Le manchot Adélie, sentinelle de la glace de mer : étude du comportement de recherche alimentaire en réponse aux variations environnementales en période de reproduction

Candice Michelot

▶ **To cite this version:**

Candice Michelot. Le manchot Adélie, sentinelle de la glace de mer : étude du comportement de recherche alimentaire en réponse aux variations environnementales en période de reproduction. Sciences de l'environnement. Université La Rochelle, 2020. Français. NNT : . tel-03182132

HAL Id: tel-03182132
https://hal.science/tel-03182132

Submitted on 26 Mar 2021

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

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

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE - ÉCOLE DOCTORALE EUCLIDE

Thèse pour l'obtention du diplôme de doctorat
Spécialité : Biologie de l'Environnement, des Populations, Écologie

présentée par :
Candice Michelot

Le manchot Adélie, sentinelle de la glace de mer : étude du comportement de recherche alimentaire en réponse aux variations environnementales en période de reproduction

Réalisée au Centre d'Études Biologiques de Chizé
La Rochelle Université, UMR 7372 – CNRS
Sous la direction de Yan Ropert-Coudert & Akiko Kato

Soutenue le 18 Septembre 2020

MEMBRES DU JURY

Sylvie MASSEMIN-CHALLET	Maître de conférence, HDR, Université de Strasbourg	Rapporteur
Rory WILSON	Professeur, Swansea University	Rapporteur
Philippe KOUBBI	Professeur, Sorbonne Université	Examinateur
Vincent RIDOUX	Professeur, La Rochelle Université	Examinateur – Président
Yan ROPERT-COUDERT	Directeur de recherche, CEBC-CNRS	Directeur de thèse
Akiko KATO	Ingénieur de recherche, CEBC-CNRS	Invitée

« Seuls le temps et la glace sont maîtres »

Proverbe groenlandais

Publications :

- **Publiées :**

Michelot C., Kato A., Raclot T., Shiomi K., Goulet P., Bustamante P. & Ropert-Coudert Y. (2020). Sea-ice edge is more important than closer open water access for foraging Adélie penguins: evidence from two colonies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 640, 215:230.

- **Soumises et en révision :**

Michelot C., Kato A., Raclot T. & Ropert-Coudert Y. (*under review in PLoS One*). Adélie penguins foraging consistency and site fidelity are conditioned by breeding status and environmental conditions.

- **En préparation :**

Michelot C., Kato A., Jonsen I., Raclot T., Bustamante P., Parenteau C., Ribout C. & Ropert-Coudert Y. (*in prep*). Within and inter-annual variation of the Adélie penguins foraging behaviour: impact of the sea-ice dynamics.

- **Autres publications :**

Michelot C., Pinaud D., Fortin M., Maes P., Callard B., Leicher M. & Barbraud C. (2017). Seasonal variation in coastal marine habitat use by the European shag: insights from fine scale habitat selection modeling and diet. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, *141*, 224-236.

Banaru D., Ballerini T., **Michelot C.**, Le Bourg B. & Saraux C. (2013). Spatial and temporal variation in the condition factor of small pelagic teleosts in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 40 : 732.

Article en ligne :

Michelot C. (2020) – Antarctique: dans les coulisses d'une mission scientifique qui suit les manchots Adélie. The Conservation France

Communications orales :

Michelot C., Kato A., Raclot T., Shiomi K., Goulet P., Bustamante P. & Ropert-Coudert Y. (*in English*). Adélie penguins do not take advantage of nearby polynyas during their first incubation foraging trip: evidence from a two-colony analysis. *12th European Ornithologists' Union Congress,* Cluj-Napoca (Roumanie), 2019.

Michelot C., Kato A., Raclot T., Shiomi K., Goulet P., Bustamante P. & Ropert-Coudert Y. (*in French*). Adélie penguins do not take advantage of nearby polynyas during their first

incubation foraging trip: evidence from a two-colony analysis. *15ème Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA*), Paris, 2019 – Prix "Coup de Coeur" du jury.

Michelot C., Kato A., Raclot T., Shiomi K., Goulet P., Bustamante P. & Ropert-Coudert Y. (*in French*). Sea-ice conditions affect the Adélie penguins foraging behaviour. *Journée Équipe Prédateurs Marin*s, Chizé, 2019.

Michelot C. Écologie spatiale d'un prédateur supérieur en Antarctique. *Ma Thèse en 180 secondes*, La Rochelle, 2019.

Michelot C. Activité alimentaire du manchot Adélie en mer en fonction de la glace de mer. *Colloque des Doctorants Deuxième Année*, La Rochelle, 2019.

Posters :

Michelot C., Kato A., Raclot T., Shiomi K., Goulet P., Bustamante P. & Ropert-Coudert Y. (*in English*). Adélie penguins do not take advantage of nearby polynyas during their first incubation foraging trip: evidence from a two-colony analysis. *10th International Penguin Conference, Dunedin (New Zealand)*, 2019.

Michelot C., Kato A., Raclot T., Shiomi K., Goulet P., Bustamante P. & Ropert-Coudert Y. (*in French*). Adélie penguins do not take advantage of nearby polynyas during their first incubation foraging trip: evidence from a two-colony analysis. *Colloque des Doctorants Deuxième Année*, La Rochelle, 2019.

Michelot C., Kato A., Raclot T. & Ropert-Coudert Y. (*in English*). Sea-ice conditions and Adélie penguins foraging activity : a multi-year preliminary analysis. *14ème Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA*), Strasbourg, 2018.

Participation à des conférences – workshops - formations :

Nouveau Chapitre de Thèse – La Rochelle, 2020

Formation à l'utilisation d'animaux de la faune sauvage non-hébergée à fins scientifiques (ExpeFS) – Paris, Chizé, 2019

POLAR2018 – Davos (Switzerland), 2018

Remerciements

Ça y est, il est là, ce fameux manuscrit de thèse… Plus qu'une quête scientifique, une aventure humaine ! Ce travail et ces trois années de doctorat n'auraient pas été les mêmes sans bon nombre de personnes qui méritent d'être remerciées pour leur contribution, leur aide et leur soutien tout au long de cette odyssée.

Tout d'abord, je tiens à adresser un gigantesque MERCI à mes superviseurs Yan et Akiko, pour m'avoir permis tout d'abord de réaliser cette thèse. J'ai réalisé ce travail dans les meilleures conditions possibles, encadrée de la meilleure des manières, celle dont tout thésard rêverait. Merci de m'avoir permis de partir en Antarctique, un rêve que je ne pensais pas réaliser un jour. Merci de m'avoir fait confiance, d'être restés disponibles, m'avoir apporté aide et soutien à tout moment tout au long de ces trois années. Merci d'avoir été patients aussi, avec mes phrases de douze pieds de long, mes explications parfois un peu tirées par les cheveux et des brain-storming (longs, très longs… parfois trop longs ?) à s'en faire mal au crâne. J'ai énormément appris grâce à vous, dans le domaine de la recherche mais également d'un point de vue personnel. Merci d'avoir été des supers encadrants tout au long de ces trois années. J'aurais aimé le crier haut et fort à l'oral, mais parfois les choses les plus évidentes sont celles que l'on oublie de dire : ce travail, c'est grâce à vous, merci mille fois pour tout. Ah, et aussi : TENTACULES ! Si c'était pas dit, au moins maintenant, c'est écrit ! Merci encore.

Je remercie les membres de mon jury de thèse qui ont accepté d'évaluer ce travail, de le lire, de m'écouter le présenter dans des conditions pas forcément optimales. Vos avis et les discussions qui en ont découlé n'ont fait qu'accroitre ma motivation pour continuer dans ce domaine permettant de faire des rencontres toujours plus enrichissantes, diversifiées et de perfectionner au mieux son travail. Merci à Charly et Vincent également pour avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse, pour leur bienveillance et leur aide pour me guider et m'aider à améliorer au mieux ce travail de thèse.

Je tiens à remercier le directeur du laboratoire, Christophe Guinet, ainsi que le directeur de l'équipe Prédateurs Marins, Charly, pour m'avoir si bien accueillie ici à Chizé, et pour leur disponibilité en cas de besoins. Merci à Charline pour le soutien et l'aide apportée au labo', et merci pour ton aide pour gérer au mieux l'organisation chaotique des soutenances de thèse en période de COVID!

Un merci tout particulier à Christophe Barbraud. C'est grâce à toi que je suis entrée pour la première fois à Chizé lors de mon stage de Master 2, et grâce à toi que j'ai pu découvrir de plus près le monde merveilleux de la recherche. Qui plus est, j'ai pu découvrir les travaux de recherche menés dans ce labo' sur ces régions qui paraissent si inaccessibles : les Terres Australes et Antarctiques Françaises… Probable que ça n'ait pas été anodin dans mon choix de continuer dans ce domaine après le master !

D'ailleurs, merci à Yan et Christophe, pour avoir monté et supporté le magnifique projet SENSEI. Merci à la Fondation BNP Paribas de l'avoir financé, et merci à l'IPEV et au WWF pour leur participation au financement de mon travail de thèse.

À Marlène, Dominique, Delphine, Martine, Pascale, Arnaud, merci pour votre aide pour le bon fonctionnement du labo'. Merci également à l'administration du côté de l'Université de la Rochelle !

À Christophe (Coiffet) et Arnaud… Les mots me manquent ! Si je suis intéressée par l'activité alimentaire des animaux, c'est parce que j'aime manger… Et grâce à vous, on peut dire qu'on est servis ! Merci pour toute votre énergie, votre bonne humeur, merci d'avoir continué à assurer malgré le contexte sanitaire. Sincèrement, la vie au labo' ne serait pas la même sans la pause de midi au restaurant, malgré quelques après-midi… parfois moins productives que d'autres ! Merci à vous, Christophe, une très belle et heureuse retraite à toi, Arnaud et Morgane, bon courage pour la suite, j'espère revenir me régaler à votre adresse sous peu!

Merci au CNRS de m'avoir permis d'effectuer la formation Expérimentation Animale, et à Pierre-Yves Henry pour l'avoir animée : c'était génial ! Merci à Christian Goichon pour son coaching pour MT180 !

Je tiens à remercier Paco pour m'avoir expliqué et permis d'effectuer les analyses isotopiques, et également pour sa participation et son aide dans mon travail en tant que co-auteur. Merci à Maud et Karine pour leur aide lors des délipidations, et à Gaël pour avoir effectué les analyses isotopiques.

Je remercie chaleureusement Ian Jonsen pour toute l'énergie déployée pour m'aider avec les modèles d'habitats, pour tout le temps consacré à m'expliquer et à travailler d'arrache pied pour sortir quelque chose de bon. Un grand merci !

Merci à Thierry pour m'avoir formée sur le terrain, et à Pauline pour son aide et soutien le reste de la campagne d'été. Merci également à toutes les personnes qui ont récolté les données sur le terrain sans qui ce travail n'aurait pu exister.

Merci à toutes les personnes que j'ai pu croiser au laboratoire ou ailleurs qui ont contribué, de par leur aide directe ou de simples discussions, à améliorer ce travail. Je pense notamment à Matthieu Authier, Karine Delord, Yves Cherel, Charly Bost, Fred Angelier, Michael Beaulieu, Ryan Reisinger, Samantha Patrick, Julien Collet, Tiphaine Jeanniard du Dot, Loriane Mendez, Florian Orgeret, Karine Heerah.

Merci à Sarah Dametto, qui a réalisé avec brio son stage de licence et qui m'a permis d'encadrer pour la première fois !

Maintenant, comme je l'ai dit plus haut, ce travail de thèse n'aurait pas été pareil sans l'influence de nombreuses personnes tout autour (à peu près) de moi pendant ces trois années, sur qui j'ai pu compter

et avec qui j'ai eu la chance de partager de merveilleux moments. Merci Coco, Kaka, Julie, Chloé, Stophe, Ju', Tim, Jade, Martin, William, Lucas, Baptiste, Sophie, Juliette, Erika (sans oublier Michel !), Caillou-Garou, Alex, Léa, Kévin, Jojo, Fanny & Antho' (c'était un beau mariach' !), hello Hélo !, Ju' & So', Ryan & Carin, Adrien, Emmanuelle, Olivia, Flo', Pierre, Rui, Carolina, Angélique, Meumeu, Gae-Gae, Mathias, Marion, Agate, Emilie... Merci aux campagnards d'été et hivernants lors de mon passage en Antarctique. Et merci à ceux d'un peu plus loin : Nono, Valérie (qui aurait cru qu'on se reverrait à Royan ?!), Mégane, Claire & Basile, Lisa, Loïc, Fanny, Kévin… Merci à ceux que j'oublie probablement (et désolée). Merci à la famille Pacoureau pour son soutien ! Merci aux coachs d'Aquaforme et aux monit' de surf, ça faisait du bien de se défouler ! Merci aussi aux p'tits animaux, notamment roul'boul' et les petits z'oiseaux pour m'avoir tenu compagnie pendant le confinement !

Un merci tout particulier à Nathan. Tu as été là depuis le début (et même avant), et tout ça c'est un peu grâce à toi il faut l'admettre ! Merci pour ton aide, ton soutien, pour me pousser quand il le faut et me faire rire toujours plus. Merci pour tout ce qu'on a pu vivre ensemble et tout ce qui reste à faire et à voir... et la liste est longue !

Merci à Harmonie. Tu sais, je ne pense pas qu'il y ait de bonne ou de mauvaise situation, mais si je devais résumer ma vie aujourd'hui je dirais tout d'abord des rencontres, des gens qui m'ont tendu la main... comme toi ! (je m'arrête là, il vaut mieux). Merci pour toute ton aide (et ta motivation à me relire : BRAVO !), m'avoir « tenu les pouces » (c'est comme ça qu'on dit chez vous non?) et m'avoir soutenu tout au long de cette aventure. Mais surtout merci pour tous les bons moments, et ceux à venir, merci à Dimdim, et à « mon neveu et ma nièce » tout doux !

Merci à mes parents et aux grands-parents, qui ont toujours été là pour m'aider et me soutenir et qui m'ont permis de réaliser tout cela !

Et pour finir, merci aux manchots Adélie, sans qui ce travail n'aurait pas vu le jour !

Table des matières

AVANT-PROPOS **1**

CHAPITRE 1 . INTRODUCTION **5**

1. Les écosystèmes face à diverses sources de variations **7**
1.1 - Structuration des écosystèmes et niveaux d'organisations 7
1.2 - Stratégies d'histoire de vie et variations entre les niveaux d'organisation de l'écosystème 8
1.3 - La variation environnementale et son impact sur les organismes : le cas du milieu marin 14

2. Écologie comportementale des prédateurs supérieurs : application au milieu marin **19**
2.1 - Intérêt de l'étude du comportement de recherche alimentaire 19
2.2 - Étude de l'activité alimentaire des prédateurs marins supérieurs 21

3. Les milieux polaires : cas de l'Antarctique dans l'Océan Austral **28**
3.1 - Masses d'eau et courants 29
3.2 - La glace de mer autour de l'Antarctique : processus physiques 32
3.3 - La glace de mer : support de la biodiversité antarctique 34
3.4 - Impacts des variations environnementales sur les prédateurs marins supérieurs à site central en Antarctique et mesures de protection 39

4. Objectifs de la thèse **42**

CHAPITRE 2 . MODÈLE BIOLOGIQUE, SITES ET MÉTHODES D'ÉTUDE **47**

1. Modèle biologique : le manchot Adélie, *Pygoscelis adeliae* **49**
1.1 - Les manchots : généralités 49
1.2 - Le manchot Adélie 50

2. Sites d'études **60**

3. Collecte de données **64**
3.1 - Suivi de la phénologie et du statut de reproduction des manchots Adélie 65
3.2 - Suivi de l'activité alimentaire des manchots Adélie 67
3.3 - Activité alimentaire dans d'autres colonies 71

4. Données utilisées et méthodes d'analyses **72**
4.1 - Analyses moléculaires pour le sexage des individus 72
4.2 - Analyses isotopiques 73
4.3 - Données de mouvements : estimation du comportement d'alimentation en mer 75
4.4 - Données environnementales 80
4.5 - Analyses statistiques 82

CHAPITRE 3 . ADÉLIE PENGUINS FORAGING CONSISTENCY AND SITE FIDELITY ARE CONDITIONED BY BREEDING STATUS AND ENVIRONMENTAL CONDITIONS **85**

RÉSUMÉ **87**

ABSTRACT **88**

1. Introduction **89**

2. Material & Methods **91**
2.1 - Foraging activity data collection and processing 91
2.2 - Sea-ice concentration and foraging trips' range 92
2.3 - Repeatability in foraging parameters and environmental conditions 93
2.4 - Foraging areas similarity 94

3. Results **96**
3.1 - Foraging activity and sea-ice conditions 96
3.2 - Repeatability in foraging parameters and in environmental conditions 98
3.3 - Foraging areas similarity and sea-ice conditions 99

4. Discussion **101**

Future directions **106**

Author contributions **107**

Data accessibility **107**

Acknowledgements **107**

References **108**

SUPPLEMENTARY MATERIALS **113**
TABLES 113
FIGURE 131

CHAPITRE 4 . WITHIN AND INTER-ANNUAL VARIATION OF THE ADÉLIE PENGUINS FORAGING BEHAVIOUR: IMPACT OF THE SEA-ICE DYNAMICS 133

RÉSUMÉ **135**

ABSTRACT **136**

1. Introduction **137**

2. Material & Methods **139**
2.1 - Study area and data collection **139**
2.2 - GPS data cleaning and processing: estimation of the foraging trip efforts **140**
2.3 - Sex determination **143**
2.4 - Diet and trophic niches **143**
2.5 - Environmental variables **143**
2.6 - Statistical analysis and habitat selection models **145**

3. RESULTS **147**
3.1 - Breeding success and sea-ice conditions in the study area **147**
3.2 - Evolution of the diet according to years and sea-ice conditions **149**
3.3 - Inter-annual variations in foraging trip parameters and influence of sea-ice conditions **153**

4. Discussion **159**
4.1 - Effect of the sea-ice variation on the foraging trip parameters and habitat selected **159**

4.2 - Implication of the sea-ice variations on the diet and the breeding success 161

Conclusions 163

Acknowledgements 165

References 166

SUPPLEMENTARY MATERIALS 173
TABLES 173
FIGURES 181

CHAPITRE 5 . SEA-ICE EDGE IS MORE IMPORTANT THAN CLOSER OPEN WATER ACCESS FOR FORAGING ADÉLIE PENGUINS: EVIDENCE FROM TWO COLONIES 189

RÉSUMÉ 191

ABSTRACT 192

1. Introduction 193

2. Material & Methods 195
2.1 - Study area and foraging data 195
2.2 - Environmental data 197
2.3 - GPS data cleaning and processing 198
2.4 - Trophic niche 199
2.5 - Statistical analysis 200

3. Results 201
3.1 - Sea-ice conditions 201
3.2 - Adélie penguin foraging behaviour 202
3.3 - Trophic niche 208

4. Discussion 209

Acknowledgements 215

Literature cited 216

APPENDIX 223

CHAPITRE 6 . DISCUSSION GÉNÉRALE 225

1. Compréhension des sources de variations de l'individu aux populations 227

2. Effets de facteurs intrinsèques sur le comportement alimentaire des manchots Adélie 229
2.1 - Variation du comportement alimentaire entre individus 229
2.2 - Variations inter-populationnelles 237
2.3 - La phénologie de reproduction : facteur de variation intrinsèque induit par des sources extrinsèques 239

3. Variations du comportement alimentaire en fonction des facteurs extrinsèques 240
3.1 - Spécialisation du comportement alimentaire dans certaines structures et conditions de glace 241
3.2 - Impacts des variations de la glace de mer sur l'activité alimentaire des manchots Adélie 248

4. Détermination de la variation du comportement alimentaire des manchots Adélie : limitations méthodologiques 254
4.1 - Données GPS 2D et variables environnementales **254**
4.2 - Estimation du comportement alimentaire : une histoire d'échelles **255**

5. Les changements globaux : impacts sur l'écosystème polaire et utilisation d'espèces indicatrices des variations 256
5.1 - Origines des variations de la glace de mer et intensification des évènements extrêmes **256**
5.2 - Les populations de prédateurs polaires face aux conditions de glace extrêmes **258**
5.3 - Le manchot Adélie : espèce éco-indicatrice des variations dans l'écosystème polaire **260**

CONCLUSION 265

Références 269

ANNEXES 307

ANNEXE 1 : Test d'analyse - Hidden Markov Model 309

ANNEXE 2 : Comparaison des masses entre la fin de période d'incubation et le début de l'élevage des poussins 315

ANNEXE 3 : Rapport de stage de Licence 3 : Sarah Dametto 317

ANNEXE 4 : Test – Simulation de trajets pour effectuer des modèles de disponibilité d'habitats 339

Avant-propos

Ecosystèmes. Biodiversité. Environnement. Trois mots qui résonnent et soulèvent bien des questions en écologie face aux enjeux environnementaux actuels. La planète fait face à des menaces grandissantes, passant par l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre à la pollution chimique, lumineuse ou sonore, ou encore à la surexploitation des ressources, la perte d'habitats, jusqu'aux changements climatiques à l'échelle mondiale. « Quelles sont les conséquences de ces changements sur les écosystèmes, comment évolueront les espèces et leurs habitats face à ces nouvelles menaces ? ». Voilà parmi les questions les plus centrales en écologie actuellement.

Les réponses à ces interrogations se trouvent dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes, par exemple par la détermination des facteurs biologiques et physiques qui poussent les espèces à se distribuer de telle manière ; la caractérisation des conditions environnementales favorables au développement de certaines populations mais défavorables à d'autres ; la compréhension des liens entre les espèces au sein de tel écosystème ; ou encore l'estimation de la réponse physiologique ou comportementale de cette espèce face à telle variation dans son environnement.

Parmi les régions les plus impactées par le changement climatique, l'Arctique et l'Antarctique figurent en « pôle » position et se réchauffent plus rapidement que dans n'importe quel autre endroit sur Terre. Ces deux étendues de glace, l'une sur la mer, l'autre sur le continent et s'étendant dans l'océan, participent activement à la régulation du climat mondial. Par conséquent, l'impact du réchauffement climatique dans ces milieux a des répercussions à l'échelle planétaire.

De plus, ces régions abritent des écosystèmes d'une incroyable richesse, étroitement liés à la banquise pour les activités d'alimentation ou de reproduction des espèces. Ils subissent les conséquences de la hausse des températures par la diminution de la couverture de glace de mer. Cependant, dans ces milieux reculés, l'étude *in situ* des écosystèmes et de leur fonctionnement reste encore limitée pour des raisons principalement financières et logistiques. Ainsi, la réponse des espèces face au réchauffement climatique et à la variation des conditions de glace restent encore mal comprise.

Voilà maintenant trois années que le projet SENSEI tente d'apporter des réponses à ces problématiques. « SENSEI » … ? **SENtinels of the Sea Ice** est un projet de grande ampleur de

trois ans, lancé en 2017 et financé par la Fondation BNP Paribas dans le cadre du programme « Climate & Biodiversity Initiative », et soutenu par l'Institut Polaire Français (IPEV). Il repose sur une collaboration internationale entre différents instituts en France, au Royaume-Uni, en Norvège, au Canada, au Japon, aux Etats-Unis, et sur l'expertise de nombreux chercheurs dans les domaines de la biologie et de l'écologie des espèces et des écosystèmes.

Ce projet vise à utiliser des espèces sentinelles des changements se produisant dans ces systèmes glaciaires. Les prédateurs tels que les oiseaux et mammifères marins intègrent les variations se produisant dans les niveaux trophiques inférieurs en réponse à des perturbations dans leur environnement. Ces prédateurs répondent rapidement à ces fluctuations, aussi bien dans leur comportement de reproduction que d'alimentation. Le projet SENSEI s'intéresse ainsi à l'étude simultanée en Arctique et Antarctique des réponses de plusieurs espèces emblématiques de prédateurs polaires aux changements des conditions de banquise. Au Nord, les mouettes tridactyles, les guillemots à miroir, les guillemots de Brünnich et les phoques à capuchon ont été enrôlés pour mener cette enquête. Au Sud, ce sont les pétrels des neiges, les manchots Adélie, les manchots empereurs, les phoques de Weddell et les éléphants de mer qui mènent ces investigations.

Grâce à des jeux de données à long terme en démographie ainsi que des jeux de données de comportement alimentaire, couplés à des données acquises durant des sessions de terrain au cours du projet, SENSEI s'appuie sur une base solide pour évaluer la réponse de ces sentinelles de la manière la plus précise possible face à l'évolution de la glace de mer. Les résultats obtenus permettront *in fine* de produire des indicateurs permettant de mesurer l'ampleur des changements climatiques sur les milieux polaires et d'émettre des prédictions quant à l'évolution de ces écosystèmes emblématiques et fragiles en fonction des projections du climat futur.

C'est donc au sein du projet SENSEI que cette thèse s'inscrit. Elle a reçu, en plus de la Fondation BNP Paribas, le soutien financier et logistique de l'Institut Polaire Français (programme IPEV 1091, dirigé par Yan Ropert-Coudert et Thierry Raclot), du WWF-UK, de la Zone Atelier Antarctique et Subantarctique – LTER France (CNRS) et des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Cette thèse a été réalisée au Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372 – CNRS, La Rochelle Université. J'ai été accueillie dans l'équipe Prédateurs Marins dirigée par Charles-André Bost pour mener ce travail, sous la supervision de Yan Ropert-Coudert et Akiko Kato.

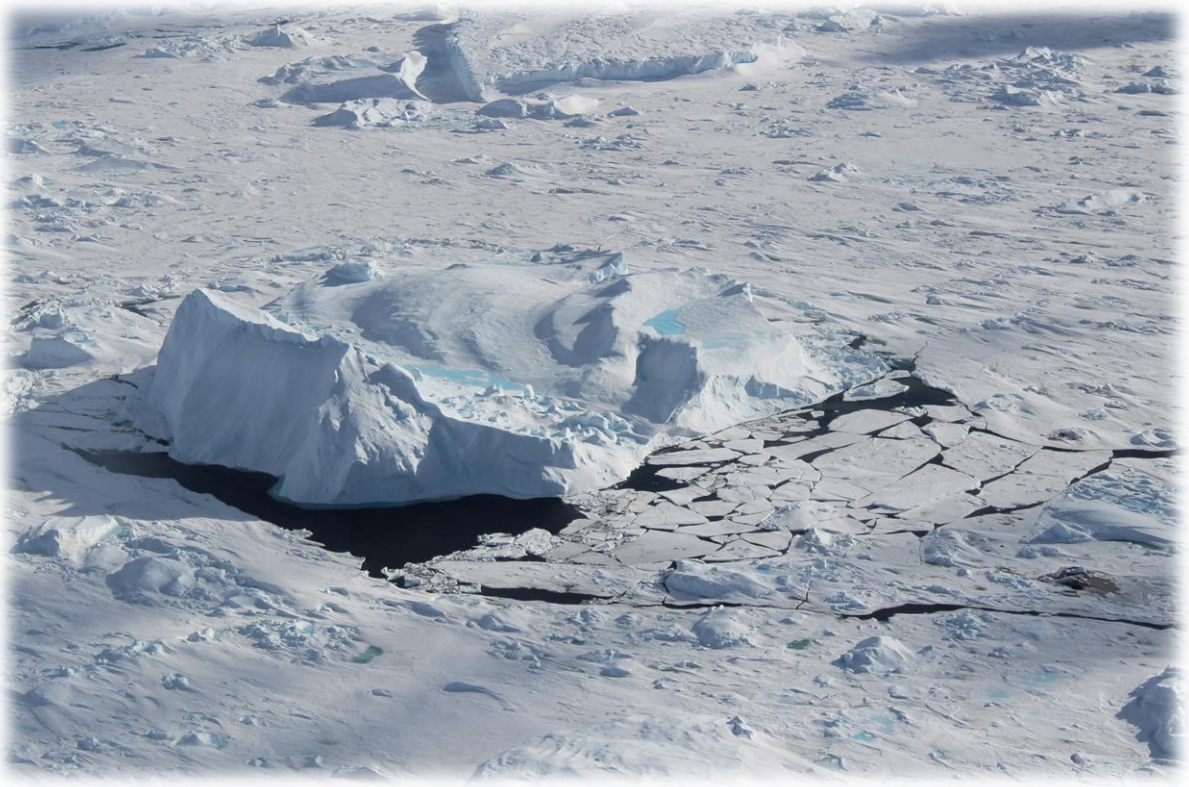
Une partie a également été effectuée sur le terrain durant trois mois lors de la première année de thèse, à la station de recherche française Dumont d'Urville en Antarctique de l'Est, dans le cadre des campagnes d'été annuelles du programme 1091. Ce programme collecte annuellement depuis 10 ans des données de comportement alimentaire des manchots Adélie au cours de la saison de reproduction et effectue un suivi sur cette même colonie du succès reproducteur.

Ce travail de thèse a bénéficié des données acquises durant toutes ces années pour étudier de près la variation comportementale des manchots Adélie lors de leur activité alimentaire face aux changements des conditions de la glace de mer au cours de leur période de reproduction. Cette thèse est donc partie intégrante du projet SENSEI. Elle contribue ainsi à une meilleure compréhension des réponses comportementales d'une espèce emblématique et permet d'aider aux prédictions quant à l'évolution future d'une partie de l'écosystème en fonction des variations de la banquise en Antarctique de l'Est.

L'histoire commence ici…

Chapitre 1

Introduction



1. Les écosystèmes face à diverses sources de variations

1.1 – Structuration des écosystèmes et niveaux d'organisations

Les écosystèmes sont constitués par des ensembles d'êtres vivants en interaction entre eux (biocénose) mais également avec leur environnement (biotope) (Fig. 1). Les paramètres environnementaux vont façonner des habitats favorables au développement et à la persistance des communautés d'espèces au sein de ces écosystèmes. Ces communautés vont ainsi former des chaînes alimentaires – ou réseaux trophiques.

Le climat, par l'intermédiaire de facteurs comme la température, les vents, les courants, a une forte influence sur les paramètres environnementaux (hydrologiques, physiques, géologiques, chimiques). Les variations environnementales ont ainsi un impact sur les organismes des écosystèmes (Luck *et al.* 2003 ; Begon *et al.* 2006 ; O'Gorman *et al.* 2012).

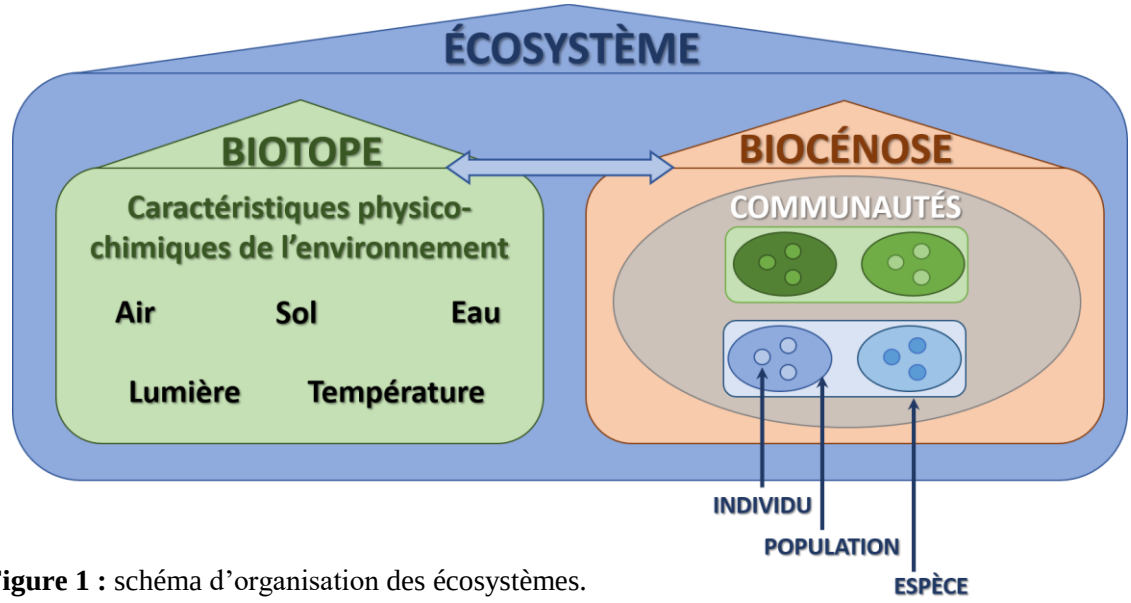


Figure 1 : schéma d'organisation des écosystèmes.

Le fonctionnement des écosystèmes et l'écologie trophique restent des domaines intensément étudiés et pourtant encore difficilement compris, du fait de la complexité des interactions entre les communautés et leur habitat. Les organismes vivants présentent des stratégies de vie et des réponses différentes aux fluctuations se produisant dans leur milieu. Dans le contexte actuel de changement global et de variations environnementales rapides et intenses, la compréhension de l'écologie des communautés est un enjeu crucial. Connaître les facteurs intrinsèques et extrinsèques influençant la réponse des organismes permet ainsi de prédire les impacts futurs des changements environnementaux sur les écosystèmes.

1.2 – Stratégies d'histoire de vie et variations entre les niveaux d'organisation de l'écosystème

L'un des principes fondamentaux dans le domaine de l'écologie des organismes, évoqué par Darwin dans sa présentation de « L'Origine des espèces » (Darwin 1859), est que tout être vivant tendra à maximiser sa valeur sélective (ou fitness) — c'est-à-dire sa capacité à transmettre ses gènes aux générations futures — et adoptera une stratégie de vie menant à optimiser simultanément sa survie et sa reproduction. La diversité des traits d'histoire de vie — traits démographiques reliés à la croissance, la survie et la reproduction — chez les organismes vivants est très vaste. Cependant, des études ont montré une limitation des combinaisons de traits possibles, par exemple par la capacité des organismes à faire des compromis. En effet, maximiser certains traits au détriment d'autres permettrait de répondre à certaines contraintes écologiques et d'accroître les chances de survie et reproduction, laissant ainsi place à une variété de stratégies d'histoire de vie (Stearns 1976). À l'échelle des espèces, des variations de stratégies de vie peuvent s'observer en réponse aux contraintes biologiques. À l'échelle des populations au sein d'une espèce, la plasticité peut être exprimée en réponse aux différentes pressions exercées par le milieu. Enfin, à l'échelle individuelle, des facteurs intrinsèques comme l'âge, le sexe, l'héritabilité de caractères issus des parents ou acquis par l'environnement social peuvent induire des différences de stratégie.

Pour bien comprendre le fonctionnement d'un écosystème, il faut donc s'intéresser aux différents niveaux d'organisation du vivant qui le composent et les variations retrouvées entre ces niveaux.

1.2.1 – Continuum de stratégies d'histoire de vie entre les espèces

Le coût de reproduction est l'un des compromis d'histoire de vie les plus importants mis en évidence. Williams (1966) démontra qu'un investissement dans un évènement de reproduction à l'instant *t* permettant d'augmenter la valeur sélective pouvait avoir des conséquences délétères sur d'autres traits d'histoire de vie, comme la survie. Les espèces tendent donc à maximiser leur valeur sélective selon deux types de stratégies : les stratèges « r » ont des taux de croissance de population élevés indépendamment de la capacité limite du milieu et des ressources disponibles. Ils montrent un taux de reproduction élevé, un faible investissement parental et ont une longévité réduite (Fig. 2*a* ; Rushton 1996). Ces espèces ont généralement un très fort taux de dispersion et de colonisation. À l'inverse, les espèces de

stratégie « K » sont longévives. Leur maturité sexuelle arrive tardivement, elles produisent peu de descendants mais l'investissement parental en est augmenté. La croissance des populations de stratègies K se stabilise selon la capacité limite du milieu (Wilson et MacArthur 1967).

Le concept des stratégies r et K fut repris par Pianka (1970) et Stearns (1976) qui proposèrent le concept d'un continuum de stratégies (continuum lent-rapide) le long duquel se répartissent les espèces, plutôt que deux stratégies distinctes (Figs. 2*b* & 2*c*). Les espèces adoptent ainsi des stratégies visant à atteindre la valeur sélective escomptée, en fonction des besoins biologiques, physiologiques et comportementaux. Des traits comme l'âge de première reproduction, la taille corporelle, le taux métabolique peuvent participer à placer les espèces le long de ce continuum (Ricklefs 1977 ; Szekely *et al.* 2015 ; Olsson et Gislason 2016).

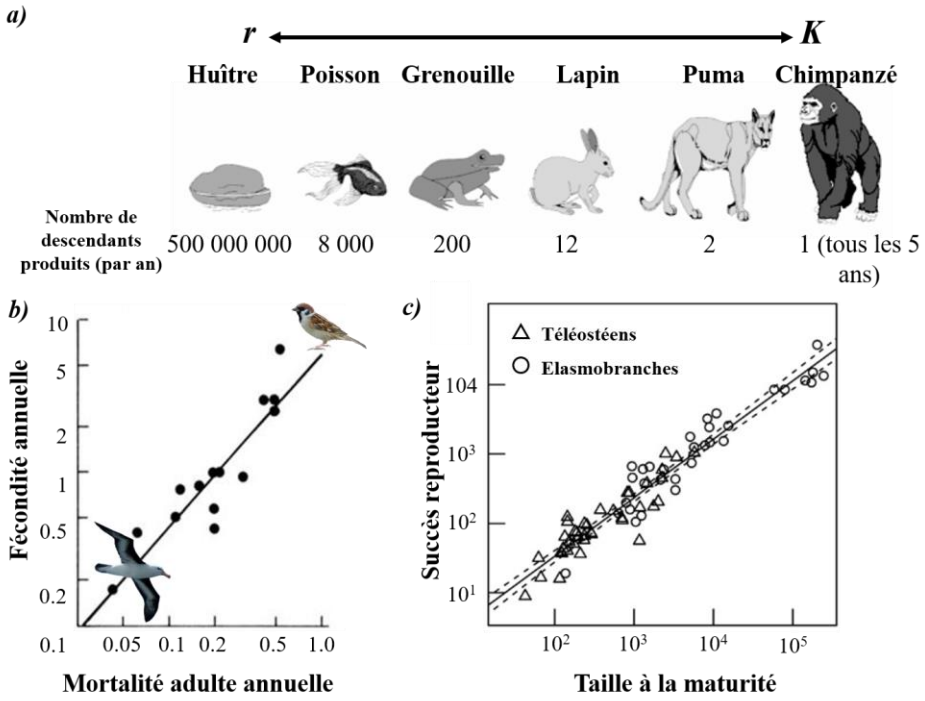


Figure 2 : ***a)*** nombre de descendants par rapport aux soins parentaux le long de l'échelle r-K (image modifiée de Rushton 1996) ; ***b)*** relation entre la fécondité annuelle et le taux de mortalité annuelle à l'âge adulte chez plusieurs espèces d'oiseaux (image adaptée de Ricklefs 1977) ; ***c)*** relation entre le succès reproducteur (en grammes/an d'œufs produits) et la taille à la maturité (g) chez 72 espèces de poissons (échelle logarithmique ; image modifiée de Olsson et Gislason 2016).

Dans un même milieu, les espèces présenteront des stratégies différentes face aux contraintes de leur environnement afin de rencontrer au mieux les conditions optimales pour maximiser leur fitness. Cependant, les stratégies d'histoire de vie peuvent varier au sein d'une même espèce selon les pressions exercées dans divers milieux.

1.2.2 – Variations de stratégies intraspécifiques : l'échelle des populations

La capacité à répondre aux nouvelles contraintes correspond à la plasticité phénotypique – l'ajustement des traits observables – directement issue de la capacité génotypique des organismes à exprimer différents phénotypes en fonction des changements dans leur milieu (Stearns 1992).

Par exemple, Lambrechts *et al.* (1997) ont mis en évidence des différences dans certains traits d'histoire de vie de la mésange bleue (*Parus caeruleus*, Fig. 3) dans deux populations en Corse. L'une des populations est située dans une forêt de chênes verts (site P), l'autre (site M, située à 25 km) dans une forêt de chênes pubescents. Au cours des deux années d'études, le pic d'abondance des chenilles, indispensable à la survie des poussins, se produisit un mois plus tôt et fût plus important dans le site M par rapport au site P. Cette différence de pic d'apparition des ressources mena à une synchronisation de l'activité de reproduction des mésanges bleues avec le pic d'abondance, celles du site M s'accouplant un mois plus tôt que celles du site P. Des valeurs supérieures en termes de taille de couvée et de taux de survie des poussins à l'envol au site présentant la plus grande abondance de chenilles (site M) furent également observées.

Figure 3 : mésange bleue *Parus caeruleus.* *© JJ Carlier*

Le carassin commun (*Carassius carassius*, Fig. 4) présente de larges variations de morphologie, physiologie et densité de population en fonction des communautés dans lesquelles il est présent. On retrouve des carassins de petite taille avec un corps fin et une tête large dans des communautés de poissons monospécifiques présentes dans de petits étangs. Dans les lacs regroupant plusieurs espèces, les carassins auront tendance à avoir un corps plus long et plus haut. Ces différences de morphologie sont dues à la pression de prédation subie dans les communautés plurispécifiques exercées par les espèces piscivores et l'abondance de nourriture (Holopainen *et al.* 1997). L'augmentation de la taille du corps des carassins dans ces communautés serait un mécanisme adaptatif de défense. Des expériences en laboratoire ont démontré qu'une faible densité de population de carassins en présence d'une forte abondance en ressources induisait une augmentation de la taille des poissons, même en l'absence de prédateurs. Une présence accrue de prédateurs et une forte abondance de nourriture

Figure 4 : carassin commun *Carassius carassius.* *© Lubomir Hlasek*

augmente la hauteur du corps des carassins mais dans une moindre mesure que les variations observées dans la nature. Ainsi, la reproduction en milieu restreint comme des petits étangs entraine une compétition intraspécifique accrue ainsi qu'un taux de croissance amoindri.

La plasticité phénotypique provient du génotype en réponses à plusieurs sources de variations, comme la compétition, la prédation, l'accès aux habitats ou la disponibilité en ressources. Cependant, cette plasticité est limitée et peut être insuffisante si l'intensité et la rapidité des changements augmentent au-delà des capacités de réponses des populations, pouvant mener à la fuite de ces zones devenues défavorables, ou à l'extinction locale — voire, en cas extrême, globale — des populations (Amburgey *et al.* 2016).

1.2.3 – L'échelle individuelle, source de variations au sein d'une population

Les variations adaptatives existent à différentes échelles biologiques, aussi bien entre les espèces qu'entre populations ou même entre les individus. La variation individuelle a été l'une des idées fondamentales dans la théorie de l'évolution par sélection naturelle émise par Darwin (1859). D'après lui, on ne peut attribuer à lui seul l'effet de l'environnement (facteurs extrinsèques) sur les variations observées entre les individus. Au sein d'une population, on pourra retrouver une variation entre individus du fait de facteurs intrinsèques, comme l'hérédité génétique entraînant l'héritabilité de certains traits parentaux (Klissouras 1971 ; Clutton-Brock 1988).

L'âge est l'un des facteurs de variation les plus importants. Les individus sont soumis à des pressions intrinsèques liées à leur cycle de vie qui évolue avec l'âge. Chez les vertébrés, de nombreuses études ont montré que les jeunes individus tendent à être moins performants dans certains traits comme la survie, la reproduction ou l'approvisionnement en nourriture (Pärt 2001 ; Pistorius *et al.* 2004 ; Angelier *et al.* 2007 ; Guillemain *et al.* 2010). Ces différences peuvent s'expliquer par des performances morphologiques et physiologiques moindres chez ces jeunes individus par rapport aux adultes, ou par leur inexpérience (Clutton-Brock 1988 ; Forslund et Pärt 1995 ; Martin 1995).

Le sexe des organismes est aussi à l'origine de variations observées entre individus. Les variations physiologiques et morphologiques liées au sexe (dimorphisme sexuel) peuvent entraîner des différences entre les individus dans leur comportement. Par exemple, chez les colibris roux (*Selasphorus rufus*, Fig. 5*a*), la taille du bec des femelles est plus élevée que celle des mâles, permettant ainsi aux femelles de se nourrir dans des fleurs plus profondes et de manière plus rapide que les mâles (Fig. 5*b* ; Temeles et Roberts 1993). Les dimorphismes sexuels résultent de mécanismes adaptatifs pour assurer une balance entre le rôle reproducteur, la sélection sexuelle et la compétition pour la nourriture (Hedrick et Temeles 1989 ; Temeles et Roberts 1993 ; Madsen et Shine 1994).

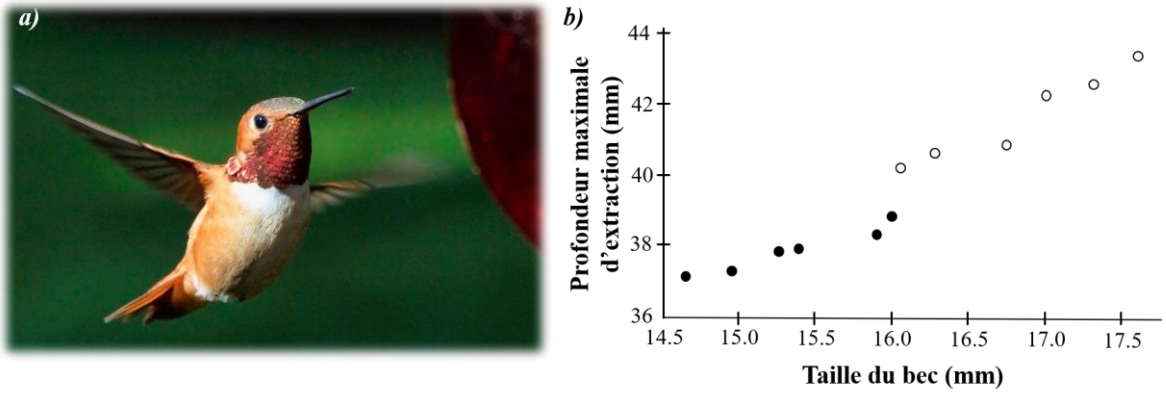


Figure 5 : ***a)*** colibri roux © *Ken McMillan*, et ***b)*** relation entre la taille du bec et la profondeur maximale d'extraction chez les mâles (ronds pleins) et les femelles (ronds vides) (modifiée de Temeles et Roberts 1993).

Par ailleurs, le coût de reproduction diffère entre les mâles et les femelles entraînant des variations de comportement entre les deux sexes. Les mâles tendent à produire plus de gamètes à moindre coût et à maximiser le nombre de reproductions, contrairement aux femelles pour qui la production de gamètes est plus coûteuse. Elles rechercheront des mâles de qualité pour assurer leur succès de reproduction. Les mâles ont généralement un taux de survie plus faible que les femelles, dû à une intense compétition intraspécifique pour la reproduction et des coût énergétiques plus élevés liés à leur croissance et leur comportement reproducteur (Trivers 1972 ; Clutton-Brock et Isvaran 2007).

De plus, l'investissement dans la reproduction et les soins parentaux n'est pas forcément équivalent entre les mâles et femelles. Chez les mammifères, les soins parentaux prodigués par les femelles ont tendance à être plus intenses que les mâles. Chez les loutres de mer (*Enhydra lutris*) par exemple, la femelle donne naissance à un petit par an en moyenne et s'occupe de son

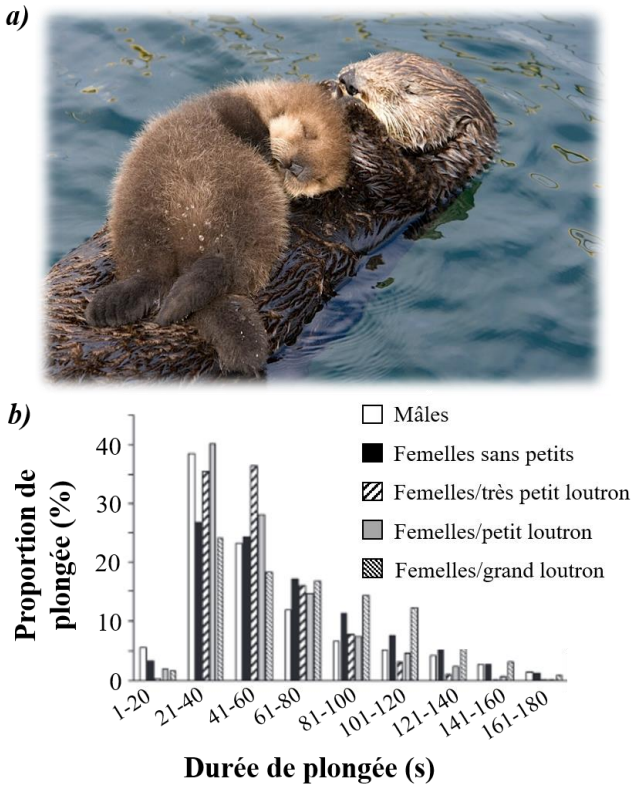


Figure 6 : ***a)*** loutre de mer de Californie avec son loutron © *Robert Knight* et ***b)*** distribution des durées de plongée selon différents groupes de femelles et mâles avec ou sans petit et selon l'âge du loutron (modifiée de Thometz *et al.* 2016).

loutron pendant environ 6 mois (Fig. 6*a*). La période de lactation est extrêmement coûteuse en énergie et les femelles doivent donc assurer leurs propres besoins énergétiques et ceux de leurs petits (Thometz *et al.* 2016). À l'inverse, les mâles ne fournissent aucun soin parental, leur coût de reproduction est donc limité à la localisation, la compétition et l'accouplement avec les femelles. Cette différence intersexuelle induit des variations en termes de comportement alimentaire. Les femelles s'occupent de leurs petits et fournissent de plus larges efforts (augmentation des durées de plongées) lors de leur activité alimentaire, par rapport aux mâles et aux femelles n'élevant pas de petits (Fig. 6*b*). À l'inverse, chez certaines autres espèces de mammifères comme le ouistiti de Kuhl (*Callithrix kuhlii*), c'est le mâle qui s'investit le plus dans l'élevage des petits (Nunes *et al.* 2001), sa dépense énergétique est donc plus élevée que pour les femelles.

Chez les oiseaux, les soins parentaux prodigués par les mâles sont plus courants et plus intenses que chez les autres classes de vertébrés. Ils peuvent être directs par leur investissement dans l'incubation des œufs ou le nourrissage des poussins, mais également indirects, comme par exemple pour construire le nid ou nourrir la femelle durant la période d'incubation des œufs (Ketterson et Nolan Jr 1994). Le sexe est donc un facteur déterminant dans les coûts liés à la reproduction et donc dans la variation de l'expression des traits associés à son succès.

Aux variations liées à l'âge et au sexe s'ajoutent celles induites par l'environnement social : les individus tendent à gagner en expérience et en efficacité par l'intensification des interactions avec leurs congénères, par exemple lors de l'activité de comportement alimentaire ou de reproduction (Hoelzel 1993 ; Sundström et Johnsson 2001 ; Setiawan *et al.* 2007 ; Beaulieu *et al.* 2017).

Les comportements et personnalités intraindividuels des organismes peuvent induire des variations interindividuelles. La personnalité des organismes représente la consistance des différences individuelles dans le temps et dans des situations variables (Réale et Dingemanse 2010). Les mécanismes menant à ces différences restent encore peu connus. Cependant, un individu adoptera des comportements différents selon son âge, son sexe, son stade de reproduction ou encore son environnement social ainsi que ses expériences en réponse aux conditions auxquelles il a fait face et à leurs variations au cours de sa vie (Wilson *et al.* 1994 ; Gosling 2001 ; Dingemanse et Réale 2005 ; Réale *et al.* 2009). La différence ou consistance comportementale peut mettre en évidence un certain degré de flexibilité ou à l'inverse de spécialisation de la part des individus, dans leur comportement et dans les conditions recherchées pour répondre à leurs besoins (Biro et Ridgway 2008 ; Patrick *et al.* 2014 ; Vardanis *et al.* 2016 ; Votier *et al.* 2017).

Les facteurs intrinsèques aux individus expliquent une part de la variation observée entre les différents niveaux d'organisation dans les communautés des écosystèmes. Cependant, si Darwin ne pensait pas que l'environnement à lui seul pouvait expliquer ces variations, il reste indispensable de considérer les changements dans le milieu comme source de variation dans les communautés, afin d'évaluer les différentes réponses qu'une espèce peut exprimer face aux pressions grandissantes dans son environnement.

1.3 – La variation environnementale et son impact sur les organismes : le cas du milieu marin

Les écosystèmes subissent actuellement de nombreuses menaces qui trouvent leurs origines dans les changements environnementaux. En plus des cycles climatiques naturels, l'anthropisation des milieux naturels, les pollutions sonore, lumineuse ou chimique en résultant, l'intensification de l'exploitation des ressources terrestres et marines, la fragmentation des habitats, le réchauffement climatique amplifié par l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre, l'augmentation du niveau des océans, etc., sont autant de pressions causant l'érosion de la biodiversité sur la planète. De récents rapports du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) projettent une accélération du réchauffement climatique d'ici la fin du siècle avec une hausse des températures de plus de 1°C à la surface de la Terre dans le scénario le moins sévère, une intensification d'évènements climatiques extrêmes (IPCC 2019),

et une potentielle entrée dans la « 6ème extinction massive » de la biodiversité, avec plus de 1 million d'espèces animales et végétales menacées (Ceballos *et al.* 2015 ; Brondizio *et al.* 2019).

S'il est relativement plus aisé d'évaluer les changements environnementaux se produisant en milieu terrestre et leurs impacts sur les espèces — car directement observables — les impacts des changements environnementaux dans les écosystèmes marins restent difficiles à quantifier. En effet, le milieu marin est semblable à une boîte noire : les organismes sont pour la plupart cryptiques, difficilement observables et leur distribution est extrêmement dynamique. L'observation et l'échantillonnage des écosystèmes marins relèvent de moyens logistiques et financiers plus lourds qu'en milieu terrestre (Stevens et Connolly 2004 ; Vilchis *et al.* 2006). Cet environnement qui recouvre plus de deux tiers de la surface de la Terre et abrite une grande biodiversité joue un rôle crucial dans la régulation du climat de la planète par son rôle — entre autres — de puit de carbone (Kwon *et al.* 2009). Il est donc essentiel de préserver le milieu marin qui souffre des nombreuses pressions anthropiques et du réchauffement climatique, afin de garantir la persistance des services écosystémiques et une réduction de la perte des habitats et de la biodiversité dans cet environnement.

L'environnement marin subit les conséquences de l'activité humaine et du réchauffement climatique à de nombreux niveaux. L'augmentation des émissions de gaz à effet de serre participe à l'augmentation des températures aussi bien de l'air que des eaux océaniques par l'absorption du dioxyde de carbone. Les températures des eaux de surface ont connu une augmentation d'environ 0.11°C par décennie depuis les années 1950 (Fig. 7) et les anomalies de température de surface augmentent et s'étendent de plus en plus dans l'océan mondial (Good *et al.* 2019 ; Merchant *et al.* 2019 ; NOAA 2020). Les projections prédisent une augmentation de la température des océans de 1 à 4°C d'ici 2100 (Rogelj *et al.* 2012). De plus, il a été mis en évidence que le niveau de la mer avait augmenté de 3 ± 0.4 mm par an depuis 1993 (Nerem *et al.* 2018) et que l'augmentation des températures dans l'océan induit une intensification de la stratification des masses d'eau (Coma *et al.* 2009).

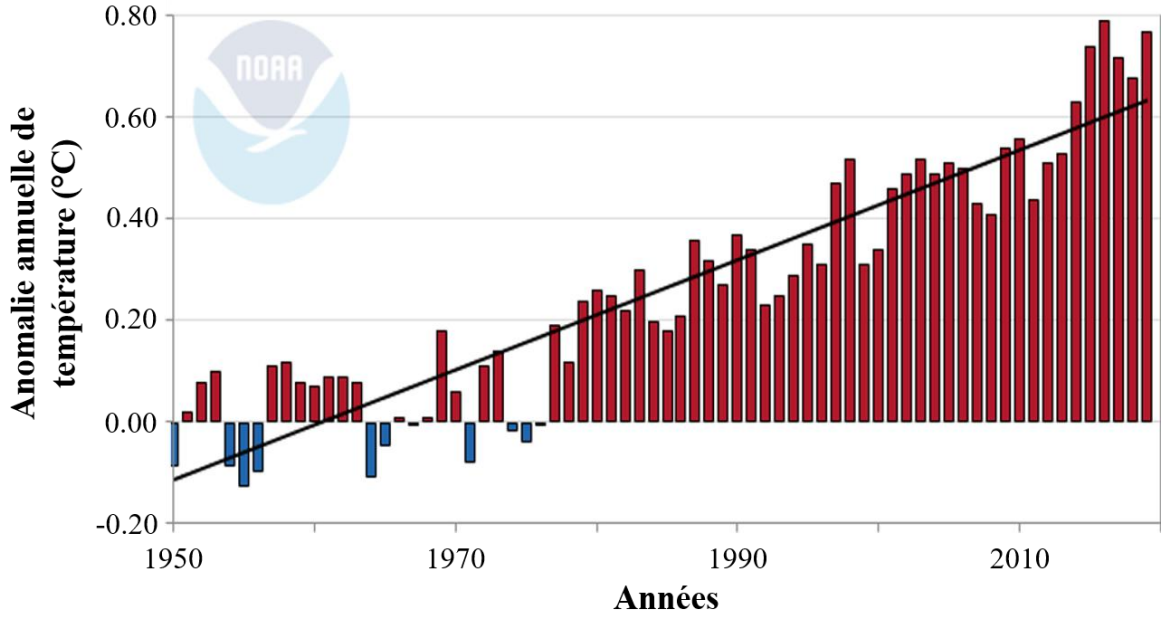


Figure 7 : représentation des anomalies de températures d'eau de surface des océans à l'échelle mondiale entre 1950 et 2019 (modifiée de NOAA 2020).

Tous ces changements environnementaux induisent des variations dans le fonctionnement des écosystèmes marins, que quelques exemples — loin de relater de manière exhaustive les nombreux impacts — permettent d'illustrer.

Une conséquence bien connue des variations environnementales dans le milieu marin est le blanchiment des coraux. Ce phénomène résulte de l'action conjointe de plusieurs stress mais est le plus souvent associé à la hausse des températures de l'eau (Glynn 1991 ; Brown 1997 ; Ainsworth *et al.* 2016). Garpe *et al.* (2006) mirent en évidence des conséquences différées de l'épisode de blanchiment intense des coraux en 1998 dans le récif de Tutia (Tanzanie). Sur le court terme (de l'ordre de quelques mois), une augmentation de l'abondance (Fig. 8*a*) de poissons associés aux coraux et de la richesse taxonomique en poissons (Fig. 8*b*) fut observée. Les effets à long terme (quelques années après) de la perte de complexité structurelle dans ce milieu eurent cependant l'effet inverse, avec une diminution significative de ces deux paramètres (Figs. 8*a, b*).

Un autre constat probant de l'impact du réchauffement climatique est la tendance générale à la diminution de l'extension de la glace de mer aux pôles (Smith *et al.* 2012 ; Post *et al.* 2013 ; Stroeve *et al.* 2014 ; Purich *et al.* 2016 ; Comiso *et al.* 2017 ; Massom *et al.* 2018). Ce phénomène a par exemple des conséquences sur les habitats d'alimentation des morses du Pacifique (*Odobenus rosmarus*) en Arctique. Cette espèce qui se nourrit d'ordinaire en zone

hauturière a tendance à se rapprocher des côtes pour s'alimenter dans des zones peu profondes en cas de faible extension de glace, ce qui aura de probables conséquences — mais encore relativement peu connues — sur les communautés de proies côtières (Jay *et al.* 2012).

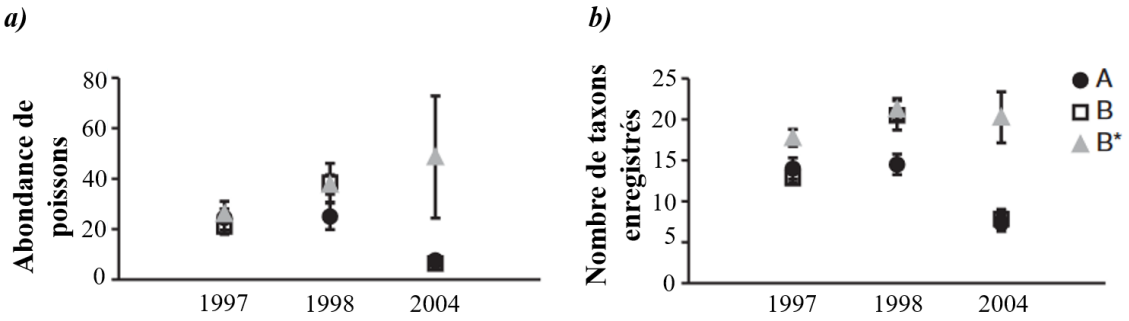


Figure 8 : ***a)*** moyenne annuelle d'abondance de poissons (± SE) et ***b)*** richesse spécifique en poissons (± SE) mesurées dans trois sites touchés (A, B, B*) par l'épisode de blanchiment des coraux en 1998 dans le récif de Tutia, situé dans le parc marin de l'Île de Mafia, (Tanzanie) : en 1997, année précédant l'épisode de blanchiment, quelques mois après en 1998 et 6 ans après en 2004 (modifiée de Garpe *et al.* 2006)

Les pressions s'appliquant sur le milieu marin ont de lourds impacts sur le fonctionnement des écosystèmes par la perte d'habitat, d'abondance, de richesse spécifique, ou encore de complexité structurelle. En effet, la dynamique des écosystèmes est régie par des contrôles « bottom-up » ou « top-down », caractérisant les rôles que jouent respectivement les plus bas niveaux de la chaîne alimentaire sur les espèces de plus hauts niveaux trophiques, et inversement avec la pression exercée par les prédateurs de niveaux supérieurs sur les espèces de plus bas niveaux trophiques (Larkin 1996). Des variations s'appliquant sur une espèce ou un groupe d'espèces en réponse à une pression peut entraîner des effets cascade le long de la chaîne alimentaire et entraîner des variations majeures dans le fonctionnement de la chaîne trophique et de l'écosystème en lui-même (Fig. 9 ; Estes *et al.* 1998 ; Coleman et Williams 2002 ; Frank *et al.* 2005 ; Jochum *et al.* 2012 ; Burkholder *et al.* 2013).

Les espèces et le fonctionnement des écosystèmes sont donc très sensibles aux variations de l'environnement, et celles-ci peuvent devenir limitantes à partir du moment où elles affectent les traits démographiques ou comportementaux des populations. Des changements dans la démographie ou les comportements des populations peuvent donc informer sur des variations environnementales « invisibles » comme celles se déroulant dans l'environnement marin et sur les changements se produisant dans les écosystèmes associés (Parmesan 2006 ; *voir 2.2*).

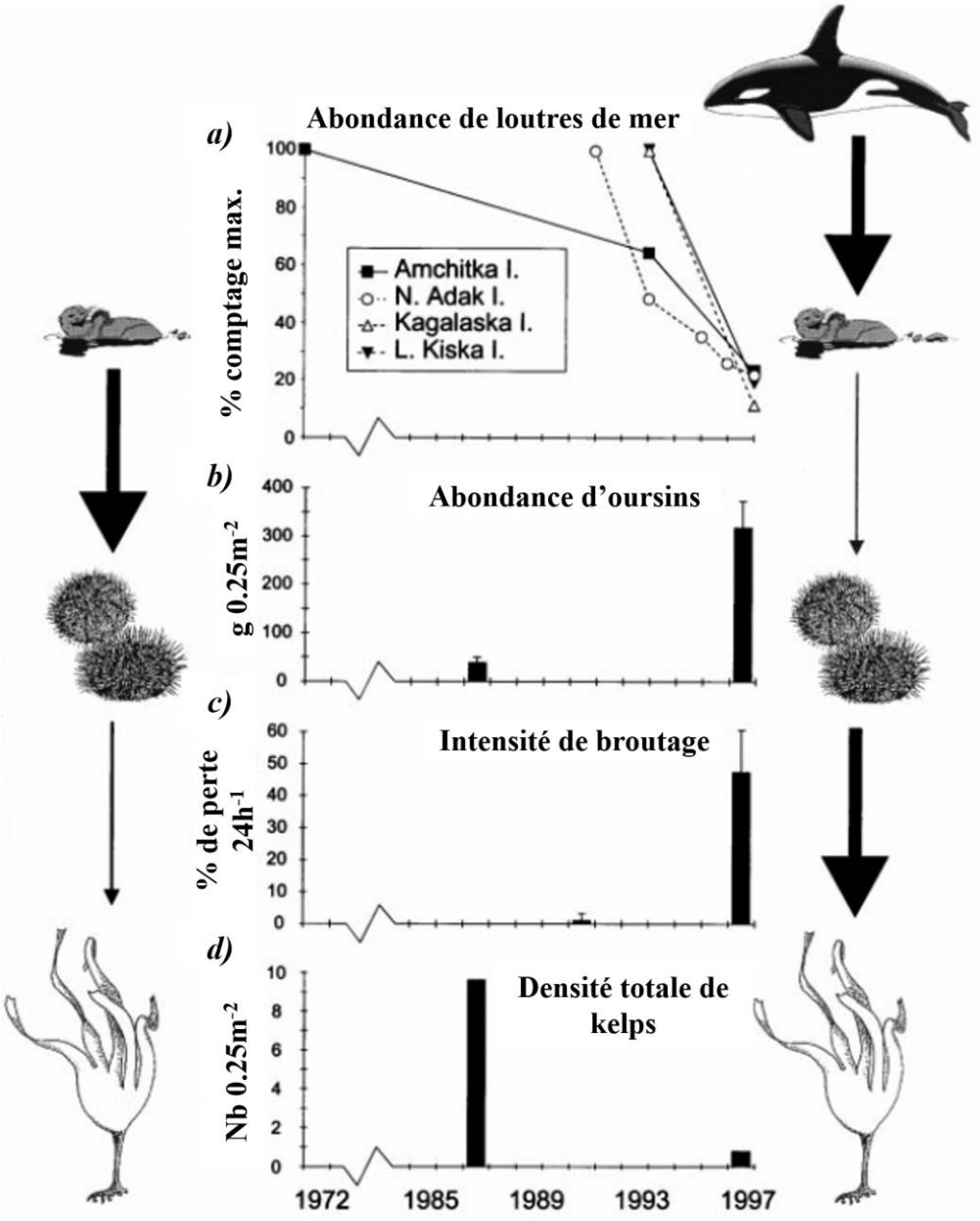


Figure 9 : exemple d'effet « top-down » (modifié de Estes *et al.* 1999) en fonction du temps. La population de loutre de mer a subi ***a)*** un déclin abrupt (%) entre 1972 et 1997 autour de quatre îles de l'archipel des Îles Aléoutiennes (Sud-Ouest de l'Alaska) suite à une hausse de la pression de prédation exercée par les orques (*Orcinus orca*), entraînant ***b)*** une augmentation de l'abondance d'oursins (masse moyenne en grammes/0.25m² ± SE), ***c)*** une hausse de l'intensité de broutage sur les kelps (% moyen ± SE) et ***d)*** une diminution de la densité de kelps (nombre/0.25m²).

Le schéma de gauche représente l'organisation de l'écosystème des forêts de kelps avant le déclin des loutres de mer ; le schéma de droite représente la nouvelle organisation de cet écosystème après le déclin des loutres suite à la hausse de la prédation par les orques. La taille des flèches indique l'intensité des interactions trophiques (épaisse : forte interaction ; fine : faible interaction).

2. Écologie comportementale des prédateurs supérieurs : application au milieu marin

L'écologie comportementale tente d'expliquer quels sont les mécanismes évolutifs influençant les comportements, c'est-à-dire « l'ensemble des processus de décision par lesquels les individus ajustent leur état et leur situation par rapport aux variations du milieu » (Danchin *et al.* 2005). Le comportement résultera de l'histoire évolutive de l'espèce, des caractéristiques populationnelles ou individuelles ainsi que de l'interaction avec l'environnement. La discipline de l'écologie comportementale fait référence à la théorie de la sélection naturelle, dans le sens où un comportement aura plus de chance d'être observé s'il résulte de décisions à moindres coûts pour l'organisme et ayant des bénéfices pour sa survie, sa reproduction ou son alimentation.

L'écologie comportementale revient à faire le lien avec les compromis effectués par les organismes — aussi regroupés sous le terme de stratégies — dans l'allocation du temps et de l'énergie pour mener leurs activités, lorsqu'ils sont confrontés à différentes alternatives ayant des conséquences variables sur leur valeur sélective. Comme vu précédemment, la réponse des populations à des changements dans le milieu peut se traduire par une variation de la démographie ou des stratégies comportementales de celles-ci pour effectuer certaines activités comme l'alimentation, le repos, le transit ou encore la reproduction.

2.1 – Intérêts de l'étude du comportement de recherche alimentaire

L'alimentation est l'une des activités les plus importantes auxquelles les organismes doivent répondre dans leur habitat afin de maximiser certains traits d'histoire de vie comme leur survie ou la reproduction (Stevick *et al.* 2002). La théorie de l'approvisionnement optimal (« Optimal Foraging Theory ») prédit que la fitness des organismes associée à leur activité de recherche alimentaire a été maximisée par sélection naturelle sous certaines contraintes spatio-temporelles, biologiques et physiologiques (MacArthur et Pianka 1966 ; Emlen 1966 ; Pyke *et al.* 1977). La stratégie alimentaire regroupe l'ensemble des décisions prises lors des activités de recherche de nourriture, de mouvements, de rencontres, de captures et d'ingestions de proies par un organisme (Charnov 1976 ; Stephens et Krebs 1986). Par conséquent, chaque espèce, population, individu adoptera une variété de stratégies alimentaires et sélectionnera des

conditions adaptées pour maximiser son succès d'alimentation et par extension sa valeur sélective.

Comme vu précédemment, un écosystème regroupe des communautés d'espèces interagissant entre elles et formant des chaînes trophiques le long desquelles circulent l'énergie. L'étude du comportement alimentaire permet donc à la fois de renseigner sur les stratégies adoptées pour maximiser la prise de nourriture aux différents niveaux d'organisation d'une communauté, mais également de renseigner sur la distribution des ressources dans le milieu et sa variation (Brown *et al.* 1999 ; Hunt 1991 ; Heithaus *et al.* 2002 ; Weimerskirch 2007 ; Bell 2012). L'approvisionnement en nourriture est dépendant d'une part des décisions prises par un individu à exploiter une ressource ou non, et de ses capacités à la rencontrer et la capturer, et d'autre part de la disponibilité des ressources dans l'habitat. Caractériser les facteurs environnementaux qui déterminent la niche écologique des espèces — c'est-à-dire la position qu'elles occupent au sein du réseau trophique — par l'étude de leur comportement alimentaire permet ainsi de mieux comprendre comment les changements environnementaux impactent la distribution des espèces et le fonctionnement de l'écosystème.

Toutefois, les caractéristiques environnementales en milieu naturel varient à des échelles aussi bien spatiales que temporelles et l'abondance en ressources y est limitée (Charnov 1976). En milieu océanique, la variabilité des conditions océanographiques (salinité, température, courants, stratification des masses d'eau, etc.) influence tout particulièrement l'imprévisibilité et l'hétérogénéité de la distribution et de l'abondance des ressources. Celles-ci se distribuent dans le milieu marin en patchs ou groupes de taille variable, plutôt que d'être distribuées systématiquement de manière aléatoire dans le milieu (Fauchald *et al.* 2000 ; Stevick *et al.* 2002). La dynamique du milieu océanique et son influence sur les ressources entrainent donc une variation dans le temps et l'espace de l'utilisation des habitats par les espèces lors de leur recherche alimentaire. Ainsi, les mouvements liés à l'activité d'alimentation peuvent être perçus comme une adaptation des organismes à un environnement fragmenté et imprévisible à travers diverses échelles spatiales et temporelles (Stevick *et al.* 2002).

Selon les pressions exercées sur les individus – comme par exemple la condition corporelle, le stade de reproduction, la prédation, le besoin de retourner à un site central, le besoin de respirer à l'air libre, etc. – un compromis doit être trouvé entre le temps passé à chercher une ressource (incluant le temps de transit et d'exploration), la qualité de la ressource trouvée et le temps passé à l'exploiter. La durée optimale passée dans une aire d'alimentation (ou temps de

résidence optimal) est atteinte lorsque le taux net d'énergie lié à l'acquisition de la ressource dans cette aire devient égal au taux moyen attendu dans l'ensemble de l'habitat, selon le théorème de la valeur marginale (« *Marginal Value Theorem* », Fig. 10 ; Charnov 1976 ; Orians et Pearson 1979 ; Watanabe *et al.* 2014).

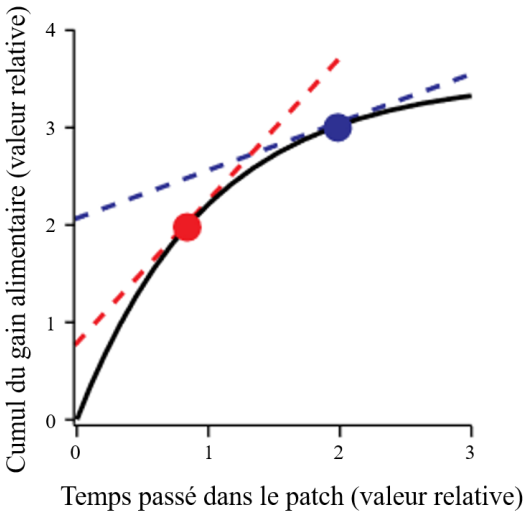


Figure 10 : représentation du théorème de la valeur marginale, dans le cas d'un patch unique où le gain d'énergie augmente avec le temps passé dans le patch (courbe noire) mais le taux d'augmentation se réduit à mesure que le patch s'épuise. Le temps de résidence optimal sera déterminé par la tangente à la courbe en fonction du temps de transit pour rejoindre le patch (court : pointillés rouges ; long : pointillés bleus). Un temps de transit plus long entraîne un temps de résidence optimal plus important dans le patch (point bleu vs point rouge) (modifiée de Watanabe *et al.* 2014).

Dans un milieu aussi dynamique et imprévisible que le milieu marin dans lequel s'exercent des pressions grandissantes par l'accroissement de l'activité humaine ou les changements climatiques, les organismes doivent donc maximiser leur chance de trouver les patchs et les exploiter avant de se déplacer à nouveau pour trouver d'autres aires favorables. La distribution de ces patchs en milieu marin étant difficilement connue *a priori*, les organismes effectuant leur activité de recherche alimentaire devront sans cesse ajuster leur comportement en fonction de leurs précédentes expériences et des indices physico-chimiques et biologiques présents dans le milieu les informant sur la présence ou non de ressources et de leur abondance (Weimerskirch 2007).

2.2 – Étude de l'activité alimentaire des prédateurs marins supérieurs

L'activité alimentaire constitue un lien entre tous les échelons de la chaîne trophique. Ainsi, une variation environnementale affectant les ressources, comme une redistribution verticale ou horizontale dans la colonne d'eau, une diminution de l'abondance ou de l'accessibilité, l'introduction d'une nouvelle espèce, peut avoir des conséquences sur les espèces de plus hauts niveaux trophiques qui les consomment (Boyd 1996 ; Trathan *et al.* 2007 ; Gladics *et al.* 2014).

La variabilité de la dynamique du milieu marin étant difficile à observer et échantillonner, l'étude du comportement alimentaire des prédateurs supérieurs en milieu océanique, comme les oiseaux ou mammifères marins, s'est très largement développée. Ces espèces sont effectivement plus facilement observables que les maillons inférieurs de la chaîne alimentaire. Les prédateurs supérieurs se nourrissent sur une large gamme d'échelons du réseau trophique. Situés en haut de la chaîne alimentaire, ils intègrent donc les variations qui peuvent se produire aux échelons inférieurs (Boyd et Murray 2001 ; Hindell *et al.* 2003 ; Piatt *et al.* 2007). Leur comportement alimentaire est particulièrement sensible aux variations dans l'environnement et leurs réponses sont très rapides. De plus, ces espèces longévives et capables d'effectuer des voyages sur de longues distances pour se nourrir permettent d'étudier sur de larges échelles temporelles et spatiales les changements se produisant dans leur milieu (Frederiksen *et al.* 2007 ; Hindell *et al.* 2020 ; Ropert-Coudert *et al.* 2020).

Par exemple, Bertrand *et al.* (2012) ont montré un changement très rapide dans le comportement alimentaire des fous variés (*Sula variegata*, Fig. 11*a*) au Pérou. En réponse à une déplétion en proies (anchois) au cours du temps due à une augmentation de l'effort de pêche, les oiseaux ont intensifié leur effort de recherche alimentaire en accroissant le nombre quotidien de voyages alimentaires en mer et les distances parcourues pour effectuer leurs plongées (Fig. 11*b*). Cette augmentation dans leur effort d'alimentation était significativement reliée à l'accroissement de la quantité d'anchois pêchée par les bateaux. Cette étude met en évidence la dimension spatiale et temporelle de la réponse d'une espèce de prédateurs marins face aux impacts d'une pression affectant localement leurs ressources.

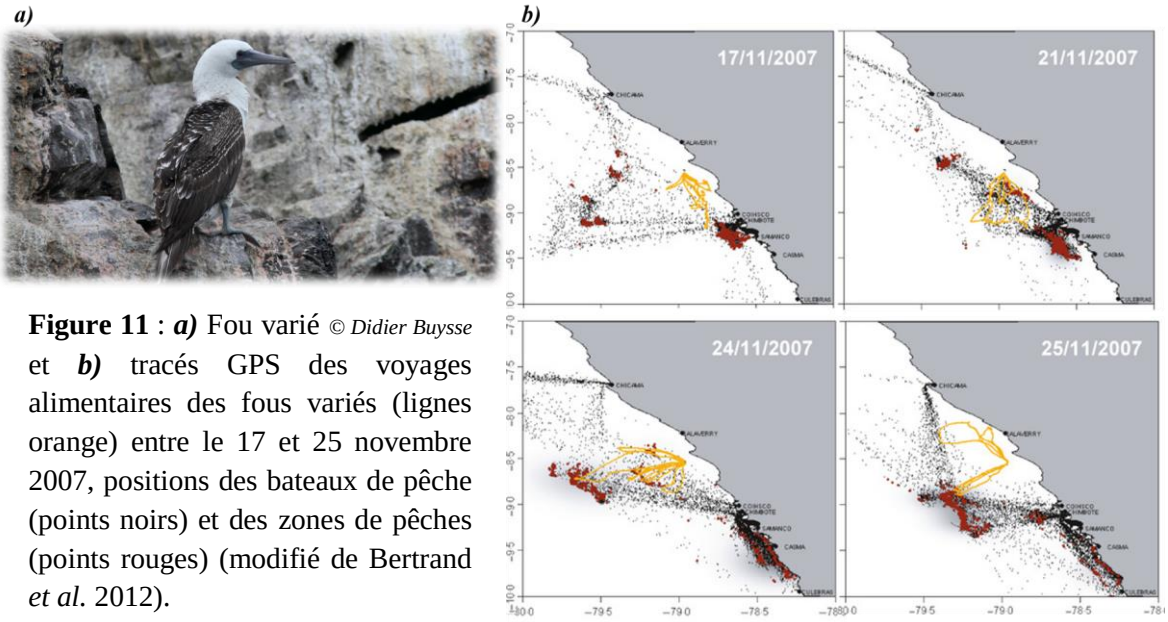


Figure 11 : ***a)*** Fou varié © *Didier Buysse* et ***b)*** tracés GPS des voyages alimentaires des fous variés (lignes orange) entre le 17 et 25 novembre 2007, positions des bateaux de pêche (points noirs) et des zones de pêches (points rouges) (modifié de Bertrand *et al.* 2012).

