- Hau, M., Goymann, W., 2015. Endocrine mechanisms, behavioral phenotypes and plasticity: known relationships and open questions. *Front Zool* 12, S7. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S7>
- Hawkins, E., Sutton, R., 2012. Time of emergence of climate signals. *Geophys. Res. Lett.* 39, L01702. <https://doi.org/10.1029/2011GL050087>
- Hazen, E.L., Abrahms, B., Brodie, S., Carroll, G., Jacox, M.G., Savoca, M.S., Scales, K.L., Sydeman, W.J., Bograd, S.J., 2019. Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17, 565–574. <https://doi.org/10.1002/fee.2125>
- Heidinger, B.J., Nisbet, I.C.T., Ketterson, E.D., 2006. Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 2227–2231. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3557>

- Henley, S.F., Cavan, E.L., Fawcett, S.E., Kerr, R., Monteiro, T., Sherrell, R.M., Bowie, A.R., Boyd, P.W., Barnes, D.K.A., Schloss, I.R., Marshall, T., Flynn, R., Smith, S., 2020. Changing Biogeochemistry of the Southern Ocean and Its Ecosystem Implications. *Front. Mar. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00581>
- Hersbach, H., Bell, W., Berrisford, P., Horányi, A., J., M.-S., Nicolas, J., Radu, R., Schepers, D., Simmons, A., Soci, C., Dee, D., 2019. Global reanalysis: goodbye ERA-Interim, hello ERA5. <https://doi.org/10.21957/VF291HEHD7>
- Hill, S.L., Murphy, E.J., Reid, K., Trathan, P.N., Constable, A.J., 2006. Modelling Southern Ocean ecosystems: krill, the food-web, and the impacts of harvesting. *Biological Reviews* 81, 581–608. <https://doi.org/10.1017/S1464793106007123>
- Hindell, M.A., 1988. The diet of the King Penguin *Aptenodytes patagonicus* at Macquarie Island. *Ibis* 130, 193–203. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1988.tb00970.x>
- Hindell, M.A., Bradshaw, C.J.A., Brook, B.W., Fordham, D.A., Kerry, K., Hull, C., McMahon, C.R., 2012. Long-term breeding phenology shift in royal penguins. *Ecol Evol* 2, 1563–1571. <https://doi.org/10.1002/ece3.281>
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F., 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328, 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Holt, K.A., Boersma, P.D., 2022. Unprecedented heat mortality of Magellanic Penguins. *Ornithological Applications* 124, duab052. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duab052>
- Hou, L., Verdirame, M., Welch Jr, K.C., 2015. Automated tracking of wild hummingbird mass and energetics over multiple time scales using radio frequency identification (RFID) technology. *Journal of Avian Biology* 46, 1–8.
- Houstin, A., Zitterbart, D.P., Heerah, K., Eisen, O., Planas-Bielsa, V., Fabry, B., Le Bohec, C., 2022. Juvenile emperor penguin range calls for extended conservation measures in the Southern Ocean. *Royal Society Open Science* 9, 211708. <https://doi.org/10.1098/rsos.211708>
- Hu, F.S., Higuera, P.E., Duffy, P., Chipman, M.L., Rocha, A.V., Young, A.M., Kelly, R., Dietze, M.C., 2015. Arctic tundra fires: natural variability and responses to climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 369–377. <https://doi.org/10.1890/150063>
- Huang, B., Liu, C., Banzon, V., Freeman, E., Graham, G., Hankins, B., Smith, T., Zhang, H.-M., 2021. Improvements of the Daily Optimum Interpolation Sea Surface Temperature (DOISST) Version 2.1. *Journal of Climate* 34, 2923–2939. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-20-0166.1>
- Huang, Y., Fassbender, A.J., Bushinsky, S.M., 2023. Biogenic carbon pool production maintains the Southern Ocean carbon sink. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2217909120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2217909120>
- Hughes, B.B., Beas-Luna, R., Barner, A.K., Brewitt, K., Brumbaugh, D.R., Cerny-Chipman, E.B., Close, S.L., Coblentz, K.E., de Nesnera, K.L., Drobniitch, S.T., Figurski, J.D., Focht, B., Friedman, M., Freiwald, J., Heady, K.K., Heady, W.N., Hettlinger, A., Johnson, A., Karr, K.A., Mahoney, B., Moritsch, M.M., Osterback, A.-M.K., Reimer, J., Robinson, J., Rohrer, T., Rose, J.M., Sabal, M.,

- Segui, L.M., Shen, C., Sullivan, J., Zuercher, R., Raimondi, P.T., Menge, B.A., Grorud-Colvert, K., Novak, M., Carr, M.H., 2017. Long-Term Studies Contribute Disproportionately to Ecology and Policy. *BioScience* 67, 271–281. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw185>
- Hughes, T.P., Kerry, J.T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J.G., Anderson, K.D., Baird, A.H., Babcock, R.C., Beger, M., Bellwood, D.R., Berkemans, R., Bridge, T.C., Butler, I.R., Byrne, M., Cantin, N.E., Comeau, S., Connolly, S.R., Cumming, G.S., Dalton, S.J., Diaz-Pulido, G., Eakin, C.M., Figueira, W.F., Gilmour, J.P., Harrison, H.B., Heron, S.F., Hoey, A.S., Hobbs, J.-P.A., Hoogenboom, M.O., Kennedy, E.V., Kuo, C., Lough, J.M., Lowe, R.J., Liu, G., McCulloch, M.T., Malcolm, H.A., McWilliam, M.J., Pandolfi, J.M., Pears, R.J., Pratchett, M.S., Schoepf, V., Simpson, T., Skirving, W.J., Sommer, B., Torda, G., Wachenfeld, D.R., Willis, B.L., Wilson, S.K., 2017. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543, 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Iler, A.M., CaraDonna, P.J., Forrest, J.R.K., Post, E., 2021. Demographic Consequences of Phenological Shifts in Response to Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 52, 221–245. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011921-032939>
- 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 the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology* 34, 170–176. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2003.03031.x>
- IPBES, 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.3831673>
- IPCC, 2023. Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- IPCC, 2022. The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157964>
- Iserbyt, A., Griffioen, M., Borremans, B., Eens, M., Müller, W., 2018. How to quantify animal activity from radio-frequency identification (RFID) recordings. *Ecology and Evolution* 8, 10166–10174. <https://doi.org/10.1002/ece3.4491>
- Isobe, A., Uchiyama-Matsumoto, K., Uchida, K., Tokai, T., 2017. Microplastics in the Southern Ocean. *Marine Pollution Bulletin* 114, 623–626. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.09.037>
- IUCN, 2024. The IUCN Red List of Threatened Species [WWW Document]. IUCN Red List of Threatened Species. URL <https://www.iucnredlist.org/en> (accessed 8.7.24).
- Jakubas, D., Wojczulanis-Jakubas, K., Walkusz, W., 2007. Response of Dovekie to Changes in Food Availability. *Waterbirds* 30, 421–428. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030\[0421:RODTCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030[0421:RODTCI]2.0.CO;2)
- Jansen, M.B., Eradus, W., 1999. Future developments on devices for animal radiofrequency identification. *Computers and Electronics in Agriculture* 24, 109–117. [https://doi.org/10.1016/S0168-1699\(99\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1699(99)00041-1)

- Jenouvrier, S., Aubry, L., van Daalen, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Caswell, H., 2022a. When the going gets tough, the tough get going: Effect of extreme climate on an Antarctic seabird's life history. *Ecology Letters* 25, 2120–2131. <https://doi.org/10.1111/ele.14076>
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72, 576–587. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00727.x>
- Jenouvrier, S., Long, M.C., Coste, C.F.D., Holland, M., Gamelon, M., Yoccoz, N.G., Sæther, B., 2022b. Detecting climate signals in populations across life histories. *Glob Chang Biol* 28, 2236–2258. <https://doi.org/10.1111/gcb.16041>
- Jenouvrier, S., Visser, M.E., 2011. Climate change, phenological shifts, eco-evolutionary responses and population viability: toward a unifying predictive approach. *Int J Biometeorol* 55, 905–919. <https://doi.org/10.1007/s00484-011-0458-x>
- Jenouvrier, S., Weimerskirch, H., Barbraud, C., Park, Y.-H., Cazelles, B., 2005. Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proc. R. Soc. B.* 272, 887–895. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2978>
- Jiguet, F., Jouventin, P., 1999. Individual breeding decisions and long-term reproductive strategy in the King Penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Ibis* 141, 428–433. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1999.tb04411.x>
- Jobling, J.A., 2010. The Helm dictionary of scientific bird names: from aalge to zusii. Christopher Helm, London.
- Jodice, P.G.R., Lanctot, R.B., Gill, V.A., Roby, D.D., Hatch, S.A., 2000. Sexing Adult Black-Legged Kittiwakes by DNA, Behavior, and Morphology. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 23, 405. <https://doi.org/10.2307/1522177>
- Johnson, G.C., Lumpkin, R., Atkinson, C., Biló, T., Boyer, T., Bringas, F., Carter, B.R., Cetinić, I., Chambers, D.P., Chan, D., Cheng, L., Chomiak, L., Cronin, M.F., Dong, S., Feely, R.A., Franz, B.A., Gao, M., Garg, J., Gilson, J., Goni, G., Hamlington, B.D., Hobbs, W., Hu, Z.-Z., Huang, B., Ishii, M., Jevrejeva, S., Johns, W., Landschützer, P., Lankhorst, M., Leuliette, E., Locarnini, R., Lyman, J.M., McPhaden, M.J., Merrifield, M.A., Mishonov, A., Mitchum, G.T., Moat, B.I., Mrekaj, I., Nerem, R.S., Purkey, S.G., Qiu, B., Reagan, J., Sato, K., Schmid, C., Sharp, J.D., Siegel, D.A., Smeed, D.A., Stackhouse, P.W., Sweet, W., Thompson, P.R., Triñanes, J.A., Volkov, D.L., Wanninkhof, R., Wen, C., Westberry, T.K., Widlansky, M.J., Willis, J., Xie, P.-P., Yin, X., Zhang, H., Zhang, L., Allen, J., Camper, A.V., Haley, B.O., Hammer, G., Love-Brotak, S.E., Ohlmann, L., Noguchi, L., Riddle, D.B., Veasey, S.W., 2023. Global Oceans. *Bulletin of the American Meteorological Society* 104, S146–S206. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-23-0076.2>
- Johnston, N.M., Murphy, E.J., Atkinson, A., Constable, A.J., Cotté, C., Cox, M., Daly, K.L., Driscoll, R., Flores, H., Halfter, S., Henschke, N., Hill, S.L., Höfer, J., Hunt, B.P.V., Kawaguchi, S., Lindsay, D., Liszka, C., Loeb, V., Manno, C., Meyer, B., Pakhomov, E.A., Pinkerton, M.H., Reiss, C.S., Richerson, K., Jr., W.O.S., Steinberg, D.K., Swadling, K.M., Tarling, G.A., Thorpe, S.E., Veytia, D., Ward, P., Weldrick, C.K., Yang, G., 2022. Status, Change, and Futures of Zooplankton in the Southern Ocean. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9.
- Jouventin, P., Bried, J., Micol, T., 2003. Insular bird populations can be saved from rats: a long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet archipelago). *Polar Biol* 26, 371–378. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0497-9>

- Jouventin, P., Capdeville, D., Cuenot-Chaillet, R., Boiteau, C., 1994. Exploitation of pelagic resources by a non-flying seabird: satellite tracking of the king penguin throughout the breeding cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106, 11–19. <https://doi.org/10.3354/meps106011>
- Jouventin, P., Mauget, R., 1996. The endocrine basis of the reproductive cycle in the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Zoology* 238, 665–678. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05421.x>
- Kahl, S., Wood, C.M., Eibl, M., Klinck, H., 2021. BirdNET: A deep learning solution for avian diversity monitoring. *Ecological Informatics* 61, 101236.
- Kappes, P.J., Dugger, K.M., Lescroël, A., Ainley, D.G., Ballard, G., Barton, K.J., Lyver, P.O., Wilson, P.R., 2021. Age-related reproductive performance of the Adélie penguin, a long-lived seabird exhibiting similar outcomes regardless of individual life-history strategy. *Journal of Animal Ecology* 90, 931–942.
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J., Brommer, J.E., 2011. Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nat Commun* 2, 208. <https://doi.org/10.1038/ncomms1213>
- Keller, K.M., Joos, F., Raible, C.C., 2014. Time of emergence of trends in ocean biogeochemistry. *Biogeosciences* 11, 3647–3659. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3647-2014>
- Kendall, B.E., Fox, G.A., Fujiwara, M., Nogueira, T.M., 2011. Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology* 92, 1985–1993. <https://doi.org/10.1890/11-0079.1>
- Kennicutt, M.C., Chown, S.L., Cassano, J.J., Liggett, D., Peck, L.S., Massom, R., Rintoul, S.R., Storey, J., Vaughan, D.G., Wilson, T.J., Allison, I., Ayton, J., Badhe, R., Baeseman, J., Barrett, P.J., Bell, R.E., Bertler, N., Bo, S., Brandt, A., Bromwich, D., Cary, S.C., Clark, M.S., Convey, P., Costa, E.S., Cowan, D., Deconto, R., Dunbar, R., Elfring, C., Escutia, C., Francis, J., Fricker, H.A., Fukuchi, M., Gilbert, N., Gutt, J., Havermans, C., Hik, D., Hosie, G., Jones, C., Kim, Y.D., Le Maho, Y., Lee, S.H., Leppe, M., Leitchenkov, G., Li, X., Lipenkov, V., Lochte, K., López-Martínez, J., Lüdecke, C., Lyons, W., Marensi, S., Miller, H., Morozova, P., Naish, T., Nayak, S., Ravindra, R., Retamales, J., Ricci, C.A., Rogan-Finnemore, M., Ropert-Coudert, Y., Samah, A.A., Sanson, L., Scambos, T., Schloss, I.R., Shiraishi, K., Siegert, M.J., Simões, J.C., Storey, B., Sparrow, M.D., Wall, D.H., Walsh, J.C., Wilson, G., Winther, J.G., Xavier, J.C., Yang, H., Sutherland, W.J., 2015. A roadmap for Antarctic and Southern Ocean science for the next two decades and beyond. *Antarctic science* 27, 3–18. <https://doi.org/10.1017/S0954102014000674>
- Kennicutt, M.C., Kim, Y.D., Rogan-Finnemore, M., Anandakrishnan, S., Chown, S.L., Colwell, S., Cowan, D., Escutia, C., Frenot, Y., Hall, J., Liggett, D., McDonald, A.J., Nixdorf, U., Siegert, M.J., Storey, J., Wåhlin, A., Weatherwax, A., Wilson, G.S., Wilson, T., Wooding, R., Ackley, S., Biebow, N., Blankenship, D., Bo, S., Baeseman, J., Cárdenas, C.A., Cassano, J., Danhong, C., Dañobeitia, J., Francis, J., Guldahl, J., Hashida, G., Corbalán, L.J., Klepikov, A., Lee, J., Leppe, M., Lijun, F., López-Martínez, J., Memolli, M., Motoyoshi, Y., Bueno, R.M., Negrete, J., Cárdenas, M.A.O., Silva, M.P., Ramos-García, S., Sala, H., Shin, H., Shijie, X., Shiraishi, K., Stockings, T., Trotter, S., Vaughan, D.G., Menezes, J.V.D.U.D., Vlasich, V., Weijia, Q., Winther, J.-G., Miller, H., Rintoul, S., Yang, H., 2016. Delivering 21st century Antarctic and Southern Ocean science. *Antarctic Science* 28, 407–423. <https://doi.org/10.1017/S0954102016000481>
- Keogan, K., Daunt, F., Wanless, S., Phillips, R.A., Walling, C.A., Agnew, P., Ainley, D.G., Anker-Nilssen, T., Ballard, G., Barrett, R.T., Barton, K.J., Bech, C., Becker, P., Berglund, P.-A., Bollache, L., Bond, A.L., Bouwhuis, S., Bradley, R.W., Burr, Z.M., Camphuysen, K., Catry, P., Chiaradia, A.,

- Christensen-Dalsgaard, S., Cuthbert, R., Dehnhard, N., Descamps, S., Diamond, T., Divoky, G., Drummond, H., Dugger, K.M., Dunn, M.J., Emmerson, L., Erikstad, K.E., Fort, J., Fraser, W., Genovart, M., Gilg, O., González-Solís, J., Granadeiro, J.P., Grémillet, D., Hansen, J., Hanssen, S.A., Harris, M., Hedd, A., Hinke, J., Igual, J.M., Jahncke, J., Jones, I., Kappes, P.J., Lang, J., Langset, M., Lescroël, A., Lorentsen, S.-H., Lyver, P.O., Mallory, M., Moe, B., Montevecchi, W.A., Monticelli, D., Mostello, C., Newell, M., Nicholson, L., Nisbet, I., Olsson, O., Oro, D., Pattison, V., Poisbleau, M., Pyk, T., Quintana, F., Ramos, J.A., Ramos, R., Reiertsen, T.K., Rodríguez, C., Ryan, P., Sanz-Aguilar, A., Schmidt, N.M., Shannon, P., Sittler, B., Southwell, C., Surman, C., Svagelj, W.S., Trivelpiece, W., Warzybok, P., Watanuki, Y., Weimerskirch, H., Wilson, P.R., Wood, A.G., Phillimore, A.B., Lewis, S., 2018. Global phenological insensitivity to shifting ocean temperatures among seabirds. *Nature Clim Change* 8, 313–318. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0115-z>
- Keogan, K., Lewis, S., Howells, R.J., Newell, M.A., Harris, M.P., Burthe, S., Phillips, R.A., Wanless, S., Phillimore, A.B., Daunt, F., 2021. No evidence for fitness signatures consistent with increasing trophic mismatch over 30 years in a population of European shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Journal of Animal Ecology* 90, 432–446. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13376>
- Kerth, G., 2022. Long-term field studies in bat research: importance for basic and applied research questions in animal behavior. *Behav Ecol Sociobiol* 76, 75. <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03180-y>
- Kéry, M., Schaub, M., 2011. *Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective*. Academic Press.
- Kharouba, H.M., Ehrlén, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, J.M., Travers, S.E., Wolkovich, E.M., 2018. Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 5211–5216. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714511115>
- Knight, E.C., Hannah, K.C., Foley, G.J., Scott, C.D., Brigham, R.M., Bayne, E., 2017. Recommendations for acoustic recognizer performance assessment with application to five common automated signal recognition programs. *ACE* 12, 14.
- Kooyman, G.L., Cherel, Y., Maho, Y.L., Croxall, J.P., Thorson, P.H., Ridoux, V., Kooyman, C.A., 1992. Diving Behavior and Energetics During Foraging Cycles in King Penguins. *Ecological Monographs* 62, 143–163. <https://doi.org/10.2307/2937173>
- Koslov, A.N., Shust, K.V., Zemsky, A.V., 1991. Seasonal and interannual variability in the distribution of *Electrona carlsbergi* in the Southern Polar Front area. *Sel Sci Pap Comm Conserv Antarct Living Resour CCAMLR Hobart*.
- Kriesell, H.J., Aubin, T., Planas-Bielsa, V., Benoiste, M., Bonadonna, F., Gachot-Neveu, H., Le Maho, Y., Schull, Q., Vallas, B., Zahn, S., Le Bohec, C., 2018. Sex identification in King Penguins *Aptenodytes patagonicus* through morphological and acoustic cues. *Ibis* 160, 755–768. <https://doi.org/10.1111/ibi.12577>
- Krüger, L., Huerta, M.F., Santa Cruz, F., Cárdenas, C.A., 2021. Antarctic krill fishery effects over penguin populations under adverse climate conditions: Implications for the management of fishing practices. *Ambio* 50, 560–571. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01386-w>
- Krüger, L., Ramos, J.A., Xavier, J.C., Grémillet, D., González-Solís, J., Petry, M.V., Phillips, R.A., Wanless, R.M., Paiva, V.H., 2018. Projected distributions of Southern Ocean albatrosses, petrels and

- fisheries as a consequence of climatic change. *Ecography* 41, 195–208. <https://doi.org/10.1111/ecog.02590>
- Kuebbing, S.E., Reimer, A.P., Rosenthal, S.A., Feinberg, G., Leiserowitz, A., Lau, J.A., Bradford, M.A., 2018. Long-term research in ecology and evolution: a survey of challenges and opportunities. *Ecological Monographs* 88, 245–258. <https://doi.org/10.1002/ecm.1289>
- Kwon, E., Weiser, E.L., Lanctot, R.B., Brown, S.C., Gates, H.R., Gilchrist, G., Kendall, S.J., Lank, D.B., Liebezeit, J.R., McKinnon, L., Nol, E., Payer, D.C., Rausch, J., Rinella, D.J., Saalfeld, S.T., Senner, N.R., Smith, P.A., Ward, D., Wisseman, R.W., Sandercock, B.K., 2019. Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates. *Ecological Monographs* 89, e01383. <https://doi.org/10.1002/ecm.1383>
- Lacerda, A.L. d F., Rodrigues, L. dos S., van Sebille, E., Rodrigues, F.L., Ribeiro, L., Secchi, E.R., Kessler, F., Proietti, M.C., 2019. Plastics in sea surface waters around the Antarctic Peninsula. *Sci Rep* 9, 3977. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40311-4>
- Lack, D., 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press Oxford.
- Laloë, J.-O., Cozens, J., Renom, B., Taxonera, A., Hays, G.C., 2014. Effects of rising temperature on the viability of an important sea turtle rookery. *Nature Clim Change* 4, 513–518. <https://doi.org/10.1038/nclimate2236>
- Lamers, K.P., Nilsson, J.-Å., Nicolaus, M., Both, C., 2023. Adaptation to climate change through dispersal and inherited timing in an avian migrant. *Nat Ecol Evol*. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02191-w>
- Le Bohec, C., Durant, J.M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N.C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.-P., Le Maho, Y., 2008. King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 2493–2497. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712031105>
- Le Bohec, C., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P., Maho, Y.L., 2007. Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *Journal of Animal Ecology* 76, 1149–1160. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01268.x>
- Le Bohec, C., Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., 2005. The adaptive significance of crèches in the king penguin. *Animal Behaviour* 70, 527–538. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.11.012>
- Le Vaillant, M., Wilson, R.P., Kato, A., Saraux, C., Hanuise, N., Prud'Homme, O., Le Maho, Y., Le Bohec, C., Ropert-Coudert, Y., 2012. King penguins adjust their diving behaviour with age. *Journal of Experimental Biology* 215, 3685–3692. <https://doi.org/10.1242/jeb.071175>
- 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. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lebreton, J.-D., Nichols, J.D., Barker, R.J., Pradel, R., Spendelov, J.A., 2009. Modeling individual animal histories with multistate capture–recapture models. *Advances in Ecological Research* 41, 87–173. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(09\)00403-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(09)00403-6)

- LeCun, Y., Bengio, Y., Hinton, G., 2015. Deep learning. *Nature* 521, 436–444. <https://doi.org/10.1038/nature14539>
- Lee, S., 2014. A theory for polar amplification from a general circulation perspective. *Asia-Pacific J Atmos Sci* 50, 31–43. <https://doi.org/10.1007/s13143-014-0024-7>
- Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Murienne, J., Grenouillet, G., 2020. Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nat Ecol Evol* 4, 1044–1059. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>
- Lenoir, J., Svenning, J. -C., 2015. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38, 15–28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>
- León, F., Bohec, C.L., Pizarro, E.J., Baille, L., Cristofari, R., Houstin, A., Zitterbart, D.P., Barriga, G., Poulin, E., Vianna, J.A., 2024. Highly Pathogenic Avian Influenza A (H5N1) Suspected in penguins and shags on the Antarctic Peninsula and West Antarctic Coast. <https://doi.org/10.1101/2024.03.16.585360>
- Levin, L.A., Le Bris, N., 2015. The deep ocean under climate change. *Science* 350, 766–768. <https://doi.org/10.1126/science.aad0126>
- Lewis, S., Wanless, S., Elston, D.A., Schultz, M.D., Mackley, E., Du Toit, M., Underhill, J.G., Harris, M.P., 2006. Determinants of quality in a long-lived colonial species. *Journal of Animal Ecology* 75, 1304–1312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01152.x>
- Li, J., Thompson, D.W.J., Barnes, E.A., Solomon, S., 2017. Quantifying the Lead Time Required for a Linear Trend to Emerge from Natural Climate Variability. *Journal of Climate* 30, 10179–10191. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0280.1>
- Li, Z., England, M.H., Groeskamp, S., 2023. Recent acceleration in global ocean heat accumulation by mode and intermediate waters. *Nat Commun* 14, 6888. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42468-z>
- Liebezeit, J.R., Gurney, K.E.B., Budde, M., Zack, S., Ward, D., 2014. Phenological advancement in arctic bird species: relative importance of snow melt and ecological factors. *Polar Biol* 37, 1309–1320. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1522-x>
- Lindenmayer, D.B., Likens, G.E., Andersen, A., Bowman, D., Bull, C.M., Burns, E., Dickman, C.R., Hoffmann, A.A., Keith, D.A., Liddell, M.J., Lowe, A.J., Metcalfe, D.J., Phinn, S.R., Russell-Smith, J., Thurgate, N., Wardle, G.M., 2012. Value of long-term ecological studies. *Austral Ecology* 37, 745–757. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02351.x>
- Lindström, J., 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 343–348. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01639-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01639-0)
- Lindström, J., Kokko, H., 2002. Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters* 5, 338–344. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00317.x>
- Ljungström, G., Langbehn, T.J., Jørgensen, C., 2021. Light and energetics at seasonal extremes limit poleward range shifts. *Nat. Clim. Chang.* 11, 530–536. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01045-2>



- Lovejoy, T.E., Hannah, L. (Eds.), 2019. *Biodiversity and Climate Change: Transforming the Biosphere*. Yale University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv8jnzw1>
- Lovenduski, N.S., Gruber, N., 2005. Impact of the Southern Annular Mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters* 32. <https://doi.org/10.1029/2005GL022727>
- Lumpkin, R., Speer, K., 2007. Global Ocean Meridional Overturning. *Journal of Physical Oceanography* 37, 2550–2562. <https://doi.org/10.1175/JPO3130.1>
- Lutjeharms, J.R.E., Walters, N.M., Allanson, B.R., 1985. Oceanic Frontal Systems and Biological Enhancement, in: Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (Eds.), *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 11–21. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9_3)
- Lynch, H., Fagan, W., Naveen, R., Trivelpiece, S., Trivelpiece, W., 2012. Differential advancement of breeding phenology in response to climate may alter staggered breeding among sympatric pygoscelid penguins. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 454, 135–145. <https://doi.org/10.3354/meps09252>
- Lynch, H.J., 2013. Gentoo Penguin, in: BORBOROGLU, P.G., BOERSMA, P.D. (Eds.), *Penguins, Natural History and Conservation*. University of Washington Press, pp. 73–88.
- Madden, R.A., Ramanathan, V., 1980. Detecting Climate Change due to Increasing Carbon Dioxide. *Science* 209, 763–768. <https://doi.org/10.1126/science.209.4458.763>
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J., Watt, A.D., 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 574–582. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.06.016>
- Manco, F., Lang, S.D.J., Trathan, P.N., 2022. Predicting foraging dive outcomes in chinstrap penguins using biologging and animal-borne cameras. *Behavioral Ecology* 33, 989–998. <https://doi.org/10.1093/beheco/arac066>
- Maness, T.J., Anderson, D.J., 2013. Predictors of Juvenile Survival in Birds. *Ornithological Monographs* 78, 1–55. <https://doi.org/10.1525/om.2013.78.1.1>
- Marcus, G., 2018. *Deep Learning: A Critical Appraisal*. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1801.00631>
- Marsh, C.P., Wilkinson, P.M., 1991. The Impact of Hurricane Hugo on Coastal Bird Populations. *Journal of Coastal Research* 327–334.
- Marshall, J., Plumb, R.A., 2007. *Atmosphere, Ocean and Climate Dynamics: An Introductory Text*. Elsevier.
- Marshall, S.J., 2012. *The Cryosphere*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvcvcm4g6p>
- Matsuoka, K., Skoglund, A., Roth, G., de Pomereu, J., Griffiths, H., Headland, R., Herried, B., Katsumata, K., Le Brocq, A., Licht, K., Morgan, F., Neff, P.D., Ritz, C., Scheinert, M., Tamura, T., Van de Putte, A., van den Broeke, M., von Deschwandern, A., Deschamps-Berger, C., Van Liefferinge, B., Tronstad, S., Melvæ, Y., 2021. Quantarctica, an integrated mapping environment for Antarctica, the Southern Ocean, and sub-Antarctic islands. *Environmental Modelling & Software* 140, 105015. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2021.105015>