Lea *et al.* (2002) ont quant à eux mis en évidence un changement de régime alimentaire au cours du temps chez les otaries à fourrure antarctique (*Arctocephalus gazella*) autour des Îles subantarctiques Kerguelen. La variation interannuelle de proies consommées par cette espèce a permis d'une part d'appuyer l'hypothèse de l'impact des variations des conditions océanographiques autour de cette île sur la disponibilité en proies des otaries, et d'autre part de mettre en évidence les variations dans les gains d'énergie chez cette espèce de prédateurs en fonction des proies consommées.

Les variations environnementales entraînent des changements dans le comportement alimentaire des prédateurs marins supérieurs et la flexibilité adoptée ne suffit pas toujours à contrer les effets de ces variations. Des conditions défavorables forçant les individus à intensifier leur effort de recherche en augmentant la durée ou leur rayon d'exploration par exemple, peuvent avoir des conséquences sur la survie des individus ou de leur progéniture (Boyd 1996 ; Ronconi et Burger 2008 ; Bost *et al.* 2015 ; Dehnhard *et al.* 2016 ; Ropert-Coudert *et al.* 2018).

2.2.1 – Le cas des prédateurs à site central

Tous les prédateurs marins ne font pas face aux mêmes contraintes biologiques. Les prédateurs à respiration aérienne comme les oiseaux et mammifères marins doivent adapter leur comportement pour alterner efficacement entre le temps de plongée en apnée à la recherche de patchs à exploiter et le temps nécessaire à remonter et respirer en surface (Kooyman *et al.* 1983 ; Le Boeuf et Laws 1994 ; Jouma'a *et al.* 2016). De plus, certaines espèces dites à site central (« *Central place forager* ») effectuent leur activité de mue ou de reproduction à terre dans des colonies et leur activité d'alimentation en mer, autour de ce site central, puis migrent dans des zones plus lointaines en dehors de ces périodes (Frederiksen *et al.* 2012 ; Labrousse *et al.* 2017 ; Thiebot *et al.* 2019). Ces espèces sont donc contraintes pendant leur reproduction de limiter leur rayon de prospection alimentaire pour revenir régulièrement à leur site pour par exemple approvisionner en nourriture les jeunes après leur naissance. Leurs mouvements lors de l'activité alimentaire sont donc restreints en termes de temps et de distance par rapport à la colonie, ainsi que dans l'énergie allouée à la recherche de ressources (Orians et Pearson 1979).

Les prédateurs à site central sont généralement regroupés dans de larges colonies (Fig. 12*a*), induisant une forte compétition intraspécifique aussi bien pour l'accès aux sites de reproduction que pour les ressources autour de la colonie (Grémillet *et al.* 2004). En plus de devoir partager les aires d'alimentation avec leurs congénères, d'autres espèces peuvent

également exercer une pression de compétition pour la nourriture. Le développement des ressources en milieu marin est saisonnier et la saison de reproduction de la plupart des espèces de prédateurs à site central se déroule en parallèle du pic de production primaire et du développement de proies de plus hauts niveaux trophiques y faisant suite (Daan *et al.* 1988). Les besoins énergétiques des prédateurs lors de cette période sont très élevés, aussi bien pour les individus en mue — un processus très coûteux en énergie — que pour les reproducteurs forcés de faire un compromis entre leurs propres besoins énergétiques et ceux de leurs petits. La compétition intra- et interspécifique pour la ressource pour combler ces besoins entraîne ainsi une déplétion en proies autour des colonies tout au long de cette période critique pour la survie des prédateurs, suivant la théorie du halo de Ashmole (Ashmole 1963).

De telles contraintes dans un milieu aussi hétérogène que le milieu marin laissent à penser que les prédateurs à site central auront su développer des stratégies leur permettant d'acquérir des ressources efficacement. Bien que les mécanismes induisant l'adoption de ces stratégies restent assez méconnus, il a été observé qu'une population pouvait présenter une variété de stratégies alimentaires entre les individus la composant. Certains individus adoptent des stratégies alimentaires à caractère plutôt opportuniste, tandis que d'autre seraient plus spécialisés dans leur comportement ainsi que dans les ressources et habitats favorables d'alimentation, c'est-à-dire qu'ils utiliseraient un sous-ensemble des conditions disponibles dans le milieu pour se nourrir (Bolnick *et al.* 2003 ; Weimerskirch 2007 ; Patrick et Weimerskirch 2014 ; Ceia et Ramos 2015).

La spécialisation du comportement alimentaire peut être retrouvée à différents niveaux : dans les activités de recherche, de plongée, de déplacements, les habitats sélectionnés, la fidélité aux sites d'alimentation, la consistance dans le comportement, ainsi qu'au niveau des ressources exploitées. La spécialisation dans un comportement peut être le signal de contraintes liées à la biologie et l'écologie de l'espèce, comme par exemple la durée de voyage limitée par la nécessité de retourner rapidement au nid pour nourrir les poussins dans le cas d'oiseaux marins. La ségrégation spatiale des habitats et ressources exploitées dans la population — et par conséquent la variation de la niche écologique au sein d'une population par son partitionnement entre les individus — serait un mécanisme adaptatif permettant de limiter la compétition intraspécifique (Fig. 12*b* ; Bolnick *et al.* 2003 ; Araújo *et al.* 2011 ; Patrick *et al.* 2014 ; Patrick et Weimerskirch 2014).

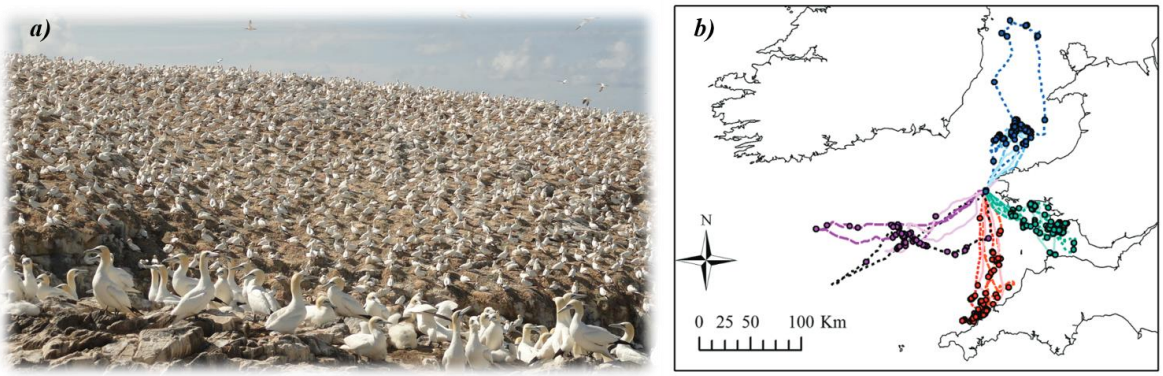


Figure 12 : ***a)*** colonie de fous de bassan (*Morus bassanus*) dans la réserve naturelle nationale de Grassholm (Pays de Galles, Royaume-Uni) © *Greg Morgan* et ***b)*** carte de tracés GPS collectés sur quatre fous de bassan équipés de GPS dans cette colonie. Les individus ont effectué plusieurs trajets alimentaires en mer. Cette carte représente la spécialisation des individus dans leurs aires d'alimentation, chacun retournant dans les mêmes zones d'un voyage à l'autre, mais chaque individu utilisant des zones séparées des congénères (tirée de Patrick *et al.* 2014).

Cependant, cette spécialisation implique une connaissance de l'environnement marin et de l'accès et la disponibilité en ressources. Nous avons vu précédemment que le milieu marin était soumis à de fortes variations par les conditions océanographiques et que la distribution des ressources était ainsi fortement variable, mais que la saisonnalité influait sur la production primaire et le développement des ressources. Les prédateurs marins à site central qui subissent des contraintes spatio-temporelles dans leur activité d'alimentation utilisent des indices d'origines biologiques ou physiques afin de localiser de la manière la plus optimale leurs ressources. Les informations issues des parents, de l'environnement social, ou encore des expériences précédentes peuvent leur permettre de maximiser leur chance de rencontre avec les patchs de proies (Weimerskirch *et al.* 2010 ; Thiebault *et al.* 2014).

Par ailleurs, si la prédictibilité des ressources à fine échelle spatiale et temporelle est peu connue, des structures océanographiques à plus large échelle — les structures à méso- ou sub-méso échelles — peuvent favoriser et informer l'apparition de ressources de manières locale et saisonnière. Par exemple, les upwellings remontant le long des pentes continentales ou des monts sous-marins induisent une remontée des nutriments des zones profondes et par conséquent favorisent le développement de production primaire en surface (Koubbi *et al.* 2011a ; Lacarra *et al.* 2011 ; Kavanaugh *et al.* 2015). Les tourbillons à méso-échelle correspondent également à des structures favorisant le mélange des masses d'eau et sont reconnues comme des oasis de productivité dans l'océan, favorisant les zones de nourrissages des prédateurs marins (Becker et Beissinger 2003 ; Cotté *et al.* 2007 ; Weimerskirch 2007 ; Bailleul *et al.* 2010).

Le comportement alimentaire des prédateurs marins supérieurs à site central informe de bien des manières sur le fonctionnement du système marin, en passant par la structuration des communautés, la distribution des ressources, les mécanismes comportementaux au sein des populations, mais également sur le milieu physique. Ces espèces jouent un rôle de bio-indicateurs de l'état de l'écosystème et des variations qui s'y produisent (Cairns 1987 ; Piatt *et al.* 2007 ; Durant *et al.* 2009 ; Boyd *et al.* 2017). Étudier leur activité alimentaire apporte de nombreux bénéfices, tant au niveau de la connaissance des espèces que pour la perspective de protection de ce milieu dynamique et fragile.

2.2.2 – Méthodes de collecte de données sur le comportement alimentaire des prédateurs marins supérieurs à site central

Les prédateurs marins supérieurs à site central sont d'excellents modèles d'études pour l'étude du fonctionnement du milieu marin, par leur biologie et les contraintes liées à leur écologie, mais également par leur facilité d'accès pour la collecte de données. Depuis maintenant de nombreuses années, les avancées technologiques ont permis d'augmenter la récolte de données de comportement sur les animaux en simultané des données environnementales (Rutz et Hays 2009).

Les méthodes de télémétrie et de bio-logging ont permis d'acquérir de nombreuses données sur les différents comportements des animaux dans leur milieu. Le principe de ces méthodes est d'utiliser des appareils électroniques déployés sur les animaux qui permettent d'enregistrer de nombreux paramètres (biologiques, physiologiques, comportementaux) grâce à divers capteurs. Les outils télémétriques correspondent à des équipements transmettant directement les données récoltées par ondes radio ou satellitaires, tandis que les outils de bio-logging collectent les données et les enregistrent dans une mémoire interne. Initialement, les appareils utilisés pour étudier le comportement des individus étaient majoritairement déployés sur de larges animaux tels que les baleines ou les pinnipèdes afin de limiter la gêne occasionnée par les appareils enregistreurs ayant une taille conséquente (Kooyman 2004 ; Block 2005 ; Davis 2008 ; Ropert-Coudert *et al.* 2012). Aujourd'hui les données collectées sont issues de déploiements effectués sur de nombreuses autres espèces et couvrent de plus longues périodes grâce à l'évolution technologique, l'augmentation des capacités de batteries et de mémoires et la miniaturisation. Le bio-logging s'est largement développé pour s'affranchir des potentiels problèmes de transmission de données rencontrés avec la télémétrie (Naito 2004 ; Ropert-Coudert et Wilson 2005 ; Ropert-Coudert *et al.* 2012). Dans le cadre du bio-logging qui

nécessite de récupérer les appareils enregistreurs pour avoir accès aux données, l'utilisation des prédateurs marins à site central est particulièrement pertinente sachant que les individus seront contraints de revenir plus ou moins régulièrement à leur point central.

Divers paramètres peuvent être mesurés par la multitude d'appareils aujourd'hui existant (Fig. 13). On peut citer parmi les appareils les plus classiques les balises GPS ou Argos qui collectent des données sur les déplacements horizontaux des espèces durant leurs voyages en mer en enregistrant les coordonnées longitudinale et latitudinale (Fig. 13*a*). Les outils nommés TDR (« *Time Depth Recorder* », enregistreurs de plongées) permettent quant à eux d'accéder aux mouvements verticaux des individus, en reconstituant les profondeurs fréquentées à partir de la pression enregistrée (Fig. 13*b* ; Mitani *et al.* 2003). D'autres capteurs de données environnementales peuvent être ajoutés, comme des capteurs de température, conductivité, salinité ou encore fluorescence (McMahon *et al.* 2020). Les accéléromètres quant à eux permettent de déterminer la posture et l'activité des individus au cours de leur voyage sur un axe trois-dimensions (Fig. 13*c* ; Yoda *et al.* 1999, 2001). Ces balises peuvent être déployées indépendamment les unes des autres, mais de récents développement ont permis de cumuler l'ensemble de ces capteurs sur des balises uniques, permettant ainsi l'enregistrement de tous ces paramètres simultanément (Guinet *et al.* 2014 ; Goulet *et al.* 2019).

Des données sur la prise alimentaire peuvent également être récoltées, par le déploiement de capteurs comme par exemple les sondes stomacales ou œsophagiennes qui permettent de quantifier le nombre de proies ingérées (Wilson *et al.* 1992 ; Ropert-Coudert *et al.* 2001a, 2012), ou les vidéos embarquées permettant d'observer les évènements de capture et d'identifier les proies consommées (Fig. 13*d* ; Watanabe et Takahashi 2013 ; Thiebot *et al.* 2016). D'autres méthodes comme la collecte de fèces ou de régurgitas permettent de déterminer directement les proies consommées par la récupération et l'identification des parties non-digérées, visuelle ou via des analyses ADN (Montevecchi *et al.* 1992 ; Jarman *et al.* 2013 ; McInnes *et al.* 2016). Les analyses d'isotopes stables effectuées sur des tissus biologiques (sang, plumes, griffes par exemple) permettent de déterminer le régime alimentaire des espèces : les ratios isotopiques d'azote ($^{15}N/^{14}N$) et de carbone ($^{13}C/^{12}C$) reflètent respectivement le niveau trophique du prédateur et des proies consommées et l'habitat dans lequel le prédateur s'est alimenté (Pierce *et al.* 1991 ; Cherel *et al.* 1993 ; Cherel et Hobson 2007 ; Newland *et al.* 2011).

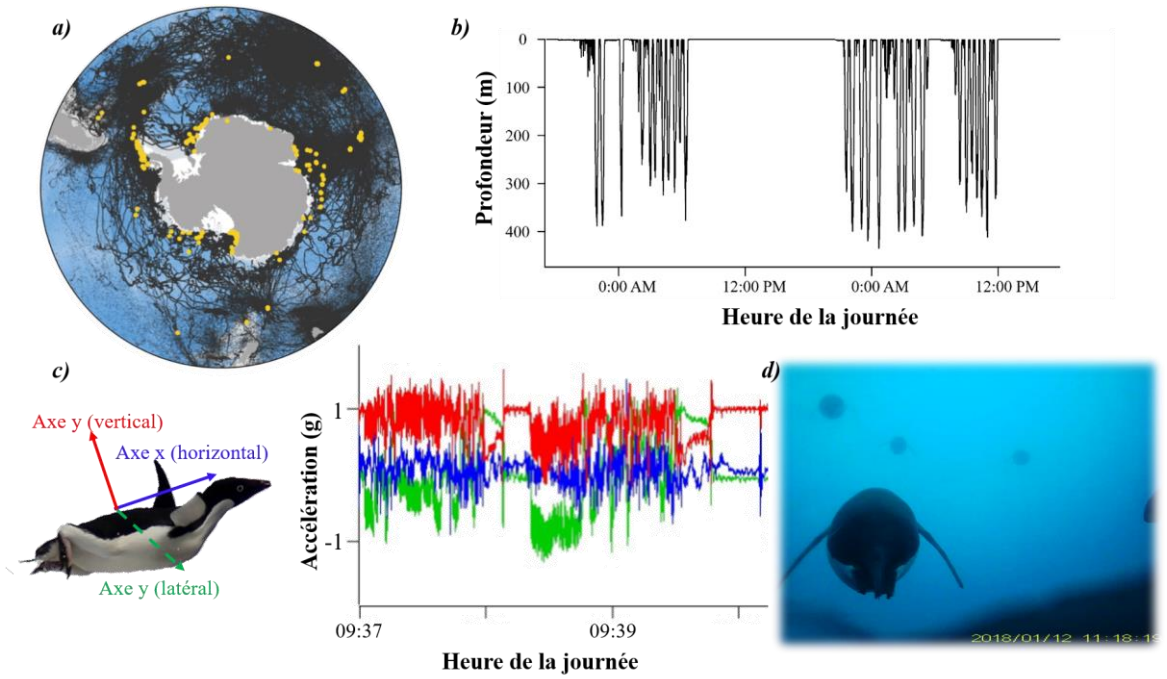


Figure 13 : exemple de données récoltées par des appareils enregistreurs : ***a)*** tracés GPS de 17 espèces de prédateurs (tirée de Hindell *et al.* 2020), ***b)*** profil de plongée d'un phoque de Weddell *Leptonychotes weddellii* (issu de Mitani *et al.* 2003), ***c)*** profil d'accélération selon les trois axes chez un manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* et ***d)*** image issue d'une caméra déployée sur un manchot Adélie (***c*** et ***d*** : IPEV prog. 1901, données non publiées).

Ces approches méthodologiques permettent de récolter avec une fréquence élevée de larges jeux de données concernant le comportement en mer des prédateurs marins, sur de larges échelles spatiales et temporelles et accroissent la compréhension des stratégies alimentaires des individus en fonction des conditions environnementales rencontrées. Toutes ces méthodes sont d'une extrême nécessité pour évaluer l'impact des changements environnementaux sur des écosystèmes lointains et difficiles d'accès, grâce à l'utilisation des prédateurs marins supérieurs comme échantillonneurs du milieu marin et comme sentinelles des variations s'y produisant.

3. Les milieux polaires : cas de l'Antarctique dans l'Océan Austral

L'Océan Austral, situé dans l'hémisphère Sud et centré autour du continent Antarctique, a connu des variations récentes dans les températures de ses eaux intermédiaires (Gille 2002). Comme pour l'Arctique, les modèles climatiques projettent une diminution drastique l'étendue de glace de mer autour du continent blanc d'ici la fin du siècle (Collins *et al.* 2013 ; Comiso *et al.* 2017). Toutefois, et de manière contre-intuitive, cette étendue a montré une augmentation jusqu'à récemment (Massom et Stammerjohn 2010 ; Parkinson et Cavalieri 2012), bien que les tendances diffèrent entre les régions Antarctiques. Les écosystèmes polaires et leur

fonctionnement, largement dépendants de la glace, sont ainsi tributaires des effets du réchauffement climatique (Hartmann *et al.* 2013 ; Vaughan *et al.* 2013). Il est donc urgent de comprendre leurs impacts sur les communautés polaires afin de préserver au mieux cet écosystème fragile et indispensable.

3.1 – Masses d'eau et courants

L'Océan Austral, grâce aux propriétés des masses d'eau et courants qui le caractérisent, participe activement à la régulation du climat mondial (Bindoff *et al.* 2000) et offre une très vaste diversité biologique grâce à une forte productivité (Rintoul et Garabato 2013 ; Sallée 2018). Il est délimité par le Front Subtropical (autour de 40°S de latitude ; Fig. 14 ; Deppeler et Davidson 2017). L'Océan Austral est caractérisé par la présence du Courant Circumpolaire Antarctique (ACC, « *Antarctic Circumpolar Current* »). Ce courant, sans barrière continentale, circule d'Ouest en Est et est le plus puissant de l'océan mondial. Il permet simultanément de faire le lien avec les autres océans du globe et d'isoler le système polaire Antarctique (Rintoul *et al.* 2001 ; Martinson 2012). L'ACC s'étend entre le Front Subtropical au Nord et le Front Circumpolaire Antarctique Sud (Fig. 14) au Sud, mais la majorité des eaux transportées par l'ACC se localisent entre deux fronts intermédiaires : le Front Subantarctique et le Front Polaire.

Entre ces différents fronts se distribuent quatre masses d'eau : les eaux subtropicales tièdes et salées sont séparées par le Front Subtropicale des eaux subantarctiques de surface plus fraîches s'étendant jusqu'au Front Subantarctique. Les eaux comprises entre le Front Subantarctique et Front Polaire correspondent aux eaux frontales polaires et font la transition vers les eaux Antarctiques de surface très froides et moins salées (Orsi *et al.* 1995).

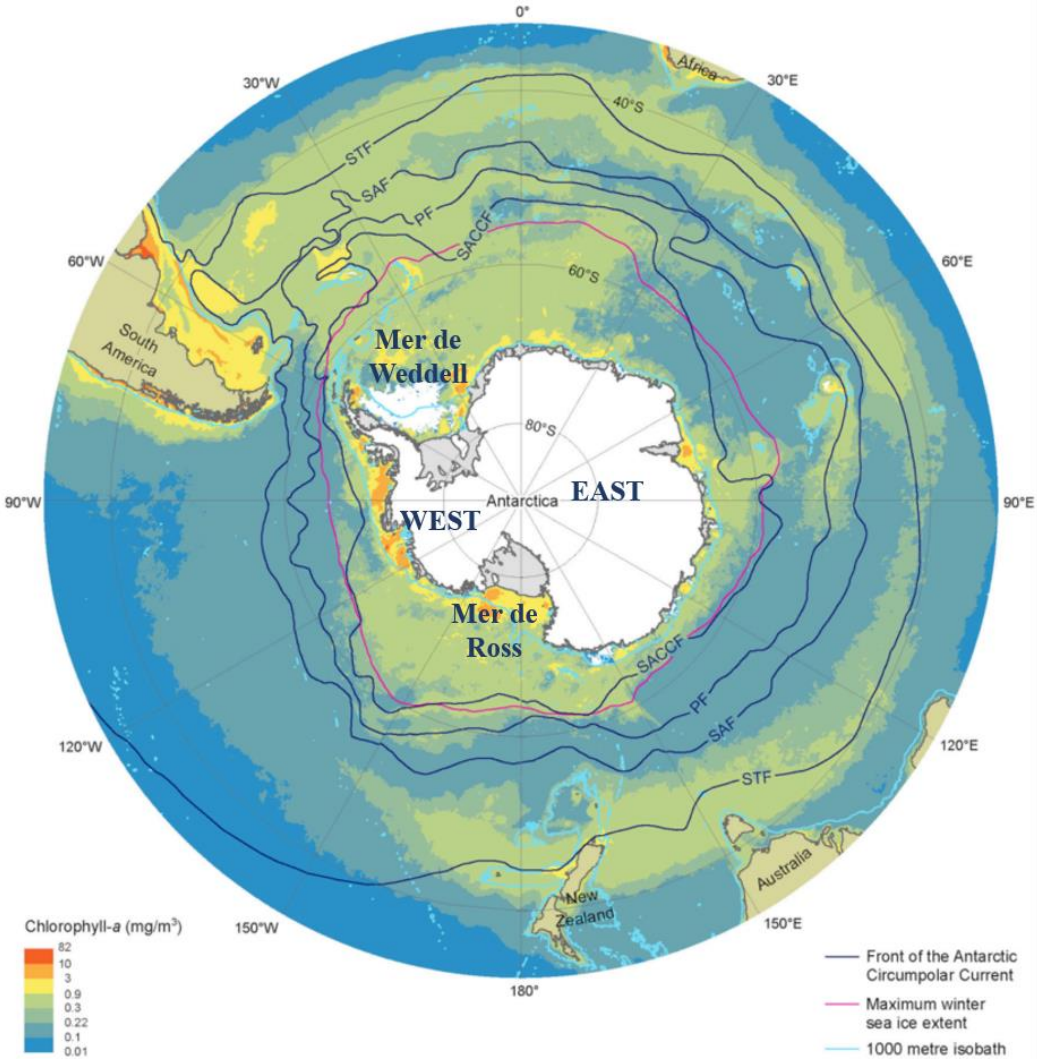


Figure 14 : carte représentant les fronts de l'Océan Austral autour de l'Antarctique (STF = Front Subtropical ; SAF = Front Subantarctique ; PF = Front Polaire ; SACCF = Front Circumpolaire Antarctique Sud) et l'extension de glace dans l'Océan Austral (ligne rose = extension maximale hivernale de la glace de mer) sur fond de concentrations estivale de chlorophylle *a*. Les lignes bleu clair représentent l'isobathe 1000 m (modifiée de Deppeler et Davidson 2017).

La région du plateau et du talus continental autour de l'Antarctique est également associée à une distribution verticale des masses d'eau avec des caractéristiques physico-chimique différentes et une circulation contribuant à une forte productivité (Fig. 15). La remontée de masses d'eau profondes par upwelling le long du talus continental Antarctique et l'enfoncement des eaux de surface en profondeur assurent la remontée des nutriments des zones profondes. Ce phénomène, couplé à la dynamique saisonnière de la glace de mer s'étendant jusqu'à la pente continentale, induit une forte production primaire et par conséquent le développement d'une riche chaîne trophique (Fig. 15 ; Williams *et al.* 2008 ; Koubbi *et al.* 2011a ; Rintoul et Garabato 2013).

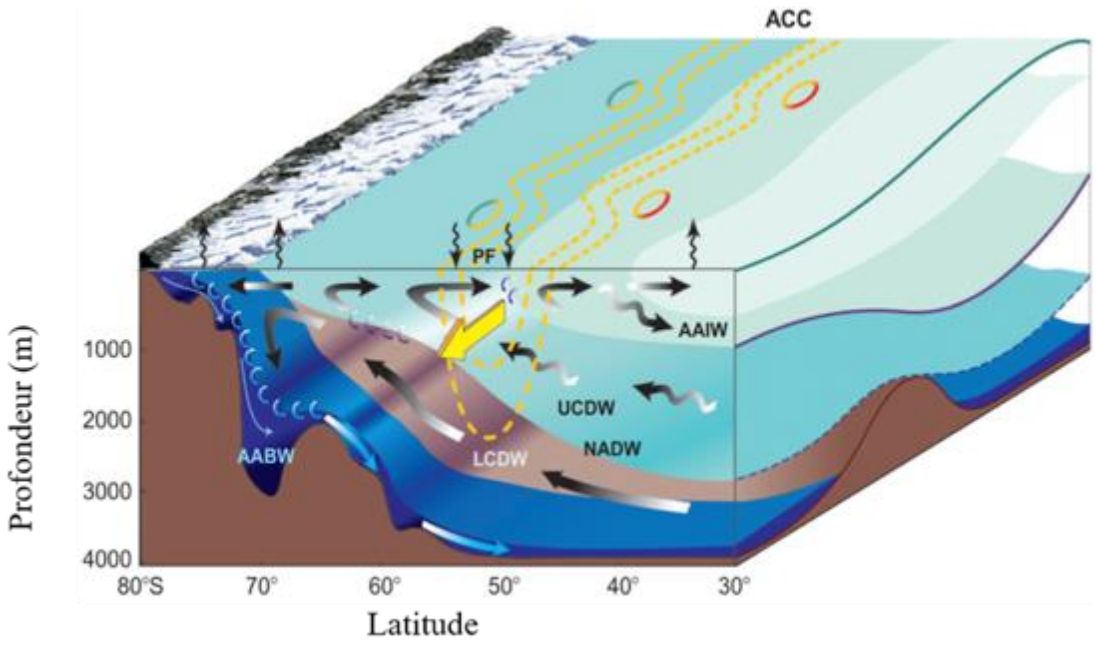


Figure 15 : vue schématique de la circulation des masses d'eau dans l'Océan Austral. Les différentes couches d'eau sont représentées dans différentes couleur. **AAIW** : Antarctic Intermediate Water ; **NADW** : North Atlantic Deep Water ; **UCDW** : Upper Circumpolar Deep Water ; **LCDW** : Lower Circumpolar Deep Water ; **AABW** : Antarctic Bottom Water (tirée de Rintoul et Garabato 2013). La flèche et les lignes pointillées jaunes représentent le flux vers l'Est de l'ACC. Le sens de circulation des masses d'eau est représenté par les flèche larges noires et blanches, avec les flèches ondulées correspondant au transport par tourbillons. Les flèches fines noires et ondulées entre la surface et l'air correspondent aux échanges de flottabilité (une flèche vers le haut signifie une perte de flottabilité par l'océan). Les flèches bleu clair correspondent au mélange diapycnal (*i.e.* les mélanges entre les différentes couches de densité).

Il existe des différences régionales dans la circulation des masses d'eau le long du plateau continental autour de l'Antarctique. Par exemple, la région de l'Antarctique de l'Est présente peu de variabilité géographique et est majoritairement influencée par le Courant Circumpolaire. À l'inverse, des zones plus découpées comme les mers de Ross ou de Weddell (Fig. 14) favorisent la formation de larges gyres océaniques induites par les régimes de vents et de courants (Nicol *et al.* 2000 ; Rintoul *et al.* 2001). Les circulations des masses d'eau ont une importance considérable dans la dynamique de la glace de mer — comme son extension annuelle — et, par conséquent, dans la productivité de l'écosystème, et vice-versa.

3.2 – La glace de mer autour de l'Antarctique : processus physiques

La glace de mer représente un facteur clé dans la circulation océanique mondiale. La formation en surface de glace de mer influence de manière saisonnière les échanges entre l'océan et l'atmosphère (Massom et Stammerjohn 2010). La formation saisonnière de glace induit un rejet de saumure (« *brine rejection* ») qui, couplé à l'apport en eau douce issu de la fonte de la glace dans le milieu, sont des facteurs majeurs dans la formation d'eaux douces de surface et des eaux antarctiques profondes (AABW) froides et denses enrichies en oxygène (Fig. 15). Ces masses d'eau sont d'une importance capitale pour la circulation océanique thermohaline mondiale ayant un rôle de tapis roulant (« *the conveyor belt* » ; Wunsch 2002 ; Iudicone *et al.* 2008). L'extension de glace, mais aussi sa concentration, sa persistance dans le temps, son épaisseur, sa dynamique vont influencer ces processus. Ce phénomène met en évidence le rôle crucial joué par la glace de mer dans la régulation du climat à l'échelle planétaire.

La dynamique de la glace de mer est extrêmement variable d'une année sur l'autre mais aussi au sein d'une même année. Sa couverture recouvre en moyenne entre 3-4 millions de km² en février (fin de l'été austral) jusqu'à 19 millions de km² en septembre (fin de l'hiver austral) avec des variations régionales très marquées (Fig. 16 ; Comiso et Nishio 2008 ; Massom et Stammerjohn 2010).

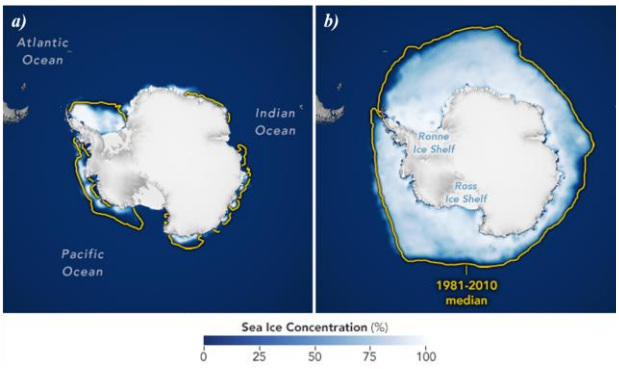


Figure 16 : Variation de concentrations et d'extension de glace de mer autour de l'Antarctique entre ***a)*** février et ***b)*** septembre en 2018, avec l'extension médiane pour les mois concernés calculée entre 1981 et 2010 représentée par la ligne jaune (NASA, https://earthobservatory.nasa.gov/world-of-change/sea-ice-antarctic).

La glace de mer est caractérisée par plusieurs types ou structures de glace selon les paramètres de concentration, épaisseur ou extension de celle-ci (Fig. 17), qui se succèdent en s'éloignant du continent :

- Une zone de glace très compacte et persistante en région côtière (« *fast ice* »), dans laquelle se forment de manière récurrente des zones à faible concentration de glace : *i*) les polynies, larges, persistantes dans le temps et souvent retrouvées aux mêmes endroits (détaillé plus bas ; *voir 3.3.3*), et *ii*) des fissures (« *flaw leads* ») généralement plus allongées le long de la glace compacte et moins persistantes que les polynies ;

- La zone intérieure de la banquise (« *inner pack ice* ») composée de larges fragments de banquise dérivant et séparés par des fissures :
- La zone marginale de glace (« *Marginal Ice Zone* », MIZ), extrêmement dynamique spatialement et temporellement, caractérisée par des conditions diffuses de glace et de petits fragments de banquise dérivant avec les courants, les vents et les vagues. Cette zone de glace diffuse peut s'étendre sur des centaines de kilomètres et est délimitée au nord par la lisière de glace (« *ice edge* »).

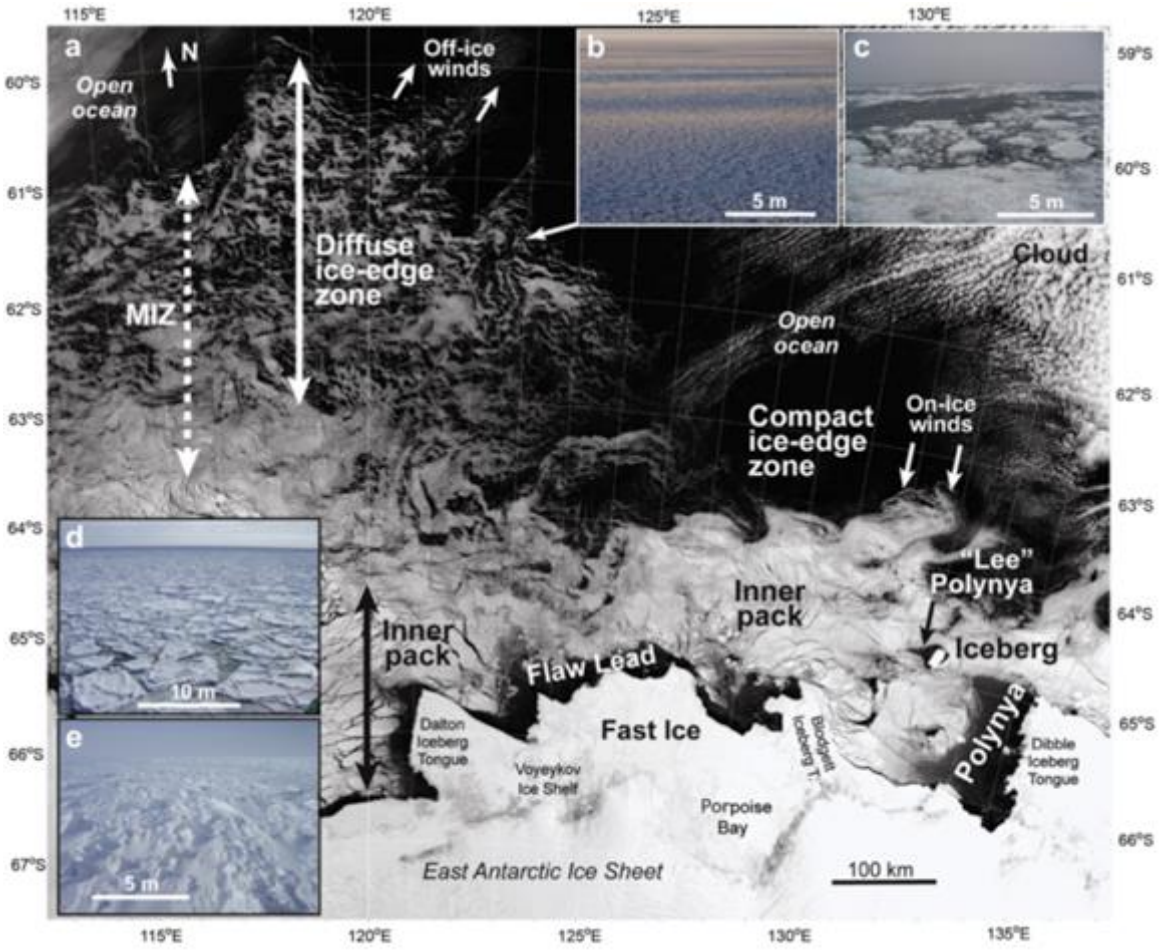


Figure 17 : illustration des différents types de glace retrouvés en Antarctique de l'Est (issue de Massom et Stammerjohn 2010). ***a)*** Images issues du satellite de la NASA Terra MODIS (résolution 250 m) ; ***b)*** formation de « pancake » dans la zone de glace marginale (MIZ) ; ***c)*** glace grossière et fragments proches de la lisière de glace (« ice edge ») ; ***d)*** glace jeune fine recouverte de neige avec des fragments dans la zone de glace diffuse du pack ; ***e)*** glace épaisse déformée recouverte d'une épaisse couche de neige dans la zone de banquise.

On distingue deux types de polynies (Smith *et al.* 1990). Les polynies dites à chaleur latente (« *latent heat polynya* ») sont principalement retrouvées proches de la côte et sont formées et

maintenues par le forçage des vents catabatiques (*voir Matériel et Méthodes partie 2*) et/ou par les courants. Les remontées par upwelling d'eaux plus chaudes peuvent également permettre de maintenir ces structures. D'autres polynies peuvent s'ouvrir plus loin de la côte : les polynies à chaleur sensible (« *sensible heat polynya* »). Celles-ci sont induites dans des régions où la quantité de chaleur de surface empêche la formation de glace, par exemple dans des zones d'upwelling ou d'intenses mélanges verticaux. Les polynies à chaleur latente correspondent généralement à des zones de production de glace très dynamiques, contrairement aux polynies à chaleur sensible où la formation de glace est plus limitée (Smith *et al.* 1990 ; Massom *et al.* 1998 ; Morales Maqueda *et al.* 2004 ; Massom et Stammerjohn 2010). Les *flaw leads* quant à eux s'ouvrent au niveau de la zone de pack-ice et trouvent leur origine dans les divergences de dérive du pack (Smith *et al.* 1990). Ils se forment principalement dans des zones où les conditions d'englacement sont assez faibles (glace fine, peu concentrée).

La glace de mer et ses différentes composantes représentent des structures d'une importance considérable dans les mécanismes physiques de l'Océan Austral, mais également dans le fonctionnement de l'écosystème polaire. En effet, elles favorisent le développement et l'abondance de ressources, faisant de l'Antarctique un écosystème d'une grande richesse biologique.

3.3 – La glace de mer : support de la biodiversité antarctique

Les processus physico-chimiques menant à la formation de glace de mer et participant à sa dynamique permettent aussi à celle-ci de capter en surface et d'emprisonner dans son épaisseur des nutriments dissous tels que les nitrates, phosphates, silicates, des éléments trace comme le fer ou encore de la matière organique (Massom et Stammerjohn 2010).

Tous ces éléments sont directement disponibles pour les communautés de microorganismes présents à la surface ou dans la glace, comme des organismes autotrophes, des bactéries et des protistes hétérotrophes. La glace de mer sert ainsi de substrat à ces communautés (Fig. 18) à la base de la chaîne alimentaire (Deppeler et Davidson 2017). Les diatomées (*Bacillariphyceae*) sont les micro-algues les plus représentées au niveau de la glace de mer aux pôles (Koubbi *et al.* 2011a ; Arrigo 2014). Ce taxon a l'avantage de pouvoir se développer dans des conditions de faible luminosité comme celles offertes autour de l'Antarctique sous la couverture de glace. Leur développement constitue un stock de nourriture disponible durant l'hiver lorsque les ressources sont limitées, pour les espèces de zooplanctons brouteurs comme les crustacés ou

les juvéniles de krill produits au printemps et se développant pendant l'hiver, bien que les larves semblent favoriser des zones de glace plus diffuses (Quetin et Ross 2009 ; Meyer *et al.* 2017).

Une présence accrue et une haute pression de broutage des diatomées par les copépodes et salpes sur les communautés microbiennes indiquent un milieu pauvre en fer entraînant une accumulation de diatomées fortement siliciées, engendrant la pompe à silice. À l'inverse, en

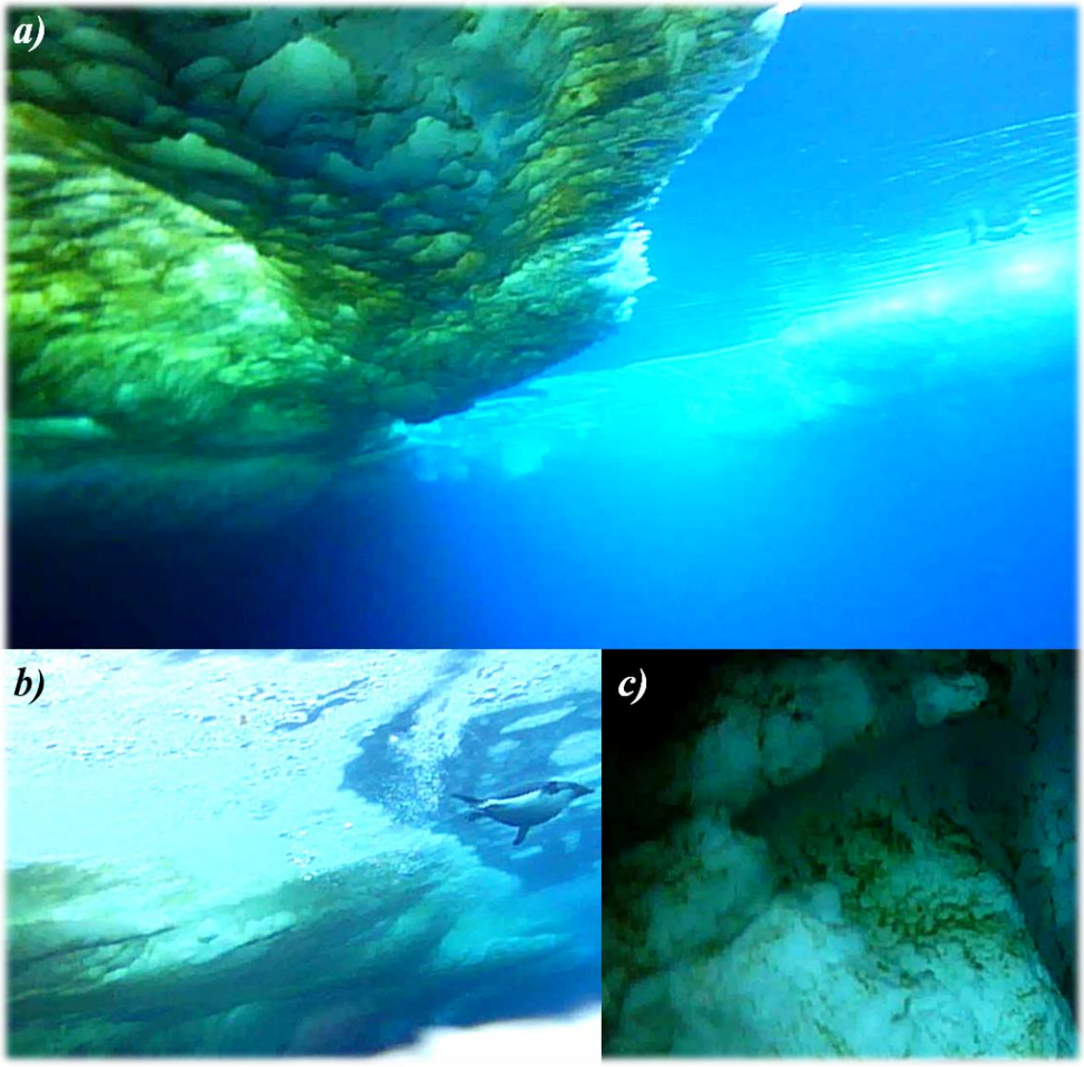


Figure 18 : Images capturées par vidéos déployées sur un manchot Adélie en janvier 2018 (IPEV prog. 1091), illustrant ***a)***, ***b)***, ***c)*** les algues attachées sous la glace et ***b)*** la présence d'un manchot Adélie à la recherche de proies se développant sous la glace.

présence d'une quantité suffisante de fer, le taux de croissance élevé des diatomées faiblement siliciées et de microalgues du genre *Phaeocystis* contribue à l'apparition de bloom phytoplanctonique à l'origine de la « chaîne alimentaire des géants » (« *Food chain of giants* »), composée de la succession diatomées-krill-baleines favorisant le rôle de pompe à carbone du milieu (Smetacek *et al.* 2004 ; Smetacek et Nicol 2005).

Au printemps, lorsque la glace de mer fond, les nutriments deviennent disponibles pour les communautés pélagiques. Cette accumulation de nutriments s'ajoute à la stratification de la colonne d'eau — générée par la fonte de la glace de mer — qui permet de retenir le phytoplancton en surface. Ces phénomènes, accompagnés de l'augmentation de l'ensoleillement, favorisent alors le développement de la production primaire et de larges blooms phytoplanctoniques (Fig. 18), attirant ainsi des consommateurs de niveaux trophiques supérieurs (Garrison 1991 ; Lizotte 2001 ; Nicol 2006 ; Massom et Stammerjohn 2010 ; Arrigo 2014). Le zooplancton permet de faire le lien entre les producteurs primaires et les prédateurs de plus hauts niveaux trophiques. Cependant, ce lien n'est pas assuré par les mêmes communautés zooplanctoniques selon si l'on se situe sur le plateau ou au niveau de la pente continentale.

3.3.1 – Communautés retrouvées sur le plateau continental

Sur le plateau, dans des eaux peu profondes (jusqu'à environ 350 m), le lien entre producteurs primaires et prédateurs se fait via le krill des glaces (ou de cristal, *Euphausia crystallorophias*) généralement considéré comme un indicateur des zones d'eaux froides du plateau continental (Sala *et al.* 2002 ; Ducklow *et al.* 2007). Le régime alimentaire de la calandre antarctique (*Pleuragramma antarctica*) — espèce de la famille des *Nototheniidae*, la plus représentée parmi les poissons pélagiques en zone néritique — en est principalement composé (Ainley *et al.* 2006 ; Ducklow *et al.* 2007 ; Koubbi *et al.* 2011a, b). Le krill des glaces peut être également consommé par des méso- ou top-prédateurs comme le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) ou les baleines de Minke (*Balaenoptera bonaerensis* ; Ainley *et al.* 2006). Il a été montré qu'à la fin de l'été et au début de l'automne austral, la calandre antarctique pouvait adopter une stratégie de cannibalisme sur ses propres larves (Eastman 1985). Cette stratégie viserait à assurer la survie adulte suite à une déplétion en krill des glaces lorsque celui-ci est consommé abondamment par les prédateurs de niveaux trophiques supérieurs. La calandre antarctique est elle aussi consommée par de nombreuses espèces, comprenant d'autres espèces de poissons pélagiques présents sur le plateau (comme la légine Antarctique *Dissostichus mawsoni*), des oiseaux volants ou plongeurs (les pétrels des neiges *Pagodroma nivea*, les labbes de McCormick *Catharacta maccormicki*, les manchots empereurs *Aptenodytes forsteri*, les manchots Adélie,…), ou des mammifères marins (baleines de Minke, orques, phoques de Weddell, etc. ; Ainley *et al.* 2006 ; Smith *et al.* 2007 ; Koubbi *et al.* 2011a, b).

3.3.2 – Communautés du talus continental

L'assemblage de communautés méso-zooplanctoniques retrouvé au niveau du talus continental — qui sépare les eaux néritiques des eaux océaniques — est dominé par le krill antarctique (*Euphausia superba*) dont le cycle de vie est largement dépendant de la dynamique saisonnière de la glace (Atkinson *et al.* 2004 ; Nicol 2006 ; Koubbi *et al.* 2011a ; Flores *et al.* 2012a, b). Le krill antarctique ne présente pas la même distribution verticale et horizontale que le krill des glaces. En effet, il montre une plus grande variabilité en fonction des conditions de glace saisonnières ainsi qu'en fonction de ses stades de vie. Sa distribution au printemps est également étroitement liée aux conditions de glace hivernales (Nicol 2006).

Au début du printemps, les individus au stade post-larvaire se trouvent sous la couche de la zone marginale de glace, alors qu'ils migrent vers la bordure de glace et l'océan ouvert à l'été et l'automne, pour finalement être à nouveau abondant sous la glace au cours de l'hiver. À l'inverse, les stades larvaires restent sous la glace pendant l'été et l'automne. À cette période, les communautés de microorganismes ne sont pas assez développées sous la couche de glace largement réduite ou toute nouvellement formée pour subvenir aux besoins des adultes, d'où leur déplacement vers l'océan, tandis que les jeunes au stade larvaire ne peuvent entreprendre de tels mouvements et restent donc sous la jeune couche de glace (Quetin et Ross 2009 ; Flores *et al.* 2012b). Cette dépendance des stades de vie en fonction de l'état de la glace de mer influe donc sur la distribution du krill antarctique généralement retrouvé abondamment à la lisière de la glace de mer. En plus du krill antarctique, le talus continental se compose d'espèces de poissons méso- et bathypélagiques, et principalement de myctophidés comme le poisson lanterne (*Electrona antarctica*), important prédateur du krill antarctique, ou encore des mollusques comme les calamars. Comme pour le krill des glaces, de nombreux prédateurs supérieurs dépendent de la dynamique du krill antarctique qu'ils consomment directement ou dont leurs propres proies dépendent.

3.3.3 – Les polynies : un habitat riche en avantages

Les polynies, comme évoqué précédemment, sont des zones à faible concentration de glace. On distingue les polynies à chaleur latente de celles à chaleur sensible du fait de leur localisation (plus ou moins côtières selon les processus qui les génèrent), mais également par la dynamique de formation de glace à leur surface. Les polynies étant des structures d'eau

ouvertes dans l'extension de glace, elles sont considérées comme des processus hivernaux persistant jusqu'à l'été avant la récession de la glace.

Elles sont d'une importance écologique élevée en termes de prévisibilité des ressources qu'elles offrent. Ce sont les premières surfaces d'eau ouvertes dans l'extension de banquise à être exposées à l'ensoleillement au début du printemps. Cette caractéristique permet aux blooms phytoplanctoniques de se développer très tôt dans la saison, particulièrement dans les zones de glace marginales des polynies à chaleur latente. La formation incessante d'une glace fine à la surface de ce type de polynies favorise une intense productivité dans la couche d'eau de surface et permet le développement de microalgues sur leurs bordures de glace diffuse (Smith *et al.* 1990 ; Massom *et al.* 1998 ; Arrigo et Van Dijken 2003 ; Karnovsky *et al.* 2007). Ces structures sont souvent comparées à des « oasis » naturelles car elles concentrent une forte activité biologique permettant la mise en place de l'ensemble de la chaîne trophique. La persistance de la productivité dans ces zones, même après la saison d'été, permet à des organismes de tous niveaux trophiques de bénéficier des ressources disponibles dans ces structures lorsque l'abondance en ressources devient limitée ailleurs (Arrigo et Van Dijken 2003 ; Karnovsky *et al.* 2007 ; Labrousse *et al.* 2018).

Outre les avantages en termes de ressources que les polynies proposent, ces structures présentent une grande importance pour les espèces de hauts niveaux trophiques. Par exemple, les prédateurs à respiration aérienne peuvent tirer profit de ces ouvertures comme accès à l'air libre lors d'hivers présentant une importante extension de la couverture de glace (Karnovsky *et al.* 2007 ; Ainley *et al.* 2017 ; Labrousse *et al.* 2018). Aussi, de nombreuses colonies de prédateurs comme les manchots Adélie ou les manchots empereurs sont retrouvées à proximité de polynies s'ouvrant de manière récurrentes, fournissant un accès rapide à l'eau libre et pouvant être utilisées comme zones de transit (Clarke *et al.* 2006 ; Kato *et al.* 2009).

3.4 – Impacts des variations environnementales sur les prédateurs marins supérieurs à site central en Antarctique et mesures de protection

Les communautés retrouvées au niveau du plateau continental ou du talus regroupent de nombreuses espèces de prédateurs marins supérieurs, plus ou moins dépendantes de la glace de mer pour leur activité alimentaire, de reproduction ou encore pour le repos. Les espèces de prédateurs sont subdivisées en trois catégories (Ainley *et al.* 2003b, 2017):

- Les espèces dépendantes de la glace (« *sea ice obligate* ») : les individus se servent de la glace comme reposoir, comme plateforme de reproduction (par exemple les phoques de Weddell Fig. 19*a*, ou les manchots empereurs Fig. 19*b*), comme refuge contre les prédateurs ou pour leur activité d'alimentation (Fig. 19) ;
- Les espèces intermédiaires (« *sea ice tolerant* ») : ces espèces ne dépendent pas de la glace pour leurs différentes activités mais ont développé des aptitudes (morphologiques, comportementales) pour exploiter ce milieu (comme les manchots royaux *Aptenodytes patagonicus*, à jugulaire *Pygoscelis antarcticus* ou les damiers du Cap *Daption capense*) ;
- Les espèces non-dépendantes (« *sea ice avoiding* ») : elles sont retrouvées au niveau de l'océan ouvert ou du pack mais évitent les zones englacées qui représentent des barrières pour elles (comme par exemple les gorfous macaronis *Eudyptes chrysolophus*, les océanites de Wilson *Oceanites oceanicus* ou le labbe de McCormick).

Plusieurs des espèces prédatrices en Antarctique sont des prédateurs à site central : c'est le cas notamment d'oiseaux volants (pétrels des neiges, damiers du Cap, pétrels géants *Macronectes giganteus*, labbes de McCormick par exemple), plongeurs (manchots empereurs, manchots Adélie, manchots à jugulaire, manchots papous *Pygoscelis papua*, etc.) ou de mammifères marins (phoques de Weddell, phoques crabiers *Lobodon carcinophaga* par exemple). Même si ces espèces ne sont pas toutes considérées comme dépendantes de la glace de mer, elles sont néanmoins contraintes par la saisonnalité des conditions environnementales.

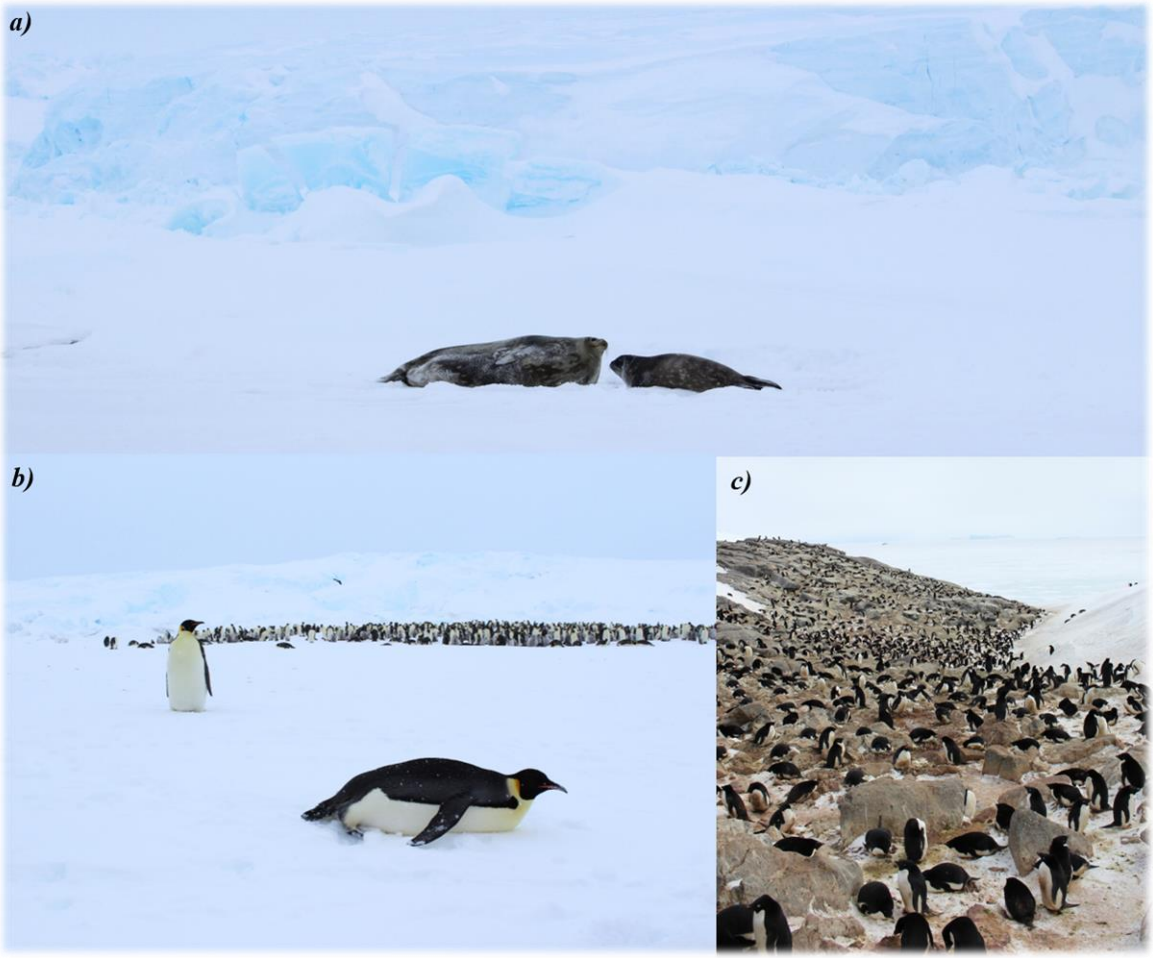


Figure 19 : illustration de prédateurs marins à site central en Antarctique : ***a)*** phoque de Weddell adulte avec son petit. Les combinaisons adulte-veau sont retrouvées pendant la période de reproduction sur la banquise, à proximité de trous d'eau pour que l'adulte puisse accéder à l'eau pour se nourrir ; ***b)*** colonie de manchots empereurs durant la période d'élevage des poussins. Les manchots empereurs se réunissent en large colonie (en arrière-plan) et effectuent leur activité de reproduction sur la banquise ; ***c)*** colonie de manchots Adélie à terre en face de la banquise. © *Candice Michelot*

A l'exception du manchot empereur qui se reproduit durant l'hiver austral, ces espèces viennent toutes à terre durant l'été pour leurs activités de reproduction et d'alimentation en mer. Leur cycle biologique est étroitement lié à la dynamique de la glace et au fonctionnement de l'écosystème associé. Ils ont besoin de la glace à différents niveaux : pour l'utiliser comme plateforme pour leur reproduction ou leur mue, pour le développement de leurs ressources alimentaires (comme le krill ou les poissons le consommant), mais ont cependant besoin d'accéder à l'eau libre pour pouvoir rejoindre les habitats propices à leur alimentation.

Ainsi, un équilibre est nécessaire dans la dynamique de la glace de mer et les variations de celle-ci peuvent avoir de lourdes conséquences sur la survie ou la reproduction des prédateurs marins à site central en Antarctique (Trathan *et al.* 2007 ; Massom et Stammerjohn 2010 ; Flores

et al. 2012a ; Reiss *et al.* 2017). Au cours des 30 dernières années, le continent Antarctique a montré d'importantes variations dans la dynamique de la glace avec des tendances régionales contrastées et des impacts sur les écosystèmes. Par exemple, la Péninsule Antarctique a connu une augmentation des températures hivernales de 6°C depuis 1950, 87 % des glaciers marins ont disparu, la durée des hivers glaciaires a été réduite d'une trentaine de jours tandis que l'extension de la glace de mer a connu une diminution de près de 7 % dans le dernier siècle (Stammerjohn *et al.* 2008a, 2012 ; Turner *et al.* 2013). Cette diminution dans l'étendue de glace a eu pour conséquences un déclin de l'abondance du krill (lié à un manque d'habitat pour se développer mais aussi à une augmentation des pêcheries dans cette région), une redistribution des habitats et un changement des ressources utilisées pour l'alimentation de phoques se nourrissant généralement dans le pack (Huang *et al.* 2011 ; Forcada *et al.* 2012). En parallèle, la population de manchots à jugulaire a connu un déclin de 36 % entre 1991 et 2008 au niveau des Îles de la Déception de l'archipel des Îles Shetland du Sud (Barbosa *et al.* 2012). Ce déclin serait également lié à la diminution de la couverture de glace pendant l'hiver, entraînant une diminution dans le stock de krill disponible utilisé par les manchots.

A l'inverse, d'autres régions, comme les mers de Weddell ou de Ross, ou encore la région de l'Antarctique de l'Est, ont connu une augmentation de l'extension de glace de mer annuelle ayant des répercussions sur les espèces de prédateurs (Fraser *et al.* 2012 ; Parkinson et Cavalieri 2012 ; Massom *et al.* 2013 ; Michel *et al.* 2019). Par exemple, en 2014, la glace de mer au niveau de la mer de Dumont d'Urville (Terre Adélie, Antarctique de l'Est) a battu un record dans son extension estivale, la plus élevée enregistrée entre 1982 et 2013. Cette condition extrême dans la banquise a eu des répercussions drastiques sur le succès reproducteur de différentes espèces d'oiseaux marins nichant en Terre Adélie, remarquablement bas — voire un échec global pour certaines espèces — cette année-là (Barbraud *et al.* 2015). En 2016, de nouvelles conditions extrêmes au niveau de la couverture de glace en Terre Adélie ont empêché les manchots Adélie d'accéder aux habitats favorables d'alimentation, entraînant à nouveau un échec massif dans le succès reproducteur (Ropert-Coudert *et al.* 2018). Ces échecs de grande ampleur soulignent la fragilité de ces écosystèmes, notamment au niveau de la Terre Adélie pourtant considérée comme une zone moins impactée par les changements environnementaux que le reste du continent.

En résumé, la variabilité de la glace de mer induite par le réchauffement climatique a des impacts à l'échelle du continent sur les écosystèmes associés. Les effets des changements dans sa dynamique sont visibles par les réponses démographiques mais aussi comportementales des espèces de prédateurs marins supérieurs dans cette région à différentes échelles spatiales et temporelles. Les prédateurs marins à site central en Antarctique représentent ainsi d'excellents indicateurs des variations environnementales dans ce milieu éloigné, difficile à observer et à échantillonner.

La Commission pour la Conservation de la faune et de la flore Marine de l'Antarctique (CCAMLR), créée en 1982, vise à conserver les écosystèmes antarctiques dans un premier temps face à l'exploitation grandissante du krill autour du continent. Un des objectifs majeurs de la CCAMLR est de définir les zones prioritaires à protéger en évaluant chaque année l'état de santé des écosystèmes autour de l'Antarctique. Depuis 1989, le programme de contrôle de l'écosystème (CEMP) de la CCAMLR vise à étudier des espèces indicatrices de changements en Antarctique (Agnew 1997 ; Constable 2000 ; Brooks 2013). L'un des objectifs principaux est également de préconiser la mise en place d'Aires Marines Protégées (AMPs) et de réseaux d'AMPs afin de protéger la biodiversité, par le biais de l'étude des prédateurs supérieurs jouant un rôle de bioindicateur de l'état de santé des écosystèmes. L'utilisation de ces espèces repose sur le fait que la présence d'une espèce implique et/ou nécessite la présence et l'interaction avec d'autres espèces proies ou prédateurs dépendantes du même type de ressources (Zacharias et Roff 2001). Protéger ces espèces reviendrait ainsi à protéger à plus large échelle la biodiversité de l'écosystème considéré. L'étude des impacts des variations environnementales sur les espèces de prédateurs polaires vise ainsi sur le long terme à la mise en place de mesures de protection efficaces pour les écosystèmes en Antarctique.

4. Objectifs de la thèse

La compréhension des processus à l'origine de variations dans les écosystèmes est devenue une priorité en écologie dans un contexte de changement climatique. Les réponses des prédateurs supérieurs au niveau de leur survie, de leur reproduction ou de leur comportement alimentaire permettent d'informer sur les variations dans le milieu et sur les conséquences des changements environnementaux dans le reste de l'écosystème. L'étude des conséquences des changements environnementaux est particulièrement importante aux pôles car les effets du réchauffement climatique sur la dynamique de la glace de mer en Antarctique impactent rapidement l'ensemble des communautés associées à la glace. L'environnement de la glace de

mer est extrêmement fragile et doit être étudié afin d'adopter des mesures de protection adaptées à la conservation de cet environnement. Or, les études dans ce milieu reculé sont limitées par des contraintes logistiques, financières et environnementales. L'étude du comportement alimentaire des prédateurs marins supérieurs à site central en Antarctique est alors extrêmement pertinente, *i)* pour des raisons logistiques (accès facilités aux individus dans de larges colonies, récupération du matériel et collecte de données successives rendues possibles par le retour des individus au même site), et *ii)* car ces espèces ont un cycle de vie dépendant de la variabilité spatio-temporelle environnementale et permettent donc d'évaluer les changements se produisant à ces différentes échelles.

Le projet Sentinel of the Sea-Ice (SENSEI) évoqué dans l'avant-propos a pour vocation d'étudier plusieurs espèces de prédateurs marins supérieurs à site central dans les pôles afin de les utiliser comme indicateurs des variations de la glace de mer et dans l'écosystème associés dans ces milieux reculés (https://group.bnpparibas/en/news/sensei-8-animal-species-understand-global-warming). Dans ce contexte, ma thèse s'intéresse plus particulièrement aux **variations des réponses comportementales du manchot Adélie en Antarctique de l'Est lors de son activité de recherche alimentaire en fonction de la variabilité des conditions de la glace de mer lors de sa période de reproduction**, et ce à différents niveaux d'organisation (individuel, populationnel, inter-populationnel).

Le manchot Adélie est l'espèce d'oiseaux marins plongeurs la plus représentée autour de l'Antarctique. Son cycle de vie et son comportement alimentaire sont basés sur la dynamique saisonnière de la glace de mer (Ainley 2002). Cette espèce étant extrêmement sensible aux variations se produisant dans ce système (comme vu dans la partie précédente), elle a été proposée comme un éco-indicateur des changements se produisant dans la glace de mer et des conséquences sur le reste de l'écosystème (je développerai dans le chapitre suivant l'écologie et la biologie de cette espèce en détails). De nombreuses études se sont concentrées sur le manchot Adélie autour de l'Antarctique dans le but d'étudier ses activités de reproduction ou d'alimentation. Cependant, peu d'études ont eu l'opportunité de s'intéresser aux variations sur de larges échelles temporelles (plusieurs années), ou encore spatiales en accédant à d'autres colonies que celle principalement étudiée à titre de comparaison. De la même manière, peu d'études ont pu comparer les variations comportementales à différents niveaux de l'espèce, comme à l'échelle individuelle.

Le programme 1091 de l'institut Polaire Français (IPEV, https://www.institut-polaire.fr/language/en/) récolte annuellement depuis 2010 des données sur le comportement alimentaire et la reproduction de cette espèce en Antarctique de l'Est, sur une colonie près de la base française de recherche Dumont d'Urville en Terre Adélie, mais aussi dans différentes colonies de la Terre Adélie. Ma thèse utilise ce jeu de données impressionnant offrant l'opportunité de déterminer et quantifier les réponses dans le comportement alimentaire de cette espèce en fonction de la variabilité environnementale. L'activité alimentaire a pu être étudiée sur une longue échelle temporelle, à différentes échelles spatiales grâce à des données obtenues dans diverses colonies de Terre Adélie, et à différentes échelles de l'espèce (individus, population, entre colonies).

Les enjeux de cette thèse sont multiples : *i*) d'un point de vue fondamental elle a pour but d'augmenter les connaissances sur le comportement alimentaire de cette espèce dans cette région du globe en déterminant les mécanismes impliqués dans les variations de comportement d'alimentation ; *ii*) d'un point de vue appliqué en conservation et dans un contexte de changement environnemental elle vise à caractériser les conséquences du réchauffement climatique sur le comportement de cette espèce (*via* l'étude de la glace de mer) et ainsi estimer les variations se produisant à d'autres échelons dans l'écosystème. L'objectif final de cette thèse est, dans le cadre du projet SENSEI, de tester l'utilisation du manchot Adélie comme espèce sentinelle des changements de la glace de mer en Antarctique de l'Est, et d'aider à la mise en place de mesures effectives de protection de cette espèce et de son environnement dans le cadre de la CCAMLR.

La suite de ma thèse sera structurée en cinq chapitres :

- Le **Chapitre 2** est consacré à la présentation du modèle et des sites d'études, aux données utilisées dans cette thèse ainsi qu'aux méthodes d'analyses ;
- Le **Chapitre 3** vise à caractériser le comportement alimentaire des manchots Adélie **aux échelles intra- et interindividuelles.** L'objectif principal est de déterminer si les manchots adoptent des comportements similaires sous différentes contraintes environnementales, par l'analyse de la **consistance du comportement de prospection alimentaire** et de la **fidélité aux sites d'alimentation** au cours de la période d'élevage des poussins. Des indices de répétabilité et de fidélité aux sites ont été utilisés et mis en relation avec les conditions locales de glace de mer (concentrations moyennes dans la zone de prospection) afin de déterminer les conditions optimales nécessaires à

l'activité alimentaire des manchots lors de cette période [ce chapitre correspond au deuxième article rédigé pendant cette thèse, soumis actuellement à la revue scientifique PLoS One] ;

- Le **Chapitre 4** a pour but de caractériser le comportement alimentaire de cette espèce **aux périodes d'incubation et d'élevage des poussins au sein d'une population**. Nous souhaitons ici déterminer si les manchots ont un **comportement spécialisé dans des conditions de glace spécifiques au sein des différents stades de la saison de reproduction et entre les années, et évaluer l'impact de la variabilité environnementale intra- et interannuelle sur leur comportement alimentaire**. Les paramètres de voyages alimentaires et le régime alimentaire ont été mis en relation avec les conditions de glace moyennes au cours de chacune des périodes des saisons de reproduction. Des modèles d'habitats ont été établis afin de mettre en évidence les variables environnementales influençant le comportement alimentaire des manchots et pour visualiser la variabilité interannuelle des habitats utilisés en fonction de la variabilité environnementale. Enfin, ces résultats ont été mis en relation avec les taux de succès reproducteur annuels afin d'établir un lien entre la variabilité environnementale impactant le comportement alimentaire de cette espèce et les conséquences sur le comportement de reproduction [ce chapitre correspond à un troisième article rédigé pendant cette thèse actuellement en préparation] ;
- Le **Chapitre 5** s'intéresse aux **variations du comportement alimentaire des manchots Adélie à large échelle spatiale** en comparant l'activité de fourragement entre deux colonies de la Terre Adélie : l'Île des Pétrels, colonie principale suivie depuis 10 ans, et Cap Bienvenue à 24 kilomètres à l'Est de l'Île des Pétrels pour laquelle aucune information sur le comportement alimentaire des manchots n'avait été collectée jusqu'à présent, et où le programme 1091 a pu se rendre deux années consécutives. Ce chapitre a pour but de tester la représentativité potentielle de données issues d'une seule colonie pour généraliser à une colonie différente, voire à l'ensemble des colonies de l'Antarctique de l'Est le comportement alimentaire des manchots Adélie et mettre en place des mesures de protection communes dans cette région [ce chapitre est le premier article à avoir été rédigé au cours de cette thèse, et a a été publié dans la revue Marine Ecology Progress Series, Michelot *et al.* 2020] ;
- Le **Chapitre 6** correspond à la discussion et mise en relation des informations tirées des chapitres précédents et sera suivi d'une partie dédiée aux **conclusions** de cette thèse.

Chapitre 2

Modèle biologique, sites et méthodes d'étude

1. Modèle biologique : le manchot Adélie, *Pygoscelis adeliae*

1.1 - Les manchots : généralités

Les manchots font partie de la famille des Sphéniscidés (ordre des Sphénisciformes) qui regroupe 18 espèces réparties en 6 genres (Fig. 20). Ces oiseaux marins ont une origine commune avec les Procellariiformes (famille des pétrels ou albatros par exemple) mais ont perdu la capacité de vol (Ho *et al.* 1976 ; Baker *et al.* 2006 ; Cole *et al.* 2019). Cependant, ce sont les oiseaux marins les plus performants pour la nage et la plongée en grande profondeur (Wilson *et al.* 1991 ; Croxall *et al.* 1993 ; Elliott *et al.* 2013). Les manchots ont une répartition circumpolaire dans les hautes latitudes de l'hémisphère Sud (à l'exception des manchots des Galápagos *Spheniscus mendiculus* situé juste au Nord de l'Équateur) et représentent 90 % de la biomasse aviaire de l'Océan Austral (Woehler 1995). Ce sont des prédateurs à site central qui effectuent leur activité d'alimentation en mer et leur reproduction et mue à terre.

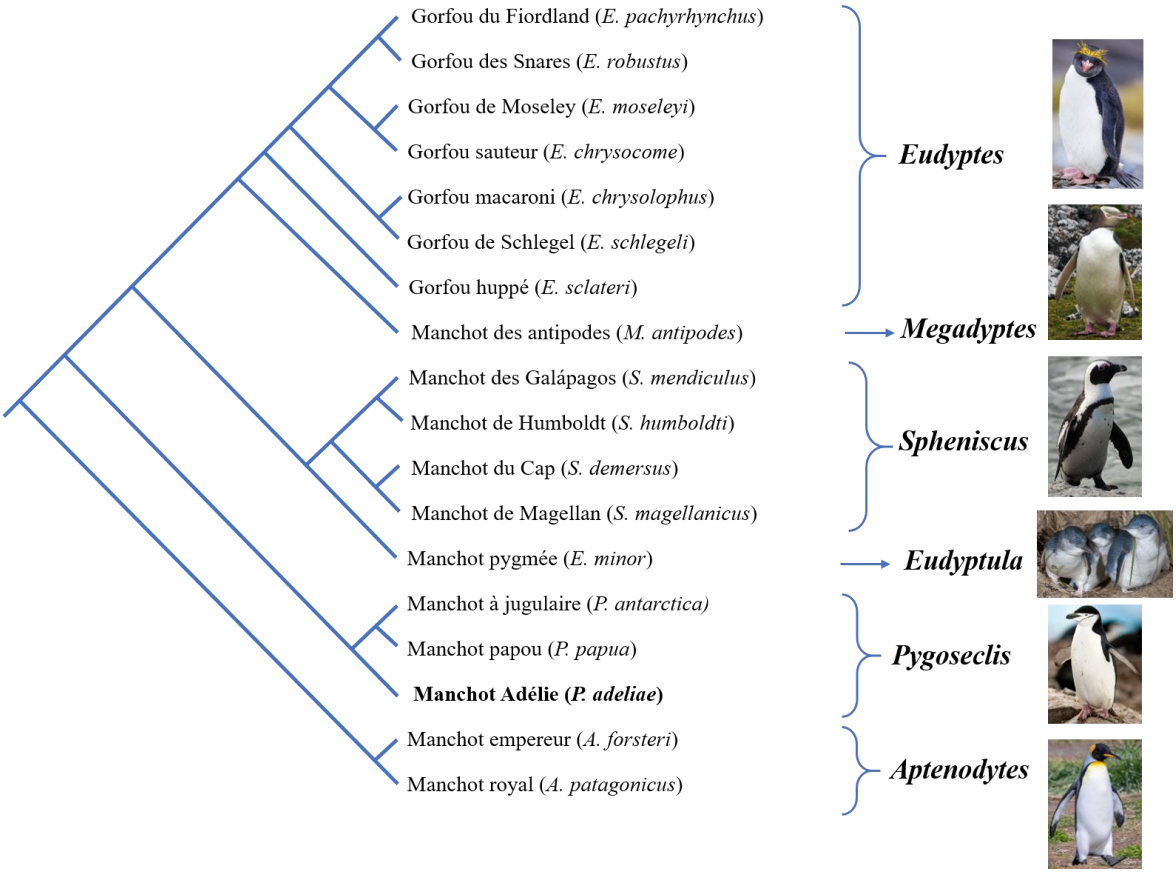


Figure 20 : arbre phylogénétique et ordres des espèces de manchots de la famille des Sphéniscidés actuelle (modifiée de Baker *et al.* 2006 ; Cole *et al.* 2019). *© de haut en bas : gorfou macaroni, John Cornforth ; manchot des antipodes, James Holmes ; manchot de Humboldt, Paul Mannix ; manchot pygmée, JJ Harrison ; manchot à jugulaire, Rich Lindie ; manchot royal, Pio Marshall.*

Les 18 espèces de manchots présentent des variations au niveau de leur biologie et écologie. Par exemple, le plus petit, le manchot pygmée (*Eudyptula minor*) atteint une taille d'environ 35-40 cm pour 1 kg environ, contre environ 100 cm en moyenne et jusqu'à 40 kg pour l'espèce la plus grande, le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* ; Le Maho 1977). La plupart des espèces de manchots se reproduisent au cours de l'été austral, contrairement au manchot empereur qui effectue son activité de reproduction pendant l'hiver ou au manchot royal (*A. patagonicus*) pour qui le cycle de reproduction commence à l'été puis dure ensuite environ 14 mois (Weimerskirch *et al.* 1992 ; Olsson et Brodin 1997). Il existe une vaste diversité de stratégies comportementales entre les différentes espèces et familles de manchots (Croxall et Davis 1999). Par exemple, Herman *et al.* (2017) ont mis en évidence le caractère généraliste de la stratégie alimentaire des manchots papous (*Pygoscelis papua*) contre une stratégie très spécialisée chez les manchots à jugulaire (*P. antarctica*) en Péninsule Antarctique. Holmes (2007) a démontré que des espèces présentes sur un même site (ici l'Île de Macquarie, Australie) ne répondaient pas de la même manière à la présence humaine dans les colonies, les manchots papous étant plus sensibles que les manchots royaux ou les gorfous de Schlegel (*E. schlegeli*). Ces différences interspécifiques soulignent les variétés de réponses — aux niveaux aussi bien démographique qu'alimentaire — que les différentes espèces de manchots peuvent adopter face à des perturbations dans leur environnement.

Au sein de la famille des Sphéniscidés, le manchot Adélie (*P. adeliae*, Hombron et Jacquinot 1841) est l'espèce la plus représentée parmi les oiseaux marins en Antarctique (Croxall et Prince 1979 ; Wilson *et al.* 1989 ; Poncet 1993) et certainement la plus étudiée par la facilité d'accès et d'observation des individus au sein de larges colonies. Ma thèse s'est concentrée sur l'étude de cette espèce.

1.2 - Le manchot Adélie

Figure 21 : Manchots Adélie sur la glace avant de partir en mer. © *Candice Michelot*

Le manchot Adélie (Fig. 21) tire son nom d'Adèle Dumont d'Urville, femme du célèbre explorateur français Jules Dumont d'Urville. Il découvrit pour la première fois cette espèce en 1840 pendant son expédition polaire à bord de l'Astrolabe qu'il commandait et accompagné de la Zélée commandée par Charles Hector Jacquinot. Les manchots Adélie mesurent environ 60-70 cm et pèsent en moyenne entre 3.5 et 6 kg à l'âge adulte selon la période de l'année et le sexe.

Un dimorphisme sexuel se retrouve au niveau morphologique, avec les mâles généralement plus lourds et grands que les femelles. Les manchots Adélie sont des animaux longévifs vivant en moyenne 11 ans mais pouvant atteindre l'âge de 20 ans (Ainley 2002).

1.2.1 - Aire de répartition et état de la population autour de l'Antarctique

Le manchot Adélie est distribué tout autour du continent Antarctique, avec plus de 3.79 millions de couples répartis dans 251 populations reproductrices estimées par images satellites (Fig. 22 ; Lynch et LaRue 2014). Cependant, cette abondance peut être biaisée par le fait qu'elle n'intègre pas l'abondance des individus non-reproducteurs, mais aussi que l'imagerie satellite peut mener à une surestimation des observations de colonisations ou d'extinctions (Southwell *et al.* 2017a, b). Le statut de cette espèce sur la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), qui était classée en « Quasi-Menacée » depuis 2012, a été réévalué en 2016 après la découverte de nouvelles colonies pour être maintenant classée en « Préoccupation Mineure » (BirdLife International 2016).

Les sites de reproduction des manchots Adélie ont la distribution la plus australe de toutes les espèces d'oiseaux (Davis et Renner 2010). Les colonies de reproduction de cette espèce prédatrice à site central sont situées sur le continent ou des îles proches du continent pour effectuer son activité de reproduction, dans la limite de l'étendue de la banquise et à proximité de zones d'eau libre pour pouvoir se nourrir en mer. Les manchots Adélie forment des colonies denses avec des nids espacés de quelques dizaines de centimètres sur des sites pouvant être très étendus. Cette espèce est fortement philopatrique : les individus retournent d'une année sur l'autre à la même colonie et présentent également une haute fidélité au nid (Davis et Speirs 1990 ; Trivelpiece et Trivelpiece 1990 ; Ainley 2002).

La Péninsule Antarctique regroupe environ 21 % de la population reproductrice totale de manchots Adélie en Antarctique, environ 33 % seraient présents en mer de Ross et 30 % en Antarctique de l'Est (Lynch et LaRue 2014). La tendance générale des populations est à l'augmentation, bien qu'il existe des variations inter-régionales (Fig. 22 ; Lynch et LaRue 2014 ; Lyver *et al.* 2014 ; Ballerini *et al.* 2015 ; Southwell *et al.* 2015). Les projections de l'évolution des populations de manchots Adélie autour du continent suggèrent un déclin d'ici 2060 d'environ 20 % de la population totale (Cimino *et al.* 2016). De plus, Ainley *et al.* (2010) ont démontré qu'une hausse des températures troposphérique de la Terre de 2°C par rapport aux niveaux préindustriels (*i.e.* vers 1860) mènerait à une diminution ou extinction d'environ 70 %

de la population reproductrice pour les colonies situées au Nord de 70°S (la plus grande majorité des colonies, voir Fig. 22) d'ici 2052.

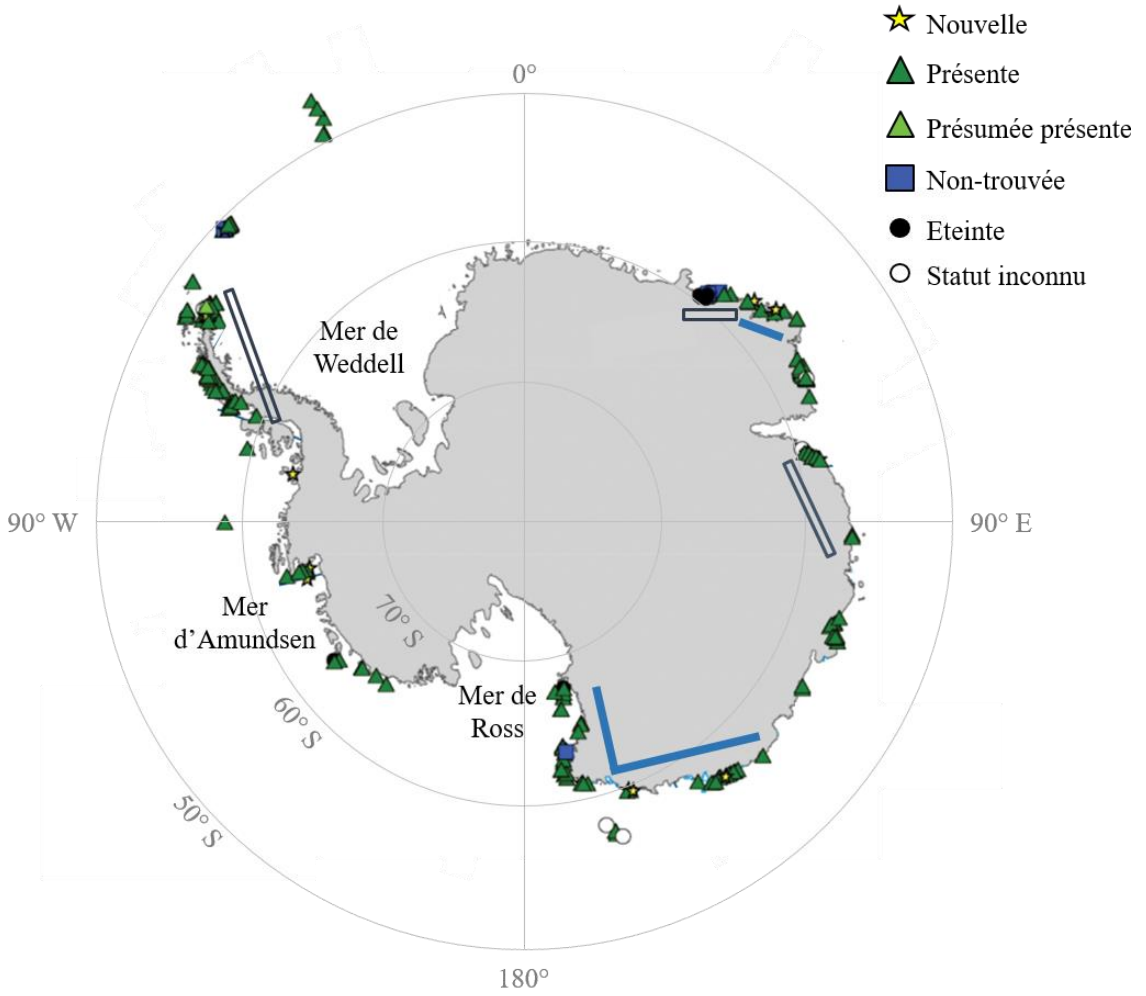


Figure 22 : carte de l'Antarctique et de la distribution des colonies (connues ou nouvellement découvertes) de manchots Adélie déterminée par imagerie satellite, ainsi que la position de colonies connues mais non-trouvées par imagerie ou présumées éteintes. Les barres bleu clair pleines représentent les portions de côtes où les populations augmentent en abondance ; les barres vides au contour bleu foncé représentent les portions de côtes où les populations diminuent. Les sites sans barre correspondent *i*) à un mélange de populations en augmentation et diminution, *ii*) à des populations dont l'abondance est stable, ou *iii*) des populations dont les données sont insuffisantes pour estimer leur évolution (modifiée de Lynch et LaRue 2014).

1.2.2 - Sites et cycle de reproduction des manchots Adélie

Le manchot Adélie est une espèce monogame, c'est-à-dire que chaque individu aura un unique partenaire par saison de reproduction. Comme la plupart des espèces longévives, la maturité sexuelle arrive tardivement (autour de 3-4 ans) et le taux de reproduction est relativement faible, avec la ponte de 2 œufs par an (Ainley 2002). Leur cycle de reproduction se déroule en cinq phases au cours de l'été austral, entre la débâcle de la banquise au printemps et à l'été et le nouvel embâcle au début de l'hiver austral (Fig. 23).

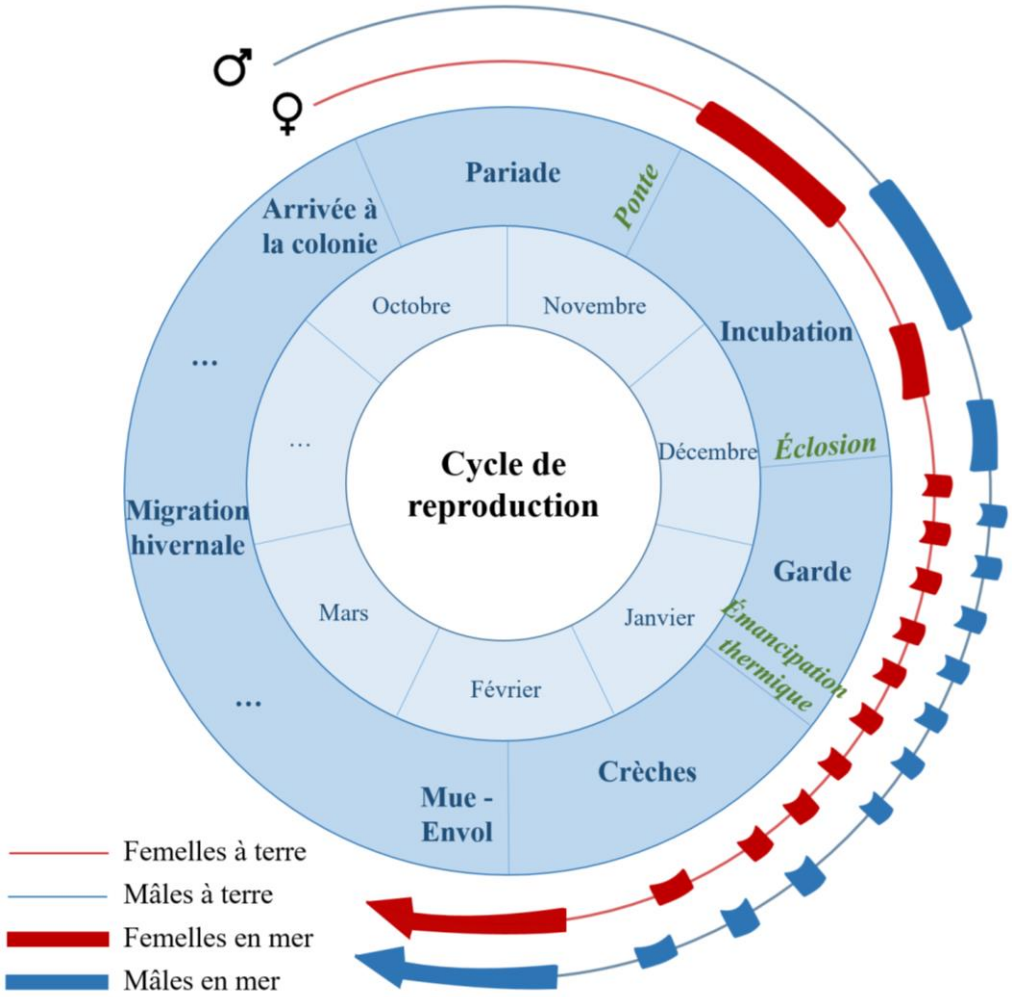


Figure 23 : cycle de reproduction du manchot Adélie au cours de l'été austral entre les mois d'octobre et mars. Les partenaires de chaque couple alternent entre leur présence au nid (lignes rouge et bleu) et leurs voyages alimentaires en mer (barres).

Les mâles arrivent en premier sur le site de reproduction courant octobre, les femelles arrivent environ un jour plus tard (Trivelpiece et Trivelpiece 1990) après avoir voyagé et marché plusieurs jours sur la banquise pour rejoindre le continent. Les partenaires du couple paradent (Fig. 24*a*), s'accouplent et continuent la construction du nid commencé par le mâle en

agençant un amoncellement de cailloux destinés à préserver les œufs et les futurs poussins en drainant la neige et l'eau (Fig. 24*b*). Les femelles choisissent leur partenaire sans forcément tenir compte de l'emplacement du nid. Pourtant, les nids situés en périphérie des colonies présentent généralement un succès reproducteur moindre que les nids plus centraux, mieux protégés de la prédation ou d'intrus voulant voler des cailloux ou l'emplacement du nid en lui-même (Tenaza 1971 ; Spurr 1974 ; Davis et McCaffrey 1986).

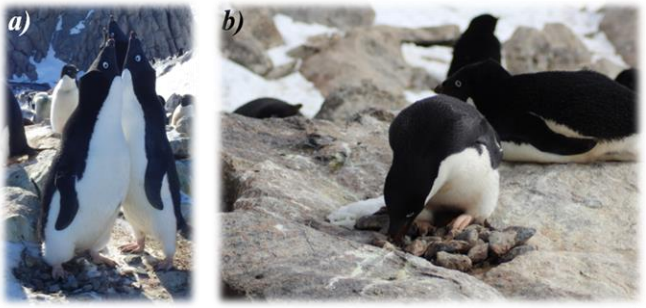


Figure 24 : ***a)*** parade et ***b)*** construction de nid lors de la période de pariade. © *Candice Michelot*

La période d'incubation commence à la ponte des œufs — généralement mi-novembre — entre 19 et 24 jours après la pariade (Fig. 23 ; Astheimer et Grau 1985 ; Ainley 2002). Deux à trois jours séparent la ponte du premier œuf de la ponte du second. Commence alors une période d'alternance au nid entre les partenaires. Les femelles quittent en premier le nid pour aller se nourrir en mer pendant 8 à 15 jours environ (après un jeûne de près d'un mois depuis leur arrivée à la colonie), tandis que les mâles poursuivent leur jeûne en couvant les œufs au nid (Fig. 25). Au retour des femelles, les mâles partent à leur tour une dizaine de jours (Ainley 2002). Ces longs voyages alimentaires en mer, dis « premiers voyages d'incubation » (F1 pour les femelles, M1 pour les mâles), permettent aux deux partenaires de reconstituer des réserves énergétiques pour le reste de la saison. Les mâles doivent faire face à un jeûne étendu dans le temps : il n'est pas rare de voir des nids désertés pendant le premier voyage des femelles, le partenaire abandonnant ses œufs pour aller se nourrir afin de ne pas compromettre sa survie. Après le premier voyage alimentaire d'incubation des mâles, les partenaires alterneront à nouveau entre un ou deux voyages alimentaires de 5-6 jours en moyenne jusqu'à l'éclosion des œufs (Ainley 2002).

Figure 25 : ***a)*** mâle retournant ses œufs et ***b)*** œuf posé contre la plaque incubatrice en période d'incubation. © *Candice Michelot*

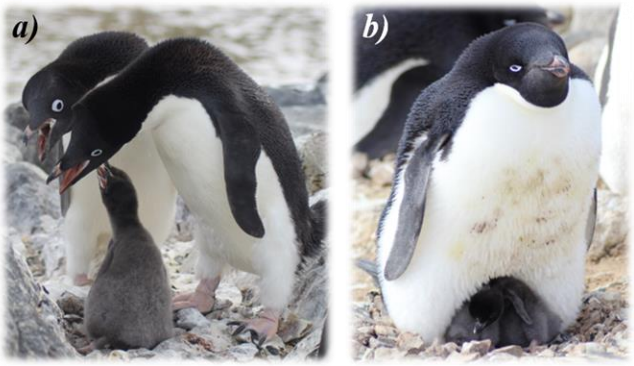


Figure 26 : ***a)*** poussins attendant d'être nourris par le parent venant de rentrer au nid et ***b)*** jeunes poussins contre la plaque incubatrice. © *Candice Michelot*

La période d'incubation dure ainsi entre 30 et 39 jours (Ainley 2002). Une fois les œufs éclos — entre fin décembre et début janvier — les partenaires alternent à nouveau entre la garde des jeunes poussins au nid et des voyages en mer courts de l'ordre d'un à trois jours (Clarke *et al.* 1998 ; Watanuki *et al.* 2002). La phase d'élevage correspond à la période où le poussin n'est pas encore isolé thermiquement (*i.e.* pas encore émancipé) et a besoin de rester en contact avec l'un de ses parents tout en étant nourri très régulièrement (Fig. 26). La période d'élevage est très coûteuse en énergie : les parents doivent assurer à la fois leurs propres besoins et ceux de leurs poussins. Un retard dans le retour du manchot parti en mer peut conduire à un abandon du partenaire resté au nid ou à l'affaiblissement, voire la mort, des poussins privés de nourriture. Les femelles auraient tendance à passer moins de temps au nid que les mâles, et les mâles supporteraient mieux que leur partenaire une diminution de leurs propres réserves corporelles (Chappell *et al.* 1993 ; Clarke 2001 ; Ainley 2002). Le stade de garde dure en moyenne 22 jours, jusqu'à ce les poussins soient indépendants thermiquement, qu'ils reconnaîssent leur nid et qu'ils puissent se défendre contre de potentiels prédateurs (Ainley 2002).

Le stade de crèche commence alors. Les parents partent en mer, éventuellement simultanément, afin de ramener un maximum de nourriture à leurs poussins pour qui la demande énergétique est extrêmement élevée. Ils laissent alors leurs poussins seuls à la colonie (Fig. 27*a*). Ceux-ci, devenus fortement mobiles, se déplacent en dehors de leur nid pour former des groupes resserrés d'au moins trois poussins : les « crèches » (Fig. 27*b*). Ces formations sociales permettent une meilleure thermorégulation mais surtout une plus grande défense contre la prédation. Le stade de crèche s'étend sur deux à trois semaines au cours desquelles les parents

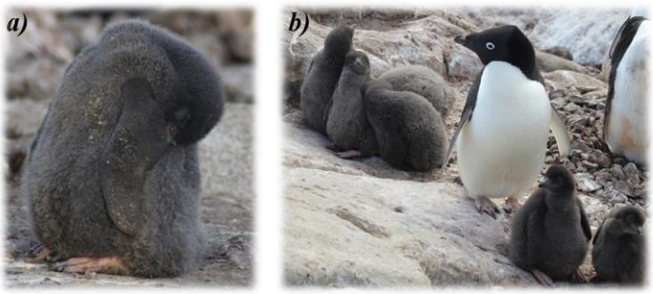


Figure 27 : ***a)*** poussin laissé seul à la colonie et ***b)*** formation de crèche avec un adulte cherchant son poussin. © *Candice Michelot*

continuent de revenir régulièrement au nid pour nourrir leurs poussins. La fréquence de nourrissage diminue au fur et à mesure que la saison avance jusqu'à ce que les parents partent en mer définitivement, c'est-à-dire jusqu'à ce que les poussins aient environ 45 jours. Il est fréquent d'observer des abandons de la part des parents à quelques jours de la fin de ce stade, menant à la mort des poussins alors qu'ils sont presque à l'envol (Ainley et Schlatter 1972 ; Spurr 1975 ; Chappell *et al.* 1993).

Les adultes partis de la colonie intensifient leur recherche alimentaire afin de stocker des réserves pour la période de mue à venir très coûteuse en énergie. Ces voyages alimentaires dis d'hyperphagie sont de durée variable. Ils effectuent ensuite leur mue à terre ou alors dans la zone de pack de la banquise, pendant environ 15 jours (Ainley 2002 ; Dunn *et al.* 2011). Les poussins quant à eux toujours à la colonie perdent petit à petit leur duvet (Fig. 28*a*), remplacé par un plumage très dense et imperméable similaire à celui des adultes et leur permettant de partir à leur tour en mer. Les poussins quittent finalement la colonie une fois la mue achevée, lorsqu'ils ont près de 60 jours : ce départ — appelé envol — arrive entre fin février et début mars, lorsque la banquise commence à se reformer. Adultes et poussins commencent alors une migration hivernale d'environ 8 mois sans revenir à terre. Les adultes retourneront à leur colonie pour un nouveau cycle au printemps suivant, mais plusieurs années peuvent s'écouler avant que les poussins et juvéniles (Fig. 28*b*) retournent à terre pour leur première saison de reproduction (Ainley 2002 ; Clarke *et al.* 2003 ; Dunn *et al.* 2011).

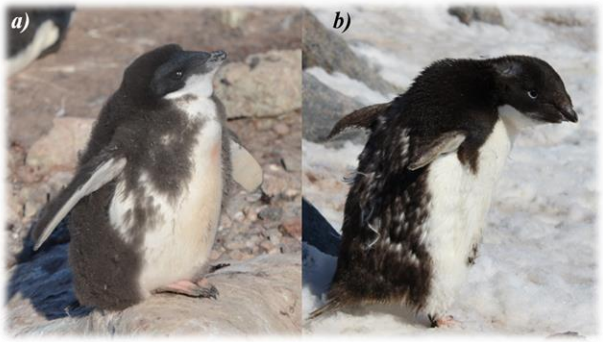


Figure 28 : ***a)*** nouveau poussin de manchot Adélie perdant son duvet et ***b)*** juvénile en mue. *© a) Coline Marciau ; b) Candice Michelot*

1.2.3 - Pression de prédation

Bien qu'étant un prédateur marin, le manchot Adélie est un méso-prédateur qui subit également la pression de prédation à plusieurs niveaux de son cycle de vie. Tout d'abord, les œufs et les poussins lors de la période de reproduction sont extrêmement vulnérables. D'autres espèces d'oiseaux marins, notamment les labbes de McCormick (*Catharacta maccormicki*) ou les pétrels géants (*Macronectes giganteus*), nichent aux abords des colonies de manchots et se reproduisent à la même période (Figs. 29*a*, *b*). Ils prédatent les œufs et les poussins de manchots

Adélie afin de nourrir leur propre progéniture (Davis 1982a ; Emslie *et al.* 1995). Les nids des manchots Adélie étant espacés de quelques dizaines de centimètres, les prédateurs ont tendance à s'attaquer aux nids de manchots plus périphériques ou isolés. En effet, ceux-ci bénéficient d'une défense plus faible que les nids situés plus à l'intérieur des colonies qui profitent de la protection des nids adjacents et des congénères potentiellement agressifs défendant leur territoire (Tenaza 1971). De plus, les formations de crèches par les poussins diminuent la pression de prédation exercée par les autres espèces d'oiseaux. La synchronisation du cycle de reproduction au sein des colonies permet ainsi aux jeunes de se regrouper en crèche de manière simultanée et ainsi de leur assurer une protection et survie plus importante (Ainley 2002).

Les juvéniles après envol et les adultes sont également soumis à la prédation des prédateurs marins lors de leurs voyages alimentaires en mer. Les léopards de mer (*Hydrurga leptonyx*, Fig. 29*c*) restent dans les trous d'eau en zone côtière, près des colonies et exercent un taux de prédation très élevé sur les manchots Adélie quittant leur nid pour aller se nourrir en mer (Penney et Lowry 1967 ; Ainley 2002 ; Ainley *et al.* 2005). Les orques (*Orcinus orca*, Fig. 29*d*) situés en bordure de glace sont considérés comme des prédateurs potentiels des manchots Adélie, bien que peu d'observations d'attaques aient été reportées (Ainley 2002 ; Ballard et Ainley 2005 ; Lauriano *et al.* 2007).

Figure 29 : prédateurs des manchots Adélie : ***a)*** pétrel géant en vol, ***b)*** labbe de McCormick se nourrissant d'un œuf de manchot Adélie, ***c)*** léopard de mer attaquant un manchot Adélie juvénile en mue et ***d)*** orque en bordure de banquise. *© a) Nathan Pacoureau ; b) Candice Michelot ; c) Virgil Decourteille ; d) Ken Kuwahara*

1.2.4 - Activité de recherche alimentaire en mer

Les manchots Adélie sont des prédateurs plongeurs qui effectuent leur activité de recherche alimentaire en mer. La forme de leur corps leur confère un hydrodynamisme élevé et leur plumage extrêmement dense leur procure un fort isolement thermique. La couleur de leur plumage leur permet de se camoufler des prédateurs et de leurs proies dans l'eau : vu du haut, la couleur noire de leurs plumes ne se distingue pas du fond de l'océan ; vu d'en-dessous, la luminosité en surface masque le plumage blanc de leur ventre.

L'activité de recherche alimentaire des manchots Adélie est extrêmement coûteuse en énergie au cours de la période de reproduction. Leurs longs voyages d'incubation sont destinés à restaurer leurs réserves corporelles après un jeûne important et avant la période intensive d'élevage des poussins. L'étendue de glace en début d'été étant importante, les manchots en incubation n'ont que peu accès à des aires favorables présentant une grande abondance en proies. Ils ont tendance à utiliser des zones éloignées de la colonie leur offrant des accès aux habitats d'alimentation (Ainley 2002 ; Karnovsky *et al.* 2007 ; Massom et Stammerjohn 2010 ; Cottin *et al.* 2012 ; Michelot *et al.* 2020).

La demande énergétique des poussins s'intensifie pendant les périodes d'élevage et de crèches. Les adultes doivent alors effectuer de courts trajets et trouver rapidement des ressources pour assurer la survie de leurs petits. Des accès à l'eau libre proches de la colonie sont alors nécessaires pour que les parents puissent trouver facilement des habitats favorables à l'alimentation et assurer à la fois leurs propres demandes énergétiques et celles de leurs poussins (Clarke *et al.* 2006 ; Kato *et al.* 2009 ; Widmann *et al.* 2015). Ils peuvent profiter des polynies qui présentent une forte abondance en ressources.

Différentes stratégies ont pu être observées dans le comportement alimentaire des manchots Adélie en période d'élevage et de crèche, avec des adultes effectuant uniquement des voyages courts ou alternant des voyages courts avec d'autres plus longs (Rodary *et al.* 2000 ; Ropert-Coudert *et al.* 2004b ; Yoda & Ropert-Coudert 2007 ; Ballard *et al.* 2010a; Beaulieu *et al.* 2010b). Effectuer uniquement des voyages courts permet aux parents de nourrir les poussins très fréquemment en restant en zone côtière, mais ces voyages sont excessivement coûteux en énergie pour les adultes (Beaulieu *et al.* 2010b). Des voyages plus longs seraient divisés en deux phases : l'approvisionnement pour l'adulte dans des zones océaniques éloignées de la colonie lui permettant d'accumuler ses propres réserves, suivi par une phase d'alimentation sur le retour dédiée à emmagasiner des ressources pour les poussins (Weimerskirch *et al.* 1994 ;

Ropert-Coudert *et al.* 2004b). De plus, les stratégies d'alimentation varient selon le sexe des individus. Les femelles auraient tendance à effectuer des voyages plus longs que les mâles, et les mâles perdraient plus de masse que les femelles en concentrant leurs efforts d'alimentation en priorité pour le nourrissage de leurs poussins (Clarke *et al.* 1998 ; Clarke 2001 ; Watanuki *et al.* 2004 ; Beaulieu *et al.* 2009 ; Widmann *et al.* 2015).

Les manchots Adélie concentreraient leur recherche alimentaire majoritairement dans la partie centrale de leur voyage où ils augmenteraient le nombre, la durée et la profondeur de leurs plongées (Ropert-Coudert *et al.* 2001b ; Yoda et Ropert-Coudert 2007). Les manchots Adélie effectuent des plongées de 2 à 3 minutes en moyenne, à des profondeurs peu élevées — généralement entre 20 et 60 m — mais peuvent aller jusqu'à 180 m (Wilson *et al.* 1991 ; Chappell *et al.* 1993 ; Watanuki *et al.* 1993, 1997 ; Takahashi *et al.* 2004 ; Lyver *et al.* 2011 ; Le Guen *et al.* 2018). Leur vitesse moyenne de nage est de 2 m/s (Culik *et al.* 1994 ; Ropert-Coudert *et al.* 2001b, 2004b ; Wilson *et al.* 2002 ; Sato *et al.* 2010).

Les variations observées dans le comportement de recherche alimentaire des manchots Adélie peuvent être liées à la disponibilité en proies (Watanuki *et al.* 1993 ; Bost *et al.* 2007 ; Nicol *et al.* 2008a). Cette espèce est considérée comme généraliste intermédiaire (Herman *et al.* 2017). Elle se nourrit principalement de krill antarctique (*Euphausia superba*, Fig. 30*a*) trouvé en abondance en bordure de banquise au niveau de la pente continentale (Nicol 2006 ; Koubbi *et al.* 2011a ; Meyer *et al.* 2017), de krill des glaces (*E. crystallorophias*, Fig. 30*b*) et de calandres antarctiques juvéniles ou adultes (*Pleuragramma antarctica*, Fig. 30*c*) localisés dans des eaux plus côtières. Toutefois, l'utilisation de ces trois proies principales varie à différentes échelles spatiales et temporelles (Watanuki *et al.* 1994 ; Ainley *et al.* 1998, 2003b ; Lynnes *et al.* 2004 ; Cherel 2008 ; Tierney *et al.* 2009 ; Chapman *et al.* 2011). D'autres types de proies font également partie du régime alimentaire des manchots Adélie dans des proportions moindres, comme les méduses, les copépodes, les amphipodes ou les céphalopodes (Cherel 2008 ; Jarman *et al.* 2013 ; Thiebot *et al.* 2016).

Figure 30 : proies principales consommées par le manchot Adélie : ***a***) krill antarctique ; ***b***) krill des glaces ; ***c***) calandre antarctique. *© a) Uwe Kils ; b) Volker Siegel ; c) Sala A.*

La disponibilité en proies est cruciale lors des stades de garde et de crèche des poussins, afin de pouvoir assurer un nourrissage régulier, et également en quantité suffisante. Le développement des proies principales du manchot étant relié aux conditions de glace, des variations environnementales peuvent entraîner des changements dans la distribution des ressources et dans le régime alimentaire des manchots Adélie, influençant par conséquent le succès reproducteur de cette espèce. Smith *et al.* (1999) ont développé un modèle conceptuel reliant le taux de croissance de population des manchots Adélie en fonction des conditions de glace. Celui-ci suggère qu'il existe une gamme optimale de concentration, d'étendue et de persistance de la couverture de glace favorisant la croissance des populations (Fig. 31), ce taux atteignant un pic dans des conditions intermédiaires. Des conditions trop faibles de glace seraient défavorables pour le développement des proies et par conséquent pour l'alimentation des adultes et des poussins (Nicol *et al.* 2008b ; Trivelpiece *et al.* 2011 ; Flores *et al.* 2012a). À l'inverse, une couverture de glace étendue, très concentrée et persistante dans le temps deviendrait une barrière physique empêchant les adultes d'accéder à des habitats favorables pour leur activité alimentaire.

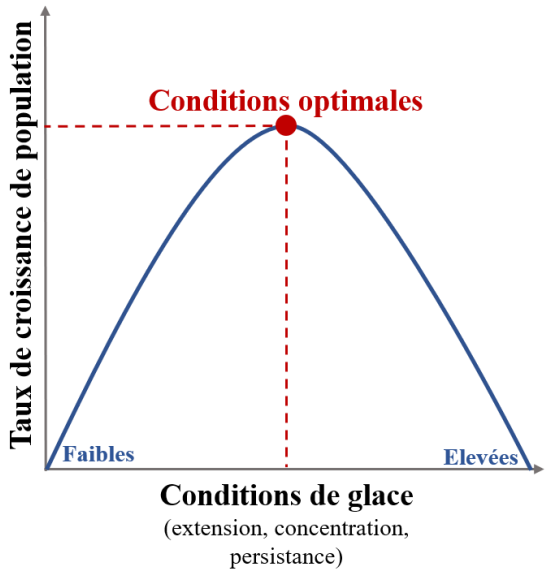


Figure 31 : modèle conceptuel de la relation entre les conditions de glace et le taux de croissance des populations de manchots Adélie, avec un optimum dans des conditions intermédiaires (modifiée de Smith *et al*. 1999).

2. Sites d'études

Ces trois années de thèse ont porté sur l'étude du comportement alimentaire des manchots Adélie en Terre Adélie (entre 136 et 142°E) en Antarctique de l'Est (Fig. 32*a*). La Terre Adélie, accompagnée des Îles subantarctiques de Kerguelen, Amsterdam-St Paul et Crozet, forment les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). La Terre Adélie représente 432 000 km², soit un peu plus de 3 % de la surface du continent Antarctique.

Notre colonie d'étude principale de manchots Adélie se situe dans l'archipel de Pointe Géologie en bordure du continent, et plus précisément sur l'Île des Pétrels — la plus grande de

l'archipel — où est installée la station française de recherche scientifique Dumont d'Urville (66.40°S, 140.01°E), à 2 700 km d'Hobart en Tasmanie, Australie (Figs. 32*a*, *b*, *c*). L'Île des Pétrels regroupe environ 15 100 couples de manchots (comptage effectué par le programme IPEV 109 en novembre 2019, Barbraud & Delord, *données non publiées*), soit un peu plus d'un tiers du nombre de couples présents sur l'archipel.

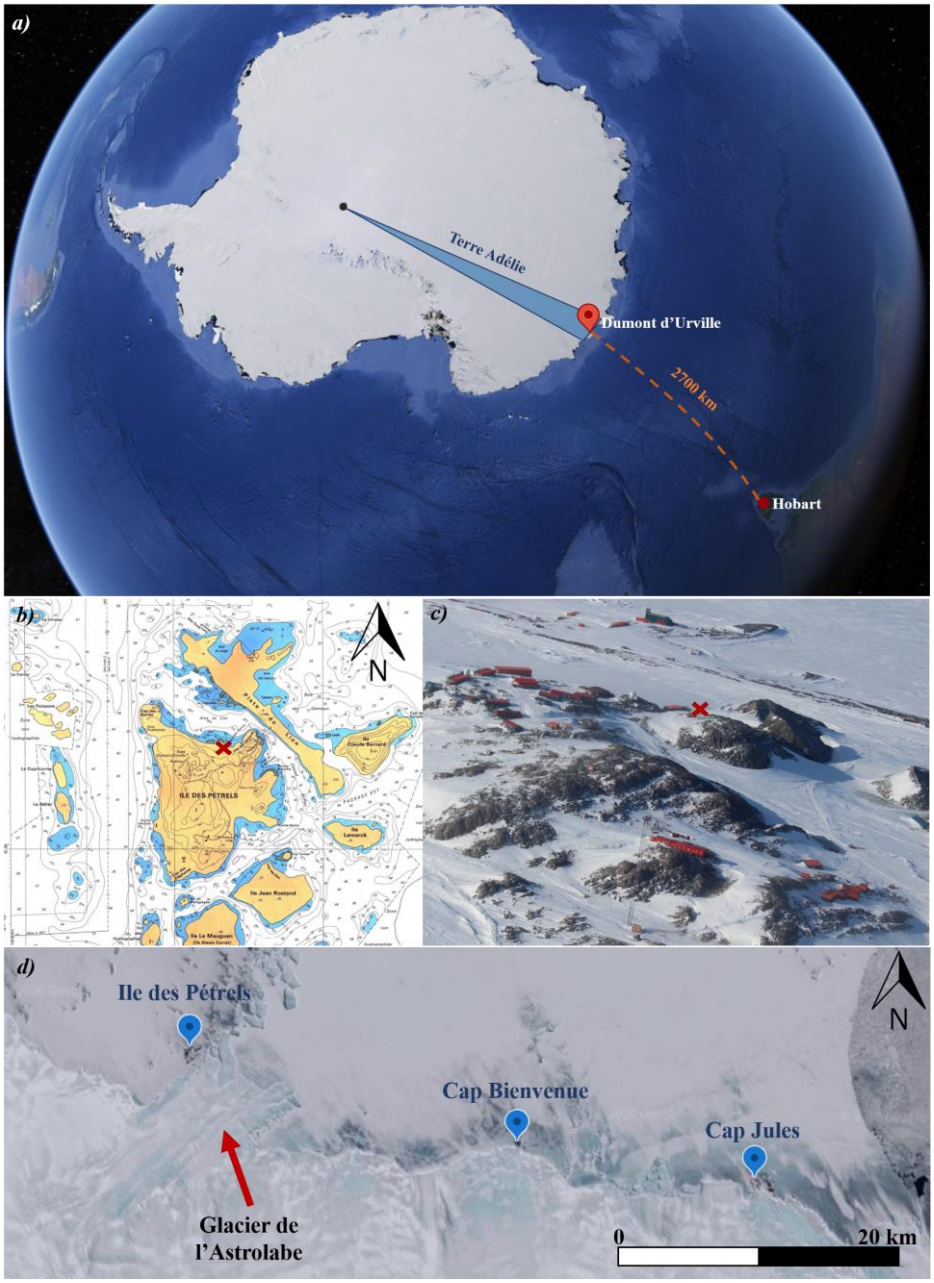


Figure 32 : ***a)*** localisation de la Terre Adélie et de la station de recherche française Dumont d'Urville en Antarctique par rapport à Hobart (Tasmanie, Australie) ; ***b)*** carte SHOM de l'archipel de Pointe Géologie et des différentes îles le constituant, l'Île des Pétrels au centre ; ***c)*** vue aérienne de la base française scientifique de Dumont d'Urville sur l'Île des Pétrels ©*Candice Michelot.*; ***d)*** image satellite de l'emplacement des trois colonies étudiées en Terre Adélie et position du glacier de l'Astrolabe. La croix rouge (***b***, ***c***) indique l'emplacement (derrière le rocher) de la principale colonie d'étude.

Des données ont également été récoltées dans d'autres colonies à l'Est de l'Île des Pétrels, à Cap Bienvenue (66.43°S, 140.31°E) et Cap Jules (66.44°S, 140.55°E), respectivement situées à 24 et 40 km de notre colonie principale (Fig. 32*d*). Les colonies de Cap Bienvenue et Cap Jules sont toutes deux situées sur le continent et abritent respectivement 19259 couples et 65067 couples respectivement (comptages réalisés par le programme IPEV 109 en décembre 2018, Barbraud & Delord, *données non publiées*). La colonie de l'Île des Pétrels est séparée de ces deux autres colonies par un trait de côte et par le glacier de l'Astrolabe (Fig. 32*d*).

La Terre Adélie est soumise à un climat polaire, avec des températures estivales moyennes de -10°C mais pouvant descendre jusqu'à -30°C et passer parfois dans les températures positives pendant l'été austral. Cette région, tout comme la Terre du Roi George V située entre 142 et 154°E, est réputée pour son climat venteux. Elle subit l'influence des vents catabatiques : ces vents glacials prennent leur origine au centre de l'Antarctique et dévalent la pente du continent à des vitesses moyennes de 100 km/h, mais pouvant atteindre 180 km/h.

La zone océanique devant la Terre Adélie est caractérisée par un plateau continental peu étendu d'environ 130 km (Fig. 33*a*) avec deux zones peu profondes (les monts Adélie et du Mertz, environ 200 m de profondeur) qui séparent les bassins Adélie (ou de Dumont d'Urville) et Georges V des dépressions du plateau continental avec des profondeurs supérieures à 1 200 m (Figs. 33*a, b, c* ; Koubbi *et al.* 2011a ; Beaman *et al.* 2011). Le talus continental commence à environ 500 m de profondeur et peut être subdivisé en trois strates distinctes : la première de 500 à 2 000 m avec un réseau de canyons ; la seconde entre 2 000 et 3 000 m avec une pente importante et des canaux en eau profonde ; la troisième à la base inférieure de la pente continentale avec une pente plus douce et s'enfonçant à des profondeurs excédant 3 000 m. Les caractéristiques bathymétriques, associées à la dynamique de la glace dans cette région et aux caractéristiques sédimentaires des fonds sous-marins, ont une forte influence sur la productivité dans la zone (Beaman *et al.* 2011 ; Koubbi *et al.* 2011a ; Post *et al.* 2011).

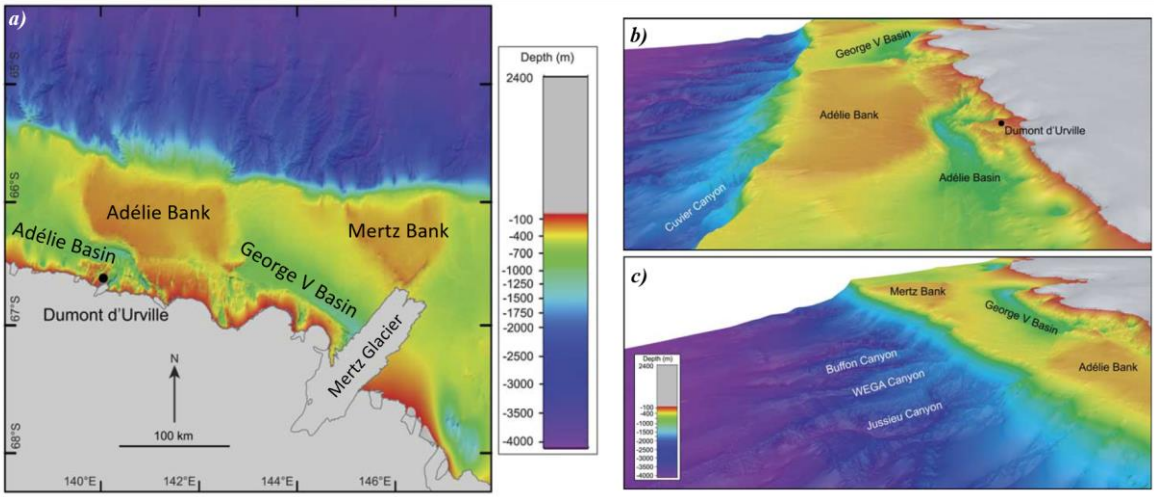


Figure 33 : ***a)*** bathymétrie en Terre Adélie et Terre du roi George V avec les dépressions (« Adélie Bank » et « Mertz Bank »), les bassins profonds (« Adélie Basin » et « George V Basin ») et la présence de canyons sous-marins au niveau du talus continental, ***b)*** vue oblique vers l'Est et ***c)*** vue oblique vers l'Ouest (modifiée de Beaman *et al.* 2011).

L'archipel de Pointe Géologie est entouré de banquise pendant l'hiver, qui se fracture et laisse généralement place à l'eau libre lors de la débâcle estivale. L'étendue et la concentration de glace de mer, qui couvre généralement la zone entre la côte et le talus continental, diminue au cours de la saison de reproduction (Fig. 34*a*). Deux polynies s'ouvrent de manière récurrente dans cette région : celle de Dumont d'Urville à proximité de l'Île des Pétrels et la polynie de la Baie du Commonwealth (66.90°S, 142.67°E, Terre du roi George V) située plus au Nord-Est de Cap Bienvenue (Wendler *et al.* 1997 ; Arrigo et Van Dijken 2003 ; Michelot *et al.* 2020).

Des épisodes météorologiques et environnementaux extrêmes sont survenus récemment en Antarctique de l'Est. Tout d'abord, la collision de l'iceberg B09B avec la langue de glace du glacier du Mertz (67.30°S, 144.45°E) entraîna le vêlage du glacier accompagné de la formation d'un nouvel iceberg (le C-28) en février 2010. L'intrusion de l'iceberg B09B dans la Baie du Commonwealth après la rupture du glacier du Mertz entraîna une augmentation de l'étendue maximale de glace en Antarctique de l'Est (Tamura *et al.* 2012 ; Clark *et al.* 2015 ; Wilson *et al.* 2016). Cet évènement a eu une influence directe sur les manchots Adélie de la colonie de Cap Denison dans la Baie du Commonwealth qui ont vu leur nombre nettement diminué (Wilson *et al.* 2016).

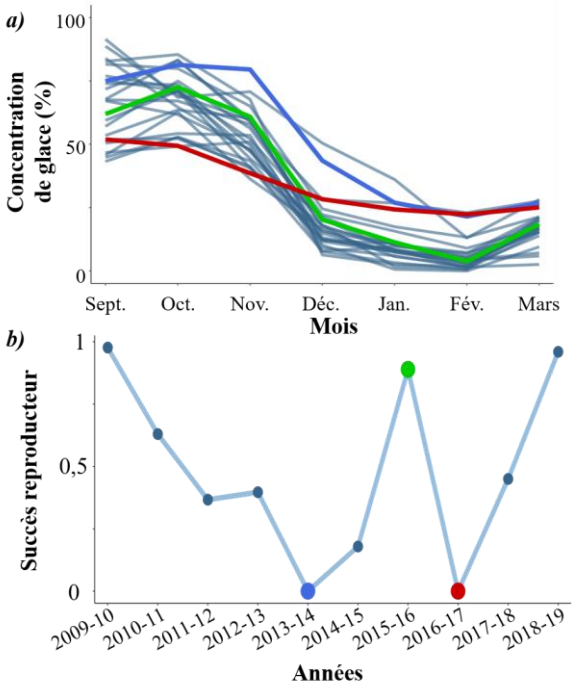


Figure 34 : ***a)*** concentration moyenne mensuelle de glace de mer sur la zone 61-67°S - 135-145°E entre 1992 et 2017. Les années marquées par des échecs de reproduction, 2013-14 et 2016-17, sont indiquées en bleu et rouge respectivement. L'année 2015-16 avec un haut succès de reproduction est indiquée en vert. Les autres années sont indiquées en bleu clair ; et ***b)*** succès reproducteur (nombre de poussins envolés par couple) dans la colonie de manchots Adélie sur l'Île des Pétrels entre 2009 et 2019.

De plus, une intensification des évènements de pluie a pu être observée, ainsi qu'un changement des régimes de vents catabatiques induisant une plus grande persistance de la glace de mer et de son étendue pendant l'été austral autour de l'Île des Pétrels (Barbraud *et al.* 2015 ; Ropert-Coudert *et al.* 2018). La colonie de manchots Adélie présente sur cette île a de ce fait connu deux échecs de reproduction en 2013-14 et 2016-17 (Fig. 34*b*) : l'étendue de glace plus persistante au cours de la saison (Fig. 34*a*) et l'absence de trous d'eau a forcé les adultes à voyager sur de plus longues distances, laissant les poussins et leur partenaire plus longtemps au nid. Les poussins, affaiblis par la malnutrition couplée aux évènements de pluie, n'ont pu survivre à ces jeûnes prolongés et à l'hypothermie (Barbraud *et al.* 2015 ; Ropert-Coudert *et al.* 2018).

3. Collecte de données

Depuis 2009, le programme de l'Institut Polaire Français (IPEV) 1091 effectue le suivi et la collecte de données d'activité alimentaire et de phénologie de reproduction des manchots Adélie dans la colonie de l'Île des Pétrels chaque été, entre les mois de novembre et février. Les données acquises sur cette période permettent ainsi de couvrir les différents stades de la saison de reproduction : les premiers voyages alimentaires d'incubation des femelles puis des mâles (F1 et M1 respectivement), puis la période d'élevage du poussin. J'ai eu la chance de participer à la campagne d'été de novembre 2017 à janvier 2018 et ainsi collecter une partie des données utilisées dans ma thèse.

3.1 - Suivi de la phénologie et du statut de reproduction des manchots Adélie

Une campagne d'été type débute par le marquage d'une centaine de nids dans la colonie servant à effectuer un suivi tout au long de la saison pour estimer le statut de reproduction des individus de la colonie et leur succès reproducteur. Cette colonie est située autour de la passerelle proche de notre laboratoire (« Biomar »), sur l'Île des Pétrels afin que le suivi puisse être fait à distance (Fig. 35*a*).

Les nids sont choisis au début de la saison de reproduction lorsque les couples sont formés. Les nids sélectionnés sont situés plutôt en périphérie sans trop être isolés (Fig. 35*b*), afin de minimiser le dérangement dans la colonie tout en gardant des nids qui ne sont pas trop excentrés et donc soumis à une contrainte de prédation élevée. Les deux partenaires des couples choisis sont capturés l'un après l'autre à quelques jours d'intervalle afin de ne pas appliquer un stress trop intense sur le nid, et afin qu'un partenaire soit toujours sur le nid pour le garder. Les individus sont capturés sur leur nid et sont ramenés dans l'espace de manipulation au laboratoire de Biomar.

Le dimorphisme sexuel étant peu marqué chez cette espèce, il est difficile de distinguer le mâle de la femelle. Les deux partenaires sont donc marqués avec des étiquettes de couleur différentes : par exemple, le premier partenaire capturé sera marqué avec une étiquette bleue avec le numéro de son nid, le second partenaire sera marqué avec une étiquette jaune et le numéro de son nid suivi d'une barre. Le second partenaire sera également marqué sur le cou à l'avant, sur son plumage blanc, par une barre peinte avec de la coloration capillaire. Ainsi si un partenaire est sur le nid et qu'il fait face à l'observateur, il sera possible de savoir duquel il s'agit (le bleu « sans barre » ou le jaune « avec barre », Fig. 35*c*). Lors de la capture, les individus sont pesés et leur aileron mesuré, et une prise de sang est prélevée si le protocole l'indique. Les étiquettes de marquage correspondent à du ruban adhésif de couleur (type TESA®) résistant à l'eau de mer, sur lesquelles le numéro du nid est indiqué, soit avec du marqueur résistant à l'eau, soit gravé au fer à souder. Les étiquettes de marquage sont ensuite collées sur les plumes dans le haut du dos des manchots.

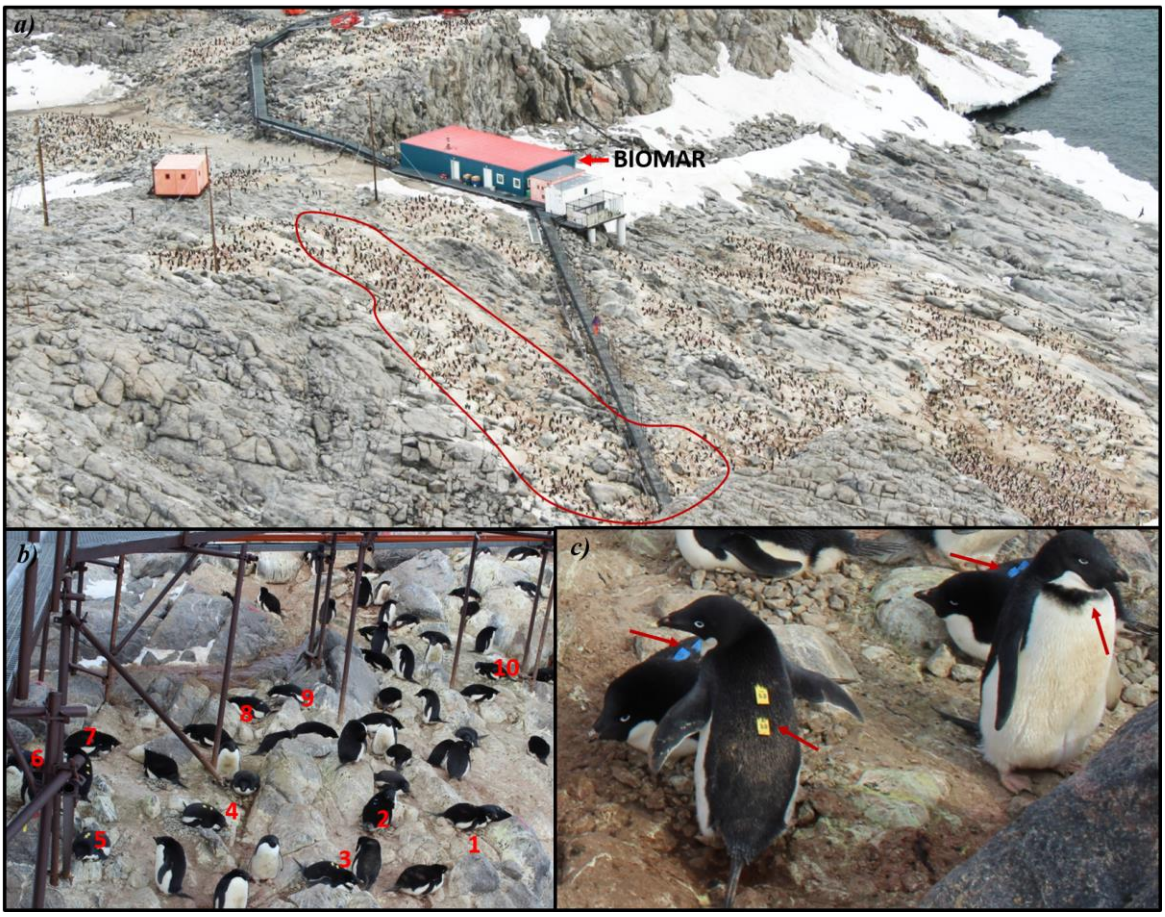


Figure 35 : ***a)*** colonies de manchots sur l'Île des Pétrels autour du laboratoire Biomar. La colonie de suivi est entourée en rouge, proche de la passerelle © *Batchéva Bonnet* ; ***b)*** exemples de nids marqués sous la passerelle ©*Candice Michelot* ; et ***c)*** exemples de deux nids marqués avec les deux partenaires du couple : sur le nid de gauche (nid 53), les deux partenaires sont dos à l'observateur, les étiquettes visibles permettent de distinguer que le premier individu marqué (étiquettes bleues) est couché sur le nid. Sur le nid à droite (nid 54), le premier partenaire marqué (étiquettes bleues) est couché sur le nid, le second partenaire marqué fait face à l'observateur. Les étiquettes ne sont pas visibles mais la coloration sur son cou nous permet de savoir que c'est l'individu « jaune » qui serait donc reconnaissable même en l'absence de son partenaire bleu. © *Candice Michelot*

Ces nids sont suivis tout au long de la saison, plusieurs fois par jour à distance afin de déterminer le sexe des individus, d'enregistrer les relèves entre les partenaires sur le nid, les potentiels abandons de nid et le stade de la saison. Ces suivis sont effectués environ toutes les 3h pendant l'incubation, puis toutes les 2h lors de l'élevage des poussins lorsque les changements au nid sont plus fréquents.

De plus, des suivis réguliers à partir de la ponte des œufs sont effectués afin de déterminer le statut reproducteur des couples (perte d'œuf, éclosion, perte de poussin). Ces suivis sont effectués environ une fois tous les deux jours. Une fois les œufs éclos, un suivi sur le développement des poussins est également effectué tous les deux jours environ afin de

déterminer l'évolution de la condition des poussins. Les poussins d'environ une vingtaine de jours sont à leur tour marqués par des fishtags afin de pouvoir les suivre jusqu'à la fin de la saison.

Grâce à cette activité de marquage et de suivi régulier, il est donc possible d'extraire plusieurs informations sur la phénologie et sur l'activité alimentaire des manchots Adélie de la colonie de suivi :

- Le sexe des individus : la femelle quittant le nid en premier pour son premier voyage alimentaire d'incubation, l'individu restant sur le nid en début de saison étant donc le mâle ;
- La durée des voyages alimentaires : les dates et heures de départ et de retour des individus sur le nid étant enregistrées lors des contrôles de routine ;
- Les dates de pics de ponte et d'éclosion de la colonie ;
- Les succès aux différents stades de reproduction, par nid et à l'échelle de la colonie : succès à l'éclosion (nombre de poussins éclos) ; succès à l'émancipation (nombre de poussins restant par nid en période d'émancipation thermique, autour du 15-20 janvier) ; succès à l'envol (nombre de poussins ayant atteint le stade de mue) et finalement le succès reproducteur de la colonie.

3.2 - Suivi de l'activité alimentaire des manchots Adélie

En plus des contrôles réguliers sur la colonie de suivi, des individus sont équipés de différents types d'appareils enregistreurs (ou « loggers ») afin d'enregistrer leur activité alimentaire (Ropert-Coudert & Wilson, 2005). Les individus à équiper sont électionnés en dehors de la colonie de suivi afin de ne pas ajouter un dérangement supplémentaire sur les couples déjà contrôlés régulièrement pour le statut reproducteur. Les individus à équiper sont des reproducteurs en succès (deux œufs en incubation, ou au moins un poussin en bonne conditions lors de la période d'élevage) et semble en bonne condition corporelle (assez grand avec une masse d'au moins 3.7 kg environ).

Au début de la saison de reproduction, les femelles qui viennent de pondre leurs œufs restent généralement quelques jours avec leur partenaire au nid mais sont assez mobiles, alors que les mâles couvent. Cela permet ainsi de distinguer la femelle à capturer pour l'équiper. Au cours de la période de premier voyage alimentaire des femelles en incubation, une centaine de mâles alors restés sur nid (en dehors de la colonie de suivi) sont marqués avec du colorant

capillaire avec un long pinceau. Cette manipulation permet, lors du retour des F1, de capturer de manière certaine des mâles sur des nids non-suivis pour les équiper lors de leur premier voyage d'incubation M1. Ce marquage est temporaire mais dure suffisamment pour permettre de distinguer certains mâles des femelles lors de la période d'élevage des poussins et ainsi connaître pour certains couples le sexe des individus équipés. Généralement, les mâles équipés lors de leur voyage d'incubation sont sur des nids différents que les femelles équipées en F1 afin de limiter les contraintes sur les couples. Il en va de même pour la période d'élevage des poussins où des individus de nids différents sont de préférence sélectionnés.

En incubation, les femelles prêtes à partir sont capturées sur leur nid pendant que les mâles gardent les œufs, et vice-versa avant le départ des mâles. Lors de l'élevage des poussins en revanche, lorsque les voyages sont plus courts, il est parfois difficile de trouver les deux partenaires en même temps sur le nid. La capture d'individu lorsque le second partenaire est présent est privilégiée. Lorsque l'un des partenaires est observé en train de nourrir les poussins et/ou parait le plus propre, il est généralement désigné comme l'individu rentrant de mer. Son partenaire considéré comme étant prêt à partir est donc capturé, pendant que les poussins sont gardés au nid par le manchot rentrant. Lorsqu'un seul des partenaires est présent sur le nid mais jugé sale et potentiellement prêt à partir dès le retour de son partenaire (dans les heures ou la journée à venir), celui-ci est capturé avec ses poussins et le nid protégé par une caisse afin qu'aucun autre manchot ne vienne voler cet emplacement.

Les individus sont capturés sur le nid, une cagoule est apposée sur leur tête afin de limiter le stress de contention (Fig. 36*a*) et le nid est protégé si besoin. L'individu est ramené dans le laboratoire, pesé (ainsi que les poussins si également capturés), son aileron mesuré et l'enregistreur est attaché aux plumes de son dos (Figs. 36*b*, *c*) ou à sa patte selon le dispositif utilisé (*voir détail ci-après*).

Au cours de ces 10 années de suivi, différents types de loggers ont été utilisés selon l'année, la capacité des appareils, les protocoles, et selon les différents stades de la saison de reproduction. Des enregistreurs de plongée et température (TDR, « *Time Depth Recorder* », de types WACU, LUL, Little Leonardo ou AxyTrek), des GPS (CatLog, CatTrack, AxyTrek), des accéléromètres (AxyTrek), des GLS (« *Global Locator Sensor* ») ou encore des caméras (Little Leonardo) ont ainsi été déployés (Figs. 36*b*, *c*, *d*), enregistrant à des fréquences plus ou moins élevées les données selon la période à couvrir (plus faible fréquence en incubation lorsque les voyages sont longs comparés à ceux en période d'élevage). Des combinaisons de plusieurs

loggers ont aussi été déployées, comme par exemple une caméra posée en simultanée avec un appareil AxyTrek composé d'un GPS, accéléromètre et enregistreur de plongée (Figs. 36*c*, *d*).

Figure 36 : illustrations de déploiement de loggers sur des manchots Adélie. ***a)*** individu pendant la pose avec une cagoule sur la tête, et les rubans adhésifs posés sous les plumes pour fixer l'appareil ; ***b)*** manchot Adélie avec un GPS CatTrack déployé dans une gaine thermocollante ; ***c)*** et ***d)*** manchot Adélie avec deux appareils déployés sur son dos : une caméra en haut et un appareil AxyTrek avec accéléromètre, GPS et enregistreur de plongée. *©a, b, c, d Candice Michelot*

Ces appareils sont disposés sur le dos ou à la patte des individus. Plus que le poids, la taille des appareils est le facteur le plus important à considérer afin de ne pas réduire les capacités de nage et de plongée des oiseaux en impactant leur hydrodynamisme (Wilson *et al.* 1989, 1990 ; Culik et Wilson 1991 ; Bannasch *et al.* 1994 ; Culik *et al.* 1994 ; Ropert-Coudert *et al.* 2000, 2007a, 2007b ; Ropert-Coudert et Wilson 2005). Ici, les appareils utilisés ont un profil hydrodynamique, ne dépassent pas 1.5 % du poids de l'oiseau et 2 % de la section transversale de l'animal de manière à réduire la potentielle gêne occasionnée par les équipements pendant leurs plongées. Des mécanismes d'attache spécifiques sont utilisés pour attacher les loggers

plus petits (LUL, GLS) à la patte des manchots en utilisant un système de câbles et de gaine en se basant et en adaptant la procédure de Ratcliffe *et al.* (2014). Pour fixer les autres loggers sur le dos, la méthode de Wilson *et al.* (1997) est utilisée : plusieurs bandes de ruban adhésif sont placées sous les plumes du manchot (Fig. 36*a*), puis l'appareil est collé par-dessus les plumes, entouré par le ruban et sécurisé par des attaches de câbles. Si l'appareil enregistreur n'est pas résistant à l'eau, il est enfermé dans une gaine imperméable thermocollante avant d'être fixé au dos des individus (Fig. 36*b*). Deux étiquettes (de couleur différente que celles utilisées dans la colonie de suivi) sont collées aux plumes du dos avec le numéro de l'individu capturé (Figs. 36*b*, *c*, *d*). Un point de couleur avec de la peinture temporaire est appliqué sur son ventre afin de le distinguer de son partenaire et de ne pas le recapturer plus tard dans la saison une fois déséquipé.

Les manipulations pour la pose de capteurs sont effectuées le plus rapidement possible (< 20 minutes) afin de minimiser le stress sur l'oiseau capturé. L'oiseau est ensuite relâché à proximité de son nid et est surveillé jusqu'à ce qu'il soit dessus. Les nids des oiseaux équipés sont contrôlés à partir du déploiement des équipements, en même temps que les contrôles quotidiens de la colonie de suivi. Lorsqu'un individu équipé est observé de nouveau sur son nid de retour après un voyage en mer (ou plusieurs voyages selon le protocole), il est recapturé, emmené à nouveau dans le laboratoire avec une cagoule. Une prise de sang de 1-2 mL est collectée à sa patte, l'enregistreur est récupéré et le manchot est pesé. Des plumes peuvent également être prélevées. Il est ensuite relâché proche de son nid et surveillé jusqu'à ce qu'il y soit reposé. Les nids des individus déséquipés ne sont alors plus suivis.

Les GLS sont déployés en fin de saison de reproduction avant le départ des adultes de la colonie, afin de suivre leurs mouvements en mer pendant leur migration hivernale. Les individus avec des GLS sont également transpondés afin de pouvoir les retrouver l'année suivante pour récupérer ces appareils.

Il est à noter que les manchots de la colonie de suivi et les individus équipés (exceptés ceux avec GLS) ne sont pas marqués de manière permanente, ce qui ne permet pas de savoir si un individu a été équipé ou suivi au cours des années précédentes. Cependant, la colonie est vaste et un effort est fait afin de diversifier les nids sélectionnés. Bien que les manchots soient relativement fidèles à leur site de reproduction, il parait peu probable que des individus aient été capturés plusieurs années successives, même si certains ont pu être suivis plus d'une fois.

3.3 - Activité alimentaire dans d'autres colonies

Depuis 2016, le programme 1091 déploit des loggers dans d'autres colonies en Terre Adélie. Cette mission dépend de la disponibilité des hélicoptères à Dumont d'Urville pour effectuer les déposes dans les autres colonies, au moins deux fois par saison (une première fois pour le déploiement, et une seconde fois au moins pour la récupération des appareils).

La phénologie de reproduction des manchots Adélie est très synchronisée. Les déploiements et récupérations dans les autres colonies sont donc basés sur le stade de reproduction estimé dans la colonie de l'Île des Pétrels. En 2016-17, 16 GPS ont été déployés sur des femelles dans la colonie de Cap Bienvenue (Figs. 32*d*, 37*a*) avant leur premier voyage d'incubation. Lors d'une seconde visite effectuée lorsque les femelles sur l'Île des Pétrels commençaient à rentrer, 12 GPS ont pu être récupérés à Cap Bienvenue. En 2017-18, 15 GPS ont été déployés sur les mâles dans cette même colonie avant leur premier voyage alimentaire d'incubation, dont 14 ont été récupérés au cours de deux nouvelles visites à la fin de la période M1. Enfin, en 2018-19, 17 femelles de la colonie de Cap Jules (Figs. 32*d*, 37*b*) ont été équipées pour leur premier voyage alimentaire en incubation, dont 14 GPS ont été récupérés lors d'une seule nouvelle visite à la fin de cette période.

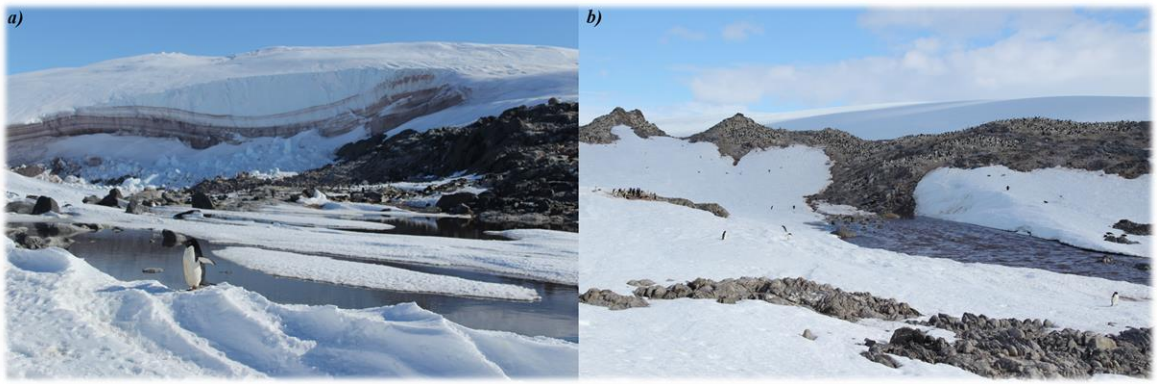


Figure 37 : colonies de ***a)*** Cap Bienvenue et ***b)*** Cap Jules. *© Candice Michelot*

Pour l'instant, seule la période d'incubation a pu être couverte par les déploiements de GPS pour des raisons logistiques. Les relèves entre partenaires durant la période d'élevage des poussins n'étant plus synchronisées et très rapides, il n'est plus possible de se baser sur la phénologie des manchots de l'Île des Pétrels pour programmer des visites dans les autres colonies et espérer y retrouver le matériel déployé.

4. Données utilisées et méthodes d'analyses

L'objectif de ma thèse est de relier le comportement d'activité alimentaire des manchots Adélie à plusieurs facteurs intrinsèques (sexe, stade de reproduction) et extrinsèques (conditions environnementales). Pour répondre à cet objectif, j'ai utilisé les données de comportements alimentaires récoltées sur le terrain permettant d'évaluer les mouvements, le comportement en mer, ainsi que le régime alimentaire des individus estimé par l'analyse d'isotopes stables appliquée aux échantillons de sang collectés. Outre les données analysées en laboratoire, l'intégralité du traitement des données, les analyses statistiques et graphiques a été réalisée sur le logiciel R. J'ai écrit tous les scripts pendant ma thèse en fonction du jeu de donnée, à l'exception d'un script d'extraction et transformation de données de concentration de glace écrit par le Dr. Ben Raymond, Australie, et un script de filtration des données de trajets GPS écrit par le Dr. Akiko Kato au CEBC.

4.1 - Analyses moléculaires pour le sexage des individus

Le sexage moléculaire n'est pas nécessaire pour les individus équipés lors des voyages d'incubation étant donné la synchronisation des premiers voyages d'incubation des femelles puis des mâles. En revanche lors de la période d'élevage du poussin, il n'était pas toujours possible de connaître le sexe des individus avec certitude malgré les marquages temporaires réalisés. Les prises de sang effectuées lors des déséquipements ont permis d'effectuer le sexage moléculaire. Les prises de sang collectées sont d'abord centrifugées sur site, au bâtiment Biomar, afin de séparer le plasma des globules rouges (programmation de la centrifugeuse : 7-10 minutes à 5000 rpm, 1677 x g). Les échantillons sont par la suite conservés au congélateur à -20°C. En fin de saison, les échantillons biologiques conservés à Dumont d'Urville sont envoyés par containers réfrigérés au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé pour y être stockés et analysés.

Au cours de ma thèse, j'ai trié les échantillons des individus équipés lors des périodes d'élevage des poussins pour lesquelles aucune analyse n'avait encore été effectuée. Les échantillons de l'année 2010-11 avaient déjà été analysés. Les analyses de sexage moléculaire ont été effectuée au pôle d'analyse biologique du CEBC. Cette méthode, basée sur celle développée par Fridolfsson & Ellengren (1999), utilise une amplification par réaction en chaîne polymérase (PCR) sur les globules rouges collectés et séparés du plasma (Weimerskirch *et al.* 2005).

4.2 - Analyses isotopiques

Des analyses d'isotopes stables de carbone et azote ont été réalisées pendant cette thèse afin de caractériser la niche écologique des manchots Adélie durant la période de reproduction (Hobson *et al.* 1993 ; Hobson et Clark 1993 ; Bearhop *et al.* 2006). Cette méthode est basée sur le fait que la composition d'un animal est influencée par ce qu'il consomme (DeNiro & Epstein 1978, 1981). L'analyse d'isotopes stables permet ainsi de caractériser *i*) le niveau trophique du consommateur via sa signature en azote ($^{15}N/^{14}N$, aussi noté $\delta^{15}N$) et *ii*) l'habitat utilisé au cours de l'activité alimentaire via sa signature de carbone ($^{13}C/^{12C}$, aussi noté $\delta^{13}C$; (Bearhop *et al.* 2003 ; Cherel et Hobson 2007 ; Cherel 2008).

Un enrichissement des valeurs de $\delta^{15}N$ est observé le long de la chaîne alimentaire, alors que les valeurs en $\delta^{13}C$ évoluent peu. Elles peuvent cependant permettre de déterminer les sources primaires dans la chaîne alimentaire, et aussi de déterminer dans le milieu marin la contribution des apports alimentaires selon leur provenance, entre les milieux côtiers et hauturiers (Hobson *et al.* 1994 ; Kelly 2000 ; Cherel et Hobson 2007). De plus dans l'Océan Austral, un gradient géographique en $\delta^{13}C$ permet de déterminer les zones d'alimentation des oiseaux marins de manière latitudinal en fonction des masses d'eau. En effet, les valeurs de $\delta^{13}C$ du phytoplancton et de la matière organique particulaire (POM) des basses latitudes sont enrichies en ^{13}C contrairement aux organismes des hautes latitudes. Les valeurs de $\delta^{13}C$ sont ainsi élevées dans les eaux chaudes subtropicales au Nord et diminuent en direction du sud dans les eaux froides Antarctiques (Francois *et al.* 1993 ; Quillfeldt *et al.* 2005 ; Cherel et Hobson 2007). Un faible enrichissement en $\delta^{13}C$ s'opère le long de la chaîne alimentaire, contrairement au $\delta^{15}N$. Cet enrichissement dans les tissus permet, à partir de la niche écologique estimée des consommateurs, de déterminer la niche écologique de leurs proies. Le facteur d'enrichissement trophique (TEF) du ^{15}N augmente de 3 à 5 ‰ d'un niveau trophique à un autre (DeNiro et Epstein 1981 ; Minagawa et Wada 1984 ; Post 2002). Chez les manchots Adélie, ce facteur d'enrichissement trophique est estimé à environ 3.8 ‰ (Cherel 2008 ; Lorrain *et al.* 2009).

Plusieurs tissus biologiques peuvent être utilisés pour effectuer des analyses d'isotopes stables en tenant compte de leur temps de renouvellement. Chaque tissu reflètera la niche écologique des individus étudiés sur une fenêtre temporelle donnée (Hobson et Clark 1992). Chez les oiseaux marins, le sang (plasma ou globule rouge), et les plumes sont majoritairement utilisés (Hobson *et al.* 1994 ; Bearhop *et al.* 2003 ; Cherel et Hobson 2007 ; Cherel 2008). Les plumes intègrent la signature isotopique lors de leur période de croissance (Hobson et Clark

1992 ; Bearhop *et al.* 2002). Le sang quant à lui intègre la signature isotopique sur une durée de 3-4 semaines précédant l'échantillonnage dans les globules rouges, ou de quelques jours voire à une semaine pour le plasma (Hobson et Clark 1992 ; Bearhop *et al.* 2002; Oppel et Powell 2010 ; Barquete *et al.* 2013). De ce fait, nous avons travaillé sur les signatures isotopiques du carbone et de l'azote contenues dans le plasma afin de refléter le régime alimentaire sur une échelle temporelle courte. Lors des voyages alimentaires en incubation durant entre 10 et 15 jours en moyenne, les valeurs isotopiques du plasma reflètent donc la niche écologique des manchots Adélie sur la dernière moitié de leur voyage. Lors des voyages courts de la période d'élevage des poussins, les signatures isotopiques reflètent la niche occupée sur leur dernier voyage alimentaire et potentiellement le voyage précédent.

Les échantillons utilisés correspondent aux prises de sang effectuées sur des individus équipés, ainsi que d'autres individus de la colonie de suivi. Un sous-ensemble des échantillons de plasma des individus équipés (ceux dont les trajets GPS étaient complets principalement, *voir 4.3.1*) a été sélectionné pour les analyses afin d'avoir un nombre d'échantillons suffisamment représentatif pour chacune des périodes de la saison de reproduction, chaque année pour les deux sexes.

J'ai effectué la préparation des échantillons pour les analyses isotopiques au LIttoral ENvironnement et Sociétés (LIENSs, La Rochelle Université). Dans un premier temps, les échantillons de plasma ont été lyophilisés pendant 48h, transformés en poudre puis délipidés. Cette manipulation est effectuée du fait de la haute déplétion en ^{13}C dans les lipides par rapport au reste du tissu (DeNiro et Epstein 1977) pouvant mener à un biais dans les ratios isotopiques. Les lipides sont retirés du plasma en utilisant une solution de chloroforme-méthanol (2 volumes pour un), adaptée de la procédure de Folch *et al.* (1957). Les échantillons de plasma ainsi délipidés ont ensuite été encapsulés (0.2 – 0.4 mg) dans des capsules en étain pour déterminer les abondances relatives en ^{13}C et ^{15}N, avec un spectromètre de masse de type Thermo Scientific Delta V Advantage couplé à un analyseur élémentaire Thermo Scientific Flash EA1112. L'analyse au spectromètre a été réalisé par M. Gaël Guillou (LIENSs).

Les résultats sont présentés dans la notation δ habituelle et sont basés sur les écarts des valeurs de ratio isotopiques de standards : le Vienna PeeDee Belemnite, ou VPDB pour le $\delta^{13}C$ (fossile marin calcaire) et le diazote atmosphérique N_2 pour le $\delta^{15}N$. Les résultats de ces analyses ont été vérifiés en estimant le ratio C/N. Au total, 380 échantillons ont été analysés (Tableau 1).

Tableau 1 : nombre total d'échantillons analysés et utilisés pour chacune des périodes de la saison de reproduction et par sexe : F1 = premier voyage d'incubation femelles ; M1 = premier voyage d'incubation mâles ; FCR = voyages d'élevage des poussins (« *Chick-rearing* ») femelles ; MCR = voyages d'élevages des poussins mâles. Ces nombres incluent des échantillons correspondant à des individus équipés dont les trajets GPS enregistrés sont complets et utilisés dans les analyses, d'autres dont les trajets GPS n'ont pas forcément été utilisés dans les analyses (trajets tronqués, *voir 4.3.1*), à des individus pour lesquels plusieurs trajets GPS successifs ont été enregistrés, ou encore des individus provenant d'autres colonies. Les détails des échantillons utilisés pour chacune des études seront précisés dans les chapitre suivants.

	F1	M1	FCR	MCR	Total year
2010-2011	0	12	5	13	**30**
2011-2012	0	9	1	19	**29**
2012-2013	8	9	6	15	**38**
2013-2014	9	10	7	14	**40**
2014-2015	8	5	6	16	**35**
2015-2016	12	11	9	14	**46**
2016-2017	21	11	6	12	**50**
2017-2018	15	34	9	17	**75**
2018-2019	10	10	7	8	**35**
Total	**83**	**111**	**56**	**128**	**378***

**à noter que 380 échantillons ont été analysés, dont l'un correspondait à une prise de sang à la capture d'un mâle avant son voyage en incubation, et un autre correspondait à un échantillon d'un individu non-sexé en période d'élevage. Ces deux échantillons ont été retirés des analyses.*

4.3 - Données de mouvements : estimation du comportement d'alimentation en mer

Le jeu de données acquis par le programme 1091 étant très dense et hétérogène en termes de types de données en fonction des appareils utilisés et taille d'échantillon, ma thèse s'est principalement concentrée sur le suivi GPS des manchots Adélie. Comme évoqué précédemment, trois types de GPS ont été utilisés. Les GPS Catlog et CatTrack (Catnip Technologies, USA) ont été adaptés pour être résistant à l'eau en les plaçant dans une gaine thermocollante. Leur taille et poids finaux une fois dans la gaine étaient respectivement

d'environ 14 x 35 x 70 mm et pesaient 30 g. Les appareils AxyTrek (TechnoSmart) quant à eux regroupent un capteur GPS, un capteur de pression et de température ainsi qu'un accéléromètre et sont résistant à l'eau. Deux types d'AxyTrek ont été utilisés : le premier pour l'incubation d'une taille de 8 x 35 x 70 mm et d'un poids de 28 g avec une grande capacité de batterie, le second pour la période d'élevage des poussins avec une capacité de batterie plus faible, et donc de taille et poids finaux plus faibles (10 x 25 x 40 mm, 25 g). Les AxyTrek sont utilisés depuis 2016. Ces trois types de GPS n'ayant pas les mêmes capacités de batterie, les fréquences d'enregistrement des positions GPS ont varié au cours des années. En moyenne, les CatTrack et CatLog étaient programmés pour enregistrer une position toutes les 15 ou 30 minutes en incubation et toutes les 5 ou 10 minutes en élevage des poussins, alors que les AxyTrek ont été programmés pour enregistrer une position toutes les minutes.