- McClung, M.R., Seddon, P.J., Massaro, M., Setiawan, A.N., 2004. Nature-based tourism impacts on yellow-eyed penguins *Megadyptes antipodes*: does unregulated visitor access affect fledging weight and juvenile survival? *Biological Conservation* 119, 279–285. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.012>
- McCormack, S.A., Melbourne-Thomas, J., Trebilco, R., Griffith, G., Hill, S.L., Hoover, C., Johnston, N.M., Marina, T.I., Murphy, E.J., Pakhomov, E.A., Pinkerton, M., Plagányi, É., Saravia, L.A., Subramaniam, R.C., Van de Putte, A.P., Constable, A.J., 2021. Southern Ocean Food Web Modelling: Progress, Prognoses, and Future Priorities for Research and Policy Makers. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9.
- McKechnie, A.E., Wolf, B.O., 2009. Climate change increases the likelihood of catastrophic avian mortality events during extreme heat waves. *Biology Letters* 6, 253–256. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0702>
- McMahon, C.R., Harcourt, R.G., Burton, H.R., Daniel, O., Hindell, M.A., 2017. Seal mothers expend more on offspring under favourable conditions and less when resources are limited. *Journal of Animal Ecology* 86, 359–370.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., Scheuerlein, A., Fromhage, L., 2009. Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 4061–4066. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0959>
- Meier, F., Grosche, L., Reusch, C., Runkel, V., van Schaik, J., Kerth, G., 2022. Long-term individualized monitoring of sympatric bat species reveals distinct species- and demographic differences in hibernation phenology. *BMC Ecol Evo* 22, 7. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-01962-6>
- Merilä, J., Hendry, A.P., 2014. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications* 7, 1–14. <https://doi.org/10.1111/eva.12137>
- Miller-Rushing, A.J., Høye, T.T., Inouye, D.W., Post, E., 2010. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3177–3186. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0148>
- Moczek, Emlen, 1999. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology* 12, 27–37. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00004.x>
- Mohanbabu, N., Ritchie, M.E., 2022. Large herbivore impact on plant biomass along multiple resource gradients in the Serengeti. *Journal of Ecology* 110, 1537–1547. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13889>
- Moiron, M., Teplitsky, C., Haest, B., Charmantier, A., Bouwhuis, S., 2024. Micro-evolutionary response of spring migration timing in a wild seabird. *Evolution Letters* 8, 8–17. <https://doi.org/10.1093/evlett/grad014>
- Møller, A.P., 2019. Parallel declines in abundance of insects and insectivorous birds in Denmark over 22 years. *Ecology and Evolution* 9, 6581–6587. <https://doi.org/10.1002/ece3.5236>
- Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E., 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 16195–16200. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803825105>

- Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D.H., Ricklefs, R.E., 2008. The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* 22, 371–378. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01418.x>
- Montevocchi, W.A., 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks, in: Furness, R.W., Greenwood, J.J.D. (Eds.), *Birds as Monitors of Environmental Change*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 217–266. [https://doi.org/10.1007/978-94-015-1322-7\\_6](https://doi.org/10.1007/978-94-015-1322-7_6)
- Morrison, A., Frölicher, T., Sarmiento, J., 2015. Upwelling in the Southern Ocean. *Physics Today* 68, 27–32. <https://doi.org/10.1063/PT.3.2654>
- Morrison, A.K., McC. Hogg, A., 2013. On the Relationship between Southern Ocean Overturning and ACC Transport. *Journal of Physical Oceanography* 43, 140–148. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-057.1>
- Morrison, K.W., Hipfner, J.M., Blackburn, G.S., Green, D.J., 2011. Effects of Extreme Climate Events on Adult Survival of Three Pacific Auks. *The Auk* 128, 707–715. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10198>
- Müller, H.-G., Wang, J.-L., Carey, J.R., Caswell-Chen, E.P., Chen, C., Papadopoulos, N., Yao, F., 2004. Demographic window to aging in the wild: constructing life tables and estimating survival functions from marked individuals of unknown age. *Aging Cell* 3, 125–131. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9728.2004.00096.x>
- Murphy, E.J., Cavanagh, R.D., Hofmann, E.E., Hill, S.L., Constable, A.J., Costa, D.P., Pinkerton, M.H., Johnston, N.M., Trathan, P.N., Klinck, J.M., Wolf-Gladrow, D.A., Daly, K.L., Maury, O., Doney, S.C., 2012. Developing integrated models of Southern Ocean food webs: Including ecological complexity, accounting for uncertainty and the importance of scale. *Progress in Oceanography, End-to-End Modeling: Toward Comparative Analysis of Marine Ecosystem Organization* 102, 74–92. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.03.006>
- Murphy, E.J., Johnston, N.M., Hofmann, E.E., Phillips, R.A., Jackson, J.A., Constable, A.J., Henley, S.F., Melbourne-Thomas, J., Trebilco, R., Cavanagh, R.D., Tarling, G.A., Saunders, R.A., Barnes, D.K.A., Costa, D.P., Corney, S.P., Fraser, C.I., Höfer, J., Hughes, K.A., Sands, C.J., Thorpe, S.E., Trathan, P.N., Xavier, J.C., 2021. Global Connectivity of Southern Ocean Ecosystems. *Front. Ecol. Evol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624451>
- Naef-Daenzer, B., Gruebler, M.U., 2016. Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *Journal of Field Ornithology* 87, 227–250. <https://doi.org/10.1111/jfo.12157>
- Nevoux, M., Forcada, J., Barbraud, C., Croxall, J., Weimerskirch, H., 2010. Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology* 91, 2416–2427. <https://doi.org/10.1890/09-0143.1>
- Newton, I., 1989. *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic.
- Nguyen, H., Maclagan, S.J., Nguyen, T.D., Nguyen, T., Flemons, P., Andrews, K., Ritchie, E.G., Phung, D., 2017. Animal Recognition and Identification with Deep Convolutional Neural Networks for Automated Wildlife Monitoring, in: *2017 IEEE International Conference on Data Science and Advanced Analytics (DSAA)*. Presented at the 2017 IEEE International Conference on Data Science and Advanced Analytics (DSAA), pp. 40–49. <https://doi.org/10.1109/DSAA.2017.31>

- Nicolaus, M., Le Bohec, C., Nolan, P.M., Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., Komdeur, J., Jouventin, P., 2007. Ornamental colors reveal age in the king penguin. *Polar Biol* 31, 53–61. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0332-9>
- Nisbet, I.C.T., 2005. Criteria for sexing birds in studies of sexual dimorphism and sex-specific behavior. *The Auk* 122, 347–348. <https://doi.org/10.1093/auk/122.1.347a>
- Nisbet, I.C.T., 2001. Detecting and measuring senescence in wild birds: experience with long-lived seabirds. *Experimental Gerontology, Slowly Aging Organisms* 36, 833–843. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(00\)00244-8](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(00)00244-8)
- Nogués-Bravo, D., Rodríguez-Sánchez, F., Orsini, L., de Boer, E., Jansson, R., Morlon, H., Fordham, D.A., Jackson, S.T., 2018. Cracking the Code of Biodiversity Responses to Past Climate Change. *Trends Ecol Evol* 33, 765–776. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.005>
- Norin, T., Metcalfe, N.B., 2019. Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374, 20180180. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0180>
- Notz, D., Stroeve, J., 2016. Observed Arctic sea-ice loss directly follows anthropogenic CO2 emission. *Science* 354, 747–750. <https://doi.org/10.1126/science.aag2345>
- Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., 2008. Measuring Senescence in Wild Animal Populations: Towards a Longitudinal Approach. *Functional Ecology* 22, 393–406.
- Olsson, O., 1997. Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. *Polar Biol* 18, 161–165. <https://doi.org/10.1007/s003000050172>
- Olsson, O., 1996. Seasonal Effects of Timing and Reproduction in the King Penguin: A Unique Breeding Cycle. *Journal of Avian Biology* 27, 7. <https://doi.org/10.2307/3676955>
- Olsson, O., North, A.W., 1997. Diet of the King Penguin *Aptenodytes patagonicus* during three summers at South Georgia. *Ibis* 139, 504–512. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04666.x>
- Olsson, O., Van Der Jeugd, H.P., 2002. Survival in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: temporal and sex-specific effects of environmental variability. *Oecologia* 132, 509–516. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0985-6>
- Orgeret, F., Péron, C., Enstipp, M.R., Delord, K., Weimerskirch, H., Bost, C.A., 2019. Exploration during early life: distribution, habitat and orientation preferences in juvenile king penguins. *Movement Ecology* 7, 29. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0175-3>
- Orgeret, F., Thiebault, A., Kovacs, K.M., Lydersen, C., Hindell, M.A., Thompson, S.A., Sydeman, W.J., Pistorius, P.A., 2022. Climate change impacts on seabirds and marine mammals: The importance of study duration, thermal tolerance and generation time. *Ecology Letters* 25, 218–239. <https://doi.org/10.1111/ele.13920>
- Orgeret, F., Weimerskirch, H., Bost, C.-A., 2016. Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. *Biology Letters* 12, 20160490. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0490>

- Oro, D., Cam, E., Pradel, R., Martínez-Abraín, A., 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, 387–396. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2609>
- Osman, M.B., Tierney, J.E., Zhu, J., Tardif, R., Hakim, G.J., King, J., Poulsen, C.J., 2021. Globally resolved surface temperatures since the Last Glacial Maximum. *Nature* 599, 239–244. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03984-4>
- Osmond, M.M., Klausmeier, C.A., 2017. An evolutionary tipping point in a changing environment. *Evolution* 71, 2930–2941. <https://doi.org/10.1111/evo.13374>
- Paine, R.T., 1980. Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49, 667–685. <https://doi.org/10.2307/4220>
- Panetta, A.M., Stanton, M.L., Harte, J., 2018. Climate warming drives local extinction: Evidence from observation and experimentation. *Science Advances* 4, eaaq1819. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaq1819>
- Pardo, D., Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2013. Females better face senescence in the wandering albatross. *Oecologia* 173, 1283–1294. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2704-x>
- Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d’Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J.-H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119, 6575–6592. <https://doi.org/10.1002/2014JC010061>
- Park, Y.-H., Gamberoni, L., Charriaud, E., 1993. Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 98, 12361–12385. <https://doi.org/10.1029/93JC00938>
- Parkinson, C.L., DiGirolamo, N.E., 2021. Sea ice extents continue to set new records: Arctic, Antarctic, and global results. *Remote Sensing of Environment* 267, 112753. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112753>
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Parsons, M., Mitchell, I., Butler, A., Ratcliffe, N., Frederiksen, M., Foster, S., Reid, J.B., 2008. Seabirds as indicators of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science* 65, 1520–1526. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn155>
- Pascal, M., 1980. Structure et dynamique de la population de chats harets de l’archipel des Kerguelen. *Mammalia* 44, 161.
- Pascoe, P., Raymond, B., Carmichael, N., McInnes, J., 2022. The current trajectory of king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) chick numbers on Macquarie Island in relation to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 79, 2084–2092. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac139>

- Patara, L., Böning, C.W., Biastoch, A., 2016. Variability and trends in Southern Ocean eddy activity in 1/12° ocean model simulations. *Geophysical Research Letters* 43, 4517–4523. <https://doi.org/10.1002/2016GL069026>
- Pateman, R.M., Hill, J.K., Roy, D.B., Fox, R., Thomas, C.D., 2012. Temperature-Dependent Alterations in Host Use Drive Rapid Range Expansion in a Butterfly. *Science* 336, 1028–1030. <https://doi.org/10.1126/science.1216980>
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., Clark, T.D., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R.A., Griffis, R.B., Hobday, A.J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M.A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H.I., Martin, V.Y., McCormack, P.C., McDonald, J., Mitchell, N.J., Mustonen, T., Pandolfi, J.M., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S.A., Scheffers, B.R., Shaw, J.D., Sorte, C.J.B., Strugnell, J.M., Sunday, J.M., Tuanmu, M.-N., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E., Williams, S.E., 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>
- Perez-Correa, J., Carr, P., Meeuwig, J.J., Koldewey, H.J., Letessier, T.B., 2020. Climate oscillation and the invasion of alien species influence the oceanic distribution of seabirds. *Ecology and Evolution* 10, 9339–9357. <https://doi.org/10.1002/ece3.6621>
- Péron, C., Authier, M., Barbraud, C., Delord, K., Besson, D., Weimerskirch, H., 2010. Interdecadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabirds along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. *Global Change Biology* 16, 1895–1909. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02169.x>
- Péron, C., Weimerskirch, H., Bost, C.-A., 2012. Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proc Biol Sci* 279, 2515–2523. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2705>
- Perrins, C.M., 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133, 49–54. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1991.tb07668.x>
- Perrins, C.M., 1970. The Timing of Birds' Breeding Seasons. *Ibis* 112, 242–255. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x>
- Petrullo, L., Boutin, S., Lane, J.E., McAdam, A.G., Dantzer, B., 2023. Phenotype–environment mismatch errors enhance lifetime fitness in wild red squirrels. *Science* 379, 269–272. <https://doi.org/10.1126/science.abn0665>
- Petso, T., Jamisola, R.S., Mpoeleng, D., 2021. Review on methods used for wildlife species and individual identification. *Eur J Wildl Res* 68, 3. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01549-4>
- Pfennig, D.W. (Ed.), 2021. *Phenotypic Plasticity & Evolution: Causes, Consequences, Controversies*. CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9780429343001>
- Philippi, T., Seger, J., 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology & Evolution* 4, 41–44. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90138-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90138-9)
- Piatt, I., Sydeman, W., 2007. Seabirds as indicators of marine ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 352, 199–204. <https://doi.org/10.3354/meps07070>

- Pigeon, G., Loe, L.E., Bischof, R., Bonenfant, C., Forchhammer, M., Irvine, R.J., Ropstad, E., Stien, A., Veiberg, V., Albon, S., 2019. Silver spoon effects are constrained under extreme adult environmental conditions. *Ecology* 100, e02886. <https://doi.org/10.1002/ecy.2886>
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Delorme, D., Warnant, C., Michallet, J., Tuljapurkar, S., Krishnakumar, S., Bonenfant, C., 2015. Quantifying the influence of measured and unmeasured individual differences on demography. *Journal of Animal Ecology* 84, 1434–1445. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12393>
- Pollard, R.T., Lucas, M.I., Read, J.F., 2002. Physical controls on biogeochemical zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, The Southern Ocean II: Climatic Changes and the Cycle of Carbon* 49, 3289–3305. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00084-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00084-X)
- Pradel, R., 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61, 442–447.
- Pradel, R., Sanz-Aguilar, A., 2012. Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PLoS One* 7, e32666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032666>
- Prévost, J., 1961. *Écologie du manchot empereur Aptenodytes forsteri Gray*. Hermann.
- Pütz, K., Cherel, Y., 2005. The diving behaviour of brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from the Falkland Islands: variation in dive profiles and synchronous underwater swimming provide new insights into their foraging strategies. *Marine Biology* 147, 281–290. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-1577-x>
- Pütz, K., Gherardi-Fuentes, C., García-Borboroglu, P., Godoy, C., Flagg, M., Pedrana, J., Vianna, J.A., Simeone, A., Lüthi, B., 2021. Exceptional foraging plasticity in King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from a recently established breeding site in Tierra del Fuego, Chile. *Global Ecology and Conservation* 28, e01669. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01669>
- Quintana, R., 2001. Nest-site characteristics of a Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* colony at Cierva point, Antarctic Peninsula. *Marine Ornithology* 29, 109–112.
- Raclot, T., Groscolas, R., Cherel, Y., 1998. Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Marine Biology* 132, 523–533. <https://doi.org/10.1007/s002270050418>
- Radchuk, V., Turlure, C., Schtickzelle, N., 2013. Each life stage matters: the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82, 275–285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02029.x>
- Rafiq, K., Appleby, R.G., Edgar, J.P., Radford, C., Smith, B.P., Jordan, N.R., Dexter, C.E., Jones, D.N., Blacker, A.R.F., Cochrane, M., 2021. WildWID: An open-source active RFID system for wildlife research. *Methods in Ecology and Evolution* 12, 1580–1587. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13651>
- Redman, K.K., Lewis, S., Griffiths, R., Wanless, S., Hamer, K.C., 2002. Sexing Northern Gannets from DNA, Morphology and Behavior. *cowa* 25, 230–234. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2002\)025\[0230:SNGFDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2002)025[0230:SNGFDM]2.0.CO;2)

- Regular, P.M., Hedd, A., Montevecchi, W.A., Robertson, G.J., Storey, A.E., Walsh, C.J., 2014. Why timing is everything: Energetic costs and reproductive consequences of resource mismatch for a chick-rearing seabird. *Ecosphere* 5, art155. <https://doi.org/10.1890/ES14-00182.1>
- Reinke, B.A., Miller, D.A.W., Janzen, F.J., 2019. What Have Long-Term Field Studies Taught Us About Population Dynamics? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50, 261–278. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024717>
- Rintoul, S.R., Hughes, C.W., Olbers, D., 2001. The Antarctic circumpolar current system, in: *International Geophysics*. Elsevier, pp. 271–XXXVI.
- Rivoire, L., Linz, M., Li, J., 2024. Observational Limitations to the Emergence of Climate Signals. *Geophysical Research Letters* 51, e2024GL109638. <https://doi.org/10.1029/2024GL109638>
- Robinson, J.P.W., Dornelas, M., Ojanguren, A.F., 2013. Interspecific synchrony of seabird population growth rate and breeding success. *Ecology and Evolution* 3, 2013–2019. <https://doi.org/10.1002/ece3.592>
- Rogers, J.C., Loon, H. van, 1982. Spatial Variability of Sea Level Pressure and 500 mb Height Anomalies over the Southern Hemisphere. *Monthly Weather Review* 110, 1375–1392. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(1982\)110<1375:SVOSLP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(1982)110<1375:SVOSLP>2.0.CO;2)
- Rokaya, P., Budhathoki, S., Lindenschmidt, K.-E., 2018. Trends in the Timing and Magnitude of Ice-Jam Floods in Canada. *Sci Rep* 8, 5834. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24057-z>
- Román-Palacios, C., Wiens, J.J., 2020. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proc Natl Acad Sci U S A* 117, 4211–4217. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913007117>
- Ropert-Coudert, Y., Beaulieu, M., Hanuise, N., Kato, A., 2009. Diving into the world of biologging. *Endangered Species Research* 10, 21–27. <https://doi.org/10.3354/esr00188>
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Shiomi, K., Barbraud, C., Angelier, F., Delord, K., Poupart, T., Koubbi, P., Raclot, T., 2018. Two Recent Massive Breeding Failures in an Adélie Penguin Colony Call for the Creation of a Marine Protected Area in D’Urville Sea/Mertz. *Front. Mar. Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00264>
- Rounsevell, D.E., Copson, G.R., 1982. Growth Rate and Recovery of a King Penguin, *Aptenodytes patagonicus*, Population after Exploitation. *Wildl. Res.* 9, 519–525. <https://doi.org/10.1071/wr9820519>
- Russell, S.J., Norvig, P., 2016. *Artificial intelligence: a modern approach*. Pearson.
- Ryan-Keogh, T.J., Thomalla, S.J., Monteiro, P.M.S., Tagliabue, A., 2023. Multidecadal trend of increasing iron stress in Southern Ocean phytoplankton. *Science* 379, 834–840. <https://doi.org/10.1126/science.abl5237>
- Sabourenkov, E.N., 1991. Mesopelagic fish of the Southern Ocean—summary results of recent Soviet studies. *CCAMLR Selected Scientific Papers* 433–457.
- Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Jongejans, E., Blomberg, S.P., Hodgson, D.J., Mbeau-Ache, C., Zuidema, P.A., de Kroon, H., Buckley, Y.M., 2016. Fast–slow continuum and reproductive



strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 230–235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1506215112>

Sallée, J.-B., 2018. Southern Ocean Warming. *Oceanography* 31, 52–62.

Sallée, J.-B., Pellichero, V., Akhoudas, C., Pauthenet, E., Vignes, L., Schmidtko, S., Garabato, A.N., Sutherland, P., Kuusela, M., 2021. Summertime increases in upper-ocean stratification and mixed-layer depth. *Nature* 591, 592–598. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03303-x>

Sallée, J.-B., Shuckburgh, E., Bruneau, N., Meijers, A.J.S., Bracegirdle, T.J., Wang, Z., Roy, T., 2013. Assessment of Southern Ocean water mass circulation and characteristics in CMIP5 models: Historical bias and forcing response. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118, 1830–1844. <https://doi.org/10.1002/jgrc.20135>

Sallée, J.B., Speer, K.G., Rintoul, S.R., 2010. Zonally asymmetric response of the Southern Ocean mixed-layer depth to the Southern Annular Mode. *Nature Geosci* 3, 273–279. <https://doi.org/10.1038/ngeo812>

Salzmann, M., 2017. The polar amplification asymmetry: role of Antarctic surface height. *Earth Syst. Dynam.* 8, 323–336. <https://doi.org/10.5194/esd-8-323-2017>

Sanderfoot, O.V., Bassing, S.B., Brusa, J.L., Emmet, R.L., Gillman, S.J., Swift, K., Gardner, B., 2022. A review of the effects of wildfire smoke on the health and behavior of wildlife. *Environ. Res. Lett.* 16, 123003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac30f6>

Sandvik, H., Erikstad, K., Sæther, B., 2012. Climate affects seabird population dynamics both via reproduction and adult survival. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 454, 273–284. <https://doi.org/10.3354/meps09558>

Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T., Yoccoz, N.G., 2005. The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 74, 817–831. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00981.x>

Santer, B.D., Mikolajewicz, U., Brüggemann, W., Cubasch, U., Hasselmann, K., Höck, H., Maier-Reimer, E., Wigley, T.M.L., 1995. Ocean variability and its influence on the detectability of greenhouse warming signals. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 100, 10693–10725. <https://doi.org/10.1029/95JC00683>

Saraux, C., Chiaradia, A., 2022. Age-related breeding success in little penguins: a result of selection and ontogenetic changes in foraging and phenology. *Ecological Monographs* 92, e01495. <https://doi.org/10.1002/ecm.1495>

Saraux, C., Friess, B., Le Maho, Y., Le Bohec, C., 2012. Chick-provisioning strategies used by king penguins to adapt to a multiseasonal breeding cycle. *Animal Behaviour* 84, 675–683. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.024>

Saraux, C., Le Bohec, C., Durant, J.M., Viblanc, V.A., Gauthier-Clerc, M., Beaune, D., Park, Y.-H., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C., Le Maho, Y., 2011a. Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature* 469, 203–206. <https://doi.org/10.1038/nature09630>

Saraux, C., Viblanc, V.A., Hanuise, N., Maho, Y.L., Bohec, C.L., 2011b. Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. *PLOS ONE* 6, e20407. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020407>

- Sausser, C., Blévin, P., Chastel, O., Gabrielsen, G.W., Hanssen, S.A., Lorentzen, E., Moe, B., Moreau, S., Sagerup, K., Descamps, S., 2024. Ice type matters: impacts of landfast and drift ice on body condition in a high Arctic seabird community. *Front. Mar. Sci.* 11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1326658>
- Scheffer, A., Trathan, P.N., Collins, M., 2010. Foraging behaviour of King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) in relation to predictable mesoscale oceanographic features in the Polar Front Zone to the north of South Georgia. *Progress in Oceanography, Climate Impacts on Oceanic Top Predators (CLIOTOP)* 86, 232–245. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.04.008>
- Scheifler, R., Gauthier-Clerc, M., Bohec, C.L., Crini, N., Cœurdassier, M., Badot, P.-M., Giraudoux, P., Maho, Y.L., 2005. Mercury concentrations in king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) feathers at Crozet Islands (sub-Antarctic): Temporal trend between 1966–1974 and 2000–2001. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24, 125–128. <https://doi.org/10.1897/03-446.1>
- Schooley, R.L., Van Horne, B., Burnham, K.P., 1993. Passive integrated transponders for marking free-ranging Townsend's ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 74, 480–484.
- Schradin, C., Hayes, L.D., 2017. A synopsis of long-term field studies of mammals: achievements, future directions, and some advice. *Journal of Mammalogy* 98, 670–677. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx031>
- Schreiber, E.A., Burger, J., 2001. *Biology of Marine Birds*. CRC Press.
- Selvaraju, R.R., Cogswell, M., Das, A., Vedantam, R., Parikh, D., Batra, D., 2020. Grad-CAM: Visual Explanations from Deep Networks via Gradient-based Localization. *Int J Comput Vis* 128, 336–359. <https://doi.org/10.1007/s11263-019-01228-7>
- Seress, G., Sándor, K., Evans, K.L., Liker, A., 2020. Food availability limits avian reproduction in the city: An experimental study on great tits *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 89, 1570–1580. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13211>
- Shealer, D.A., 2002. Foraging behavior and food of seabirds. *Biology of marine birds* 14, 137–177.
- Sherley, R.B., Abadi, F., Ludynia, K., Barham, B.J., Clark, A.E., Altwegg, R., 2014. Age-specific survival and movement among major African Penguin *Spheniscus demersus* colonies. *Ibis* 156, 716–728. <https://doi.org/10.1111/ibi.12189>
- Sherman, E., Moore, J.K., Primeau, F., Tanouye, D., 2016. Temperature influence on phytoplankton community growth rates. *Global Biogeochemical Cycles* 30, 550–559. <https://doi.org/10.1002/2015GB005272>
- Shi, J.-R., Talley, L.D., Xie, S.-P., Peng, Q., Liu, W., 2021. Ocean warming and accelerating Southern Ocean zonal flow. *Nat. Clim. Chang.* 11, 1090–1097. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01212-5>
- Shi, J.-R., Xie, S.-P., Talley, L.D., 2018. Evolving Relative Importance of the Southern Ocean and North Atlantic in Anthropogenic Ocean Heat Uptake. *Journal of Climate* 31, 7459–7479. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-18-0170.1>

- Shine, R., Mason, R.T., 2004. Patterns of mortality in a cold-climate population of garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Biological Conservation* 120, 201–210. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.014>
- Sidhu, L.A., Catchpole, E.A., Dann, P., 2007. Mark-Recapture-Recovery Modeling and Age-Related Survival in Little Penguins (*Eudyptula Minor*). *The Auk* 124, 815–827. <https://doi.org/10.1093/auk/124.3.815>
- Simons, A.M., 2011. Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proc. R. Soc. B.* 278, 1601–1609. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0176>
- Simonyan, K., 2014. Very deep convolutional networks for large-scale image recognition. arXiv preprint arXiv:1409.1556.
- Simpkins, G.R., Karpechko, A.Yu., 2012. Sensitivity of the southern annular mode to greenhouse gas emission scenarios. *Climate Dynamics* 38, 563–572. <https://doi.org/10.1007/s00382-011-1121-2>
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarngüengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Smith, D.M., Screen, J.A., Deser, C., Cohen, J., Fyfe, J.C., García-Serrano, J., Jung, T., Kattsov, V., Matei, D., Msadek, R., Peings, Y., Sigmond, M., Ukita, J., Yoon, J.-H., Zhang, X., 2019. The Polar Amplification Model Intercomparison Project (PAMIP) contribution to CMIP6: investigating the causes and consequences of polar amplification. *Geoscientific Model Development* 12, 1139–1164. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-1139-2019>
- Smith, J.E., Lehmann, K.D.S., Montgomery, T.M., Strauss, E.D., Holekamp, K.E., 2017. Insights from long-term field studies of mammalian carnivores. *Journal of Mammalogy* 98, 631–641. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw194>
- Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2007. On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface chlorophyll concentrations in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 112. <https://doi.org/10.1029/2006JC004072>
- Song, Z., Zou, Y., Hu, C., Ye, Y., Wang, C., Qing, B., Komdeur, J., Ding, C., 2019. Silver spoon effects of hatching order in an asynchronous hatching bird. *Behavioral Ecology* 30, 509–517. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary191>
- Stearns, S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Stearns, S.C., 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology* 3, 259–268. <https://doi.org/10.2307/2389364>
- Stearns, S.C., 1977. The Evolution of Life History Traits: A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 145–171.
- Stearns, S.C., 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q Rev Biol* 51, 3–47. <https://doi.org/10.1086/409052>

- Stearns, S.C., Kawecki, T.J., 1994. Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. *Evolution* 48, 1438–1450.
- Stenseth, N.Chr., Durant, J.M., Fowler, M.S., Matthysen, E., Adriaensen, F., Jonzén, N., Chan, K.-S., Liu, H., De Laet, J., Sheldon, B.C., Visser, M.E., Dhondt, A.A., 2015. Testing for effects of climate change on competitive relationships and coexistence between two bird species. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20141958. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1958>
- Stevenson, C., Woehler, E.J., 2007. Population decreases in little penguins *Eudyptula minor* in southeastern Tasmania, Australia, over the past 45 years. *Marine Ornithology* 35, 71–76.
- Stier, A., Viblanc, V.A., Massemin-Challet, S., Handrich, Y., Zahn, S., Rojas, E.R., Saraux, C., Le Vaillant, M., Prud'homme, O., Grosbellet, E., Robin, J.-P., Bize, P., Criscuolo, F., 2014. Starting with a handicap: phenotypic differences between early- and late-born king penguin chicks and their survival correlates. *Functional Ecology* 28, 601–611. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12204>
- Stirling, I., Derocher, A.E., 2012. Effects of climate warming on polar bears: a review of the evidence. *Global Change Biology* 18, 2694–2706. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02753.x>
- Stonehouse, B., 1960. The king penguin (*Aptenodytes patagonica*) of South Georgia: I. Breeding behaviour and development.
- Stott, I., Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Ezard, T.H.G., Gamelon, M., Lachish, S., Lebreton, J.-D., Simmonds, E.G., Gaillard, J.-M., Hodgson, D.J., 2024. Life histories are not just fast or slow. *Trends in Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.06.001>
- Stowell, D., Plumbley, M.D., 2014. Automatic large-scale classification of bird sounds is strongly improved by unsupervised feature learning. *PeerJ* 2, e488.
- Swart, N.C., Fyfe, J.C., Saenko, O.A., Eby, M., 2014. Wind-driven changes in the ocean carbon sink. *Biogeosciences* 11, 6107–6117. <https://doi.org/10.5194/bg-11-6107-2014>
- Sydeman, W.J., Poloczanska, E., Reed, T.E., Thompson, S.A., 2015. Climate change and marine vertebrates. *Science* 350, 772–777. <https://doi.org/10.1126/science.aac9874>
- Tabak, M.A., Norouzzadeh, M.S., Wolfson, D.W., Sweeney, S.J., Vercauteren, K.C., Snow, N.P., Halseth, J.M., Di Salvo, P.A., Lewis, J.S., White, M.D., Teton, B., Beasley, J.C., Schlichting, P.E., Boughton, R.K., Wight, B., Newkirk, E.S., Ivan, J.S., Odell, E.A., Brook, R.K., Lukacs, P.M., Moeller, A.K., Mandeville, E.G., Clune, J., Miller, R.S., 2019. Machine learning to classify animal species in camera trap images: Applications in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 10, 585–590. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13120>
- Tagliabue, A., Kwiatkowski, L., Bopp, L., Butenschön, M., Cheung, W., Lengaigne, M., Vialard, J., 2021. Persistent Uncertainties in Ocean Net Primary Production Climate Change Projections at Regional Scales Raise Challenges for Assessing Impacts on Ecosystem Services. *Front. Clim.* 3. <https://doi.org/10.3389/fclim.2021.738224>
- Taig-Johnston, M., Strom, M.K., Calhoun, K., Nowak, K., Ebensperger, L.A., Hayes, L., 2017. The ecological value of long-term studies of birds and mammals in Central America, South America and Antarctica. *Revista Chilena de Historia Natural* 90, 7. <https://doi.org/10.1186/s40693-017-0070-5>

- Talley, L.D., 2013. Closure of the Global Overturning Circulation Through the Indian, Pacific, and Southern Oceans: Schematics and Transports. *Oceanography* 26, 80–97.
- Taylor, K.E., Stouffer, R.J., Meehl, G.A., 2012. An Overview of CMIP5 and the Experiment Design. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93, 485–498. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-11-00094.1>
- Tejedo, P., Benayas, J., Cajiao, D., Leung, Y.-F., De Filippo, D., Liggett, D., 2022. What are the real environmental impacts of Antarctic tourism? Unveiling their importance through a comprehensive meta-analysis. *Journal of Environmental Management* 308, 114634. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114634>
- Teplitsky, C., Charmantier, A., 2019. Evolutionary consequences of climate change in birds, in: Dunn, P.O., Møller, A.P. (Eds.), *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford University Press Oxford, pp. 134–146. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824268.003.0011>
- Terhaar, J., Frölicher, T.L., Joos, F., 2021. Southern Ocean anthropogenic carbon sink constrained by sea surface salinity. *Science Advances* 7, eabd5964. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd5964>
- Texas Instruments, 2000. 32-mm Glass Transponder Read Only, Read/Write.
- Thomalla, S.J., Fauchereau, N., Swart, S., Monteiro, P.M.S., 2011. Regional scale characteristics of the seasonal cycle of chlorophyll in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 8, 2849–2866. <https://doi.org/10.5194/bg-8-2849-2011>
- Thomalla, S.J., Nicholson, S.-A., Ryan-Keogh, T.J., Smith, M.E., 2023. Widespread changes in Southern Ocean phytoplankton blooms linked to climate drivers. *Nat. Clim. Chang.* 13, 975–984. <https://doi.org/10.1038/s41558-023-01768-4>
- Thompson, A., Mapstone, B., 1997. Observer effects and training in underwater visual surveys of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 154, 53–63. <https://doi.org/10.3354/meps154053>
- Thompson, A.F., Sallée, J.-B., 2012. Jets and Topography: Jet Transitions and the Impact on Transport in the Antarctic Circumpolar Current. *Journal of Physical Oceanography* 42, 956–972. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-11-0135.1>
- Thompson, D.W.J., Wallace, J.M., 2000. Annular Modes in the Extratropical Circulation. Part I: Month-to-Month Variability. *Journal of Climate* 13, 1000–1016. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2000\)013<1000:AMITEC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2000)013<1000:AMITEC>2.0.CO;2)
- Tickell, W.L.N., 1968. The Biology of the Great Albatrosses, *Diomedea Exulans* and *Diomedea Epomophora*, in: *Antarctic Bird Studies*. American Geophysical Union (AGU), pp. 1–56. <https://doi.org/10.1029/AR012p0001>
- Ting, Y.-H., Holzer, M., 2017. Decadal changes in Southern Ocean ventilation inferred from deconvolutions of repeat hydrographies. *Geophysical Research Letters* 44, 5655–5664. <https://doi.org/10.1002/2017GL073788>
- Tomotani, B.M., van der Jeugd, H., Gienapp, P., de la Hera, I., Pilzecker, J., Teichmann, C., Visser, M.E., 2018. Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. *Global Change Biology* 24, 823–835. <https://doi.org/10.1111/gcb.14006>

- Tompkins, E.M., Anderson, D.J., 2019. Sex-specific patterns of senescence in Nazca boobies linked to mating system. *Journal of Animal Ecology* 88, 986–1000. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12944>
- Treasure, A.M., Roquet, F., Ansorge, I.J., Bester, M.N., Boehme, L., Bornemann, H., Charrassin, J.-B., Chevallier, D., Costa, D.P., Fedak, M.A., Guinet, C., Hammill, M.O., Harcourt, R.G., Hindell, M.A., Kovacs, K.M., Lea, M.-A., Lovell, P., Lowther, A.D., Lydersen, C., McIntyre, T., McMahon, C.R., Muelbert, M.M.C., Nicholls, K., Picard, B., Reverdin, G., Trites, A.W., Williams, G.D., de Bruyn, P.J.N., 2017. Marine Mammals Exploring the Oceans Pole to Pole: A Review of the MEOP Consortium. *Oceanography* 30, 132–138.
- Trivelpiece, W.Z., Hinke, J.T., Miller, A.K., Reiss, C.S., Trivelpiece, S.G., Watters, G.M., 2011. Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 7625–7628. <https://doi.org/10.1073/pnas.1016560108>
- Tuomainen, U., Candolin, U., 2011. Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews* 86, 640–657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00164.x>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- van de Pol, M., Bailey, L.D., Frauendorf, M., Allen, A.M., van der Sluijs, M., Hijner, N., Brouwer, L., de Kroon, H., Jongejans, E., Ens, B.J., 2024. Sea-level rise causes shorebird population collapse before habitats drown. *Nat. Clim. Chang.* 14, 839–844. <https://doi.org/10.1038/s41558-024-02051-w>
- Van De Pol, M., Bruinzeel, L.W., Heg, D., Van Der Jeugd, H.P., Verhulst, S., 2006. A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 75, 616–626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01079.x>
- van de Pol, M., Vindenes, Y., Sæther, B.-E., Engen, S., Ens, B.J., Oosterbeek, K., Tinbergen, J.M., 2010. Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology* 91, 1192–1204. <https://doi.org/10.1890/09-0410.1>
- Van de Walle, J., Fay, R., Gaillard, J.-M., Pelletier, F., Hamel, S., Gamelon, M., Barbraud, C., Blanchet, F.G., Blumstein, D.T., Charmantier, A., Delord, K., Larue, B., Martin, J., Mills, J.A., Milot, E., Mayer, F.M., Rotella, J., Saether, B.-E., Teplitsky, C., van de Pol, M., Van Vuren, D.H., Visser, M.E., Wells, C.P., Yarrall, J., Jenouvrier, S., 2023. Individual life histories: neither slow nor fast, just diverse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 290, 20230511. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0511>
- Van Den Hoff, J., Copley, P., 1993. Aspects of the breeding cycle of king penguins *Aptenodytes patagonicus* at Heard Island. *Marine ornithology* 21, 49–55.
- van den Hoff, J., McMahon, C.R., Field, I., 2009. Tipping back the balance: recolonization of the Macquarie Island isthmus by king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) following extermination for human gain. *Antarctic Science* 21, 237–241. <https://doi.org/10.1017/S0954102009001898>

- van Heezik, Y.M., Seddon, P.J., Cooper, J., Plös, A.L., 1994. Interrelationships between breeding frequency, timing and outcome in King Penguins *Aptenodytes patagonicus*: are King Penguins biennial breeders? *Ibis* 136, 279–284. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01096.x>
- VanDerWal, J., Murphy, H.T., Kutt, A.S., Perkins, G.C., Bateman, B.L., Perry, J.J., Reside, A.E., 2013. Focus on poleward shifts in species' distribution underestimates the fingerprint of climate change. *Nature Clim Change* 3, 239–243. <https://doi.org/10.1038/nclimate1688>
- Vavrus, S., 2004. The Impact of Cloud Feedbacks on Arctic Climate under Greenhouse Forcing. *Journal of Climate* 17, 603–615. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2004\)017<0603:TIOCF0>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017<0603:TIOCF0>2.0.CO;2)
- Vergara, P., I. Aguirre, J., Fernández-Cruz, M., 2007. Arrival date, age and breeding success in white stork *Ciconia ciconia*. *Journal of Avian Biology* 38, 573–579. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0908-8857.03983.x>
- Veylit, L., Sæther, B.-E., Gaillard, J.-M., Baubet, E., Gamelon, M., 2020. Grow fast at no cost: no evidence for a mortality cost for fast early-life growth in a hunted wild boar population. *Oecologia* 192, 999–1012. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04633-9>
- Viera, V.M., Le Bohec, C., Côté, S.D., Groscolas, R., 2006. Massive breeding failures following a tsunami in a colonial seabird. *Polar Biol* 29, 713–716. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0128-3>
- Villon, S., Iovan, C., Mangeas, M., Vigliola, L., 2022. Confronting deep-learning and biodiversity challenges for automatic video-monitoring of marine ecosystems. *Sensors* 22, 497.
- Vincenzi, S., Hatch, S., Mangel, M., Kitaysky, A., 2013. Food availability affects onset of reproduction in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20130554. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0554>
- Vindenes, Y., Engen, S., Saether, B.-E., 2008. Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *Am Nat* 171, 455–467. <https://doi.org/10.1086/528965>
- Vindenes, Y., Le Coeur, C., Caswell, H., 2021. Introduction to matrix population models, in: Salguero-Gomez, R., Gamelon, M. (Eds.), *Demographic Methods across the Tree of Life*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198838609.003.0009>
- Visser, M.E., Holleman, L.J.M., Gienapp, P., 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147, 164–172. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0299-6>
- Von Holle, B., Irish, J.L., Spivy, A., Weishampel, J.F., Meylan, A., Godfrey, M.H., Dodd, M., Schweitzer, S.H., Keyes, T., Sanders, F., Chaplin, M.K., Taylor, N.R., 2019. Effects of future sea level rise on coastal habitat. *The Journal of Wildlife Management* 83, 694–704. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21633>
- Votier, S.C., Birkhead, T.R., Oro, D., Trinder, M., Grantham, M.J., Clark, J.A., McCleery, R.H., Hatchwell, B.J., 2008. Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology* 77, 974–983. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01421.x>
- Wagner, G.P., Booth, G., Bagheri-Chaichian, H., 1997. A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51, 329–347.

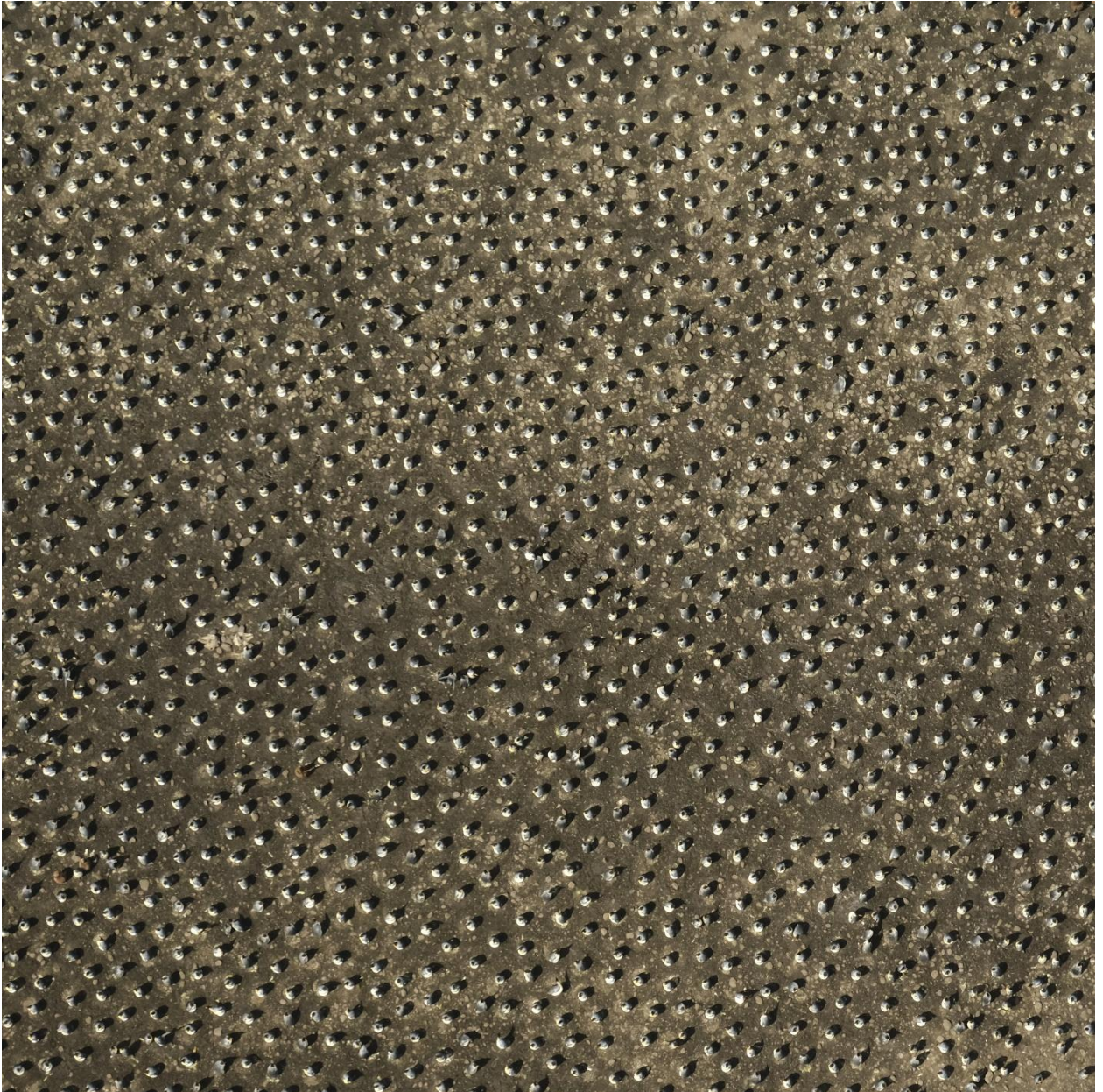
- Waller, C.L., Griffiths, H.J., Waluda, C.M., Thorpe, S.E., Loaiza, I., Moreno, B., Pacherras, C.O., Hughes, K.A., 2017. Microplastics in the Antarctic marine system: An emerging area of research. *Science of The Total Environment* 598, 220–227. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.283>
- Walther, G.-R., Berger, S., Sykes, M.T., 2005. An ecological ‘footprint’ of climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 1427–1432. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3119>
- Wang, H., Xie, S.-P., Liu, Q., 2016. Comparison of Climate Response to Anthropogenic Aerosol versus Greenhouse Gas Forcing: Distinct Patterns. *Journal of Climate* 29, 5175–5188. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0106.1>
- Wang, S., Xie, A., Zhu, J., 2021. Does polar amplification exist in Antarctic surface during the recent four decades? *J. Mt. Sci.* 18, 2626–2634. <https://doi.org/10.1007/s11629-021-6912-2>
- Warwick-Evans, V., Atkinson, P.W., Gauvain, R.D., Robinson, L.A., Arnould, J.P.Y., Green, J.A., 2015. Time-in-area represents foraging activity in a wide-ranging pelagic forager. *Marine Ecology Progress Series* 527, 233–246. <https://doi.org/10.3354/meps11262>
- Wearn, O.R., Freeman, R., Jacoby, D.M.P., 2019. Responsible AI for conservation. *Nat Mach Intell* 1, 72–73. <https://doi.org/10.1038/s42256-019-0022-7>
- Wege, M., Bornemann, H., Blix, A.S., Nordøy, E.S., Biddle, L., Bester, M.N., 2021. Distribution and Habitat Suitability of Ross Seals in a Warming Ocean. *Front. Mar. Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.659430>
- Weimerskirch, H., 2018. Linking demographic processes and foraging ecology in wandering albatross—Conservation implications. *Journal of Animal Ecology* 87, 945–955. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12817>
- Weimerskirch, H., Bouard, F.L., Ryan, P.G., Bost, C.A., 2018. Massive decline of the world’s largest king penguin colony at Ile aux Cochons, Crozet. *Antarctic Science* 30, 236–242. <https://doi.org/10.1017/S0954102018000226>
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Delord, K., Jaeger, A., Patrick, S.C., Riotte-Lambert, L., 2014. Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: Life on the move! *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Charismatic marine mega-fauna* 450, 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.021>
- Weimerskirch, H., Stahl, J.C., Jouventin, P., 1992a. The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134, 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08387.x>
- Weimerskirch, H., Stahl, J.C., Jouventin, P., 1992b. The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* 134, 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08387.x>
- Weimerskirch, H., Tarroux, A., Chastel, O., Karine, D., Cherel, Y., Descamps, S., 2015. Population-specific wintering distributions of adult south polar skuas over three Oceans. *Marine Ecology Progress Series* 538. <https://doi.org/10.3354/meps11465>



- Whang, S.E., Lee, J.-G., 2020. Data collection and quality challenges for deep learning. *Proceedings of the VLDB Endowment* 13, 3429–3432.
- White, G.C., 2002. Discussion comments on: The use of auxiliary variables in capture-recapture modelling. An overview. *Journal of Applied Statistics* 29, 103–106. <https://doi.org/10.1080/02664760120108476>
- Wilcox, C., Van Seville, E., Hardesty, B.D., 2015. Threat of plastic pollution to seabirds is global, pervasive, and increasing. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 11899–11904. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502108112>
- Wilkinson, M.D., Dumontier, M., Aalbersberg, I.J., Appleton, G., Axton, M., Baak, A., Blomberg, N., Boiten, J.-W., da Silva Santos, L.B., Bourne, P.E., Bouwman, J., Brookes, A.J., Clark, T., Crosas, M., Dillo, I., Dumon, O., Edmunds, S., Evelo, C.T., Finkers, R., Gonzalez-Beltran, A., Gray, A.J.G., Groth, P., Goble, C., Grethe, J.S., Heringa, J., 't Hoen, P.A.C., Hooft, R., Kuhn, T., Kok, R., Kok, J., Lusher, S.J., Martone, M.E., Mons, A., Packer, A.L., Persson, B., Rocca-Serra, P., Roos, M., van Schaik, R., Sansone, S.-A., Schultes, E., Sengstag, T., Slater, T., Strawn, G., Swertz, M.A., Thompson, M., van der Lei, J., van Mulligen, E., Velterop, J., Waagmeester, A., Wittenburg, P., Wolstencroft, K., Zhao, J., Mons, B., 2016. The FAIR Guiding Principles for scientific data management and stewardship. *Sci Data* 3, 160018. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.18>
- Wille, J.D., Alexander, S.P., Amory, C., Baiman, R., Barthélemy, L., Bergstrom, D.M., Berne, A., Binder, H., Blanchet, J., Bozkurt, D., Bracegirdle, T.J., Casado, M., Choi, T., Clem, K.R., Codron, F., Datta, R., Battista, S.D., Favier, V., Francis, D., Fraser, A.D., Fourré, E., Garreaud, R.D., Genthon, C., Gorodetskaya, I.V., González-Herrero, S., Heinrich, V.J., Hubert, G., Joos, H., Kim, S.-J., King, J.C., Kittel, C., Landais, A., Lazzara, M., Leonard, G.H., Lieser, J.L., Maclennan, M., Mikolajczyk, D., Neff, P., Ollivier, I., Picard, G., Pohl, B., Ralph, F.M., Rowe, P., Schlosser, E., Shields, C.A., Smith, I.J., Sprenger, M., Trusel, L., Udy, D., Vance, T., Vignon, É., Walker, C., Wever, N., Zou, X., 2024. The Extraordinary March 2022 East Antarctica “Heat” Wave. Part I: Observations and Meteorological Drivers. *Journal of Climate* 37, 757–778. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-23-0175.1>
- Williams, C.L., Hagelin, J.C., Kooyman, G.L., 2015. Hidden keys to survival: the type, density, pattern and functional role of emperor penguin body feathers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20152033. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2033>
- Williams, G.C., 1966. Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack’s Principle. *The American Naturalist* 100, 687–690.
- Williams, H.J., Taylor, L.A., Benhamou, S., Bijleveld, A.I., Clay, T.A., de Grissac, S., Demšar, U., English, H.M., Franconi, N., Gómez-Laich, A., Griffiths, R.C., Kay, W.P., Morales, J.M., Potts, J.R., Rogerson, K.F., Rutz, C., Spelt, A., Trevail, A.M., Wilson, R.P., Börger, L., 2020. Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology* 89, 186–206. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094>
- Williams, R.G., Meijers, A.J.S., Roussenov, V.M., Katavouta, A., Ceppi, P., Rosser, J.P., Salvi, P., 2024. Asymmetries in the Southern Ocean contribution to global heat and carbon uptake. *Nat. Clim. Chang.* 14, 823–831. <https://doi.org/10.1038/s41558-024-02066-3>
- Wingfield, J.C., 2015. Coping with change: A framework for environmental signals and how neuroendocrine pathways might respond. *Frontiers in Neuroendocrinology*, Seasonal

- Winston, P.H., 1984. Artificial intelligence. Addison-Wesley Longman Publishing Co., Inc.
- Wong, J.W.Y., Kölliker, M., 2014. Effects of food restriction across stages of juvenile and early adult development on body weight, survival and adult life history. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 2420–2430. <https://doi.org/10.1111/jeb.12484>
- Woods, B.L., Van de Putte, A.P., Hindell, M.A., Raymond, B., Saunders, R.A., Walters, A., Trebilco, R., 2023. Species distribution models describe spatial variability in mesopelagic fish abundance in the Southern Ocean. *Front. Mar. Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.981434>
- World Meteorological Organization (WMO), 2023. State of the Global Climate 2023 [WWW Document]. URL <https://library.wmo.int/records/item/68835-state-of-the-global-climate-2023> (accessed 8.4.24).
- Yamaguchi, R., Rodgers, K.B., Timmermann, A., Stein, K., Schlunegger, S., Bianchi, D., Dunne, J.P., Slater, R.D., 2022. Trophic level decoupling drives future changes in phytoplankton bloom phenology. *Nat. Clim. Chang.* 12, 469–476. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01353-1>
- Yan, C., Stenseth, N.C., Krebs, C.J., Zhang, Z., 2013. Linking climate change to population cycles of hares and lynx. *Glob Chang Biol* 19, 3263–3271. <https://doi.org/10.1111/gcb.12321>
- Zeiler, M.D., Fergus, R., 2014. Visualizing and understanding convolutional networks. Presented at the Computer Vision–ECCV 2014: 13th European Conference, Zurich, Switzerland, September 6–12, 2014, Proceedings, Part I 13, Springer, pp. 818–833.
- Zemp, M., Frey, H., Gärtner-Roer, I., Nussbaumer, S.U., Hoelzle, M., Paul, F., Haeberli, W., Denzinger, F., Ahlstrøm, A.P., Anderson, B., Bajracharya, S., Baroni, C., Braun, L.N., Cáceres, B.E., Casassa, G., Cobos, G., Dávila, L.R., Granados, H.D., Demuth, M.N., Espizua, L., Fischer, A., Fujita, K., Gadek, B., Ghazanfar, A., Hagen, J.O., Holmlund, P., Karimi, N., Li, Z., Pelto, M., Pitte, P., Popovnin, V.V., Portocarrero, C.A., Prinz, R., Sangewar, C.V., Severskiy, I., Sigurðsson, O., Soruco, A., Usubaliev, R., Vincent, C., 2015. Historically unprecedented global glacier decline in the early 21st century. *Journal of Glaciology* 61, 745–762. <https://doi.org/10.3189/2015JoG15J017>
- Zhou, B., Khosla, A., Lapedriza, A., Oliva, A., Torralba, A., 2016. Learning deep features for discriminative localization. Presented at the Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition, pp. 2921–2929.

## Annexes



## Annexe A. Declining juvenile survival of Adélie penguins in Antarctica

Téo Barracho <sup>1,2,3,4\*</sup>, Gaël Bardon <sup>1,4</sup>, Rémi Choquet <sup>3</sup>, Aymeric Houstin <sup>1,4,7</sup>, Alexander Winterl <sup>5</sup>, Michaël Beaulieu <sup>8</sup>, Pierrick Blanchard <sup>9</sup>, Cindy C. Cornet <sup>4,10</sup>, Robin Cristofari <sup>6</sup>, Thierry Raclot <sup>1</sup>, Sebastian Richter <sup>5</sup>, Nicolas Chatelain <sup>1</sup>, Julien Courtecuisse <sup>1</sup>, Matthieu Brucker <sup>1</sup>, Daniel P. Zitterbart <sup>5,7</sup>, Nicolas Lecomte <sup>2\*\*</sup> and Céline Le Bohec <sup>1,3,4\*\*</sup>

† Co-last authors

\* [tbarracho@centrescientifique.mc](mailto:tbarracho@centrescientifique.mc)

\* [nicolas.lecomte@umoncton.ca](mailto:nicolas.lecomte@umoncton.ca)

\* [celine.le-bohec@cns.fr](mailto:celine.le-bohec@cns.fr)

<sup>1</sup> Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology and Centre d'Études Nordiques, Department of Biology, University of Moncton, Moncton, NB, Canada

<sup>3</sup> CEFE, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

<sup>4</sup> Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, Monaco, Principality of Monaco

<sup>5</sup> Friedrich-Alexander-University Erlangen-Nürnberg, Department of Physics, Erlangen, Germany

<sup>6</sup> Institute of Biotechnology, University of Helsinki, Helsinki, Finland

<sup>7</sup> Woods Hole Oceanographic Institution, Applied Ocean Physics and Engineering Department, Woods Hole, Massachusetts, USA

<sup>8</sup> Wild Animal Initiative 5123 W 98th St, 1204 Minneapolis, MN 55437

<sup>9</sup> Centre de Recherche sur la Biodiversité et l'Environnement (CRBE), Université de Toulouse, CNRS, IRD, Toulouse INP, Université Toulouse 3 – Paul Sabatier (UT3), Toulouse, France

<sup>10</sup> Centre for Blue Governance, Faculty of Business and Law, University of Portsmouth, UK



## **Abstract**

As summer sea ice around Antarctica reaches historical lows, quantifying the demographic response of polar species to such environmental changes becomes critical. To achieve this, synthesizing results from across species' ranges and elucidating the environmental factors driving population dynamics are key. Adélie penguins are considered reliable indicators of changes in Antarctica but the pathways through which sea ice and other environmental factors shape their population dynamics are still unclear, especially for the juvenile stage. Using a 17-year dataset of electronically tagged Adélie penguins from Adélie Land (Antarctica), we found that juvenile survival probability was most impacted by sea ice concentration near their natal colony right after fledging, with lower ice concentrations detrimental to survival. Importantly, we found that juvenile survival declined by 32 % from 2007 to 2020, mirroring trends at other distant colonies. The emergence of similar patterns at opposite ends of the continent may be an early signal for shifts in population trends expected from climate change.