4.3.1 - Traitement des trajets GPS

Afin de décrire le comportement général en mer des manchots Adélie dans les populations échantillonnées, les trajets enregistrés ont subi un pré-traitement. Dans un premier temps, la durée des trajets enregistrés par les GPS a été comparée à la durée de voyage en mer, estimée grâce aux contrôles quotidiens à la colonie et l'enregistrement des dates et heures de départ et retour des manchots équipés. Les trajets tronqués — c'est-à-dire pour lesquels l'enregistrement s'est arrêté en cours de voyage — et représentant moins de 60 % de la durée totale de voyage ont été retirés de l'analyse. Les voyages alimentaires des oiseaux marins plongeurs à site central sont décrits comme des trajets « commutifs » : les oiseaux effectuent une première phase de transit, pour rejoindre en phase plus centrale de leur voyage leurs aires d'alimentation où ils intensifient leur activité de recherche alimentaire (et généralement les zones les plus éloignées de leur trajet par rapport à la colonie), et reviennent plus directement à leur colonie sur la dernière partie de leur voyage (Ropert-Coudert *et al.* 2004b ; Lescroël et Bost 2005 ; Yoda et Ropert-Coudert 2007 ; Cotté *et al.* 2007 ; Weimerskirch *et al.* 2007 ; Rey *et al.* 2010). Les phases centrales des voyages sont alors moins rectilignes, la distance parcourue augmente ainsi que la sinuosité. Conserver dans l'analyse les trajets couvrant au-delà de 60 % de la durée du voyage permet donc de tenir compte de la majorité de la phase alimentaire des manchots. A fortiori, ne pas considérer ceux couvrant moins de 60 % revient à retirer les voyages avec la phase transitoire au départ et seulement une partie de la phase d'alimentation. Pour les trajets tronqués mais gardés pour l'analyse (ceux avec une durée enregistrée > 60 % de la durée totale

du voyage couverte), un point GPS a été virtuellement ajouté à la colonie à la date et l'heure enregistrée au retour de l'oiseau sur son nid.

Ensuite, les trajets ont été traités indépendamment les uns des autres afin de supprimer les points excessifs enregistrés à la colonie avant le départ ou après le retour des oiseaux au nid. De plus, les points dupliqués (deux points enregistrés au même endroit à la même date et heure) ont été supprimés. Les points aberrants (avec des positions, date et heure impossibles par rapport aux autres points du trajet, comme des points enregistrés dans l'Hémisphère Nord, ou des vitesses entre deux localisations > 10 km/h) ont été retirés des trajets. Des interpolations linéaires ont ensuite été effectuées sur les trajets afin d'avoir des pas de temps régulier et comparables entre les trajets, avec la fonction *redisltraj* du package R « adehabitatLT ». Pour les trajets tronqués, cette interpolation permet également d'estimer la distance parcourue au retour à la colonie ainsi que les potentielles aires traversées. Des informations générales ont été extraites de ces trajets : les durées de voyage, la distance horizontale cumulée, la distance maximale atteinte calculée comme la distance en ligne droite entre la colonie et le point le plus distal du voyage, ou encore la direction entre la colonie et le point le plus distal.

Au total, les trajets de 635 oiseaux ont été utilisés dans les analyses, représentant 902 trajets étant donné que plusieurs trajets successifs ont été enregistrés sur certains manchots en période d'élevage (*voir Chapitre 3*). Les nombres d'oiseaux et de trajets utilisés pour chacune des études seront précisés dans les prochains chapitres.

4.3.2 - Identification du comportement d'alimentation

Le principal objectif de cette thèse était de déterminer les conditions dans lesquels les manchots Adélie pratiquaient leur activité alimentaire afin de relier leur stratégie alimentaire aux conditions de glace. Il existe de nombreuses méthodes pour identifier à fine échelle les mouvements des individus au court de leur trajet et ainsi extraire les zones dans lesquelles ils adoptent un comportement de recherche en zone restreinte (ARS, « *Area-Restricted Search* »). La méthode du « *First-Passage Time* » (FPT, Fauchald & Tveraa, 2003) correspond au temps nécessaire à un individu pour traverser un cercle d'un rayon donné le long de son trajet. Ce cercle est appliqué à chaque localisation GPS, les zones ARS correspondant aux portions dont la valeur est supérieure à la valeur moyenne du trajet. Cette méthode est très utilisée pour les oiseaux volants ou mammifères marins (Weimerskirch *et al.* 2007 ; Bailleul *et al.* 2008 ; Votier *et al.* 2011). Cependant, cette méthode est adaptée pour des animaux dont la recherche alimentaire est plus exploratoire que chez les manchots Adélie qui se nourrissent sur des patchs

organisés dans l'espace. D'autres méthodes, comme par exemple les modèles espace-états (« *State-space models* ») de type modèles de Markov cachés (HMM, « *Hidden Markov Models* ») permettent de définir à chaque position la probabilité pour l'individu de passer d'un comportement à un autre et ainsi de déterminer à échelle très fine le comportement des individus (Jonsen *et al.* 2007 ; Patterson *et al.* 2008 ; Joo *et al.* 2013 ; Michelot *et al.* 2016, 2017). Dans ces méthodes, la vitesse de déplacement accompagnée de la sinuosité entre les positions enregistrées sont les principaux facteurs considérés. Cependant, les manchots Adélie plongent régulièrement au cours de leur trajet créant des portions de trajet avec une absence d'information pour les individus équipés d'un GPS seul, pouvant mener à une sous-estimation de leurs mouvements et ainsi une sous-estimation des aires potentiellement favorables à leur alimentation (Annexe 1).

Il est toutefois établi que les prédateurs plongeurs réduisent leur distance horizontale ainsi que leur vitesse dans les habitats favorables à leur alimentation et augmentent la durée passée ainsi que le nombre de plongées dans ces zones (Ropert-Coudert *et al.* 2004b ; Paiva *et al.* 2010 ; Thiebault *et al.* 2014 ; Patrick *et al.* 2015). Afin de distinguer les évènements de recherche intensive des évènements de transit, nous avons ainsi utilisé le temps de résidence (« *Residence time* »). Cette méthode permet de calculer dans une zone transformée en grille le temps passé par les individus dans chacune des mailles de cette grille, qui est utilisé comme proxy de l'activité de recherche alimentaire (Péron *et al.* 2012 ; Warwick-Evans *et al.* 2015 ; Bon *et al.* 2015). La taille des mailles de la grille a été décidée en fonction de la résolution des données environnementales utilisées (*voir 4.4*).

Le temps de résidence a été calculée de deux manières différentes au cours de cette thèse selon la question posée et l'échelle spatio-temporelle considérée :

- Dans le Chapitre n°4, le temps de résidence de chacun des oiseaux a été calculé par cellule (temps total passé par cellule au cours du voyage) à l'aide de la fonction *tripGrid* du package R « trip ». Puis le temps de résidence moyen par stade et par année a été calculé : dans chaque cellule, les temps de résidence de tous les manchots de la même année et au même stade de saison de reproduction ont été additionnés, puis divisés par le nombre d'oiseaux ayant traversé la cellule en question (Fig. 38*a*). Ceci a permis d'obtenir un temps de résidence moyen de la population par année et par période de reproduction afin de le relier aux conditions environnementales moyennes pour chacune des périodes (*voir 4.4*) ;

- Dans le Chapitre n°5, le temps de résidence est associé au nombre de positions GPS enregistrées par oiseau, par jour et par cellule. Dans chaque cellule, le nombre de positions GPS enregistrées par chaque manchot le même jour a été calculé (Fig. 38*b*). Si une cellule a été traversée deux fois au cours du trajet du manchot considéré, mais à des dates différentes, alors deux temps de résidence seront associés à cette même cellule pour cet individu. Cette méthode a été utilisée afin de relier le temps de résidence quotidien des manchots aux conditions journalières de glace de mer (*voir 4.4*) dans une cellule donnée.

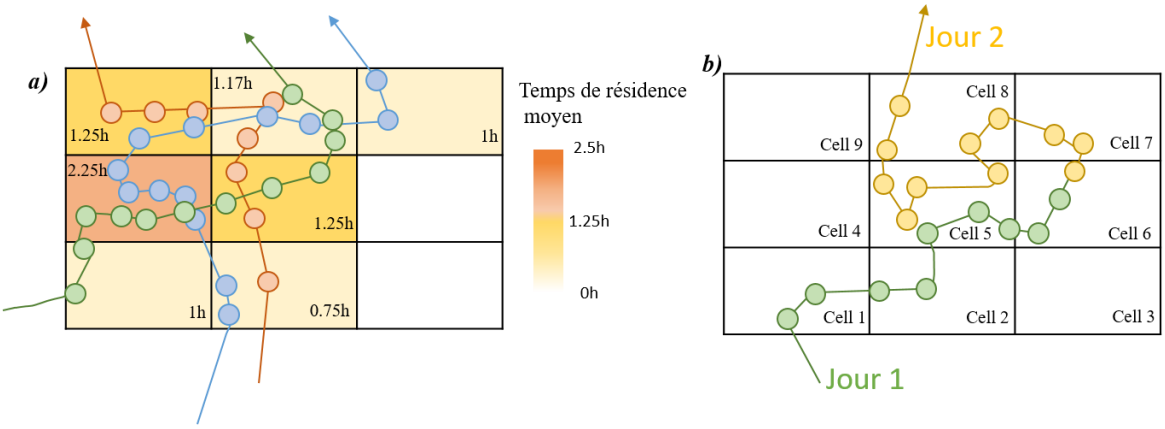


Figure 38 : illustrations du calcul du temps de résidence ***a)*** dans le Chapitre n°4 et ***b)*** dans le Chapitre n°5. ***a)*** Exemple de portions de trajets de 3 oiseaux différents (segments et points orange, vert et bleu), les points représentant les positions enregistrées (ex. ici : une position toutes les 30 minutes). La cellule du milieu à gauche contient 5 positions de l'oiseau bleu, soit 2.5h de temps passé par ce manchot dans cette maille, et 4 positions de l'oiseau vert (=2h), soit un total de 4.5h. Le temps de résidence moyen dans cette cellule est donc de 4.5h / 2 oiseaux = 2.25h.
b) La flèche représente une portion du trajet d'un oiseau, sur deux jours (jour 1 vert, jour 2 jaune). Les cellules 1, 2, 7 et 8 ne seront associées qu'à une seule valeur de temps de résidence (le nombre de positions total par cellule) car le manchot ne les a traversées qu'au cours d'une unique journée. Les cellules 5 et 6 en revanche auront chacune 2 valeurs de temps de résidence associées, car les positions GPS dans ces cellules ont été enregistrées sur deux jours : la cellule 5 aura les valeurs de 3 et 4 positions GPS, et la cellule 6 prendra les valeurs de 2 et 1 positions.

Dans le Chapitre n°3, le temps de résidence n'a pas été utilisé, mais la fidélité individuelle au site d'alimentation a été calculée sur des trajets successifs enregistrés sur plusieurs manchots pendant la période d'élevage des poussins. Pour ce faire, les trajets ont été subdivisés en trois parties (0-33, 33-66 et 66-100 %) pour ne garder que la partie centrale du trajet correspondant majoritairement à l'activité alimentaire des voyages en mer et pour s'affranchir des parties transitoires. La méthode de la distance au plus proche voisin (« *Nearest-neighbour distance* ») a été appliquée sur les segments centraux de trajet, cette méthode permettant de calculer la distance séparant un trajet (ou une portion de trajet) d'un autre (Freeman *et al.* 2011 ; Guilford

et al. 2011 ; Votier *et al.* 2017). Pour chaque individu avec des trajets successifs répétés, chaque portion du trajet$_n$ a été comparée au trajet$_{n-1}$. Chaque position GPS de la portion du trajet$_n$ a été associée au point le plus proche enregistré sur la portion du trajet$_{n-1}$, et la distance entre ces deux points a été calculée. La somme des distances entre les points des portions$_{n-1}$ et $_n$ a été calculée et divisée par le nombre de points utilisés sur la portion$_n$. Cela a permis de calculer pour chaque individu un indice de fidélité spatiale et de comparer si les individus au sein d'une même année affichaient la même fidélité aux sites d'alimentation d'un trajet à l'autre.

4.4 - Données environnementales

Du fait de sa situation géographique et des conditions particulières de la glace de mer, obtenir des données à fines échelles spatiale et temporelle des conditions environnementales et océanographiques dans le secteur de Dumont d'Urville reste compliqué. Dans cette thèse, les données environnementales principalement utilisées correspondaient à la bathymétrie et aux variables de concentrations de glace. Le traitement de ces données a été effectué à l'aide d'outils d'analyses spatiales sous R, comme les packages « raster » ou « geosphere ».

La bathymétrie a été extraite dans un premier temps à partir des données GVdem (Beaman *et al.* 2011) de la NASA avec une résolution d'environ 100m combinées avec les données IBCSO (« International Bathymetric Chart of the Southern Ocean ») d'une résolution d'environ 500 m (Arndt *et al.* 2013) afin de couvrir l'ensemble de notre zone d'étude. Ces données ont été utilisées dans le Chapitre n°5 (le premier à avoir été réalisé au cours de cette thèse) et étaient les données à plus fine échelle spatiale disponible au moment de la réalisation de cette étude. Pour le Chapitre n°4, les données de bathymétrie GEBCO 2019 (GEBCO Compilation Group 2019) sorties plus récemment ont été utilisées, avec une résolution d'environ 400 m (15 secondes d'arc) et couvrant l'entièreté de la zone d'étude. À partir de la bathymétrie, le gradient de bathymétrie correspondant à la pente, ainsi que les limites du plateau continental et des différentes strates du talus continental ont été extraits.

Les conditions de glace ont été définies à partir de données de concentrations de glace journalières extraites sur notre zone d'étude à partir de données satellites, couvrant les périodes de reproduction entre le mois d'octobre de l'année$_n$ et le mois de février de l'année$_{n+1}$. Les concentrations de glace journalières AMSRE et AMSR-2 (« Advanced Microwave Scanning Radiometer ») ont été téléchargées sur le site de l'Université de Bremen en Allemagne (http://seaice.uni-bremen.de/data) à des résolutions de 6.25 et 3.125 km selon leur disponibilité

au moment des études. Entre octobre 2011 et juillet 2012, le satellite de la NASA enregistrant ces données n'était plus effectif. Nous avons téléchargé les concentrations de glace SSM/I (« Special Sensor Microwave Imager ») de l'IFREMER (ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/cersat/products/gridded/psi-concentration/data/antarctic/daily), à une résolution de 12.5 km. Ces données ont été transformées afin de créer des cartes pour lesquelles la résolution des cellules étaient de 3.125 ou 6.25 km (la résolution utilisée dans les études est détaillée dans les prochains chapitres).

Les données journalières de concentrations de glace ont été traitées avec le package « raster » afin de créer des cartes (ou grilles) de concentrations de glace autour de notre zone d'étude avec des cellules d'une résolution de 3.125 ou 6.25 km, entre les limites maximales 61-68° S, 137-148° E. Selon la période de saison de reproduction concernée (incubation ou élevage des poussins), l'étendue des trajets GPS effectués par les manchots et l'étendue de la glace sur la période considérée, différentes échelles spatiales ont été utilisées pour représenter les conditions de glace de mer autour de l'Île des Pétrels ou des autres colonies en Antarctique de l'Est. Ces différentes échelles spatiales sont décrites dans les chapitre suivants.

Aussi, les concentrations de glace n'ont pas été forcément utilisées sur les mêmes échelles temporelles :

- le Chapitre n°3 s'intéresse aux conditions de glace rencontrées à l'échelle des trajets successifs des manchots. Les concentrations de glace journalières ont été utilisées afin d'associer dans un premier temps les positions GPS avec les concentrations quotidiennes rencontrées dans les cellules de la zone prospectée. Dans un second temps, les données de concentrations de glace journalière ont été transformées à l'échelle de chaque trajet : pour chaque oiseau, les concentrations de glace ont été moyennées entre la date de début et la date de fin de chacun des trajets afin de représenter les conditions moyennes de glace rencontrées à l'échelle d'un voyage ;

- le Chapitre n°4 s'intéresse à l'évolution de l'activité alimentaire à l'échelle interannuelle. Les concentrations de glace ont été moyennées chaque année entre la première date de départ et dernière date de retour des manchots, par stade (F1, M1 puis élevage des poussins) ;

- le Chapitre n°5 s'intéresse à l'influence de la variabilité des conditions de glace sur le comportement alimentaire entre deux colonies. Afin d'évaluer si les manchots répondaient à des variations à fine échelles spatiale et temporelle, les concentrations de glace journalières ont été utilisées et associées aux points GPS dans chaque cellule.

A partir des cartes de concentrations de glace créées sur l'échelle temporelle considérée en fonction de l'étude, plusieurs variables ont été extraites et seront détaillées dans chacun des chapitres suivants : concentration moyenne de glace sur la zone d'étude ; concentration moyenne de la couverture de banquise jusqu'à la bordure de glace ; position moyenne ou journalière des accès à l'eau (bordure septentrionale de glace, « flaw leads », polynies) ; variations de la concentration de glace sur la zone considérée.

A partir de la résolution des données de concentrations de glace utilisée, une grille avec une taille de cellule correspondant à cette même résolution a été créée. Dans chacune des cellules, plusieurs variables issues des données de bathymétrie ou de glace ont pu être calculées suivant l'échelle temporelle considérée :

- **Variables issues de la bathymétrie** : bathymétrie ; gradient ; distance au point le plus proche de la limite du plateau et des différentes strates du talus.

- **Variables issues de la concentration de glace** : concentration de glace (moyenne ou journalière) ; variation de concentrations de glace (à l'échelle du stade de la saison) ; distance aux accès à l'eau journalières ou moyennes à l'échelle des trajets ou du stade (bordure de glace, polynie, leads) les plus proches.

En plus de ces variables environnementales, la distance à la colonie a été extraite dans chacune des cellules. Toutes ces variables ont été extraites selon leur importance écologique pour l'activité alimentaire des manchots déterminées dans la littérature et évoquées précédemment. Finalement, chaque position GPS a été associée à la cellule de la grille dans laquelle elle était localisée et mise en correspondance avec les différentes variables caractérisées. Le temps de résidence, lorsqu'il était calculé, a été extrait dans une grille de même résolution que celle utilisée pour la concentration de glace, et mis ensuite en relation avec les variables extraites dans les cellules correspondantes.

4.5 - Analyses statistiques

Différents tests, modèles et analyses statistiques ont été réalisés au cours de cette thèse. Les principaux objectifs étaient de déterminer les facteurs influençant les caractéristiques comportementales de l'activité de recherche alimentaire en mer des manchots Adélie. Avec des modèles linéaires (*lm*, package « stats »), il a été possible de déterminer l'influence de variables explicatives (ou prédicteurs) sur une variable réponse (le paramètre comportemental considéré).

Des modèles linéaires mixtes ont permis de tenir compte de facteurs à effets aléatoires qui permettent d'expliquer une partie de la variance du modèle. Si les variables réponses n'entraient pas dans la définition de la loi normale, elles étaient transformées avec une fonction logarithmique pour s'approcher au mieux de la normalité. Quand cela n'était pas possible, des modèles linéaires généralisés ont été utilisés avec des familles de distribution correspondant à la distribution de la variable réponse. Les fonctions *lmer* ou *glmer* du package « lme4 » ont été utilisées pour les modèles linéaires mixtes ou modèles linéaires généralisés mixtes respectivement.

Des tests de corrélation (*cor.test*, package « stats ») ont permis de mettre en évidence les relations entre deux variables continues. Des tests de comparaison ont été effectués afin de caractériser les différences entre des catégories deux à deux (*pairwise.t.test*, package « stats » ou *emmeans*, package « emmeans »).

Des modèles d'habitats ont été réalisés en utilisant des modèles mixtes additifs généralisés (*gamm* du package « mgcv ») afin d'étudier l'influence de variables environnementales sur le comportement alimentaire des manchots. Les variables explicatives ont été sélectionnées après avoir effectué des tests de colinéarité avec la fonction *vif* du package « usdm ». Des cartes de prédictions des habitats utilisés ont été réalisées après avoir calculé les valeurs prédites de temps de résidence avec la fonction *predict* du package « mgcv ».

Enfin, les analyse de niches écologiques ont été réalisées avec le package « SIBER » (Jackson *et al.* 2011) afin de calculer les aires des ellipses standards des niches trophiques utilisées par les manchots Adélie. Les surfaces et les proportions de chevauchement entre les années ou sexes ont également été calculées et comparées aux valeurs moyennes des principales proies des manchots.

Chapitre 3

Adélie penguins foraging consistency and site fidelity are conditioned by breeding status and environmental conditions

RÉSUMÉ

Il existe un intérêt grandissant pour l'étude de la consistance des comportements alimentaires et de la fidélité aux sites d'alimentation individuelles afin d'évaluer l'influence des comportements individuels sur la réponse de la population face aux changements environnementaux, et de caractériser les habitats cruciaux à l'alimentation des espèces. En Antarctique, les espèces de prédateurs à site central sont particulièrement contraints par la glace de mer jouant un rôle de barrière physique pour l'accès aux ressources. Pour la première fois, nous avons pu estimer la répétabilité des paramètres (durée, distance, distance maximale, direction) et des conditions de glace de mer lors de voyages alimentaires successifs de manchots Adélie enregistrés en période d'élevage des poussins, au cours de différentes années marquées par des conditions de glace variables. Nous avons également mesuré la fidélité individuelle aux sites d'alimentation en fonction de la concentration de glace et de sa variation entre deux trajets.

Les comportements d'alimentation des manchots Adélie sont répétables et comparables entre individus en période d'élevage des poussins malgré des conditions de glace contrastées entre les années. Cette consistance dans leur comportements individuel et dans les différences interindividuelles reflète la spécialisation de leur stratégie : les manchots Adélie doivent respecter une certaine durée, et ainsi accéder rapidement aux habitats d'alimentation lors de la période critique d'élevage des poussins afin d'assurer la survie de ceux-ci.

De plus, la variation de la fidélité aux sites d'alimentation démontre l'effet cumulé de la contrainte temporelle et de la contrainte spatiale liée aux conditions de glace autour de la colonie pouvant devenir une gêne physique à leur progression dans le milieu où ils se nourrissent. Le comportement alimentaire des manchots Adélie en période d'élevage des poussins apparaît spécialisé dans des concentrations de glace intermédiaires (20-30 %), favorisant l'accès aux habitats favorables d'alimentation. Une stratégie exploratoire – à des échelles spatiales plus ou moins larges selon si les concentrations de glace autour de la colonie sont élevées ou non – est adoptée au fur et à mesure de l'avancement de la saison, afin de contrer les effets de déplétion en proies pouvant survenir autour de la colonie.

Ce chapitre a permis de mettre en évidence les bénéfices d'un caractère consistant dans les stratégies alimentaires chez les manchots Adélie mais également les désavantages que présente la spécialisation face à des conditions environnementales extrêmes.

Paper 2 - Michelot C.[1], Kato A.[1], Raclot T.[2], Ropert-Coudert Y.[1] (*under review in PLoS One*) Adélie penguins foraging consistency and site fidelity are conditioned by breeding status and environmental conditions.

[1]*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, La Rochelle Université – CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France*

[2]*Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien – CNRS, UMR 7178, 67200 Strasbourg, France*

ABSTRACT

There is a growing interest in studying consistency and site fidelity of individuals to assess how individual behaviour shapes the population response to environmental changes and highlight the critical habitats needed by species, respectively.

In Antarctica, the foraging activity of central place foragers like Adélie penguins is constrained by the sea-ice cover during the breeding season. We estimated the repeatability in foraging trip parameters and sea-ice conditions encountered by birds across successive trips over several years, and we examined their foraging site fidelity linked to sea-ice concentrations throughout the chick-rearing season.

Penguins' foraging activity was significantly repeatable despite varying annual sea-ice conditions. Birds' measure of site fidelity resulted from an interplay of constraints imposed by the sea-ice conditions around the colony and individual foraging decisions linked with resources availability. Adélie penguins favour sea-ice concentrations between 20-30 %, as these facilitate access to open water while opening multiple patches for exploration in restricted areas in case of prey depletion. Under greater sea-ice concentrations, birds are limited to only a few patches, where prey depletion can occur rapidly, thereby forcing penguins to travel farther to find new suitable foraging grounds.

In summary, Adélie penguins specialize their foraging behaviour during chick-rearing, when they are time-constrained if they are to enhance their reproductive success. The balance between being consistent or flexible under favourable vs. more challenging environmental conditions, respectively, may be a key to improve foraging efficiency and reproductive success.

Keywords: *Pygoscelis adeliae,* Nearest-neighbour distance, Repeatability, Sea-ice, Tracking

1. Introduction

The marine environment is highly dynamic. Although direct observations of predation are rarely possible, foraging behaviour of predators such as seabirds is often used as an indicator of resource-enriched areas and prey availability (Frederiksen et *al*. 2007; Weimerskirch 2007). Seabirds are central-place foraging species: they commute regularly between their nest on land to incubate eggs or feed their chicks during the breeding season, and the sea where they forage (Furness and Camphuysen 1997). Although seabirds breeding season mostly matches the peak of food availability (Daan et *al*. 1989), the distribution of preys through space and time can vary according to the environmental conditions.

High plasticity in phenological responses under changing environment improved a species' breeding success and increased their fitness (Frederiksen et *al*. 2007). Flexibility in foraging behaviour is thus an important trait to cope with changes in the environment (Pyke et *al*. 1977). As such, individuals in a population are more or less consistent in their foraging behaviour. In dynamic environments, an individual's behavioural consistency will tell us how it copes with constraints, for example, during the succession of foraging trips that are conducted throughout a breeding season (Patrick et *al*. 2014; Votier et *al*. 2017). To this end, several types of measures can be used. Firstly, repeatability indices measure the degree of consistency, *i.e.* the proportion of phenotypic variation that can be attributed to intra- or inter-individual variations (Nakagawa and Schielzeth 2010). Secondly, spatial similarity in foraging areas visited (or site fidelity) assesses whether individuals rely on a given set of specific environmental conditions and can inform on the distribution of sustainable foraging grounds and prey availability (Votier et *al*. 2017). As such, individual consistency in foraging behaviour can highlight specialization, *i.e.* the use of a subset of the available resources (Bolnick et *al*. 2003; Ceia and Ramos 2015) in a given foraging area or, conversely, the degree of flexibility that an individual display in its environment. Specialization can originate from heritable phenotypes, be transmitted socially, or be the results of individual decision-making based on previous experience (Dingemanse et *al*. 2002; Wakefield et *al*. 2015).

In Antarctica, Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) are good models to study the effect of spatial and temporal environmental variations on the consistency/flexibility of their foraging behaviour, as well as foraging area fidelity. Their foraging success is highly dependent on sea-ice conditions. Sea-ice conditions vary significantly during a breeding season, leading to a highly dynamic foraging environment in terms of prey availability (Massom and Stammerjohn

2010). When birds arrive at the colony at the beginning of the austral summer, the sea-ice extent is generally high. Incubating penguins target the ice edge, a productive and predictable area for prey abundance (Clarke and Harris 2003; Massom and Stammerjohn 2010; Michelot et al. *in press*), where they mainly feed on Antarctic krill (*Euphausia superba*) (Cherel 2008). Later, sea ice recedes and the food chain becomes available closer to the colony, at the period when penguins need to perform shorter trips to feed their growing chicks (Ainley et *al*. 1998; Widmann et *al*. 2015). At that time, penguins feed mostly on ice krill (*E. crystallorophias*) and juveniles of Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarctica*) in the more neritic waters of the continental shelf (Cherel 2008; Koubbi et *al*. 2011). However, the sea-ice scape varies a lot during this period of the breeding cycle, affecting the distribution of the resources and consequently may affect penguins' foraging strategies (Yoda and Ropert-Coudert 2007; Ropert-Coudert et *al*. 2018).

In East Antarctica, sea-ice cover along the coastline has increased in recent years (Comiso et *al*. 2017; Michel et *al*. 2019). Recently, the colony of Ile des Pétrels (Terre Adélie) experienced two massive breeding failures due to extreme environmental events, including high sea-ice extent and persistence around the colony during the breeding season (Barbraud et *al*. 2015; Ropert-Coudert et *al*. 2018). Adult Adélie penguins performed longer trips than usual and/or did not find enough resources around the colony for provisioning their chicks. Under such changing conditions – both within and between years – it is thus important to assess the plasticity of Adélie penguins' foraging behaviour.

Here, we aimed to study the repeatability in Adélie penguins' foraging trip parameters during successive chick-rearing trips across years, so that birds experienced contrasted sea-icescapes. We also aim to assess the foraging areas similarity between trips in order to relate these to environmental conditions and their spatio-temporal variations within and across years. Their repeatability has – to the best of our knowledge – only been studied on the diving behaviour of that species (Takahashi et *al*. 2003). Our main hypothesis was that repeatability in foraging efforts and foraging areas fidelity should be high under optimal conditions: with low sea-ice coverage around the colony and small landscape variation, birds can access easily to suitable foraging grounds and perform short trips. Under challenging conditions (high sea-ice coverage around the colony), birds are constrained by the sea-ice preventing them to travel far from the colony. However, a high variability in sea-ice conditions may force them to display a higher flexibility in their behaviour as bird would explore their environment more as resources distribution might change.

2. Material & Methods

2.1 - Foraging activity data collection and processing

This study was conducted in Terre Adélie (East Antarctica), on the Ile des Pétrels, near Dumont d'Urville French station (140.01° E, 66.66° S). Adélie penguins were equipped with GPS loggers over several successive trips during the chick-rearing season (late December to mid-January), from 2010-11 to 2017-18 (except 2012-13 and 2013-14) (Fig. 1, Table 1). Breeders (*i.e.* adults rearing one or two chicks) were captured at their nest and devices were attached to the birds' back feathers with marine tape, mastic and secured with cable-ties (Wilson et *al*. 1997). Several types of GPS were used according to years: CatTrack and CatLog (Catnip Technologies, USA), ca. 14 x 35 x 70 mm, 30g, customized to be waterproof, and AxyTrek (TechnoSMart, Italy), ca. 10 x 25 x 40 mm, 25g, were programed to record a location every 1 to 15 minutes depending on loggers, years and battery capacity. Birds were then released at their nest. When at sea, birds' nests were monitored from a distance every 1.5 hours. Tagged birds were recaptured on their nest after several consecutive trips to retrieve the loggers. Note that we cannot ascertain that the birds captured were the same from one year to another. Yet, we tried every year to equip birds on different nests in the colony of > 15 000 breeding pairs so that there is a low chance to recapture the same birds.

We calculated the hatching peak date from the monitored colony, as the median date of hatching where 50 % of the first laid egg have hatched in the colony (Supplementary Table 1). We then calculated the time elapsed between the hatching peak date and the date of departure of each trip for each equipped bird.

The GPS tracks collected were processed using R (R version 3.5.1, R Core Team 2017). Outliers (*e.g.* location with impossible date-time or location), duplicated points (two points recorded at the same location and same date-time) and excess points recorded at the colony before the departure and after the return of birds were removed. If the last trip in a series recorded less than 60 % of the total trip duration, it was removed from the analysis. Incomplete tracks with > 60 % (*i.e.* encompassing more than two third of the foraging phase, see Material and Methods 2.3.) of the trip duration were completed by adding a point at the colony with the date and time of the birds return, as determined during routine checks. GPS tracks were resampled with a regular time step of 20 minutes between locations, using the redisltraj functions from the "adehabitatLT" R package (Calenge 2015). For each individual, the number

of trips, the initial and final date-time of each trip (UTC), and four parameters representing the foraging effort, i) the total trip duration, ii) the total trip distance (*i.e.* the cumulative distance between all GPS locations per bird per trip), iii) the maximal distance from the colony (*i.e.* the straight line distance between the colony and the most distal point of a trip) and iv) the heading between the colony and the most distal point of a trip were calculated (see Supplementary Table 2 for individual details). We also calculated the inter-trip duration and tested the correlation between that parameter and the next trip duration (and the reverse, *i.e.* the effect of the previous trip duration on the inter-trip duration) with the Spearman correlation test (R cor function, package "stats").

2.2 - Sea-ice concentration and foraging trips' range

Daily sea-ice concentration data (Advanced Microwave Scanning Radiometer, AMSR and AMSR-2, grid cell resolution of 6.25 km) were downloaded from the website of the University of Bremen, Germany (https://seaice.uni-bremen.de/data/amsr2/asi_daygrid_swath), between the starting and returning date of birds' each trip. In 2012, AMSR data were not available. We thus used daily satellite imagery data collected via SSM/I (ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/cersat/products/gridded/psi-concentration/data/antarctic/daily) with a 12.5 km grid cell resolution.

For each birds' trip, daily sea-ice concentration data were extracted and transformed into raster map with the raster package in R, with a grid cell resolution of 6.25 km. Each GPS location was associated with the associated daily-sea-ice concentration in the given cell.

Then, sea-ice concentration was averaged over each trip (averaged of daily sea-ice concentration between the first and last day of trip) at two spatial-scales to have a global view of the overall conditions in the region (scale 1) but also to test the conditions encountered at the trip scale (scale 2):

i) The first scale corresponds to the whole study area, between 64 ° - 67 ° S and 137 ° - 143 ° E, covering 92 770 km² (adapted from Barreau et *al*. 2019, Fig. 1). It represents an intermediate area between the maximal extent of foraging trips of Adélie penguins during their incubation and chick-rearing period and encompasses the continental slope and the maximal sea-ice extent recorded in that region over our study period. As such, this scale is representative of the overall conditions that are potentially available to birds.

ii) The second scale corresponds to the annually prospected area, defined by the annual maximal extent of penguins' trips (Fig. 1) and is thus more representative of the actual conditions encountered by birds.

We used the Spearman correlation test (cor.test function, R package "stats") to assess if the averaged sea-ice conditions in the annually prospected area were representative and evolved in parallel of the sea-ice conditions in the whole study area. We used a General Linear Model (GLM, R package "stats") to test the effect of the year in interaction with the spatial scale and the timing in the season (the time elapsed between the hatching peak date and the trip departure date) on the sea-ice concentration averaged over each trip duration. This helps to compare the inter- and intra-annual variation of the sea-icescape in the global area and to see how it varied around the colony (*i.e.* in the annual prospected area).

2.3 - Repeatability in foraging parameters and environmental conditions

We measured the repeatability of the foraging effort parameters defined above: the total trip duration, cumulative distance travelled, the maximal distance and the heading between the colony and the most distal point. The repeatability of the inter-trip duration was not calculated. Indeed, only two trips were recorded for several birds. Consequently, only one value of inter-trip duration was available, preventing us to perform repeatability analysis on that variable. In addition, we perform repeatability analysis on the sea-ice conditions encountered during birds' foraging activity. In most seabird species, foraging trips can be divided into an outbound phase to reach suitable foraging grounds, a central phase corresponding to foraging activity, and an inbound phase (Lescroël and Bost 2005; Cotté et *al*. 2007; Rey et *al*. 2010). We thus divided trips into three equal segments (0 – 33.3 %, 33.3 – 66.6 %, and 66.6 – 100 % of the trip duration) and compared among these the total distance travelled, the mean speed and the sinuosity. The sinuosity was calculated as the ratio between the cumulative distance of the segment divided by the straight-line distance between the first and last point of the segment. During the central part of their trip, birds significantly travelled smaller distances, decreased their speed, and showed more sinuous routes than during the two other phases, which are strong indices supportive of foraging activity taking place in the central phase (Supplementary Figure 1). We then calculated the mean sea-ice concentration during that central part of trip by averaging sea-ice values at all GPS locations.

To perform repeatability analyses, we first fitted Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) with a Gaussian error distribution. All parameters were log-transformed except the

heading and the mean sea-ice concentration, to approximate normality of residuals (Zuur 2009). For each parameter, we fitted a complete fixed-structure model with a two-way interaction between the year and the time elapsed since the hatching peak, with bird identification as random effect. We then selected the best fixed-effect structure, removing least significant term and comparing models using the AIC (Burnham and Anderson 2004). Models were validated after residuals inspection.

Using the best GLMM (Supplementary Tables 3.1 to 3.5), we calculated the "population-level repeatability" (*R*) on each parameter with the rptR package (Nakagawa and Schielzeth 2010), as:

$$R = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma^2 + \sigma_A^2)}$$

where σ_A^2 is the between-group variance and σ^2 the global within-group variance. Here, a "group" stands for an individual bird with a set of consecutive trips, so that between and within group variances reflect the variances between trips of a same bird and between individuals, respectively. A parameter is considered repeatable when statistically significant. The repeatability index ranges from 0 to 1: a low repeatability (near 0) reflects either a high-within-individual variation or a low between-individual variation. A high repeatability corresponds to a low within-individual variance. Here, we classified the repeatability into three categories (following Potier et *al*. 2015; Traisnel and Pichegru 2019): low ($R < 0.25$), moderate ($0.25 \leq R > 0.5$) and high ($R \geq 0.5$). We compared the adjusted repeatability (repeatability calculated in the full fixed- and random-effects models) with models including only the individual as random effect, without any fixed effect.

2.4 - Foraging areas similarity

To assess whether birds targeted the same foraging areas from one trip to another, we calculated the nearest-neighbour distance (NND, Freeman et *al*. 2011; Guilford et *al*. 2011). This method quantifies the similarity of routes between two trips. We calculated the cumulative distance between each location of a given trip and the nearest location of the previous trip, and then divided this by the total number of locations used on the focal trip. The greater the similarity, the lower the NND. Here, we compared the similarity of the foraging areas only in the central part of consecutive trips representing the foraging part of the trip (see above).

We first tested the effect of the year on the average annual NND values to assess for inter-annual differences with a linear model. We then tested the effect of the year in interaction with the timing in the season on the log-transformed NND of the compared trips, using GLMs. We applied a post-hoc test to perform pairwise comparison between years (emmeans function, R package “emmeans”, Lenth 2018) and a Tukey adjustment.

We then tested the effect of the sea-ice concentration averaged in the annually prospected area over two trips (mean of the sea-ice concentration averaged over each trip) on the NND between the two trips. The idea here was to test if birds return to a geographical zone which is close – or not – to the location they visited during the previous trip under specific sea-ice conditions. We concomitantly examined variations in sea-ice concentration between trips (difference between the sea-ice concentration in the annually prospected area averaged over the first trip and the sea-ice concentration in the annually prospected averaged over the next) to take into account the potential geographical barriers that sea ice could represent to the movements of the birds. A positive difference meant that mean sea-ice concentration in the second trip was lower than during the first one (*i.e.* sea-ice receded), and vice-versa. Models were fitted using Generalized Additive Mixed Models (GAMMs, “mgcv” package) to allow for non-linearity relationships. The response variable (NND in the central trip phase) was log-transformed and the bird ID was added as a random effect.

3. Results

3.1 - Foraging activity and sea-ice conditions

A total of 129 birds with at least two trips recorded, representing 389 trips, were used in the analyses (Table 1).

Table 1 : Annual number of individuals (N_{ind}) tracked during a given number of trips (N_{trip}), total number of individuals and trips per year, and total number of individuals tracked and trips used for that study after removing incomplete tracks. '-' stands for no trip recorded.

	Year						Total
	2010-2011	**2011-2012**	**2014-2015**	**2015-2016**	**2016-2017**	**2017-2018**	
N_{ind} (N_{trip}= 2)	3	5	11	36	2	19	76

Table 2 : Annual average ± SD of each foraging parameters: the distances in km, durations in hours, heading between -90° (East) and 90° (West) of the colony.

Year	Total distance (km)	Duration (h)	Maximal distance (km)	Heading (°)	Between trip duration (h)
2010-2011	100.38 ± 55.17	34.21 ± 14.87	45.28 ± 24.96	-21.39 ± 21.39	33.24 ± 11.94
2011-2012	203.85 ± 112.96	76.29 ± 46.98	88.79 ± 50.39	-5.29 ± 21.52	50.85 ± 27.37
2014-2015	144.17 ± 119.21	59.38 ± 43.87	52.17 ± 29.88	2.10 ± 25.24	50.64 ± 12.11
2015-2016	43.71 ± 16.14	15.71 ± 4.80	19.71 ± 7.62	-4.45 ± 24.53	19.69 ± 5.64
2016-2017	16.95 ± 7.31	31.58 ± 4.70	6.25 ± 2.68	-34.13 ± 49.07	38.19 ± 8.05
2017-2018	127.27 ± 52.74	41.26 ± 18.07	55.11 ± 21.91	-16.25 ± 13.22	36.25 ± 9.62

In 2011-12, all foraging parameters presented the highest averaged values compared to other years except the heading (Table 2). For all years, birds headed generally North – North-East. Birds travelled at ca. 3 $km.h^{-1}$ on average, except in 2016-17 where the speed was about 0.5 $km.h^{-1}$. Trip durations were weakly correlated to the inter-trip duration ($r = 0.53$, $p < 0.001$).

The surface of the area prospected by birds differed annually (Fig. 1), with the largest area covered by birds in 2011-12 (23 215.97 km²), and the smallest in 2016-17 (740.12 km²).

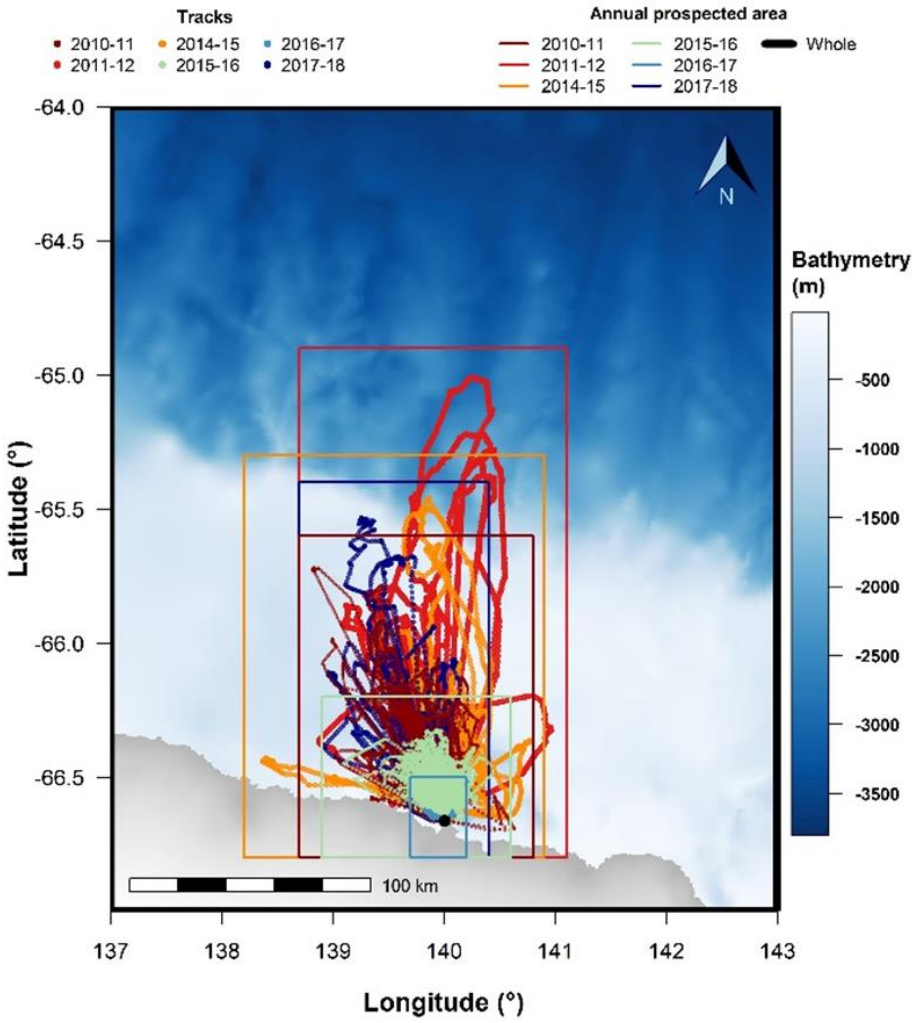


Figure 1 : Map representing the location of the colony (black dot), all the annual birds' trips kept in the analysis, the limits of the annual prospected areas (color code per year) and of the whole study area (black). *Note that the color code for each year will be kept in other figures.*

All years differed significantly from 2010-11 (used here as a reference) in the initial values of averaged sea-ice concentrations over the trips' duration in the whole study area, except 2015-16 (Fig. 2.1, Supplementary Table 4). The 2010-11 and 2015-16 seasons present the smallest initial values, followed by 2017-18, 2014-15, 2016-17 and the highest in 2011-12. Similarly, initial mean sea-ice concentrations in the annually prospected area differed significantly between 2010-11 and all other years (Fig. 2.2, Supplementary Table 4). The smallest initial sea-ice concentrations occurred in 2015-16, whereas the highest was in 2016-17.

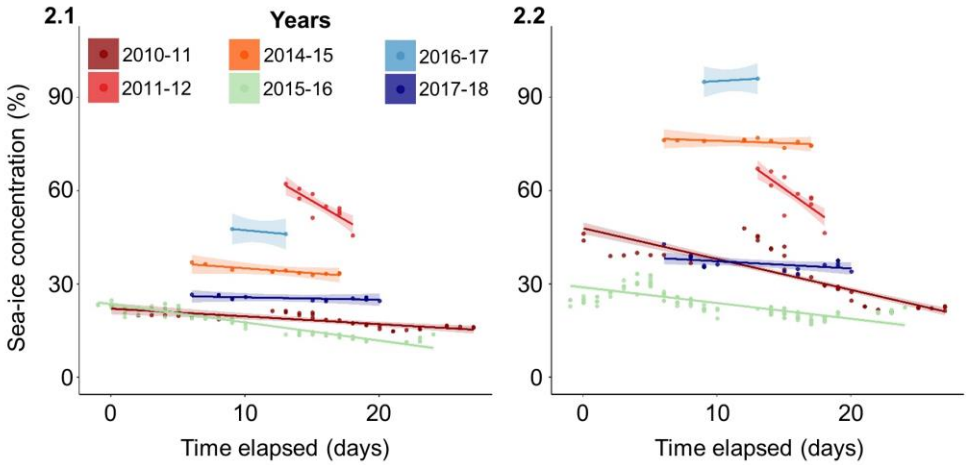


Figure 2 : GLM results of the sea-ice concentrations averaged over each trip duration in the whole study area (2.1) and in the annually prospected area (2.2), according to the interaction between the time elapsed since the annual hatching peak date and the year (color code per year).

In addition, within each year, sea-ice concentrations averaged over each trips' combination in the whole study area were correlated to the mean sea-ice concentrations in the annually prospected area ($r > 0.75$ for all; $p < 0.001$). At each scale, sea-ice concentrations changed throughout the seasons, but with different directions or amplitudes. In the whole study area, all years, except 2016-17 and 2017-18, show a significant decrease, with 2011-12 and 2015-16 presenting the most important decrease across the season (Supplementary Table 4). In the annually prospected area, 2010-11, 2011-12 and 2015-16 decreased significantly. The sea-ice concentrations in 2014-15 and 2017-18 decreased, and increased in 2016-17, without significant trends.

3.2 - Repeatability in foraging parameters and in environmental conditions

Adjusted repeatability was moderately high for all foraging effort parameters ($R \geq 0.25$, Fig. 3). In the adjusted models, total duration and heading were the highest repeatable parameters ($R = 0.40 \pm 0.06$ and 0.39 ± 0.06, respectively) and the maximal distance the least repeatable ($R = 0.25 \pm 0.06$). During the central phase of foraging trips, the sea-ice conditions encountered by Adélie penguins were poorly repeatable ($R = 0.17 \pm 0.06$). The higher repeatability values ($R > 0.50$) of the models with random-effects only, compared with the adjusted repeatability values, highlight specifically the effects of year and timing in the season.

However, this did not apply to heading, which had approximately the same value as in the adjusted model with fixed effects (R = 0.40).

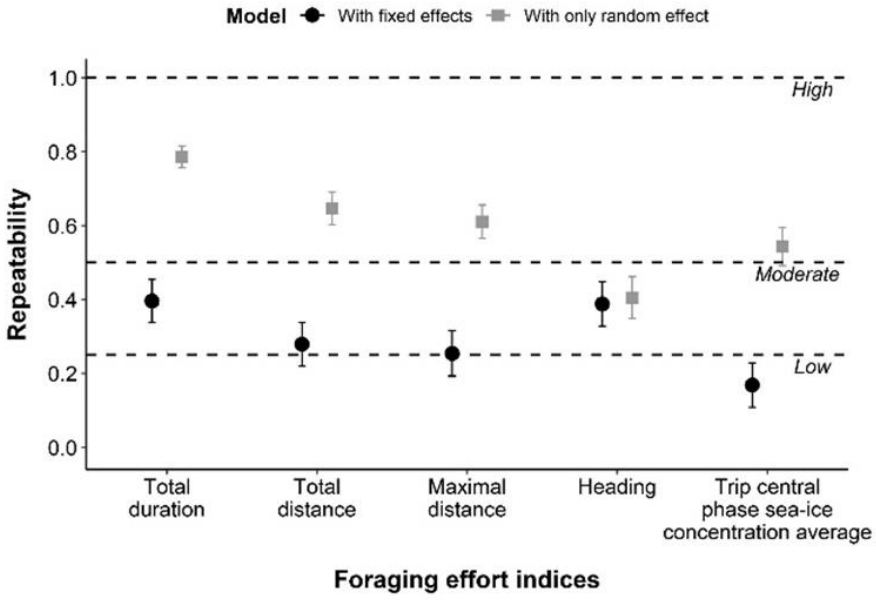


Figure 3 : Results of the repeatability (R ± SE) analysis on the total trip duration (hours), cumulative distance (km), the maximal distance (km), the heading (between 0 and 180°) between the colony and the most distal point of the trip, and the sea-ice concentration averaged in the trip central phase (%). The large black points correspond to the results of the adjusted repeatability (with fixed effects structure and individual ID as random effect; details of models in Supplementary Tables 3.1 to 3.5); the small grey points correspond to the results of the repeatability models using only ID as random effect with no fixed-effects.

3.3 - Foraging areas similarity and sea-ice conditions

On average, the annual NND values were the lowest in 2016-17 and 2015-16, and the highest in 2011-12 (Supplementary Table 5.1). The NND values differed significantly at the beginning of the season. Compared to 2010-11 (the reference), the seasons 2015-16 and 2017-18 had significantly smaller and higher values, respectively (Fig. 4.1; Supplementary Table 5.2). Other years had similar NND values compared to 2010-11. NND values in 2011-12 and 2016-17 presented a greater dispersion compared to the other years.

The change in NND values throughout the season differed annually (Figs 4.1, Supplementary Table 5.2): NND significantly decreased throughout the 2017-2018 season but did not change significantly throughout the other seasons, despite slight increasing trends in 2010-11, 2011-12 and 2015-16, and decreasing trends in 2014-15 and 2016-17.

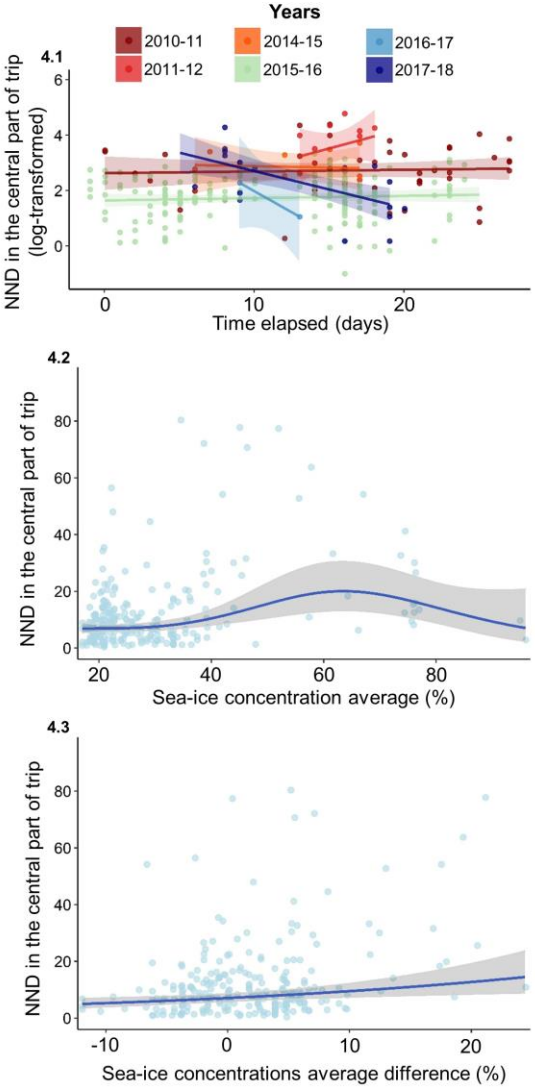


Figure 4 : Results of the GLM testing the annual effect of the time elapsed between each trip starting date and the annual hatching peak (in days) on the NND in the central part of the trips (mean ± CI, **log-scale**, **Fig. 4.1**); and GAMM results of the effect of the sea-ice concentration averaged on the annually prospected area during two compared trip (%) on the NND (back transformed into **real scale**, **Fig. 4.2**), and effect of the sea-ice concentration difference in the prospected area between the two compared trip (%) on the central-phase NND (back transformed into **real scale**, **Fig. 4.3)**. On the Fig. 4.1, each point corresponds to one trip (see Figs. 1 & 2 for annual color code). On the Figs. 4.2 and 4.3, one point corresponds to the combination of two trips.

NND remained low when sea-ice concentration in the annually prospected area, averaged between two successive trips, ranged from 0 to 30 % (Fig. 4.2. and Supplementary Table 5.3). When the sea-ice concentration in the area became greater than 30 % the NND increased and showed higher variability, while the trend reversed after 60 %. In addition, the NND remained low when sea-ice concentration changed by ± 10 % between two trips but increased and showed greater variability when sea-ice concentration receded by more than 10 % from one trip to the next (Fig. 4.3).

4. Discussion

While the foraging behaviour of Adélie penguins is repeatable, the repeatability of the environmental conditions in areas used by birds is low. In addition, penguins exhibit high foraging site fidelity when the sea-ice concentration around the colony is either low or in greater concentrations. However, under more concentrated sea-ice conditions, penguins explored their environment more intensively.

Repeatability has been investigated on a large range of species, from seabirds and raptors to small mammals, using different metrics (see Fig. 5 and a short review in supplementary Supplementary Table 6). For those studies that used similar foraging parameters as our (Fig. 5; Supplementary Table 6), indices of repeatability show a great variability, ranging from near zero repeatability in total distance covered by northern gannets (*Morus bassanus*, Patrick et *al*. 2014) or Egyptian vultures (*Neophron percnopterus*, López-López et *al*. 2014) to almost full repeatability for the trip durations of marsh harrier (*Circus aeruginosus* in spring, Vardanis et *al*. 2016), masked boobies (*Sula dactylatra*, Oppel et *al*. 2015) and grey petrels (*Procellaria cinerea* during inward or outward migrations, Delord et *al*. 2019). For a given species, repeatability in foraging behaviour is affected by several factors, including sex, breeding stage, or study site (Supplementary Table 6).

Repeatability measured on all foraging parameters of Adélie penguins in our study showed intermediate values, ranging from 0.25 and 0.4. Our values suggest that individuals exhibit small variation in their behaviour in parallel of a low inter-individual variation. Our results are similar to values measured in another Spheniscidae, the African penguin (*Spheniscus demersus*, Traisnel and Pichegru 2019). Interestingly, repeatability in time spent diving – another parameter expressing foraging effort but that we did not measure here – in Adélie penguins from Lützow-Holm Bay was highly variable between years, but also variable between individuals within a breeding season. However, pairs' consistency was on average moderate within each season (Takahashi et *al*. 2003; Fig. 5, Supplementary Table 6). This reflects a possible trade-off between adjusting foraging behaviour to fine-scale changes in their environment and addressing breeding requirements: penguins are time-constrained by their breeding status, but seasonal conditions might influence their foraging behaviour. As offspring demand increases as the season progresses, adults must perform short trips to feed chicks regularly if they are to ensure a good reproductive success, and this must constrain their foraging flexibility. A delay in their return could impact the food delivery to the chick, and the

chicks' survival and/or the partner's body condition, if this delay was to be repeated. Conversely, shortening the trip could impact the body condition of the adult (Emmerson and Southwell 2008; Ropert-Coudert et *al*. 2018). Sex-differences between females and males in their foraging strategies have been shown in several species (Takahashi et *al*. 2003; Nakagawa et *al*. 2007; Potier et *al*. 2015; Camprasse et *al*. 2017a, b; Traisnel and Pichegru 2019). Our results are concordant with those findings: the correlation between the inter-trip duration and the duration of the next trip was low suggesting that the two partners of a pair can exhibit individual flexibility and do not experience the same level of constraints during the chick-rearing period.

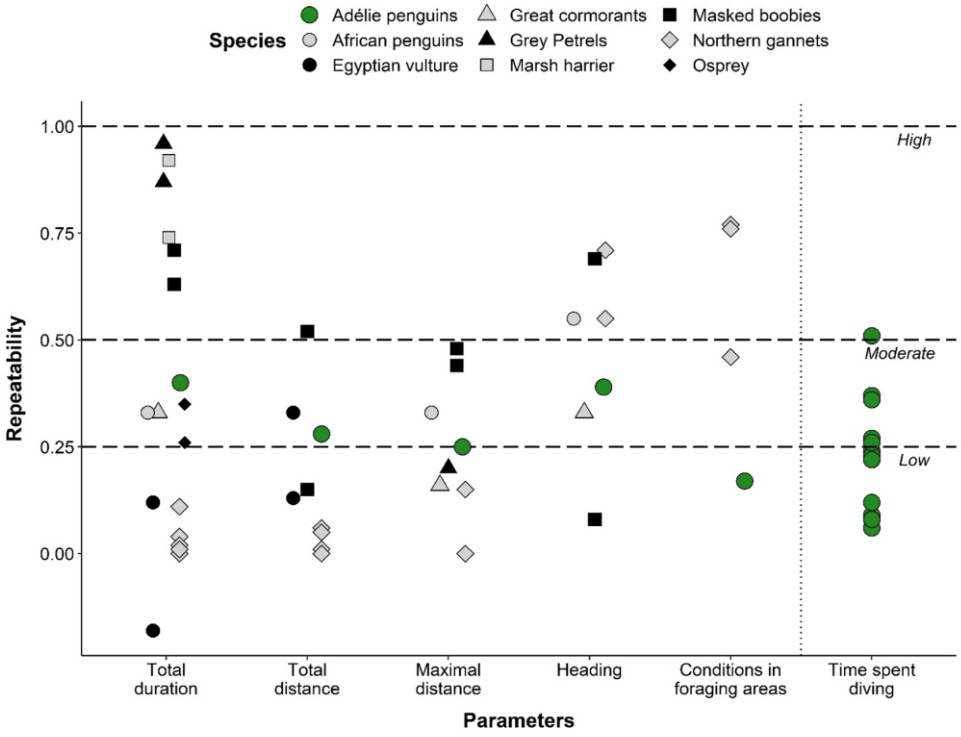


Figure 5 : Results of the repeatability (*R*) analysis on the total trip duration, distance, maximal distance, heading between the colony and the most distal point of the trip and the sea-ice concentration average in the trip central phase for Adélie penguins compared to values for the same parameters in other species. The data are from: Traisnel and Pichegru (2019) for the African penguins; López-López et *al*. (2014) for the Egyptian vultures; Potier et *al*. (2015) for the Great cormorants; Delord et *al*. (2019) for the Grey Petrels; Vardanis et *al*. (2016) for the Marsh harriers and Ospreys; Oppel et *al*. (2015) for the Masked boobies; Patrick et *al*. (2014) for the Northern gannets and Takahashi et *al*. (2003) for the data on Adélie penguins time spent diving. Note that for each species, several values for a same parameter are annotated: authors compared repeatability of a parameter on several groups (see Supplementary Table 5 for details and more information on other species for different parameters).

Trip duration and heading were the most repeatable parameters for Adélie penguins in our study. Heading is also the most repeatable parameter in African and gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) (Camprasse et *al*. 2017a). Such a consistency in at least three members of the Spheniscidae family reflects the faithfulness to foraging sites, and, accordingly, a potential anticipation of the spatio-temporal distribution of their preys because of the predictability of resources in given areas, as well as from knowledge accumulated through previous explorations (Weimerskirch 2007; Votier et *al*. 2017). This indicates that Adélie penguins target specific conditions to forage. The low repeatability in sea-ice conditions encountered during the central part of penguins' trips can be, in addition of the high inter-annual variation, the result of two things:

i) Penguins returning to the same locations faced different sea-ice concentrations as the sea-ice retreated across the season;
ii) Penguins changed their foraging areas to find new and/or more productive foraging grounds with more suitable sea-ice concentrations.

Seabirds are expected to select their foraging habitats according to prey availability (Weimerskirch 2007; Boyd et *al*. 2015). In East Antarctica, during the austral summer, sea-ice conditions are highly variable and penguins should adjust their foraging strategy to face variation in prey distribution (Clarke et *al*. 2006; Yoda and Ropert-Coudert 2007). The productive foraging grounds are generally found at the sea-ice edge targetted by Adélie penguins during the incubation period (Massom and Stammerjohn 2010; Michelot et *al*. *in press*). When sea-ice retreats over the breeding season, resources become more readily available as foraging grounds become more accessible. During the chick-rearing period, penguins concentrate their efforts on the continental shelf in the absence of sea ice (Clarke et *al*. 2006) or in polynyas when sea-ice cover remains extensive (Widmann et *al*. 2015). Generally, prey patches may follow the recession of sea ice and be increasingly targeted by predators (Ducklow et *al*. 2007; Fauchald et *al*. 2017). As such, prey depletion can develop around the colony (following the Storer-Ashmole's theory, Ashmole 1963). Consistency and site fidelity may thus evolve along with variation in resources distribution and environmental conditions. In other words, the foraging site fidelity may result from a combination of environmental constraints that limit the movements of the animal, and of decision-making processes where the animals try and target zones where prey are available. While environmental constraints may predominantly explain the high fidelity in routes followed during years of intensive sea-ice concentration, it is noteworthy that the fidelity is also high in years with no physical constraints

to movements. Non-extreme sea-ice conditions, with not too concentrated sea-ice around the colony but enough sea-ice cover to enable the resources development, offer then the best option for exploration and we will expand on this below.

Optimal foraging activity, growth rate and breeding success of Adélie penguins are actually associated with moderate (up to 20 %) sea-ice cover around the colony (Ballard et *al*. 2010; Barbraud et *al*. 2015; Le Guen et *al*. 2018). This corresponds well with our findings of a higher foraging site fidelity under such level of sea-ice concentrations in their prospected area (Fig. 4.2). Adélie penguins are indeed associated with the marginal ice zone, areas of diffuse sea ice where their main preys are abundant (Smith and Barber 2007; Massom and Stammerjohn 2010; Koubbi et *al*. 2011). The high fidelity of birds for areas with 0-30 % sea-ice concentrations, as well as when the sea-ice coverage varied by ± 10 % from one trip to another in the prospected area highlight the preference of Adélie penguins for foraging site where they had easy access to open water near the colony.

When the sea-ice concentration is low around the colony from the beginning of the season, penguins have direct access to suitable foraging grounds and exhibit a high site fidelity, like in 2015-16 in our study. However, this takes place in a reduced area of prospection – the smallest after the one prospected in 2016-17 - in which resource availability may decrease rapidly throughout the season (Fig. 1; Ashmole 1963). Such a decrease may force penguins to increase their prospection range but they can expect to find new profitable grounds within short distances under low sea-ice concentrations. This is illustrated in the high breeding successes 2010-11 and 2015-16 seasons in our colony (Ropert-Coudert et *al*. 2018) that are indicative of favourable environmental conditions, with low sea-ice conditions (in the large as well as the annual prospected area, Fig. 2) and easy access to productive foraging grounds in small distances to the colony (Fig. 1). The low but constant NND in these years reflects moderate exploration activity across the season when birds track resources as their distribution change under predatory pressure (Fig. 4.1).

In another case, intermediate but constant sea-ice concentrations throughout the season lead to the adoption of an “exploration-refinement” strategy (Guilford et *al*. 2011; Votier et *al*. 2017), where an increase in foraging site fidelity corresponds to an intermediate breeding success, as in the 2017-18 season (Figs. 1, 2 and 4.1). We hypothesize that penguins, under such stable conditions, can explore far from the colony at the beginning to find profitable areas, but reduce their exploration range to concentrate their efforts closer to the colony as the season

progresses, consequently reducing the distance between two foraging areas. This result might be due to social information transmission about foraging areas to target from one trip to the next, or to the increasing offspring demand forcing penguins to forage closer to ensure rapid and frequent food delivery.

Oppositely, under high sea-ice concentrations, penguins have limited access to open water and must concentrate their foraging effort to the only accessible areas from one trip to the next, as seen in Lützow-Holm Bay (Kato et *al*. 2003). Yet, prey depletion in these restricted open water areas may be aggravated like in the aforementioned low sea-ice scenario, but here penguins would need to extend their prospective range much farther to encounter new profitable grounds. This was the case in the low breeding success seasons of 2011-12 and 2014-15 (Fig. 1; Ropert-Coudert et *al*. 2018). High sea-ice concentrations from the beginning of the season around the colony (Fig. 2) led to low resources availability and rapid prey depletion in close accessible foraging grounds. Birds were forced to intensify exploration activities farther from the colony. Another extreme example of this is found in the ice-extensive 2016-17 season, with extreme sea-ice concentrations around the colony (Fig. 2.2), where penguins initially fed in ice cracks near the colony (Fig. 1; Ropert-Coudert, pers. comm.) but dispersed so far later on the season that they even did not return to their nests (Ropert-Coudert et *al*. 2018). A consequence of all this is that only few short trips were available for analysis in that season, leading to a high site fidelity being recorded, in a year where breeding success was null. Yet, as mentioned above, site fidelity under heavy sea-ice concentration reflects physical constraints imposed to penguins that force them to return to the same – and possible only – areas available. Thus, it may not reflect a deliberate choice of the bird to use recurrently resources in the same foraging areas.

Our results concur with others (see Smith and Barber 2007; Ballard et *al*. 2010; Barbraud et *al*. 2015; Le Guen et *al*. 2018) to demonstrate that the most suitable conditions for the foraging activities of Adélie penguins consists of easy access to open water but with still diffuse sea-ice conditions enhancing the development of the trophic chain. In such a setting where multiple sites are potentially profitable, birds can increase their exploratory behaviour to optimize prey access while simultaneously reducing competition for the resources.

All our results point out to the highly constrained conditions Adélie penguins face during their breeding season and the impact of the environmental variations on their foraging strategies and breeding success. Their contrasted responses to environmental variations highlight the high degree of specialization in the resources and environmental conditions Adélie penguins target

during foraging (diffuse sea-ice conditions with concentrations up to 30 % enabling access to open water near the colony and access to prey). When sea-ice conditions become more variable and resource availability consequently becomes less predictable, birds have to intensify explorative behaviour if they are to optimize prey encounter. Indeed, being flexible may be favourable for individuals to adjust their strategies according to food availability when their habitats undergo fast changes, like is the case in East Antarctica. Bearing in mind the two recent massive breeding failures of the Adélie penguins colony of Pétrels Island that were due to extreme environmental conditions (rain and extreme and persistent sea-ice cover around the colony, Barbraud et *al*. 2015; Ropert-Coudert et *al*. 2018), their consistency due to their breeding status prevent them to exhibit more flexibility in their foraging behaviour in order to ensure their breeding success under challenging conditions. Instead, they rather prioritize their own survival abandoning their nest.

Future directions

Central-place foragers perform their foraging activity around their breeding colony and are thus constrained in the habitat range available in its vicinity (Furness and Camphuysen 1997; Elliott et *al*. 2009). There is a growing demonstration that inter-individual variation in foraging behaviour and individual foraging specialization are important component shaping population response to changes occurring in their environment (reviewed in Bolnick et *al*. 2003; Ceia and Ramos 2015). The study of individual specialization and fidelity in foraging site, coupled with the monitoring of the breeding timing and reproductive success, could help fully understand how individuals respond to fast environmental changes. The low flexibility of Adélie penguins in clutch initiation date under increasing air temperature, compared to that of gentoo penguins in the Peninsula (Hinke et *al*. 2012) exemplifies the differential response of closely-related species to fast environmental changes. In this context, it would be interesting to determine the levels of behavioural consistency in other species as indices of their plasticity in front of rapid changes in their environment.

Author contributions

YR-C, TR and AK designed the experiments. CM, TR and YR-C collected data in the field. CM analysed the data and interpreted the data with the support of AK and YR-C. CM wrote the manuscript and all the authors revised it.

Data accessibility

We certify that data used for the analyses in that paper will be available in Movebank once the paper will be accepted.

Acknowledgements

This study was approved by the ethic committee of the Terre Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Logistic and/or financial support was provided by the French Polar Institute Paul Emile Victor (IPEV), the WWF-UK through R. Downie, the Zone Atelier Antarctique et Subantarctique – LTER France of the CNRS, and the PEW Foundation. This study is also contribution to program SENSEI funded by the BNP Paribas Fundation. We thank F. Angelier, M. Cottin, T. Poupart, J.-B. Thiebot, K. Shiomi, and P. Goulet for their contribution to the data collection. Thanks to Juliette Rabdeau and Julien Collet for their help in the understanding of repeatability and site fidelity analysis. We thank Samantha Patrick for her help and advices for improving our manuscript.

References

Ainley DG, Wilson PR, Barton KJ, Ballard G, Nur N, Karl B (1998) Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. Polar Biology 20(5):311-319

Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. Ibis 103(3):458-473

Ballard G, Dugger KM, Nur N, Ainley DG (2010) Foraging strategies of Adélie penguins: adjusting body condition to cope with environmental variability. Marine Ecology Progress Series 405:287-302

Barbraud C, Delord K, Weimerskirch H (2015) Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. Royal Society open science 2(5):140456

Barreau E, Ropert-Coudert Y, Delord K, Barbraud C, Kato-Ropert A (2019) Scale matters: sea ice and breeding success of Adélie penguins. Polar Biology 42(7):1405-1410

Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. The American Naturalist 161(1):1-28

Boyd C, Castillo R, Hunt Jr GL, Punt AE, VanBlaricom GR, 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(6):1575-1588

Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. Sociological methods & research 33(2):261-304

Calenge C (2015) Analysis of Animal Movements in R: the adehabitatLT Package. R Package version n0.3, 20

Camprasse EC, Cherel Y, Bustamante P, Arnould JP, Bost CA (2017a) Intra-and inter-individual variation in the foraging ecology of a generalist subantarctic seabird, the gentoo penguin. Marine Ecology Progress Series 578:227-242

Camprasse EC, Sutton GJ, Berlincourt M, Arnould JP (2017b) Changing with the times: little penguins exhibit flexibility in foraging behaviour and low behavioural consistency. Marine biology 164(8):169

Ceia FR, Ramos JA (2015) Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. Marine Biology 162(10):1923-1938

Cherel Y (2008) Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. Marine Biology 154(5):813-821

Clarke A, Harris CM (2003) Polar marine ecosystems: major threats and future change. Environmental Conservation 30(1):1-25

Clarke J, Emmerson LM, Otahal P (2006) Environmental conditions and life history constraints determine foraging range in breeding Adélie penguins. Marine Ecology

Progress Series 310:247-261

Comiso JC, Gersten RA, Stock LV, Turner J, Perez GJ, Cho K (2017) Positive trend in the Antarctic sea ice cover and associated changes in surface temperature. Journal of Climate 30(6):2251-2267

Cotté C, Park YH, Guinet C, Bost CA (2007) Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274(1624):2385-2391

Daan S, Dijkstra C, Drent R, Meijer T (1988) Food supply and the annual timing of avian reproduction. In: Proceedings of the International Ornithological Congress, Vol. 19, University of Ottawa Press, Ottawa, pp. 392-407

Delord K, Barbraud C, Pinaud D, Ruault S, Patrick SC, Weimerskirch H (2019) Individual consistency in the non-breeding behavior of a long-distance migrant seabird, the Grey Petrel Procellaria cinerea. Marine Ornithology 47:93-103

Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Van Oers K, Van Noordwijk AJ (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. Animal behaviour 64(6):929-938

Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, Quetin LB, Ross RM, Smith RC, Stammerjohn SE, Vernet M, Fraser W (2007) Marine pelagic ecosystems: the west Antarctic Peninsula. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 362(1477):67-94

Elliott KH, Woo KJ, Gaston AJ, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Davoren GK (2009) Central-place foraging in an Arctic seabird provides evidence for Storer-Ashmole's halo. The Auk, 126(3):613-625

Emmerson L, Southwell C (2008) Sea ice cover and its influence on Adélie penguin reproductive performance. Ecology 89(8):2096-2102

Fauchald P, Tarroux A, Tveraa T, Cherel Y, Ropert-Coudert Y, Kato A, Love OP, Varpe O, Descamps S (2017) Spring phenology shapes the spatial foraging behavior of Antarctic petrels. Marine Ecology Progress Series 568:203-215

Frederiksen M, Mavor RA, Wanless S (2007) Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets. Marine Ecology Progress Series 352:205-211

Freeman R, Mann R, Guilford T, Biro D (2011) Group decisions and individual differences: route fidelity predicts flight leadership in homing pigeons (Columba livia). Biology letters 7(1):63-66

Furness RW, Camphuysen K (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. iceS Journal of marine Science, 54(4):726-737

Guilford T, Freeman R, Boyle D, Dean B, Kirk H, Phillips R, Perrins C (2011) A dispersive migration in the Atlantic puffin and its implications for migratory navigation. PloS one 6(7):e21336

Hinke JT, Polito MJ, Reiss CS, Trivelpiece SG, Trivelpiece,WZ (2012) Flexible reproductive timing can buffer reproductive success of Pygoscelis spp. penguins in the Antarctic Peninsula region. Marine Ecology Progress Series 454:91-104

Kato A, Watanuki Y, Naito Y (2003) Annual and seasonal changes in foraging site and diving behavior in Adélie penguins. Polar Biology 26(6):389-395

Koubbi P, Hosie G, Constable A, Raymond B, Moteki M, Améziane N, Vincent D (2011) Estimating the biodiversity of the shelf and oceanic zone of the d'Urville Sea (East Antarctica) for ecoregionalisation using the CEAMARC (Collaborative East Antarctic Marine Census) CAML surveys. Polar Science 4:115-133

Le Guen C, Kato A, Raymond B, Barbraud C, Beaulieu M, Bost CA, ... Sumner M. (2018) Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). Global change biology 24(11):5304-5317

Lenth R (2018) Emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1(1)

Lescroël A, Bost CA (2005) Foraging under contrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. Marine Ecology Progress Series, 302:245-261

López-López P, García-Ripollés C, Urios V (2014) Individual repeatability in timing and spatial flexibility of migration routes of trans-Saharan migratory raptors. Current Zoology 60(5):642-652

Massom RA, Stammerjohn SE (2010) Antarctic sea ice change and variability–physical and ecological implications. Polar Science 4(2):149-186

Michel LN, Danis B, Dubois P, Eleaume M, Fournier J, Gallut C, Jane P, Lepoint G (2019) Increased sea ice cover alters food web structure in East Antarctica. Scientific reports 9(1):10-11

Michelot C, Kato A, Raclot T, Shiomi K, Goulet P, Bustamante P, Ropert-Coudert Y (2020) Sea-ice edge is more important than closer open water access for foraging Adélie penguins: evidence from two colonies. https://doi.org/10.3354/meps13289

Nakagawa S, Gillespie DOS, Hatchwell BJ, Burke T (2007) Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. Journal of evolutionary biology 20(5):1674-1681

Nakagawa S, Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. Biological Reviews 85(4):935-956

Oppel S, Beard A, Fox D, Mackley E, Leat E, Henry L, ... Weber N (2015) Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole's hypothesis of population regulation. Behavioral Ecology and Sociobiology 69(6):915-926

Patrick SC, Bearhop S, Grémillet D, Lescroël A, Grecian WJ, Bodey TW, … Votier SC (2014) Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. Oikos 123(1) :33-40

Potier S, Carpentier A, Grémillet D, Leroy B, Lescroël A (2015) Individual repeatability of foraging behaviour in a marine predator, the great cormorant, *Phalacrocorax carbo*. Animal Behaviour 103*:*83-90

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. The quarterly review of biology, 52(2):137-154

R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. URL http://www. R-project. org/., page R Foundation for Statistical Computing.

Rey AR, Bost CA, Schiavini A, Pütz K (2010) Foraging movements of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* in the Beagle Channel, Argentina, related to tide and tidal currents. Journal of Ornithology, 151(4):933-943

Ropert-Coudert Y, Kato A, Shiomi K, Barbraud C, Angelier F, Delord K, ... Raclot T (2018) Two Recent Massive Breeding Failures in an Adélie Penguin Colony Call for the Creation of a Marine Protected Area in D'Urville Sea/Mertz. Frontiers in Marine Science 5:264

Smith Jr WO, Barber DG (2007) Polynyas and climate change: a view to the future. Elsevier Oceanography Series 74:411-419

Takahashi A, Watanuki Y, Sato K, Kato A, Arai N, Nishikawa J, Naito Y (2003) Parental foraging effort and offspring growth in Adélie penguins: does working hard improve reproductive success? Functional Ecology 590-597

Traisnel G, Pichegru L (2019). Success comes with consistency in hard times: foraging repeatability relates to sex and breeding output in African penguins. Marine Ecology Progress Series 608:279-289

Vardanis Y, Nilsson JÅ, Klaassen RH, Strandberg R, Alerstam T (2016) Consistency in long-distance bird migration: contrasting patterns in time and space for two raptors. Animal Behaviour 113:177-187

Votier SC, Fayet AL, Bearhop S, Bodey TW, Clark BL, Grecian J, ... Wakefield E (2017) Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 284(1859):20171068

Wakefield ED, Cleasby IR, Bearhop S, Bodey TW, Davies RD, Miller PI, Newton J, Votier S, Hamer KC (2015) Long-term individual foraging site fidelity—why some gannets don't change their spots. Ecology 96(11):3058-3074

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54(3-4):211-223

Widmann M, Kato A, Raymond B, Angelier F, Arthur B, Chastel O, Pellé M, Raclot T, Ropert-Coudert, Y. (2015). Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. Movement ecology 3(1):30

Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin JB, Ropert-Coudert Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. Wildlife Society Bulletin 25(1):101-106

Yoda K, Ropert-Coudert Y (2007) Temporal changes in activity budgets of chick-rearing Adélie penguins. Marine biology 151(5):1951-1957

Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

TABLES

Supplementary Table 1 : Annual number of nests in our monitored colony for which at least the first egg successfully hatched, with the date of the annual hatching peak calculate as the median date of first egg hatch.