### **Teaser:**

Similar declines in the survival of juvenile Adélie penguins have emerged at distant locations around Antarctica and receding sea ice could be at play.

## Main

### Introduction:

Antarctica is at the center of large and rapid environmental shifts, with both accelerating climate changes (1, 2) and increasing exploitation pressure by fisheries (3). Quantifying the response of animal populations to such environmental forcing is essential to determine their potential dynamics and persistence (4, 5). Yet, our understanding of how Antarctic species respond to such changes is still fragmented. Typically, the heterogeneous dynamics of climate (6) and environmental parameters such as sea ice (7) makes identifying drivers of any demographic rate challenging (8–10). This hampers our ability to project species response to environmental changes, especially over scales relevant to ecosystem management (11, 12).

The Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*), an iconic Antarctic species, exemplifies this challenge particularly well. Early observations of contrasting population trends between the Ross Sea and the Antarctic Peninsula in response to sea ice declines have fostered a population dynamics' model, where abundance is maximal at intermediate sea ice concentrations (13, 14). This model has been instrumental in projecting the response of Adélie penguins to climate variability across large spatial and temporal scales (15–17). However, more localized and shorter-term predictions are still hindered by the inherent variability and noise in abundance time series which most studies are constrained to rely on (17–19). Since abundance results from the complex interplay of several demographic rates, each influenced by specific environmental drivers, and some of which are poorly understood (20), focusing on single vital rates could enhance the accuracy of projecting species responses to environmental change (21). The need for such an approach is twofold; it can provide short-term feedback for ecological management at the local scale and be integrated at larger spatial scales as more studies become available across the species range (22–25).

In long-lived species such as the Adélie penguin, adult survival typically holds the greatest potential to influence population dynamics (26). Yet, juvenile survival appears to play a disproportionate role in driving Adélie penguin population fluctuations. For example, Adélie penguin's abundance (as measured by the number of breeding pairs) correlates with sea ice conditions with a 5-years lag (27); which is consistent with effects of sea ice on juvenile survival during their first months at sea (28). In the Antarctic Peninsula (29, 30) and East Antarctica (31), population size decreased when juvenile survival also did, further emphasizing its central role in shaping overall population trends. Despite

such findings, we still lack clear evidence for a relationship between juvenile survival and environmental parameters known to affect population dynamics, such as sea ice concentration (11). Although adult survival has been convincingly linked to environmental variables (e.g., Southern Oscillation Index, winter sea ice concentration) in several populations around Antarctica (29, 32–35), the drivers of juvenile survival remain unclear (29, 31, 34). Given the importance of this demographic parameter, evaluating its trends across the species' range and elucidating its environmental drivers are required to adequately predict the species' response to future environmental changes facing Antarctica (36).

Here, we quantify juvenile survival probabilities for the first time in the Western Pacific Ocean sector (90°E to 160°E, Fig. S1) using a 17-year-long dataset of known-age, electronically tagged Adélie penguins from Pointe Géologie archipelago, Adélie Land. By investigating trends in survival for this population located thousands of kilometers away from other studied colonies and synthesizing previously published studies on this vital rate, we provide a comprehensive picture of trends in Adélie penguin juvenile survival across Antarctica. To uncover the mechanisms behind variations in juvenile survival, we also investigate the drivers of juvenile survival at Pointe Géologie by linking survival probabilities to intrinsic and environmental parameters such as body mass at fledging and sea ice concentrations.

## **Results:**

We used a multi-state capture-recapture framework accounting for short-range dispersion within a 10-km radius to model the survival probability of juvenile Adélie penguins (0-2 years old). This model (see methods) enabled us to quantify juvenile survival probabilities between 2007 and 2020. Over this period, juvenile survival estimates averaged  $0.42 \pm 0.18$  and showed high inter-annual variability (CV = 44%, Fig. 2A). Notably, juvenile survival probabilities exhibited a negative trend (Fig. 2A ; Table 1, model 30, analysis of deviance:  $p$ -ANODEV = 0.016). The annual rate of change was of -2.5% ( $\pm$  95%CI: -3.2, -1.9), translating into a 32% loss between 2007 and 2020. An exhaustive literature search showed that juvenile survival had previously been quantified at 5 other locations around Antarctica ((29, 31, 33, 37, 38), summarized in Fig. 2). Temporal variation was investigated at only two of them, and juvenile survival probabilities were found to decline at both sites (Admiralty Bay, King George Island, Western Antarctic Peninsula, -1.3% per year for 1982-2000 (29) ; Béchervaise Island, Mac. Robertson Land, East Antarctica, -1.8% per year for 1992-2015 (31) ; Fig. 2).

To understand the drivers behind the decline observed at our study site, we used our previously developed model to test the effect of various intrinsic (mass at fledging, cohort size) and environmental covariates such as sea ice concentrations (SIC), large-scale climatic indices, and windchill temperatures on juvenile survival probabilities. Among the original set of covariates, we considered (Table S2), only autumn sea ice concentrations near the natal colony (SIC.autumn) accounted for more than 20% of the temporal variance (DEV) in juvenile survival rates (Table 1, model 22, %DEV = 28.2). After decomposing this variable into monthly data (SIC.march and SIC.april), only SIC.april reached the 20% DEV threshold (Table 1, model 26, %DEV = 39.4). By decomposing SIC.april into the fraction of total ice area (15-100% SIC) covered by the marginal ice zone (15-80% SIC, MIZFRAC.april) and the fraction of total ice area covered by dense sea ice (80-100% SIC, DENSEFRAC.april), we then revealed that the amount of loose sea ice in the vicinity of the colony (MIZFRAC.april) was negatively related to juvenile survival rates (slope  $\pm$  95%CI = -0.97 (-0.99, -0.94), Fig. 3B) and accounted for 78.8% of the temporal variation (Table 1, model 27). Conversely, the amount of dense sea ice (DENSEFRAC.april) was positively related to juvenile survival rates (slope  $\pm$  95%CI = 0.85 (0.83, 0.87), Fig. 3C) and accounted for 39.7% of the temporal variation (Table 1, model 28). This amount of April dense sea ice near the colony declined by 13% during the time of our study (linear model:  $F = 7.65$ ,  $p = 0.016$ ,  $R^2 = 0.37$ , Fig. 3D).

Linear models showed that chick body mass at tagging, an important driver of post-fledging survival in birds, decreased slightly over the study period ( $F = 57.87$ ,  $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.02$ , 2007-2022 average =  $3.60 \pm 0.61$  kg), and varied more within (average of annual mass SD = 0.54 kg) than across cohorts (SD of annual average mass = 0.33 kg, Fig. S8). Multi-state capture-recapture modeling showed that chick body mass was positively related to juvenile survival probability, both across cohorts (mean annual fledging mass, MFM, Table 1, model 29, %DEV = 22.0, slope  $\pm$  95%CI = 0.04 (0.04, 0.04)), and also at the individual level, with a model-predicted 5.4 % increase in survival probability for every 500 grams of chick body mass (i.e. within cohorts, Fig. 4, LRT,  $\chi^2_1 = 48.014$ ,  $p < 0.001$ ). The slope of this relationship did not differ among years, as indicated by the additive model having a lower AIC than the interactive model (Table 1, models 33 and 34, respectively).

To ensure that our study colony was representative of the larger Pointe Géologie archipelago population (see methods), we compared the breeding productivity of the study colony to that of the entire population. Over the 2011-2024 period, breeding productivity for our study colony averaged  $0.63 \pm 0.44$  chicks per breeding pair (Fig. S5) and was highly correlated to that of the entire Pointe



Géologie archipelago (2011-2017, Pearson correlation:  $r = 0.99$ ,  $p < 0.001$ , Fig. S6). The number of breeding pairs in the study colony averaged  $273 \pm 62$  between 2011 and 2024 and remained comparable with two undisturbed control colonies located on the same island (Spearman rank correlations, both  $p < 0.022$ , Fig. S7).

## Discussion:

Using 17 years of individual electronic monitoring, we observed a loss of 2.5% per year in Adélie penguin juvenile survival over 14 years (2007-2020) in an Adélie Land population, a rate likely stronger than the declines already observed in the only two other populations for which juvenile survival time series are available (in Mac. Robertson Land, East Antarctica, -1.8% per year (31), and in the Western Antarctic Peninsula, -1.3% per year (29)). By quantifying the survival of juvenile Adélie penguins for the first time in a region located thousands of kilometers (3400 km and 6300 km, respectively) away from other monitored colonies, our results point to emerging negative trends across the continent. We also highlight potential mechanisms at play, since the decline in juvenile survival probability recorded in Adélie Land was associated with decreasing amounts of landfast (dense) sea ice in the vicinity of the natal colony within two months after fledging. As sea ice declines are predicted to shrink Adélie penguin populations in the latter part of the century (15, 16), steady declines in juvenile survival may already foreshadow such shifts.

- Range-wide declines in juvenile survival

Permanent dispersion of marked individuals away from study sites can bias the results of capture-recapture studies when incorrectly accounted for (39). Here, our deployment of a mobile RFID antenna network, radiating 10 kilometers around the main study colony (Fig. 1), has unveiled compelling evidence of high local philopatry, allowing a robust estimation of survival probability in spite of local dispersion. Long-distance permanent dispersion of juveniles, which could bias our survival estimates low, remains nonetheless largely unknown and should be addressed in the future.

Because of these difficulties and exceptional logistic constraints, temporal variations in the survival of juvenile Adélie penguins had only been investigated at two other locations in Antarctica before this study, and only at a single one (Béchervaise Island) without the negative impact of flipper bands on penguin vital rates (40, 41). Hinke et al. (29) were the first to report an annual decline in juvenile survival probability, with a decline of -1.3% per year (1982-2000) for Admiralty Bay (King George

Island, Western Antarctic Peninsula). Survival probability at this site then seemed to stabilize up to 2011, although a change in marking methodology (from aluminum to stainless steel flipper bands) and high inter-annual variability in survival probabilities made it difficult to compare the two periods (29, 30). More recently, Emmerson and Southwell (31) extended the analysis of the capture-recapture dataset from Béchervaise Island (Mac. Robertson Land, East Antarctica) to reveal that juvenile survival had also declined (-1.8% per year, 1992-2015) in this population located halfway between the Antarctic Peninsula and Adélie Land (Fig. 2).

With an annual decrease of -2.5% between 2007 and 2020 in Adélie Land, our study adds to the picture of declining juvenile survival across the species range (Fig. 2). Juvenile survival has now declined at all three locations where time trends have been investigated (Fig 2). The time series used here (14 years) is shorter than those for Admiralty Bay (18 years) and Béchervaise Island (24 years), but it is worth noting that the -2.5% annual decline at Pointe Géologie exceeds that of these two other colonies. In addition, such an annual decline in Pointe Géologie exceeds the average inter-annual variability in survival probabilities (2.50% vs. 1.79%) as in Béchervaise Island (1.80% vs. 1.57%) but unlike Admiralty Bay (1.30% vs. 2.90%).

- Drivers of juvenile survival

The existence of a relationship between Adélie penguin population dynamics and sea ice is well established (11, 16, 38, 42). However, in spite of the importance of juvenile survival in driving population trends (31, 43, 44), previous studies have found relatively limited evidence for a relationship between SIC and juvenile survival (29, 31, 34). Here, unlike for the two populations previously studied (29, 31), we found that local sea ice concentration within 200 km of the natal colony in the timeframe of one to two months after fledging (April) accounted for up to 40% of the temporal variation in survival probability (Fig. 3). Specifically, higher SIC in April had a positive effect on juvenile survival. The timing of this relationship, together with the fact that we did not detect effects of environmental variables later in the year, is highly consistent with a survival bottleneck occurring in the weeks following fledging, as identified for *Pygoscelis* penguins in the Antarctic Peninsula (45). A mortality peak immediately following fledging is also consistent with previous studies in mammals (46, 47) and birds (48, 49).

Our finding that SIC in April, but not in March, was correlated to juvenile survival may be particularly informative on the mechanisms linking sea ice to the survival of young Adélie penguins. Although the winter freeze-up of the Antarctic Ocean begins in March, sea ice usually consolidates markedly and expands equatorward in April (Fig. S10, (50, 51)). Newly fledged Adélie penguins therefore appear to be reliant on the rapid formation of sea ice at the onset of winter, and especially dense landfast ice (Fig. 3, Fig. S11). By decomposing April SIC into its loose (the marginal ice zone, between 15 and 80% SIC) and dense (80-100%) fractions, we were able to show that juveniles survived better in years when sea ice was made of large, fully frozen areas, rather than patchy ice (Fig. 3, Fig. S11).

To explain this relationship, we suggest that dense sea ice could provide more suitable resting grounds for fledglings, in a context where they are at high risk of energy reserves depletion (45). Furthermore, the formation of large areas of solid ice allows the emergence of polynyas and flaw leads (52), where prey may be more abundant (53) and/or more localized and thus easier to detect and capture, especially for inexperienced individuals likely to display lower foraging abilities compared to adults as shown in king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) (54). Finally, patchier sea ice may favor predation, especially by leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) (55), although predation pressure during fall and winter has never been investigated. Biologging studies have shown that during the winter, adult Adélie penguins tend to be associated with dense sea ice areas (56), with higher SIC promoting higher survival to the next breeding season (35). For juveniles, however, knowledge of post-fledging behavior is extremely limited. Only two studies so far have investigated their post-fledging movements (45, 57), while their diving behavior and association with specific sea ice types remain completely unexplored.

While SIC measured right after fledging accounted for most of the inter-annual variation in juvenile survival, conditions during the breeding season may also play a significant role, as juvenile survival was positively related to chick mass prior to fledging (Fig. 4). The decline in juvenile survival we observed over the study period may therefore be partly accounted for by a concurrent but slight decrease in fledging mass (Fig. S8). Both the diet (58, 59) and the foraging efficiency of breeders (60, 61) have indeed been linked to sea ice conditions during chick rearing, and these parameters may directly affect chick fledging mass (62, 63). Land-based, food-independent, factors may also act, with higher precipitation and stronger winds late in the breeding season negatively affecting chick fledging mass (64), likely because of higher thermoregulatory costs for the chicks (63). Interestingly, the individual-level and positive effect of juvenile body mass at fledging on survival probabilities was similar across years, corroborating results from a previous study in the Ross Sea (62). These findings

suggest that heavier chicks may maintain their survival advantage over lighter ones across a range of environmental conditions.

- Demographic consequences and perspectives

In long-lived species, the survival of young age classes can have major impacts on population dynamics (65). For Adélie penguins, this is exemplified by declines in abundance of breeders that followed declines in juvenile survival probabilities in two distinct populations from the Western Antarctic Peninsula (29, 30) and East Antarctica (31). As in the present study, it was not possible to identify the onset of the decline in juvenile survival in these two populations, since trends were observable right from the beginning of the monitoring (Fig. 2). Nonetheless, evidence from East Antarctica suggests that declining juvenile survival may not cascade into an abundance decline immediately, with a ~10 years lag between the onset of decline in juvenile survival and the breakup in the abundance time series ((31), Fig. 2). Furthermore, events of low adult survival and repeatedly low breeding productivity may have acted in conjunction to generate the decline in abundance at Admiralty Bay (30) and Béchervaise Island (31), respectively. This may help explain why abundance at Pointe Géologie has not yet shown signs of decline ((66), Fig. 2). However, given the occurrence of two near-total breeding failures in the past decade alone (67) and the stronger rate of decline in juvenile survival observed at Pointe Géologie compared to other studies and to local inter-annual variability in this vital rate, it is possible that the Pointe Géologie population will also decline in the coming years.

While Adélie penguin population declines for the Western Antarctic Peninsula are well documented (68–71) and consistent with the stronger rate of warming in the region (72), declines in other regions and notably in East Antarctica were not expected before the later part of the 21st century (16), with the Ross sea likely being the main refugia for the species (15). However, our findings in the Western Pacific Ocean sector of Antarctica, combined with recent evidence that an entire metapopulation elsewhere in East Antarctica has already declined by almost half in the past decade alone (31) suggest that changes could happen earlier than expected.

Such rapid changes are likely to challenge the adaptive abilities of the Adélie penguin. One of the main mechanisms through which Adélie penguins may respond to these changes is dispersal towards areas where environmental conditions remain or become favorable as ice melts (16, 73). Although mid-range (< 120 km) dispersion is possible in adult Adélie penguins (74), we still lack estimations of long-

distance dispersion over time scales relevant with the current rate of environmental change. Similarly, we have highlighted that no clear universal environmental drivers of juvenile survival stand out, although similar temporal trends have emerged across the species range.

In this context, the next steps would first be to harmonize demographic databases across study sites and analyze them collectively. Specifically, quantifying the temporal variation in juvenile survival for the two Ross sea populations (33, 74, 75) is key. Completing the transition from flipper bands to RFID-tags (40) could also facilitate comparisons of demographic rates among populations. Second, conducting biologging studies of juvenile movement and diving behavior, in conjunction with sea ice analyses (akin to (35)), would help identify range-wide environmental drivers of survival. Third, rigorous efforts should be made to assess the dispersal capabilities of juvenile Adélie penguins under climate change, such as deploying autonomous RFID-tag detection systems (Fig. S2) in populations adjacent to the main colonies where this method is used. With the forthcoming fifth International Polar Year (2032-2033) and the likely large-scale decline in the survival of juvenile Adélie penguins, a significant window of opportunity emerges for closely monitoring the demographic trends of vulnerable species and unraveling the underlying factors driving these trends.

## Methods:

- Study area and design

Fieldwork was carried out at Pointe Géologie archipelago (Adélie Land, Antarctica; Fig. 1), close to the Dumont d'Urville research station (66°40'S, 140°01'E). This archipelago has hosted 30,000-50,000 breeding pairs of Adélie penguins annually for the last two decades (66).

From the 2006-2007 breeding season onwards (breeding season will be referred to by the fledging year, e.g., 2007 in this case), Radio Frequency Identification tags (RFID-tags) were implanted in chicks from a colony of about 270 breeding pairs located in a natural canyon (hereafter study colony). Unlike flipper bands (40, 41, 76), RFID-tags are not known to negatively affect penguin vital rates. All chicks still alive right before fledging were tagged ( $n = 3,138$ ). A few RFID-tagged chicks ( $n = 76$ ) were found dead within the colony prior to fledging and were consequently excluded from subsequent analyses, bringing the final dataset to 3,062 individuals (range = 0-350/year, annual average = 192 from 2007 to 2022).

The study colony was fenced off in 2009 and instrumented with RFID gateways similar to those used in other penguin populations (Adélie penguins: (77–79); King penguins: (80, 81); Southern rockhopper penguins: (82); Macaroni penguins: (83); Little penguins: (84)). This setting made it impossible to miss tagged individuals visiting the colony. To account for dispersal from the study colony to neighboring colonies within a 10-km radius (Fig. 1), a grid of mobile RFID detection units (2-8 units, Fig. S2) was deployed every year from November to March, starting in 2013. Mobile RFID units were positioned at natural bottlenecks frequently used by penguins traveling between colonies and the sea. Units were moved every one to two weeks to maximize the number of detections. Among the 1061 individuals reobserved at least once after their tagging year, only 19 (1.8%) were detected exclusively by mobile RFID antennas, i.e. away from their natal colony. The mobile RFID-units resighting effort was more intensive closer to the study colony (< 200 m) but was performed up to 10 km from it (Fig. 1).

- Colony and individual-scale parameters

Colony-scale breeding productivity was defined as the number of fledglings, divided by the annual maximum number of adults inside the colony divided by two (a proxy for the number of breeding pairs). Individuals present in the colony were photo-counted weekly during the whole breeding season, starting in 2011. Cohort size was taken as the total number of RFID-tagged chicks that fledged. We ensured that observations from the study colony were representative of the larger-scale Pointe Géologie archipelago by comparing our local estimate of breeding productivity with data available from the literature for Pointe Géologie (2011-2017, (85)). Similarly, to ensure that our monitoring setup did not impact breeding abundance at the colony, we compared the trend in number of breeding pairs in the study colony with that of two other undisturbed colonies located on the same island for the 2011-2024 period (Fig. S7).

All RFID-tagged chicks were weighed during tagging to the nearest 0.05 kg. The timing of tagging was adjusted to annual chick departure phenology (i.e. starting when the first molting chick was observed in the colony), ensuring mass was comparable across years. Each year, tagging occurred 10-15 days prior to fledging, making chick mass at tagging a reliable and consistent proxy for fledging mass (62). In Pointe Géologie archipelago, fledging occurs from late February to early March.

- Capture Mark Recapture (CMR) modeling and statistical analyses

To model apparent survival and recapture probabilities of juvenile Adélie penguins, we constructed capture histories for all individuals ( $n = 3,062$ ) fledged between 2007 and 2022, and subsequently observed between the 2009 and 2023 breeding seasons. Out of these 3,062 fledglings, 1,061 were observed again in subsequent years.

Given the dispersal of some birds from the study colony to neighboring colonies, and the higher resighting effort on and near the study colony, we adopted a multi-state framework to model survival, recapture, and transition probabilities (86). We implemented this framework in the program MARK v.9.0 (87). Different resighting probabilities among colonies were accounted for using a two-state classification: a local state (1) for the study colony and adjacent colonies within 200 meters, and a distant state (2) for all colonies located more than 200 meters from the study colony. This allowed

closing the system and enhancing the robustness of survival estimates despite short-range dispersal dynamics. As the detection probability of 1-year-old individuals was near 0 (only a single bird was detected at age 1, Fig. S3), it was not possible to compute survival probability between ages 0 and 1. The first recapture occasion following tagging was thus deleted for all individuals (supplementary text). Consequently, juvenile survival was estimated between 0 and 2 years old.

We used U-CARE software (88) to evaluate the goodness of fit (GOF) of the two-states time-dependent (JollyMoVe, JMV) model to our dataset (89). The JMV model did not fit the original dataset because of transients (i.e. individuals never reencountered after tagging, Table S1a). We thus tested the GOF of the JMV model to a dataset where the first capture was set to 0 for each individual (i.e. effectively making capture history of each individual start at first reencounter following tagging, see supplementary text), thereby allowing to test the fit of a model with extended age-dependence on survival and recapture probabilities. The fit of the JMV model to this dataset was satisfactory (Table S1), albeit with indications of further age structure (i.e. > two age classes) in survival probabilities (significant test 3G.SM, Table S1b) and capture probabilities (almost significant Test M.ITEC, Table S1b). This validated the use of an initial umbrella model incorporating  $\geq$  two age classes on recapture, survival, and transition probabilities (model 1, Table S3).

In Adélie penguins, presence at the breeding colony (and thus availability for detection) is conditional on age, with reproductively mature individuals more likely to visit colonies than pre-breeders. Survival is also age-dependent, with lower survival probability in juveniles compared to adults (33). Earlier studies of known-age Adélie penguins have therefore accounted for age-structured recapture and survival probabilities, with either two (29), three (34), or five age classes (33). Here, we started from a model with five age classes on survival, recapture, and transition probabilities, and explored all the possibilities in each submodel down to only two age classes. Finally, our starting (umbrella) model was adjusted to account for the low number of individuals detected in distant colonies. This model was framed with age variation only (no time effects) for all transition probabilities, and recapture probabilities in the distant colonies (state 2). The survival probabilities in both states (i.e. local and distant) were also set to be equal in that model, which appears as a reasonable assumption considering that all colonies belong to the same population of Pointe Géologie archipelago (Fig. 1). We successively looked for the most appropriate age and time structure for recapture, transition, and survival probabilities, using the previously retained best structure for each submodel. The most parsimonious model was retained when two models were within two AIC points of each other. This



selection process yielded an optimal model (model 13, Table S3) including two age classes (0-2 and 3+) and time effects within each age class for survival probabilities. Recapture probabilities were best modeled using three age classes in both states. The best structure included additional time effects in each of these three age classes for the local state only (Table S3). Transition probabilities were best modeled with state and age effects (five age classes in each state, Table S3). Because survival and recapture probabilities are not separable for the last year (2021) in time-dependent CMR models, this model allowed to estimate juvenile (0-2) survival from 2007 to 2020 only. Estimates of recapture probability in the local state were low and displayed high inter-annual variability for the first age class (mean  $\pm$  SD:  $0.33 \pm 0.24$ , Fig. S9), but were high and stable in the last age class (mean  $\pm$  SD:  $0.96 \pm 0.05$ , Fig. S9). Recapture probabilities in the distant state were estimated for the last age class only and were particularly low (0.02, SE = 0.009, Fig. S9). This model was then used as a basis for testing the effect of selected covariates on juvenile survival (see below).

- Covariate selection and definition

Candidate environmental variables were considered based on relevance to the Adélie penguin's ecology and previous studies of Antarctic seabirds (Table S2). We first considered two large-scale indices, indicators of broad climatic variations in Antarctica and the surrounding Southern Ocean: the Southern Oscillation Index (SOI) and the Southern Annular Mode (SAM). Together, they affect wind patterns, temperatures, and sea ice dynamics, with complex regional-specific variability (6, 90). Such variability has been linked to opposite responses both among and within species. For instance, positive SOI values were previously linked to lower survival in adult Adélie penguins in Adélie Land (32) but no support for such an effect was found in Mac. Robertson Land (34), the Western Ross Sea (33), or the Antarctic Peninsula (29). High SAM values were also found to affect the survival of other Antarctic seabirds, either positively (adult Cape petrel, *Daption capense*, (91); juvenile Emperor penguins, *Aptenodytes forsteri*, (92) or negatively (juvenile Snow petrels, *Pagodroma nivea*, (93)). Monthly SOI data were downloaded from the NOAA National Centers for Environmental Information (<https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/soi>) and daily SAM data from the NOAA Climate Prediction Center ([https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily\\_ao\\_index/ao/ao.shtml](https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/ao/ao.shtml)).

Regional sea ice extent anomalies (SIEA) were also considered because of the quadratic relationship previously observed between SIEA and the survival of adult Adélie penguins in the Western Ross Sea (33). Monthly data for the Western Pacific sector (90°E to 150°E), which encompasses our study site,

were downloaded from the National Snow and Ice Data Center (NSDIC, <https://nsidc.org/data/g02135/versions/3>). To capture the conditions experienced by juveniles after fledging and during their first winter at sea, each index (SOI, SAM, SIEA) was averaged from March to September (34), resulting in one value per year per index.

At the local scale, we considered both linear and quadratic effects of the average windchill temperatures (WCT) between April and September, based on the quadratic relationship previously observed between WCT and the survival of juvenile Adélie penguins (31). Ten-day average data of minimum temperature and average relative humidity from the Dumont D'Urville weather station were downloaded from Meteo France (<https://meteo.data.gouv.fr/>) and used to calculate WCT following the Australian Bureau of Meteorology calculation (as in (31)).

Finally, we considered sea ice concentrations (SIC, average sea ice concentration in a specific area) at three different spatio-temporal scales (Fig. S4). As tracking data for juveniles is currently not available in our focal region, we considered broadly similar migration routes as those of adults previously studied at Pointe Géologie and found to gradually move westward after reproduction following the Antarctic coastal current (94). This pattern is corroborated by the tracking of both juveniles and adults in another east Antarctica population (34, 57) and therefore likely in our study area. To reflect post-fledging (autumn) conditions experienced by birds near their natal colony, we considered March-April SIC between 135°E and 145°E (SIC.autumn). We also considered winter (May-July, SIC.winter) and late winter (August-September, SIC.latewinter) conditions, both between 110°E and 135°E. Sea ice concentrations were computed by averaging daily concentration values from 25×25 km grids downloaded from the NSDIC ((95), <https://nsidc.org/data/g02202/versions/4>) over the spatio-temporal windows defined above. Following initial analyses, we further adjusted our sea ice metrics by first decomposing SIC.autumn into March and April SIC (SIC.march, SIC.april). Because different types of ice may affect seabirds differently (96), we then calculated the April fraction of the total ice area (15-100% SIC) covered by the marginal ice zone (loose sea ice between 15-80% SIC, MIZFRAC.april) and the April fraction of the total ice area covered by dense pack ice (80-100% SIC, DENSEFRAC.april).

We also considered cohort size and average mass at tagging (as a proxy for fledging mass, (62)) as likely intrinsic drivers of juvenile survival in Adélie penguins. Cohort size was shown to correlate positively with fledging survival in a previous study (31), while fledging mass is a common predictor for juvenile survival in birds (e.g., (97)), including penguins (62, 98). The effect of fledging mass on inter-annual differences in survival probabilities was investigated by using mean fledging mass (MFM)

for each cohort. Inter-individual, within-season effects of fledging mass were also investigated, using chick mass as an individual covariate.

To avoid including covariates that are correlated with each other (multicollinearity, see (23)), we checked for pair-wise correlations among our initial set of covariates (SOI, SAM, SIEA, SIC.autumn, SIC.winter, SIC.latewinter, WCT, MFM, cohort size). Only SIC.winter was correlated strongly enough ( $r > 0.7$ , (99)) with two other closely related sea ice metrics (SIEA and SIC.latewinter) so that we decided to drop this covariate from analyses. Remaining covariates were scaled to improve model convergence and facilitate parameters comparisons. Covariates were tested in isolation and considered influential when the 95% confidence interval (CI) of the effect size did not overlap 0 and when accounting for  $\geq 20\%$  of the temporal variation in survival rates (23). The support for a linear trend in juvenile survival was assessed using ANODEV (23). The effect of individual mass on survival was investigated using Likelihood Ratio Tests (LRT).

Homoscedasticity and normality assumptions were assessed where appropriate. Values are reported as means  $\pm$  SD unless mentioned otherwise. Statistical analyses other than the CMR modeling were conducted in R version 4.3.2 (100).

## References:

1. A. Constable, J. Melbourne-Thomas, S. Corney, K. Arrigo, D. Barnes, N. Bindoff, P. Boyd, A. Brandt, D. Costa, A. Davidson, H. Ducklow, L. Emmerson, M. Fukuchi, J. Gutt, M. Hindell, E. Hofmann, G. Hosie, T. Iida, P. Ziegler, Climate change and Southern Ocean ecosystems I: How changes in physical habitats directly affect marine biota. *Glob. Change Biol.* **20** (2014).
2. S. L. Chown, R. I. Leihy, T. R. Naish, C. M. Brooks, P. Convey, B. J. Henley, A. N. Mackintosh, L. M. Phillips, M. C. K. Li, S. M. Grant, Antarctic Climate Change and the Environment.
3. C. M. Brooks, D. G. Ainley, P. A. Abrams, P. K. Dayton, R. J. Hofman, J. Jacquet, D. B. Siniff, Antarctic fisheries: factor climate change into their management. *Nature* **558**, 177–180 (2018).
4. M. C. Urban, G. Bocedi, A. P. Hendry, J.-B. Mihoub, G. Pe'er, A. Singer, J. R. Bridle, L. G. Crozier, L. De Meester, W. Godsoe, A. Gonzalez, J. J. Hellmann, R. D. Holt, A. Huth, K. Johst, C. B. Krug, P. W. Leadley, S. C. F. Palmer, J. H. Pantel, A. Schmitz, P. A. Zollner, J. M. J. Travis, Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science* **353**, aad8466 (2016).
5. H. Lee, K. Calvin, D. Dasgupta, G. Krinner, A. Mukherji, P. W. Thorne, C. Trisos, J. Romero, P. Aldunce, K. Barrett, G. Blanco, W. W. L. Cheung, S. Connors, F. Denton, A. Diongue-Niang, D. Dodman, M. Garschagen, O. Geden, B. Hayward, C. Jones, F. Jotzo, T. Krug, R. Lasco, Y.-Y. Lee, V. Masson-Delmotte, M. Meinshausen, K. Mintenbeck, A. Mokssit, F. E. L. Otto, M. Pathak, A. Pirani, E. Poloczanska, H.-O. Pörtner, A. Revi, D. C. Roberts, J. Roy, A. C. Ruane, J. Skea, P. R. Shukla, R. Slade, A. Slangen, Y. Sokona, A. A. Sörensson, M. Tignor, D. Van Vuuren, Y.-M. Wei, H. Winkler, P. Zhai, Z. Zommers, J.-C. Hourcade, F. X. Johnson, S. Pachauri, N. P. Simpson, C. Singh, A. Thomas, E. Totin, P. Arias, M. Bustamante, I. Elgizouli, G. Flato, M. Howden, C. Méndez-Vallejo, J. J. Pereira, R. Pichs-Madruga, S. K. Rose, Y. Saheb, R. Sánchez Rodríguez, D. Ürge-Vorsatz, C. Xiao, N. Yassaa, A. Alegría, K. Armour, B. Bednar-Friedl, K. Blok, G. Cissé, F. Dentener, S. Eriksen, E. Fischer, G. Garner, C. Guivarch, M. Haasnoot, G. Hansen, M. Hauser, E. Hawkins, T. Hermans, R. Kopp, N. Leprince-Ringuet, J. Lewis, D. Ley, C. Ludden, L. Niamir, Z. Nicholls, S. Some, S. Szopa, B. Trewin, K.-I. Van Der Wijst, G. Winter, M. Witting, A. Birt, M. Ha, J. Romero, J. Kim, E. F. Haites, Y. Jung, R. Stavins, A. Birt, M. Ha, D. J. A. Orendain, L. Ignon, S. Park, Y. Park, A. Reisinger, D. Cammaramo, A. Fischlin, J. S. Fuglestedt, G. Hansen, C. Ludden, V. Masson-Delmotte, J. B. R. Matthews, K. Mintenbeck, A. Pirani, E. Poloczanska, N. Leprince-Ringuet, C. Péan, "IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change

[Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.” (Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2023); <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>.

6. R. L. Fogt, G. J. Marshall, The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. *WIREs Clim. Change* **11**, e652 (2020).
7. C. L. Parkinson, D. J. Cavalieri, Antarctic sea ice variability and trends, 1979&ndash;2010. *The Cryosphere* **6**, 871–880 (2012).
8. F. Olivier, J. A. van Franeker, J. C. S. Creuwels, E. J. Woehler, Variations of snow petrel breeding success in relation to sea-ice extent: detecting local response to large-scale processes? *Polar Biol.* **28**, 687–699 (2005).
9. S. Descamps, A. Tarroux, S.-H. Lorentsen, O. P. Love, Ø. Varpe, N. G. Yoccoz, Large-scale oceanographic fluctuations drive Antarctic petrel survival and reproduction. *Ecography* **39**, 496–505 (2016).
10. S. Labrousse, A. D. Fraser, M. Sumner, F. Le Manach, C. Sauser, I. Horstmann, E. Devane, K. Delord, S. Jenouvrier, C. Barbraud, Landfast ice: a major driver of reproductive success in a polar seabird. *Biol. Lett.* **17**, 20210097 (2021).
11. D. T. Iles, H. Lynch, R. Ji, C. Barbraud, K. Delord, S. Jenouvrier, Sea ice predicts long-term trends in Adélie penguin population growth, but not annual fluctuations: Results from a range-wide multiscale analysis. *Glob. Change Biol.* **26**, 3788–3798 (2020).
12. B. Şen, C. Che-Castaldo, K. M. Krumhardt, L. Landrum, M. M. Holland, M. A. LaRue, M. C. Long, S. Jenouvrier, H. J. Lynch, Spatio-temporal transferability of environmentally-dependent population models: Insights from the intrinsic predictabilities of Adélie penguin abundance time series. *Ecol. Indic.* **150**, 110239 (2023).
13. W. R. Fraser, W. Z. Trivelpiece, *Factors Controlling the Distribution of Seabirds: Winter-Summer Heterogeneity in the Distribution of Adélie Penguin Populations* (American Geophysical Union, Washington, D. C., 1996; <http://doi.wiley.com/10.1029/AR070>)vol. 70 of *Antarctic Research Series*.
14. R. C. Smith, D. Ainley, K. Baker, E. Domack, S. Emslie, B. Fraser, J. Kennett, A. Leventer, E. Mosley-Thompson, S. Stammerjohn, M. Vernet, Marine Ecosystem Sensitivity to Climate Change:

Historical observations and paleoecological records reveal ecological transitions in the Antarctic Peninsula region. *BioScience* **49**, 393–404 (1999).

15. D. Ainley, J. Russell, S. Jenouvrier, E. Woehler, P. O. Lyver, W. R. Fraser, G. L. Kooyman, Antarctic penguin response to habitat change as Earth's troposphere reaches 2°C above preindustrial levels. *Ecol. Monogr.* **80**, 49–66 (2010).

16. M. A. Cimino, H. J. Lynch, V. S. Saba, M. J. Oliver, Projected asymmetric response of Adélie penguins to Antarctic climate change. *Sci. Rep.* **6**, 28785 (2016).

17. C. Che-Castaldo, S. Jenouvrier, C. Youngflesh, K. T. Shoemaker, G. Humphries, P. McDowall, L. Landrum, M. M. Holland, Y. Li, R. Ji, H. J. Lynch, Pan-Antarctic analysis aggregating spatial estimates of Adélie penguin abundance reveals robust dynamics despite stochastic noise. *Nat. Commun.* **8**, 832 (2017).

18. H. J. Lynch, M. A. LaRue, First global census of the Adélie Penguin. *The Auk* **131**, 457–466 (2014).

19. G. R. W. Humphries, C. Che-Castaldo, P. J. Bull, G. Lipstein, A. Ravia, B. Carrión, T. Bolton, A. Ganguly, H. J. Lynch, Predicting the future is hard and other lessons from a population time series data science competition. *Ecol. Inform.* **48**, 1–11 (2018).

20. E. J. Talis, C. Che-Castaldo, B. Şen, K. Krumhardt, H. J. Lynch, Variability, skipped breeding and heavy-tailed dynamics in an Antarctic seabird. *J. Anim. Ecol.* **91**, 2437–2450 (2022).

21. D. Iles, S. Jenouvrier, "Projected population consequences of climate change" in *Effects of Climate Change on Birds* (Oxford University Press, 2019; <https://oxford.universitypressscholarship.com/view/10.1093/oso/9780198824268.001.0001/oso-9780198824268-chapter-12>), pp. 147–164.

22. M. Frederiksen, M. P. Harris, S. Wanless, Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos* **111**, 209–214 (2005).

23. V. Grosbois, O. Gimenez, J.-M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, A. P. Møller, H. Weimerskirch, Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biol. Rev.* **83**, 357–399 (2008).

24. D. Irons, A. Petersen, T. Anker-Nilssen, Y. Artukhin, R. Barrett, D. Boertmann, M. Gavriilo, H. Gilchrist, E. Hansen, M. Hario, K. Kuletz, M. Mallory, F. Merkel, A. Mosbech, A. Labansen, B. Olsen, H. Österblom, J. Reid, G. Robertson, H. Strøm, *Circumpolar Seabird Monitoring Plan* (2015).
25. A. Nicol-Harper, C. P. Doncaster, G. M. Hilton, K. A. Wood, T. H. G. Ezard, Conservation implications of a mismatch between data availability and demographic impact. *Ecol. Evol.* **13**, e10269 (2023).
26. B.-E. Sæther, Ø. Bakke, Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits to the Population Growth Rate. *Ecology* **81**, 642–653 (2000).
27. C. Southwell, L. Emmerson, J. McKinlay, K. Newbery, A. Takahashi, A. Kato, C. Barbraud, K. DeLord, H. Weimerskirch, Spatially Extensive Standardized Surveys Reveal Widespread, Multi-Decadal Increase in East Antarctic Adélie Penguin Populations. *PLOS ONE* **10**, e0139877 (2015).
28. P. J. Kappes, K. M. Dugger, A. Lescroël, D. G. Ainley, G. Ballard, K. J. Barton, P. O. Lyver, P. R. Wilson, Age-related reproductive performance of the Adélie penguin, a long-lived seabird exhibiting similar outcomes regardless of individual life-history strategy. *J. Anim. Ecol.* **90**, 931–942 (2021).
29. J. T. Hinke, S. G. Trivelpiece, W. Z. Trivelpiece, Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) survival rates and their relationship to environmental indices in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol.* **37**, 1797–1809 (2014).
30. J. T. Hinke, S. G. Trivelpiece, W. Z. Trivelpiece, Variable vital rates and the risk of population declines in Adélie penguins from the Antarctic Peninsula region. *Ecosphere* **8**, e01666 (2017).
31. L. Emmerson, C. Southwell, Environment-triggered demographic changes cascade and compound to propel a dramatic decline of an Antarctic seabird metapopulation. *Glob. Change Biol.* **28** (2022).
32. S. Jenouvrier, C. Barbraud, H. Weimerskirch, Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar Biol.* **29**, 413–423 (2006).
33. T. Ballerini, G. Tavecchia, S. Olmastroni, F. Pezzo, S. Focardi, Nonlinear effects of winter sea ice on the survival probabilities of Adélie penguins. *Oecologia* **161**, 253–265 (2009).
34. L. Emmerson, C. Southwell, Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *15* (2011).

35. A. E. Schmidt, A. Lescroël, S. Lisovski, M. Elrod, D. Jongsomjit, K. M. Dugger, G. Ballard, Sea ice concentration decline in an important Adélie penguin molt area. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **120**, e2306840120 (2023).
36. S. R. Rintoul, S. L. Chown, R. M. DeConto, M. H. England, H. A. Fricker, V. Masson-Delmotte, T. R. Naish, M. J. Siegert, J. C. Xavier, Choosing the future of Antarctica. *Nature* **558**, 233–241 (2018).
37. B. Reid, An interpretation of the age structure and breeding status of an Adélie penguin population. *Notornis Q. J. Ornithol. Soc. N. Z.*, 193 (1968).
38. D. G. Ainley, *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change* (Columbia University Press, New York, 2002).
39. J. A. Badia-Boher, J. Real, J. L. Riera, F. Bartumeus, F. Parés, J. M. Bas, A. Hernández-Matías, Joint estimation of survival and dispersal effectively corrects the permanent emigration bias in mark-recapture analyses. *Sci. Rep.* **13**, 6970 (2023).
40. K. M. Dugger, G. Ballard, D. G. Ainley, K. J. Barton, Effects of Flipper Bands on Foraging Behavior and Survival of Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*). *The Auk* **123**, 858–869 (2006).
41. C. Saraux, C. Le Bohec, J. M. Durant, V. A. Viblanc, M. Gauthier-Clerc, D. Beaune, Y.-H. Park, N. G. Yoccoz, N. C. Stenseth, Y. Le Maho, Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature* **469**, 203–206 (2011).
42. W. R. Fraser, Wayne Z. Trivelpiece, D. G. Ainley, Susan G. Trivelpiece, Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? *Polar Biol.* **11**, 525–531 (1992).
43. P. Wilson, D. Ainley, N. Nur, S. Jacobs, K. Barton, G. Ballard, J. Comiso, 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 (2001).
44. J. T. Hinke, K. Salwicka, S. G. Trivelpiece, G. M. Watters, W. Z. Trivelpiece, Divergent responses of *Pygoscelis* penguins reveal a common environmental driver. *Oecologia* **153**, 845–855 (2007).
45. J. T. Hinke, G. M. Watters, C. S. Reiss, J. A. Santora, M. M. Santos, Acute bottlenecks to the survival of juvenile *Pygoscelis* penguins occur immediately after fledging. *Biol. Lett.* **16**, 20200645 (2020).



46. S. L. Cox, M. Authier, F. Orgeret, H. Weimerskirch, C. Guinet, High mortality rates in a juvenile free-ranging marine predator and links to dive and forage ability. *Ecol. Evol.* **10**, 410–430 (2020).
47. J.-M. Gaillard, C. Toïgo, Temporal variation in fitness component and population dynamics of large herbivores. **31**, 367–393 (2000).
48. B. Naef-Daenzer, M. U. Grübler, Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *J. Field Ornithol.* **87**, 227–250 (2016).
49. C. L. McIntyre, M. W. Collopy, M. S. Lindberg, Survival Probability and Mortality of Migratory Juvenile Golden Eagles from Interior Alaska. *J. Wildl. Manag.* **70**, 717–722 (2006).
50. R. Massom, P. Reid, S. Stammerjohn, B. Raymond, A. Fraser, S. Ushio, Change and Variability in East Antarctic Sea Ice Seasonality, 1979/80–2009/10. *PLoS ONE* **8**, e64756 (2013).
51. C. Eayrs, D. Holland, D. Francis, T. Wagner, R. Kumar, X. Li, Understanding the Seasonal Cycle of Antarctic Sea Ice Extent in the Context of Longer-Term Variability. *Rev. Geophys.* **57**, 1037–1064 (2019).
52. M. A. Morales Maqueda, A. J. Willmott, N. R. T. Biggs, Polynya Dynamics: a Review of Observations and Modeling. *Rev. Geophys.* **42** (2004).
53. K. R. Arrigo, G. L. van Dijken, A. L. Strong, Environmental controls of marine productivity hot spots around Antarctica. *J. Geophys. Res. Oceans* **120**, 5545–5565 (2015).
54. M. R. Enstipp, C.-A. Bost, C. Le Bohec, N. Chatelain, H. Weimerskirch, Y. Handrich, The early life of king penguins: ontogeny of dive capacity and foraging behaviour in an expert diver. *J. Exp. Biol.* **224**, jeb242512 (2021).
55. D. G. Ainley, G. Ballard, B. J. Karl, K. M. Dugger, Leopard seal predation rates at penguin colonies of different size. *Antarct. Sci.* **17**, 335–340 (2005).
56. A. Takahashi, M. Ito, K. Nagai, J. Thiebot, H. Mitamura, T. Noda, P. Trathan, T. Tamura, Y. Watanabe, Migratory movements and winter diving activity of Adélie penguins in East Antarctica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **589**, 227–239 (2018).
57. J. Clarke, K. Kerry, C. Fowler, R. Lawless, S. Eberhard, R. Murphy, Post-fledging and winter migration of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* in the Mawson region of East Antarctica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **248**, 267–278 (2003).

58. D. G. Ainley, G. Ballard, K. J. Barton, B. J. Karl, G. H. Rau, C. A. Ribic, P. R. Wilson, Spatial and Temporal Variation of Diet Within a Presumed Metapopulation Of Adélie Penguins. *The Condor* **105**, 95–106 (2003).
59. M. Beaulieu, A. Dervaux, A.-M. Thierry, D. Lazin, Y. Le Maho, Y. Ropert-Coudert, M. Spée, T. Raclot, A. Ancel, When sea-ice clock is ahead of Adélie penguins' clock. *Funct. Ecol.* **24**, 93–102 (2010).
60. Y. Y. Watanabe, K. Ito, N. Kokubun, A. Takahashi, Foraging behavior links sea ice to breeding success in Antarctic penguins. *Sci. Adv.* **6**, eaba4828 (2020).
61. C. L. Guen, A. Kato, B. Raymond, C. Barbraud, M. Beaulieu, C.-A. Bost, K. Delord, A. J. J. MacIntosh, X. Meyer, T. Raclot, M. Sumner, A. Takahashi, J.-B. Thiebot, Y. Ropert-Coudert, Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Glob. Change Biol.* **24**, 5304–5317 (2018).
62. D. G. Ainley, K. M. Dugger, M. L. Mesa, G. Ballard, K. J. Barton, S. Jennings, B. J. Karl, A. Lescroël, P. O. Lyver, A. Schmidt, P. Wilson, Post-fledging survival of Adélie penguins at multiple colonies: chicks raised on fish do well. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **601**, 239–251 (2018).
63. E. Chapman, E. Hofmann, D. Patterson, C. Ribic, W. Fraser, Marine and terrestrial factors affecting Adélie-penguin *Pygoscelis adeliae* chick growth and recruitment off the western Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **436**, 273–289 (2011).
64. M. A. Cimino, J. A. Conroy, E. Connors, J. Bowman, A. Corso, H. Ducklow, W. Fraser, A. Friedlaender, H. H. Kim, G. D. Larsen, C. Moffat, R. Nichols, L. Pallin, D. Patterson-Fraser, D. Roberts, M. Roberts, D. K. Steinberg, P. Thibodeau, R. Trinh, O. Schofield, S. Stammerjohn, Long-term patterns in ecosystem phenology near Palmer Station, Antarctica, from the perspective of the Adélie penguin. *Ecosphere* **14**, e4417 (2023).
65. B.-E. Sæther, T. Coulson, V. Grøtan, S. Engen, R. Altwegg, K. B. Armitage, C. Barbraud, P. H. Becker, D. T. Blumstein, F. S. Dobson, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, A. Jenkins, C. Jones, M. A. C. Nicoll, K. Norris, M. K. Oli, A. Ozgul, H. Weimerskirch, How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments. *Am. Nat.* **182**, 743–759 (2013).
66. C. Barbraud, K. Delord, C. A. Bost, A. Chaigne, C. Marteau, H. Weimerskirch, Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biol.* **43**, 835–850 (2020).

67. Y. Ropert-Coudert, A. Kato, K. Shiomi, C. Barbraud, F. Angelier, K. Delord, T. Poupart, P. Koubbi, T. Raclot, Two Recent Massive Breeding Failures in an Adélie Penguin Colony Call for the Creation of a Marine Protected Area in D'Urville Sea/Mertz. *Front. Mar. Sci.* **5** (2018).
68. J. Forcada, P. N. Trathan, K. Reid, E. J. Murphy, J. P. Croxall, Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. *Glob. Change Biol.* **12**, 411–423 (2006).
69. W. Z. Trivelpiece, J. T. Hinke, A. K. Miller, C. S. Reiss, S. G. Trivelpiece, G. M. Watters, Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108**, 7625–7628 (2011).
70. H. J. Lynch, R. Naveen, P. N. Trathan, W. F. Fagan, Spatially integrated assessment reveals widespread changes in penguin populations on the Antarctic Peninsula. *Ecology* **93**, 1367–1377 (2012).
71. M. Wethington, C. Flynn, A. Borowicz, H. J. Lynch, Adélie penguins north and east of the 'Adélie gap' continue to thrive in the face of dramatic declines elsewhere in the Antarctic Peninsula region. *Sci. Rep.* **13**, 2525 (2023).
72. J. Turner, G. J. Marshall, K. Clem, S. Colwell, T. Phillips, H. Lu, Antarctic temperature variability and change from station data. *Int. J. Climatol.* **40**, 2986–3007 (2020).
73. N. Lecomte, The great melt will shape unprotected ecosystems. *Nature* **620**, 499–500 (2023).
74. K. M. Dugger, D. G. Ainley, P. O. Lyver, K. Barton, G. Ballard, Survival differences and the effect of environmental instability on breeding dispersal in an Adélie penguin meta-population. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 12375–12380 (2010).
75. V. Morandini, K. M. Dugger, A. E. Schmidt, A. Varsani, A. Lescroël, G. Ballard, P. O. Lyver, K. Barton, D. G. Ainley, Sex-specific recruitment rates contribute to male-biased sex ratio in Adélie penguins. *Ecol. Evol.* **14**, e10859 (2024).
76. M. Gauthier-Clerc, J. P. Gendner, C. A. Ribic, W. R. Fraser, E. J. Woehler, S. Descamps, C. Gilly, C. Le Bohec, Y. Le Maho, Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **271**, S423–S426 (2004).
77. K. Kerry, J. Clarke, G. Else, The use of an automated weighing and recording system for the study of the biology of Adélie penguins. *Proc NIPR Symp Polar Biol* **6**, 62–75 (1993).

78. S. Olmastroni, S. Corsolini, F. Pezzo, S. Focardi, K. Kerry, The first five years of the Italian-Australian joint programme on the Adélie Penguin: An overview. *Ital. J. Zool.* **67**, 141–145 (2000).
79. A. Lescroël, G. Ballard, D. Grémillet, M. Authier, D. G. Ainley, Antarctic Climate Change: Extreme Events Disrupt Plastic Phenotypic Response in Adélie Penguins. *PLOS ONE* **9**, e85291 (2014).
80. J.-P. Gendner, M. Gauthier-Clerc, C. Le Bohec, S. Descamps, Y. Le Maho, A new application for transponders in studying penguins. *J. Field Ornithol.* **76**, 138–142 (2005).
81. G. Bardon, R. Cristofari, A. Winterl, T. Barracho, M. Benoiste, C. Ceresa, N. Chatelain, J. Courtecuisse, F. A. N. Fernandes, M. Gauthier-Clerc, J.-P. Gendner, Y. Handrich, A. Houstin, A. Krellenstein, N. Lecomte, C.-E. Salmon, E. Trucchi, B. Vallas, E. M. Wong, D. P. Zitterbart, C. Le Bohec, RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio-frequency identification. *Methods Ecol. Evol.* **14**, 2814–2826 (2023).
82. N. Dehnhard, K. Ludynia, M. Poisbleau, L. Demongin, P. Quillfeldt, Good Days, Bad Days: Wind as a Driver of Foraging Success in a Flightless Seabird, the Southern Rockhopper Penguin. *PLOS ONE* **8**, e79487 (2013).
83. V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, M. J. Dunn, J. Robst, M. Preston, S. F. Bremner, D. R. Briggs, R. Brown, S. Adlard, H. J. Peat, Increasing Accuracy: A New Design and Algorithm for Automatically Measuring Weights, Travel Direction and Radio Frequency Identification (RFID) of Penguins. *PLOS ONE* **10**, e0126292 (2015).
84. S. Robinson, A. Chiaradia, M. A. Hindell, The effect of body condition on the timing and success of breeding in Little Penguins *Eudyptula minor*. *Ibis* **147**, 483–489 (2005).
85. E. Barreau, Y. Ropert-Coudert, K. Delord, C. Barbraud, A. Kato-Ropert, Scale matters: sea ice and breeding success of Adélie penguins. *Polar Biol.* **42**, 1405–1410 (2019).
86. J. Lebreton, J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, J. A. Spendelov, “Chapter 3 Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture–Recapture Models” in *Advances in Ecological Research* (Elsevier, 2009; <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250409004036>) vol. 41, pp. 87–173.
87. G. C. White, K. P. Burnham, Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**, S120–S139 (1999).

88. R. Choquet, J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, R. Pradel, U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE–REcapture data. *Ecography* **32**, 1071–1074 (2009).
89. R. Pradel, C. M. A. Wintrebert, O. Gimenez, A Proposal for a Goodness-of-Fit Test to the Arnason-Schwarz Multisite Capture-Recapture Model. *Biometrics* **59**, 43–53 (2003).
90. R. Kwok, J. C. Comiso, Southern Ocean Climate and Sea Ice Anomalies Associated with the Southern Oscillation. *J. Clim.* **15**, 487–501 (2002).
91. C. Sauser, K. Delord, C. Barbraud, Demography of cape petrels in response to environmental changes. *Popul. Ecol.* **65**, 25–37 (2021).
92. F. Abadi, C. Barbraud, O. Gimenez, Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. *Glob. Change Biol.* **23**, 1353–1359 (2017).
93. C. Sauser, K. Delord, C. Barbraud, Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biol. Lett.* **14**, 20180140 (2018).
94. J.-B. Thiebot, Y. Ropert-Coudert, T. Raclot, T. Poupart, A. Kato, A. Takahashi, Adélie penguins' extensive seasonal migration supports dynamic Marine Protected Area planning in Antarctica. *Mar. Policy* **109**, 103692 (2019).
95. W. Meier, F. Fetterer, A. Windnagel, S. Stewart, NOAA/NSIDC Climate Data Record of Passive Microwave Sea Ice Concentration, Version 4, NSIDC (2021); <https://doi.org/10.7265/EFMZ-2T65>.
96. C. Sauser, P. Blévin, O. Chastel, G. W. Gabrielsen, S. A. Hanssen, E. Lorentzen, B. Moe, S. Moreau, K. Sagerup, S. Descamps, Ice type matters: impacts of landfast and drift ice on body condition in a high Arctic seabird community. *Front. Mar. Sci.* **11**, 1326658 (2024).
97. T. J. Maness, D. J. Anderson, Predictors of Juvenile Survival in Birds - Predictores de la Supervivencia de Aves Juveniles. *Ornithol. Monogr.* **78**, 1–55 (2013).
98. C. Horswill, J. Matthiopoulos, J. A. Green, M. P. Meredith, J. Forcada, H. Peat, M. Preston, P. N. Trathan, N. Ratcliffe, Survival in macaroni penguins and the relative importance of different drivers: individual traits, predation pressure and environmental variability. *J. Anim. Ecol.* **83**, 1057–1067 (2014).

99. C. F. Dormann, J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, S. Lautenbach, Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* **36**, 27–46 (2013).
100. R Core Team (2023). *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
101. K. Matsuoka, A. Skoglund, G. Roth, J. de Pomereu, H. Griffiths, R. Headland, B. Herried, K. Katsumata, A. Le Brocq, K. Licht, F. Morgan, P. D. Neff, C. Ritz, M. Scheinert, T. Tamura, A. Van de Putte, M. van den Broeke, A. von Deschwenden, C. Deschamps-Berger, B. Van Liefferinge, S. Tronstad, Y. Melvær, Quantarctica, an integrated mapping environment for Antarctica, the Southern Ocean, and sub-Antarctic islands. *Environ. Model. Softw.* **140**, 105015 (2021).