Year	Number of nests	Hatching peak date
2010-2011	44	26-Dec-2010
2011-2012	30	2-Dec-2012
2014-2015	73	25-Dec-2014
2015-2016	79	25-Dec-2015
2016-2017	51	23-Dec-2016
2017-2018	71	21-Dec-2017

Supplementary Table 2 : Individuals information on trips' parameters : bird identification (ID), year of equipment (Year), date-time of first trip departure ("Initial date-time"), date-time of last trip return ("Final date-time"), number of trips recorder ("Trips"), trip total distance in km (Mean ± SD), trip duration in hour (Mean ± SD), maximal distance reach from the (Mean ± SD) and inter-trip duration (Mean ± SD).

Bird ID	Year	Initial date-time	Final date-time	Trips	Total distance (Mean ± SD)		Duration (Mean ± SD)		Maximal distance (Mean ± SD)		Heading (Mean ± SD)		Inter- trip duration (Mean ± SD)	
2011_66_2	2010-2011	22/12/2010 22:17	31/12/2010 00:34	3	102.40	31.81	35.22	4.40	47.09	16.66	-36.59	30.55	44.31	0.52
2011_68_2	2010-2011	22/12/2010 22:45	02/01/2011 13:10	4	96.91	58.30	28.50	6.16	45.28	28.33	-4.55	9.13	46.81	6.65
2011_69_2	2010-2011	26/12/2010 09:15	02/01/2011 09:51	2	121.50	0.47	60.17	14.38	49.29	0.79	6.79	0.04	48.27	-
2011_73_2	2010-2011	27/12/2010 19:30	31/12/2010 17:38	2	61.77	24.51	28.00	2.83	27.02	14.08	-13.85	19.55	38.14	-
2011_ALPHA	2010-2011	13/01/2011 20:32	24/01/2011 10:24	5	109.89	39.16	33.80	13.29	51.02	16.78	-24.51	18.76	21.22	6.35
2011_F	2010-2011	02/01/2011 06:04	03/01/2011 19:36	2	11.67	9.01	8.67	3.30	5.17	4.22	-3.92	36.05	20.20	-
2011_GAMMA	2010-2011	14/01/2011 11:11	23/01/2011 10:01	4	147.62	51.62	36.08	15.31	71.92	24.51	-9.22	17.85	23.50	4.35
2011_J	2010-2011	07/01/2011 13:34	15/01/2011 10:06	3	95.02	76.54	33.22	21.46	45.87	35.71	-23.01	5.71	44.43	4.89
2011_K	2010-2011	07/01/2011 10:23	15/01/2011 16:59	4	104.30	79.44	34.67	22.72	49.74	37.44	-10.29	12.89	19.98	11.79
2011_L	2010-2011	07/01/2011 16:09	16/01/2011 06:07	3	115.20	9.59	42.44	6.43	48.87	6.44	-27.80	21.22	39.32	5.44
2011_P	2010-2011	06/01/2011 16:20	16/01/2011 03:27	3	180.50	106.37	52.78	25.12	77.15	44.74	-23.61	3.41	34.39	9.13
2011_PHI	2010-2011	14/01/2011 10:08	24/01/2011 06:24	5	101.23	60.01	37.33	12.95	43.37	27.65	-11.14	23.85	12.40	9.45
2011_PI	2010-2011	14/01/2011 04:39	24/01/2011 14:00	5	63.76	27.79	28.40	10.30	30.05	13.23	-41.62	16.52	26.84	2.73
2011_Q	2010-2011	05/01/2011 19:42	14/01/2011 13:23	3	123.89	29.76	33.56	4.11	49.64	15.69	-3.31	10.66	54.51	0.50
2011_R	2010-2011	06/01/2011 08:00	14/01/2011 00:27	3	124.52	47.53	43.67	16.65	54.98	18.57	-13.75	17.89	26.72	8.51
2011_SIGMA	2010-2011	14/01/2011 19:29	23/01/2011 12:34	4	63.12	28.15	29.17	11.04	28.23	11.35	-44.16	9.50	30.81	21.65
2011_V	2010-2011	05/01/2011 18:15	16/01/2011 12:24	5	77.19	36.91	25.00	8.13	36.05	17.91	-43.64	16.88	33.29	2.83
2012_BB	2011-2012	08/01/2012 09:13	18/01/2012 23:18	2	246.54	15.72	101.50	6.36	92.94	9.74	-15.60	2.87	51.09	-
2012_CC	2011-2012	07/01/2012 17:48	19/01/2012 18:57	3	196.26	154.22	72.00	64.03	84.07	69.28	-5.50	50.12	36.58	22.15
2012_DD	2011-2012	07/01/2012 09:16	16/01/2012 09:43	2	353.81	74.68	98.50	29.46	164.52	28.27	5.55	2.32	19.45	-
2012_EE	2011-2012	08/01/2012 20:16	15/01/2012 18:15	2	191.63	44.60	58.50	22.39	87.78	15.41	-6.44	5.20	48.98	-
2012_FF	2011-2012	08/01/2012 08:00	18/01/2012 21:37	4	123.17	70.99	43.92	23.89	55.66	31.27	-10.13	6.18	25.98	14.78
2012_GG	2011-2012	07/01/2012 21:11	22/01/2012 05:24	2	270.80	126.06	125.50	86.50	118.62	52.30	-2.11	13.56	93.22	-
2012_JJ	2011-2012	08/01/2012 01:12	17/01/2012 03:10	2	129.22	149.81	68.67	66.47	53.45	63.06	2.17	37.04	80.65	-

2015_B16	2014-2015	03/01/2015 13:48	11/01/2015 10:17	2	142.21	24.92	69.17	10.14	49.35	1.51	2.80	11.89	50.16	-
2015_V21p	2014-2015	31/12/2014 14:38	05/01/2015 12:49	2	80.23	15.59	30.83	12.02	34.99	8.40	-11.02	12.26	56.52	-
2015_V29+	2014-2015	29/12/2014 13:56	02/01/2015 04:23	2	74.27	27.22	26.67	7.54	33.31	13.94	5.75	3.81	33.12	-
2015_X17	2014-2015	03/01/2015 03:18	08/01/2015 17:24	2	117.93	8.43	43.83	8.25	48.54	0.03	8.23	15.39	46.43	-
2015_X18	2014-2015	03/01/2015 03:13	09/01/2015 02:51	2	118.16	43.51	47.83	10.61	49.13	20.18	-15.98	10.20	47.97	-
2015_X19	2014-2015	03/01/2015 16:19	09/01/2015 22:44	2	104.73	22.43	51.17	12.02	42.85	7.73	27.34	26.56	48.08	-
2015_X24	2014-2015	05/01/2015 11:53	12/01/2015 20:25	2	137.34	26.92	59.50	6.36	59.98	8.51	4.78	1.41	57.53	-
2015_X20	2014-2015	04/01/2015 11:44	15/01/2015 11:54	2	281.71	16.56	114.67	9.90	103.41	37.50	-37.48	47.67	34.82	-
2015_X21	2014-2015	04/01/2015 10:19	18/01/2015 11:01	2	355.43	348.67	136.67	119.27	88.70	64.77	-0.12	3.84	63.35	-
2015_X4	2014-2015	29/12/2014 21:43	03/01/2015 11:31	2	59.03	66.82	32.83	17.21	19.33	21.83	43.47	25.78	44.13	-
2015_Y2	2014-2015	06/01/2015 17:01	13/01/2015 03:59	2	114.88	11.15	40.00	8.01	44.28	0.01	-4.72	4.49	74.97	-
2016_A1b	2015-2016	08/01/2016 01:23	11/01/2016 06:29	3	46.61	11.99	15.89	1.35	21.15	5.39	-6.46	5.59	14.72	2.84
2016_A2	2015-2016	27/12/2015 13:46	29/12/2015 15:51	2	36.85	13.36	13.83	2.12	16.46	6.52	-12.61	13.86	22.42	-
2016_A2b	2015-2016	22/12/2015 10:02	05/01/2016 09:34	9	48.67	12.57	22.22	2.44	21.06	6.46	-16.69	23.55	16.94	3.52
2016_B1b	2015-2016	07/01/2016 16:12	09/01/2016 18:46	2	60.45	0.51	15.17	0.24	27.29	3.12	-29.82	14.25	20.24	-
2016_B2	2015-2016	27/12/2015 12:17	30/12/2015 00:16	2	26.24	12.55	12.50	2.12	11.88	6.35	4.41	15.94	34.99	-
2016_B2b	2015-2016	22/12/2015 07:38	04/01/2016 16:58	8	35.55	14.50	15.08	3.17	16.24	6.78	0.29	23.27	28.67	16.33
2016_Bb	2015-2016	06/01/2016 20:34	10/01/2016 06:01	3	56.16	9.51	15.56	0.77	26.35	4.13	-18.46	20.24	17.39	2.10
2016_C1b	2015-2016	08/01/2016 00:43	13/01/2016 01:26	5	40.70	15.11	12.47	2.96	19.30	7.55	-1.85	14.91	14.60	1.66
2016_C2	2015-2016	28/12/2015 00:39	30/12/2015 04:19	2	41.63	4.47	15.17	0.24	16.78	3.67	-0.31	7.09	21.35	-
2016_C2b	2015-2016	24/12/2015 01:08	04/01/2016 01:22	6	41.57	7.23	20.39	1.44	16.88	3.19	31.90	11.62	28.38	7.76
2016_C3b	2015-2016	11/01/2016 08:17	14/01/2016 06:37	3	47.00	6.74	13.56	1.17	21.12	2.85	4.81	25.94	14.83	5.35
2016_Cb	2015-2016	07/01/2016 03:11	13/01/2016 05:52	5	38.29	10.85	14.53	2.69	17.52	5.69	13.95	11.43	18.51	3.64
2016_D1b	2015-2016	08/01/2016 00:42	10/01/2016 08:15	2	65.68	2.26	15.50	0.24	31.43	1.24	-19.87	26.98	24.55	-
2016_D2	2015-2016	28/12/2015 01:50	30/12/2015 15:20	2	43.73	3.69	18.33	0.94	20.08	2.73	-16.15	4.10	24.84	-
2016_D2b	2015-2016	22/12/2015 16:45	04/01/2016 19:20	9	44.08	9.89	16.59	2.67	20.42	5.06	-24.43	21.16	20.66	9.15
2016_D3b	2015-2016	10/01/2016 17:11	12/01/2016 12:27	2	42.75	9.39	12.83	2.59	20.65	4.37	-30.57	8.00	17.59	-
2016_Db	2015-2016	06/01/2016 15:30	11/01/2016 12:31	5	43.88	10.69	11.53	1.48	20.37	4.70	-17.86	14.97	14.84	4.03
2016_E1b	2015-2016	07/01/2016 19:30	10/01/2016 14:59	3	40.19	11.16	12.44	3.89	18.41	5.95	8.79	27.62	15.08	3.89
2016_E2	2015-2016	28/12/2015 04:17	30/12/2015 20:43	2	35.97	4.63	14.50	0.71	16.01	2.60	-14.87	13.02	35.43	-

2016_E2b	2015-2016	23/12/2015 14:12	03/01/2016 08:32	7	42.13	11.89	15.81	2.63	19.45	5.29	-11.66	18.39	24.61	7.07
2016_E3b	2015-2016	15/01/2016 01:16	17/01/2016 09:41	2	52.93	16.62	18.00	1.89	23.08	8.55	-7.84	25.70	20.43	-
2016_F1b	2015-2016	08/01/2016 10:46	10/01/2016 13:17	2	42.06	17.36	14.67	3.77	20.00	8.24	6.23	13.85	21.19	-
2016_F2	2015-2016	28/12/2015 04:43	30/12/2015 16:46	2	28.97	8.36	13.50	1.65	13.16	3.62	-16.39	14.32	33.04	-
2016_F2b	2015-2016	23/12/2015 05:21	04/01/2016 08:19	9	33.58	3.52	15.93	2.70	15.33	2.13	6.42	17.25	18.46	3.93
2016_F3b	2015-2016	14/01/2016 22:31	18/01/2016 00:10	3	53.24	2.36	15.56	1.84	24.37	2.16	-10.55	6.16	13.49	5.26
2016_Fb	2015-2016	06/01/2016 21:14	11/01/2016 16:54	5	28.81	16.80	10.60	2.62	13.05	7.84	23.02	21.46	15.67	2.82
2016_G1b	2015-2016	09/01/2016 02:09	13/01/2016 08:08	4	22.55	15.57	15.17	4.34	10.26	7.64	24.32	10.40	13.77	8.26
2016_G2b	2015-2016	22/12/2015 21:49	04/01/2016 18:24	7	70.83	19.70	26.95	5.98	29.73	8.75	-12.20	26.80	19.99	2.84
2016_Gb	2015-2016	07/01/2016 01:42	11/01/2016 17:07	4	53.96	10.50	15.83	3.36	24.17	6.37	-12.03	7.28	16.03	1.22
2016_H1b	2015-2016	08/01/2016 11:33	13/01/2016 23:49	5	46.81	12.84	15.27	2.80	20.89	6.75	-0.16	18.78	13.98	0.94
2016_H2b	2015-2016	23/12/2015 07:09	04/01/2016 07:34	8	40.99	12.53	13.21	2.54	19.55	6.28	-5.15	14.39	26.11	11.17
2016_H3b	2015-2016	15/01/2016 11:45	17/01/2016 17:49	2	48.93	6.23	17.67	4.24	21.36	1.89	-30.11	33.74	18.73	-
2016_I2b	2015-2016	23/12/2015 01:32	29/12/2015 22:47	4	48.68	9.30	23.08	2.42	19.61	3.72	-15.58	24.84	24.31	3.49
2016_I3b	2015-2016	15/01/2016 16:45	17/01/2016 13:59	2	53.80	16.76	16.83	2.59	23.36	8.45	-19.13	20.26	11.57	-
2016_Ib	2015-2016	06/01/2016 14:23	14/01/2016 07:18	5	50.81	22.88	21.40	12.92	22.97	11.27	17.42	31.33	19.48	2.29
2016_J2	2015-2016	28/12/2015 02:50	30/12/2015 09:53	2	39.33	0.57	16.83	1.18	17.29	1.47	-9.24	3.49	21.38	-
2016_J2b	2015-2016	23/12/2015 10:46	04/01/2016 03:08	8	37.58	15.24	16.00	5.68	16.93	6.87	1.14	23.14	21.77	3.71
2016_Jb	2015-2016	07/01/2016 00:50	10/01/2016 12:52	3	43.23	21.15	16.22	3.75	19.80	10.86	1.46	8.56	17.69	2.42
2016_K2	2015-2016	28/12/2015 04:48	30/12/2015 11:27	2	28.91	6.89	13.50	2.12	12.54	2.31	-5.56	27.80	27.66	-
2016_K3b	2015-2016	15/01/2016 18:29	18/01/2016 06:03	2	70.04	24.28	19.67	0.94	32.11	11.71	-51.33	18.50	20.24	-
2016_Kb	2015-2016	07/01/2016 06:00	10/01/2016 13:56	3	43.19	17.90	12.44	2.14	20.91	8.53	0.43	9.06	21.30	1.75
2016_L1b	2015-2016	08/01/2016 15:18	10/01/2016 08:09	2	48.72	0.23	11.83	0.24	24.06	0.05	-14.48	12.78	17.18	-
2016_L2	2015-2016	27/12/2015 22:44	30/12/2015 17:36	2	45.41	7.05	20.00	1.89	18.28	0.73	-23.09	2.68	26.86	-
2016_L3b	2015-2016	15/01/2016 21:09	17/01/2016 17:40	2	29.28	12.30	18.50	10.61	13.85	5.14	1.73	23.78	7.51	-
2016_Lb	2015-2016	06/01/2016 19:14	12/01/2016 06:36	5	54.53	16.02	13.33	2.53	25.37	7.19	-30.08	9.12	16.17	1.92
2016_M2	2015-2016	28/12/2015 00:46	30/12/2015 04:32	2	38.76	7.29	15.00	0.00	17.01	4.40	3.29	1.18	21.78	-
2016_M3b	2015-2016	16/01/2016 18:33	18/01/2016 17:22	2	60.98	23.29	15.50	0.24	27.55	12.46	-5.28	30.30	15.82	-
2016_N1b	2015-2016	08/01/2016 17:57	13/01/2016 02:40	4	36.26	12.68	14.00	3.17	16.03	6.50	-36.04	14.90	16.24	2.57
2016_N2	2015-2016	28/12/2015 08:03	30/12/2015 19:29	2	29.03	4.43	13.83	1.18	12.72	2.49	0.57	20.14	31.76	-

2016_N3b	2015-2016	15/01/2016 21:27	17/01/2016 18:42	3	34.60	9.69	8.89	1.35	16.40	4.52	11.13	6.65	9.29	10.73
2016_Nb	2015-2016	07/01/2016 10:37	09/01/2016 12:18	2	54.16	38.93	15.33	4.24	23.63	19.77	15.81	25.27	19.03	-
2016_O1b	2015-2016	09/01/2016 01:28	14/01/2016 08:43	4	44.58	3.46	16.75	1.26	19.18	2.33	-1.18	6.21	20.08	2.94
2016_O3b	2015-2016	16/01/2016 02:08	17/01/2016 18:02	2	36.70	6.57	10.83	1.65	17.83	3.31	-1.93	5.44	18.24	-
2016_Ob	2015-2016	07/01/2016 17:34	11/01/2016 15:43	4	17.17	4.32	9.58	1.20	7.13	1.89	64.81	16.56	18.60	2.17
2016_Pb	2015-2016	07/01/2016 15:41	11/01/2016 07:13	3	53.05	19.88	17.89	1.39	24.72	11.06	10.39	20.64	16.93	3.11
2016_Q1b	2015-2016	08/01/2016 21:34	12/01/2016 10:54	3	53.36	16.72	21.56	5.39	23.51	9.57	6.32	21.64	10.33	3.79
2016_Q2	2015-2016	28/12/2015 07:29	30/12/2015 14:58	2	55.84	25.45	17.50	5.89	23.15	11.46	-9.51	31.14	20.48	-
2016_Qb	2015-2016	07/01/2016 20:06	12/01/2016 05:24	3	61.40	19.97	20.56	4.44	27.72	9.96	-29.11	16.28	21.81	0.45
2016_R1b	2015-2016	09/01/2016 10:57	11/01/2016 11:40	2	48.74	5.75	16.33	0.47	20.11	3.70	-1.51	10.85	16.06	-
2016_Rb	2015-2016	08/01/2016 00:23	09/01/2016 20:44	2	61.50	9.12	14.50	1.18	29.93	5.60	-7.44	11.30	15.36	-
2016_S1b	2015-2016	09/01/2016 10:29	12/01/2016 16:02	3	46.52	5.56	15.56	1.35	21.89	3.26	13.79	18.01	15.44	3.57
2016_S2	2015-2016	28/12/2015 16:17	31/12/2015 02:28	2	32.92	3.35	14.00	3.77	13.55	1.88	-22.67	15.73	30.18	-
2016_S3b	2015-2016	16/01/2016 15:30	18/01/2016 06:08	2	30.81	34.20	11.67	3.77	14.47	15.80	-12.75	10.25	15.30	-
2016_Sb	2015-2016	08/01/2016 06:10	11/01/2016 13:14	3	56.28	16.24	13.44	2.87	26.72	7.98	-35.37	20.60	19.36	4.42
2016_T1b	2015-2016	10/01/2016 19:24	12/01/2016 12:32	2	33.77	2.81	11.50	0.24	15.52	1.07	5.76	17.06	18.12	-
2016_T3b	2015-2016	16/01/2016 21:07	18/01/2016 17:53	2	52.16	39.71	13.83	5.89	23.58	16.15	-31.20	19.98	17.10	-
2016_Tb	2015-2016	08/01/2016 00:09	10/01/2016 13:33	3	40.82	23.18	12.00	3.28	18.86	11.35	21.74	23.60	12.70	1.55
2016_U1b	2015-2016	10/01/2016 10:12	12/01/2016 05:34	2	43.50	2.25	12.83	1.65	19.68	2.35	-37.70	5.47	17.70	-
2016_U3b	2015-2016	16/01/2016 21:15	18/01/2016 20:31	2	58.56	14.74	15.17	2.59	28.05	7.76	-11.91	19.67	16.93	-
2016_Ub	2015-2016	08/01/2016 04:47	10/01/2016 15:42	2	54.46	34.01	16.83	7.78	25.68	17.64	3.68	21.04	25.25	-
2016_Vb	2015-2016	08/01/2016 00:25	12/01/2016 12:52	4	34.72	18.82	12.75	2.82	15.12	9.59	17.34	14.81	19.15	2.42
2016_X2	2015-2016	28/12/2015 11:10	30/12/2015 10:55	2	32.91	0.81	12.17	0.24	13.82	0.92	-21.60	4.13	23.42	-
2016_Z2	2015-2016	28/12/2015 23:23	30/12/2015 12:42	2	19.28	3.66	8.67	2.83	9.01	1.63	-31.70	2.88	19.99	-
2017_C15	2016-2017	29/12/2016 19:21	02/01/2017 22:11	2	21.86	2.23	33.17	5.42	7.07	2.91	-11.25	71.54	32.49	-
2017_K3	2016-2017	02/01/2017 03:17	06/01/2017 11:10	2	12.04	7.68	30.00	5.19	5.42	3.22	-57.02	3.15	43.88	-
2018_C13	2017-2018	26/12/2017 08:48	31/12/2017 10:07	2	139.66	68.42	39.00	14.61	65.27	30.38	-18.31	1.10	43.32	-
2018_C15	2017-2018	27/12/2017 13:10	01/01/2018 04:37	2	91.34	26.72	30.50	6.36	36.57	5.99	1.36	0.52	50.45	-
2018_C16	2017-2018	27/12/2017 02:31	01/01/2018 02:03	2	99.64	11.37	40.67	2.83	42.74	4.90	-11.79	2.25	38.19	-
2018_C17	2017-2018	27/12/2017 00:37	31/12/2017 13:28	2	93.41	34.70	32.83	4.48	41.57	17.20	-19.73	3.59	43.18	-

2018_C18	2017-2018	27/12/2017 05:21	01/01/2018 04:32	2	99.40	9.31	36.50	7.31	40.15	4.44	-25.63	23.15	46.18	-
2018_C2	2017-2018	24/12/2017 09:16	29/12/2017 02:57	2	124.29	17.57	35.17	1.65	54.98	4.17	-43.40	1.75	43.34	-
2018_C22	2017-2018	27/12/2017 06:59	02/01/2018 01:14	2	164.30	35.93	45.33	4.71	73.20	10.93	-1.96	1.83	47.59	-
2018_C32	2017-2018	02/01/2018 13:57	07/01/2018 02:50	2	130.26	39.38	39.50	12.96	55.33	16.88	3.22	0.21	29.88	-
2018_C34	2017-2018	03/01/2018 06:31	07/01/2018 06:56	2	95.33	2.52	32.83	3.54	42.74	2.45	-11.48	0.33	30.75	-
2018_C40	2017-2018	03/01/2018 17:07	08/01/2018 00:36	2	125.70	4.08	40.17	3.54	52.47	3.96	-8.19	13.71	23.15	-
2018_C5	2017-2018	26/12/2017 02:22	31/12/2017 00:35	2	94.55	47.12	33.50	11.55	40.17	25.60	-30.23	14.64	51.21	-
2018_C53	2017-2018	05/01/2018 08:13	11/01/2018 10:48	2	179.78	11.45	65.33	16.03	80.50	4.10	-32.45	6.66	15.92	-
2018_C54	2017-2018	06/01/2018 17:08	10/01/2018 16:59	2	93.79	2.55	31.00	1.89	42.01	1.41	-7.77	5.33	33.86	-
2018_C57	2017-2018	06/01/2018 05:33	10/01/2018 21:31	2	136.91	31.16	39.17	10.14	62.96	13.72	-24.75	5.27	33.64	-
2018_C58	2017-2018	06/01/2018 06:05	10/01/2018 09:25	2	103.71	6.94	30.00	1.89	46.60	2.60	-21.16	5.87	39.33	-
2018_C59	2017-2018	06/01/2018 06:45	10/01/2018 23:19	2	118.51	2.36	41.00	2.36	49.36	1.66	-22.11	1.38	30.57	-
2018_C6	2017-2018	26/12/2017 04:07	01/01/2018 08:41	2	212.85	66.38	59.83	11.08	92.44	27.02	-13.71	5.24	28.89	-
2018_C60	2017-2018	07/01/2018 17:59	11/01/2018 01:42	2	95.17	4.48	26.17	2.12	43.78	2.65	-12.07	9.41	27.38	-
2018_C7	2017-2018	26/12/2017 06:24	03/01/2018 17:15	2	219.59	164.07	85.50	58.22	84.24	65.33	-8.62	9.11	31.84	-

Supplementary Tables 3 : GLMMs results after best-model selection for foraging parameters (Duration, Tab. S3.1.; Distance, Tab. S3.2.; Maximal distance, Tab. S3.3.; Heading between the most distal point of the trip and the colony, Tab. S3.4.) and sea-ice conditions in the central phase of trips (Tab. S3.5.).

- **Supplementary Table 3.1 : Duration model:** effect of the year and the year in interaction with the timing in the season on the trip duration (log-transformed).

Model : log(Total duration) ~ Year + Year : Time elapsed since the hatching peak date

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	3.165	0.117	254.000	27.084	< 0.001
2011-2012	-0.335	0.376	123.000	-0.892	0.374
2014-2015	-0.225	0.257	123.000	-0.875	0.383
2015-2016	-0.334	0.132	123.000	-2.520	0.013
2016-2017	-0.046	0.704	123.000	-0.065	0.948
2017-2018	0.520	0.187	123.000	2.771	0.007
2010-2011:Time elapsed	0.019	0.007	254.000	2.787	0.006
2011-2012:Time elapsed	0.101	0.025	254.000	3.991	< 0.001
2014-2015:Time elapsed	0.092	0.020	254.000	4.617	< 0.001
2015-2016:Time elapsed	-0.010	0.004	254.000	-2.586	0.010
2016-2017:Time elapsed	0.034	0.069	254.000	0.491	0.624
2017-2018:Time elapsed	-0.003	0.012	254.000	-0.202	0.840

- **Supplementary Table 3.2 : Distance model:** effect of the year in interaction with the timing in the season on the trip total distance (log-transformed).

Model : log(Total distance) ~ Year * Time elapsed since the hatching peak date

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	4.043	0.159	254.000	25.427	< 0.001
2011-2012	0.366	0.563	123.000	0.649	0.517
2014-2015	-0.609	0.363	123.000	-1.677	0.096
2015-2016	-0.357	0.180	123.000	-1.987	0.049
2016-2017	-1.356	1.011	123.000	-1.342	0.182
2017-2018	0.677	0.256	123.000	2.641	0.009
Time elapsed	0.026	0.009	254.000	2.743	0.007
2011-2012:Time elapsed	0.027	0.040	254.000	0.676	0.499
2014-2015:Time elapsed	0.098	0.030	254.000	3.235	0.001
2015-2016:Time elapsed	-0.024	0.011	254.000	-2.233	0.026
2016-2017:Time elapsed	-0.022	0.101	254.000	-0.215	0.830
2017-2018:Time elapsed	-0.020	0.020	254.000	-1.021	0.308

- **Supplementary Table 3.3 : Maximal distance model:** effect of the year in interaction with the timing in the season on the trip maximal distance (log-transformed).

Model : log(Maximal distance) ~ Year * Time elapsed since the hatching peak date

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	3.204	0.160	254.000	19.991	< 0.001
2011-2012	0.280	0.580	123.000	0.482	0.630
2014-2015	-0.691	0.369	123.000	-1.872	0.064
2015-2016	-0.352	0.181	123.000	-1.944	0.054
2016-2017	-2.216	1.031	123.000	-2.149	0.034
2017-2018	0.653	0.259	123.000	2.520	0.013
Time elapsed	0.028	0.010	254.000	2.958	0.003
2011-2012:Time elapsed	0.031	0.041	254.000	0.753	0.452
2014-2015:Time elapsed	0.093	0.031	254.000	3.000	0.003
2015-2016:Time elapsed	-0.024	0.011	254.000	-2.203	0.029
2016-2017:Time elapsed	0.052	0.103	254.000	0.504	0.615
2017-2018:Time elapsed	-0.020	0.020	254.000	-0.996	0.320

- **Supplementary Table 3.4 : Heading model:** effect of the year and the year in interaction with the timing in the season on the heading between the most distal point and the colony.

Model : Heading ~ Year + Year: Time elapsed since the hatching peak date

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	75.350	7.597	254.000	9.918	< 0.001
2011-2012	24.913	24.575	123.000	1.014	0.313
2014-2015	14.747	16.735	123.000	0.881	0.380
2015-2016	0.378	8.610	123.000	0.044	0.965
2016-2017	122.648	45.911	123.000	2.671	0.009
2017-2018	-4.450	12.190	123.000	-0.365	0.716
2010-2011:Time elapsed	-0.386	0.451	254.000	-0.857	0.392
2011-2012:Time elapsed	-1.121	1.656	254.000	-0.677	0.499
2014-2015:Time elapsed	0.190	1.302	254.000	0.146	0.884
2015-2016:Time elapsed	0.660	0.262	254.000	2.517	0.012
2016-2017:Time elapsed	-14.896	4.525	254.000	-3.292	0.001
2017-2018:Time elapsed	0.274	0.811	254.000	0.337	0.736

- **Supplementary Table 3.5 : Sea-ice conditions model:** effect of the year in interaction with the timing in the season on the sea-ice concentrations averaged over the central part of the trip.

Model : Sea-ice concentration (averaged on the middle part of trip) ~ Year * Time elapsed since the hatching peak date

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	53.287	7.414	254.000	7.188	< 0.001
2011-2012	-30.442	28.951	123.000	-1.052	0.295
2014-2015	58.712	17.631	123.000	3.330	0.001
2015-2016	-16.131	8.340	123.000	-1.934	0.055
2016-2017	46.713	49.782	123.000	0.938	0.350
2017-2018	-63.295	12.089	123.000	-5.236	< 0.001
Time elapsed	-1.810	0.441	254.000	-4.104	< 0.001
2011-2012:Time elapsed	3.860	2.060	254.000	1.873	0.062
2014-2015:Time elapsed	0.147	1.486	254.000	0.099	0.922
2015-2016:Time elapsed	0.447	0.510	254.000	0.877	0.381
2016-2017:Time elapsed	1.810	4.987	254.000	0.363	0.717
2017-2018:Time elapsed	4.997	0.930	254.000	5.375	< 0.001

Supplementary Table 4 : GLM results of the effect of the year in interaction with the timing in the season ("Time elapsed", corresponding to the duration elapsed between each trip departure date and the hatching peak date) and the scale considered on the sea-ice concentration averaged during each trip duration.

	Estimate	Std. Error	t value	p-value
(Intercept)	22,088	0,932	23,697	< 0.001
2011-2012	72,035	8,125	8,866	< 0.001
2014-2015	16,097	2,898	5,554	< 0.001
2015-2016	1,420	1,002	1,416	0,157
2016-2017	29,211	10,105	2,891	0,004
2017-2018	4,412	1,881	2,345	0,019
Prospected_area	25,826	1,318	19,593	< 0.001
Time elapsed	-0,250	0,050	-4,974	< 0.001
2011-2012:Prospected_area	-13,446	11,490	-1,170	0,24246
2014-2015:Prospected_area	13,565	4,099	3,310	0,001
2015-2016:Prospected_area	-20,420	1,418	-14,405	< 0.001
2016-2017:Prospected_area	15,510	14,291	1,085	0,278
2017-2018:Prospected_area	-12,685	2,660	-4,768	< 0.001
2011-2012:Time elapsed	-2,245	0,516	-4,351	< 0.001
2014-2015:Time elapsed	-0,064	0,215	-0,297	0,767
2015-2016:Time elapsed	-0,335	0,057	-5,834	< 0.001
2016-2017:Time elapsed	-0,152	0,898	-0,169	0,866
2017-2018:Time elapsed	0,172	0,128	1,341	0,180
Prospected_area :Time_elapsed	-0,741	0,071	-10,440	< 0.001
2011-2012:Prospected_area:Time elapsed	0,181	0,730	0,247	0,805
2014-2015:Prospected_area:Time elapsed	0,900	0,304	2,956	0,003
2015-2016:Prospected_area:Time elapsed	0,820	0,081	10,105	< 0.001
2016-2017:Prospected_area:Time elapsed	1,399	1,270	1,102	0,271
2017-2018:Prospected_area:Time elapsed	0,585	0,181	3,227	0,001

Supplementary Tables 5. GLMs results of the effect of the year on the averaged NND (Tab. 5.1), of the interaction of the year with the timing in the season on the NND (Tab. 5.2), and GAMM results of the effect of the sea-ice concentrations averaged and variations over each trip combination (Tab. S5.3).

- **Supplementary Table S5.1 :** Linear model results in the log-scale, of the effect of the year on the trip central phase NND log-transformed.

Response variable	Predictor variables	Parametric coefficients			p-value
		Estimate	SE	t	
Log(Trip central phase NND)	**(Intercept)**	2,733	0,130	21,088	<0,001
	2011-2012	0,880	0,298	2,950	0,003
	2014-2015	0,122	0,287	0,426	0,671
	2015-2016	-0,994	0,145	-6,875	<0,001
	2016-2017	-1,069	0,615	-1,739	0,083
	2017-2018	-0,418	0,234	-1,785	0,075

- **Supplementary Table 5.2:** GLM results of the effect of the average and the variation of the sea-ice concentrations over two trips, in the seasonal prospected area on the NND (log-transformed) during the birds' trip central phase.

Response variable	Predictor variables	Parametric coefficients			p-value
		Estimate	SE	t	
Log(Trip central phase NND)	**(Intercept)**	2.630	0.307	8.558	< 0.001
	2011-2012	-1.292	2.678	-0.482	0.630
	2014-2015	0.355	0.955	0.371	0.711
	2015-2016	-0.985	0.330	-2.981	0.003
	2016-2017	2.408	3.331	0.723	0.470
	2017-2018	1.404	0.620	2.266	0.024
	Time elapsed	0.006	0.017	0.370	0.712
	2011-2012:Time elapsed	0.139	0.170	0.819	0.413
	2014-2015:Time elapsed	-0.016	0.071	-0.231	0.818
	2015-2016:Time elapsed	0.002	0.019	0.116	0.908
	2016-2017:Time elapsed	-0.312	0.296	-1.053	0.294
	2017-2018:Time elapsed	-0.139	0.042	-3.286	0.001

- **Supplementary Table 5.3 :** GAMM results of the effect of the average and the variation of the sea-ice concentrations over two trips, in the seasonal prospected area on the NND (log-transformed) during the birds' trip central phase.

Response variable	Predictor variables	Parametric coefficients			Approximate significance of smooth terms		p-value
		Est.	SE	t	Edf	F	
Log(Trip central phase NND)	**Intercept**	2.08289	0.06561	31.75	-	-	**< 0.001 *****
	Sea-ice concentration average in the annual prospected area	-	-	-	2.953	7.012	**< 0.001 *****
	Sea-ice concentration average variation in the annual prospected area	-	-	-	1.000	8.290	**0.004 ****

Supplementary Table 6 : Review of some studies of repeatability in different species, on several parameters.

Authors	Year	Species	Parameters	Comparison groups	R
Janzen & Morjan	2001	**Painted turtles (*Chrysemys picta*)**	Vegetation cover around nests at oviposition		**0.18**
Dingemanse et al	2002	**Great tits (*Parus major*)**	Exploratory behaviour	Female population Westerheide	**0.48**
				Male population Westerheide	**0.27**
				Female population Oosterhout	**0.66**
				Male population Oosterhout	**0.46**
Takahashi et al	2003	**Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*)**	Time spent diving	Female (1995)	**0.27**
				Female (1996)	**0.37**
				Female (1997)	**0.12**
				Female (1998)	**0.24**
				Female (1999)	**0.23**
				Male (1995)	**0.26**
				Male (1996)	**0.12**
				Male (1997)	**0.09**
				Male (1998)	**0.12**
				Male (1999)	**0.06**
				Pair (1995)	**0.51**
				Pair (1996)	**0.36**
				Pair (1997)	**0.22**
				Pair (1998)	**0.08**
				Pair (1999)	**0.36**
Nakagawa et al	2007	**House sparrow (*Passer domesticus*)**	Incubation time	Male (2004)	**0.35**
				Female (2004)	**0.11**
				Male (2005)	**0.34**
				Female (2005)	**0.34**
			Feeding rate	Male (2004)	**0.46**
				Female (2004)	**0.35**
				Male (2005)	**0.44**
				Female (2005)	**0.19**
Biro & Ridgway	2008	**Brook turtles (*Salvelinus fontinalis*)**	Proportion of time spent moving		**0.17**
			Average search speed		**0.14**
			Speed while moving during search		**0.16**
			Pursuit distance		**0.31**
Jenkins	2011	**Merriam's kangaroo rats (*Dipodomys merriami*)**	Larder-hoarding propensity	Female	**0.03**
				Male	**0.47**
		Ord's kangaroo rats (*Dipodomys ordii*)		Female	**0.07**
				Male	**0.86**
Patrick et al	2014		Longitude of distal point	Grassholm colony	**0.53**

		Northern gannets (*Morus bassanus*)	Latitude of distal point		**0.54**
			Departure angle		**0.71**
			Trip duration		**0.00**
			Total distance		**0.06**
			Dive longitude		**0.84**
			Dive latitude		**0.86**
			Environmental conditions in dive sites (SST)		**0.46**
			Environmental conditions in dive sites (chl a)		**0.77**
			Environmental conditions in dive dites (Copepods)		**0.76**
			Maximum dive depths		**0.18**
			Dive shape		**0.18**
			Longitude of distal point	Rouzic colony	**0.66**
			Latitude of distal point		**0.57**
			Departure angle		**0.55**
			Trip duration		**0.00**
			Total distance		**0.05**
López-López et al	2014	**Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*)**	Departure date	Spring	**0.43**
			Arrival date		**0.56**
			Duration		**-0.18**
			Linear distance		**0.87**
			Cumulative distance		**0.33**
			Speed		**-0.18**
			Straightness		**0.43**
			Latitude 30°		**0.30**
			Latitude 24°		**0.16**
			Departure date	Autumn	**0.71**
			Arrival date		**0.70**
			Duration		**0.12**
			Linear distance		**0.71**
			Cumulative distance		**0.13**
			Speed		**0.35**
			Straightness		**-0.12**
			Latitude 30°		**0.00**
			Latitude 24°		**0.03**
Oppel et al	2015	**Masked boobies (*Sula dactylatra*)**	Trip duration	St Helena island	**0.71**
			Maximum distance		**0.48**
			Total distance		**0.15**
			Foraging direction		**0.08**

			Trip duration	Ascension island	**0.63**
			Maximum distance		**0.44**
			Total distance		**0.52**
			Foraging direction		**0.69**
Patrick et al	2015	**Northern gannets (Morus bassanus)**	Dive sites		**0.88**
Potier et al	2015	**Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*)**	Departure angle		**0.33**
			Latitude of distal point		**0.26**
			Longitude of distal point		**0.08**
			Trip duration		**0.33**
			Maximal distance		**0.16**
			Time spent underwater per trip		**0.08**
			Time spent underwater per dive		**0.30**
			Number of dive per trip		**0.14**
Wakefield et al	2015	**Northern gannets (*Morus bassanus*)**	δ15N	2010	**0.20**
			δ13C		**0.37**
			Trip duration		**0.04**
			ARS scale		**0.01**
			δ15N	2011	**0.35**
			δ13C		**0.55**
			Trip duration		**0.02**
			ARS scale		**0.01**
			Dive rate		**0.50**
			Proportion of U-shaped dives		**0.07**
			Mean dive depth		**0.38**
			Mean max dive depth		**0.37**
			δ15N	2012	**0.35**
			δ13C		**0.18**
			Trip duration		**0.01**
			ARS scale		**0.02**
			Dive rate		**0.04**
			Proportion of U-shaped dives		**0.00**
			Mean dive depth		**0.37**
			Mean max dive depth		**0.29**
			δ15N	Across years	**0.33**
			δ13C		**0.03**
			Trip duration		**0.01**
			ARS scale		**0.02**
			Dive rate		**0.43**
			Proportion of U-shaped dives		**0.00**

			Mean dive depth		**0.36**
			Mean max dive depth		**0.21**
Vardanis et al	2016	**Osprey (*Pandion haliaetus*)**	Longitude of route (Europe)	Spring	**0.88**
			Longitude of route (Mediterranean)		**0.87**
			Longitude of route (Sahara)		**0.54**
			Timing of migration (Europe)		**0.17**
			Timing of migration (Mediterranean)		**0.19**
			Timing of migration (Sahara)		**0.04**
			Duration		**0.35**
			Longitude of route (Europe)	Autumn	**0.99**
			Longitude of route (Mediterranean)		**0.81**
			Longitude of route (Sahara)		**0.04**
			Timing of migration (Europe)		**0.07**
			Timing of migration (Mediterranean)		**0.37**
			Timing of migration (Sahara)		**0.38**
			Duration		**0.26**
		Marsh harrier (*Circus aeruginosus*)	Longitude of route (Europe)	Spring	**0.06**
			Longitude of route (Mediterranean)		**0.41**
			Longitude of route (Sahara)		**0.09**
			Timing of migration (Europe)		**0.35**
			Timing of migration (Mediterranean)		**0.55**
			Timing of migration (Sahara		**0.60**
			Duration		**0.92**
			Longitude of route (Europe)	Autumn	**-0.13**
			Longitude of route (Mediterranean)		**-0.11**
			Longitude of route (Sahara)		**-0.15**
			Timing of migration (Europe)		**0.63**
			Timing of migration (Mediterranean)		**0.32**
			Timing of migration (Sahara)		**0.81**
			Duration		**0.74**
Patrick et al	2017	**Northern gannets (*Morus bassanus*)**	Exploration-exploitation strategy		**0.40**
			Time in patch		**0.25**
			Foraging effort		**0.21**
			Size of patch		**0.71**
			Number of patches		**0.48**

Votier et al	2017	**Northern gannets (*Morus bassanus*)**	Longitude of distal point	Breeders	**0.51**
			Latitude of distal point		**0.34**
			Total distance		**0.11**
			Maximal distance		**0.15**
			Longitude of distal point	Failed breeders	**0.42**
			Latitude of distal point		**0.00**
			Total distance		**0.01**
			Maximal distance		**0.00**
			Longitude of distal point	Immatures	**0.00**
			Latitude of distal point		**0.00**
			Total distance		**0.00**
			Maximal distance		**0.00**
Delord et al	2019	**Grey Petrels (*Procellaria cinerea*)**	Date of departure from breding colony (spring)		**0.44**
			Date of arrival at non-breeding area		**0.55**
			Date of departure from non-breeding area		**0.70**
			Date of arrival at breeding colony (autumn)		**0.41**
			Time spent in non-breeding areas		**0.63**
			Duration of outward migration		**0.87**
			Duration of inward migration		**0.96**
			Anomaly in longitude of centroid 50 % kernel UD		**0.00**
			Anomaly in latitude of centroid 50 % kernel UD		**0.00**
			50 % kernel UD overlap for non-breeding period		**0.41**
			95 % kernel UD overlap for non-breeding period		**0.13**
			Maximum range distance during non-breeding period		**0.20**
			Ratio 50 % kernel UD individual/population		**0.46**
			% of time on water during daylight during the non-breeding period		**0.77**
			% of time on water during darkness during the non-breeding period		**0.75**
			% of time on water during 24h during the non-breeding period		**0.84**
Traisnel & Pichegru	2019	**African penguins (*Spheniscus demersus*)**	Maximum distance		**0.33**
			Trip duration		**0.33**
			Path length		**0.31**
			Straightness		**0.14**
			Bearing		**0.55**
Michelot et al			**Trip duration**		**0.40**
			Total distance		**0.28**

		Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*)	**Maximal distance**		**0.25**
			Heading		**0.39**
			Environmental conditions in foraging areas		**0.17**

References

Janzen FJ, Morjan CL (2001) Repeatability of microenvironment-specific nesting behaviour in a turtle with environmental sex determination. Animal Behaviour 62(1):73-82

Biro PA, Ridgway MS (2008) Repeatability of foraging tactics in young brook trout, *Salvelinus fontinalis*. The Canadian field-naturalist 122(1):40-44

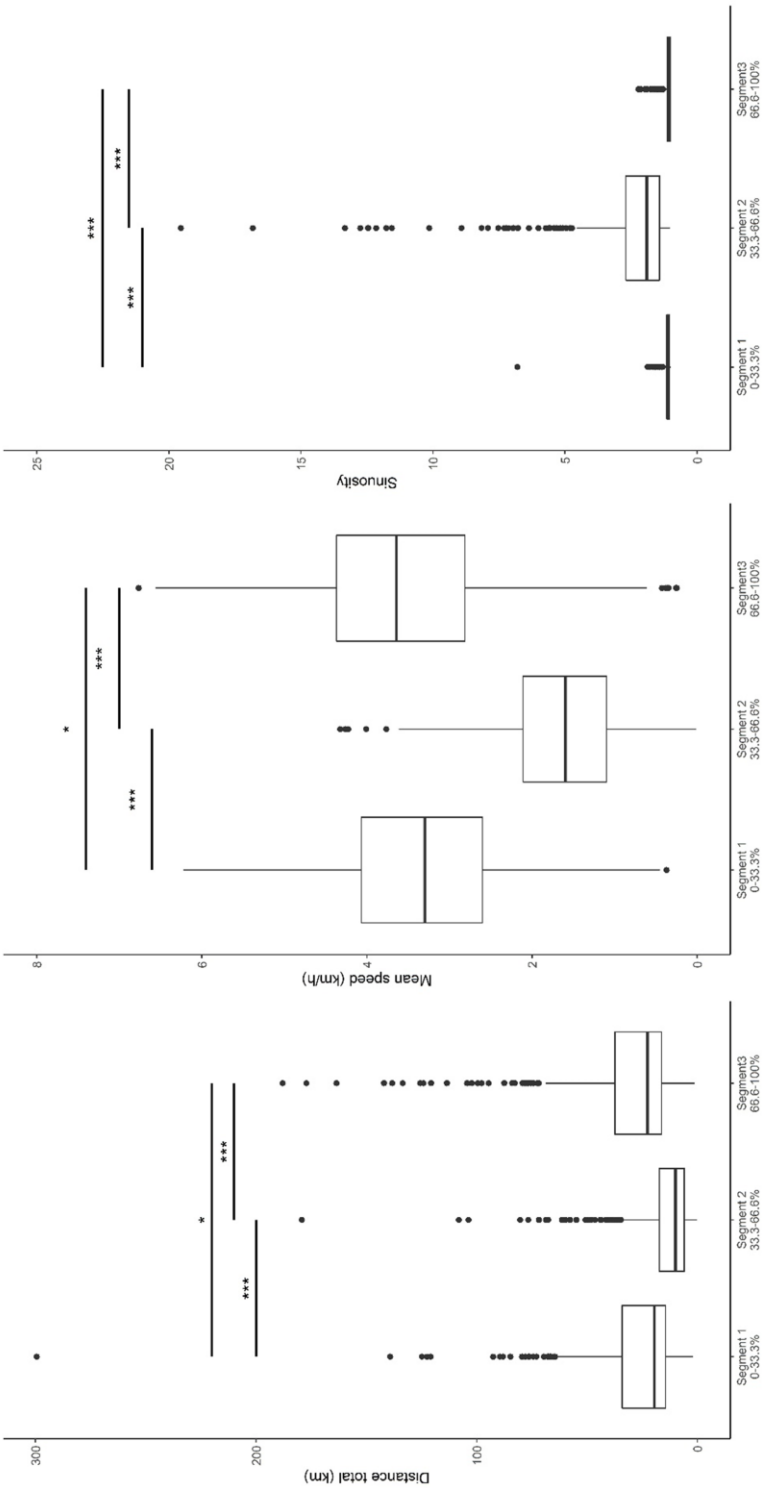
Jenkins SH (2011) Sex differences in repeatability of food-hoarding behaviour of kangaroo rats. Animal Behaviour 81(6):1155-1162

Patrick SC, Bearhop S, Bodey TW, Grecian WJ, Hamer KC, Lee J, Votier SC (2015) Individual seabirds show consistent foraging strategies in response to predictable fisheries discards. Journal of Avian Biology 46(5):431-440

Patrick SC, Pinaud D, Weimerskirch H (2017) Boldness predicts an individual's position along an exploration–exploitation foraging trade-off. Journal of Animal Ecology 86(5):1257-1268

SUPPLEMENTARY MATERIALS

FIGURE



Supplementary Figure 1 : Distance total (in kilometres), mean speed (kilometres per hour) and sinuosity calculated on all tracks, on each trip phase (outbound, central phase and inbound phase). Significant differences are indicated as followed: $0.05 > p > 0.01$ *; $0.01 > p > 0.001$ ** and $0.001 > p$ ***.

Chapitre 4

Within and inter-annual variation of the Adélie penguins foraging behaviour: impact of the sea-ice dynamics

RÉSUMÉ

La saison de reproduction des espèces prédatrices à site central se déroule généralement en parallèle du pic de productivité dans le milieu marin. En Antarctique, cela coïncide avec le retrait progressif de la glace de mer pendant l'été austral, facilitant l'accès aux ressources se développant sous la glace. L'activité alimentaire des manchots Adélie *Pygoscelis adeliae* dépend des conditions de glace de mer autour de la colonie pour accéder à des habitats favorables à son alimentation. Nous avons ici étudié le comportement alimentaire de cette espèce aux différents stades de la saison de reproduction (incubation et élevage des poussins) au cours de 9 saisons en utilisant des données GPS et de régime alimentaire en lien avec les conditions de glace de mer. Au total, 591 manchots ont été suivis en mer.

Nous avons mis en évidence une générale intensification des paramètres des voyages alimentaires des manchots Adélie (durée, distance, distance maximale) lorsque les individus étaient confrontés à une extension de la couverture de glace et des concentrations plus élevées. La variabilité des conditions de glace de mer entre les années entraîne une importante variation dans la distribution des habitats utilisés pour l'activité alimentaire de cette espèce. Cependant, nos résultats soulignent la spécialisation des mâles et des femelles lors de leurs voyages d'incubation dans l'utilisation préférentielle de la bordure de glace, tandis que les adultes en période d'élevage des poussins tendent à privilégier des aires proches de la colonie dans des conditions de glace diffuses, mais pas totalement ouvertes.

Un gradient de variations est observé au niveau des niches écologiques occupées par le manchots Adélie au fur et à mesure de l'avancement des stades dans la saison, avec peu de variations interannuelles observées lors de la période F1 et de plus en plus de différences en M1 puis en élevage des poussins correspondant au retrait plus ou moins progressif de la glace selon l'année, et à l'accroissement des demandes énergétiques au fur et à mesure de la saison. De plus, nos résultats soulignent une consommation d'espèces de plus hauts niveaux trophiques et une baisse du succès reproducteur lors d'années présentant une extension et concentration de la couverture de glace importante.

Les résultats présentés dans cette étude suggèrent que la stratégie alimentaire des manchots Adélie adoptée tout au long de la saison permet de refléter les changements dans l'environnement et la variation de la distribution des habitats alimentaires et des ressources.

Paper 3 – Michelot C.[1], Kato A.[1], Jonsen I.[2], Bustamante P.[4,5], Parenteau C.[1], Ribout C.[1], Raclot T.[3*], & Ropert-Coudert Y.[1*] (*in prep*) Within and inter-annual variation of the Adélie penguins foraging behaviour: impact of the sea-ice dynamics.

[1]Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, La Rochelle Université – CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France

[2]Department of Biology, Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia

[3]Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien – CNRS, UMR 7178, 67200 Strasbourg, France

[4]Littoral, Environnement et Sociétés, La Rochelle Université – CNRS, UMR 7266, 17000 La Rochelle, France

[5]Institut Universitaire de France (IUF), 1 rue Descartes 75005 Paris, France

**These two autors co-supervised the work equally*

ABSTRACT

In central-place foraging species, breeding season is timed to match the peak of food availability to ensure breeding performance and energetic demands. For seabirds in Antarctica, this coincides to the austral summer when the sea-ice cover recedes and the marine resources become available. The Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* foraging activity depends on the sea-ice conditions around the colony to access suitable foraging grounds, throughout its breeding season. In the present study, the foraging behaviour of breeding individuals, during both the incubation and chick-rearing period, from the Île des Pétrels (East Antarctica) was investigated across 9 breeding seasons, using GPS and diet data. A total of 591 birds were tracked at sea.

Our results highlight the general increase in the foraging parameters (duration, distance and maximal distance) with heavier sea-ice concentrations and extended sea-ice cover for all stages and sexes. The dynamics of sea-ice lead to great intra and interannual variation in the habitat used, although females and males during their first incubation trips favour the sea-ice edge and chick-rearing adults remain in close areas around the colony in diffuse sea-ice concentrations. Higher trophic level species are consumed under heavy sea-ice conditions and breeding success is negatively correlated to those conditions and associated diet. The results presented in this study suggest that the foraging strategy of breeding Adélie penguins can reflect local changes in their environment and variations in the distribution of the resources.

Keywords: Feeding strategies · Breeding season · Tracking · Diet · Reproductive success · Sea-ice · *Pygoscelis adeliae* · East Antarctica

1. Introduction

The marine ecosystems are highly affected by environmental changes, and there is a growing need in understanding effect of environmental threats on wild populations. Studying marine predators' foraging behaviour – especially central place forager – is particularly useful to assess the effect of environmental variations in the ecosystem. These species are highly constrained by their need to commute regularly between their colony to breed and rear their chicks, and the sea to feed (Orians & Pearson, 1979). These species are often referred as sentinel of changes in their environment as they integrate and respond quickly to variations occurring on lower levels of the food chain (Boyd, 1996; Trathan et al., 2007; Boersma, 2008; Bost et al., 2009; Durant et al., 2009).

Central-place foragers' breeding success and survival depend for a major part on their ability to optimize their foraging behaviour to successfully find food in a highly contrasted and heterogeneous environment under a limited temporal and spatial window (MacArthur & Pianka, 1966; Pyke et al., 1977; Stevick et al., 2002). The breeding season of central-place foraging species mostly matches with the peak of food availability, so they can meet their energetics requirements (Daan et al., 1988). In the marine environment, resources are patchily distributed and vary rapidly according time and space because of the seasonality and the dynamics of the primary production (Hunt et al., 1999). As such, resource predictability at fine temporal and spatial scale is low. However, the repeated biological cycle through seasons and the presence of mesoscale features at larger spatial scales in the oceanographic environment enhanced the resource development and confer them a level of predictability (Ainley, 2002; Becker & Beissinger, 2003; Weimerskirsh, 2007; Bailleul et al., 2010; Karnovsky et al., 2007). Assessing the diet and the habitat used by predators during their foraging activity enables to characterize the distribution of resources through space and time and thus to establish the effect of environmental variation of the ecosystem functioning.

The Southern Ocean, a major regulator of the global climate, is particularly sensitive to atmospheric and oceanographic warming especially in the response of the sea-ice cover around Antarctica (Vaughan et al., 2003; Meredith & King, 2005; Parkinson, 2019). The annual sea-ice extent has increased by ~1.7 % per decade since the 1970s, although most of the climatic models project a major decrease of the annual sea-ice cover around Antarctica by the end of the century (Comiso & Nishio, 2008; Parkinson & Cavalieri, 2012; Comiso et al., 2017; Parkinson, 2019). The sea-ice ecosystem is highly dynamics and many species depend on it for their

reproduction and foraging activities. For example, the population of emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Terre Adélie experienced a 50 % decline over the last 50 years due to a reduced adult survival under abnormally warm period with a reduced sea-ice extent (Barbraud et al., 2020). In addition, the projected sea-ice loss around Antarctica is predicted to lead to a drastic reduction of emperor penguins' number around the whole continent, with two third of the colonies declining by more than 50 % by 2100 (Barbraud & Weimerskirch, 2001; Fretwell et al., 2014; Jenouvrier et al., 2014).

The sea-ice is a crucial habitat which serves as a substrate for the fixation of micro-algae during the winter. In spring when the sea-ice becomes thinner, starts melting and breaking, the increasing light penetration in the water column enhances the primary production and phytoplankton bloom on which higher trophic levels species come grazing, such as krill and small fish (Smetacek et al., 2004; Massom & Stammerjohn, 2010; Arrigo, 2014; Deppeler & Davidson, 2017). Many predators rely on krill and fish and thus on the accessibility to foraging grounds during their foraging activity in their breeding season. A balance is thus needed between the sea-ice extent in winter - enabling the development of microorganisms – and its retreat in spring enhancing the development of the food chain and facilitating the access to suitable feeding grounds for predators. Variation in the sea-ice conditions can consequently lead to changes in resources availability and in foraging and breeding success of higher trophic level species (Trathan et al., 2007; Massom & Stammerjohn, 2010; Flores et al., 2012; Barbraud et al., 2015; Reiss et al., 2017; Ropert-Coudert et al., 2018).

The Adélie penguin is one of these upper predator species whose life cycle is tightly linked to the state of sea-ice. The breeding success of that species mostly depends on the capacity of adults to access suitable foraging grounds during the breeding season, where they aim to feed for themselves to gain body mass and to collect food for their chicks (Ainley, 2002). However, they face several spatial and temporal constraints at the different stages of the breeding season that can lead to variation in their foraging behaviour and diet. During the incubation, the generally extended sea-ice cover is a physical barrier for finding food easily, penguins thus reach the sea-ice edge where the abundance of food is high (Smith & Barber, 2007; Karnovsky et *al*., 2007; Kato et al., 2009; Massom & Stammerjohn, 2010; Cottin et al., 2012; Michelot et al., 2020). In the following chick-rearing season, penguins are constrained by the necessity to feed regularly their chicks and thus to access rapidly suitable foraging grounds nearby their colony (Clarke et al., 2006; Widmann et al., 2015; Michelot et *al.*, 2020, *under review*; Watanabe et al., 2020). In addition, they must balance between their own energy requirements

and that of their chicks and thus need to increase their foraging effort under challenging environmental conditions (Clarke et al., 2006; Kato et al., 2003). The environmental variations forcing them to adopt strategies for their foraging activity can have consequences on their reproductive performance (Ainley, 2002; Barbraud et al., 2015; Ropert-Coudert et *al*., 2015, 2018; Watanabe et al., 2020).

Many studies investigated the foraging activity of Adélie penguins during the breeding seasons (Watanuki et al., 1997; Ainley et al., 1998, 2003; Clarke et al., 1998, 2002, 2006; Wienecke et al., 2000; Kato et al., 2003, 2009; Takahashi et al., 2003; Watanuki et al., 2003; Tierney et al., 2008; Ballard et al., 2010; Beaulieu et al., 2010; Oliver et al., 2013; Le Guen et al., 2018; Lescroël et al., 2019; Watanabe et al., 2020). However, few have investigated this over the stages of the breeding season and over several consecutive years, where Adélie penguins would thus face variable sea-ice conditions. Using a 9 years dataset on foraging activity of Adélie penguins collected in the colony of the Ile des Pétrels, in Terre Adélie and covering the major part of the breeding season, we investigate the factors that influence the Adélie penguins' habitat use and variation throughout their breeding season. This region is experiencing rapid changes in the sea-ice conditions (Parkinson & Cavalieri, 2012; Massom et al., 2013; Michel et al., 2019). The conservation of the associated species like the Adélie penguin require knowledge about its distribution and preferred foraging habitats within sea-ice scape, as well as knowledge about their behavioural plasticity facing challenging conditions. Our study aims to bring those information to allow us to understand how resilient that species is to changes in its environment. Our objective is to determine the effect of the environmental dynamics on different aspects of the foraging activity of the Adélie penguins (characteristic of foraging trips, hunting behaviour, dietary preferences) across the different stages of the breeding seasons, in years of various sea-ice conditions. We aim to relate the variation of the foraging behaviour, linked to variable sea-ice concentrations around the colony, with the annual breeding success of that species.

2. Material & Methods

2.1 - Study area and data collection

Our study focuses on data collected on the Adélie penguin colony of Iles des Pétrels near Dumont d'Urville French research station (140.01° E, 66.66°S) in Terre Adélie, East Antarctica. The colony is monitored annually, using between 59 and 120 nests to assess the

foraging and breeding activities of penguins by daily routine checks over the breeding season. A subset of penguins from that colony were equipped with GPS loggers at different periods in the breeding season from November to January to cover both females and males' first incubation trips (referred as F1 and M1, respectively) and chick-rearing trips, from 2010 to 2018. No devices were deployed during F1 in 2010 and 2011.

Breeders (*i.e.* adults with two eggs in incubation or rearing at least one chick during the chick-rearing period) were captured at their nest. Devices were attached to their back feathers with marine tape, mastic and secured with cable-ties (Wilson et al., 1997). Across the years and depending on the season, different types of GPS were used: CatTrack and CatLog (Catnip Technologies, USA), ca. 14 x 35 x 70mm, 30g, customized to be waterproof (see Widmann et al., 2015 for further details), and two models of AxyTrek (TechnoSmart, Italy), ca. 10 x 25 x 40mm and 8 x 35 x 70mm, 25-28g. GPS loggers were set to record a fix every 15, 30 or 60 minutes in incubation and every 1, 3, 5 or 10 minutes in chick-rearing (according to year, device type and battery capacity). Birds were released and departed for a trip at sea. Their nests were monitored from a distance every 1.5 hours during the chick-rearing period or every 3 hours in incubation. When the birds were back on their nest, the date and time was recorded, and the loggers were retrieved. Blood sample (1-2mL) were collected from most of the birds' foot vein into a syringe with heparin to avoid blood clotting. Blood was then centrifuged at 5000 rpm (1677 x g) for 7-10 minutes to separate plasma from red blood cells, and the samples were then stored at -20°C.

The breeding success was obtained from the annual monitoring of the colony on the Ile des Pétrels conducted by the program 109 of the French Polar Institute (IPEV). It consists in counting the number of active nests in November (*i.e.* with at least one egg) and the number of chicks still alive in February. The breeding success is then calculated as the number of remaining chicks in February divided by the number of active nests counted in November.

2.2 - GPS data cleaning and processing: estimation of the foraging trip efforts

GPS tracks were processed using R v.3.6.1 (R Core Team, 2019). Outliers (*i.e.* points with unrealistic location or date-time), duplicated points (two location recorded at the same date-time) and excess of points recorded at the colony were removed from the recorded tracks.

For trips that were not recorded entirely, a point at the colony was virtually added with the date and time recorded when the bird was back on its nest. The total duration of trips was calculated as well as the duration recorded by the GPS loggers. Tracks recorded that represented less than 60 % of the total duration were removed from the analysis (see Michelot et *al*., 2020; *under review*). The incomplete tracks that represented more than 60 % of the total trip duration were kept and a straight line between the last location recorded and the colony was added to account for the distance travelled and the areas visited during the inward journey of the penguins.

GPS tracks were resampled with a regular time step of 30 minutes in incubation and 5 minutes in chick-rearing with the *redisltraj* function (R package 'adehabitatLT', Calenge, 2015) to have comparable and regular steps between points and trips, and to avoid too many interpolations or large gaps. The total duration of trips (in days), the total distance (*i.e.* horizontal cumulative distance, in km) and the maximal distance (*i.e.* maximal distance between the colony and the most distal location recorded, in km) were calculated to represent the foraging effort of birds during their trips at sea. Also, tracks from birds of unknown sex were removed from the analysis. A total of 858 tracks from 591 birds were kept in the analysis (see Table 1 for details on the number of birds per stage and per year, along with the number of birds with several successive trips).

We defined the three stages of the breeding seasons (F1, M1 and chick-rearing) each year between the first trip date and last returning date of penguins within each stage (see Table S1 for initial and last date and duration within each stage covered by birds' tracks). In 2010 and 2011, no GPS were deployed on females in the incubation period.

Table 1 : number of birds equipped each year, each stage per sex, total number of birds and tracks used per year, total number of birds and tracks used per stage. Note that in incubation, only one trip was recorded by each bird equipped. In chick-rearing, several birds were equipped over a single trip ("Nb birds single trip") several birds were equipped over several successive trips ("Nb birds multi trip"). The total number of tracks used in the analysis ("Nb total track") is thus the sum of the single trips + the successive trips recorded by multi-trips' birds.

	F1	**M1**	**Females chick-rearing**				**Males chick-rearing**					
	Nb birds/tracks	Nb birds/tracks	Nb birds single trip	Nb birds multi trips	Nb total birds	Nb total tracks	Nb birds single trip	Nb birds multi trips	Nb total birds	Nb total tracks	**TOTAL BIRDS**	**TOTAL TRACKS**
2010-2011	0	7	5	3	8	18	7	14	21	55	**36**	**80**
2011-2012	0	15	0	1	1	2	15	6	21	30	**37**	**47**
2012-2013	11	10	17	0	17	17	21	0	21	21	**59**	**59**
2013-2014	12	13	12	0	12	12	29	0	29	29	**66**	**66**
2014-2015	13	19	15	2	17	19	37	10	47	56	**96**	**107**
2015-2016	15	15	11	30	41	114	12	44	56	158	**127**	**302**
2016-2017	10	8	4	2	6	6	7	3	10	12	**34**	**36**
2017-2018	7	10	1	14	15	23	11	19	30	42	**62**	**82**
2018-2019	5	12	21	4	25	27	28	4	32	35	**74**	**79**
TOTAL	**73**	**109**	**86**	**56**	**142**	**238**	**167**	**100**	**267**	**438**	**591**	**858**

2.3 - Sex determination

Molecular sexing was conducted at the Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC UMR7372). DNA was extracted from the red blood cells and a polymerase chain reaction (PCR) amplification was used (see Weimerskirch et *al*., 2005 for the full procedure).

2.4 - Diet and trophic niches

Analysis of the stable isotopes of nitrogen ($\delta^{15}N$) and carbon ($\delta^{13}C$) in the plasma – which has a quick turnover ranging from days to week (Hobson & Clark, 1992; Barquete et *al*., 2013) – were used to estimate the trophic niche of Adélie penguins during their trips (see Michelot et *al*., 2020 for the procedure). Analyses were performed at the Littoral ENvironnement et Sociétés laboratory (LIENSs, La Rochelle, France). We used a subset of the samples collected on the equipped birds and added samples collected on other Adélie penguins monitored in the colony but not equipped with loggers. A total of 353 samples was analysed (see Table S2 for further details on the number of samples per stage, per year, from equipped birds or non-equipped birds).

The isotopic niches were estimated each year, per stage (F1, M1 and chick-rearing for both males and females), using the R package 'SIBER' (Jackson et *al*., 2011). The Standard Ellipse Area corrected for small sample size (SEA_c) – the ellipse with the probability to contain 40 % of the data – was calculated, as well as the Bayesian Standard Ellipse areas (SEA_b) containing both 40 % and 95 % of the data were calculated with 2 x 10^5 replicates to quantify the uncertainty and allow robustness in the statistical analysis. We calculated within each stage two by two the area of overlap of the 40 % SEA_b and 95 % SEA_b using the maximum likelihood ellipses.

2.5 - Environmental variables

All environmental data were extracted between 61-68° S and 134-148° E and transformed into a raster map with the R package 'raster' (Hijmans et *al*., 2015), with a grid cell resolution of 3.125 km. The distance between each grid cell and the colony was calculated with the *pointDistance* function.

The bathymetry was projected on the grid cells by averaging the bathymetry from the GEBCO 2019 grid (spatial resolution of 15 arc-seconds ~0.5km, GEBCO, 2019). The

bathymetric gradient was calculated for each grid cell with the *terrain* function (R package 'raster'). We extracted the continental slope upper limit (-550m, end of the continental shelf) and lower limit (-3500m) with the *rasterToContour* function from the R package 'raster' and calculated the smallest distance between each grid cell and those limits with the *dist2Line* function from the R package 'geosphere'.

Daily sea-ice concentration (SIC) data were downloaded from November to January every year. We used Advanced Microwave Scanning Radiometer (AMSR-2) sea-ice concentration from the University of Bremen (https://seaice.uni-bremen.dr/data) with a resolution of 3.125 km for all months concerned between 2012 and 2019 and AMSR data with a 6.25 km from November 2010 to January 2011 as some 3.125 km resolution data were missing. From October 2011 to January 2012, AMSR data were not available, we thus used daily satellite imagery from SSM/I (ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/cersat/products/gridded/psi-concentration/data/antarctic/daily) with a 12.5 km grid cell resolution. We rasterized all the data on the 3.125 km resolution grid.

For each year, we characterized the sea-ice concentration (SIC) over each stage (see Fig. S1 for details on the entire process). First, we calculated within each grid cell the averaged SIC and its standard deviation between each initial and final date of each stage (described in Table S1), with the *calc* function from R package 'raster'. Then, within each year, we extracted several variables from the averaged SIC per stage. We extracted the 15 % SIC contour as the mean sea-ice edge (corresponding to the limit between the pack-ice and the open ocean) and the mean open-water areas (*i.e.* every hole surrounding by sea-ice) (Massom & Stammerjohn, 2010; Michelot et *al*., 2020).

Then we calculated within each grid cell the nearest distance to the mean sea-ice edge and open-water areas (Fig. S1). For the chick-rearing period, we defined the nearest distance to the closest water area, *i.e.* the closest distance between either the mean sea-ice edge or either the mean open-water areas. The distance was defined as positive when the cell was in the ice area south of the ice edge or out of the open-water areas, and negative when the cell was in the water area located after the ice edge (*i.e.* in the open ocean) or inside open-water area.

For each year, we characterized general information of the sea-ice conditions over each stage. We calculated the mean SIC over the study area (including the open sea after the ice edge in the calculation) and the mean SIC of the sea-ice covered area in incubation (*i.e.* averaged of the mean SIC using only the grid cells south of the sea-ice edge, Fig. S1). The former indicates

how much of the whole area is covered with sea ice, while the latter indicates the "compactness" of the sea ice. In addition, we extracted the distance between the colony and the closest point of the mean sea-ice edge and open-water area in incubation, and the distance between the colony and the mean closest water areas for the chick-rearing period. These variables can inform us on the sea-ice cover conditions: the SIC in the area allows us to compare the SIC in the same scale between years and stages, and a low SIC in the study area could either indicate an extensive but diffuse sea-ice cover, either a highly concentrated sea-ice cover in a restricted area but hidden by the extensive open ocean area after the ice edge. The SIC south of the ice edge indicates if the sea ice is highly concentrated before the open ocean or if there are more diffuse conditions enabling the access to water in the sea-ice cover.

2.6 - Statistical analysis and habitat selection models

The nitrogen and carbon isotopic ratios reflect respectively the trophic levels of the prey ingested and the location (offshore/inshore waters) in which penguins foraged (Cherel & Hobson, 2007). Adélie penguins $\delta^{13}C$ ratio generally encompasses a small range and do not specifically highlight great variation in foraging location (Michelot et al., 2020). In addition, we wanted to assess the variation of prey use according to the sea-ice conditions and thus focused on the nitrogen ratio variation. We calculated the mean ± SD of the nitrogen values for each stage and sex. We tested the difference of nitrogen isotopic ratio among stages and sexes. We also compared the difference in the nitrogen ratio between groups two by two (F1 vs M1; F1 vs females in chick-rearing, etc.) in interaction with the year using linear models and an ANOVA test to assess the significance of the relationship among variables. We also performed linear models and ANOVA tests to assess the effect of the general sea-ice conditions on the nitrogen ratio and thus on the prey consumed. The effect of the nitrogen ratio on the breeding success was also tested to highlight the impact of the variation of the diet on the reproductive outcome.

Then, we performed linear models to test the effect of the year on the foraging trip parameters (log-transformed to approximate the normality of the residuals) and ANOVA test to assess the significance of the effect of the sex/stage and the year. We tested with linear models the effect of the general sea-ice conditions in the study area within each stage for each sex on the foraging trip parameters (log-transformed).

To build habitat selection models, we first calculated the averaged residence time of birds per grid cells within each stage per year. That metric is used as a proxy of the searching and diving activity of penguins (Péron et *al.*, 2012; Warwick-Evans et *al.*, 2015; Michelot et *al.*, 2020). We first removed locations in a radius of 1 km around the colony, as birds can spend some time around the colony despite leaving their nest, before going at sea. We then calculated for each bird the residence time in each grid cell during their trip. We calculated within each stage, per year, the total duration spent by penguins (sum of all the birds' residence time) within each grid cell and divided by the number of penguins that crossed the cell. Each grid cell was thus associated with an averaged residence time value and was related to the environmental variables extracted in the given cell (Fig. S2).

The collinearity between variables was evaluated using the *vif* function from the R package 'usdm' (Naimi, 2015). The variables with the highest variance inflation factor (VIF) were removed one by one until reaching a VIF value < 2. Generalized Additive Mixed Models (GAMM) were performed for each stage independently (F1, M1 and chick-rearing periods) with the *gamm* function of the R package 'mgcv'. The residence time was log-transformed to approximate normality of the residuals and environmental covariates were standardized with the *scale* function (R package 'base') to be comparable as they are initially in very different units. A spatial autocorrelation term was added with the corGaus structure, accounting for the coordinates of the grid cell in interaction with the year to account for a spatial structure in the residence time according to environmental variables.

The order of importance of each covariate was tested using the *gam.vcomp* function (R package 'mgcv'), and the effect of each variable was predicted after back-transforming the residence time and the covariates in their initial scale. Finally, prediction maps were created for each year and stage to represent the potential suitable habitat for Adélie penguins according to annual environmental conditions and to assess interannual differences.

3. RESULTS

3.1 - Breeding success and sea-ice conditions in the study area

The mean SIC in the study area, south of the sea-ice edge and the distance between the colony and the mean sea-ice edge (in incubation) or to the closest water area (in chick-rearing) varied between years within each stage (Fig. 1; Fig. S3 *a*,*b*,*c*). The averaged SIC in the study area decreased between the F1 and M1 stages in all years, by 3.81 % (2016-17) to 18.06 % (2013-14), and between the M1 and chick-rearing period by 1.13 % (2012-13) to 8.99 % (2011-12). In parallel, the distance between the colony and the mean sea-ice edge between F1 and M1 decreased in all years, the difference between the two stages ranging from 13.86 km (2018-19) to 200.64 km (2014-15). However, the averaged SIC south of the mean sea-ice edge between F1 and M1 did not follow the same trend between years: it decreased in 2010-11, 2011-12, 2015-16, 2017-18 and 2018-19 (by 0.62 % in 2011-12 to 17.00 % in 2018-19), but increased in 2012-13, 2013-14, 2014-15 and 2016-17 between 1.08 % (2016-17) and 16.02 % (2014-16).

The breeding success varied between years over our study period. It was null in 2013-14 and 2016-17 (Fig. 1). Those years were characterized by extreme sea-ice conditions. In 2013-14, all the variables related to the sea-ice conditions were among the most elevated in F1 and M1, and the distance to the closest water area in chick-rearing was also the highest (129.74 km). On a different note, while the SIC south of the ice edge during the F1 period in 2016-17 was the highest (64.80 %) compared to all other years, the SIC in the study area (24.36 %) and the distance to the sea-ice edge (210.54 km) were the lowest. In this season, those variables during M1 had intermediate values compared to other years, but the SIC in the study area (17.88 %) and the distance to the closest water areas (57.86 km) in chick-rearing were among the highest.

The two seasons of high breeding success (2015-16 and 2018-19), despite showing different SIC south of the sea-ice edge (46.49 % vs 63.49 %, respectively), were characterized by low SIC in the study area and distance to the ice edge in F1. During M1, the SIC in the study area and south of the sea-ice edge remained low, although the distance to the ice edge had intermediate values for both years 2015-16 (respectively 139.01 km and 214.73 km) compared to other years. In chick-rearing, both years presented the smallest SIC values in the study area

(8.88 % and 9.35 %, respectively), and the lowest distance to the closest water area for 2015-16 (7.20 km) but only the third lowest for 2018-19 (33.74 km).

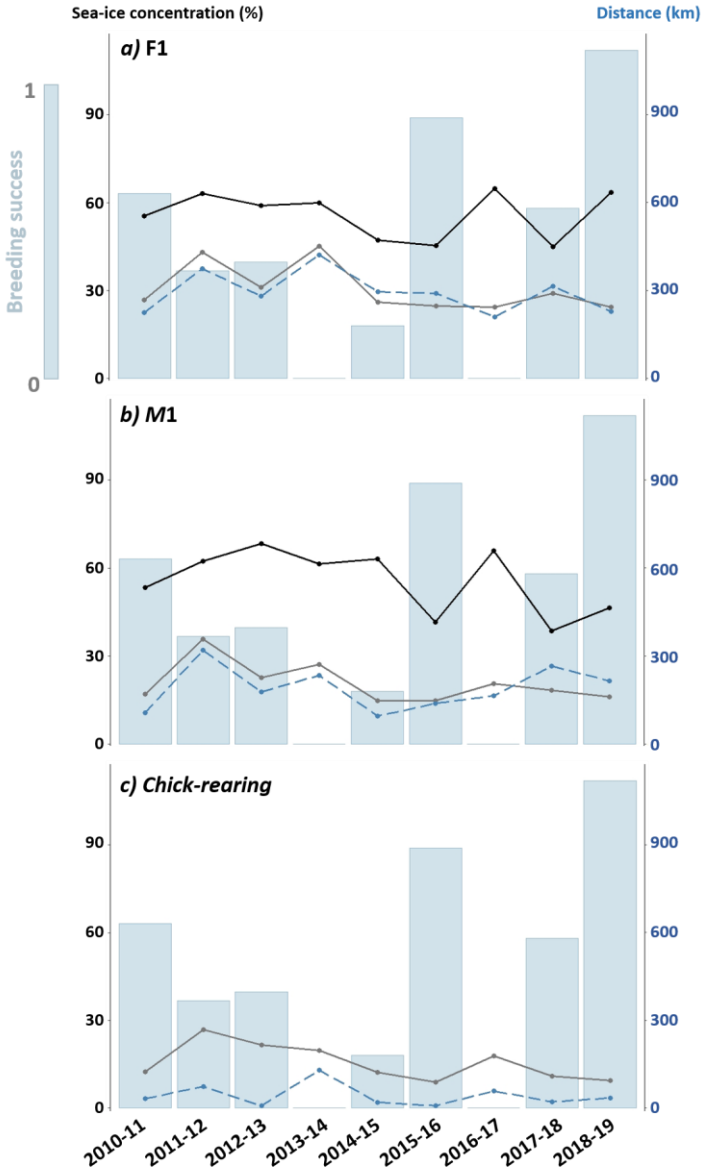


Figure 1 : Annual breeding success (lightblue bars, in number of chicks that survived per breeding pair, 0 = no chicks, 1 = 1 chick/pair) and representation of the averaged sea-ice conditions over each stage per year: the grey line represent the mean SIC in the whole study area (%); the black line in F1 and M1 represent the mean SIC before the sea-ice edge (%) and the blue dashed line represent the mean distance to the sea-ice edge (in F1 and M1) and the mean distance to the nearest water area in chick-rearing (km).