## **Acknowledgements:**

We are deeply grateful to all the members of Project 137, including Benjamin Friess, Yvon Le Maho (former PI of 137-ECOPHY), Victor Planas-Bielsa, Claire Saraux, and all the wintering and summering field teams since the inception of this project in the field in 2005. We would also like to thank all the members of the missions in Dumont D'Urville since then, and the French Polar Institute-IPEV logistics team in Dumont d'Urville for their important and continuous support in the field.

## **Funding:**

This study was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) within the framework of the Project 137-ANTAVIA, by the Centre Scientifique de Monaco with additional support from the LIA-647 and RTPINUTRESS (CSM/CNRS-UNISTRA), by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) through the Programme Zone Atelier Antarctique et Terres Australes (ZATA), and by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) grants FA336/5-1 and Z11525/3-1 in the framework of the priority program "Antarctic research with comparative investigations in Arctic ice areas".

## **Author contribution:**

Author contributions follow the CRediT guidelines. In each section, authors are listed by order of appearance in the author list.

Conceptualization: TB, NL, CLB

Methodology: TB, RCH, AH, MBE, RCR, TR, NC, JC, MBU, NL, CLB

Software: TB, GB, RCH

Validation: TB, NL, CLB

Formal analysis: TB, GB, RCH, NL

Investigation: All authors

Resources: CLB

Data Curation: TB, GB, CCC, CLB

Writing – original draft preparation: TB, NL, CLB

Writing – review and editing: All authors

Visualization: TB

Supervision: NL, CLB

Project administration: CLB

Funding acquisition: DPZ, NL, CLB

## Competing interests:

We declare no competing interests.

## Data and material availability:

Data and codes will be made available upon acceptance of the manuscript.

## Figures and Tables:

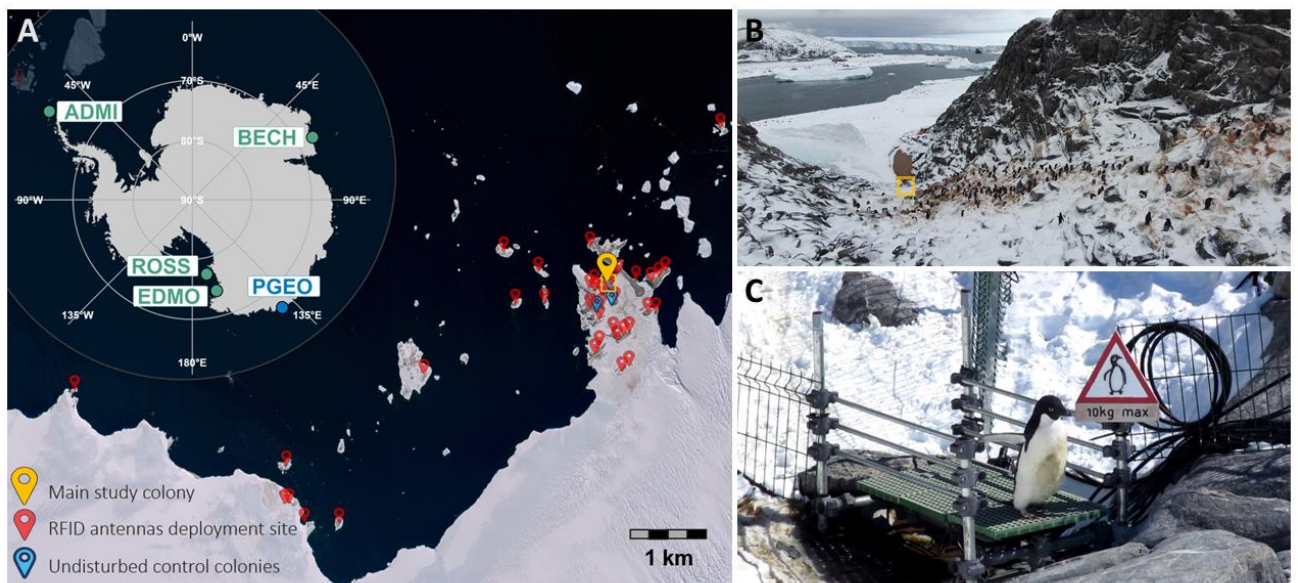


Fig. 1. Overview of the Adélie penguin individual monitoring system operating in Pointe Géologie archipelago (Adélie Land) and location of similar monitoring sites across Antarctica still active as of 2024. (A) Main panel: Satellite imagery of Pointe Géologie archipelago (Pléiades Neo, Airbus DS 2021, 12/10/2021) with locations of the mobile RFID-antennas deployment sites (red), undisturbed control colonies (blue) and the main study colony (yellow). Top-left inset: location of study sites across Antarctica where longitudinal monitoring of marked Adélie penguins is still carried out (ADM I: Admiralty Bay, BECH: Béchervaise Island, EDMO: Edmonson Point, PGEO: Pointe Géologie, ROSS: Ross Island (4 monitored colonies including one on neighboring Beaufort Island)). B) Study colony in Pointe Géologie where all fledged chicks have been implanted with RFID-tags since 2007. (C) Penguins can only access or exit through two RFID-equipped passageways (only one shown here).



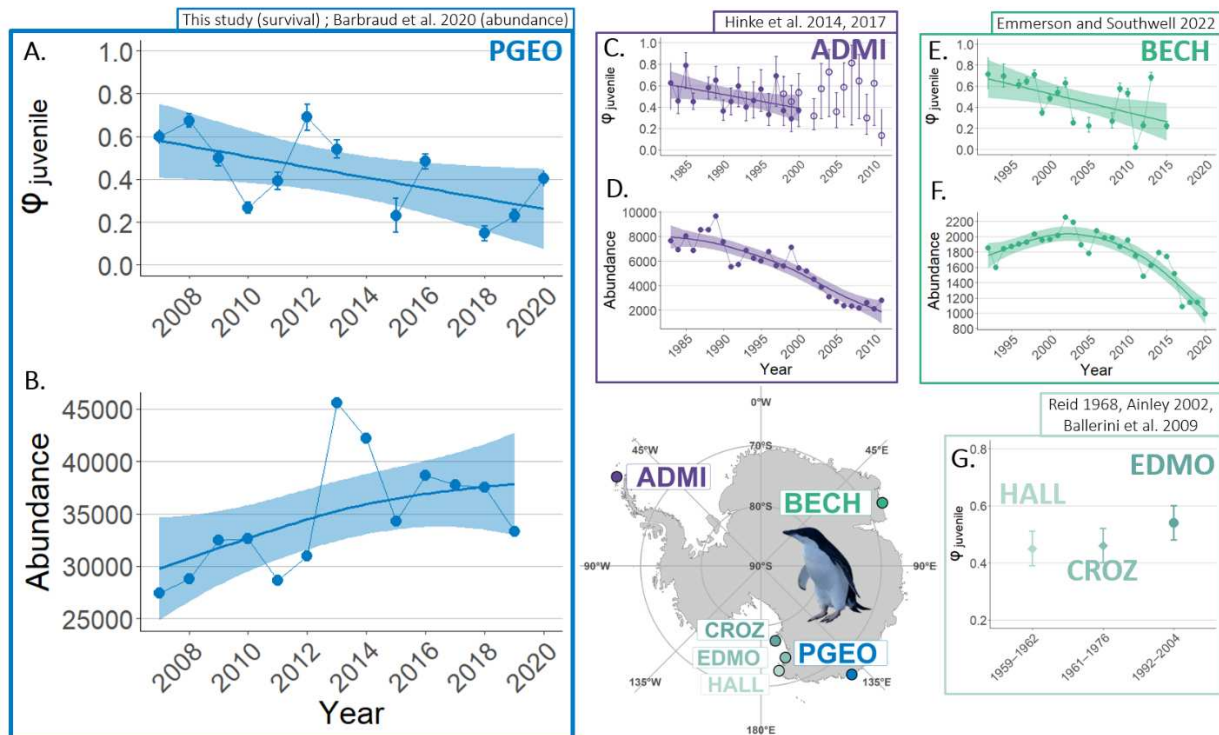


Fig. 2. Summary of the six locations around Antarctica where Adélie penguin juvenile survival ( $\phi$ , 0-2 years old) has been quantified. Among them, only three have investigated temporal variations. A) Survival of juvenile Adélie penguins from Pointe Géologie archipelago, Adélie Land (PGEO, electronic tagging, 2007-2020). The dots and intervals represent annual survival probabilities  $\pm$  SE. The regression line and associated SE are from a linear regression ( $p = 0.036$ ,  $R^2 = 0.37$ ); B) Adélie penguin abundance (number of breeding pairs) at Pointe Géologie Archipelago (2007-2019, data reproduced from (66)); C-D) Juvenile survival (1982-2000 aluminum bands, 1998-2011 stainless steel bands) and abundance (1982-2011) at Admiralty Bay, King George Island, Western Antarctic Peninsula (ADMI, data reproduced from (29, 30)); E-F) Juvenile survival (electronic tagging, 1992-2015) and abundance (1992-2020) at Béchervaise Island, Mac. Robertson Land (BECH, data reproduced from (31)); G) Only mean estimates were available for three populations in the Ross Sea: Cape Hallett, Victoria Land (HALL, metal bands, 1959-1962, data extracted from (37)), Cape Crozier, Ross Island (CROZ, aluminum bands, 1961-1976, data extracted from (38)), Edmondson Point, Victoria Land (EDMO, electronic tagging, 1994-2002, data extracted from (33)). Survival estimates from HALL and to a lesser extent CROZ should be compared to other estimates with caution because they were not computed using modern capture-recapture techniques accounting for imperfect detection as in the other studies. Juvenile survival time series were fitted with linear regressions when authors reported a linear trend (A,C,E). Abundance time series were fitted with Generalized Additive Models (GAM).

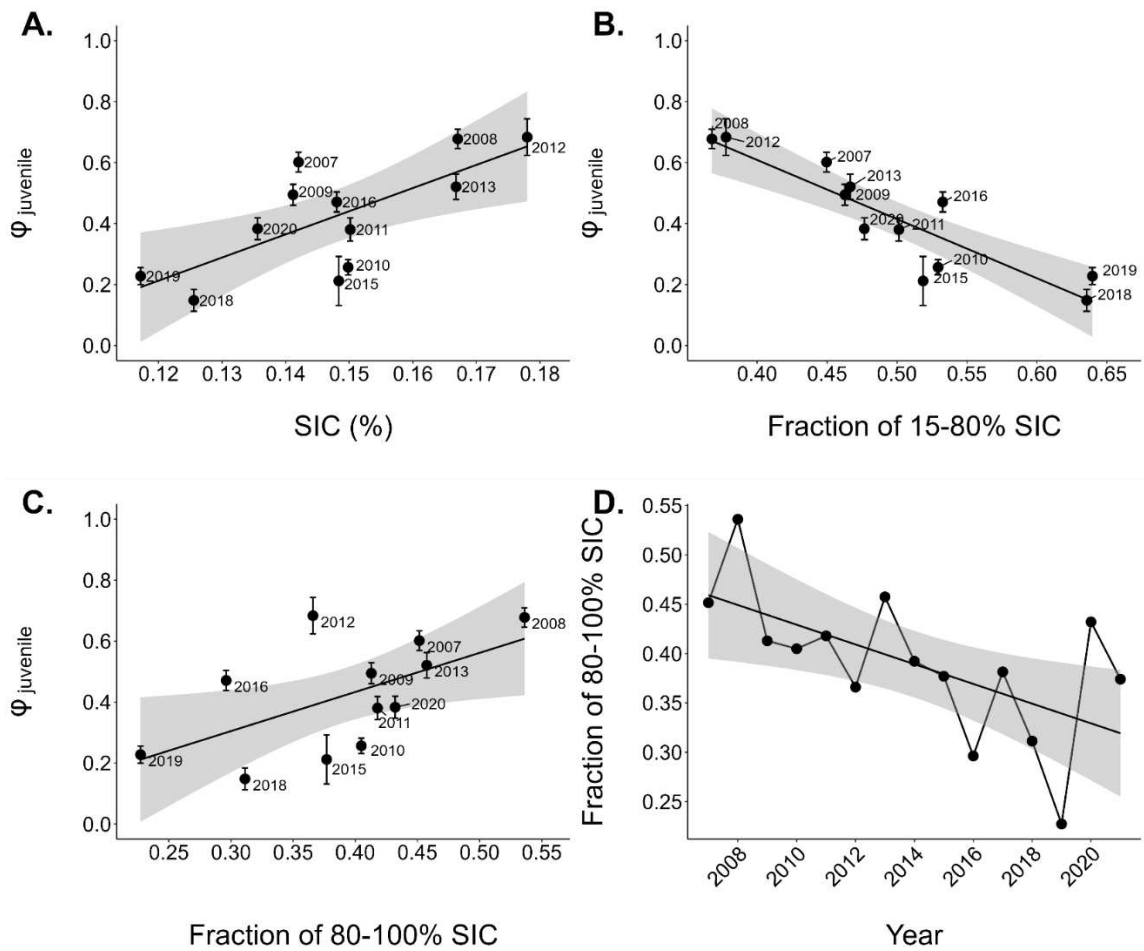


Fig. 3. Relationships between the survival ( $\phi$ ) of juvenile Adélie penguins from Pointe Géologie archipelago (Adélie Land, East Antarctica) and several sea ice metrics within 200 kilometers of the natal colony for the month of April. A) Average sea ice concentration (SIC), B) Fraction of the total ice area (15-100% SIC) covered by the marginal ice zone (15-80% SIC), C) Fraction of total ice area (15-100% SIC) covered by dense ice (80-100% SIC). D) Time series (2007-2021) of the fraction of total ice area (15-100% SIC) covered by dense ice (80-100% SIC). Black thick lines and associated SE (gray shadow) on each panel are from linear regressions (respectively:  $p = 0.009$ ,  $R^2 = 0.51$  ;  $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.79$  ;  $p = 0.049$ ,  $R^2 = 0.33$  ;  $p = 0.016$ ,  $R^2 = 0.37$ ).

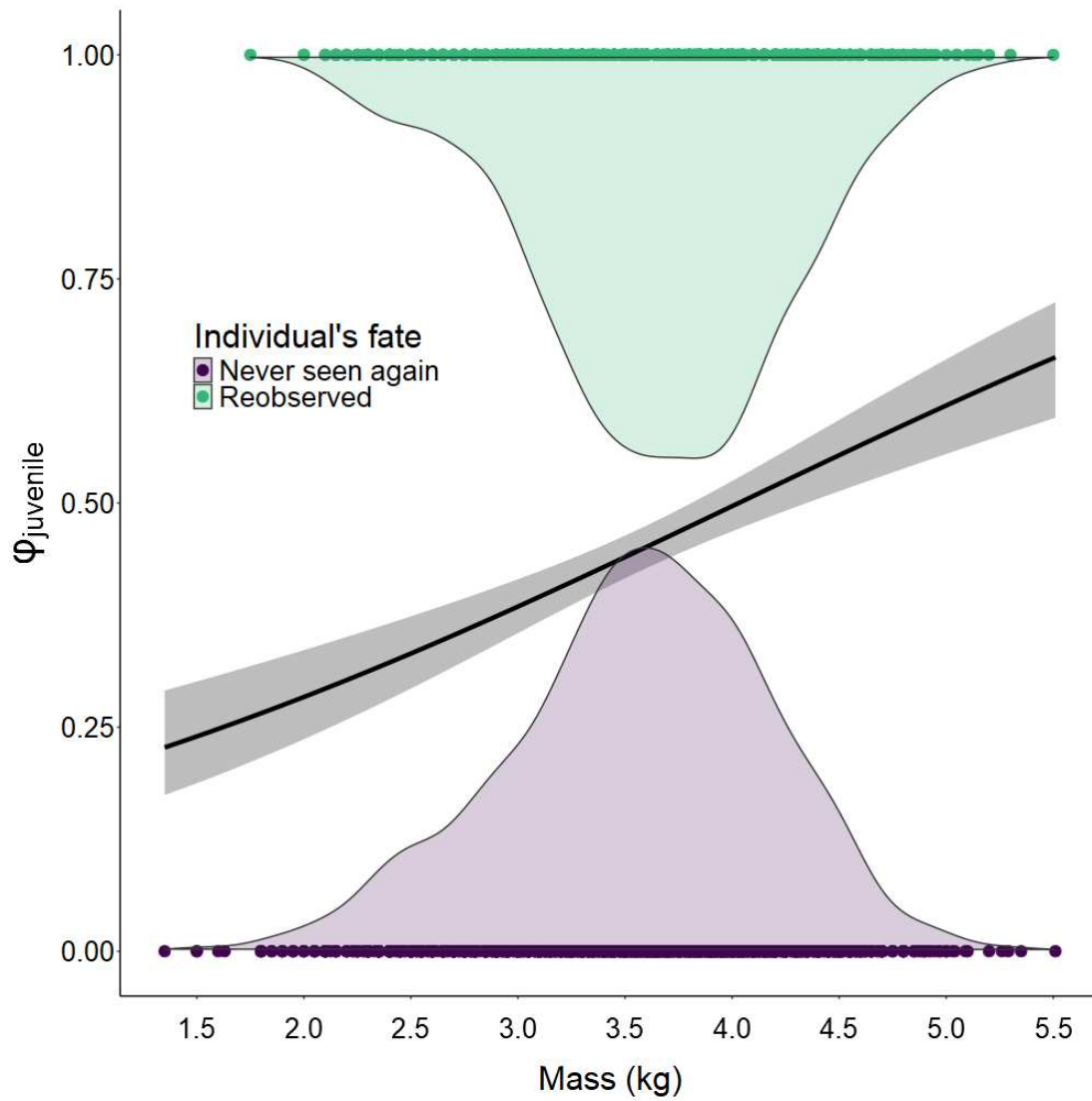


Fig. 4. Model-predicted relationship between Adélie penguin juvenile survival ( $\phi$ ) and body mass at tagging. Modeling was carried out using the program MARK (87). The predicted relationship is drawn from model 34 (Table 1). Green and violet dots represent individuals, and shaded areas represent probability density for each fate.

Table 1. Comparison of the effect of covariates on Adélie penguin juvenile survival probability. Abbreviations: AICc, Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes ;  $\Delta$ AICc, AICc difference between current model and time-dependant model ; K, number of parameters ; Dev, Model deviance ; p ANODEV, p-value of the analysis of deviance ; %DEV, percentage of the time-dependent model's deviance explained by the inclusion of covariate (23) ; LRT, Likelihood Ratio Test. Covariates abbreviations: see footnote and Table S2.

Index	Candidate model ( $\Phi$ 0-2)	AICc	$\Delta$ AICc	AICc Weights	K	Dev	Annual cov. models			Individual cov. models	
							P ANODEV	Slope [95%CI]	%DEV	$\chi^2$ LRT	p LRT
Annual covariate models											
13	time	12044.7	0	1	75	2303.7	-	-	-	-	-
<b>27</b>	<b>MIZFRAC.april</b>	<b>12068.2</b>	<b>23.4</b>	<b>0</b>	<b>62</b>	<b>2353.7</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.97 [-0.99, -0.94]</b>	<b>78.8</b>	-	-
<b>28</b>	<b>DENSEFRAC.april</b>	<b>12160.1</b>	<b>115.3</b>	<b>0</b>	<b>62</b>	<b>2445.6</b>	<b>0.005</b>	<b>0.84 [0.82, 0.86]</b>	<b>39.7</b>	-	-
26	SIC.april	12160.8	116.1	0	62	2446.3	0.005	0.96 [0.93, 0.99]	39.4	-	-
30	linear	12180.5	135.7	0	62	2466.0	0.016	-0.02 [-0.03, -0.02]	31.1	-	-
22	SIC.autumn	12187.1	142.4	0	62	2472.6	0.023	0.92 [0.89, 0.95]	28.2	-	-
29	MFM	12201.8	157.1	0	62	2487.3	0.050	0.03 [0.03, 0.03]	22.0	-	-
20	WCT	12215.8	171.0	0	62	2501.3	0.099	0 [-0.03, 0.03]	16.1	-	-
21	WCT <sup>2</sup>	12217.0	172.2	0	63	2500.4	0.095	-	16.4	-	-
25	SIC.march	12220.3	175.5	0	62	2505.8	0.124	0.75 [0.74, 0.76]	14.2	-	-
17	SOI	12232.0	187.3	0	62	2525.7	0.340	0.03 [0, 0.07]	5.7	-	-
19	SIEA	12241.5	196.8	0	62	2527.0	0.365	0.02 [0.02, 0.03]	5.1	-	-
31	cohort size	12243.2	198.4	0	62	2528.6	0.400	0 [-0.01, 0.01]	4.4	-	-
23	SIC.winter	12244.6	199.9	0	62	2530.1	0.437	0.32 [0.31, 0.33]	3.8	-	-
18	SAM	12245.2	200.5	0	62	2530.7	0.453	-0.02 [-0.07, 0.04]	3.6	-	-
24	SIC.latewinter	12245.7	201.0	0	62	2531.2	0.467	-0.04 [-0.05, -0.02]	3.4	-	-
15	constant	12265.8	221.1	0	68	2539.1	-	-	0.0	-	-
Individual covariate models											
35	mass + time	12031.6	0.0	0.998	76	11878.0	-	-	-	15.227	<0.001
32	time	12044.7	13.2	0.001	75	11893.2	-	-	-	-	-
35	mass x time	12048.4	16.9	0.000	89	11868.3	-	-	-	24.935	0.0352
34	mass	12219.8	188.3	0.000	69	12080.6	-	-	-	48.014	<0.001
33	constant	12265.8	234.3	0.000	68	12128.6	-	-	-	-	-

Footnote Table 1: MIZFRAC.april (April fraction of total ice area between 135°E-145°E covered by the marginal ice zone (15-80% SIC)) ; DENSEFRAC.april (April fraction of total ice area between 135°E-145°E covered by dense ice (80-100% SIC)) ; SIC.april (April average SIC in area between 135°E-145°E) ; SIC.autumn (Mar-Apr average SIC in area between 135°E-145°E) ; WCT (Windchill temperatures for Dumont D'Urville in Apr-Sept) ; SAM (Southern Annular Mode, Mar-Sept) ; SIC.march (March average SIC in area between 135°E-145°E) ; SIC.latewinter (Aug-Sept average SIC in area between 110°E-135°E) ; SOI (Southern Oscillation Index, Mar-Sept) ; SIEA (Sea Ice Extent Anomalies, Mar-Sept), SIC.winter (May-Jul average SIC in area between 110°E-135°E).

## Supplementary Materials

### Supplementary Text

#### Manipulating capture histories to account for near-zero recapture probability at age 1 and for Goodness-Of-Fit (GOF) testing.

##### 1. Accounting for near-zero recapture probability at age 1

In capture-recapture modeling, the capture history (CH) of an individual is coded as a suite of numbers for each capture occasion. For example, if 0 = not seen ; 1 = seen in state 1 ; and 2 = seen in state 2, the individual A presented in the table below was tagged in state 1 in year 2, not seen in year 3, seen in state 1 in year 4 and seen in state 2 in year 5.

Year/Capture occasion	1	2	3	4	5
Capture history of individual A	0	1	0	1	2

The CH of individual A can be written as: “01012”. Because recapture probabilities in the year following tagging (year 3 in the case of individual A) were near 0 in our study (only one individual was detected at one year old over our entire study period, Fig. S3), we rewrote CH of all individuals by removing the year after tagging. For example, the CH of individual A was transformed from “01012” into “0112”.

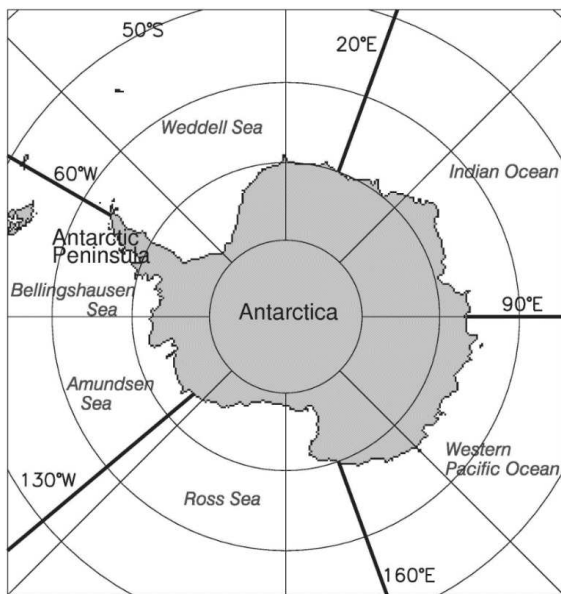
This allows accounting for the fact that with so few individuals seen again one year after fledging, it is not possible to estimate survival probability ( $\phi$ ) from age 0 to age 1 ( $\phi_{0 \rightarrow 1}$ ). Instead, we estimated survival from age 0 to age 2 ( $\phi_{0 \rightarrow 2}$ ). This is the typical “juvenile survival” in capture-recapture studies where individuals are not available for detection before two years after fledging. Under the specific (but untestable in this case) hypothesis that  $\phi_{0 \rightarrow 1} = \phi_{1 \rightarrow 2}$ , survival from age 0 to age 1 ( $\phi_{0 \rightarrow 1}$ ) can nonetheless be estimated as  $\sqrt{\phi_{0 \rightarrow 2}}$ .

##### 2. GOF testing

There is no direct GOF test for age-dependent, multistate capture-recapture models (88). However, the presence of transients (individuals never seen again after tagging) is a common source of age-dependence in recapture probabilities. To quantify how much of the lack of fit of a time-dependent (JollyMoVe, JMV) model can be attributed to transients, a common strategy is to test the

GOF of the JMV model to a dataset where transients are removed by replacing the first capture of each individual by 0 in their capture histories. For example, in the dataset where transients are removed, the CH of individual A would be “00012”.

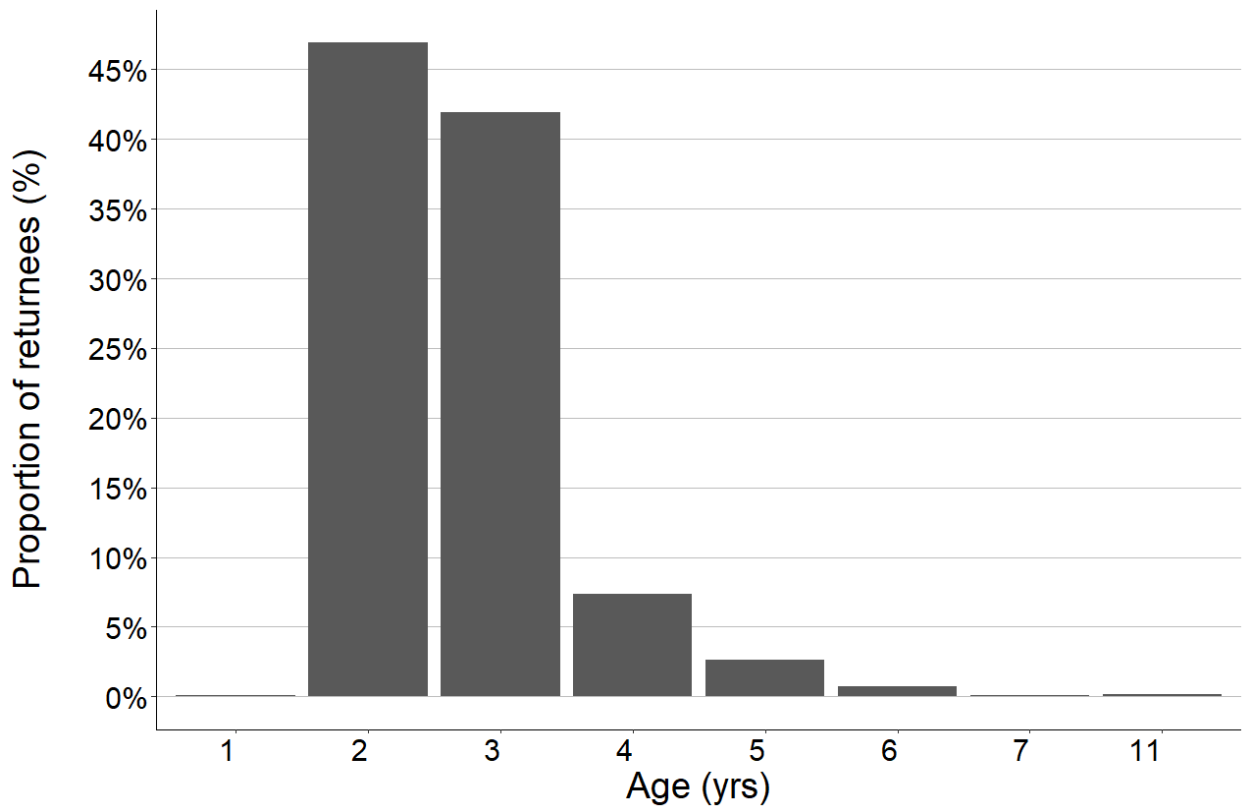
When the GOF of the dataset without transients is satisfactory, the original dataset (i.e. including transients) can be used but recapture probabilities must be specified as age-dependent in the starting model, therefore accounting for transience.