In chick-rearing, the SIC before the sea-ice edge and the distance to it is not represented as we used the mean distance to the water as the sea-ice edge is generally scarce and the most important variable for chick-rearing adults is the access to water around the colony.

All other years presented intermediate situations, sometimes resembling years of high or low breeding success but with higher or lower SIC values at different stages. For examples, the values of SIC in the study area and the distance to the ice edge decreased from F1 to M1 in 2010-11 but the SIC south of the edge remained stable like in 2015-16, and values of SIC in the study area and the distance to the closest water areas in chick-rearing were intermediate compared to other years. The trends in 2011-12 were very similar to 2013-14, but the distance to the closest water during the chick-rearing period was lower (73.29 km). In 2012-13, the sea-ice conditions were comparable to those found in 2016-17 in incubation, except in chick-rearing where the distance to the closest water decreased a lot. In 2014-15, the breeding success was low as well as the values of all variables compared to other years in F1 and M1. However, the SIC south of the ice edge in M1 increased drastically compared to the F1 period and reached similar value as in 2016-17. The conditions in 2017-18 were comparable to those in 2015-16, except for the distance to the ice edge in M1 and the distance to the closest water area in chick-rearing.

3.2 - Evolution of the diet according to years and sea-ice conditions

The mean $\delta^{15}N$ values did not differ between F1 and M1 (9.57 ± 0.50 ‰ and 9.49 ± 0.63 ‰ respectively; Table S3). The $\delta^{15}N$ values from females in chick-rearing (9.65 ± 0.74 ‰) did not differ from F1 and M1 values, unlike those of males in chick-rearing which were significantly higher than all the other sexes (10.03 ± 0.88 ‰). The comparison of the nitrogen ratio between groups (sex/stage) two by two in interaction with the year revealed an important and significant effect of the year for all comparisons. It also revealed a significant effect of the sex on the nitrogen isotopic ratio only when the males in chick-rearing were one of the comparison groups (Table S4).

None of the sea-ice parameters calculated influenced the trophic level ($\delta^{15}N$) on which F1 and M1 birds foraged, except the distance to the mean sea-ice edge with which the $\delta^{15}N$ values in M1 increased significantly (Table 2). In chick-rearing, both the SIC in the study area and the distance between colony and the closest water area had a significant positive effect on the $\delta^{13}N$ of females and males (Table 2).

Table 2: Results of the linear models testing the effect of the mean sea-ice conditions (distance to the mean sea-ice edge, SIC before the sea-ice edge and SIC in the study area) over each stage and per sex on the nitrogen ratio of Adélie penguins.

Stage	Variable	Sex		Estimate	Std. Err.	t value	p value
Incubation	Distance to mean ice edge	F1	Intercept	9.121	0.286	31.845	
			Effect	0.001	0.001	1.594	0.115
		M1	Intercept	8.708	0.182	47.946	
			Effect	0.004	0.001	4.551	< **0.001**
	Mean SIC before the ice edge	F1	Intercept	9.853	0.385	25.570	
			Effect	-0.005	0.007	-0.749	0.456
		M1	Intercept	9.948	0.313	31.823	
			Effect	-0.009	0.006	-1.493	0.139
	Mean SIC in the area	F1	Intercept	9.145	0.264	34.593	
			Effect	0.015	0.009	1.641	0.105
		M1	Intercept	9.283	0.228	40.640	
			Effect	0.010	0.011	0.947	0.346
Chick-rearing	Mean distance to closest water	All	Intercept	9.605	0.088	109.207	
			Effect	0.007	0.002	4.754	< **0.001**
		F	Intercept	9.300	0.124	75.240	
			Effect	0.009	0.000	3.996	< **0.001**
		M	Intercept	9.756	0.113	86.352	
			Effect	0.006	0.002	3.211	**0.002**
	Mean SIC in the area	All	Intercept	9.103	0.167	54.484	
			Effect	0.052	0.010	5.173	< **0.001**
		F	Intercept	8.831	0.279	31.612	
			Effect	0.059	0.019	3.093	**0.003**
		M	Intercept	9.287	0.289	44.459	
			Effect	0.046	0.012	3.785	< **0.001**

Breeding success decreased significantly with the increase of the trophic levels at which chick-rearing birds foraged (chick-rearing: $R^2 = 0.167$, $F(1,182) = 37.79$, $p < 0.001$), but the trophic levels at which incubation birds foraged did not have a significant effect (Fig. 2; Table S5).

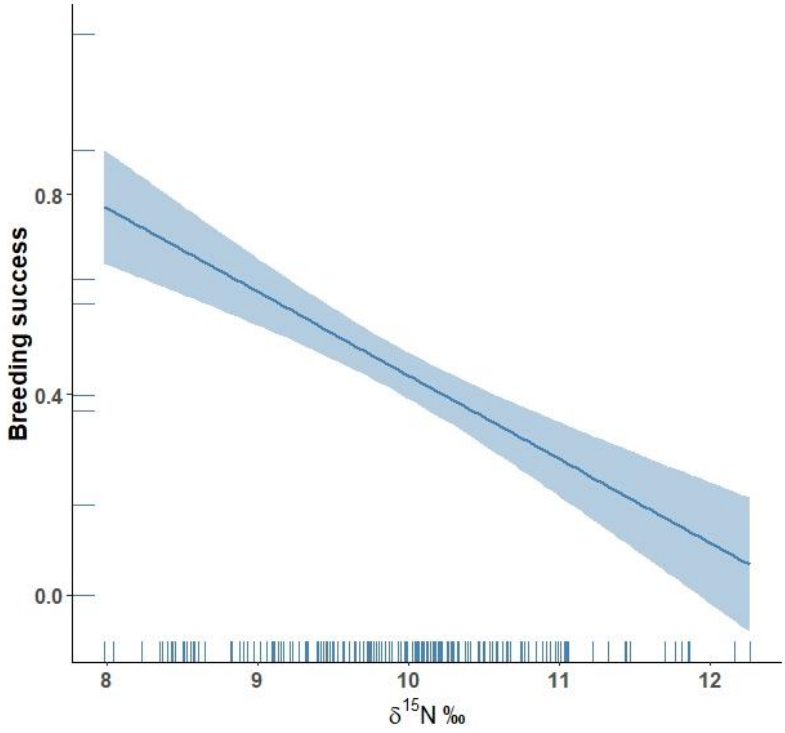


Figure 2: Mean relationship (mean ± CI) between the chick-rearing adults' nitrogen ratio ($\delta^{15}N$, in ‰) with the annual breeding success.

The isotopic niches analysis revealed that all the 95 % SEA_b of F1 from all years overlapped. However, using the 40 % SEA_b, some ellipses did not with those from other years (Fig. 3; Table S6). The same trend was found for M1 isotopic niches, though the 95 % SEA_b in 2018-19 did not overlapped with 3 other years and there were more years with non-overlapping niches than females for the 40 % SEA (Table S7). The smallest SEA_c in F1 and M1 was that of 2015-16, and the largest that of 2014-15 (Fig. S4). The isotopic niches of females encompassed a smaller range than that of males.

In chick-rearing, almost all the 95 % SEA_b from all years overlapped for males as well as for females with some non-overlapping SEA_b in 2015-16 (Tables S8 & S9). There were more non-overlapping 40 % SEA_c for both sexes, especially for 2015-16 which was completely isolated from other ellipses for both females and males (Fig. 3). For both sexes, the smallest SEA_c was that of 2015-16. The largest was that of 2014-15 for females and that of 2011-12 for males (Fig S4).

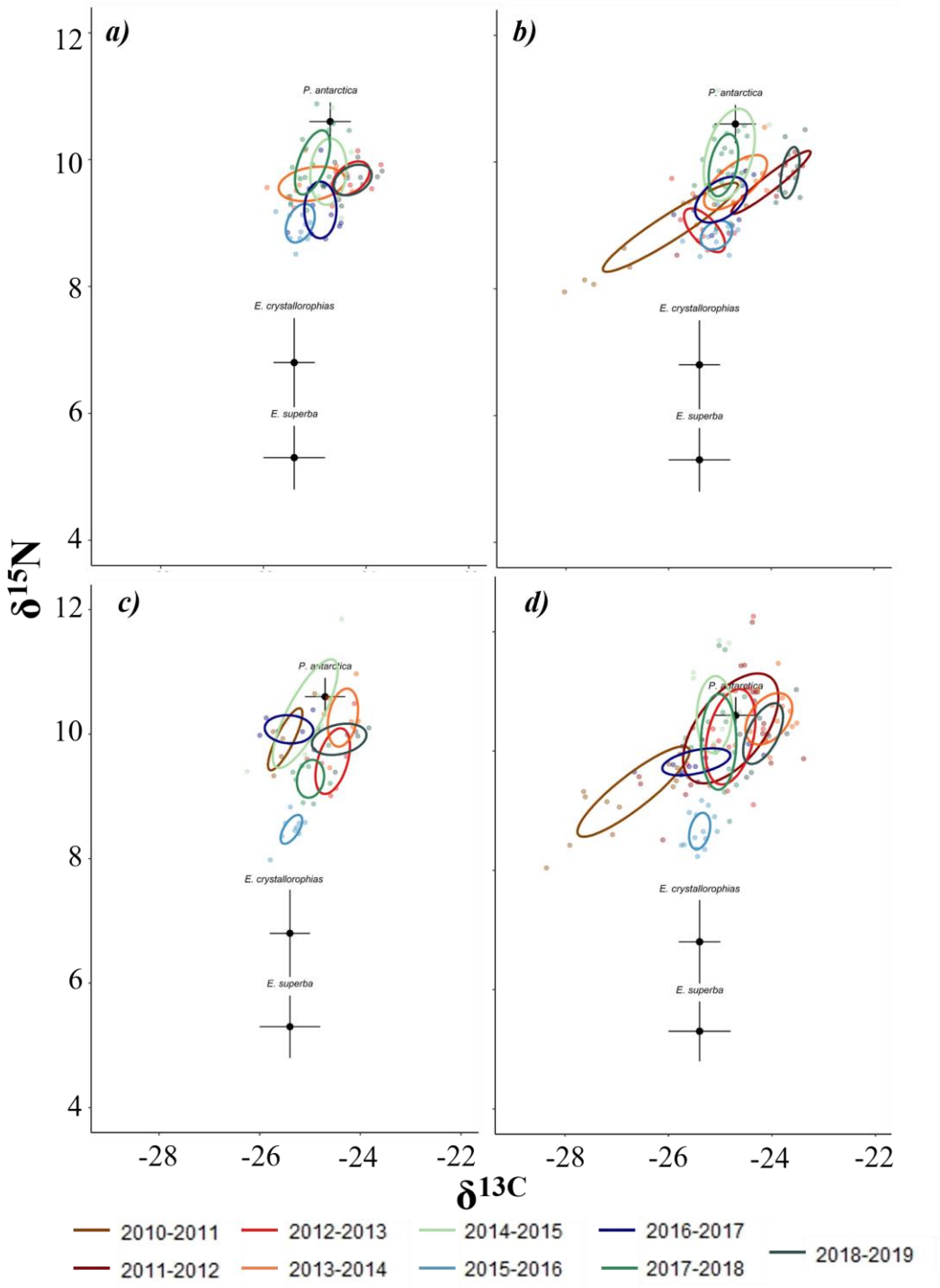


Figure 3: Inter-annual isotopic niches (annual color code) for ***a)*** F1, ***b)*** M1, ***c)*** females in chick-rearing and ***d)*** males in chick-rearing, estimated from the 40 % SEA_b. The isotopic signature of the three main prey of the Adélie penguins in Terre Adélie are represented (mean ± SD): the Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarctica*), the ice krill (*Euphausia crystallorophias*) and the Antarctic krill (*Euphausia superba*) (Cherel, 2008).

3.3 - Inter-annual variations in foraging trip parameters and influence of sea-ice conditions

Year influenced significantly all the foraging trip parameters in all the stages (Table 3; Fig. S5). The SIC in the study area had a positive and significant effect on all F1's and chick-rearing trip parameters, but only on M1's maximal distance (Fig. 4a). The SIC south of the sea-ice edge impacted positively and significantly all F1's and M1's trip parameters, except for F1's maximal distance on which it had a significant but negative effect (Fig. 4b). The mean distance to the sea-ice edge only impacted significantly the F1's total distance and maximal distance (Fig. 4c). All chick-rearing trip parameters increased significantly with the mean distance to the closest water area (Fig. 4d).

Table 3: Results of the anova analysis of the effect of the year on the Adélie penguins' trip parameters (log-transformed) for each stage and sex.

Stage	Variable (log)	Sex	F	p value
Incubation	Duration	F1	[F(6,66) = 5.129]	< 0.001
		M1	[F(8,100) = 7.9808]	< 0.001
	Total distance	F1	[F(6,66) = 2.791]	0.0176
		M1	[F(8,100) = 12.631]	< 0.001
	Maximal distance	F1	[F(6,66) = 5.3105]	< 0.001
		M1	[F(8,100) = 11.174]	< 0.001
Chick-rearing	Duration	F	[F(8,229) = 101.35]	< 0.001
		M	[F(8,429) = 101.96]	< 0.001
	Total distance	F	[F(8,229) = 48.417]	< 0.001
		M	[F(8,429) = 69.195	< 0.001
	Maximal distance	F	[F(8,229) = 46.768]	< 0.001
		M	[F(8,429) = 60.1]	< 0.001

Several environmental variables for the habitat selection modelling were strongly collinear (see Tables S10, S11 and S12). For F1, distance to the mean sea-ice edge, mean SIC, SIC variation (*i.e.* standard deviation), distance to the mean open-water areas and bathymetric gradient were kept in the model. For M1, the same variables were kept in the model except for the open-water areas. For chick-rearing models, we replaced distance to the mean sea-ice edge and the mean open-water areas by mean distance to the closest water areas, and after testing for collinearity, the bathymetry, bathymetric gradient, SIC variation, distance to the colony and distance to the nearest water areas were kept in the model.

The F1, M1 and chick-rearing models all highlighted significant effects of all the variables kept in the models and explained respectively 12.5 %, 7.84 % and 5.89 % of the variation in the residence time.

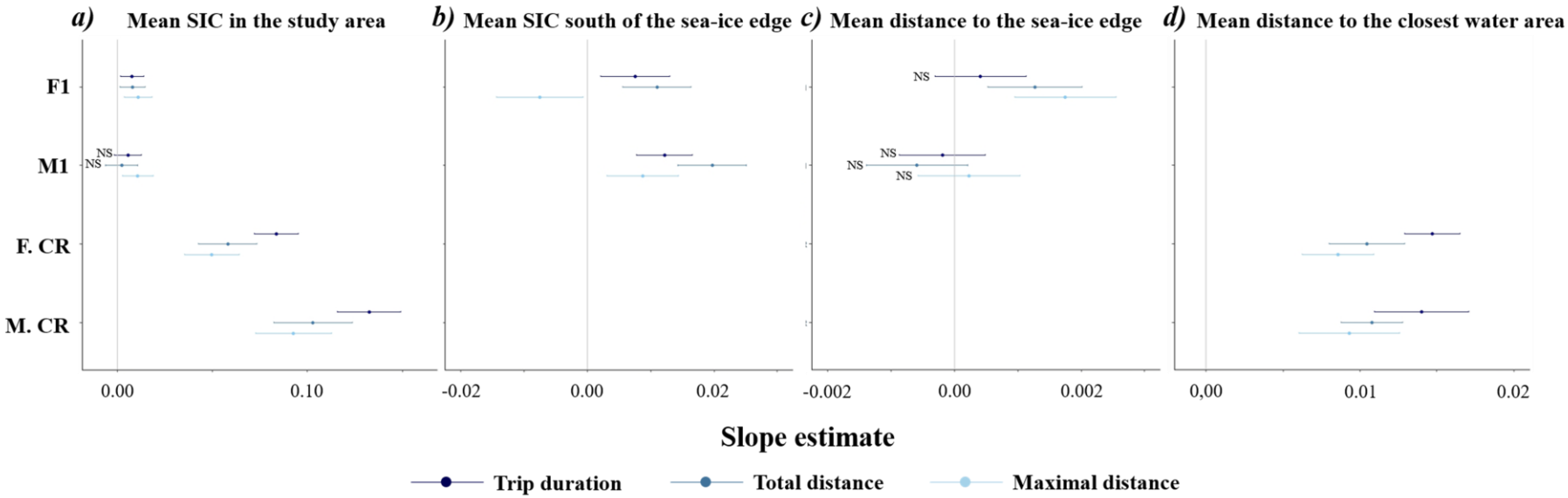


Figure 4: Results of the linear models testing the effect of the different environmental variables (***a)*** mean sea-ice concentrations in the study area, ***b)*** mean sea-ice concentration south of the sea-ice edge, ***c)*** distance to the mean sea-ice edge during the incubation period and ***d)*** mean distance to the closest water area in chick-rearing stage) on the Adélie penguins' trip parameters (duration, distance and maximal distance). F1 and M1 stand for females and males' first incubation trip respectively, and F.CR and M.CR for males and females' chick-rearing. The results represent the mean positive or negative effect (± CI) of the variable on the trip parameters. Non-significant effects are indicated with "NS".

In F1, models selected distance to the sea-ice edge as the most important factor, followed by mean SIC, variation in SIC, distance to the open-water areas and finally the bathymetry gradient (Fig. 5). The residence time of females increased as 1) they get nearer to the sea-ice edge (Fig. 5a), reaching a peak just before it; 2) for SIC above 50 % (Fig. 5b); 3) for SIC variation above 35 % (Fig. 5c), 4) the farther they get from open water areas (Fig 5d); and 5) in bathymetric gradient between 0 and 5 (Fig. 5e). Their residence time was the lowest when they were in the open-water areas. Their residence time shows high variation when the bathymetric gradient is above 10 %. Predictions of residence time varied greatly among years but were restricted to a band around the sea-ice edge, as well as in areas of diffuse mean SIC (Fig. 5f; Fig. S3*a*). Mean open-water areas, areas with permanent fast-ice near the continent or the distant open ocean were less used.

Males' residence time was mostly impacted by the mean SIC, followed by the distance to the mean sea-ice edge, the SIC standard deviation and the bathymetric gradient (Fig. 6). Their residence time 1) increased in SIC between 25 and 75 % (Fig. 6*a*); 2) increased as the get closer to the sea-ice edge and reached a peak in open ocean beyond it (Fig. 6b); 3) decreased the more the SIC varied (Fig. 6c); and 4) increased between 0 and 10 % where it reached a peak before (Fig. 6d). Predicted residence time is variable between years and, like for females, high around the sea-ice edge limit although the area with high predicted values are larger than during F1 (Fig. 6e). Open-water areas and open ocean after the sea-ice edge are predicted as areas with low residence time, but with higher values than during F1.

In chick-rearing, the bathymetry had the most important effect, followed by the SIC variation, the distance to the closest water area, then the distance to the colony and finally the bathymetric gradient (Fig. 7). The residence time of chick-rearing adults 1) increased until reaching a peak around 1800 m deep (Fig. 7a); 2) decreased the more the SIC varied (Fig. 7b); 3) increased between the limit of the closest water area and 40 km away (Fig. 7c); 4) increased with the distance to the colony (Fig. 7d); and 5) decreased with the bathymetric gradient (Fig. 7e). The prediction maps of their residence time (Fig. 7f) indicate that the maximal values of predicted residence time (~1.2h) are smaller than during the incubation period (~3h). The prediction maps highlight large areas around the colony and farther on the continental shelf to present high predicted residence time values.

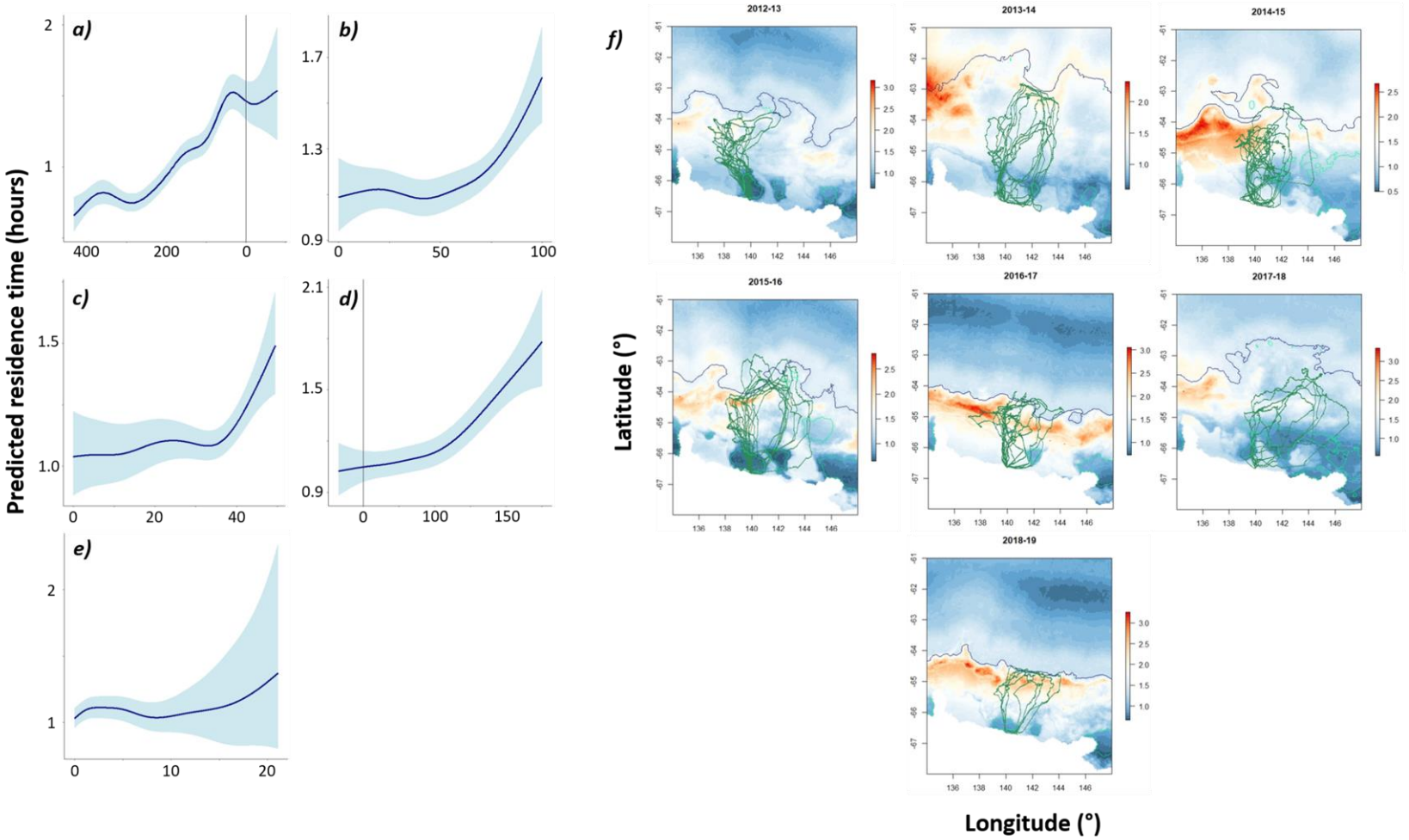


Figure 5: Habitat selection models (GAMM) results during the females' first incubation tri,ps, representing the predicted residence time (in hours) according to ***a)*** the distance to the mean sea-ice edge (in km), ***b)*** the mean SIC (in %), ***c)*** the SIC standard deviation (in %), ***d)*** the distance to the mean open water (in km), ***e)*** the bathymetric gradient (in %); and ***f)*** maps of the predicted residence time (in hours, indicated with the colorbar gradient) on our study area each year, with the annual tracks (green), the mean sea-ice edge (blue line) and mean open-water areas (light green).

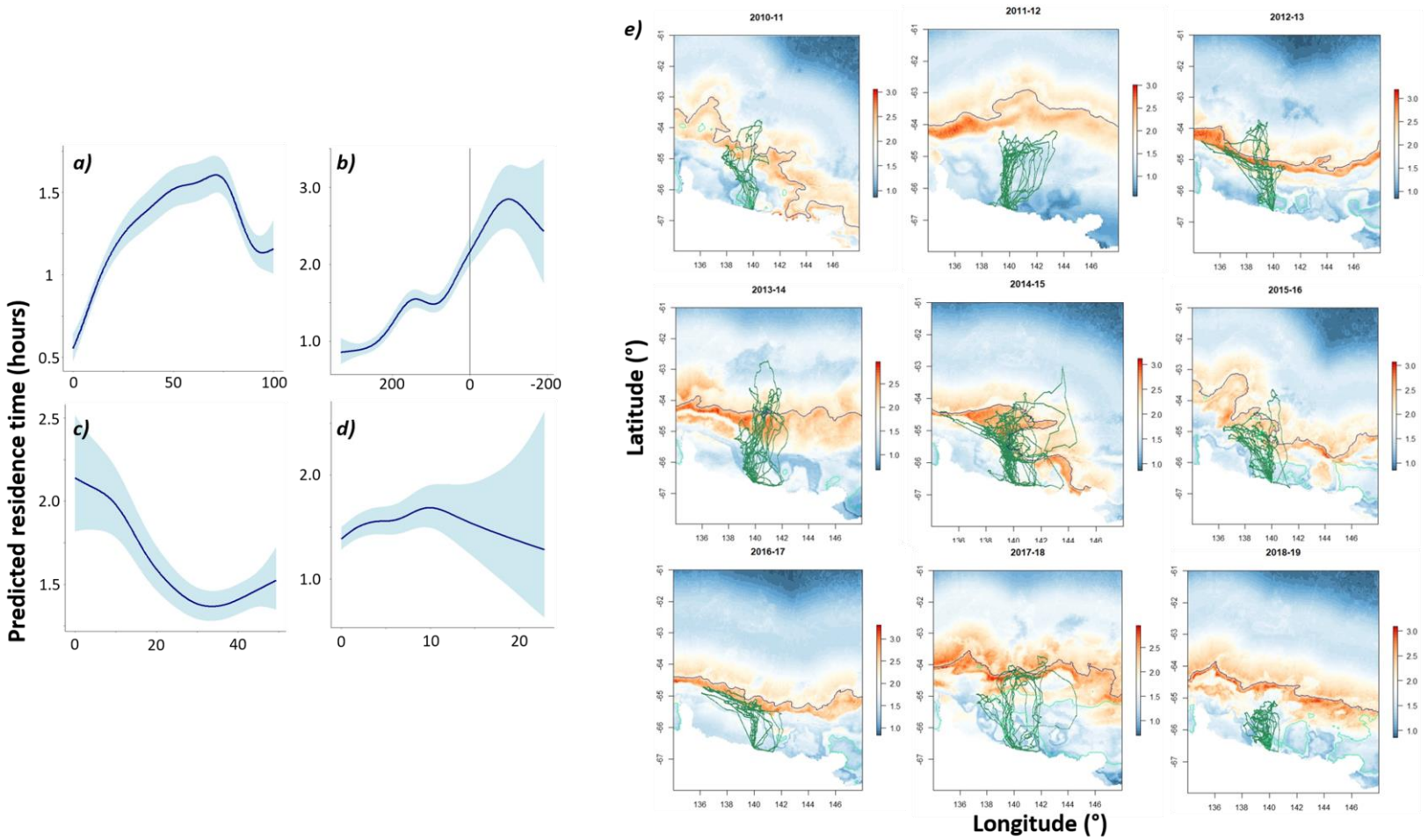


Figure 6: Habitat selection models (GAMM) results during the males' first incubation trips representing the predicted residence time (in hours) according to ***a)*** the mean SIC (%), ***b)*** the distance to the mean sea-ice edge (in km), ***c)*** the SIC standard deviation (in %), ***d)*** the bathymetric gradient (in %); and ***e)*** maps of the predicted residence time (in hours, indicated with the colorbar gradient) on our study area each year, with the annual tracks (green), the mean sea-ice edge (blue line) and mean open-water areas (light green).

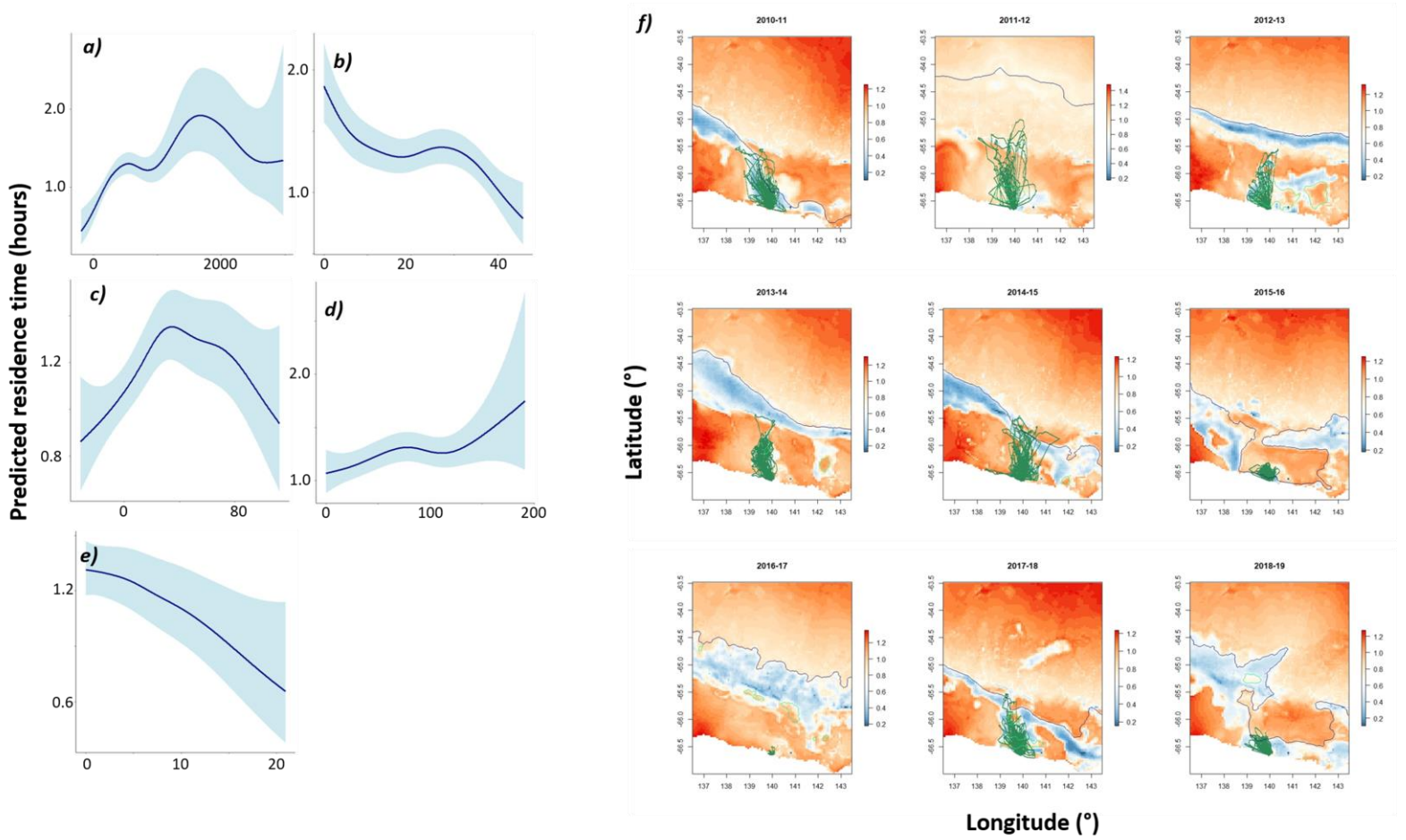


Figure 7: Habitat selection models (GAMM) results during the adults' chick-rearing trips, representing the predicted residence time (in hours) according to ***a)*** the bathymetry (in m), ***b)*** the SIC standard deviation (%), ***c)*** the distance to the mean closest water (in km), ***d)*** the distance to the colony (in km); and ***e)*** the bathymetric gradient (in %); and ***f)*** maps of the predicted residence time (in hours, indicated with the colorbar gradient) on our study area (cropped to zoom on the smaller area prospected by birds during that period) each year, with the annual tracks (green), the mean sea-ice edge (blue line) and mean open-water areas (light green).

4. Discussion

The foraging activity is crucial for the survival of penguins and for their chicks during the breeding season (Ainley, 2002; Ropert-Coudert et al., 2018; Watanabe et al., 2020). Adélie penguins are confronted to highly dynamic sea-ice conditions throughout their breeding seasons but also from one year to another. Our results highlight the highly sensitive response of Adélie penguins to variable environmental conditions. The sea-ice concentration and extent impact both indirectly and directly the penguins' foraging behaviour by affecting the distribution of resources under the sea-ice and constraining their movements at sea. Their foraging effort increases with more extended and concentrated sea-ice cover. The foraging habitat selection is highly variable between years due to sea-ice dynamics, but penguins target preferentially the sea-ice edge in incubation and areas of diffuse SIC close to open water around the colony during the chick-rearing. The diet of the Adélie penguins, as well as their breeding success, are impacted by sea-ice conditions across the season, with a combination of lower trophic levels species consumed and higher breeding success being found under low SIC and receding sea-ice cover as the season progresses.

4.1 - Effect of the sea-ice variation on the foraging trip parameters and habitat selected

The inter-annual variations of the sea-ice dynamics within each stage led to changes in the foraging behaviour of Adélie penguins (Table 3, Fig. 4, Fig. S5). Females and males' incubation trip parameters were affected by the sea-ice conditions (concentration and extent), although to a lesser extent than during chick-rearing. During the incubation period, males and females must replenish their body reserves and their trips cover generally long periods, but chick-rearing adults have to balance between their own requirements and those of their chicks. Consequently, they are more time-constrained than during the incubation stage (Ainley et *al*., 1998; Watanuki et *al*., 2002). They need to perform short trip to feed their chicks regularly and thus need to access suitable foraging grounds rapidly around their colony (Widmann et al., 2015).

An extensive sea-ice cover induces an increase in the foraging effort of Adélie penguins confronted to that physical barrier, preventing them to access easily to suitable foraging grounds, *i.e.* open water (Ropert-Coudert et *al*., 2018; Watanabe et al., 2020). This reduced

access to foraging habitats may further increase intra- and interspecific competition for resources and lead to prey depletion around the colony (Ashmole, 1963). Penguins consequently need to increase their foraging effort and intensify the exploration of their environment to find suitable habitats, which has been demonstrated in other colonies around Antarctica (Kato et *al*., 2003; Watanuki et *al*., 1993; Clarke et al., 2006; Lescroël et al., 2014). In other words, Adélie penguins' foraging activity is highly constrained by both spatial and temporal variations in environmental conditions throughout their breeding season, especially by the sea-icescape.

Central-place foragers seek predictable and profitable areas at large spatial scale in term of food abundance during the breeding season (Weimerskirch, 2007). Similarly, in Antarctica, features in the sea-icescape are ecologically important for the breeding and foraging activities of central-place foragers. Most of the penguin's colonies around Antarctica are located near ice-free areas, like polynyas, to forage close to their colonies (Massom et al., 1998; Ainley, 2002; Arrigo & van Dijken, 2003; Clarke et al., 2006; Kato et al., 2009; Widmann et al., 2015). In addition, marginal ice zone constituted by diffuse sea-ice conditions, as well as the sea-ice edge located near the continental slope, are also highly productive and sought areas. The upwelling along the continental slope induces a high primary production leading to the development of the food chain at the sea-ice border (Arrigo & van Dijken, 2003; Smith & Barber, 2007; Massom & Stammerjohn, 2010). Despite the low explicative power of our habitat models, results concord with previous findings on the foraging habitat used by Adélie penguins. In incubation, females and males' foraging time is associated with the sea-ice edge and open ocean beyond it where food abundance is expected, but not with other open-water areas in the sea-ice cover (see Michelot et *al*., 2020). However, the sea ice habitats of females and males differ. During F1, the stable and extensive sea-ice cover does not offer easy access to open water, as opposed to the sea-ice edge near the continental slope. The high residence time of females in high SIC zones probably reflect resting time or long transits on the sea-ice during their extended trip. It may also reflect an increase in search effort in those areas with restricted water access, as their increased diving behaviour under heavy sea-ice conditions suggest (Watanuki et al., 1997; Le Guen et al., 2018; Watanabe et al., 2020). On the contrary, the females' lower residence time in small or intermediate SIC values highlight the easier access to suitable foraging ground and a decrease in their prospecting effort (Watanuki et al., 1993, 1997; Widmann et al., 2015; Le Guen et al., 2018; Watanabe et al., 2020). During M1, SIC is more dynamic. Males exhibit more flexibility in their at-sea exploration due to higher possibilities of

finding food in larger areas with intermediate SIC (Widmann et al., 2015; Michelot et al., 2020). F1 and M1 residence times also show opposite trends according to variation in SIC. During F1, the sea-ice cover is concentrated and stable. Areas with more variable SIC are those located near the sea-ice edge where resources abundance is more predictable. During M1, as sea-ice cover recedes rapidly, the resources move along it (Nicol et al., 2008), which could explain why males forage more intensively in areas where the SIC and resources are less variable.

According to the chick-rearing models birds are predicted to increase residence time in deeper waters, far from the colony, even in years with extensive sea-ice cover. This is in contradiction with the known at-sea distribution of birds in this breeding stage: chick-rearing adults must feed their chicks as frequently as possible to ensure a rapid growth (Ainley, 2002) and as such they tend to forage in the vicinity of the colony. Yet, there is no method to precisely define and include a time- and space-constraining variable in habitat models. As a result, our models were probably influenced by data from years where birds had to travel far (like in 2011-12) to reach distant open waters (Fig. 7, Michelot et *al*., *under review*), a situation that happens under heavy SIC (Watanabe et al., 2020). Another limitation is that our models use averaged values of sea-ice conditions over a large time period, which does not reflect the highly dynamic environmental conditions encountered during the chick-rearing phase, or the increased energetic demand by chicks as the season progress (Ainley & Schaltter, 1972; Ainley, 2002). Averaging the sea-ice conditions over such a long period may hide the finer-scale variability of the sea-ice conditions and thus the fine-scale variation in the foraging behaviour of birds. However, the models show that birds increase their foraging time up to 40 km from the open water areas, which may correspond to marginal ice zones. Penguins indeed prefer to forage in diffuse sea ice areas where food is more abundant (Massom et al., 1998; Arrigo & van Dijken, 2003; Karnovsky et al., 2007; Smith & Barber, 2007; Massom & Stammerjohn, 2010).

4.2 - Implication of the sea-ice variations on the diet and the breeding success

The narrow range of isotopic niches across years during F1 indicates that females in incubation feed at a constant and well-defined trophic level, probably because sea-ice conditions are relatively stable during F1. At the beginning of the austral summer, sea-ice cover is extensive and concentrated forcing females to feed at the sea-ice edge (Cottin et *al*., 2012; Widmann et *al*., 2015; Michelot et *al.*, 2020), where they mainly find Antarctic krill *Euphausia*

superba (Knox, 1994; Wienecke et al., 2000; Ainley, 2002; Cherel, 2008). Similarly, M1's $\delta^{15}N$ is also poorly influenced by sea-ice conditions, although the farther the sea-ice edge during that phase the greater the trophic level (Table 2). In M1 the sea-ice edge is generally found closer to the colony than during F1 with diffuse sea ice found south of the sea-ice edge (see Fig. 1 and Fig. S3 in 2017-18). An extensive sea-ice cover may thus lead males to increase their foraging effort in the diffuse SIC south of the sea-ice edge on the continental shelf, whereas they will forage intensively at the sea-ice edge when not too far, and potentially beyond. Males that forage in more coastal waters feed on ice krill (*E. crystallorophias*) and Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarctica*) in higher proportions, displaying consequently higher trophic levels than those feeding on Antarctic krill found farther offshore (Ainley et al., 1998; Cherel, 2008), which explain also the more variable and wider isotopic niches occupied in M1 compared to F1 (Fig. 3). Finally, chick-rearing male and female Adélie penguins' nitrogen ratios increased significantly with the increase in SIC in the study area and the distance to the closest water, indicating that penguins forage on higher trophic level prey species under more challenging sea-ice conditions and/or lower access to suitable foraging grounds.

These results of the isotopic nitrogen ratio and trophic niches are consistent with the ecology of the Adélie penguins and the diet observed previously in Terre Adélie and in other colonies, with some regional differences in the proportion of main prey (Watanuki et al., 1994; Ainley et al., 1998; Kent et al., 1998; Wienecke et al., 2000; Cherel, 2008; Tierney et *al*., 2009; Jaeger & Cherel, 2011; Cottin et *al*., 2012). However, our results highlight inter-annual variation in the evolution of the trophic niches of the Adélie penguins in the Ile des Pétrels throughout the season. Although a "core niche" is shared by penguins between years within each stage, the isolation of some isotopic niches reflects a variability in the diet of penguins from one year to another, especially during the M1 and chick-rearing stages, with potential differences in prey consumed and variation in the availability of their main prey (Nicol, 2006; Flore et *al*., 2012; Reiss et *al*., 2017).

Interestingly, the more chick-rearing adults' forage on higher trophic level species, the lower the breeding success. Sea-ice concentration and extension impact drastically the foraging activity of Adélie penguins with clear effect on the breeding success of the species. While this contradicts results observed in the colony of Point Martin, South Orkney Islands (Antarctic Peninsula), where variations in the sea-ice conditions and krill availability did not affect the breeding success (Rombola et *al*., 2003), it agrees with findings in other colonies in Antarctica. Adélie penguins from different colonies in the Ross Sea fed on a higher proportion of fish in

years where the sea-ice cover retreated later in the season, compared to years where the penguins had access earlier to ice-free areas (Ainley et *al*., 2003). Despite consuming a mixture of fish and krill during the chick-rearing season, years with a high reproductive performance were linked to a higher mass of meals delivered to chicks and a higher proportion of krill in the colony of Adélie penguins in Bechervaise Island (East Antarctica, Tierney et *al*. 2009). In other words, years marked by elevated breeding success correspond to a greater abundance of krill. In 2015-16, the isotopic niches and $\delta^{15}N$ values of our penguins were the smallest compared to all other years, for each stage and sex, meaning that the range of prey consumed was very low. Considering the trophic enrichment factor which is on average equal to 3.8‰ for the Adélie penguins (Lorrain et al., 2009), Adélie penguins in 2015-16 fed almost exclusively on Antarctic krill (Fig. 3). Together with an elevated breeding success this suggests that the abundance of *E. superba* was elevated and sufficient to address both the adults' and chicks' energetic demands. However, Ainley et *al*. (2003) emphasized that the Antarctic silverfish may be more energetically valuable than euphausiid. We thus can question about the cost of the capture of fish compared to krill, or the availability of fish which may be scarcer compared to krill schools in years with high productivity.

Conclusions

Adélie penguins adopt different foraging strategies and diet when facing sea-ice variation throughout the breeding season and between years. However, our study suggests that predictive models may not be sufficient to fully understand the processes driving their foraging activity because of the high spatio-temporal variation of the environmental conditions. Our results emphasize the importance of accounting for the dynamic environmental conditions in the foraging behaviour response of that seabird species.

Sea-ice dynamics conditioned the availability of resources and – consequently – the behavioural response of Adélie penguins. Adélie penguins in Terre Adélie seem to rely on krill and fish, although their diet can include other species like jellyfish, amphipod or copepod (Jarman et al., 2013; Thiebot et al., 2016). Their foraging and breeding response to sea ice can help assessing the processes occurring in the environment at lower trophic levels and highlight the abundance and distribution of krill on which Adélie penguins rely on. The biological cycle in the Southern Ocean depends on the sea-ice dynamics all year round. It would thus be necessary to account for the winter sea-ice conditions to better assessing the distribution of resources in summer in that area.

Our study brings new indices on the importance of using Adélie penguins as a sentinel species of the environmental variation in East Antarctica. The variation in the foraging behaviour and the reproductive outcome could be used as proxy of the environmental variations. In addition, the small range of prey consumed (mostly krill and fish) make the Adélie penguins an informative species for the monitoring of marine living resources in East Antarctica and its ecosystems.

Acknowledgements

This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute Paul Emile Victor (IPEV). We are grateful for all financial and logistic support: the IPEV (program 1091, resp. Y.R.C. & T.R.), the WWF-UK through R. Downie, the Zone Atelier Antarctique et Subantarctique - LTER France of the CNRS, the Terre Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). This study is a contribution to the program SENSEI funded by the BNP Paribas Foundation. We thank Marion Spée, Manuelle Cottin, Kozue Shiomi, Pauline Goulet, Xavier Meyer, Jean-Baptiste Thiebot, Frédéric Angelier, and Timothée Poupart for collecting data during fieldwork campaign for the IPEV 1091 program. We thank the IPEV 109 program for their data on the breeding success. We thank M. Brault-Favrou and G. Guillou from LIENSs for stable isotope analysis help and measurements. The IUF (Institut Universitaire de France) is acknowledged for its support to P.B. as a Senior Member.

References

Ainley DG (2002) The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change. Columbia University Press, New York, NY.

Ainley, D. G., & Schlatter, R. P. (1972). Chick raising ability in Adélie penguins. *The Auk*, 559-566.

Ainley DG, Wilson PR, Barton KJ, Ballard G, Nur N, Karl B (1998) Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. Polar Biology 20(5):311-319

Ainley, D. G., Ballard, G., Barton, K. J., Karl, B. J., Rau, G. H., Ribic, C. A., & Wilson, P. R. (2003). Spatial and temporal variation of diet within a presumed metapopulation of Adélie penguins. *The Condor*, *105*(1), 95-106.

Arrigo KR, van Dijken GL (2003) Phytoplankton dynamics within 37 Antarctic coastal polynya systems. J Geophys Res Oceans 108:3271 doi:10.1029/2002JC001739.

Arrigo, K. R. (2014). Sea ice ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *6*, 439-467.

Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. Ibis 103(3):458-473

Bailleul, F., Cotté, C., & Guinet, C. (2010). Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series*, *408*, 251-264.

Ballard G, Dugger KM, Nur N, Ainley DG (2010) Foraging strategies of Adélie penguins: adjusting body condition to cope with environmental variability. Mar Ecol Prog Ser 405:287–302.

Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2001). Emperor penguins and climate change. *Nature*, *411*(6834), 183-186.

Barbraud C, Delord K, Weimerskirch H (2015) Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. R. Soc. Open Sci 2(5):140456.

Barbraud, C., Delord, K., Bost, C., Chaigne, A., Marteau, C., & Weimerskirch, H. (2020). Population trends of penguins in the French Southern Territories. *Polar Biology*.

Barquete V, Strauss V, Ryan PG (2013) Stable isotope turnover in blood and claws: A case study in captive African Penguins. J Exp Mar Biol Ecol 448:121–127.

Beaulieu M, Dervaux A, Thierry AM, Lazin D, Le Maho Y, Ropert-Coudert Y, Spée M, Raclot T, Ancel A (2010) When sea-ice clock is ahead of Adélie penguins' clock. Funct Ecol 24(1):93–102.

Becker, B. H., & Beissinger, S. R. (2003). Scale-dependent habitat selection by a nearshore seabird, the marbled murrelet, in a highly dynamic upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, *256*, 243-255.

Boersma, P. D. (2008). Penguins as marine sentinels. *Bioscience*, *58*(7), 597-607.

Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. J Mar Syst 78(3):363–376.

Boyd, I. L. (1996). Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology*, *77*(2), 426-434.

Calenge C (2015) Analysis of Animal Movements in R: the adehabitatLT Package. R Package version n 0.3, 20.

Cherel Y (2008) Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. Mar Biol 154(5):813–821.

Cherel, Y., & Hobson, K. A. (2007). Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, *329*, 281-287.Clarke et al., 1998

Clarke, J., Kerry, K., Irvine, L., & Phillips, B. (2002). Chick provisioning and breeding success of Adélie penguins at Béchervaise Island over eight successive seasons. *Polar Biology*, *25*(1), 21-30.

Clarke J, Emmerson L, Otahal P (2006) Environmental conditions and life history constraints determine foraging range in breeding Adélie penguins. Mar Ecol Prog Ser 310:247–261.

Comiso, J. C., & Nishio, F. (2008). Trends in the sea ice cover using enhanced and compatible AMSR-E, SSM/I, and SMMR data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *113*(C2).

Comiso JC, Gersten RA, Stock LV, Turner J, Perez GJ, Cho K (2017) Positive Trend in the Antarctic Sea Ice Cover and Associated Changes in Surface Temperature. J Clim 30(6):2251–2267.

Cottin M, Raymond B, Kato A, Amélineau F, Le Maho Y, Raclot T, Galton-Fenzi B, Meijers A, Ropert-Coudert Y (2012) Foraging strategies of male Adélie penguins during their first incubation trip in relation to environmental conditions. Mar Biol 159(8):1843–1852.

Daan S, Dijkstra C, Drent R, Meijer T (1988) Food supply and the annual timing of avian reproduction. In: Proceedings of the International Ornithological Congress, Vol. 19, University of Ottawa Press, Ottawa, pp. 392-407

Deppeler, S. L., & Davidson, A. T. (2017). Southern Ocean phytoplankton in a changing climate. *Frontiers in Marine Science*, *4*, 40.

Durant, J. M., Hjermann, D. Ø., Frederiksen, M., Charrassin, J. B., Le Maho, Y., Sabarros, P. S., ... & Stenseth, N. C. (2009). Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Climate research*, *39*(2), 115-129.

Flores, H., Atkinson, A., Kawaguchi, S., Krafft, B. A., Milinevsky, G., Nicol, S., ... & Cirelli, V. (2012). Impact of climate change on Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, *458*, 1-19.

Fretwell, P. T., Trathan, P. N., Wienecke, B., & Kooyman, G. L. (2014). Emperor penguins breeding on iceshelves. *PLoS One*, *9*(1), e85285.

Hijmans RJ, Van Etten J, Cheng J, Mattiuzzi M, Sumner M, Greenberg JA (2015) Package 'raster': geographic data analysis and modeling.

Hobson KA, Clark RG (1992) Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13} C in Tissues. The Condor 94, 181–188.

Hunt, G. L., Mehlum, F., Russell, R. W., Irons, D., Decker, B., & Becker, P. H. (1999). S34. 3: Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In *Proc. 22nd International Ornithological Congress. Durban*.

Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. J Anim Ecol 80:595–602.

Jaeger, A., & Cherel, Y. (2011). Isotopic investigation of contemporary and historic changes in penguin trophic niches and carrying capacity of the Southern Indian Ocean. *PLoS One*, *6*(2), e16484

Jarman, S. N., McInnes, J. C., Faux, C., Polanowski, A. M., Marthick, J., Deagle, B. E., ... & Emmerson, L. (2013). Adélie penguin population diet monitoring by analysis of food DNA in scats. *PLoS One*, *8*(12), e82227.

Jenouvrier, S., Holland, M., Stroeve, J., Serreze, M., Barbraud, C., Weimerskirch, H., & Caswell, H. (2014). Projected continent-wide declines of the emperor penguin under climate change. *Nature Climate Change*, *4*(8), 715-718.

Karnovsky N, Ainley DG, Lee P (2007) The Impact and Importance of Production in Polynyas to Top-Trophic Predators: Three Case Histories. In: Smith WO Jr, Barber DG (eds) Polynyas: windows to the world. Elsevier Oceanographic Series No. 74. Elsevier, Amsterdam, p. 391-410, doi:10.1016/S0422-9894(06)74012-0.

Kato A, Watanuki Y, Naito Y (2003) Annual and seasonal changes in foraging site and diving behavior in Adélie penguins. Polar Biology 26(6):389-395

Kato A, Ropert-Coudert Y, Naito Y (2009) Foraging behaviour of Adélie penguins during incubation period in Lützow Holm Bay. Polar Biol 32:181–186.

Kent S., Seddon J., Robertson G., Wienecke B. C. (1998). Diet of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* at Shirley Island, East Antarctica, January 1992. *Marine Ornithology*, *26*, 7-10.

Knox GA (1994) Biology of the Southern Ocean. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 444 pp.

Le Guen C, Kato A, Raymond B, Barbraud C, Beaulieu M, Bost CA, Delord K, MacIntosh AJJ, Meyer X, Raclot T, Sumner M, Takahashi A, Thiebot JB, Ropert-Coudert Y (2018) Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). Glob Change Biol 24(11): 5304–5317.

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*(1), e85291.

Lescroël, A., Ballard, G., Massaro, M., Dugger, K., Jennings, S., Pollard, A., ... & Ainley, D. (2019). Evidence of age-related improvement in the foraging efficiency of Adélie penguins. *Scientific reports*, *9*(1), 1-13.

Lorrain et al., 2009 Lorrain, A., Graham, B., Ménard, F., Popp, B., Bouillon, S., Van Breugel, P., & Cherel, Y. (2009). Nitrogen and carbon isotope values of individual amino acids: a tool to study foraging ecology of penguins in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, *391*, 293-306.

MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, *100*(916), 603-609.

Massom RA, Harris PT, Michael KJ, Potter MJ (1998) The distribution and formative processes of latent-heat polynyas in East Antarctica. Ann Glaciol 27:420–426.

Massom RA, Stammerjohn SE (2010) Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications. Polar Sci 4(2):149–186.

Massom R, Reid P, Stammerjohn S, Raymond B, Fraser A, Ushio S (2013) Change and Variability in East Antarctic Sea Ice Seasonality, 1979/80–2009/10. PLoS ONE 8, e64756.

Meredith, M. P., & King, J. C. (2005). Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters*, *32*(19).

Michel, L. N., Danis, B., Dubois, P., Eleaume, M., Fournier, J., Gallut, C., ... & Lepoint, G. (2019). Increased sea ice cover alters food web structure in East Antarctica. *Scientific reports*, *9*(1), 1-11.

Michelot, C., Kato, A., Raclot, T., Shiomi, K., Goulet, P., Bustamante, P., & Ropert-Coudert, Y. (2020). Sea-ice edge is more important than closer open water access for foraging Adélie penguins: evidence from two colonies. *Marine Ecology Progress Series*, *640*, 215-230.

Naimi, B. (2015). usdm: uncertainty analysis for species distribution models. R package version 1.1–15. *R Documentation http://www. rdocu-mentation. org/packages/usdm*.

Nicol, S. (2006). Krill, currents, and sea ice: Euphausia superba and its changing environment. *Bioscience*, *56*(2), 111-120.

Nicol, S., Worby, A., & Leaper, R. (2008). Changes in the Antarctic sea ice ecosystem: potential effects on krill and baleen whales. *Marine and Freshwater Research*, *59*(5), 361-382.

Oliver, M. J., Irwin, A., Moline, M. A., Fraser, W., Patterson, D., Schofield, O., & Kohut, J. (2013). Adélie penguin foraging location predicted by tidal regime switching. *PLoS One*, *8*(1), e55163.

Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. Analysis of ecological systems. *Ohio State University Press, Columbus*, *2*, 155-177.

Parkinson, C. L. (2019). A 40-y record reveals gradual Antarctic sea ice increases followed by decreases at rates far exceeding the rates seen in the Arctic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(29), 14414-14423.

Parkinson, C. L., & Cavalieri, D. J. (2012). Antarctic sea ice variability and trends, 1979-2010.Peron C, Weimerskirch H, Bost CA (2012) Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. Proc R Soc B Biol Sci 279(1738):2515–2523.

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. The quarterly review of biology, 52(2):137-154

R Core Team (2019) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

Reiss, C. S., Cossio, A., Santora, J. A., Dietrich, K. S., Murray, A., Mitchell, B. G., ... & Watters, G. M. (2017). Overwinter habitat selection by Antarctic krill under varying sea-ice conditions: implications for top predators and fishery management. *Marine Ecology Progress Series*, *568*, 1-16.

Rombolá, E., Marschoff, E., & Coria, N. (2003). Comparative study of the effects of the late pack-ice break-off on chinstrap and Adélie penguins' diet and reproductive success at Laurie Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Polar Biology*, *26*(1), 41-48.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Meyer, X., Pellé, M., MacIntosh, A. J., Angelier, F., ... & Raclot, T. (2015). A complete breeding failure in an Adélie penguin colony correlates with unusual and extreme environmental events. *Ecography*, *38*(2), 111-113.

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 5:264.

Smetacek V, Assmy P, Henjes J (2004) The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. Antarct Sci 16:541–558.

Smith WO, Barber DG (2007) Chapter 13 - Polynyas and Climate Change: A View to the Future. In: Smith WO Jr, Barber DG (eds) Polynyas: windows to the world. Elsevier Oceanographic Series No. 74. Elsevier, Amsterdam, p 411–419.

Stevick, P. T., McConnell, B. J., & Hammond, P. S. (2002). Patterns of movement. *Marine mammal biology: An evolutionary approach*, 185-216.

Takahashi, A., Watanuki, Y., Sato, K., Kato, A., Arai, N., Nishikawa, J., & Naito, Y. (2003). Parental foraging effort and offspring growth in Adélie penguins: does working hard improve reproductive success?. *Functional Ecology*, 590-597.

Thiebot, J. B., Ito, K., Raclot, T., Poupart, T., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., & Takahashi, A. (2016). On the significance of Antarctic jellyfish as food for Adélie penguins, as revealed by video loggers. *Marine Biology*, *163*(5), 108.

Tierney, M., Southwell, C., Emmerson, L. M., & Hindell, M. A. (2008). Evaluating and using stable-isotope analysis to infer diet composition and foraging ecology of Adélie penguins Pygoscelis adeliae. *Marine Ecology Progress Series*, *355*, 297-307.

Tierney, M., Emmerson, L., & Hindell, M. (2009). Temporal variation in Adélie penguin diet at Béchervaise Island, east Antarctica and its relationship to reproductive performance. *Marine biology*, *156*(8), 1633-1645.

Trathan, P. N., Forcada, J., & Murphy, E. J. (2007). Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1488), 2351-2365.

Vaughan, D. G., Comiso, J. C., Allison, I., Carrasco, J., Kaser, G., Kwok, R., ... & Rignot, E. (2013). Observations: cryosphere. *Climate change*, *2103*, 317-382.

Warwick-Evans V, Atkinson P, Gauvain R, Robinson L, Arnould J, Green J (2015) Time-in-area represents foraging activity in a wide-ranging pelagic forager. Mar Ecol Prog Ser 527: 233–246.

Watanabe, Y. Y., Ito, K., Kokubun, N., & Takahashi, A. (2020). Foraging behavior links sea ice to breeding success in Antarctic penguins. *Science Advances*, *6*(26), eaba4828.

Watanuki, Y., Kato, A., Mori, Y., & Naito, Y. (1993). Diving performance of Adélie penguins in relation to food availability in fast sea-ice areas: comparison between years. *Journal of Animal Ecology*, 634-646.

Watanuki Y, Kato A, Naito Y, Robertson G, Robinson S (1997) Diving and foraging behaviour of Adélie penguins in areas with and without fast sea-ice. Polar Biol 17(4):296-304.

Watanuki Y, Kato A, Sato K, Niizuma Y, Bost CA, Maho YL, Naito Y (2002) Parental mass change and food provisioning in Adélie penguins rearing chicks in colonies with contrasting sea-ice conditions. Polar Biol 25(9):672:681.

Watanuki, Y., Takahashi, A., & Sato, K. (2003). Feeding area specialization of chick-rearing Adélie Penguins Pygoscelis adeliae in a fast sea-ice area. *Ibis*, *145*(4), 558-564.

Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., & Marsac, F. (2005). Foraging strategy of a tropical seabird, the red-footed booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, *288*, 251-261.

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54(3-4):211-223

Widmann M, Kato A, Raymond B, Angelier F, Arthur B, Chastel O, Pellé M, Raclot T, Ropert-Coudert Y (2015) Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. Mov Ecol 3(1):30.

Wienecke BC, Lawless R, Rodary D, Thomson R, Pauly T, Robertson G, Kerry KR, LeMaho Y (2000) Adélie penguin foraging behaviour and krill abundance along the Wilkes and Adélie land coasts, Antarctica. Deep Sea Res Part 2 Top Stud Oceanogr 47(12-13):2573-2587.

Wilson PR, Piitz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin JB, Ropert-Coudert Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. Wildl Soc Bull 25(1):101-106.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

TABLES

Table S1 : Initial and final dates used each year to delimit each stage, between the first GPS deployment date and last GPS recovery date. Note that in 2010-2011 and 2011-2012, during F1, the initial and finale dates were derived from the median laying date and median returning date of females.

	F1		M1		Chick-rearing	
Year	**Inital date**	**Final date**	**Initial date**	**Final date**	**Initial date**	**Final date**
2010-2011			03/12/2010	22/12/2010	22/12/2010	26/01/2011
2011-2012			11/12/2011	30/12/2011	05/01/2012	21/01/2012
2012-2013	17/11/2012	15/12/2012	04/12/2012	09/01/2013	21/12/2012	17/01/2013
2013-2014	19/11/2013	18/12/2013	06/12/2013	15/01/2014	31/12/2013	01/02/2014
2014-2015	20/11/2014	16/12/2014	06/12/2014	15/01/2015	24/12/2014	21/01/2015
2015-2016	19/11/2015	12/12/2015	04/12/2015	22/12/2015	21/12/2015	18/01/2016
2016-2017	20/11/2016	21/12/2016	06/12/2016	06/01/2017	27/12/2016	08/01/2017
2017-2018	19/11/2017	15/12/2017	04/12/2017	24/12/2017	24/12/2017	12/01/2018
2018-2019	16/11/2018	04/12/2018	01/12/2018	20/12/2018	18/12/2018	13/01/2019

Table S2: Number of lipid samples analysed each year, for each stage per sex from equipped birds ('GPS') or non-equipped birds ('No GPS'), number of samples corresponding to birds equipped over several trips among all samples from equipped birds ('Multi among GPS'), total per year and per year.

	F1			M1				Females chick-rearing				Males chick-rearing					
	GPS	No GPS	Tot year	GPS	No GPS	Tot year	Total incubation	GPS	*Multi among GPS*	No GPS	Tot year	GPS	*Multi among GPS*	No GPS	Tot year	Total chick-rearing	Total year
2010-2011	0	0	0	5	7	12	**12**	5	*1*	0	5	13	*8*	0	13	**18**	**30**
2011-2012	0	0	0	9	0	9	**9**	1	*1*	0	1	18	*4*	1	19	**20**	**29**
2012-2013	7	1	8	9	0	9	**17**	6	*0*	0	6	14	*0*	1	15	**21**	**38**
2013-2014	9	0	9	10	0	10	**19**	7	*0*	0	7	14	*0*	0	14	**21**	**40**
2014-2015	5	3	8	5	0	5	**13**	6	*0*	0	6	16	*1*	0	16	**22**	**35**
2015-2016	11	1	12	10	1	11	**23**	6	*5*	3	9	14	*11*	0	14	**23**	**46**
2016-2017	10	0	10	8	3	11	**21**	6	*2*	0	6	10	*3*	2	12	**18**	**39**
2017-2018	7	8	15	10	10	20	**35**	6	*6*	3	9	15	*8*	2	17	**26**	**61**
2018-2019	5	5	10	10	0	10	**20**	7	*0*	0	7	8	*0*	0	8	**15**	**35**
Total	54	18	**72**	76	21	**97**	**169**	50	*15*	6	**56**	122	*35*	6	**128**	**184**	**353**

Table S3: Linear model results testing the effect of the sex per stage on the nitrogen isotopic ratio.

	Estimate	Std. Err.	*t* value	*p* value
F1 (intercept)	9.56833	0.08589	111.409	< 0.001
M1	-0.07761	0.11336	-0.685	0.494
Female chick-rearing	0.07881	0.12985	0.607	0.544
Male chick-rearing	0.45823	0.10736	4.264	**< 0.001**

Table S4: Results of the ANOVA tests based on linear models testing the effect of groups (sexes per stage) two by two in interaction with the year on the nitrogen isotopic ratio.

Groups		M1		Females in chick-rearing		Males in chick-rearing	
	Effect	F	*p* value	F	*p* value	F	*p* value
F1	**Group**	[1,153] = 0.249	0.256	[1,112] = 1.164	0.283	[1,184] = 28.597	**< 0.00**
	Year	[8,153] = 23.709	**< 0.001**	[8,112] = 14.698	**< 0.001**	[8,184] = 17.643	**< 0.00**
	Group:Year	[6,153] = 3.306	0.011	[6,112] = 9.534	**< 0.001**	[6,184] = 3.303	**0.004**
M1	**Group**			[1,135] = 4.088	**0.045**	[1,207] = 45.477	**< 0.00**
	Year			[8,135] = 17.320	**< 0.001**	[8,207] = 20.229	**< 0.00**
	Group:Year			[8,135] = 6.182	**< 0.001**	[8,207] = 3.105	**0.002**
Females in chick-rearing	**Group**					[1,166] = 15.100	**< 0.00**
	Year					[8,166] = 20.371	**< 0.00**
	Group:Year					[8,166] = 2.312	**0.022**

Table S5: Linear model results testing the effect of the nitrogen ratio on the breeding success, per stage and sex.

Period	Variable	Sex		Estimate	Std. Err.	t value	p value
Incubation	**Breeding success ~ $\delta^{15}N$**	**All**	Intercept	0.92157	0.472	1.951	
			Effect	-0.045	0.050	-0.912	0.363
		F1	Intercept	9.596	0.094	101.725	
			Effect	-0.058	0.15	-0.385	0.702
		M1	Intercept	0.959	0.54	1.774	
			Effect	-0.049	0.057	-0.862	0.391
Chick-rearing		**All**	Intercept	2.11	0.271	7.797	
			Effect	-0.167	0.027	-6.147	**< 0.001**
		F	Intercept	2.976	0.594	5.014	
			Effect	-0.257	0.061	-4.183	**< 0.001**
		M	Intercept	1.825	0.308	5.925	
			Effect	-0.139	0.031	-4.541	**< 0.001**

Table S6: 40 % and 95 % SEA_b overlap between years for females' incubation period. The overlap areas corresponding to the 40 % SEA_b are in the blue cells. The overlap areas corresponding to the 95 % SEA_b are in the white cells. The values indicated in bold correspond to years with non-overlapping niches.

	2012-13	**2013-14**	**2014-15**	**2015-16**	**2016-17**	**2017-18**	**2018-19**
2012-13		0.450	0.342	0.131	0.275	0.168	0.866
2013-14	0.098		0.424	0.208	0.382	0.376	0.437
2014-15	0.123	0.334		0.226	0.512	0.568	0.307
2015-16	**0.000**	**0.000**	**0.000**		0.391	0.264	0.116
2016-17	0.003	0.146	0.159	0.119		0.355	0.254
2017-18	**0.000**	0.226	0.230	**0.000**	0.020		0.149
2018-19	0.788	0.082	0.096	**0.000**	**0.000**	**0.00**	

Table S7: 40 % and 95 % SEA_b overlap between years for males' incubation period. The overlap areas corresponding to the 40 % SEA_b are in the blue cells. The overlap areas corresponding to the 95 % SEAb are in the white cells. The values indicated in bold correspond to years with non-overlapping niches.

	2010-11	**2011-12**	**2012-13**	**2013-14**	**2014-15**	**2015-16**	**2016-17**	**2017-18**	**2018**
2010-11		0.235	0.159	0.421	0.245	0.098	0.362	0.185	0.1
2011-12	**0.000**		0.144	0.356	0.171	0.247	0.321	0.132	0.2
2012-13	0.090	**0.000**		0.250	0.227	0.457	0.355	0.149	**0.0**
2013-14	0.137	0.022	**0.000**		0.433	0.184	0.699	0.385	0.1
2014-15	0.081	**0.000**	**0.000**	0.284		0.167	0.399	0.311	0.0
2015-16	**0.000**	**0.000**	0.371	**0.000**	**0.000**		0.288	0.151	**0.0**
2016-17	0.221	0.045	0.066	0.413	0.173	0.008		0.382	0.0
2017-18	0.038	**0.000**	**0.000**	0.177	0.311	**0.000**	0.115		**0.0**
2018-19	**0.000**	0.191	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.00**	

Table S8: 40 % and 95 % SEA_b overlap between years for females in chick-rearing. The overlap areas corresponding to the 40 % SEA_b are in the blue cells. The overlap areas corresponding to the 95 % SEA_b are in the white cells. The values indicated in bold correspond to years with non-overlapping niches.

	2010-11	**2012-13**	**2013-14**	**2014-15**	**2015-16**	**2016-17**	**2017-18**	**2018-19**
2010-11		0.058	0.089	0.297	**0.000**	0.316	0.095	0.160
2012-13	**0.000**		0.500	0.179	0.098	0.177	0.374	0.414
2013-14	**0.000**	0.141		0.222	**0.000**	0.190	0.171	0.424
2014-15	0.274	**0.000**	0.002		0.027	0.258	0.132	0.173
2015-16	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**		**0.000**	0.143	**0.000**
2016-17	0.302	**0.000**	**0.000**	0.227	**0.000**		0.145	0.326
2017-18	**0.000**	0.113	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**		0.226
2018-19	**0.000**	0.290	0.244	0.004	**0.000**	0.003	0.02	

Note that only one sample was analysed for the 2011-2012 females' chick-rearing period (see Table S2), it was thus not possible to calculate the standard ellipse area for that period.

Table S9: 40 % and 95 % SEA_b overlap between years for males in chick-rearing. The overlap areas corresponding to the 40 % SEA_b are in the blue cells. The overlap areas corresponding to the 95 % SEA_b are in the white cells. The values indicated in bold correspond to years with non-overlapping niches.

	2010-11	**2011-12**	**2012-13**	**2013-14**	**2014-15**	**2015-16**	**2016-17**	**2017-18**	**2018-19**
2010-11		0.260	0.209	0.113	0.222	0.003	0.244	0.205	0.089
2011-12	0.014		0.516	0.260	0.305	0.073	0.192	0.375	0.255
2012-13	**0.000**	0.488		0.315	0.484	0.118	0.232	0.662	0.357
2013-14	**0.000**	0.152	0.059		0.190	**0.000**	0.184	0.195	0.703
2014-15	**0.000**	0.226	0.223	**0.000**		0.040	0.253	0.704	0.184
2015-16	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**		0.006	0.132	0.012
2016-17	0.086	0.137	0.102	**0.000**	0.024	**0.000**		0.239	0.190
2017-18	**0.000**	0.362	0.491	**0.000**	0.415	**0.000**	0.152		0.225
2018-19	**0.000**	0.140	0.073	0.495	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	

Table S10: VIF procedure to remove colinear variables for F1's habitat model. For each test, the VIF value indicated in bold corresponds to the new variable removed.

Test	Covariates	VIF
1 - All variables	Bathymetry	8.751956
	Gradient	1.200322
	SIC average over stage	1.625986
	SD of the SIC over stage	1.305049
	Distance to colony	25.848434
	Distance to upper limit of the continental slope	135.825432
	Distance to lower limit of the continental slope	**177.038472**
	Distance to the mean sea-ice edge	2.823872
	Distance to the mean open-water area	1.889188
2 - Without distance to lower limit of continental slope	Bathymetry	8.556356
	Gradient	1.173688
	SIC average over stage	1.574204
	SD of the SIC over stage	1.289409
	Distance to colony	20.540155
	Distance to upper limit of the continental slope	**24.708376**
	Distance to the mean sea-ice edge	2.697323
	Distance to the mean open-water area	1.7874
3 - Without distance to the upper limit of the continental slope	Bathymetry	**7.979382**
	Gradient	1.143274
	SIC average over stage	1.527519
	SD of the SIC over stage	1.280005
	Distance to colony	7.123779
	Distance to the mean sea-ice edge	2.572317
	Distance to the mean open-water area	1.80151
4 - Without bathymetry	Gradient	1.122675
	SIC average over stage	1.589781
	SD of the SIC over stage	1.311947
	Distance to colony	**2.697389**
	Distance to the mean sea-ice edge	2.38323
	Distance to the mean open-water area	1.614901
5 - Without distance to colony	Gradient	1.098212
	SIC average over stage	1.511939
	SD of the SIC over stage	1.225552
	Distance to the mean sea-ice edge	1.469813
	Distance to the mean open-water area	1.394515

Table S11: VIF procedure to remove colinear variables for M1's habitat model. For each test, the VIF value indicated in bold corresponds to the new variable removed.

Test	Covariates	VIF
1 - All variables	Bathymetry	6.325761
	Gradient	1.090871
	SIC average over stage	1.626213
	SD of the SIC over stage	1.129844
	Distance to colony	25.298408
	Distance to upper limit of the continental slope	87.294547
	Distance to lower limit of the continental slope	**159.541448**
	Distance to the mean sea-ice edge	3.412462
	Distance to the mean open-water area	1.832532
2 - Without distance to lower limit of continental slope	Bathymetry	6.332531
	Gradient	1.069433
	SIC average over stage	1.614992
	SD of the SIC over stage	1.035901
	Distance to colony	9.960026
	Distance to upper limit of the continental slope	**13.348906**
	Distance to the mean sea-ice edge	3.284827
	Distance to the mean open-water area	1.801574
3 - Without distance to the upper limit of the continental slope	Bathymetry	5.317692
	Gradient	1.045285
	SIC average over stage	1.562654
	SD of the SIC over stage	1.015664
	Distance to colony	**5.872145**
	Distance to the mean sea-ice edge	3.081632
	Distance to the mean open-water area	1.752972
4- Without distance to colony	**Bathymetry**	**2.335266**
	Gradient	1.027074
	SIC average over stage	1.51168
	SD of the SIC over stage	1.016085
	Distance to the mean sea-ice edge	2.636385
	Distance to the mean open-water area	1.769217
5 - Without bathymetry	Gradient	1.031709
	SIC average over stage	1.546748
	SD of the SIC over stage	1.011711
	Distance to the mean sea-ice edge	2.743587
	Distance to the mean open-water area	**1.800923**
6 - Without open water	Gradient	1.025832
	SIC average over stage	1.292699
	SD of the SIC over stage	1.008422
	Distance to the mean sea-ice area	1.260972

Note that after the 4rd test, we removed the bathymetry instead of the distance to sea-ice edge, and in the 5th test the distance to open water instead of the distance to sea-ice edge even if the variable corresponding to the sea ice edge had the highest value. The low difference in the VIF values between those variables lead us to keep the sea-ice edge in the model as it was the most biological relevant variable among the ones cited previously.

Table S12: VIF procedure to remove colinear variables for chick-rearing habitat model. For each test, the VIF value indicated in bold corresponds to the new variable removed.

Test	Covariates	VIF
1 - All variables	Bathymetry	1.643522
	Gradient	1.193894
	SIC average over stage	2.585519
	SD of the SIC over stage	1.065256
	Distance to colony	18.192169
	Distance to upper limit of the continental slope	**227.052752**
	Distance to lower limit of the continental slope	158.958672
	Distance to the mean closest water area	3.115113
2 - Without distance to the upper limit of the continental slope	Bathymetry	1.640629
	Gradient	1.189388
	SIC average over stage	2.572403
	SD of the SIC over stage	1.065084
	Distance to colony	9.506013
	Distance to lower limit of the continental slope	**9.383889**
	Distance to the mean closest water area	3.112416
3 - Without distance to the lower limit of the continental slope	Bathymetry	1.640547
	Gradient	1.172664
	SIC average over stage	**2.50813**
	SD of the SIC over stage	1.064872
	Distance to colony	1.279935
	Distance to the mean closest water area	3.093063
4 - Without SIC over the stage	Bathymetry	1.417511
	Gradient	1.172531
	SD of the SIC over stage	1.058625
	Distance to colony	1.261514
	Distance to the mean closest water area	1.299273

Note that after the 2nd test, we decided to remove the distance to the lower limit of the continental slope instead of the distance to the colony as the distance to the colony has more biological significance. In the 3rd test, we decided to remove the SIC averaged in the study area over the chick-rearing season despite not having the highest VIF valueand keep the mean distance to the closest open water which is more relevant biologically.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

FIGURES

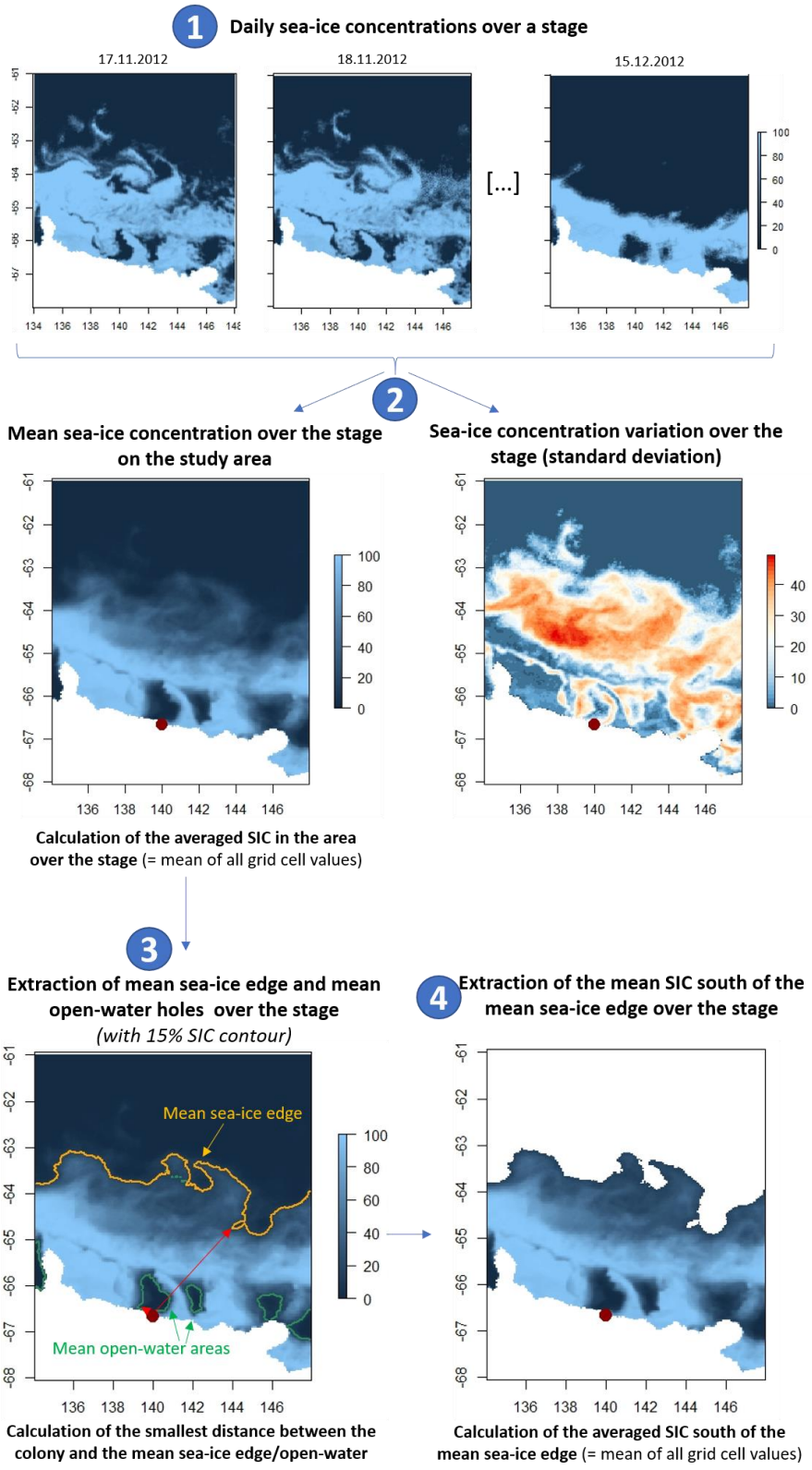


Figure S1: Process of the SIC conditions extraction.