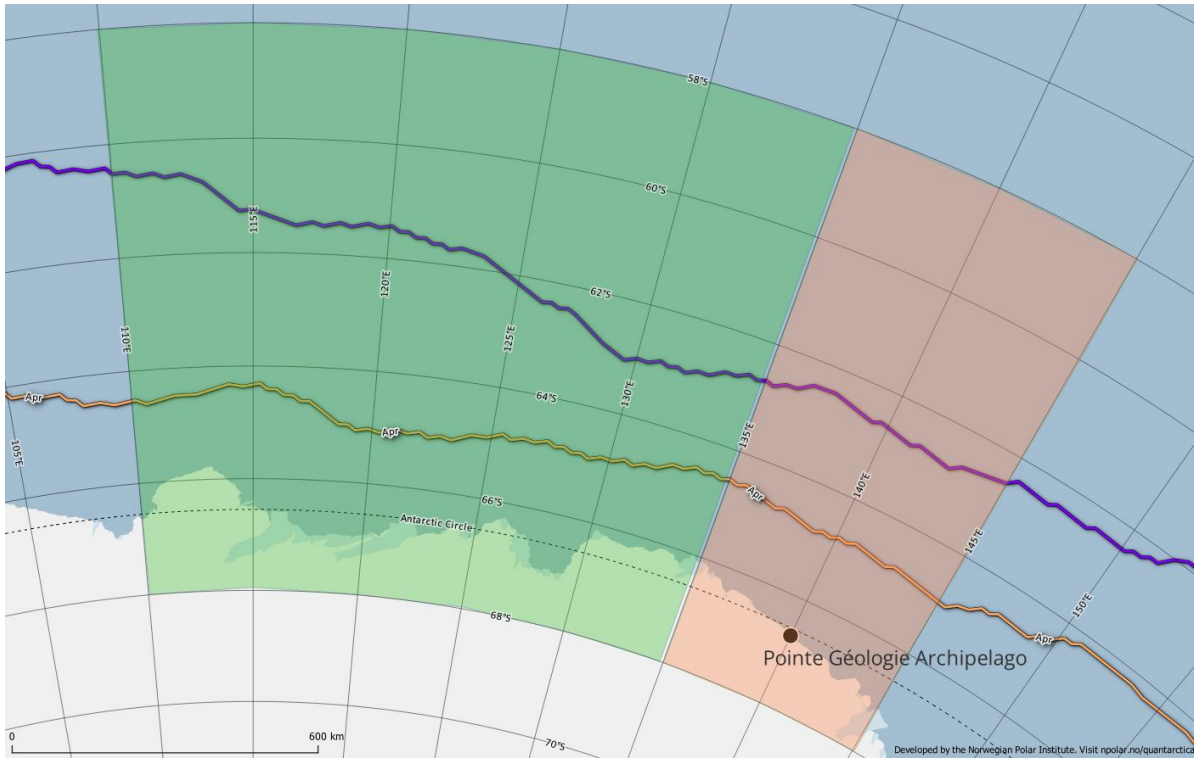
**Fig. S1. Sectors of Antarctica used for large-scale sea ice analyses.** Figure extracted from [\(7\)](#)



**Fig. S2. A mobile RFID detection unit being deployed on an Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) passageway near a breeding colony in Adélie Land.** This system allows the passive detection of RFID-tagged individuals away from the main study site where tagging is conducted. Detection data and batteries are stored in the acquisition box (1), to which an antenna is affixed and buried in the snow on penguin passageways (2, burying in process in this picture). To increase running time up to several weeks during the summer season, the system can be fitted with solar panels (3). © Gregory Tran (main panel), Téo Barracho (inset), Institut Polaire Français - French Polar Institute

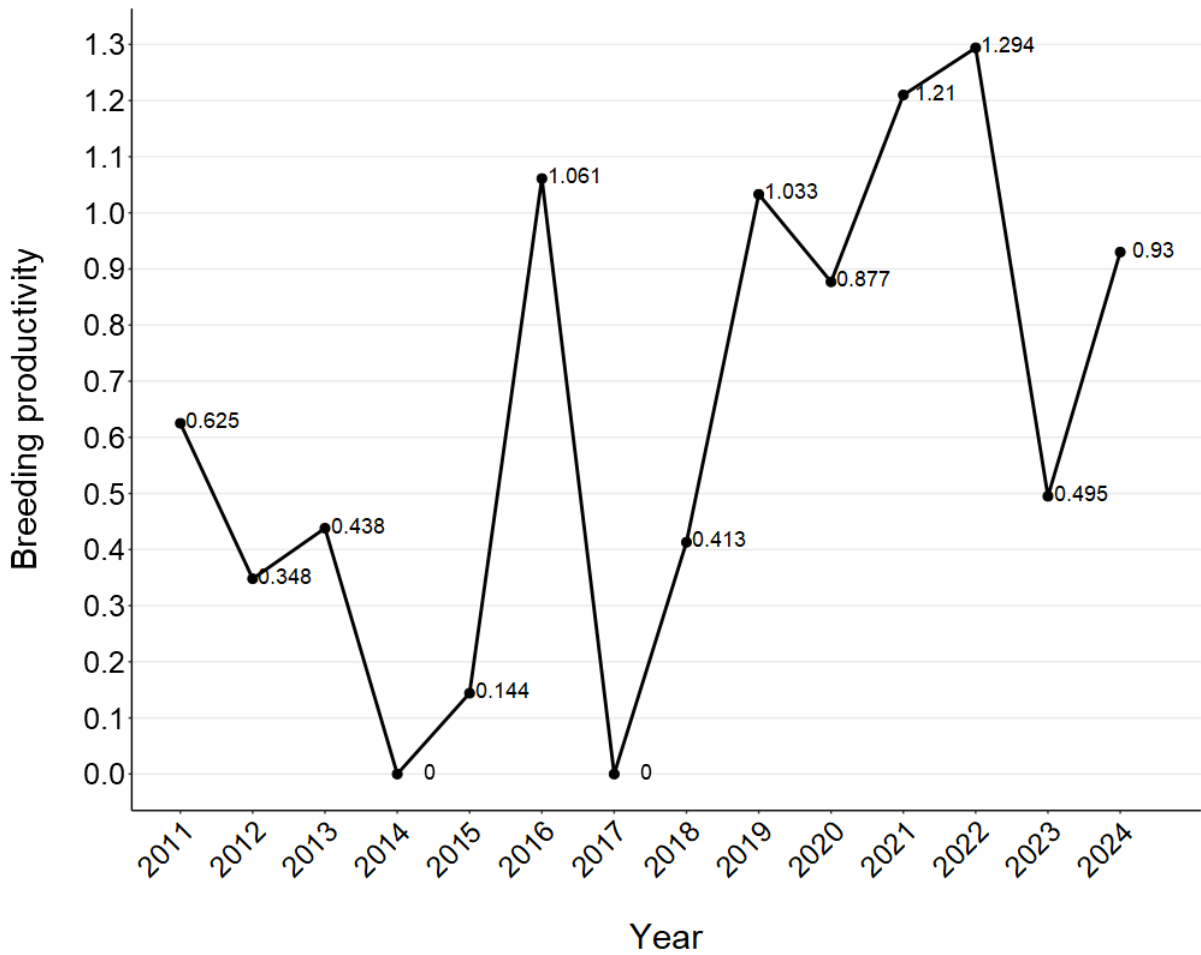


**Fig. S3. Age of first return at the colony after fledging for RFID-tagged Adélie penguins in Pointe Géologie archipelago, Adélie land, Antarctica (2007-2020).**



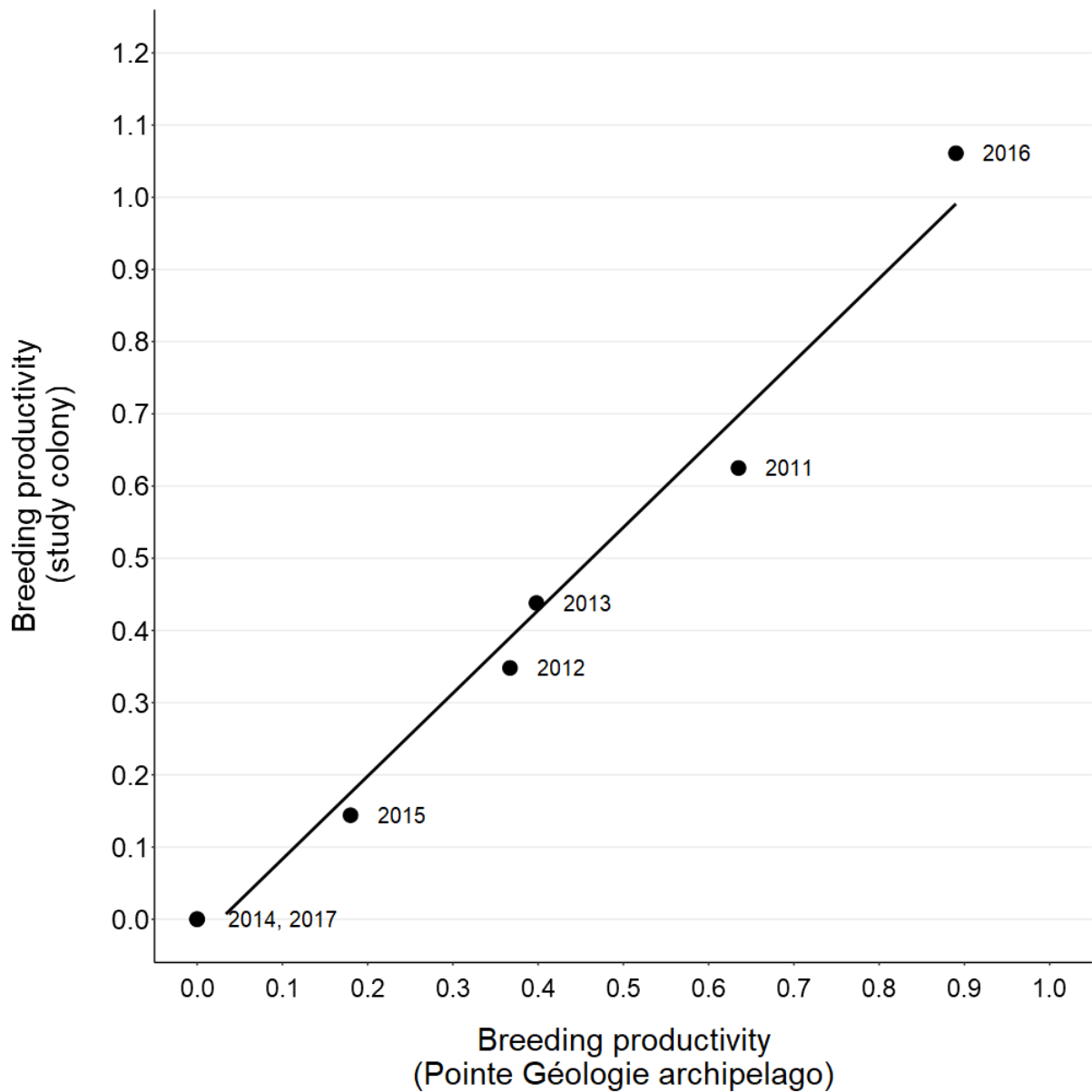
**Fig. S4. Spatial windows considered for estimating the sea ice concentrations covariates for autumn (orange), and winter/late winter (green).** The yellow line depicts the average April sea ice extent and the blue line the average maximal sea ice extent (both over the 1981-2010 period). Map produced using Quantarctica (<https://www.npolar.no/quantarctica/> ; (101))



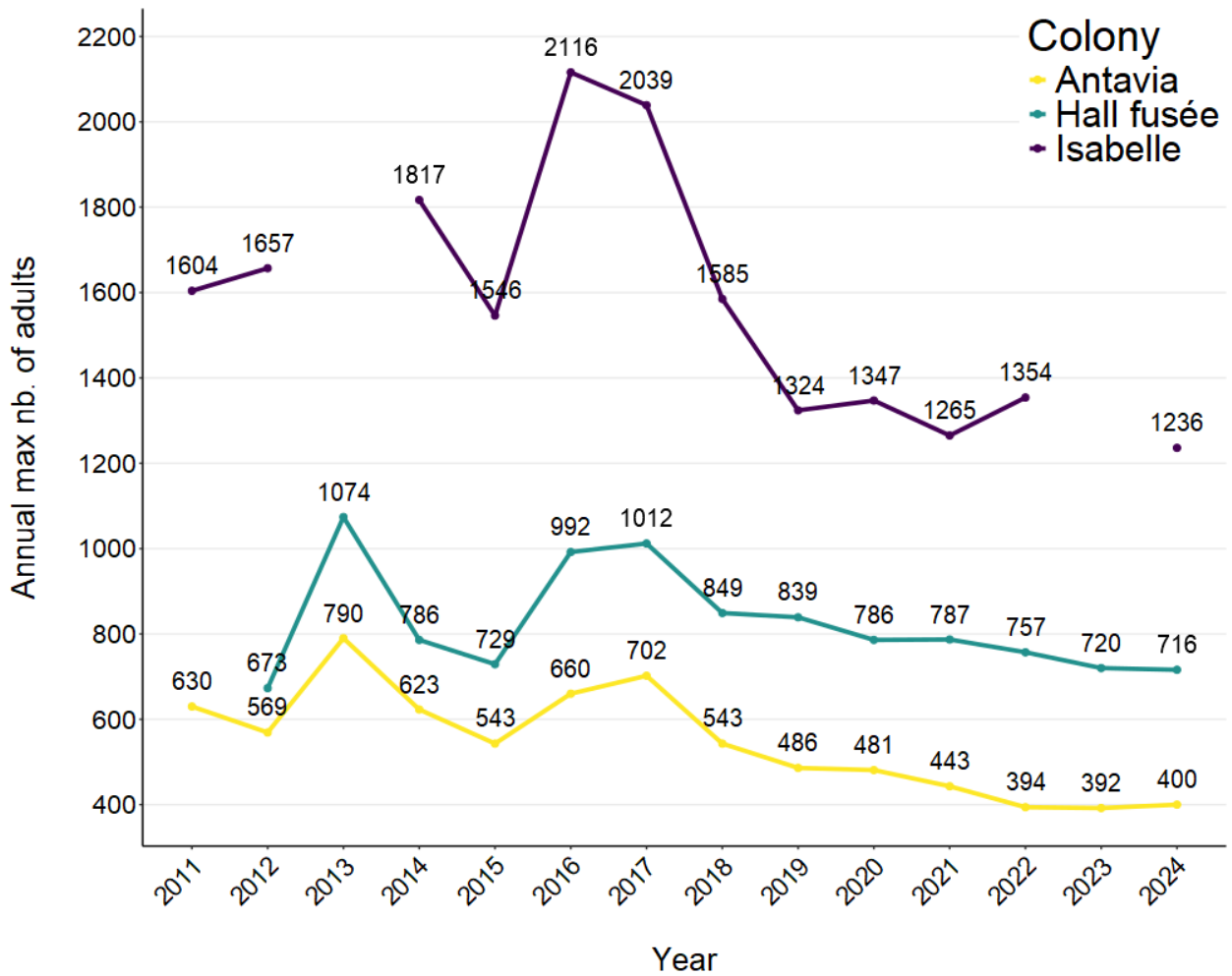


**Fig. S5. Time series of breeding productivity for the study colony (2011-2024).** Breeding productivity was calculated as the number of chicks fledged divided by the annual maximum number of adults inside the colony divided by two). This proxy for breeding productivity is a slight overestimation of the actual breeding productivity, since all individuals present at the colony may not be breeders. However, it still reflects population-scale breeding productivity accurately (Fig. S5). Breeding productivity may be superior to 1 in some years because Adélie penguins can raise two

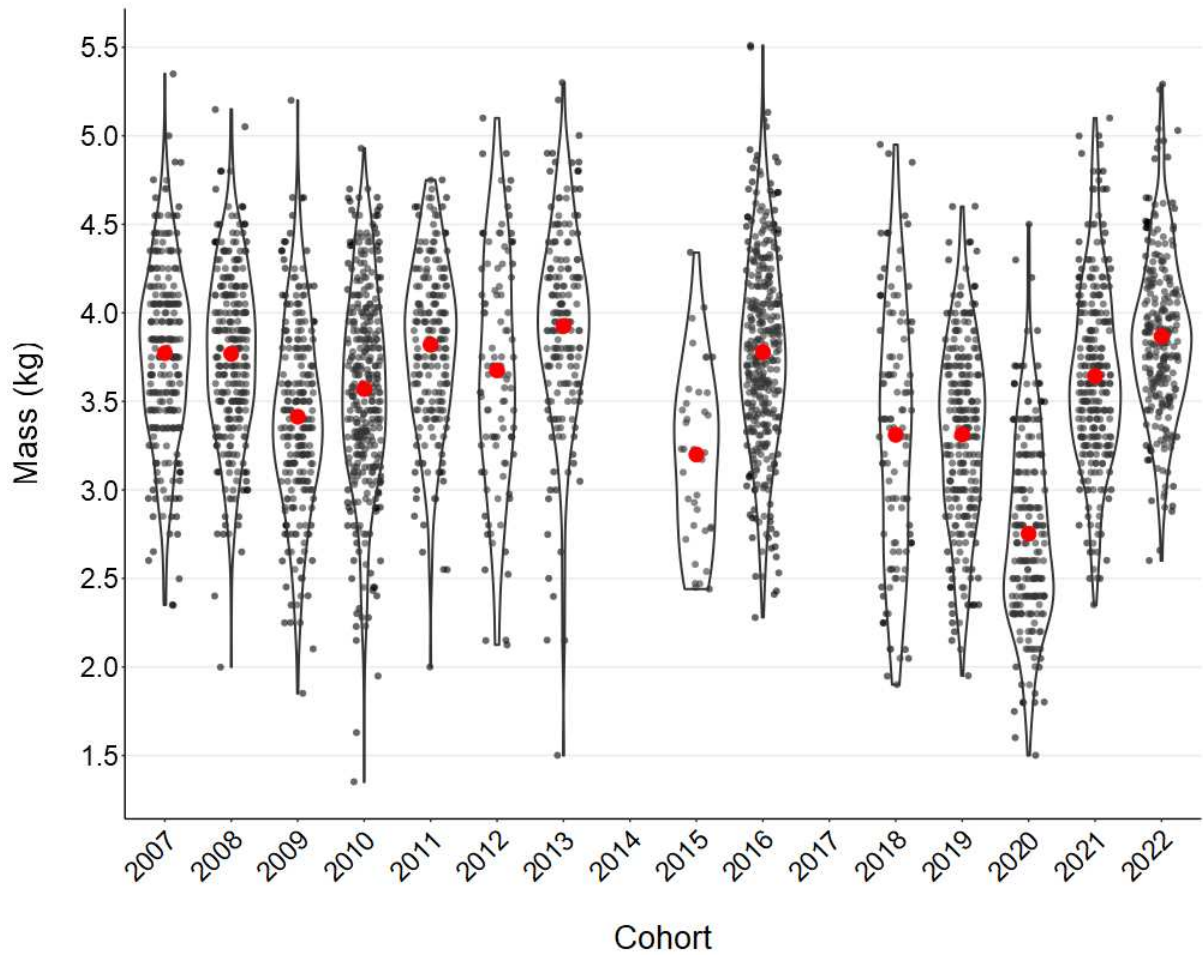
chicks [\(38\)](#)



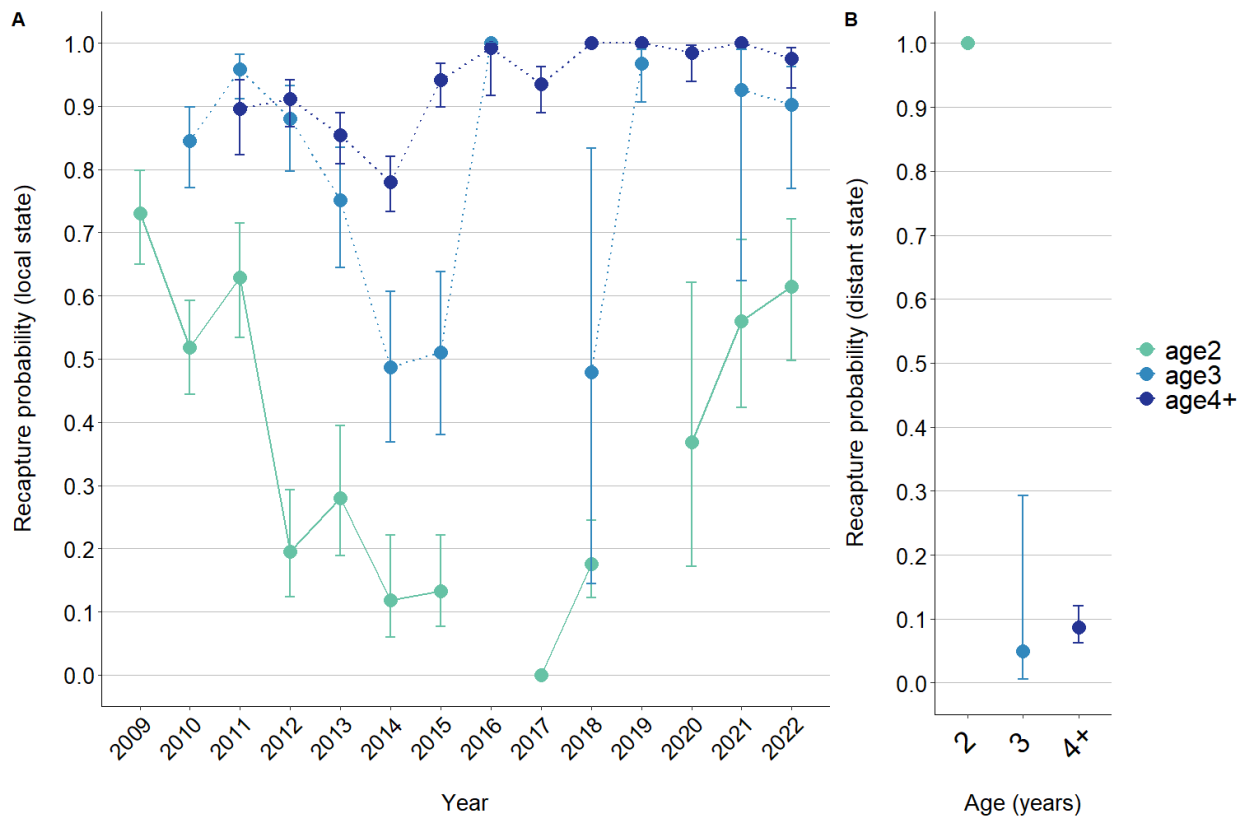
**Fig. S6.** The annual breeding productivity (chicks per pair) of the study colony correlates with that of the whole population of Pointe Géologie archipelago, Adélie Land, Antarctica (2011-2017,  $r = 0.99$ ). Data for Pointe Géologie was extracted from [\(85\)](#). Breeding productivity may be superior to 1 in some years because Adélie penguins can raise two chicks [\(38\)](#).



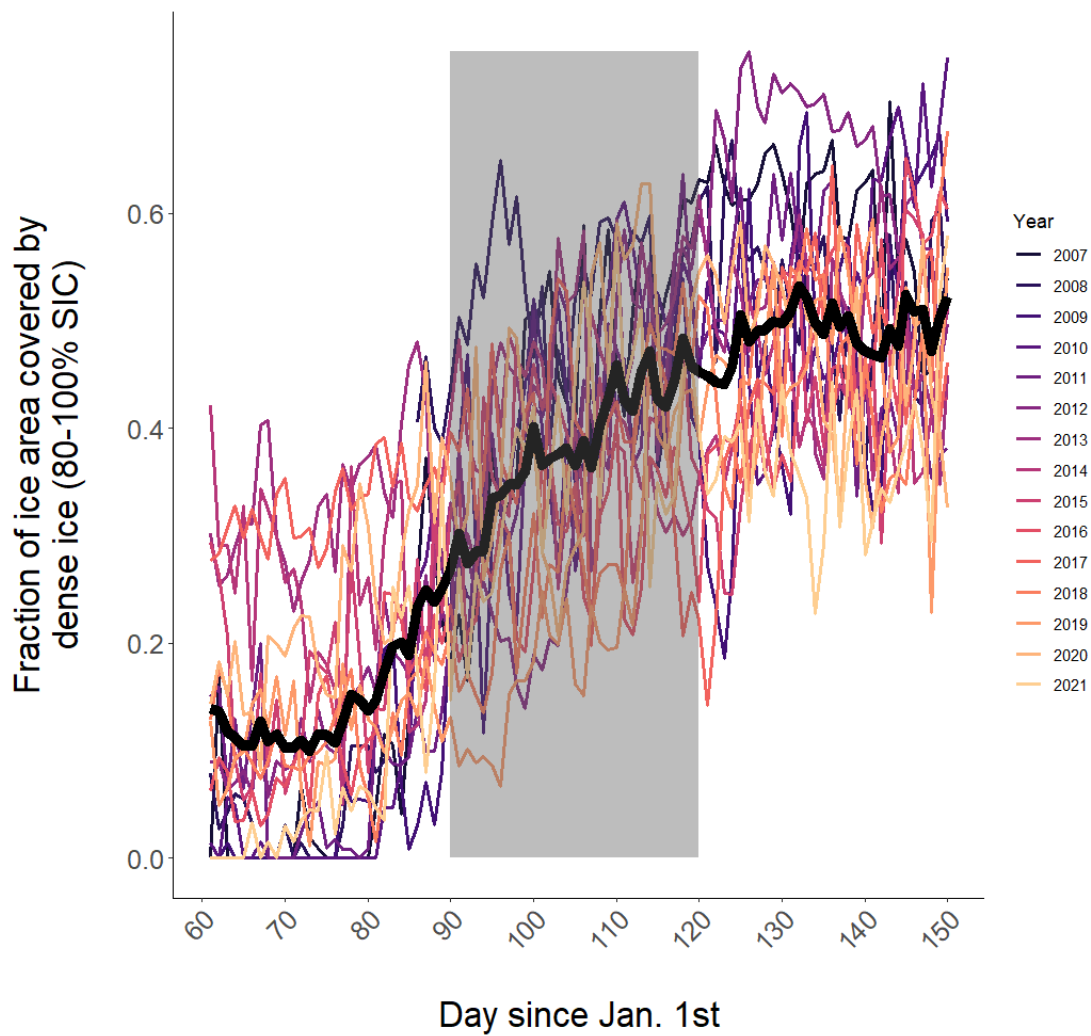
**Fig. S7. Annual maximal number of adults (a proxy for the number of breeding pairs, weekly surveys) in three neighboring Adélie penguin colonies in Pointe Géologie archipelago, Adélie Land, Antarctica.** These three colonies include the study colony (Antavia) and two control colonies (Hall Fusée and Isabelle) where no monitoring activities are conducted except for weekly photo counts.