Figure S2: Summary of all environmental variables extracted and associated in each grid cell

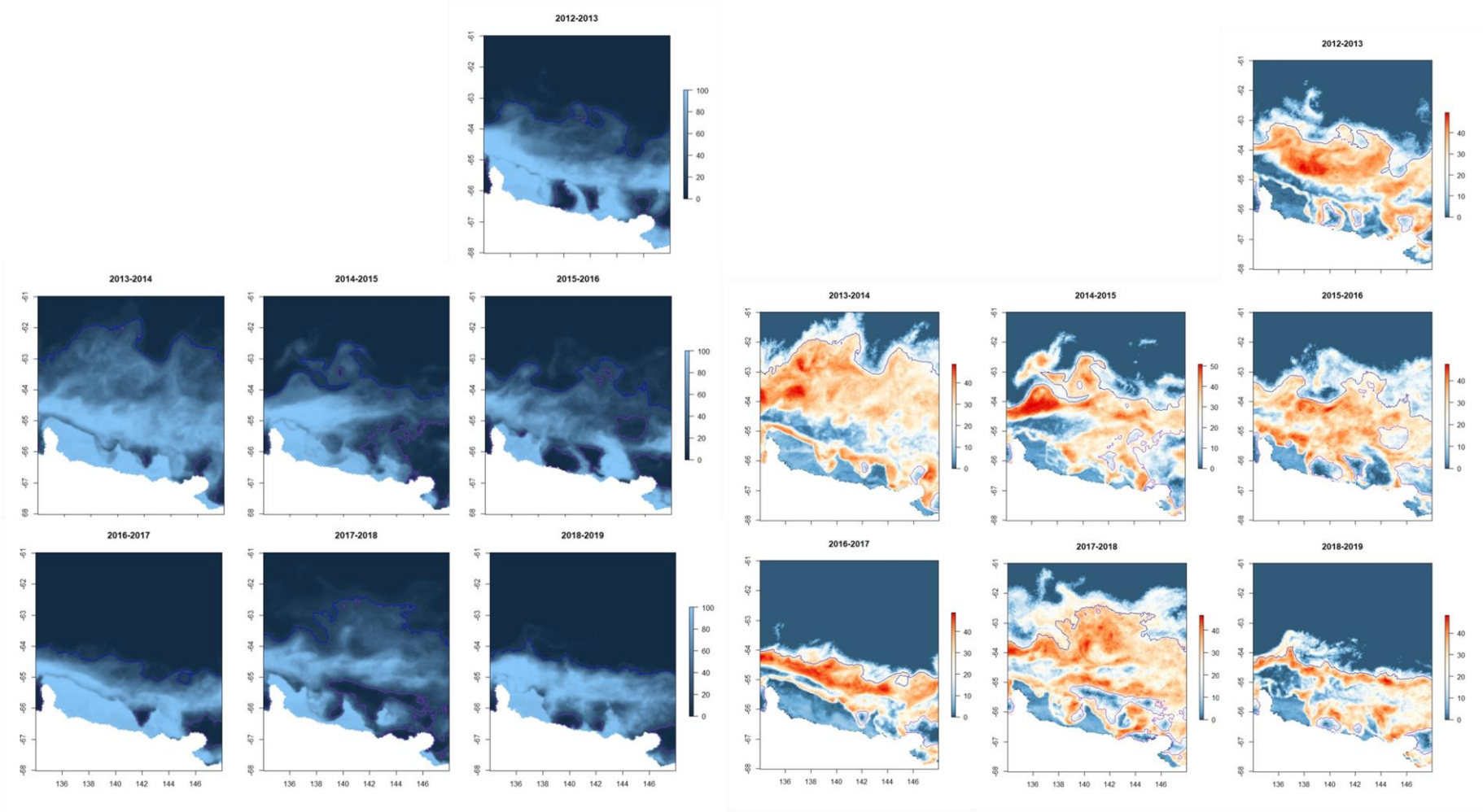


Figure S3*a*: Maps of the annual mean sea-ice conditions over F1 stage (left panel) and standard deviation of the SIC over the stage (right panel) from 2012-13 to 2018-19. The mean SIC and standard deviation are in % (colour gradient), mean sea-ice edge is represented with the blue line, mean open-water areas as pink lines.

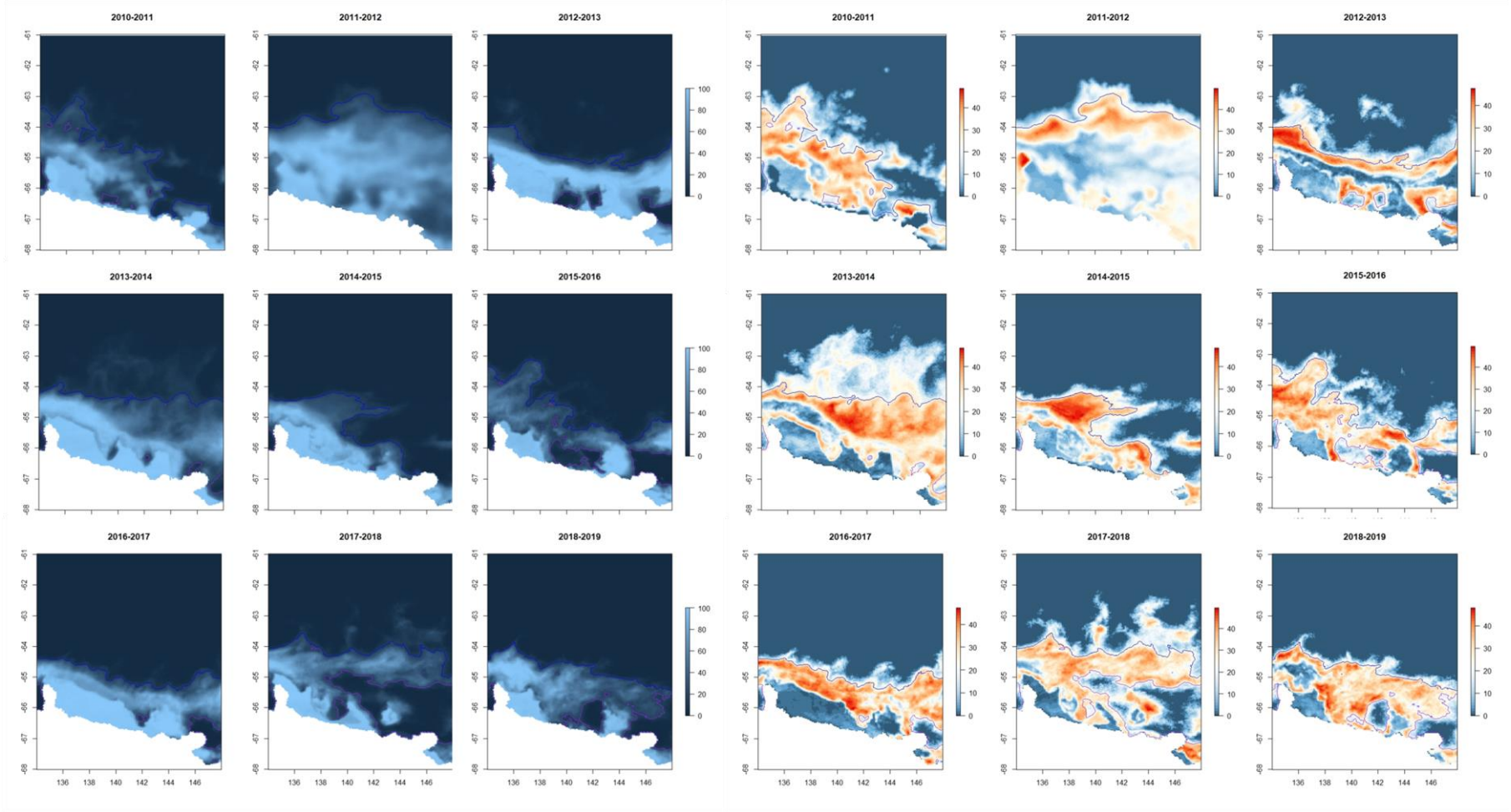


Figure S3*b*: Maps of the annual mean sea-ice conditions over M1 stage (left panel) and standard deviation of the SIC over the stage (right panel) from 2010-11 to 2018-19. The mean SIC and standard deviation are in % (colour gradient), mean sea-ice edge is represented with the blue line, mean open-water areas as pink lines.

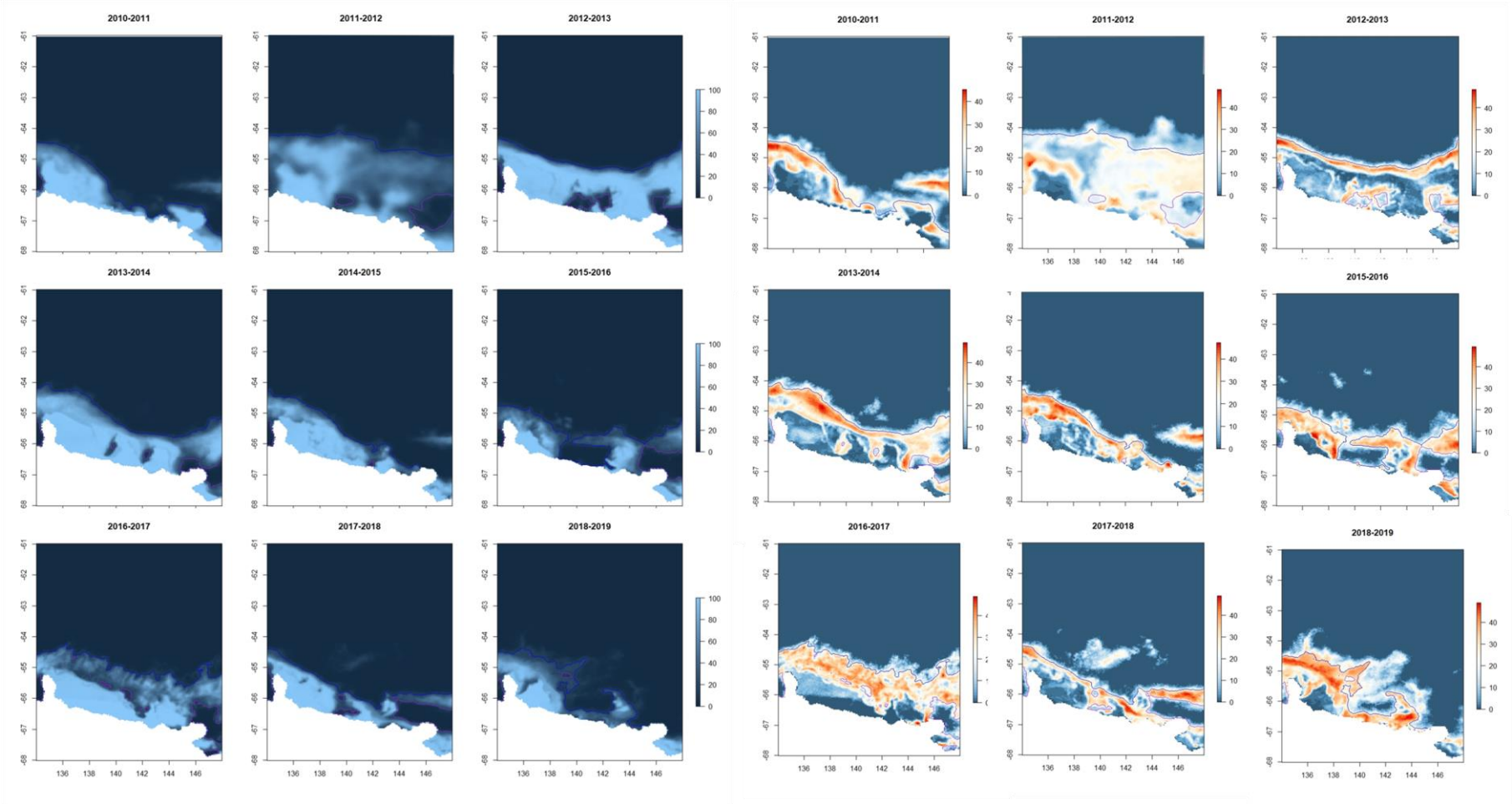


Figure S3*c*: Maps of the annual mean sea-ice conditions over chick-rearing stage (left panel) and standard deviation of the SIC over the stage (right panel) from 2010-11 to 2018-19. The mean SIC and standard deviation are in % (colour gradient), mean sea-ice edge is represented with the blue line, mean open-water areas as pink lines.

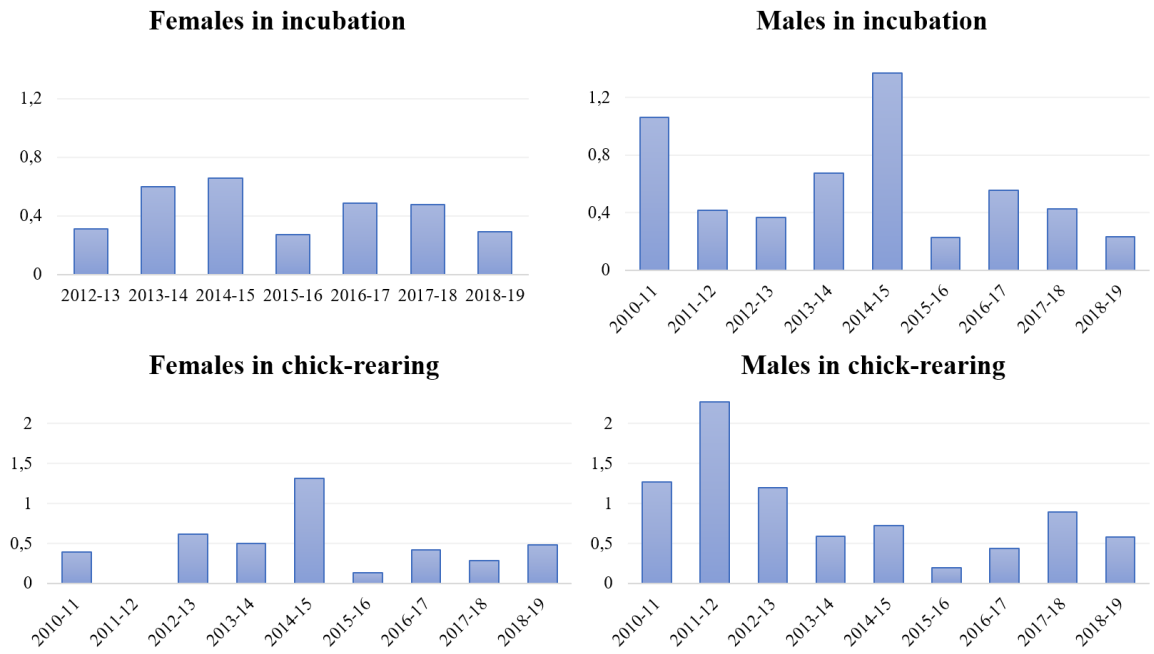


Figure S4: Annual Standard Ellipse Area corrected for small sample size (SEA_c) in ‰².

Note that only one sample of a female in chick-rearing was analysed for 2011-12, which precluded us to perform isotopic niche analysis and thus to calculate the Standard Ellipse Area.

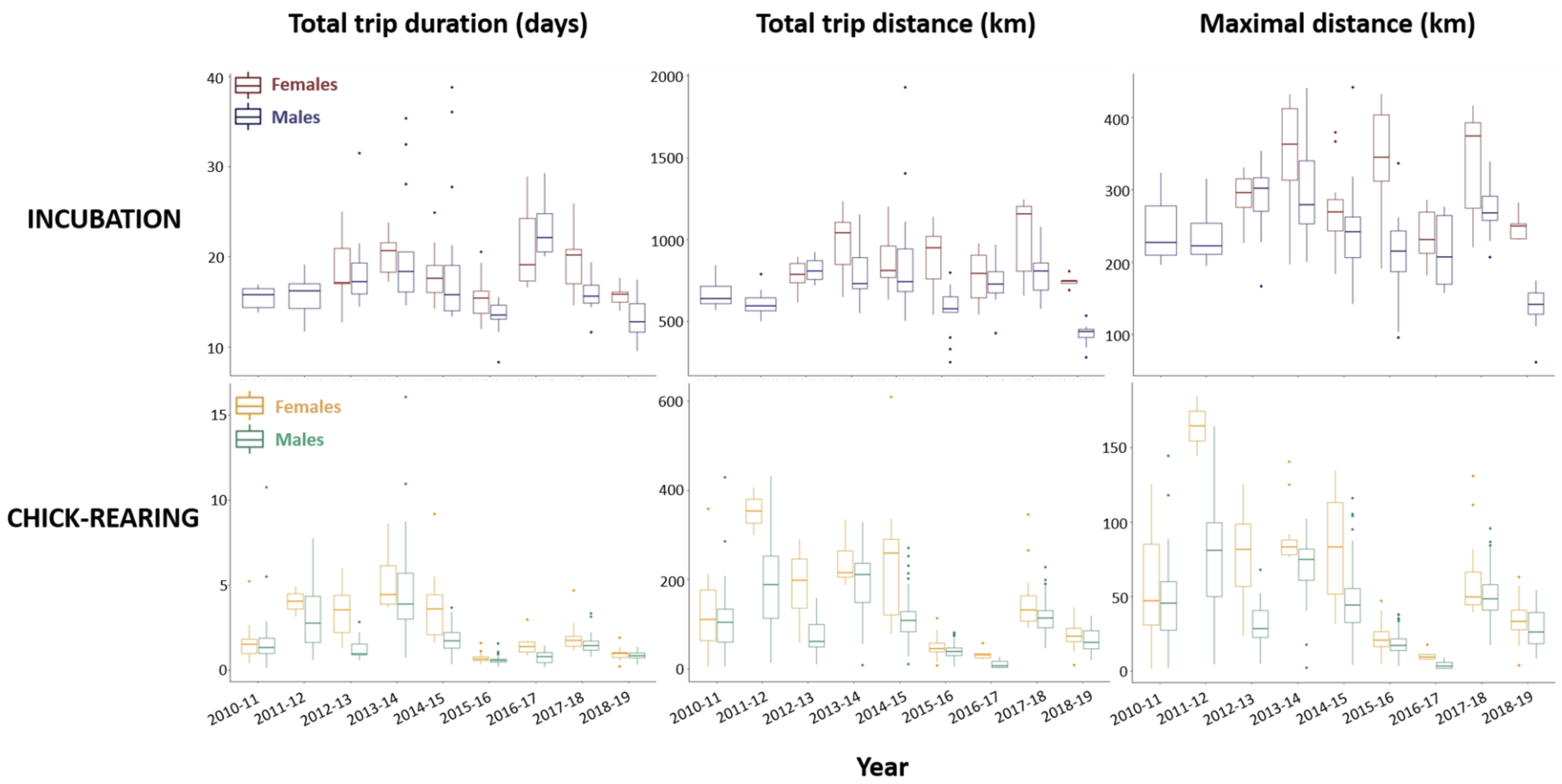
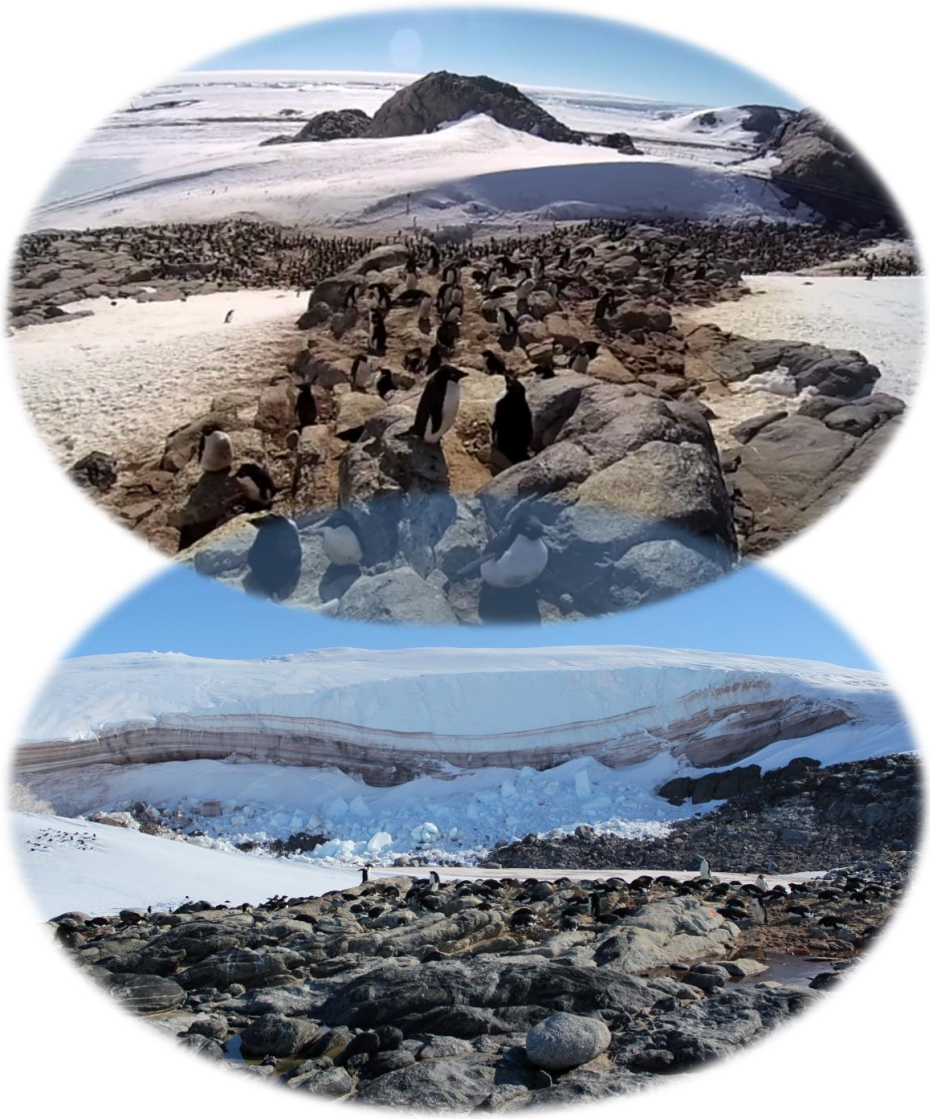


Figure S5: Annual distribution of the Adélie penguins trip duration (days), trip distance (km) and maximal distance (km) during each stage and for each sex.

Chapitre 5

Sea-ice edge is more important than closer open water access for foraging Adélie penguins: evidence from two colonies



RÉSUMÉ

Les espèces sentinelles comme le manchot Adélie sont utilisées pour évaluer l'impact des changements environnementaux. Leur relation à la glace a été intensément étudiée, bien que peu d'études se soient penchées sur la comparaison des comportements de cette espèce dans différents sites d'études en simultanée en réponse à des conditions de glace comparable. Nous avons comparé le comportement alimentaire des manchots Adélie de deux colonies en Antarctique de l'Est : l'Île des Pétrels intensément étudiée, et Cap Bienvenue dans laquelle les données de comportement alimentaire des manchots étaient pour la première fois collectées. Nous avons étudié leur stratégie en 2016-17 pendant la période F1 caractérisée par une forte extension de glace, et en 2017-18 en M1 avec des conditions de glace plus diffuses autour des colonies. Nous avons testé si les manchots exploitaient préférentiellement à l'échelle journalière la bordure de glace éloignée, ou s'ils tiraient avantage de points d'eau proches de leur colonie. Nous avons également comparé leur régime alimentaire par analyses isotopiques.

Les manchots Adélie des deux colonies ne suivaient pas les mêmes directions au début de leur voyage sans pour autant se diriger aux accès à l'eau les plus proches. Cependant, leur comportement alimentaire (durée, distance) était comparable entre les deux colonies. Les femelles et les mâles des deux colonies favorisaient les habitats situés près de la pente continentale, la bordure de glace et plus au nord de celle-ci pour leur alimentation. De plus, les niches écologiques des deux colonies étaient semblables. Ces résultats suggèrent que les manchots n'anticipent pas les variations à fine échelle spatio-temporelle de la dynamique de la glace de mer mais utilisent des structures prévisibles à plus large échelle en termes de localisation et d'abondance des ressources. Leur stratégie de recherche alimentaire n'a pas montré un caractère exploratoire dans des structures d'eau ouverte comme les polynies avant la bordure de glace. Cela suggère une concentration moindre en ressources suite à une potentielle déplétion en proies, ces structures étant hautement exploitées en hiver par d'autres prédateurs. Ces réponses comportementales communes aux variations de la glace entre deux populations de l'Antarctique de l'Est soulignent, dans un contexte de conservation des écosystèmes polaires, la nécessité d'étudier de nouvelles colonies pour attester du caractère généralisable du comportement alimentaire des manchots Adélie d'une seule colonie aux colonies adjacentes. La généralisation des réponses de différentes colonies pourrait permettre par la suite de n'étudier qu'une seule colonie pour en tirer des informations pertinentes à l'échelle de la Terre Adélie.

Paper 1 - Michelot C.[1], Kato A.[1], Raclot T.[2], Shiomi K.[3], Goulet P.[4], Bustamante P.[5,6], Ropert-Coudert Y.[1] (2020) Sea-ice edge is more important than closer open water access for foraging Adélie penguins: evidence from two colonies.

[1]*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, La Rochelle Université – CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France*

[2]*Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien – CNRS, UMR 7178, 67200 Strasbourg, France*

[3]*National Institute of Polar Research, Tokyo 190-8518, Japan*

[4]*Sea Mammal Research Unit, University of St Andrews, St Andrews KY16 9XL, United Kingdom*

[5]*Littoral, Environnement et Sociétés, La Rochelle Université – CNRS, UMR 7266, 17000 La Rochelle, France*

[6] *Institut Universitaire de France (IUF), 1 rue Descartes 75005 Paris, France*

ABSTRACT

Sentinel species, like Adélie penguins, have been used to assess the impact of environmental changes, and their link with sea ice has received considerable attention. Here, we tested if foraging Adélie penguins from 2 colonies in East Antarctica target the distant sea-ice edge or take advantage of closer open waters that are readily available near their colony. We examined the foraging behaviour of penguins during the incubation trips of females in 2016 and males in 2017, using GPS tracking and diet data in view of daily sea-ice data and bathymetry.

In 2016−2017, sea-ice cover was extensive during females' trips but flaw leads and polynyas were close to both study sites. Sea ice receded rapidly during males' trips in 2017−2018. Despite close open water near both colonies in both years, females and males preferentially targeted the continental slope and the sea-ice edge to forage. In addition, there was no difference in the diet of penguins from both colonies: all penguins fed mostly on Antarctic krill and males also foraged on Antarctic silverfish.

Our results highlight the importance of the sea-ice edge for penguins, an area where food abundance is predictable. It is likely that resource availability was not sufficient in closer open water areas at such an early stage in the breeding season. The behaviours displayed by the penguins from both colonies were similar, suggesting a common behaviour across colonies in Terre Adélie, although additional sites would be necessary to confirm this hypothesis.

Keywords: *Pygoscelis adeliae* · Incubation trip · Sea-ice edge · Colony · Diet · GPS · Stable isotopes

1. Introduction

The climate is rapidly changing, and this has important impacts on the Arctic and Antarctic, which are major regulators of the global climate (Massom et al. 2013, Hobbs et al. 2016). In the last 30 yr, the annual sea-ice extent in Antarctica has increased by 1.5 % per decade in response to atmospheric and oceanic warming (Collins et al. 2013, Comiso et al. 2017). However, according to models, Antarctica will experience a major sea-ice extent loss by the end of the century (Collins et al. 2013, England et al. 2018).

In polar regions, ecosystem dynamics are mostly driven by sea ice (Massom & Stammerjohn 2010), as sea-ice covered areas play a key role in biogeochemical cycles and primary production, and represent highly productive habitats (Nicol et al. 2000, Arrigo & van Dijken 2003, Massom & Stammerjohn 2010). More specifically, sea-ice ecosystem dynamics depend on seasonal change in sea-ice growth, extent and retreat. In this system, partially covered open water areas characterized by diffuse sea-ice conditions, called marginal ice zones (MIZ), represent areas of high primary production, as they are the first to be exposed to increasing light penetration in early spring (Massom et al. 1998, Arrigo & van Dijken 2003). Diatoms, which are at the base of the 'food chain of giants' (Smetacek et al. 2004), develop in those areas and enhance krill and fish presence, which are then consumed by higher trophic level species. As the interface between open water and ice, the MIZ is found at the ice edge, but also at the borders of coastal polynyas and flaw leads. There are various ways of defining these structures; here, we follow the definitions of Massom et al. (1998), Smith & Barber (2007) and Massom & Stammerjohn (2010). Polynyas are large areas of open water that form, often recurrently, in the coastal zone and are characterized by persistent fast-ice. Flaw leads are long, linear, ephemeral water accesses that separate the persistent fast-ice from the pack-ice, and are characterized by large drifting ice floes. Finally, the ice edge delimits the transition from the pack-ice to open sea and also presents highly productive conditions (Massom et al. 1998, Smith & Barber 2007, Massom & Stammerjohn 2010). Despite physical and biogeochemical differences around Antarctica, the MIZ is important for predators' foraging activity around the continent (Karnovsky et al. 2007, Labrousse et al. 2018). The occurrence of polynyas positively influences the presence of emperor penguin *Aptenodytes forsteri* breeding colonies (Massom et al. 1998) and the size of Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* colonies (Ainley 2002, Arrigo & van Dijken 2003). In addition, during the winter when the sea-ice cover becomes a physical barrier, partially or totally ice-free areas are used as air-breathing access or as predictable

foraging grounds for predators (Karnovsky et al. 2007, Labrousse et al. 2018). In spring and summer, they can also be used as major transiting areas to rapidly reach profitable foraging grounds under extensive sea- ice conditions (Clarke et al. 2006, Kato et al. 2009, Widmann et al. 2015). The dependence of predators on sea-ice conditions makes them particularly suitable as indicators of the state of the ecosystem. Being located in the higher levels of trophic chains, top predators integrate and respond rapidly to changes occurring at lower levels (*e.g.* emperor penguins, Jenouvrier et al. 2012; Adélie penguins, Cimino et al. 2016; south polar skuas *Catharacta maccormicki*, Pacoureau et al. 2019). Central place foraging predators that breed on land and commute regularly between the land and the sea to feed during the breeding season (Elliott et al. 2009) are also easily observable. Together with information on dietary regime, the study of their foraging behaviour can inform ecosystem dynamics and resource availability in such a dynamic environment (Frederiksen et al. 2007, Bost et al. 2009).

Among the meso-predators, the Adélie penguin is often referred to as the 'bellwether' of the sea-ice ecosystem (Ainley 2002). This sentinel species is the most abundant seabird species in Antarctica, with more than 3.79 million pairs around the continent (Lynch & LaRue 2014). Their foraging behaviour and breeding success are closely related to sea-ice conditions and dynamics during the winter but also during the summer period, as they time their reproduction to match the peak of food availability (Ainley 2002, Emmerson et al. 2015, Ropert-Coudert et al. 2018). They mainly feed on Antarctic and ice krill *(Euphausia superba* and *E. crystallorophias)*, and also on Antarctic silverfish *Pleuragramma antarctica* (Wienecke et al. 2000, Ainley 2002, Cherel 2008). The development and abundance of their main prey are highly dependent on the sea-ice dynamics throughout the winter (Knox 1994, Koubbi et al. 2010, Meyer et al. 2017). During the winter, microalgae and bacteria attach underneath the sea ice where krill come to graze on them and reproduce (Meyer et al. 2017). In spring, the ice breaks and makes krill – and subsequently, fish – available to penguins and other upper predators (Knox 1994, Wienecke et al. 2000). Adélie penguins' optimal growth rate and foraging activity are found under moderate sea-ice cover conditions, and are often associated with a sea-ice concentration of around 15−20 %, *i.e.* diffuse sea-ice conditions found in the MIZ (Ainley 2002, Ballard et al. 2010, Barbraud et al. 2015, Le Guen et al. 2018). To examine their dependence on sea ice, the foraging behaviour of Adélie penguins has been studied at distant sites with contrasting sea-ice conditions (Watanuki et al. 1997, 2002) or at a given colony but in years of different sea-ice conditions and/or at different breeding stages (Wienecke et al. 2000, Clarke et al. 2006, Nesti et al. 2010, Erdmann et al. 2011, Le Guen et al. 2018). However, data

on Adélie penguin foraging behaviour has, to date, only been obtained from a restricted number of colonies, mostly in relation to the relative ease of access of these sites to researchers.

In 2010, the intrusion of the B09B iceberg in Commonwealth Bay, East Antarctica, led to high fast-ice expansion in that region. Before this event, the Commonwealth Bay area was rarely covered by sea ice (Clark et al. 2015, Wilson et al. 2016). In recent years, episodes of extreme sea-ice extent coupled with rainfall in Terre Adélie (East Antarctica) led to massive breeding failures in the colony of Adélie penguins, as well as other seabirds, on the Ile des Pétrels (Barbraud et al. 2015, Ropert-Coudert et al. 2018). The change in the icescape coupled with the occurrence of extreme weather events mean that the region and the resident animal populations are now facing new challenges. Populations on the Ile des Pétrels have been intensively studied over the past years, and the foraging behaviour of Adélie penguins breeding there has received considerable attention (Ropert-Coudert et al. 2001a,b, 2002a,b, 2004, Cottin et al. 2012, Widmann et al. 2015, Le Guen et al. 2018). However, the foraging response to the new icescape situation by colonies located east and west of this well-known colony remains unknown.

In this context, and bearing in mind the potential role of polynyas and/or flaw leads noted above, the goal of our study was to test if Adélie penguins tend to target the distant sea-ice edge or if they take advantage of closer open water areas to optimize their foraging activity. We tested this on the first incubation trips of Adélie penguins from 2 colonies in East Antarctica: the regularly studied colony of Ile des Pétrels (near Dumont d'Urville French station, Terre Adélie) and that of Cap Bienvenue, 24 km east of the former (Fig. 1). We expected birds from the 2 colonies to target the MIZ from the closest available open water areas, especially under extensive sea-ice conditions, as seen in other colonies and with other species (Kato et al. 2009, Cottin et al. 2012, Labrousse et al. 2018).

2. Material & Methods

2.1 - Study area and foraging data

During the breeding seasons of 2016 and 2017, Adélie penguin foraging data were collected at 2 locations in East Antarctica: a colony located on the Ile des Pétrels, near the Dumont d'Urville French research station (66.66° S, 140.01° E), and a colony on Cap Bienvenue (66.72° S, 140.52° E). These 2 colonies are separated by a stretch of coastline and

the Astrolabe Glacier with no colonies between them (Fig. 1) and are surrounded by other distant colonies (Barbraud et al. 1999, Lynch & LaRue 2014). About 15 000 and 24 100 breeding pairs of Adélie penguins are present in those 2 colonies respectively (C. Barbraud & K. Delord unpubl. data; counts made in November 2017 and December 2016 respectively).

In 2016, a total of 16 females from the Ile des Pétrels colony were instrumented with GPS loggers before their first incubation trip, between 19 and 23 November. Three types of

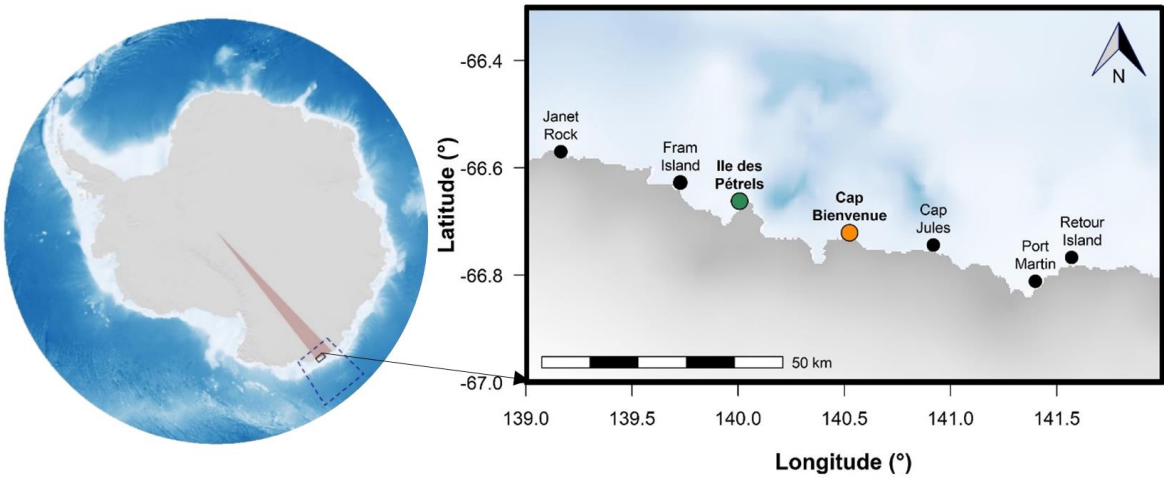


Figure 1 : Global view of Antarctica (left) with the Terre Adélie sector (red triangle) and a close up (right) on the coastline in Terre Adélie (black polygon) within our study area (larger dashed-blue polygon), showing the 2 studied Adélie penguin colonies: Ile des Pétrels in green, and Cap Bienvenue in orange. Note that the colonies colour-code is used in all figures. Other surrounding colonies are indicated with black dots.

GPS devices were used: 11 CatTrack, 4 CatLog (Catnip Technologies), ca. 14 × 35 × 70 mm, 30 g and customized to be waterproof (see Widmann et al. 2015 for details), recording a location every 15 min; and 1 AxyTrek (TechnoSmart), ca. 8 × 35 × 70 mm, 28 g, recording 1 location min^{-1}. In addition, on 22 November 2016, 16 females from the Cap Bienvenue colony were equipped with CatTrack GPS loggers (same characteristics as above). For both sites, loggers were attached on the birds' back feathers with marine tape and mastic and secured with cable-ties (Wilson et al. 1997). Birds were released at their nest. Upon their return from a single trip at sea, equipped penguins were recaptured on their nest to retrieve the loggers, and blood samples (1−2 ml) were collected from the bird's foot vein into a syringe containing heparin to avoid blood clotting.

Similarly, in 2017, a total of 20 males from the Ile des Pétrels colony were instrumented with GPS loggers before their first incubation trip. A total of 10 CatTrack and 10 AxyTrek were deployed between 4 and 8 December. The AxyTreks were set to record locations every 1 min while the CatTracks were set to record locations every 15 min. On 6 December, 15 males from

the Cap Bienvenue colony were instrumented with CatTrack, recording 1 point every 15 min. The same attachment and removal procedures as for the females were used.

On Ile des Pétrels, the nest and partner of the tagged birds were monitored from a distance every 3 h. Upon return of the tagged individual, the date and time were noted and the loggers removed. On Cap Bienvenue, we timed a second visit to the colony to coincide with the estimated return date of the tagged bird using the phenology of the Ile des Pétrels colony, as breeders are relatively well synchronized early in the season. In 2016, the second visit took place on 19 December, while in 2017, 3 visits to Cap Bienvenue took place on 25 and 30 December 2017 and 5 January 2018.

2.2 - Environmental data

Environmental data were extracted for our study area, between 61−68° S and 134−147°E, and transformed into raster map with the 'raster' package in R v.3.5.1 (Hijmans et al. 2015, R Core Team 2017), with a grid cell resolution of 6.25 km representing an area covering 516 165.9 km².

We used bathymetric data from the finest available (at that time) resolution GVdem data set (Beaman et al. 2011; NASA, grid cell resolution: 0.001 × 0.001 arcdegree), which covers an area of 302 476.4 km² between 63−69° S and 138−148° E, *i.e.* the majority of the study area used by birds except for the western part. To include the latter, we used the international bathymetric chart of the Southern Ocean (IBCSO) data set (Arndt et al. 2013; grid cell resolution: 500 m, covering the whole Southern Ocean, based on a stereo graphic projection), averaged on the raster grid of the study area. The bathymetric features were extracted with the 'rasterToContour' function of the 'raster' package in R. The continental shelf was delimited between 0 and 549 m depth, with the shelf break between 500 and 549 m. The continental slope between 550 and 3500 m was divided in 3 depth strata. The first stratum, between 550 and 1999 m, is characterized by a complex network of submarine canyons; the second, between 2000 and 2999 m, is characterized by the presence of deep-sea channels; and the third, between 3000 and 3499 m, has a lower gradient than the other strata. The abyssal plain was considered at depths greater than 3500 m (Koubbi et al. 2010, Beaman et al. 2011) (see Fig. 2).

Daily sea-ice concentration data (Advanced Microwave Scanning Radiometer, AMSR-2, grid cell resolution of 6.25 × 6.25 km) were downloaded from the website of the University of

Bremen (https://seaice.uni-bremen.de/data/amsr2/asi_ daygrid_swath/s6250) from the date the first bird was equipped to the date of last logger recovery, for each season.

Open water features were extracted from the daily sea-ice concentration following the same procedure as for bathymetric features. The sea-ice edge was defined as the last 15 % of sea-ice concentration cells before the open sea (Stammerjohn & Smith 1997, Massom & Stammerjohn 2010). Polynyas were defined as any cells of open water that were totally surrounded by sea ice (>15 %). Three recurrently observed polynyas were detected: the Dumont d'Urville polynya in the vicinity of the Ile des Pétrels (around the centroid located 66.1° S, 139.6° E, slightly west from the colony), the Commonwealth Bay polynya (around the centroid located 66.2° S, 142° E, east of Cap Bienvenue) and the Mertz polynya (around the centroid located 66.6° S, 147.2° E and opening around the Mertz glacier). Finally, flaw leads with a surface equivalent or larger than the smallest polynya recorded during the season were extracted with 50 % of sea-ice concentration to account for larger portion of ice-free areas (Videos S1 & S2 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m640p215supp/).

Each cell was assigned a binary value: 0 if the cell corresponded to an open water fraction (flaw lead/polynya or open sea beyond the ice-edge) or 1 otherwise. To ascertain that birds were genuinely on sea ice with limited access to open water, and to account for the MIZ around each open water feature, we attributed a value of 0 to cells located in a 12.5 km buffer (2 rows of cells) around the contour of each open water feature.

We calculated the nearest distance between each grid cell centroid and each colony using the 'gridDistance' function from the 'raster' package. We also calculated the nearest distance between each colony and each bathymetric and open water feature, using the 'dist2Line' function from the 'geosphere' package.

2.3 - GPS data cleaning and processing

GPS tracks were processed using R v.3.5.1 (R Core Team 2017). Duplicate points corresponding to artefacts of recording (2 points recorded at the exact same location) and an excess of points at the colony before the departure and after the return of penguins were removed. Outlier points (*e.g.* locations with impossible date − time, or points with a Northern Hemisphere latitude), considered unrealistic, were also removed. Incomplete tracks from birds from Cap Bienvenue colony were removed from the analysis. For incomplete tracks from the Ile des Pétrels birds, a point at the colony, with the date and time of the bird's return noted from

the regular visual checks of the nests, was added virtually. Using this approach, tracks for which more than 60 % of the total trip duration was recorded were kept and completed with a straight line on their inward journey, between the last location recorded and the point added at their returning date − time to the colony. Doing so, the approximate distance travelled and potential habitat crossed during the birds' inward journey were taken into account in the analyses. GPS tracks were then resampled with a regular time step of 30 min, using the 'redisltraj' function of the R package 'adehabitatLT' (Calenge 2015), to have regular steps between locations and to avoid too many location interpolations, as some gaps between locations can occur during birds' dives. A total of 10 tracks in each colony were kept for the females' first incubation trips in 2016−2017 (see Table 1), and 14 and 10 tracks for males from Cap Bienvenue and Ile des Pétrels respectively in 2017−2018. Among the tracks kept, only 4 female tracks and 1 male track were incomplete and kept in the analysis. The missing part of their trips (which was interpolated) represented between 0.2and 9.6 % of the females' trip durations, and 20 % of the male's trip.

The following parameters were defined for each bird: total distance travelled (km), total trip duration (h) and maximal distance to the colony (km). Heading of birds 24 h after their departure was calculated, relative to their colony and relative to the closest open water point (polynya, ice-edge, open sea or flaw leads), on the day of their departure, to assess if birds were targeting the nearest open water area available. The residence time, *i.e.* the number of locations in each cell per day, was used as a proxy for searching and diving activity (Peron et al. 2012, Warwick-Evans et al. 2015) and was related to environmental variables in the given cell.

2.4 - Trophic niche

Analyses of the stable isotopes of nitrogen (δ15N) and carbon (δ13C) were used to estimate the trophic niche of Adélie penguins and the position of the prey they ingested. Immediately after collection, the blood was centrifuged at 5000 rpm (1677 × *g)* for 7 min to separate red blood cells from plasma that were both stored at −20°C. Plasma, with a turnover ranging from days to weeks, was used for examining diet during the incubation trip (Hobson & Clark 1992, Beaulieu et al. 2010, Barquete et al. 2013). Plasma samples were first lyophilized for 48 h, powdered, weighed and then lipid-extracted. Indeed, as lipids are highly depleted in 13C relative to other tissue components (DeNiro & Epstein 1977), they were removed using a chloroform−methanol solution (2:1 V:V derived from the Folch's procedure), at the Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENSs, La Rochelle, France). The samples were then

encapsulated into tin capsules (0.2 − 0.4 mg) for stable isotope analysis trough isotope-ratio mass spectrometry. Isotopic analyses were performed with a Thermo Scientific Delta V Advantage mass spectrometer coupled to a Thermo Scientific Flash EA1112 elemental analyser. Results are presented in the usual δ notation relative to the deviation from standards (Vienna PeeDee Belemnite for $\delta^{13}C$ and atmospheric N_2 for $\delta^{15}N$), in parts per thousand (‰). Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide and peptone) indicated measurement errors <0.15‰ for both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values. The standard ellipse area corrected for small sample size (SEA_C), an ellipse representing the probability of containing 40 % of the data, and the Bayesian standard ellipses areas (SEA_B) ('SIBER' package in R; Jackson et al. 2011) were used to estimate the isotopic niches used by birds from the 2 colonies each year, with 2 × 105 replicates for quantifying the uncertainty and allowing robustness in our statistical analysis. We calculated the SEA_C, and the area of overlap between the 40 and 95 % isotopic niches from the SEA_B using the maximum likelihood ellipses for the 2 groups.

2.5 - Statistical analysis

The normality of trip duration, distance travelled, maximum distance, heading and isotopic ratios were tested with Shapiro-Wilks test. The equality of the variance was tested using Fisher's test. Finally, differences in the aforementioned parameters between colonies were tested using Student's *t*-test if normality and homogeneity of variances were respected, or Mann-Whitney test if not. Results are presented as means ± SD.

Two generalised linear mixed-effect models with a negative binomial distribution were built for each season, to compare the effects of both open water and bathymetric features on the residence time of birds. An interaction term was added to compare the effect of each feature on residence time according to the colony of origin. A random effect was added to the model to take into account the individual effect in the variability of the response variable. Models were built with the 'glmer.nb' function of the 'lme4' package in R (Bates et al. 2015). Statistical significance was defined at $p \leq 0.05$. ANOVA was performed for each model to test the significance of the relationship among variables, with the 'Anova' function from the 'car' package. A Wald test of Type II was applied. Then, a post hoc test was performed to compare 2 by 2 the difference of the effect of features on bird residence time within each colony. It also allowed us to determine the significant difference between the 2 colonies for each feature. The post hoc tests were performed using the 'emmeans' function from the R package 'emmeans' (Lenth 2018).

Note that females and males were monitored in 2 different years and at 2 different times of the season (beginning of incubation for females in 2016, end of incubation for males in 2017), which precluded us from conducting a sex comparison of foraging parameters.

3. Results

3.1 - Sea-ice conditions

In 2016, the sea-ice extent was high during the females' first incubation trip (20 November to 22 December), extending on average 177.3 ± 36.2 and 176.1 ± 33.0 km from the Ile des Pétrels and Cap Bienvenue colonies respectively. The large polynya of the Commonwealth Bay (1794.0 ± 1006.0 km²) was 63.9 ± 5.4 km from the Cap Bienvenue colony and, like the Mertz polynya, remained present during the time the females were at sea. In contrast, the Dumont d'Urville polynya did not open; the closest open water to the Ile des Pétrels – Commonwealth Bay polynya – was 80.9 ± 3.9 km away. Females from both sites had access to flaw leads opening along the shelf edge during their trips (Videos S1, S3 & S4).

In 2017, sea-ice conditions varied greatly over the incubation period of the males (4−29 December): large open water areas were already available at the start of the male incubation trip period, followed by a marked sea-ice retreat during which polynyas alternated with open sea. Sea-ice extent was on average 127.8 ± 89.0 km from Cap Bienvenue and 131.9 ± 83.6 km from the Ile des Pétrels over the study period. When it appeared (1 d only during the period), the 1057.2 km² Commonwealth Bay polynya was 91.4 km east of Ile des Pétrels, and 81.2 km east of Cap Bienvenue. During the 15 d it was opened, the Dumont d'Urville polynya was located on average 52.5 ± 20.4 km west of Cap Bienvenue and 39.4 ± 14.7 km west of the Ile des Pétrels. Its area ranged from 577.2 to 4460.3 km² during this period, with an averaged area of 2841.6 ± 1136.9 km² (Videos S2, S5 & S6).

3.2 - Adélie penguin foraging behaviour

Females left the Ile des Pétrels between 20 − 24 November 2016 and returned between 9−22 December 2016 (Fig. 2A, Video S3). Females left Cap Bienvenue between 22−25 November 2016 and returned between 7−8 December 2016 (Fig. 2B, Video S4). In total, 11 functional GPS units were recovered in each colony, but only 20 tracks with 60 % or more of the trip covered (10 in each colony) were kept for analyses. Males left the Ile des Pétrels between 4−8 December 2017 and returned between 18−24 December 2017 (Fig. 2C, Video S5). Males left Cap Bienvenue on 6−7 December 2017 and returned between 20−29 December 2017 (Fig. 2D, Video S6).

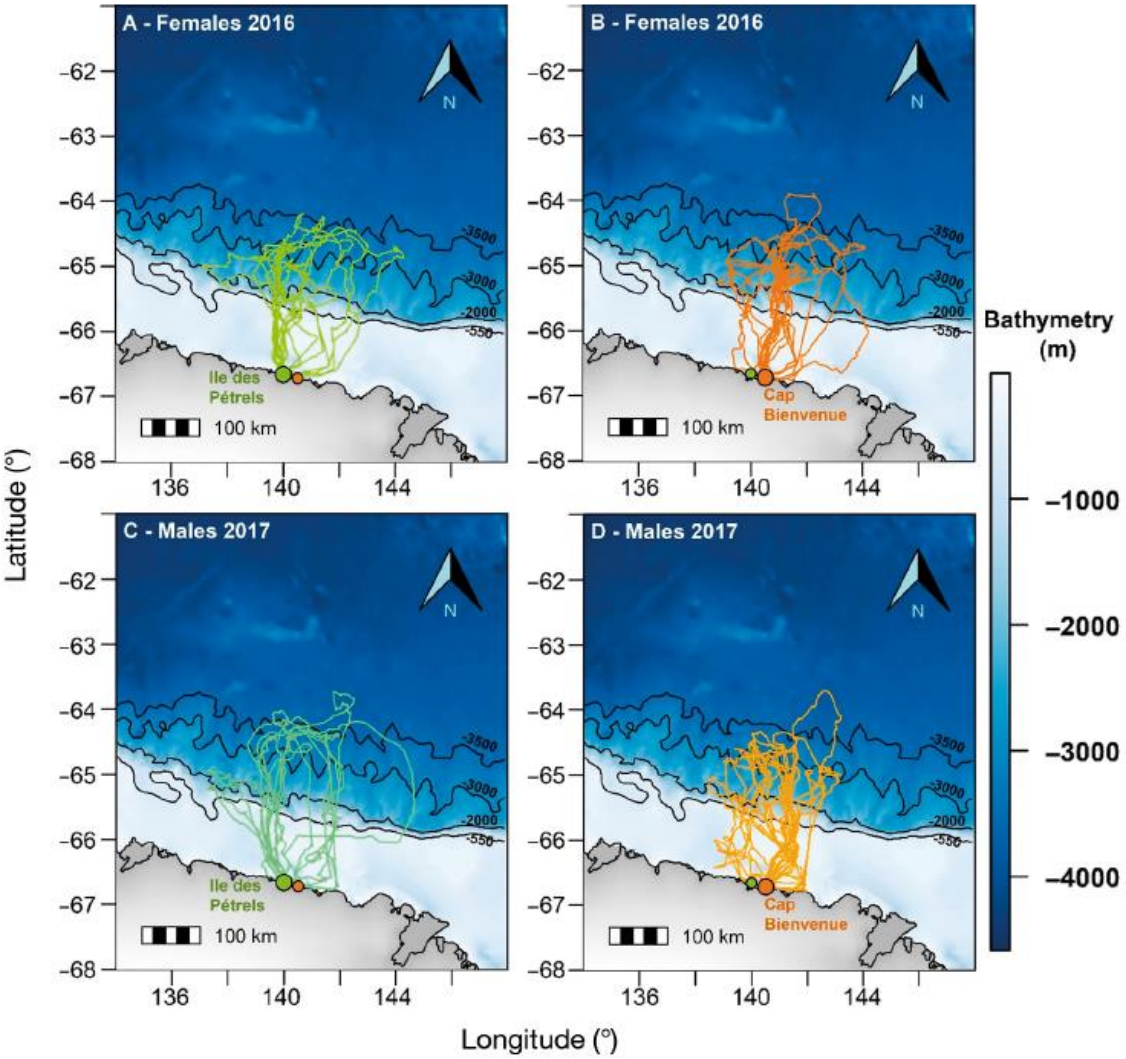


Figure 2 : GPS-tagged Adélie penguin tracks, showing female movements in 2016 from (A) Ile des Pétrels and (B) Cap Bienvenue, and male movements in 2017 from (C) Ile des Pétrels and (D) Cap Bienvenue (see Fig. 1 for colony locations). Black lines: bathymetric limit of the continental shelf and slope.

There were no significant differences in trip duration, total distance covered during the trip and maximum distance to the colony between the 2 colonies for both females and males (Table 1). However, females from Ile des Pétrels headed north-west in their first day at sea (−25.20 ± 5.71°), whereas females from Cap Bienvenue headed significantly ($p = 0.015$) more towards the north (7.17 ± 11.98°). Surprisingly, females from both sites did not head towards the nearest open water (Commonwealth Bay polynya in the north-east) or the nearest ice edge (also north-east) (Fig. 3A, B), except for one female from Cap Bienvenue that went in the direction of the closest edge point. Only 2 females from Cap Bienvenue crossed the Commonwealth Bay polynya before continuing their way to the ice edge.

Table 1 : Number of Adélie penguin GPS tracks analysed, mean trip duration, total trip distance and maximum distance to colony for females from the Ile des Pétrels colony in 2016 and males from the Cap Bienvenue colony in 2017, and result of the Student's *t*-tests comparing trip parameters between colonies

Sex - Year	Colony	Trips	Trip duration (d)		Total distance (km)		Maximum distance (km)	
			Mean ± SD	p-value	Mean ± SD	p-value	Mean ± SD	p-value
Females - 2016	**Ile des Pétrels**	10	21.28 ± 4.90	0.260	779.18 ± 148.78	0.747	237.07 ± 35.53	0.936
	Cap Bienvenue	10	19.00 ± 3.78		748.20 ± 170.70		235.57 ± 46.38	
Males - 2017	**Ile des Pétrels**	10	17.06 ± 2.22	0.268	751.72 ± 91.76	0.285	270.92 ± 37.53	0.099
	Cap Bienvenue	14	16.01 ± 2.25		810.00 ± 168.00		242.59 ± 41.24	

In 2017, males from the Ile des Pétrels headed towards the north-west (−18.08 ± 6.66°) on their first day at sea, while males from Cap Bienvenue headed northeast (32.01 ± 19.45°); this was significantly different between the 2 colonies ($p < 0.001$) (Fig. 3C,D). By doing so, the Ile des Pétrels males travelled in the direction of the closest open water point (the sea-ice edge). The date of 8 December was an exception, however: the Dumont d'Urville polynya appeared and was at that point the closest open water area from the colony, compared with the sea-ice edge which had moved north-east. Yet males departing on 8 December continued to head towards the north-west (Fig. 3C). All Cap Bienvenue males that started their trip on 6 December headed towards the north-east but the closest open water point was the sea-ice edge located northwest of the colony. On the next day, the sea-ice edge had moved, and the closest open water point was then located east of the colony (Fig. 3D). As males did not change their main direction of travel, they headed closer to the nearest open water area on that occasion, except

for one male that went north-west, where the closest open water point had been located the day before (indicated on Fig. 3D). Before reaching the furthest point away from their respective colony, 6 males from the Ile des Pétrels and 2 from Cap Bienvenue crossed the Dumont d'Urville polynya. Although birds from a given colony did not leave on the same day, penguins of both sexes followed approximately similar directions, except for one male from Cap Bienvenue.

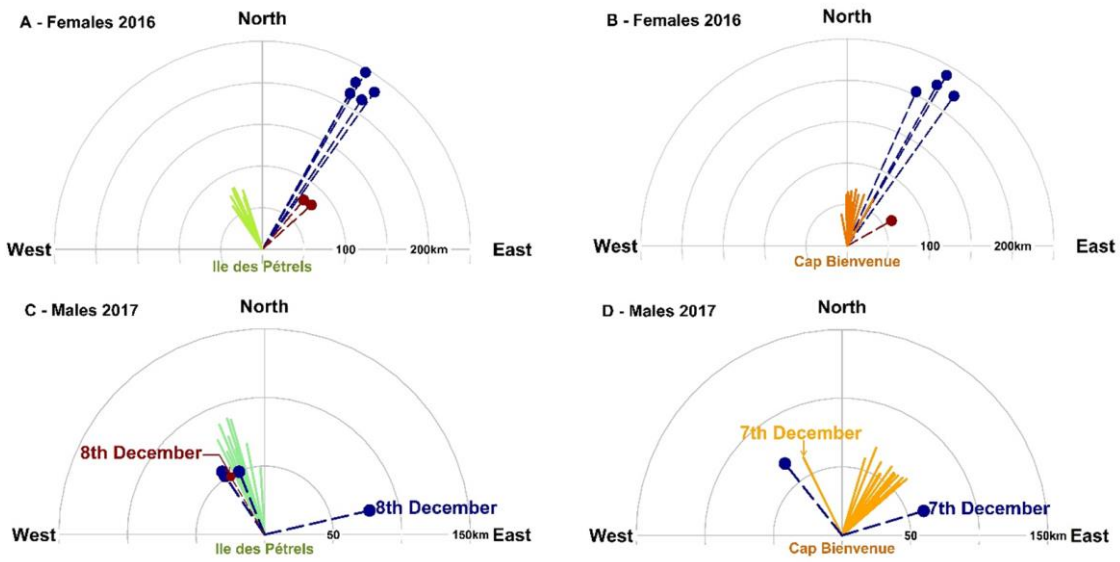


Figure 3 : Directions and distance taken by Adélie penguins (solid lines) from (A,C) the Ile des Pétrels, and (B,D) Cap Bienvenue after a 24 h trip (females and males departed their colonies between 20–28 Nov 2016 and 4–8 Dec 2017 respectively), together with the direction of the closest ice edge (dotted navy lines) and, when opened and closer to the colonies, the closest polynya or leads (dotted brown lines) from each colony on the day of the birds' departure. Note that in (C), the ice edge moved east of the Iles des Pétrels colony on 8 December and a polynya opened (indicated in red). Note that in (D), the ice edge moved on 7 December, and one male from Cap Bienvenue took the opposite direction

In 2016, females from both colonies spent similar residence times in each open water feature (Fig. 4A) and in each bathymetric feature (Fig. 4B). Within colonies, the Ile des Pétrels females had the lowest residence time in the Commonwealth Bay polynya, compared to the sea ice or at the ice edge (Fig. 4A, Table 2), and they favoured the deep regions of the continental slope between 3000 and 3500 m and the abyssal plain (Fig. 4B, Table 3). The residence time of Cap Bienvenue females was higher at the sea-ice edge and in the open sea than in any other open water features (Table 2). They also spent more time in the abyssal plain and the slope between 3000 and 3500 m and, to a lesser extent, the slope between 2000 and 2500 m (Table 3).

Table 2 : Pairwise comparison of open water feature effects on residence time of Adélie penguin females from each colony in 2016, with the estimates, standard error (SE) and p-value corresponding to the significance of the effect of one feature on the other. Significant differences between open water feature effects are indicated as *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001. Each reference open water feature is compared to the other levels. CB polynya: Commonwealth Bay polynya.

Reference feature	Compared feature	Ile des Pétrels			Cap Bienvenue		
		Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value
Ice edge	Open sea	0.166	0.124	0.943	-0.158	0.105	0.888
	Sea ice	0.065	0.054	0.972	0.194	0.054	**0.012 ***
	Flaw leads	0.052	0.074	0.999	0.356	0.084	**0.001 *****
	CB polynya	0.496	0.101	**< 0.001 *****	0.835	0.100	**< 0.001 *****
Open sea	Sea ice	-0.102	0.121	0.998	0.353	0.102	**0.020 ***
	Flaw leads	-0.114	0.131	0.997	0.514	0.121	**< 0.001 *****
	CB polynya	0.330	0.146	0.416	0.993	0.129	**< 0.001 *****
Sea ice	Flaw leads	-0.012	0.036	1.000	0.161	0.075	0.497
	CB polynya	0.431	0.096	**< 0.001 *****	0.640	0.096	**< 0.001 *****
Flaw leads	CB polynya	0.167	0.145	0.979	0.479	0.116	**0.001 ****

Table 3 : Pairwise comparison of bathymetric feature effects on residence time of Adélie penguin females from each colony in 2016, with the estimates, standard error (SE) and p-value corresponding to the significance of the effect of one feature on the other. Significant differences between bathymetric feature effects are indicated as *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001. Each reference bathymetric feature is compared to the other levels.

Reference feature	Compared feature	Ile des Pétrels			Cap Bienvenue		
		Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value
Continental shelf	Slope 550-2000m	-0.164	0.058	0.134	-0.088	0.061	0.912
	Slope 2000-2500m	-0.286	0.048	**< 0.001 *****	-0.526	0.050	**< 0.001 *****
	Slope 2500-3000m	-0.437	0.059	**< 0.001 *****	-0.737	0.065	**< 0.001 *****
	Abyssal plain	-0.684	0.208	**0.034 ***	-1.104	0.140	**< 0.001 *****
Slope 550-2000m	Slope 2000-2500m	-0.122	0.057	0.504	-0.438	0.060	**< 0.001 *****
	Slope 2500-3000m	-0.273	0.069	**0.003 ****	-0.646	0.074	**< 0.001 *****
	Abyssal plain	-0.520	0.211	0.288	-1.016	0.144	**< 0.001 *****
Slope 2000-2500m	Slope 2500-3000m	-0.150	0.060	0.270	-0.2074	0.066	0.053
	Abyssal plain	-0.398	0.208	0.662	-0.578	0.141	**0.002 ****
Slope 2500-3000m	Abyssal plain	-0.248	0.209	0.975	-0.370	0.143	0.224

In 2017, the males from the Ile des Pétrels had a significantly higher residence time on sea ice ($p = 0.036$) and significantly lower residence time in open sea than males from Cap Bienvenue (Fig. 4C) but, like females, males from both colonies favoured the deep regions of the continental slope between 3000 and 3500 m and the abyssal plain (Fig. 4D). There was no difference in residence time between colonies for the other open water and bathymetric features (note that no bird from Cap Bienvenue used flaw leads).

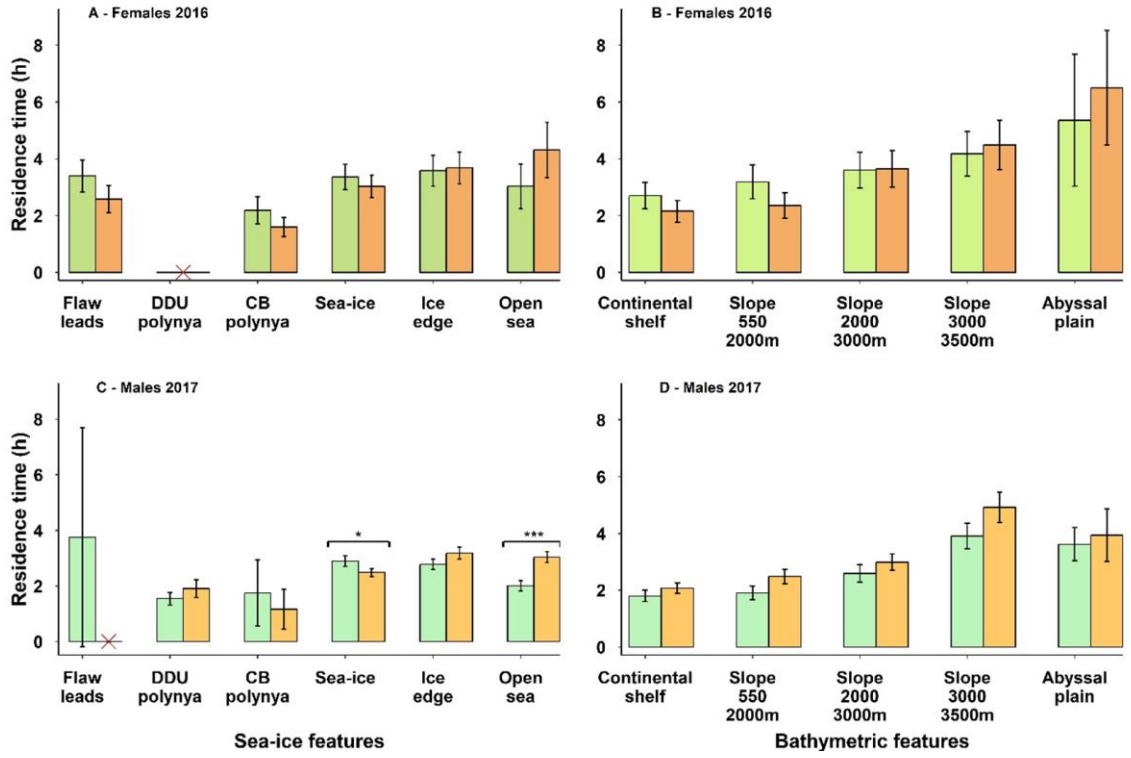


Figure 4 : Average (±CI) residence time in each (A,C) open water feature and (B,D) topographic feature for Adélie penguin (A,B) females and (C,D) males from the Ile des Pétrels colony (green bars) and Cap Bienvenue colony (orange bars). DDU: Dumont d'Urville polynya; CB Commonwealth Bay polynya. Significant differences between colonies are indicated as *$p < 0.05$; ***$p < 0.001$. Red crosses: residence time was not calculated for the specific feature (feature not present or not visited by penguins). Differences between each feature within colony are not indicated on the figure for clarity reasons but results can be found in Tables 2-4.

Within colonies, the Ile des Pétrels males had significantly higher residence times at the sea ice edge or on sea ice than in the open sea and the Dumont d'Urville polynya (Fig. 4C, Table 4), but spent less time at the continental shelf and the slope between 550 and 2000 m, with a clear preference for the abyssal plain (Fig. 4D, Table 5). Cap Bienvenue males spent a significantly higher residence time at the ice edge and in open water than on sea ice or in the Dumont d'Urville polynya (Fig. 4C, Table 4), and also a significantly higher residence time in the bathymetry zones deeper than 2000 m (Fig. 4D, Table 5). In both colonies, males did not

show any significant preference for the Commonwealth Bay and Dumont d'Urville polynyas, which were the least visited (Fig. 4C).

Table 4 : Pairwise comparison of open water feature effects on residence time of Adélie penguin males from each colony in 2017, with the estimates, standard error (SE) and p-value corresponding to the significance of the effect of one feature on the other. Significant differences between open water feature effects are indicated as *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001. (–) indicates features were not visited so values of residence time were not calculated. Each reference open water feature is compared to the other levels. CB: Commonwealth Bay polynya; DDU: Dumont d'Urville polynya.

		Ile des Pétrels			Cap Bienvenue		
Reference feature	**Compared feature**	**Estimate**	**SE**	**p-value**	**Estimate**	**SE**	**p-value**
Ice edge	**Open sea**	0.324	0.059	**< 0.001 *** **	0.046	0.047	0.998
	Sea ice	-0.043	0.049	0.999	0.246	0.043	**< 0.001 *** **
	Flaw leads	-0.301	0.537	1.000	-	-	-
	DDU polynya	0.586	0.083	**< 0.001 *** **	0.514	0.093	**< 0.001 *** **
	CB polynya	0.461	0.350	0.977	1.004	0.313	0.059
Open sea	**Sea ice**	-0.367	0.060	**< 0.001 *** **	0.200	0.044	**0.003 ** **
	Flaw leads	-0.625	0.538	0.991	-	-	-
	DDU polynya	0.262	0.091	0.147	0.468	0.094	**< 0.001 *** **
	CB polynya	0.137	0.351	1.000	0.958	0.313	0.091
Sea ice	**Flaw leads**	-0.258	0.537	1.000	-	-	-
	DDU polynya	0.629	0.083	**< 0.001 *** **	0.267	0.092	0.139
	CB polynya	0.504	0.350	0.955	0.758	0.312	0.388
Flaw leads	**DDU polynya**	0.887	0.541	0.894	-	-	-
	CB polynya	0.762	0.638	0.990	-	-	-
DDU polynya	**CB polynya**	-0.125	0.356	1.000	0.490	0.323	0.936

Table 5 : Pairwise comparison of bathymetric feature effects on residence time of Adélie penguin males from each colony in 2017, with the estimates, standard error (SE) and p-value corresponding to the significance of the effect of one feature on the other. Significant differences between bathymetric features effects are indicated as *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001. Each reference bathymetric feature is compared to the other levels.

Reference feature	Compared feature	Ile des Pétrels			Cap Bienvenue		
		Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value
Continental shelf	Slope 550-2000m	-0.058	0.064	0.996	-0.180	0.048	**0.007 ** **
	Slope 2000-2500m	-0.365	0.058	< **0.001 *** **	-0.365	0.044	< **0.001 *** **
	Slope 2500-3000m	-0.776	0.056	< **0.001 *** **	-0.863	0.052	< **0.001 *** **
	Abyssal plain	-0.700	0.079	< **0.001 *** **	-0.641	0.119	< **0.001 *** **
Slope 550-2000m	Slope 2000-2500m	-0.307	0.067	< **0.001 *** **	-0.185	0.053	**0.017 * **
	Slope 2500-3000m	-0.717	0.068	< **0.001 *** **	-0.682	0.060	< **0.001 *** **
	Abyssal plain	-0.642	0.090	< **0.001 *** **	-0.460	0.123	**0.007 ** **
Slope 2000-2500m	Slope 2500-3000m	-0.410	0.061	< **0.001 *** **	-0.498	0.056	< **0.001 *** **
	Abyssal plain	-0.334	0.084	**0.003 ** **	-0.276	0.121	0.407
Slope 2500-3000m	Abyssal plain	0.076	0.082	0.996	0.222	0.123	0.732

3.3 - Trophic niche

No significant differences were detected between colonies with respect to carbon and nitrogen isotopic ratios, except for Cap Bienvenue males having significantly higher $\delta^{13}C$ values than males from the Ile des Pétrels (Fig. 5, Table A1 in the Appendix). In 2016, SEAc values were 0.42 and 0.48‰^{2} (SEA = 0.37 and 0.43‰^{2} respectively) for females from Cap Bienvenue and Ile des Pétrels respectively. In 2017, values of SEAc were 0.81 and 0.33‰^{2} (SEA = 0.74 and 0.30 ‰^{2}) for males from Cap Bienvenue and Ile des Pétrels respectively. For both sexes, both the SEAc (containing 40 % of the data) of the 2 colonies or the SEA_B (containing 95 % of the data) overlapped (Fig. 5): the female SEAc and SEA_B overlap areas represented 22 and 54 % of the total area respectively; male SEAc and SEA_B overlap areas represented 8 and 30 % of the total area respectively. The Ile des Pétrels isotopic niche was greater than that of Cap Bienvenue for females in 2016 and the reverse for males in 2017. The $\delta^{15}N$ values of female and male Adélie penguins were between that of the silverfish *Pleuragramma antarctica* (10.6 ± 0.3‰, according to Cherel 2008) and that of the Antarctic

and ice krill *(Euphausia superba*, 5.3 ± 0.5‰ and *E. crystallorophias*, 6.8 ± 0.7‰ respectively; Cherel 2008).

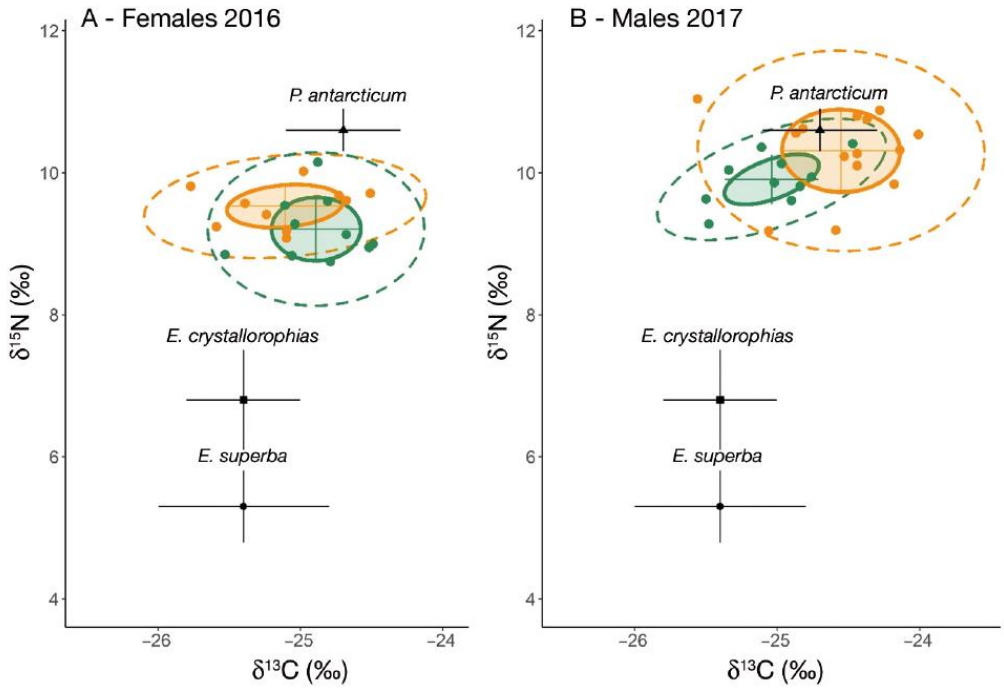


Figure 5 : Mean (±SD) carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) isotopic ratios for Adélie penguin (A) females and (B) males from the Ile des Pétrels (green) and Cap Bienvenue (orange) colonies, and representation of the 40 % standard ellipse area corrected for small sample size (solid line) and 95 % Bayesian standard ellipses areas (dashed line) for each colony. Individual values are given as solid circles with the same colour code (see also Table A1). Mean Adélie penguin prey isotopic ratios (±SD) are indicated in black, following Cherel (2008).

4. Discussion

The foraging behaviour of female and male Adélie penguins from the Cap Bienvenue colony was monitored for the first time. The sea-ice habitat use and foraging activity of these birds were similar overall to that of birds from the well-studied Ile des Pétrels colony, 24 km away. Unexpectedly, Adélie penguins from both colonies did not target the closest available access to open water or zones with diffuse ice conditions when accessible. Instead, they headed to the distant ice edge and the continental slope regardless of the sea-ice extent.

Adélie penguins are central-place foragers, commuting trips between colonies and foraging habitats during their breeding season (Ainley 2002). The inherent prediction of the central place foraging theory is the occurrence of Storer-Ashmole's halo: central-place foragers tend to

forage preferentially in nearby and suitable areas, leading to prey depletion around the breeding colony (Elliott et al. 2009). As such, we expected Adélie penguins to head towards the closest open water area border, where diffuse sea-ice conditions would allow them to dive and forage on abundant resources. Yet penguins did not target the polynyas that are present recurrently in the area or the leads which were opened during their trips, for food provisioning early in the season, nor did they specifically head towards them as transiting areas to reach the ice edge.

Note that because of the 15 % concentration contour definition, the feature defined as 'sea ice' includes solid pack-ice, but also part of MIZ conditions which can extend farther than the 12.5 km buffer we applied around each open water area. Similarly, open sea or open water features (polynyas, flaw leads or sea-ice edge), *i.e.* concentration between 0 and 15 % and the 12.5 km buffer, can also include diffuse MIZs (Massom & Stammerjohn 2010). Nonetheless, the ice scape was very dynamic from one day to another, and it is thus difficult to evaluate how much the penguins anticipated changes occurring in their environment to find the most suitable areas at a given time.