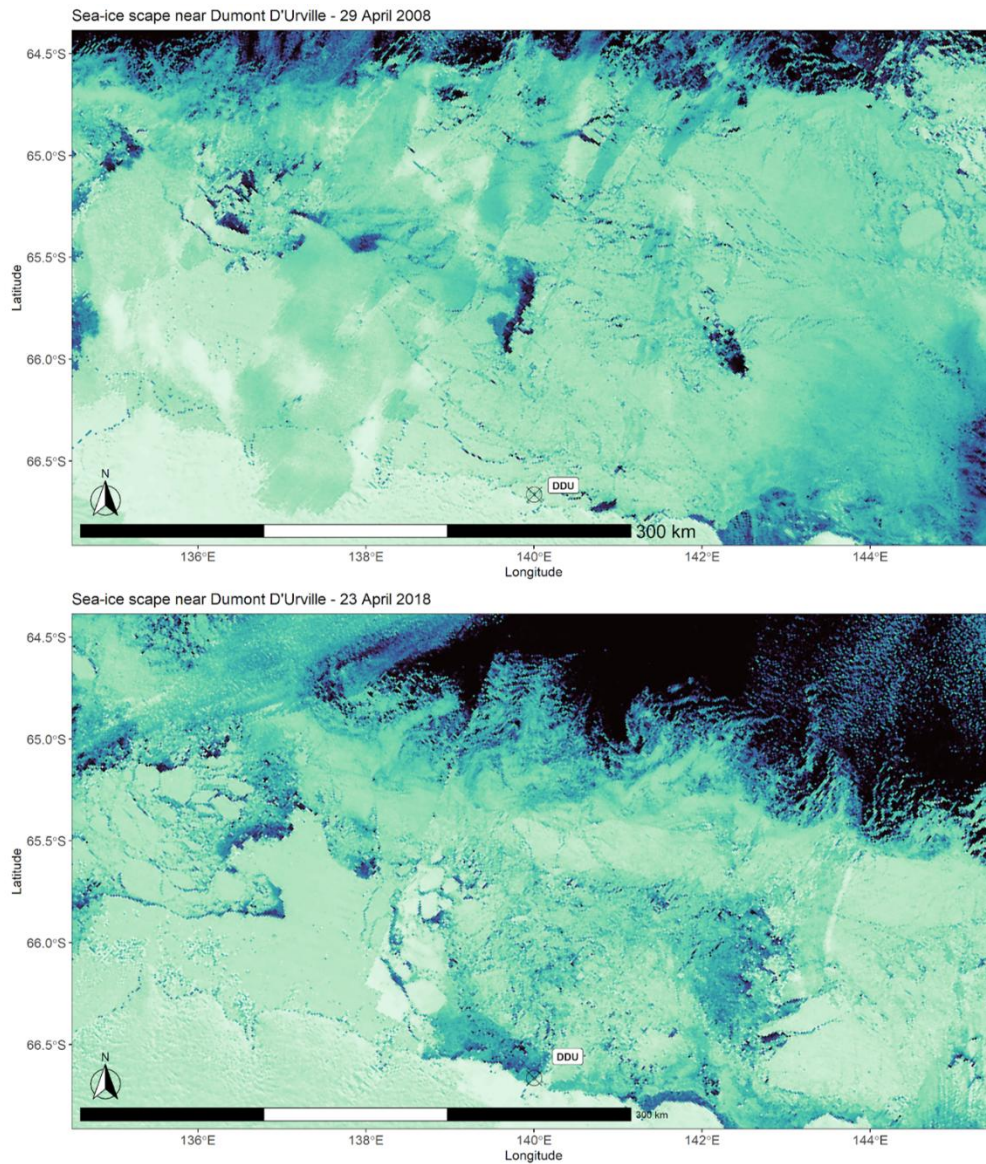
**Fig. S8. Chick body mass at the time of RFID-tagging across cohorts (2007-2021) for Adélie penguins born in the study colony (Pointe Géologie archipelago, Adélie Land).** Red dots represent annual means. Tagging consistently occurred 10-15 days prior to fledging, thus making mass at tagging a reliable proxy for fledging mass [\(62\)](#).



**Fig. S9. Estimated recapture probabilities of known-age RFID-tagged Adélie penguins in the local (A) and distant (B) states.** States refer to spatial locations of colonies where individuals are detected. The local state includes the study colony and adjacent colonies (< 200 m), while the distant state includes colonies elsewhere in Pointe Géologie archipelago (see Fig. 1 in the main text). Error bars indicate  $\pm$  SE.



**Fig. S10. Annual increase in the proportion of dense sea ice (80-100% sea ice concentration) in the vicinity of Pointe Géologie archipelago (~200 km) between March and May of each year (2007-2021).** The gray shaded area represents the month of April, where the increase in dense ice fraction is strongest. Daily sea ice concentration data over 25×25 km grids was downloaded from the NSDIC ((95), <https://nsidc.org/data/g02202/versions/4>).



**Fig. S11. Sea ice-scape at the end of April near Pointe Géologie archipelago in two years of contrasting survival probabilities for juvenile Adélie penguins (2008, high survival probability; 2018, low survival probability). MODIS satellite images were downloaded from the NASA Worldview application (<https://worldview.earthdata.nasa.gov>), part of the NASA Earth Observing System Data and Information System (EOSDIS).**



**Table S1: Results of Goodness-of-fit tests for the multistate capture-recapture dataset used to estimate Adélie penguin juvenile survival probability at Pointe-Géologie archipelago, Adélie Land, Antarctica). df, Degrees of freedom;  $\hat{c}$ , Deviance inflation factor.**

Test	$\chi^2$	<i>pval</i>	df	$\hat{c} = \chi^2/Df$
A) Original dataset				
WBWA	2.469	0.7	4	0.617
3G.SR	1827.802	<0.001	12	152.317
3G.Sm	1393.189	<0.001	35	39.805
M.ITEC	18.37	0.005	6	3.062
M.LTEC	6.831	0.2	5	1.366
JMV model	3248.661	<0.001	62	52.398
B) Dataset where 1st capt. set to 0 (no transients)				
WBWA	3.428	0.5	4	0.857
3G.SR	14.744	0.324	13	1.134
3G.Sm	47.702	0.0	31	1.539
M.ITEC	12.541	0.051	6	0.805
M.LTEC	6.015	0.3	5	0.919
JMV model	84.429	0.017	59	1.431



**Table S2.** Annual covariates considered in the present study for explaining temporal variation in Adélie penguin juvenile survival.

Variable type	Variable	Spatial scale	Temporal scale	Hypothesized mechanisms and previous results	Expected effects on Adélie penguin juvenile survival
Global climatic index	<b>Southern Oscillation Index (SOI)</b>	global	March-September	Low SOI values linked to higher winter temperatures were negatively related to adult survival in Adélie penguins in Adélie Land (32)	Negative
	<b>Southern Annular Mode (SAM)</b>	global	March-September	Positive SAM values were related to higher juvenile survival in Emperor penguins in Adélie Land, possibly through increased food availability (92). Also in Adélie Land, this relationship was negative for snow petrels, possibly because positive SAM increases fast ice extent and reduces food availability for this surface-feeding species (93).	Positive
Sea ice metrics	<b>Sea ice extent anomalies (SIEA)</b>	regional (90°E - 150°E)	March-September	SIEA were quadratically related to Adélie penguin adult survival in the Ross sea (33) and positively related to juvenile survival in the WAP, possibly because increased ice extent provides more resting habitat (29).	Positive
	<b>SIC.autumn</b> (average SIC in area)	local (135°E - 145°E)	March-April	Increased autumn/winter sea ice concentrations were positively related to population growth rate across Antarctica, consistent with effects on juvenile survival (11). Furthermore, tracking data from the Western Antarctic Peninsula (WAP) suggest a survival bottleneck occurs right after fledging (45).	Positive
	<b>SIC.march</b> (average SIC in area)	local (135°E - 145°E)	March	Increased autumn/winter sea ice concentrations were positively related to population growth rate across Antarctica, consistent with effects on juvenile survival (11). Furthermore, tracking data from the Western Antarctic Peninsula (WAP) suggest a survival bottleneck occurs right after fledging (45).	Positive
	<b>SIC.april</b> (average SIC in area)	local (135°E - 145°E)	April	Increased autumn/winter sea ice concentrations were positively related to population growth rate across Antarctica, consistent with effects on juvenile survival (11). Furthermore, tracking data from the Western Antarctic Peninsula (WAP) suggest a survival bottleneck occurs right after fledging (45).	Positive
	<b>SIC.winter</b> (average SIC in area)	local/regional (110°E - 135°E)	May-July	Increased autumn/winter sea ice concentrations were positively related to population growth rate across Antarctica, consistent with effects on juvenile survival (11). Higher winter sea ice concentrations in the Weddell sea were positively related to juvenile survival in the WAP (29).	Positive
	<b>SIC.latewinter</b> (average SIC in area)	local/regional	August-September	Sea ice concentrations in Aug-Sept were weakly but negatively related to Adélie penguin juvenile survival in another east Antarctica population, possibly because too	Negative

	area)	(110°E - 135°E)		much ice pushes individuals away from foraging areas and/or affects predation pressure (34).	
	<b>MIZFRAC.april</b> (% of ice area (15-100% SIC) covered by the marginal ice zone (15-80% SIC))	local (135°E - 145°E)	April	As different types of sea ice may affect seabird vital rates differently (96), we decomposed the April sea ice concentration into its loose fraction (MIZFRAC.april) and its solid fraction (DENSEFRAC.april).	Unknown
	<b>DENSEFRAC.april</b> (% of ice area (15-100% SIC) covered by dense ice (80-100% SIC))	local (135°E - 145°E)	April	As different types of sea ice may affect seabird vital rates differently (96), we decomposed the April sea ice concentration into its loose fraction (MIZFRAC.april) and its solid fraction (DENSEFRAC.april).-	Unknown
<b>Local climatic and intrinsic variables</b>	<b>Windchill temperature (WCT)</b>	local/regional	April-September	WCT were quadratically or positively related to Adélie penguin juvenile survival in another east Antarctica population possibly because higher temperatures decreased thermoregulatory costs (31).	Positive
	<b>Cohort size</b>	local	Annual	Density-dependent effects (positive relationship between cohort size and juvenile survival) were reported in another east Antarctica Adélie penguin population (31), possibly acting through diluted predation (55) pressure or increased social foraging.	Positive
	<b>Average chick mass at tagging</b>	local	Annual	Higher mass at fledging buffers inexperienced fledglings against depletion of energy reserve and is a general predictor of juvenile survival in birds (97).	Positive

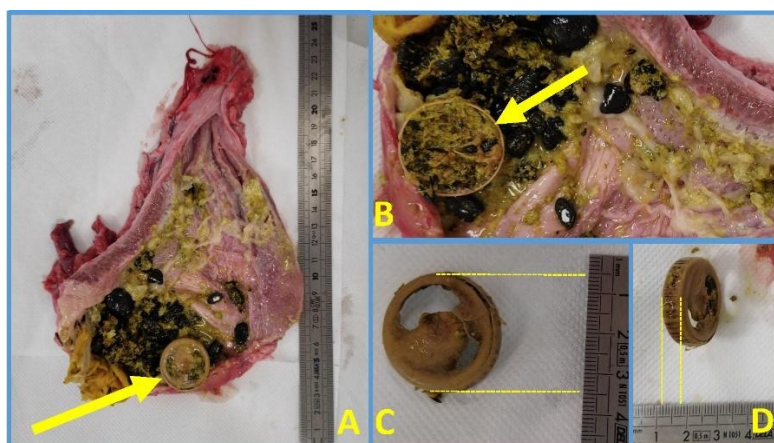
**Table S3: Model selection for recapture, transition, and survival probabilities.** Abbreviations: AICc, Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes ;  $\Delta AICc$ , AICc difference between current model and time-dependent model ; K, number of parameters ; Dev, Model deviance.

Submodel set	Index	Model	AICc	$\Delta AICc$ (for each submodel set)	AICc Weights	K	Dev
<i>Recapture (p)</i>							
	3	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12076.5	0.0	0.902	104	2276.1
	2	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 4 age classes $\times$ time; state2: 4 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12081.8	5.3	0.063	114	2260.8
	1	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 5 age classes $\times$ time; state2: 5 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12083.0	6.5	0.035	123	2243.4
	5	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 5 age classes + time; state2: 5 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12095.7	19.2	0.000	74	2356.7
	6	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 4 age classes + time; state2: 4 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12098.2	21.7	0.000	73	2361.3
	4	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 2 age classes + time; state2: 2 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12135.6	59.1	0.000	93	2357.8
<i>State transition (<math>\Psi</math>)</i>							
	3	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12076.5	0.0	0.991	104	2276.1
	8	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (3 age classes $\times$ state)	12086.9	10.3	0.006	100	2294.7
	7	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (4 age classes $\times$ state)	12087.7	11.2	0.004	102	2291.4
	9	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (2 age classes $\times$ state)	12096.4	19.9	0.000	98	2308.3
	10	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (state)	12098.0	21.4	0.000	97	2311.9
<i>Survival (<math>\Phi</math>)</i>							
	13	$\Phi$ (2 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12044.7	0.0	0.997	75	2303.7
	12	$\Phi$ (3 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12056.1	11.4	0.003	85	2294.7
	11	$\Phi$ (4 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12064.6	19.9	0.000	95	2282.7
	3	$\Phi$ (5 age classes $\times$ time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12076.5	31.8	0.000	104	2276.1
	16	$\Phi$ (2 age classes + time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12127.1	82.3	0.000	65	2406.4
	15	$\Phi$ (2 age classes; cst/time) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12264.6	219.8	0.000	68	2537.9
	14	$\Phi$ (5 age classes) $p$ (state1: 3 age classes $\times$ time; state2: 3 age classes) $\Psi$ (5 age classes $\times$ state)	12280.2	235.5	0.000	55	2580.0

## Annexe B. When the King Penguin meets macroplastics: a first case reported in the Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean

Robin J.P., **Bardon G.**, Bertile F., Carette P., Cillard A., Lenourry L., Le Bohec C. When the King Penguin meets macroplastics: a first case reported in the Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean, *submitted to Marine Pollution Bulletin*.

In just one century, plastics have become one of the most significant forms of anthropogenic pollution in all ecosystems. This waste has very harmful effects on many species, ultimately affecting the survival of individuals, as reported for many seabird species. The Southern Ocean seems to be less concerned by this pollution, due to the low human presence and activities and the protective barrier provided by southern oceanic fronts. For seabirds such as the penguin species that live south of these fronts, macroplastic pollution is indeed of less concern and, to date, no King penguin has been reported to have been affected by ingested plastic. Here, we report the first observation of plastic ingestion in two King penguins found dead in a breeding colony in the Crozet Archipelago. Plastic fragments were found mixed with food and gastroliths in their stomach. Two out of four of the King penguins whose stomachs were examined contained macroplastics. Four macroplastic elements of different natures were isolated from bird stomachs, one from the male (Fig. 1) and three pieces from the female. Except for one of the four elements (the plastic cap, 30% larger than the largest other plastic items we found), the size of these plastic fragments was similar to the largest gastroliths found to date in King penguin stomachs. Adults transfer gastroliths to their chicks during food regurgitation events, so their size should be similar in both age classes. It is therefore likely that plastic parts such as those found could be regularly transferred to offspring, potentially endangering their health from an early age. The general condition of the body and the contents and appearance of the digestive tract indicate that the birds were in good health, but we found no evidence that they were the direct cause of death (i.e. no lesions of the stomach or esophagus were visible and no obstruction of the pylorus was observed). We suggest that they were ingested by being confused with stones, supposedly used by the birds to facilitate food grinding, either directly in the colony or in the shallow bay bordering it, rather than during a previous long foraging trip at sea. Although it is difficult to assess their local or distant origin, recent efforts to collect all waste, including plastics, from remote sites such as the sub-Antarctic islands must become standard practice for ships and human settlements such as research stations, and should be extended worldwide to ensure that the ingestion of macroplastics does not become commonplace.

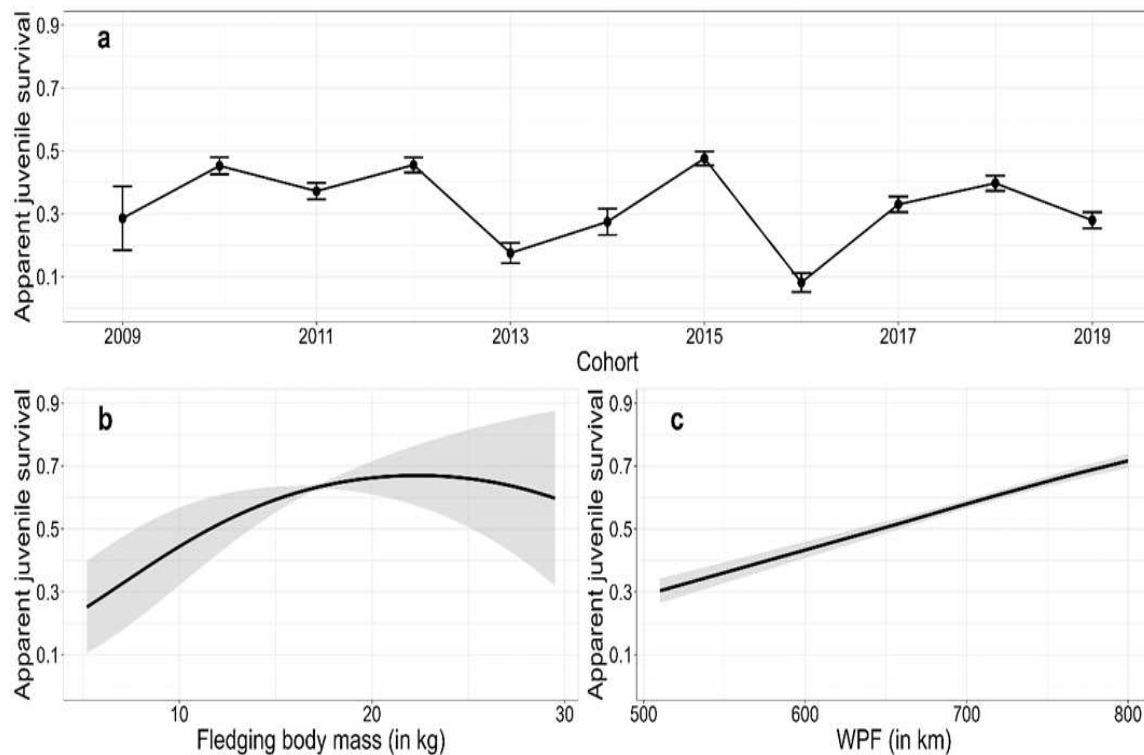


**Figure 1:** Stomach content of bird 1 (male) with a single plastic item, a plastic cap, indicated by yellow arrows, top side (A) and inside (B). The rulers indicate the size of the plastic cap, in mm (C & D).

## Annexe C. Intrinsic and extrinsic drivers of juvenile survival in Emperor penguins.

Le Scornec E., Allain J., **Bardon G.**, Barracho T., Chatelain N., Delord K., Filippi D., Ribout C., \*Le Bohec C. & \*Barbraud C. Intrinsic and extrinsic drivers of juvenile survival in Emperor penguins, *submitted to Polar Biology*

Our understanding of demographic processes is mainly based on the analysis of the adult components of populations. However, juvenile survival is decisive for recruitment, and therefore for the dynamics of populations. Our study aims at understanding the environmental determinants of juvenile survival in the Emperor penguin, a species for which this critical phase is poorly known. We used capture-mark-recapture models to leverage 13-years of electronic monitoring of birds tagged as fledglings at the Pointe Géologie colony, Adélie Land. Emperor penguin juvenile survival showed high interannual variability (Fig. 1), a pattern no longer observed in immatures and adults. Furthermore, we emphasized the importance of body mass on juvenile survival, which was tightly associated with sea ice extent during the chick rearing period. We also showed that oceanographic conditions (width of the polar front) during the first weeks after fledging were an important predictor of juvenile survival. Our results suggest that the availability of food resources during this phase of learning to swim and dive play a crucial role in the survival of young penguins. Finally, our study provides new insights into sex-specific differences in survival in this species, which seems to emerge only in adulthood.

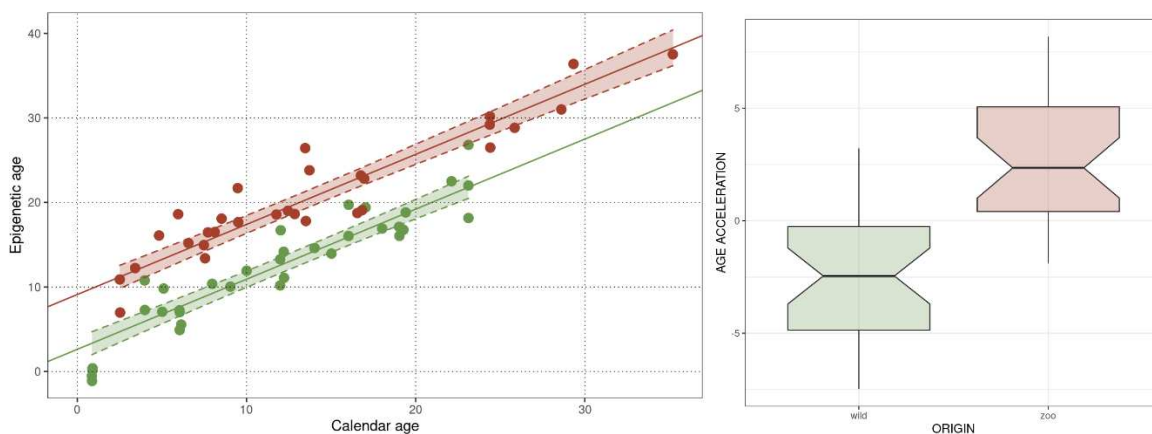


**Figure 1:** Juvenile survival (0-2 years old) of electronically tagged Emperor penguins from Pointe Géologie Archipelago, Adélie Land (2009-2019). Survival probabilities averaged  $0.34 \pm 0.01$  and varied from 0.08 to 0.50.

## Annexe D. The epigenetic cost of modern life: sedentary King penguins live longer, but age faster

Cristofari R., Davis L., Figueroa M.E., Trucchi E., Fernandes F., Paciello E., **Bardon G.**, Franzenburg S., Zahn S., \*Meyer B.S. & \*Le Bohec C. The epigenetic cost of modern life: sedentary King penguins live longer, but age faster. *In preparation.*

King penguins are famous for their outstanding metabolic abilities. In the wild, they can fast for up to 100 days a year, withstand hypoxia during deep foraging dives, actively swim for thousands of miles, and switch between acute obesity and extreme underweight several times a year without visible adverse effect. Yet at the zoo, King penguins switch to a much more sedentary lifestyle: they don't dive, feed as much as they like, barely exercise - but they have medical care and don't need to fret about predators. As a result, their lifespan can extend from 2 to nearly 4 decades. But this comes at the cost of a thorough life history reprogramming, including a much lowered reproductive success. Here, we take advantage of a known-age, known life-history population of electronically-monitored King penguins in the Crozet Archipelago, matched with known-age King penguins across European zoos, to understand the changes incurred through this radical lifestyle transition. Using whole-genome methyl-sequencing, we investigate the role of genome-wide methylation in adapting from wild to sedentary conditions. We find that paradoxically, lifespan extension at the zoo involves clear epigenetic age acceleration: sedentary birds live longer, but age faster (Fig. 1). Our results underline the central role of epigenetic mechanisms in rapidly matching a common genomic background to widely divergent environmental challenges, and open the way for a finer understanding of the non-genetic determinants of adaptation in avian ecology.

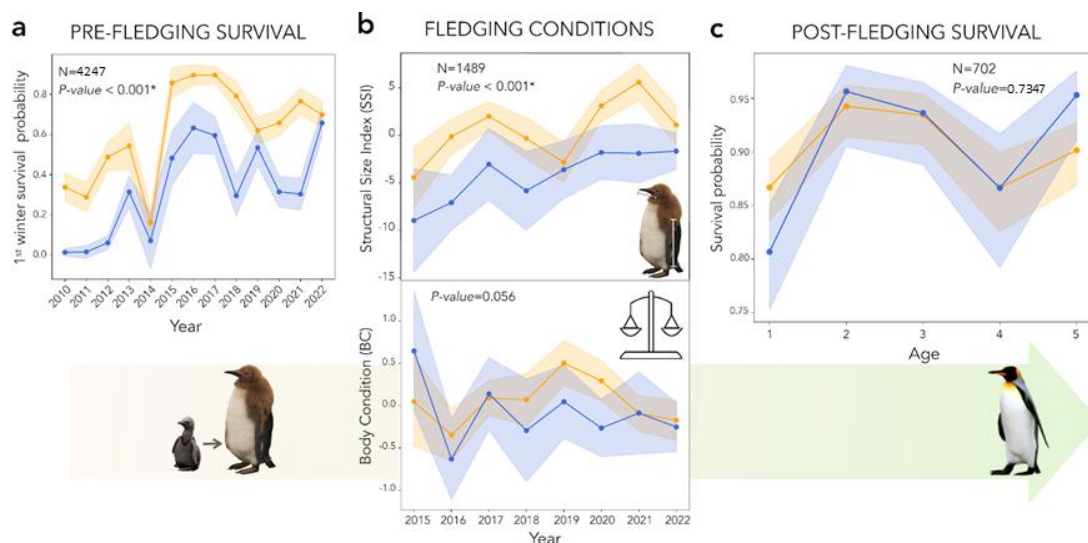


**Figure 1:** Epigenetic ageing trajectory (left panel) and age acceleration (right panel) in wild (green) and zoo-reared (red) King penguins, based on 10,000 selected CpG sites across the whole genome. Zoo-reared birds display an average age acceleration of ~6.5 years compared to wild birds of the same calendar age, reflecting the increased physiological burden of their sedentary lifestyle.

## Annexe E. Phenological mismatch as a mechanism of adaptation in a long lived species

Fernandes F., **Bardon G.**, Massa P., Paris J., Gratton P., Ancona L., Gianelli F., Cristofari R., Ferrer-Obiol J., Iannucci A., Greco S., Gerdol M., Carette P., Paciello E., [...], Le Bohec C.\* & Trucchi E\*. Phenological mismatch as a mechanism of adaptation in a long lived species. *In preparation*.

Life history theory predicts that the most energetically costly activities are timed with the periods of resource abundance, with mismatches likely resulting in fitness reductions. However, mismatches in breeding phenology may provide rapid adaptive responses when natural systems become more asynchronous due to climate changes. Here, we assessed the potential adaptive role of mismatch in a wild population of King penguins (*Aptenodytes patagonicus*). We tested whether the strong selection acting upon offspring that survives despite being born late in the season, leads to the recruitment of higher fitness individuals later on, when they come back as adults to the colony. Our results indicate stronger purging of deleterious alleles while keeping equal genetic diversity in late-borns compared to early-born individuals. In addition to the genomic higher fitness of late-survivors, we detected unique modules of gene co-expression in the late group related to metabolic activity and growth. Efficient accumulation of energetic reserves is expected in late-hatchlings that survive until fledging, since a minimum body condition status determines survival in the first winter. Additionally, late hatchlings showed over-expression of genes related to tumor suppression and response to oxidative stress, likely as a defense mechanism against the stress of faster growth. Finally, equal late- and early-born survival in early-adulthood suggests no carry-over effects of the adverse early-life conditions experienced by late-borns (Fig. 1). Overall, our findings indicate a potentially adaptive role of mismatch in nature, effectively purging genetic load while maintaining high levels of heterozygosity and plastic adaptations at the gene expression level. Replicating these tests in other wild populations experiencing mismatches may help unravel the significance of this flexible strategy banking unpredictability in environmental conditions. Whether this phenotype will favor the persistence of populations under climate changes is key to investigate.



**Figure 1:** During the first winter, early- and late-born individuals have contrasting survival rates, with being early being more advantageous in 9 of the 12 studied years (a), indicating a stronger selection occurring against late-born individuals. Just before fledging, we observed a significant difference in structural size between the two groups, but a not strictly significant difference in body condition (b). Although the late-born chicks do not seem to be catching up with the group of early-born chicks at the time of fledging, their survival during the first period at sea does not seem to be affected by the difference in growth conditions (c). P-values correspond to the significance of the 'late' effect group in the generalized linear model including year and group 'early/late' as covariates.



# Réponses individuelles et populationnelles à la variabilité spatio-temporelle environnementale d'une espèce longévive : le cas du manchot royal, *Aptenodytes patagonicus*.

## Résumé

Le suivi à long terme de la faune sauvage est un outil essentiel pour la recherche en écologie et la conservation. Cependant, la compréhension des processus démographiques et des réponses à la variabilité environnementale peut être limitée par la complexité des données collectées. Dans cette étude, nous développons et utilisons des outils basés entre autres sur l'intelligence artificielle, pour surmonter ces défis analytiques. Nous appliquons ces méthodes à des séries temporelles issues du suivi électronique débuté en 1998 de milliers de manchots royaux, une espèce bioindicatrice des écosystèmes marins polaires. L'analyse des jeux de données a permis d'estimer les paramètres phénologiques, de reproduction et de survie de cette espèce dans le secteur Indien de l'océan Austral. Nous avons mis en évidence des modifications s'opérant au sein des populations de ces oiseaux marins dans le contexte des changements globaux, révélant de fortes perturbations des écosystèmes de l'océan Austral.

Mots-clés : Apprentissage profond, Changement climatique, Dynamique des populations, Intelligence artificielle, Manchot royal, Océan Austral, Oiseaux marins, RFID, Traits d'histoire de vie

## Résumé en anglais

Long-term monitoring of wildlife is an essential tool for ecological research and conservation. However, understanding demographic processes and responses to environmental variability can be limited by the complexity of the data collected. In this study, we develop and apply tools, including artificial intelligence, to overcome these analytical challenges. We apply these methods to time series, initiated in 1998, derived from electronic monitoring of thousands of king penguins, a bioindicator species of polar and subpolar marine ecosystems. The analyses of the datasets allowed us to estimate the phenological, reproductive and survival parameters of this species in the Indian sector of the Southern Ocean. We were able to highlight changes occurring in these seabird populations in the context of global change, revealing major alterations in the Southern Ocean ecosystems.

Keywords: Artificial intelligence, Climate change, Deep learning, King penguin, Life history traits, Population dynamics, RFID, Seabirds, Southern Ocean