During the late incubation period of 2017, polynyas and flaw leads often merged into open water, and this naturally explains why we noted few visits by males into those features. Some males briefly visited polynyas on their way to the slope (2 males from Cap Bienvenue and 6 from Ile des Pétrels), but did not specifically head towards those features when departing from the colony, as polynyas were mostly merged into open water, and the ice edge was the closest open water area. In contrast, in 2016 the Commonwealth Bay polynya remained open over the whole early incubation period, when sea-ice extent is often greater and more persistent than during the late incubation period. However, neither females from Cap Bienvenue nor the Ile des Pétrels headed to the nearest open water feature at the beginning of their trip. Only a small number of birds visited the polynyas while transiting to the sea-ice edge on their outward journeys (2 females from Cap Bienvenue in 2016 only), but they apparently did not spend time searching for food, as the low residence time suggests (although additional data would be needed to accurately infer the birds' behavioural state, such as hunting or resting). In fact, birds seemed to leave the colony following a fixed direction, independently of the icescape around the colony or departure date. This suggests a 'group effect', where birds may follow the specific direction taken by other birds leaving the colony before them, as seen in other seabirds species (Weimerskirch et al. 2010, Traisnel & Pichegru 2019). In addition, primary production is generally higher in the diffuse ice located at the border of both the smaller ephemeral flaw leads and the larger persistent polynyas, resulting in limited availability of profitable areas for

predators (Massom et al. 1998, Arrigo & van Dijken 2003, Labrousse et al. 2018). During the winter, when the sea-ice extent is high, predators such as elephant seals *Mirounga leonine* and emperor penguins take advantage of open water accesses like polynyas and leads to feed (Kirkwood & Robertson 1997, McMahon et al. 2002, Labrousse et al. 2018). As such, inter-specific competition can subsequently occur in those available but restricted foraging areas, leading to avoidance of those features by penguins. Although flaw leads can represent important transiting or foraging grounds, their ephemeral occurrence means they may not be targeted by predators due to their low predictability.

The extensive use of polynyas and leads by top predators during winter and early spring may substantially reduce prey availability in such restricted foraging grounds. At the beginning of the breeding season, when Adélie penguins go to sea for their first incubation trip, resources at the polynyas and leads MIZ may be nearly or completely exhausted. The primary production bloom generally occurs later in the season, at the beginning of the chick-rearing period. When the incubation period starts, the development of phytoplankton, and consequently the concentration of prey such as krill or fish, may be low and therefore insufficient to sustain penguins (Knox 1994, Massom et al. 1998, Beaulieu et al. 2010). Thus, penguins may forage near the polynyas only later in the season, during the critical chick-rearing period. Indeed, during this part of their breeding cycle, Adélie penguins need to commute regularly to the nest to provision the chicks. As coastal polynyas are known to be highly dynamic and productive areas during the summer (Massom et al. 1998, Arrigo & van Dijken 2003), Adélie penguins can use them as important foraging grounds for efficiently provisioning their chicks, especially when the sea-ice extent is high (Ainley 2002, Arrigo & van Dijken 2003, Clarke et al. 2006, Widmann et al. 2015). This idea finds support in the fact that most penguin colonies are located near coastal polynyas (Massom et al. 1998, Ainley 2002, Arrigo & van Dijken 2003, Ainley et al. 2016).

Incubating Adélie penguins from Lützow-Holm Bay (Kato et al. 2009) and Béchervaise Island (Clarke et al. 2006), 2 other colonies of East Antarctica, also targeted the ice edge, but headed straight to the polynya as a way to travel faster to the ice edge, as suggested by the start of diving activity and time elapsed in the trips in the former study, and by analysis of satellite tracking in the latter. Further studies coupling productivity around the polynya during the whole breeding season, associated with Adélie penguins' habitat selection for foraging activity during the chick-rearing period, could be useful to assess of the importance of the polynya during that critical stage.

During the incubation, penguins must replenish their body reserves and preferentially head to the distant sea-ice edge, where prey concentration may be more predictable. The ice edge coincides with the continental slope and is a food-enriched area, where primary production first occurs between spring and summer (Knox 1994, Massom et al. 1998, Nicol et al. 2000). It represents an area of predictable food availability and abundance for penguins: the upwelling along the slope allows nutrients to be brought near the surface layer and, coupled with light, benefits the development of plankton (Wienecke et al. 2000, Ainley 2002, Koubbi et al. 2010). Following the fast during pre-laying and egg production for females and the incubation fast of males, birds may decide to head directly to zones where they anticipate prey to be available, as is seen in other (even tropical) seabird species (Weimerskirch et al. 2007).

The sea-ice edge and the slope correspond to the habitat range of Antarctic krill, one of the main prey of Adélie penguins, whereas Antarctic silverfish are generally found in more coastal waters where they feed on ice krill (Cherel 2008, Koubbi et al. 2010, 2011). Taking into account the $\delta^{13}C$ gradient between inshore and offshore Antarctic waters (Cherel 2008, Beaulieu et al. 2010), the carbon isotopic ratios of Adélie penguin in our study suggest that females forage in more oceanic waters, as do males from the Ile des Pétrels, whereas Cap Bienvenue males forage in more neritic waters. However, our $\delta^{13}C$ values encompass a small range and do not highlight high variations in the Adélie penguins' foraging habitat. Our nitrogen isotopic ratios were higher than the ca. 9‰ $\delta^{15}N$ measured in adult whole blood samples and the 8.4−8.7‰ $\delta^{15}N$ in the red blood cells of incubating males (Cherel 2008, Cottin et al. 2012). They alsowere only slightly lower than the isotopic ratio of Adélie penguin chicks of 10.2 ± 0.8‰ (whole blood analysis; Cherel 2008). Our samples consisted of delipidated plasma, for which $\delta^{15}N$ values are about 0.8‰ higher than in the red blood cells (but not $\delta^{13}C$), as shown in king *Aptenodytes patagonicus* and Gentoo penguins *Pygoscelis papua* (Xavier et al. 2017, Cherel et al. 2018). With this in mind, the difference in $\delta^{15}N$ values between krill and Adélie penguins in our results corresponds to the natural enrichment factor of about 3.4‰ between trophic levels (Post 2002), suggesting that these penguins were feeding principally on Antarctic krill, with males probably feeding on a small proportion of Antarctic silverfish and ice krill leading to an increase in their $\delta^{15}N$ values. The results for ecological niche are thus consistent with the Adélie penguins' main prey habitats: penguins fed on lower trophic level species in oceanic waters (lower $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) and on higher trophic level species in more coastal waters (higher $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$). The persistent ice edge near the slope may have favoured the development of the trophic food web in 2016, with high concentrations of Antarctic krill. Females heading to the ice edge located

near the slope may have benefited from a high concentration of Antarctic krill in this area. In 2017, the greater sea-ice retreat meant that incubating males had access to a large array of possibilities, including Antarctic krill in the ice edge and continental slope waters but also ice krill and Antarctic silverfish in more neritic waters. Although Adélie penguins favoured the ice edge and open, deep water on the continental slopes, they also spent some time in flaw leads located on the continental shelf, where they may have found other prey such as Antarctic silverfish. Isotopic niches from females from both colonies overlapped, and despite significant difference in $\delta^{13}C$ values, males from both colonies shared a similar isotopic niche. The low variation in $\delta^{15}N$ values highlighted the low diversity in prey consumed at both sites. Moreover, our results are consistent with other studies revealing the intermediate generalist foraging strategy of Adélie penguins, where they feed predominantly on krill during the incubation period but also on fish during the chick-rearing period, both in East Antarctica (Wienecke et al. 2000, Cottin et al. 2012), and the Peninsula (Herman et al. 2017).

The Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR) selected the Adélie penguin as a sentinel species in Antarctica to assess ecosystem variation, and through their krill consumption, to manage krill fisheries (Southwell et al. 2017). Several well-studied colonies are thus used as outposts around the Antarctic but often little is known of the situation in neighbouring colonies, apart from occasional direct or satellite counts (Fretwell & Trathan 2009, Lynch & LaRue 2014). For instance, the Ile des Pétrels Adélie penguin colony was recently affected by 2 massive breeding failures (Barbraud et al. 2015, Ropert-Coudert et al. 2018) but there is no information on what happened 24 km away in the Adélie penguin colony at Cap Bienvenue. Was the breeding success equally affected in Cap Bienvenue? Did the birds there adjust their foraging activity to respond to the extensive sea ice differently? Here, our data suggest that foraging activity is consistent across these 2 colonies, at least during the incubation phase. The isotopic niche shared by both colonies and the low variation in prey diversity, in accordance with other studies, highlights the importance of their critical foraging habitat, *i.e.* diffuse sea-ice zones offering abundant resources such as Antarctic krill but also access to Antarctic silverfish and ice krill.

This is of course only a first attempt at examining consistency across colonies of the Terre Adélie region. In a context where it is logistically difficult to extend long-term monitoring studies on the foraging and demographic activities of species across several remote sites, our results highlight similar foraging behaviour in 2 colonies, and suggest that one colony could be used for describing others nearby. While we cannot extrapolate further, this gives some

evidence to suggest common measures of conservation that the CCAMLR could put forward in the region to protect the different Adélie penguin colonies and their habitats.

Acknowledgements

This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute Paul Emile Victor (IPEV). We are grateful for all financial and logistic support: the IPEV (program 1091, resp. Y.R.C. & T.R.), the WWF-UK through R. Downie, the Zone Atelier Antarctique et Subantarctique - LTER France of the CNRS, the Terre Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). This study is a contribution to the program SENSEI funded by the BNP Paribas Foundation. We thank M. Brault-Favrou and G. Guillou from LIENSs for stable isotope analysis help and measurements. The IUF (Institut Universitaire de France) is acknowledged for its support to P.B. as a Senior Member. We also thank the reviewers for their help in improving an earlier version of the manuscript.

Literature cited

Ainley DG (2002) The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change. Columbia University Press, New York, NY.

Ainley D, Woehler EJ, Lescroël A (2016) Birds and Antarctic sea ice, in: Thomas DN (Ed.), *Sea Ice*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 570–582.

Arndt JE, Schenke HW, Jakobsson M, Nitsche FO, Buys G, Goleby B, Rebesco M, Bohoyo F, Hong J, Black J, Greku R, Udintsev G, Barrios F, Reynoso-Peralta W, Taisei M, Wigley R (2013) The International Bathymetric Chart of the Southern Ocean (IBCSO) Version 1.0-A new bathymetric compilation covering circum-Antarctic waters. Geophys Res Lett 40(12):3111–3117.

Arrigo KR, van Dijken GL (2003) Phytoplankton dynamics within 37 Antarctic coastal polynya systems. J Geophys Res Oceans 108:3271 doi:10.1029/2002JC001739.

Ballard G, Dugger KM, Nur N, Ainley DG (2010) Foraging strategies of Adélie penguins: adjusting body condition to cope with environmental variability. Mar Ecol Prog Ser 405:287–302.

Barbraud C, Delord K, Micol T, Jouventin P (1999) First census of breeding seabirds between Cap Bienvenue (Terre Adélie) and Moyes Islands (King George V Land), Antarctica: new records for Antarctic seabird populations. Polar Biol 21:146–150.

Barbraud C, Delord K, Weimerskirch H (2015) Extreme ecological response of a seabird community to unprecedented sea ice cover. R. Soc. Open Sci 2(5):140456.

Barquete V, Strauss V, Ryan PG (2013) Stable isotope turnover in blood and claws: A case study in captive African Penguins. J Exp Mar Biol Ecol 448:121–127.

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, Christensen RHB, Singmann H, Dai B, Grothendieck G, Green P (2015) Package 'lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4'. https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf.

Beaman RJ, O'Brien PE, Post AL, De Santis L (2011) A new high-resolution bathymetry model for the Terre Adélie and George V continental margin, East Antarctica. Antarct Sci 23(1):95–103.

Beaulieu M, Dervaux A, Thierry AM, Lazin D, Le Maho Y, Ropert-Coudert Y, Spée M, Raclot T, Ancel A (2010) When sea-ice clock is ahead of Adélie penguins' clock. Funct Ecol 24(1):93–102.

Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. J Mar Syst 78(3):363–376.

Calenge C (2015) Analysis of Animal Movements in R: the adehabitatLT Package. R Package version n 0.3, 20.

Cherel Y (2008) Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. Mar Biol 154(5):813–821.

Cherel Y, Parenteau C, Bustamante P, Bost CA (2018) Stable isotopes document the winter foraging ecology of king penguins and highlight connectivity between subantarctic and Antarctic ecosystems. Ecol Evol 8(5):2752–2765.

Cimino MA, Lynch HJ, Saba VS, Oliver MJ (2016) Projected asymmetric response of Adélie penguins to Antarctic climate change. Sci Rep 6:28785.

Clark GF, Marzinelli EM, Fogwill CJ, Turney CSM, Johnston EL (2015) Effects of sea-ice cover on marine benthic communities: a natural experiment in Commonwealth Bay, East Antarctica. Polar Biol 38(3):1213–1222.

Clarke J, Emmerson L, Otahal P (2006) Environmental conditions and life history constraints determine foraging range in breeding Adélie penguins. Mar Ecol Prog Ser 310:247–261.

Collins M, Knutti R, Arblaster J, Dufresne JL, Fichefet T, Friedlingstein P, Gao X, Gutowski WJ, Johns T, Krinner G, Shongwe M, Tebaldi C, Weaver AJ, Wehner M (2013) Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility, in: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (Eds), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, p. 1029–1136.

Comiso JC, Gersten RA, Stock LV, Turner J, Perez GJ, Cho K (2017) Positive Trend in the Antarctic Sea Ice Cover and Associated Changes in Surface Temperature. J Clim 30(6):2251–2267.

Cottin M, Raymond B, Kato A, Amélineau F, Le Maho Y, Raclot T, Galton-Fenzi B, Meijers A, Ropert-Coudert Y (2012) Foraging strategies of male Adélie penguins during their first incubation trip in relation to environmental conditions. Mar Biol 159(8):1843–1852.

DeNiro MJ, Epstein S (1977) Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. Science 197(4300):261–263.

Elliott KH, Woo KJ, Gaston AJ, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Davoren GK (2009) Central-place Foraging in an Arctic Seabird Provides Evidence for Storer-Ashmole's Halo. The Auk 126(3):613–625.

Emmerson L, Southwell C, Clarke J, Tierney M, Kerry K (2015) Adélie penguin response parameters signal reduced prey accessibility: implications for predator–prey response curves. Mar Biol 162(6):1187–1200.

England M, Polvani L, Sun L (2018) Contrasting the Antarctic and Arctic Atmospheric Responses to Projected Sea Ice Loss in the Late Twenty-First Century. J Clim 31(16):6353-6370.

Erdmann ES, Ribic CA, Patterson-Fraser DL, Fraser WR (2011) Characterization of winter foraging locations of Adélie penguins along the Western Antarctic Peninsula, 2001–2002. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 58(13-16):1710–1718.

Frederiksen M, Mavor R, Wanless S (2007) Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets. Mar Ecol Prog Ser 352:205–211.

Fretwell PT, Trathan PN (2009) Penguins from space: faecal stains reveal the location of emperor penguin colonies. Glob Ecol Biogeogr 18(5):543–552.

Herman RW, Valls FCL, Hart T, Petry MV, Trivelpiece WZ, Polito MJ (2017) Seasonal consistency and individual variation in foraging strategies differ among and within *Pygoscelis* penguin species in the Antarctic Peninsula region. Mar Biol 164:115 doi: 10.1007/s00227-017-3142-9.

Hijmans RJ, Van Etten J, Cheng J, Mattiuzzi M, Sumner M, Greenberg JA (2015) Package 'raster': geographic data analysis and modeling.

Hobbs WR, Massom R, Stammerjohn S, Reid P, Williams G, Meier W (2016) A review of recent changes in Southern Ocean sea ice, their drivers and forcings. Glob Planet Change 143: 228–250.

Hobson KA, Clark RG (1992) Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13} C in Tissues. The Condor 94, 181–188.

Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. J Anim Ecol 80:595–602.

Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, Barbraud C, Weimerskirch H, Serreze M, Caswell H (2012) Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. Glob Change Biol 18(9):2756–2770.

Karnovsky N, Ainley DG, Lee P (2007) The Impact and Importance of Production in Polynyas to Top-Trophic Predators: Three Case Histories. In: Smith WO Jr, Barber DG (eds) Polynyas: windows to the world. Elsevier Oceanographic Series No. 74. Elsevier, Amsterdam, p. 391-410, doi:10.1016/S0422-9894(06)74012-0.

Kato A, Ropert-Coudert Y, Naito Y (2009) Foraging behaviour of Adélie penguins during incubation period in Lützow Holm Bay. Polar Biol 32:181–186.

Kirkwood R, Robertson G (1997) Seasonal change in the foraging ecology of emperor penguins on the Mawson Coast, Antarctica. Mar Ecol Prog Ser 156:205–223.

Knox GA (1994) Biology of the Southern Ocean. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 444 pp.

Koubbi P, Hosie G, Constable A, Raymond B, Moteki M, Améziane N, Causse R, Fuentes V, Heerah K, Penot F, Vincent D, Ancel A, Bost CA, Eléaume M, Lindsay D, Lindsay M, Cottin M, Charrassin JB, Ropert-Coudert Y, Toda R, Grossman M, Hopcroft R, Ozouf-Costaz C, Zimmer I, CEAMARC experts (2010) Estimating the biodiversity of the shelf and oceanic zone of the d'Urville Sea (East Antarctica) for ecoregionalisation using the CEAMARC (Collaborative East Antarctic Marine Census) CAML surveys. Polar Sci 4:115–133.

Koubbi P, O'Brien C, Loots C, Giraldo C, Smith M, Tavernier E, Vacchi M, Vallet C, Chevallier J, Moteki M (2011) Spatial distribution and inter-annual variations in the size frequency distribution and abundances of *Pleuragramma antarcticum* larvae in the Dumont d'Urville Sea from 2004 to 2010. Polar Sci 5:225–238.

Labrousse S, Williams G, Tamura T, Bestley S, Sallée JB, Fraser AD, Sumner M, Roquet F, Heerah K, Picard B, Guinet C, Harcourt R, McMahon C, Hindell MA, Charrassin JB (2018) Coastal polynyas: Winter oases for subadult southern elephant seals in East Antarctica. Sci Rep 8(1):3183.

Le Guen C, Kato A, Raymond B, Barbraud C, Beaulieu M, Bost CA, Delord K, MacIntosh AJJ, Meyer X, Raclot T, Sumner M, Takahashi A, Thiebot JB, Ropert-Coudert Y (2018) Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). Glob Change Biol 24(11): 5304–5317.

Lenth R (2018) Emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1(1). https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/emmeans.pdf.

Lynch HJ, LaRue MA (2014) First global census of the Adélie Penguin. The Auk 131(4):457–466.

McMahon C, Hindell M, Dorr T, Massom RA (2002) Winter distribution and abundance of crabeater seals off George V Land, East Antarctica. Antarct Sci 14:128–133.

Massom RA, Harris PT, Michael KJ, Potter MJ (1998) The distribution and formative processes of latent-heat polynyas in East Antarctica. Ann Glaciol 27:420–426.

Massom RA, Stammerjohn SE (2010) Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications. Polar Sci 4(2):149–186.

Massom R, Reid P, Stammerjohn S, Raymond B, Fraser A, Ushio S (2013) Change and Variability in East Antarctic Sea Ice Seasonality, 1979/80–2009/10. PLoS ONE 8, e64756.

Meyer B, Freier U, Grimm V, Groeneveld J, Hunt BPV, Kerwath S, King R, Klaas C, Pakhomov E, Meiners KM, Melbourne-Thomas J, Murphy EJ, Thorpe SE, Stammerjohn S, Wolf-Gladrow D, Auerswald L, Götz A, Halbach L, Jarman S, Kawaguchi S, Krumpen T, Nehrke G, Ricker R, Sumner M, Teschke M, Trebilco R, Yilmaz NI (2017) The winter pack-ice zone provides a sheltered but food-poor habitat for larval Antarctic krill. Nat Ecol Evol 1(12):1853–1861.

Nesti I, Ropert-Coudert Y, Kato A, Beaulieu M, Focardi S, Olmastroni S (2010) Diving behaviour of chick-rearing Adélie Penguins at Edmonson Point, Ross Sea. Polar Biol 33(7):969–978.

Nicol S, Pauly T, Bindoff NL, Wright S, Thiele D, Hosie,GW, ... & Woehler E (2000). Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature*, 406(6795) :504-507.

Pacoureau N, Authier M, Delord K, Barbraud C (2019) Population response of an apex Antarctic consumer to its prey and climate fluctuations. Oecologia 189(2):279–291.

Peron C, Weimerskirch H, Bost CA (2012) Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. Proc R Soc B Biol Sci 279(1738):2515–2523.

Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology 83(3):703-718.

R Core Team (2017) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

Ropert-Coudert Y, Kato A, Baudat J, Bost CA, Le Maho Y, Naito Y (2001a) Feeding strategies of free-ranging Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* analysed by multiple data recording. Polar Biol 24(6):460–466.

Ropert-Coudert Y, Kato A, Baudat J, Bost CA, Le Maho Y, Naito Y (2001b) Time/depth usage of Adélie penguins: an approach based on dive angles. Polar Biol 24(6), 467–470.

Ropert-Coudert Y, Kato A, Bost CA, Rodary D, Sato K, LeMaho Y, Naito Y (2002a) Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? Mar Biol 140(3):647–652.

Ropert-Coudert Y, Kato A, Sato K, Naito Y (2002b) Swim speed of free-ranging Adélie penguins and its relation to the maximum depth of dives. J Avian Biol 33(1):94:99.

Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Kato A, Ryan PG, Naito Y, Le Maho Y (2004) A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. Anim Behav 67(5):985–992.

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 5:264.

Smetacek V, Assmy P, Henjes J (2004) The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. Antarct Sci 16:541–558.

Smith WO, Barber DG (2007) Chapter 13 - Polynyas and Climate Change: A View to the Future. In: Smith WO Jr, Barber DG (eds) Polynyas: windows to the world. Elsevier Oceanographic Series No. 74. Elsevier, Amsterdam, p 411–419.

Southwell C, Emmerson L, Takahashi A, Barbraud C, Delord K, Weimerskirch H (2017) Large-scale population assessment informs conservation management for seabirds in Antarctica and the Southern Ocean: a case study of Adélie penguins. Glob Ecol Conserv 9:104–115.

Stammerjohn SE, Smith RC (1997) Opposing Southern Ocean climate patterns as revealed by trends in regional sea ice coverage. Climatic Change 37(4):617-639.

Traisnel G, Pichegru L (2019) Success comes with consistency in hard times: foraging repeatability relates to sex and breeding output in African penguins. Mar Ecol Prog Ser 608:279–289.

Warwick-Evans V, Atkinson P, Gauvain R, Robinson L, Arnould J, Green J (2015) Time-in-area represents foraging activity in a wide-ranging pelagic forager. Mar Ecol Prog Ser 527: 233–246.

Watanuki Y, Kato A, Naito Y, Robertson G, Robinson S (1997) Diving and foraging behaviour of Adélie penguins in areas with and without fast sea-ice. Polar Biol 17(4):296-304.

Watanuki Y, Kato A, Sato K, Niizuma Y, Bost CA, Maho YL, Naito Y (2002) Parental mass change and food provisioning in Adélie penguins rearing chicks in colonies with contrasting sea-ice conditions. Polar Biol 25(9):672:681.

Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost C (2007) Does Prey Capture Induce Area-Restricted Search? A Fine-Scale Study Using GPS in a Marine Predator, the Wandering Albatross. Am Nat 170(5):734–743.

Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E (2010) Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. PLoS ONE 5(3):e9928.

Widmann M, Kato A, Raymond B, Angelier F, Arthur B, Chastel O, Pellé M, Raclot T, Ropert-Coudert Y (2015) Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. Mov Ecol 3(1):30.

Wienecke BC, Lawless R, Rodary D, Thomson R, Pauly T, Robertson G, Kerry KR, LeMaho Y (2000) Adélie penguin foraging behaviour and krill abundance along the Wilkes and Adélie land coasts, Antarctica. Deep Sea Res Part 2 Top Stud Oceanogr 47(12-13):2573-2587.

Wilson KJ, Turney CSM, Fogwill CJ, Blair E (2016) The impact of the giant iceberg B09B on population size and breeding success of Adélie penguins in Commonwealth Bay, Antarctica. Antarct Sci 28(3):187–193.

Wilson PR, Piitz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin JB, Ropert-Coudert Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. Wildl Soc Bull 25(1):101-106.

Xavier JC, Trathan PN, Ceia FR, Tarling GA, Adlard S, Fox D, Edwards EWJ, Vieira RP, Medeiros R, De Broyer C, Cherel Y (2017) Sexual and individual foraging segregation in Gentoo penguins *Pygoscelis papua* from the Southern Ocean during an abnormal winter. PLOS ONE 12(3):e0174850.

APPENDIX

Table A1 : Carbon ($\delta^{13}C$), nitrogen ($\delta^{15}N$) and carbon:nitrogen (C/N) isotopic ratios for Adélie penguin females (2016–2017) and males (2017–2018) in both colonies. No significant difference was detected between colonies for their $\delta^{15}N$ values within each year (females: 9.5 ± 0.3 and 9.21 ± 0.4‰ for Cap Bienvenue and Ile des Pétrels respectively, $p > 0.05$; males: 10.3 ± 0.6 and 9.91 ± 0.4‰ for Cap Bienvenue and Ile des Pétrels respectively, $p > 0.05$). No difference was detected for females $\delta^{13}C$ values between the 2 colonies (25.1 ± 0.4 and –24.9 ± 0.3‰ for Cap Bienvenue and the Ile des Pétrels), but the $\delta^{13}C$ values were significantly higher for males from Cap Bienvenue than for those from the Ile des Pétrels in 2017 (–24.5 ± 0.4 and –25.0 ± 0.3 respectively, $p = 0.005$)

Year	Individual	Colony	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C/N
2016-2017	CB1	Cap Bienvenue	-24.68	9.61	3.34
2016-2017	CB2	Cap Bienvenue	-24.98	10.02	3.31
2016-2017	CB4	Cap Bienvenue	-24.51	9.71	3.34
2016-2017	CB5	Cap Bienvenue	-25.39	9.57	3.45
2016-2017	CB6	Cap Bienvenue	-24.73	9.68	3.41
2016-2017	CB9	Cap Bienvenue	-25.59	9.24	3.52
2016-2017	CB10	Cap Bienvenue	-25.10	9.18	3.42
2016-2017	CB11	Cap Bienvenue	-25.77	9.81	3.37
2016-2017	CB13	Cap Bienvenue	-25.10	9.08	3.36
2016-2017	CB14	Cap Bienvenue	-25.24	9.41	3.46
2016-2017	A1	Ile des Pétrels	-24.81	9.60	3.31
2016-2017	A5	Ile des Pétrels	-25.04	9.28	3.33
2016-2017	A6	Ile des Pétrels	-25.06	8.83	3.39
2016-2017	A7	Ile des Pétrels	-25.11	9.54	3.30
2016-2017	A8	Ile des Pétrels	-24.79	8.75	3.31
2016-2017	A10	Ile des Pétrels	-24.49	9.00	3.33
2016-2017	A11	Ile des Pétrels	-24.52	8.95	3.35
2016-2017	A12	Ile des Pétrels	-24.68	9.13	3.36
2016-2017	A14	Ile des Pétrels	-24.88	10.15	3.32
2016-2017	A15	Ile des Pétrels	-25.53	8.85	3.36
2017-2018	CB1	Cap Bienvenue	-24.44	10.10	3.33
2017-2018	CB2	Cap Bienvenue	-24.82	10.62	3.31
2017-2018	CB3	Cap Bienvenue	-24.37	10.76	3.39
2017-2018	CB4	Cap Bienvenue	-25.56	11.04	3.38
2017-2018	CB5	Cap Bienvenue	-24.53	10.23	3.38
2017-2018	CB6	Cap Bienvenue	-24.01	10.54	3.30
2017-2018	CB8	Cap Bienvenue	-25.06	9.18	3.29
2017-2018	CB9	Cap Bienvenue	-24.44	10.27	3.39
2017-2018	CB10	Cap Bienvenue	-24.28	10.88	3.30
2017-2018	CB11	Cap Bienvenue	-24.44	10.80	3.33
2017-2018	CB12	Cap Bienvenue	-24.87	10.56	3.33
2017-2018	CB13	Cap Bienvenue	-24.59	9.19	3.31
2017-2018	CB14	Cap Bienvenue	-24.14	10.32	3.32
2017-2018	CB15	Cap Bienvenue	-24.18	9.84	3.30
2017-2018	B1	Ile des Pétrels	-24.84	9.81	3.29
2017-2018	B3	Ile des Pétrels	-25.50	9.63	3.31
2017-2018	B5	Ile des Pétrels	-24.97	10.13	3.34
2017-2018	B7	Ile des Pétrels	-25.48	9.28	3.29
2017-2018	B8	Ile des Pétrels	-25.34	10.04	3.36
2017-2018	B11	Ile des Pétrels	-24.90	9.61	3.33
2017-2018	B12	Ile des Pétrels	-25.11	10.36	3.30
2017-2018	B13	Ile des Pétrels	-24.47	10.41	3.34
2017-2018	B17	Ile des Pétrels	-25.02	9.86	3.32
2017-2018	B20	Ile des Pétrels	-24.76	9.94	3.30

Chapitre 6

Discussion générale

Cette thèse avait pour objectif d'étudier le comportement alimentaire du manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* en Antarctique de l'Est et de déterminer les sources de variations à différents niveaux d'organisation de l'espèce. Dans un contexte de changement global, ma thèse avait vocation de caractériser la réponse comportementale de cette espèce face aux variations environnementales, et tout particulièrement face à la dynamique de la glace de mer.

Les travaux réalisés au cours de ce doctorat ont permis de caractériser les réponses comportementales de cette espèce de prédateurs plongeurs (durée de voyages, aires de prospection, consistance, fidélité aux sites d'alimentation) face à des conditions de glace de mer changeantes (couverture de glace plus ou moins étendue et concentrée) et de mieux comprendre les processus écologiques se déroulant dans l'écosystème polaire en Terre Adélie. L'originalité de ces études repose sur l'analyse des stratégies alimentaires du manchot Adélie à différentes échelles de l'espèce : les niveaux individuel, populationnel et inter-populationnel, mais également en s'intéressant aux réponses à différentes échelles spatiales selon le stade de la période de reproduction considéré ou le site d'étude, ou encore à plusieurs échelles temporelles : du voyage (Chapitre n°3), saisonnière ou annuelle (Chapitre n°4) et journalière (Chapitre n°5). Ces travaux ont mis en évidence l'importance de caractériser à tous ces niveaux les réponses comportementales afin d'évaluer au mieux les impacts locaux ou globaux des changements environnementaux sur les espèces.

Dans le contexte du projet SENSEI et de la CCAMLR, mon travail permet d'apporter de nouveaux indices sur les variations des stratégies alimentaires du manchot Adélie face aux changements s'opérant dans l'écosystème antarctique. J'ai pu mettre en avant la sensibilité de cette espèce face à la variation spatio-temporelle de l'environnement dans son comportement d'alimentation et ainsi apporter de nouveaux éléments quant à la pertinence du manchot Adélie comme sentinelle de la glace de mer en Antarctique de l'Est.

1. Compréhension des sources de variations de l'individu aux populations

Ce travail de thèse a permis de combiner des analyses aux différentes échelles de l'espèce et ainsi mieux comprendre l'origine des différences dans le comportement alimentaire des manchots Adélie face à des conditions environnementales changeantes. La compréhension des stratégies alimentaire de cette espèce a été mise en relation avec des facteurs intrinsèques (stade

du cycle de reproduction, sexe, colonie d'origine) et des facteurs extrinsèques (conditions de glace essentiellement et bathymétrie) à différentes échelles spatiales et temporelles.

Comme évoqué dans l'introduction de cette thèse, les variations comportementales au sein des communautés peuvent résulter des différences de stratégies entre espèces mais également entre les individus ou les populations. À ces différentes stratégies s'ajoute l'effet de la variabilité des conditions environnementales qui impacte l'ensemble des organismes. Caractériser la source des variations observées dans les populations et évaluer leurs impacts au sein des communautés est d'une importance capitale afin de pouvoir anticiper l'évolution des écosystèmes.

La biologie de l'évolution et de la conservation s'intéresse particulièrement à l'étude des adaptations des organismes face aux conditions changeantes dans leur milieu. Les espèces longévives ayant un long temps de génération ont une histoire de vie optimisée pour des conditions environnementales, variables ou non, mais stables au cours de leur vie. De ce fait, les adaptations évolutives chez ces espèces seraient relativement lentes face à des changements rapides dans le milieu (Stearns 1976 ; Dunham et Overall 1994 ; Rowe 2008). La plasticité comportementale (ou flexibilité) permettrait ainsi de tamponner les effets des variations environnementales sur les traits d'histoire de vie (Refsnider et Janzen 2012 ; Snell-Rood 2013 ; van Schaik 2013 ; Ceia et Ramos 2015). Cependant, la plasticité comportementale a un coût et des limites. En effet, les organismes doivent maintenir les mécanismes physiologiques afin de percevoir l'état de leur environnement tout en modifiant leur réponse phénotypique en fonction des changements perçus. Ces changements phénotypiques peuvent apparaître après un certain délai et sont généralement irréversibles au cours de la vie de l'individu en ce qui concerne les changements physiologiques (Van Buskirk *et al.* 2012 ; Snell-Rood 2013 ; van Schaik 2013). De plus en plus d'évidences suggèrent que les populations sont composées d'individus écologiquement hétérogènes qui adoptent des stratégies plus ou moins spécialisées dans l'utilisation d'un sous-ensemble des ressources disponibles dans leur milieu. Ces différences intraspécifiques et interindividuelles sont des stratégies adaptatives visant à limiter la compétition entre conspécifiques et seraient à l'origine d'une plus haute valeur sélective (Bolnick *et al.* 2003 ; Araújo *et al.* 2011).

Nos travaux ont mis en évidence des variations de l'activité alimentaire des manchots Adélie au niveau de leurs mouvements (durée, distance, temps de résidence) entre sexes, stades de reproduction ou encore des conditions environnementales rencontrées. Ces variations — pouvant être apparentées à de la plasticité à l'échelle de la population — reflètent les contraintes

spatio-temporelles qui s'appliquent sur cette espèce au cours des voyages alimentaires : à l'échelle temporelle, la contrainte liée à la phénologie de reproduction ; à l'échelle spatiale, la contrainte liée aux conditions environnementales et plus particulièrement à l'état de la glace de mer. Nos résultats mettent toutefois en avant la consistance et la spécialisation de cette espèce dans les habitats utilisés et les proies consommées malgré des variations dans le milieu. Ainsi, la plasticité comportementale observée viserait à augmenter leur chance de rencontrer les conditions optimales d'alimentation dans leur environnement, avec sans doute pour but ultime d'assurer une meilleure valeur sélective.

La partie 2 de cette discussion abordera les facteurs intrinsèques à l'origine de variations du comportement alimentaire à l'échelle des individus et des populations. La troisième partie sera dédiée à l'impact de facteurs extrinsèques (*i.e.* variabilité environnementale) sur l'activité alimentaire des manchots Adélie et du caractère spécialisé de la sélection d'habitats et des ressources utilisées pour leur alimentation. La quatrième partie de cette discussion évoquera les limites méthodologiques de mes travaux. Enfin, la cinquième partie et la conclusion viseront à replacer nos résultats dans un contexte de changement global et s'intéresseront à la nécessité de caractériser des espèces sentinelles pour la détection de changements dans les écosystèmes à des fins de conservation des écosystèmes.

2. Effets de facteurs intrinsèques sur le comportement alimentaire des manchots Adélie

Les différences de comportement alimentaire peuvent provenir de variations interindividuelles liées au sexe, au statut reproducteur, à la condition corporelle, l'âge, l'expérience, l'environnement social, et peuvent mener à des variations entre populations. Dans cette partie, nous nous intéresserons dans un premier temps aux variations interindividuelles, puis aux différences inter-populationnelles.

2.1 – Variation du comportement alimentaire entre individus

Parmi les différentes sources de variations interindividuelles du comportement alimentaire, les effets de l'âge et de l'expérience ont été mis en évidence chez les espèces longévives (Clutton-Brock 1988 ; Weimerskirch *et al.* 1992), dont plusieurs espèces de manchots (Zimmer *et al.* 2011 ; Le Vaillant *et al.* 2013). Leur importance a déjà été démontrée sur les différences interindividuelles observées chez le manchot Adélie au niveau de son comportement

reproducteur et alimentaire (LeResche et Sladen 1970 ; Tenaza 1971 ; Davis 1988 ; Polito *et al.* 2010 ; Lescroël *et al.* 2019). Cependant, ces paramètres n'étant pas mesurables dans notre colonie d'étude, nous n'avons pas pu tester leurs effets dans cette thèse et nous ne les aborderons pas par la suite. Nous nous intéresserons ici uniquement à l'effet du sexe, de la masse corporelle et de l'environnement social comme facteurs intrinsèques à l'origine des variations du comportement alimentaire.

2.1.1 – Effet du sexe

Le sexe est source de variation dans l'activité alimentaire et de reproduction entre les individus. Tout d'abord, l'investissement parental peut s'avérer variable selon le partenaire du couple étudié (Fraser *et al.* 2002 ; Velando et Alonso-Alvarez 2003 ; Saraux *et al.* 2011). Chez les manchots Adélie, l'activité de reproduction est partagée : les deux partenaires se relayent au nid pour la garde des œufs ou des poussins entre deux voyages alimentaires à des fréquences différentes selon le stade de la saison. Cependant, les deux partenaires ne font pas face aux mêmes contraintes au cours de leur période de reproduction.

Le coût de production des œufs pour les femelles après le jeûne initié dès leur arrivée à la colonie est très élevé, mais les mâles sont amenés à jeûner plus longtemps après le départ des femelles en mer (Astheimer et Grau 1985 ; Chappell *et al.* 1993). Les longs voyages d'incubation sont dédiés à la reconstitution des réserves corporelles. Ils sont généralement plus longs chez les femelles que chez les mâles (Chappell *et al.* 1993 ; Ballard *et al.* 2001 ; Olmastroni *et al.* 2004b ; Watanuki *et al.* 2004), résultat également observé dans notre colonie d'étude, les distances parcourues et le point le plus distant par rapport à la colonie au cours du trajet étant également plus importants au cours de la période F1 (Fig. 40).

On pourrait cependant s'attendre à ce que les femelles, après la ponte et le jeûne, utilisent les accès à l'eau les plus proches de la colonie afin de reconstituer au plus vite leurs réserves après leur départ de la colonie. Or, les résultats issus des Chapitres 4 et 5 indiquent le contraire : ces résultats seront discutés en partie 3 de la discussion.

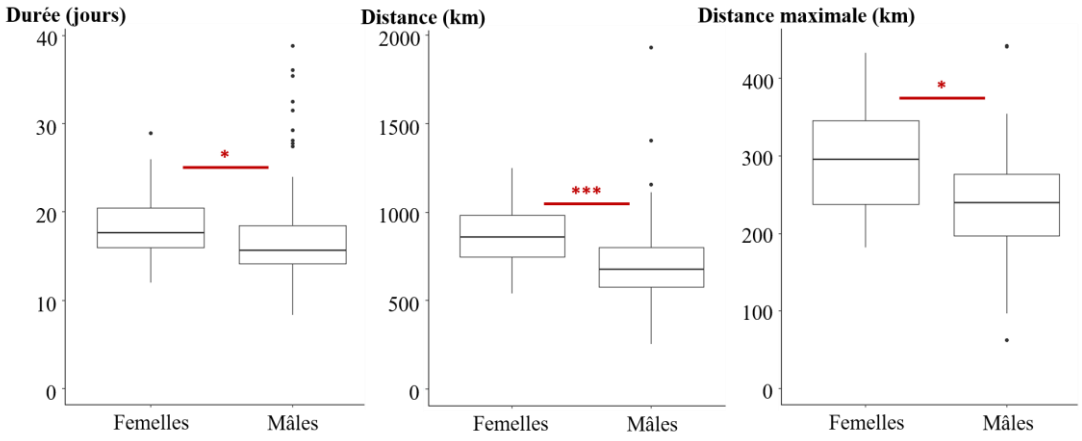


Figure 40 : durée, distance totale et distance maximale des voyages alimentaires d'incubation des femelles (F1) et mâles (M1), toutes années confondues. La significativité des différences entre les sexes est indiquée comme suit : 0.05 < p < 0.01 *****, p < 0.001 *******.

La durée des voyages alimentaires d'incubation est modulée d'une part par les conditions environnementales (abordées en partie 3) mais également par la durée du jeûne supporté par le partenaire au nid et la nécessité de le relayer à temps afin de minimiser le risque d'abandon de la reproduction. Les manchots Adélie complètent en moyenne au sein du couple trois voyages alimentaires jusqu'à l'éclosion des œufs. Davis (1988) et Davis & Miller (1990) ont mis en évidence que la durée des voyages d'incubation et la fréquence des relèves au nid étaient rythmées par l'approche de l'éclosion. Les femelles effectuent de longs voyages afin de maximiser la prise alimentaire jusqu'à devoir relever le mâle au nid. Les mâles adapteraient la durée de leur premier voyage d'incubation (le second voyage alimentaire du couple) en fonction de l'approche de la date d'éclosion et les femelles adapteraient à leur tour la durée du troisième voyage (Davis et Miller 1990). La complémentarité du couple dans la synchronisation des voyages d'incubation serait issue du choix initial du partenaire en fonction de sa qualité. Les couples coordonnant leurs trois premiers voyages alimentaires d'incubation avec succès ont tendance à rester ensemble les saisons suivantes alors que les couples asynchrones changeraient de partenaire (Davis et Miller 1990 ; Watanuki *et al.* 1993). Dans le cadre de nos travaux, il serait intéressant de se pencher sur le taux d'abandon des œufs au nid à chaque stade de reproduction ou relève au nid en fonction des conditions environnementales rencontrées par le partenaire parti en mer et de la durée de ses voyages.

En période d'élevage du poussin, les femelles intensifient leur activité de recherche alimentaire durant leurs voyages en comparaison des mâles (Chappell *et al.* 1993 ; Clarke *et al.* 1998, 2002 ; Ballard *et al.* 2001 ; Irvine *et al.* 2000 ; Takahashi *et al.* 2003), phénomène également observé dans notre colonie d'étude (Fig. 41). Cette différence dans l'effort de

recherche alimentaire en période de garde viserait à diminuer la compétition entre les mâles et les femelles pour la ressource. Les mâles fourniraient un effort plus grand avant la pariade et pendant l'incubation en termes de recherche et capture alimentaire (*voir 2.1.2*, Fig. 42 ; Chappell *et al.* 1993 ; Clarke *et al.* 1998, 2002 ; Tierney *et al.* 2009).

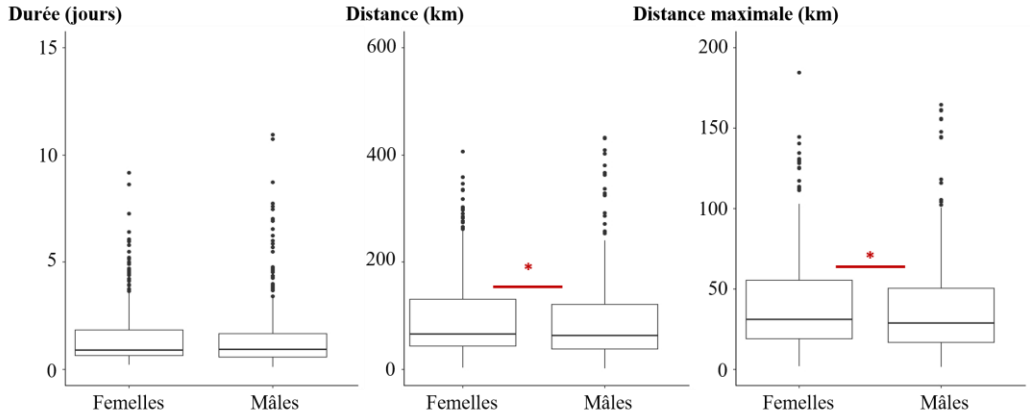


Figure 41 : durée, distance totale et distance maximale des voyages alimentaires des femelles et mâles en élevage des poussins toutes années confondues. La significativité des différences entre les sexes est indiquée comme suit : $0.05 < p < 0.01$ *****.

Une ségrégation sexuelle de l'effort de recherche et du régime alimentaire est observée lors de l'alimentation des poussins, au niveau de la masse des repas et de leur composition en krill ou poisson, selon si le poussin est nourri par le parent mâle ou femelle (Volkman *et al.* 1980 ; Clarke *et al.* 1998, 2002 ; Olmastroni *et al.* 2004a ; Tierney *et al.* 2009 ; Colominas-Ciuró *et al.* 2018). Nous avons pu observer par l'analyse des isotopes stables que les mâles se nourrissaient sur des niveaux trophiques supérieurs à ceux des femelles. Bien que nous n'ayons pu tester la coordination des partenaires, ni la différence de masse et de composition des repas, nos données mettent en évidence, comme observée dans d'autres colonies, une ségrégation sexuelle de l'effort de recherche alimentaire (voyages plus longs et plus grandes distances parcourues pour les femelles que les mâles ; alimentation des mâles sur des proies de plus hauts niveaux trophiques en période d'élevage que chez les femelles). La différence dans les conditions physiologiques peut être à l'origine des variations de stratégies de recherche alimentaire entre les sexes et les individus.

2.1.2 – Effet de la masse corporelle

Les individus avec de plus faibles conditions corporelles présenteraient des paramètres physiologiques de plus mauvaise qualité entraînant un abandon plus fréquent de la reproduction (Clarke 2001 ; Vleck et Vleck 2002 ; Watanuki *et al.* 2004 ; Cockrem *et al.* 2006 ; Beaulieu *et*

al. 2010b). Outre un dimorphisme sexuel (mâles plus grands et plus lourds), les variations des masses corporelles entre les manchots Adélie influent sur leur activité de recherche alimentaire. Au début de la saison, les individus puisent dans leurs réserves pour assurer le succès de leur saison de reproduction : ils sont considérés comme des « capital breeders » (Jönsson 1997), particulièrement les mâles en incubation qui font face à un jeûne prolongé. Des résultats préliminaires mettent en évidence une différence dans le gain ou la perte de masse corporelle entre les stades et sexes et en fonction des conditions initiales des individus (Fig. 42).

En incubation, la masse initiale n'influence pas le gain de masse des adultes (Fig. 42*b*),

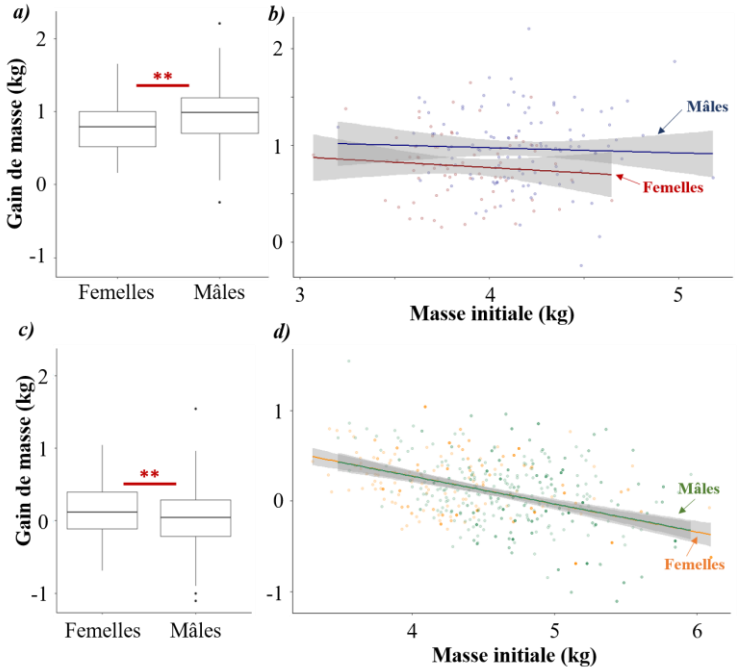


Figure 42 : différence (gain ou perte) de masse avant et après les voyages alimentaires, ***a)*** en incubation et ***c)*** en période d'élevage des poussins chez les femelles et les mâles ; et différence de masse avant-après voyage alimentaire en fonction de la masse initiale chez les femelles et les mâles ***b)*** en incubation et ***d)*** en période d'élevage des poussins. Ces résultats ont été obtenus sur le jeu de données utilisé pour le Chapitre 4, toutes années confondues. Les différences significatives sont indiquées comme suit : 0.01 < p < 0.001 **.

mais les mâles présentent un gain net plus élevé que les femelles soulignant un effort de recherche et un taux de capture plus élevé en M1 à la suite du jeûne prolongé (Chappell *et al.* 1993). À l'inverse, le gain net en période d'élevage est quasi-nul et plus faible chez les mâles que les femelles (Fig. 42*c*), et les femelles comme les mâles subissent une perte de masse plus importante si leur masse initiale était élevée. Ces résultats doivent être pris avec précaution car ils ne tiennent pas compte de la durée du jeûne des mâles avant leur voyage d'incubation, ni de la masse des repas distribués aux poussins. De plus, ils ne tiennent pas compte de la condition corporelle réelle des individus (c'est-à-dire masse corporelle rapportée à la taille/longueur des

ailerons). Cependant, ils concordent avec les différences retrouvées dans d'autres études concernant la ségrégation du comportement alimentaire en fonction de la masse corporelle. En effet, Clarke (2001) mit en évidence que les mâles lors de la période d'élevage des poussins toléraient une perte nette de masse bien plus importante que les femelles sur l'Île Béchervaise. Takahashi *et al.* (2003) ont montré que les adultes de la Crique de Hukuro (Antarctique de l'Est) avec des masses élevées perdaient également plus de masse au cours de leurs voyages que ceux présentant des masses plus faibles au départ, et qu'un meilleur taux de croissance des poussins en découlait. Ce résultat a également été observé sur l'Île de Ross en Antarctique de l'Est (Ballard *et al.* 2001).

Les manchots Adélie doivent approvisionner leurs poussins régulièrement tout en maintenant leurs propres masses corporelles. Au début de la période d'élevage des poussins, les mâles sont supposés être en meilleure condition corporelle que les femelles car ils viennent d'effectuer leur premier voyage d'incubation alors que les femelles ont subi une nouvelle période de jeûne ou reviennent d'un second voyage d'incubation pour nourrir les poussins nouvellement éclos (Clarke *et al.* 1998 ; Clarke 2001 ; Tierney *et al.* 2009 ; Annexe 2). Par conséquent, les mâles alloueraient plus d'énergie dans la recherche alimentaire dédiée à l'alimentation des poussins au détriment de leur propre masse, contrairement aux femelles qui doivent dès le début de cette période balancer entre leurs propres besoins et ceux des poussins (Chappell *et al.* 1993 ; Clarke 2001 ; Takahashi *et al.* 2003 ; Tierney *et al.* 2009). Les individus mâles ou femelles en meilleure condition corporelle effectueraient des voyages alimentaires plus courts et dans des zones plus proches de la colonie pour nourrir le plus fréquemment possible les poussins, par rapport aux individus en plus faible condition. Cette stratégie expliquerait aussi les variations de proies observées entre les sexes (Clarke *et al.* 1998, 2006 ; Clarke 2001 ; Watanuki *et al.* 2004 ; Tierney *et al.* 2009).

A partir de notre colonie d'étude suivie chaque saison, il serait intéressant de définir un indice de condition corporelle et d'évaluer son évolution sur les deux partenaires du couple au fur et à mesure de la saison. Ceci permettrait d'analyser les effets de l'évolution de leurs conditions sur la synchronisation de leurs voyages alimentaires aux différents stades pour finalement relier ces paramètres au succès reproducteur des couples. Étudier la composition et la masse des repas apportés aux poussins permettraient aussi de détecter des variations de stratégies alimentaires en fonction des conditions corporelles des adultes et l'influence sur la croissance des poussins.

2.1.3 – Effet de l'environnement social et du partage d'informations

De nombreuses espèces présentent une amélioration des performances de prospection alimentaire par le biais de l'apprentissage parental ou par leurs congénères. Un tel apprentissage peut s'avérer vital et serait un facteur crucial dans la dynamique des populations (Lefebvre 1995 ; Weimerskirch *et al.* 2010 ; Riotte-Lambert et Weimerskirch 2013 ; Evans *et al.* 2016 ; Beaulieu *et al.* 2017).

Les différentes espèces de manchots font preuve d'un comportement social pour leur activité alimentaire. Ils synchronisent leur saison de reproduction en réponse à des stimulis environnementaux (comme l'augmentation de la luminosité et le développement de la production primaire) et par conséquent synchronisent le départ pour leurs voyages alimentaires. La synchronisation de la période de reproduction des manchots Adélie permettrait de maximiser les chances de succès reproducteur. Par exemple, la synchronisation de l'initiation de l'activité de reproduction diminuerait les risques d'abandon par rapport aux individus commençant plus tôt ou plus tardivement leur activité de reproduction (Davis 1982b). Aussi, cela permettrait aux poussins de former des crèches en simultané, leur assurant une meilleure protection face aux prédateurs à la fin de la période de garde (Ainley 2002).

La synchronisation de l'activité alimentaire serait une stratégie permettant d'accroître l'efficacité d'alimentation. Dans un milieu hétérogène tel que le milieu marin avec les proies distribuées en patchs, les chances de rencontres avec les ressources à exploiter se trouvent maximisées par une activité de recherche groupée entre congénères (Beauchamp 1998 ; Boyd *et al.* 2016). Cependant, la stratégie d'association entre individus pour effectuer une activité simultanée pourrait avoir un coût. En effet, les différents individus n'ont pas les mêmes contraintes morphologiques et physiologiques : ils s'éloigneraient de leur propre optimum pour leur activité d'alimentation en s'associant à d'autres individus (Takahashi *et al.* 2004).

Dans le cas des manchots Adélie, Takahashi *et al.* (2004) ont mis en évidence le caractère synchrone de plongées entre congénères lors de leur activité alimentaire. Nos travaux n'ont pas pu s'intéresser spécifiquement à la synchronisation des manchots Adélie lors de leur activité alimentaire. Toutefois, les résultats obtenus dans le Chapitre 5 suggèrent que les manchots ont un comportement commun au sein de la colonie, tout du moins au moment de leur départ en mer. En effet, la plupart des manchots partis le même jour dans les colonies de l'Île des Pétrels ou de Cap Bienvenue ont suivi les mêmes directions, suggérant une direction commune et une connaissance du comportement à adopter issue d'expériences précédentes au même titre que

d'informations tirées de l'environnement social. De plus, lors de déploiement de caméras sur les manchots Adélie dans notre colonie d'étude, des images ont révélé la présence de congénères en activité alimentaire autour des manchots équipés (Fig. 43 ; Sarah Dametto, stage de licence que j'ai encadré, données non-publiées, Annexe 3).

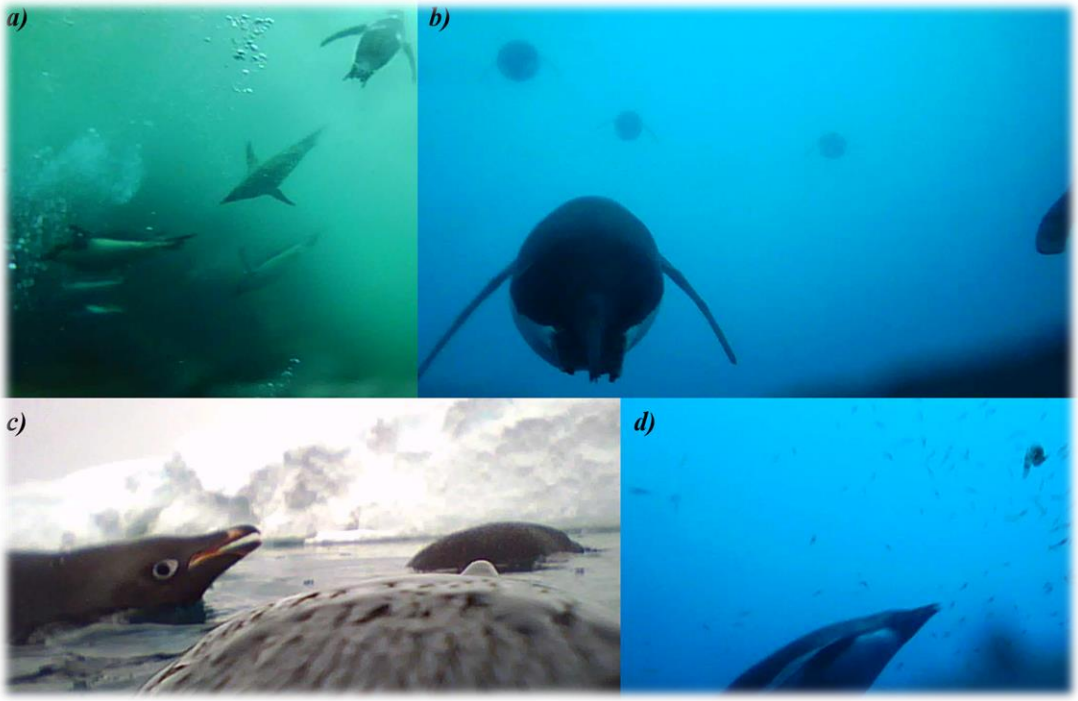


Figure 43 : images capturées par des caméras déployées sur les manchots Adélie lors de leurs voyages d'alimentation en période d'élevage des poussins (prog. IPEV 1091), montrant des congénères en activité synchronisée de chasse (*a*, *d*), de transit (*b*) et de respiration en surface (*c*).

Des comportements d'activité de recherche alimentaire synchronisés entre congénères sur de longues périodes ont pu être mis en évidence chez plusieurs espèces de manchots, comme par exemple chez des femelles de gorfous sauteur (*Eudyptes chrysocome ;* Tremblay et Cherel 1999). Chez les manchots du Cap (*Spheniscus demersus*), la synchronisation des plongées semble être liée à la taille des groupes (Siegfried *et al.* 1975 ; Wilson *et al.* 1986). Chez les manchots pygmées (*Eudyptula minor*), un faible succès reproducteur a été observé lorsque les groupes lors de l'alimentation étaient formés de manière aléatoire, alors qu'un haut succès reproducteur était associé à des groupes formés de manière délibérée, l'âge des individus dans le groupe étant un facteur déterminant (Daniel *et al.* 2007). Dans ce cas, une activité alimentaire groupée lors d'années présentant une grande disponibilité en ressources maximiserait les chances de rencontres et de captures. À l'inverse, une activité groupée lors d'année à faible abondance en ressources mènerait à un accroissement de la compétition intraspécifique.

Certaines espèces de manchots comme les manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*) ou royaux (*A. patagonicus*) ont une signature vocale leur permettant de se reconnaître entre partenaires et parents ce qui suggère un possible partage d'informations entre congénères à la colonie. Cependant, les manchots ayant des nids comme les manchots du genre *Pygoscelis* ont une signature vocale moins complexe que les espèces sans nid, pouvant limiter le transfert d'informations (Jouventin *et al.* 1999 ; Aubin *et al.* 2000 ; Searby *et al.* 2004). Cependant, Beaulieu *et al.* (2017) ont mis en évidence chez le manchots Adélie que des interactions entre conspécifiques permettaient d'accroître la motivation du comportement reproducteur des couples des nids adjacents. Au sein du programme IPEV 1091, des recherches sont en cours afin de déterminer si les manchots Adélie communiquent au nid entre les membres d'un couple, ou entre voisins afin de synchroniser leur départ en mer, leurs déplacements et les habitats à utiliser.

2.2 – Variations inter-populationnelles

Si des différences de comportement alimentaire sont visibles entre individus, il semble qu'il existe également une variabilité des comportements moyens entre populations considérées. Les prédateurs à site central comme les oiseaux marins d'une manière générale sont soumis à la contrainte de retour fréquent au nid pour assurer leur succès reproducteur. Des conditions locales peuvent influencer leur succès reproducteur, comme par exemple l'effet de la taille de la population ou la disponibilité en habitats favorables pour nicher (Robertson 1986 ; Hunt *et al.* 1986 ; Barbosa *et al.* 1997 ; Pozzi *et al.* 2015) ou encore la présence d'autres espèces entraînant de la compétition interspécifique pour l'habitat de reproduction ou la ressource (Ronconi et Burger 2011). De la même manière, des conditions environnementales locales peuvent favoriser le comportement alimentaire de ces espèces. La variation du comportement alimentaire entre populations a été mise en évidence dans plusieurs espèces de manchots en comparant leur activité dans différentes colonies, comme chez le manchot papou (*P. papua*) tout autour de l'archipel de Kerguelen (Lescroël et Bost 2005), le manchot royal entre les Îles Macquarie et Heard respectivement au sud-ouest de l'Océan Pacifique et sud de l'Océan Indien (Wienecke et Robertson 2006), ou encore chez les manchots pygmées dans plusieurs colonies en Australie et Nouvelle-Zélande (Chiaradia *et al.* 2007).

Chez les manchots Adélie, Watanuki *et al.* (1997, 2003) ont souligné des comportements alimentaires contrastés — durée de voyage, plongées, durée de marche sur glace ou nage, habitats utilisés, taille de repas — dans plusieurs colonies en Antarctique de l'Est (Dumont

d'Urville vs Syowa ; Crique de Hukuro vs Île Magnétique). Des résultats similaires ont été obtenus sur les distances parcourues et les proies consommées par les manchots entre l'Île Shirley et l'Île des Pétrels, mais les manchots de ces colonies utilisaient de la même manière la pente continentale pour se nourrir (Wienecke *et al.* 2000). En mer de Ross, des différences marquées de durée de voyages et de régime alimentaire entre plusieurs colonies ont été observées pendant la période d'élevage des poussins (Ainley *et al.* 1998), ainsi qu'une variation de la proximité des aires d'alimentation prospectées par rapport à la taille des colonies (Ainley *et al.* 2004). Si des comportements contrastés ont été observés entre les colonies dans les études citées, les conditions environnementales n'étaient cependant pas forcément comparables d'un site à un autre.

Dans le Chapitre 5 de ma thèse, une stratégie commune a été mise en évidence entres les colonies de l'Île des Pétrels et Cap Bienvenue, bien que notre étude se soit focalisée sur deux saisons et deux stades de reproduction distincts. Les manchots Adélie de ces deux colonies répondaient de la même manière à des conditions environnementales comparables (forte extension de glace en 2016-17, couverture de glace plus diffuse en 2017-18 en face des deux colonies), ce que peu d'études ont démontré. En 2018-19, des données de comportement alimentaire ont été obtenues sur la colonie de Cap Jules (*voir Chapitre 2*) en simultanée avec l'Île des Pétrels pendant la période F1. Des résultats préliminaires montrent que les femelles de Cap Jules ont effectué des voyages alimentaires d'une durée comparable aux voyages des femelles de l'Île des Pétrels (Fig. 44). Cette information apporte un nouvel indice quant à la faible variation du comportement alimentaire entre les différentes colonies de manchots Adélie en Terre Adélie, bien que d'autres études soient nécessaires pour évaluer avec plus de détails la réponse des individus dans d'autres sites, d'autres saisons et en couvrant le stade d'élevage des poussins.

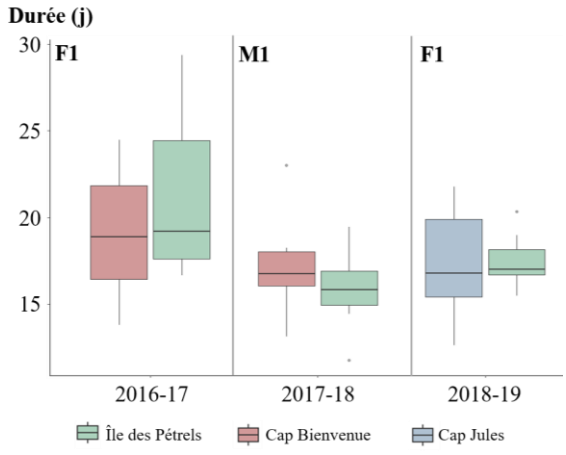


Figure 44 : durée des voyages alimentaires dans les colonies comparées selon les années en F1 et M1. Aucune différence n'a été identifiée entre les colonies d'études pour ce paramètre aux années considérées.

La plupart des études considèrent les colonies comme étant indépendantes les unes des autres. En effet, le mouvement des individus entre colonies peut être limité par des structures géographiques, comme par exemple en Terre

Adélie où les manchots de l'Île des Pétrels sont isolés des colonies situées à l'Est par le glacier de l'Astrolabe. Peu d'informations existent quant à la connectivité des colonies de manchots Adélie entre elles. Cependant, des études ont suggéré que malgré le caractère très philopatrique de cette espèce, la structure génétique dans les colonies autour du continent ne montrait que très peu de variation (Roeder *et al.* 2001 ; Dugger *et al.* 2010 ; LaRue *et al.* 2013 ; Lynch et LaRue 2014). Ces résultats suggèrent un taux de dispersion des individus plus élevé que dans des conditions de colonies complètement isolées, qui pourrait ainsi être à l'origine de la faible variation dans les comportements. La similarité des stratégies, des habitats et du régime alimentaire des manchots dans nos colonies d'études ainsi que la proximité de ces colonies soulèvent cependant la question de la compétition intraspécifique (Furness et Birkhead 1984 ; Lewis *et al.* 2001 ; Forero *et al.* 2002), tout du moins en période d'incubation lorsque les manchots parcourent de longues distances pour se nourrir et que les habitats d'alimentation peuvent se chevaucher entre les différentes colonies.

Une source de variation dans le comportement alimentaire observé entre colonies peut également provenir de la présence d'autres espèces sur les sites de reproduction. Par exemple, les manchots Adélie en Péninsule Antarctique sont en compétition avec les manchots à jugulaire (*P. antarctica*) et manchots papous (Lynnes *et al.* 2002 ; Ducklow *et al.* 2007), contrairement à notre site d'étude où ces deux dernières espèces sont absentes. La compétition interspécifique peut ainsi expliquer la variation des stratégies d'alimentation entre colonies.

2.3 – La phénologie de reproduction : facteur de variation intrinsèque induit par des sources extrinsèques

Les variations du comportement alimentaire dans une population peuvent trouver leur origine dans le cycle de reproduction des espèces. Les saisons de reproduction des prédateurs marins à site central sont adaptées de manière à se dérouler au moment du pic de production primaire et d'abondance des ressources dans le milieu marin (Lack 1954 ; Daan *et al.* 1988 ; Frederiksen *et al.* 2004). Les manchots Adélie font preuve d'une variabilité comportementale dans leur alimentation à mesure que la saison de reproduction avance pour pouvoir répondre aux besoins énergétiques grandissants. Cette plasticité du comportement alimentaire en fonction de l'évolution des saisons est retrouvée dans bon nombre d'espèces d'oiseaux marins à site central (Weimerskirch *et al.* 1993, 1994 ; Charrassin *et al.* 1998 ; Quillfeldt *et al.* 2007, 2010 ; Kato *et al.* 2008), et tout autour de l'Antarctique dans d'autres populations de manchots

Adélie (Davis 1988 ; Watanuki *et al.* 1993 ; Ainley *et al.* 1998 ; Clarke *et al.* 1998, 2006 ; Ballance *et al.* 2009).

En incubation, les voyages sont dédiés à la recherche intensive de nourriture pour que les adultes reconstruisent les réserves corporelles après un jeûne prolongé. La fenêtre temporelle de ces voyages est étendue, avec des conditions environnementales parfois difficiles et un accès aux habitats d'alimentation réduit (*voir partie 3*), mais doit cependant tenir compte de la capacité du partenaire — resté au nid pour couver les œufs — à supporter une nouvelle période de jeûne sans abandonner sa reproduction (Davis 1988 ; Davis et Miller 1990 ; Miller et Davis 1993 ; Ainley 2002 ; Kato *et al.* 2008). La période d'élevage des poussins est la plus coûteuse en énergie mais se déroule en parallèle de l'augmentation des accès aux habitats d'alimentation et au développement important de ressources avec les blooms phytoplanctoniques (Ainley et Schlatter 1972 ; Orians et Pearson 1979 ; Weimerskirch *et al.* 2003 ; Ropert-Coudert *et al.* 2004a, b, 2018 ; Kato *et al.* 2008 ; Welcker *et al.* 2009 ; Widmann *et al.* 2015). Les voyages courts en cette période d'élevage permettent de garantir la survie des poussins en les approvisionnant le plus fréquemment possible. Les adultes tentent de maintenir dans le même temps leur propre condition, soit en chassant une partie des ressources pour eux-mêmes, soit en puisant dans les réserves faites en incubation (Ainley 2002 ; Ropert-Coudert *et al.* 2018).

La plasticité comportementale en fonction de la phénologie de reproduction s'apparente à une stratégie de concordance/non-concordance (« match/mismatch »). Cette théorie a été initialement développée par Cushing (1990) pour décrire les variations dans le recrutement de certaines espèces en fonction de la synchronisation (ou désynchronisation) de l'initiation de leur reproduction par rapport au cycle de leurs proies. La phénologie de reproduction est donc un facteur intrinsèque de variations comportementales (adaptation du comportement) induit par des sources extrinsèques aux individus (conditions environnementales).

3. Variations du comportement alimentaire en fonction des facteurs extrinsèques

Si une plasticité comportementale est mise en place pour répondre aux besoins énergétiques nécessaires à l'individu entre les différentes périodes de la reproduction, les individus d'un même sexe et stade font plutôt preuve d'un comportement alimentaire spécialisé : les gammes d'efforts fournis (par exemple dans la durée ou la distance des trajets) restent très similaires et la consistance des individus dans leur comportement au sein d'une même période souligne la

contrainte du temps jouée par la phénologie de reproduction face à des conditions environnementales particulières. Cependant, des variations interannuelles ont été observées pour chacun des stades dans le comportement alimentaire des manchots Adélie. Ces différences proviennent du forçage environnemental sur le comportement des organismes face à de nouvelles conditions dans le milieu. En effet, les prédateurs à site central sont hautement contraints par la variabilité environnementale autour de leur colonie. Pour mieux comprendre d'où proviennent les variations observées à l'échelle des populations, il parait donc essentiel d'étudier le comportement de recherche alimentaire en parallèle de l'évolution des conditions environnementales locales.

3.1 - Spécialisation du comportement alimentaire dans certaines structures et conditions de glace

L'utilisation préférentielle de conditions de glace particulières, telles que l'accès à la bordure de glace en incubation et l'accès à des zones de glace diffuses proches de la colonie en période d'élevage, dénote le comportement spécialisé des manchots Adélie dans les habitats utilisés pour leur activité alimentaire. Les variations interannuelles de comportement seraient liées à la recherche de ces conditions particulières.

3.1.1 - Prévisibilité des habitats d'alimentation : bathymétrie et glace de mer

Dans le milieu marin, le comportement alimentaire des prédateurs peut être influencé par des structures du paysage océanographique, comme les masses d'eau et leur stratification, les gradients de température, les fronts, les zones d'upwelling ou encore les gyres océaniques (Johnston *et al.* 2005 ; Weimerskirch 2007 ; Cotté *et al.* 2007 ; Bost *et al.* 2009 ; Ropert-Coudert *et al.* 2009 ; Bailleul *et al.* 2010 ; Scheffer *et al.* 2010 ; Scales *et al.* 2014 ; Bon *et al.* 2015) qui bien souvent conditionnent la disponibilité en proies. En Antarctique, la glace de mer est une structure extrêmement dynamique et variable sur des échelles spatio-temporelles aussi bien fines que larges et peut devenir une barrière pour la détection et l'accès à ce types de structures et donc aux ressources. Les manchots Adélie contraints par le temps semblent toutefois utiliser préférentiellement des éléments du paysage glaciaire bien définis, eux-mêmes induis par des conditions océanographiques — notamment topographiques et bathymétriques — spécifiques.

Nous avons pu mettre en évidence une utilisation d'habitats d'alimentation liée à la bathymétrie et au gradient de bathymétrie (Chapitres 4 et 5) : en incubation, l'activité de

recherche alimentaire est liée au talus continental et à des gradients de pente élevés ; pendant l'élevage des poussins, une bathymétrie intermédiaire dans de faibles gradients est préférée. Un lien étroit existe entre la bathymétrie et la dynamique de la structure de la banquise. Un transport de masses d'eau chaudes via les canyons sous-marins et leur remontée par upwelling le long des pentes des monts sous-marins ou du talus continental mènent à la fonte de la banquise et à une productivité accrue en surface (Koubbi *et al.* 2011b ; Lacarra *et al.* 2011 ; Martinson 2012 ; Schofield *et al.* 2013 ; Kavanaugh *et al.* 2015). Une activité alimentaire plus importante des manchots Adélie a justement été liée à la présence de canyons profonds sous-marins, comme en Antarctique de l'Est sur l'Île Béchervaise (Clarke *et al.* 2006) ou en Péninsule Antarctique (Bernard et Steinberg 2013 ; Schofield *et al.* 2013).

Une évolution latitudinale dans les habitats utilisés au fur et à mesure de la saison est ainsi observable. Par exemple, l'activité alimentaire et les habitats utilisés par les pétrels antarctiques (*Thalassoica antarctica*) sont fortement dépendants du cycle de la glace, du temps écoulé depuis sa fonte et de son extension, et permettent ainsi de déceler les variations dans le paysage glaciaire au fur et à mesure des saisons (Fauchald *et al.* 2017 ; Delord *et al.* 2020). La sélection latitudinale d'habitats s'observe chez les manchots Adélie dans un premier temps par l'utilisation accrue de la bordure lointaine de glace en F1 retrouvée près de la pente continentale. Les M1 sélectionnent ce même habitat — bien que généralement plus proche de la colonie qu'en F1 — et ont la possibilité de se nourrir dans le pack-ice, plus diffus et proche de la colonie, avec la fonte et la fracture de la banquise qui s'intensifient avec la progression de la saison. Enfin, les adultes nourrissant leurs poussins favorisent l'utilisation de zones de glace marginale (« *Marginal Ice Zone* », MIZ) proches de la colonie, sur le plateau continental. La fidélité aux sites de nourrissage est d'autant plus forte que les concentrations de glace dans la zone prospectée autour de la colonie sont faibles (25-30 %) et peu variables d'un voyage à un autre. Les zones de glace diffuses seraient plus propices à l'alimentation des manchots par rapport aux zones d'eau complètement ouvertes, dû à une concentration en proies plus élevée (Ainley 2002 ; Beaulieu *et al.* 2010a ; Ballard *et al.* 2010a ; Emmerson et Southwell 2011 ; Le Guen *et al.* 2018). Ces résultats seront discutés plus en détails en partie 3.2.

La bordure de glace au début de l'été, localisée au niveau du talus continental peut séparer l'océan ouvert d'une zone de pack-ice très diffuse comme observée par exemple en F1 en 2015-16 ou 2017-18 (Chapitre 4, Fig. S3*a*) ou bien le séparer d'une couverture de glace très concentrée comme en 2016-17 ou 2018-19, ou encore en 2012-13 en M1. La bordure de glace présente une grande importance écologique pour l'alimentation des prédateurs polaires. Cette

structure et la zone de glace marginale associée offrent une grande concentration en ressources et particulièrement une forte abondance de krill antarctique *Euphausia superba* (*voir 3.1.2* ; Brierley 2002 ; Arrigo *et al.* 2008 ; Massom et Stammerjohn 2010). Le pack et la bordure de glace sont aussi des habitats utilisés en période d'élevage des poussins, comme observé en mer de Ross (Ainley *et al.* 1998).

Les polynies ou flaw leads ont prouvé leur importance dans la distribution des colonies d'oiseaux marins autour de l'Antarctique (Massom *et al.* 1998 ; Ainley 2002 ; Arrigo et Van Dijken 2003 ; Karnovsky *et al.* 2007 ; Raymond *et al.* 2015). Ces structures récurrentes et prévisibles dans leur localisation prodiguent des avantages pour l'activité alimentaire des prédateurs à site central, aussi bien pour les ressources qu'elles abritent que pour la facilité d'accès en transitant à travers celles-ci vers des zones favorables plus lointaines. Chez le manchot Adélie, l'utilisation de polynies ou trous d'eau à proximité de colonies d'études a été mise en évidence en période d'élevage des poussins, sur l'Île de Béchervaise (Clarke *et al.* 2006) et à Syowa (Watanuki *et al.* 2003). Watanuki *et al.* (1994) estimèrent que les manchots Adélie en Terre d'Enderby (Antarctique de l'Est) se nourrissaient au stade de garde sur le plateau continental dans des zones de fast-ice persistante, ces résultats indiquant la présence d'accès à l'eau dans la couverture de glace pour atteindre les aires d'alimentation. Cottin *et al.* (2012) et Widmann *et al.* (2015) avaient préalablement montré que les voyages alimentaires d'incubation des manchots Adélie de l'Île des Pétrels en 2010 et 2012 s'étendaient jusqu'à la limite nord du pack-ice. Cependant, nous avons pu observer une large variation des concentrations et de l'étendue de la couverture de glace entre les années, ce qui aurait pu amener à des différences dans les habitats sélectionnés selon l'état de la banquise. Les Chapitres 4 et 5 ont toutefois démontré que les femelles et les mâles en incubation ne tiraient que très peu profit des zones d'eau ouvertes en amont de la bordure de glace comme les polynies et les leads pour leur recherche alimentaire. Cependant, lorsque ces structures étaient à proximité de la colonie ou sur la route suivie par les manchots, le faible temps de résidence dans celles-ci suggère une utilisation liée à une activité de transit vers des aires plus lointaines. Dans la Baie de Lützow-Holm en Antarctique de l'Est, des résultats similaires ont été observés : les manchots Adélie partant en voyage d'incubation et confrontés à une forte extension de fast-ice dans laquelle une polynie était ouverte ont alterné entre la marche sur la couverture de glace et l'utilisation de la polynie pour transiter jusqu'au pack-ice et la bordure plus éloignée de la banquise (Kato *et al.* 2003, 2009). Nos résultats n'ont pas permis de préciser l'utilisation exacte des polynies. Ils indiquent une fidélité aux sites d'alimentation sous des conditions de glace peu variables et des

concentrations faibles (Chapitre 3), ainsi qu'un effet négatif de la distance jusqu'au plus proche accès à l'eau. Cela dénote la nécessité d'accéder à une zone d'eau ou glace diffuse au plus proche de la colonie en cas de forte extension de couverture de glace en période d'élevage (Widmann *et al.* 2015). Ces résultats concordent avec l'étude pluriannuelle du comportement alimentaire des manchots Adélie dans la Baie de Lützow-Holm, où les adultes en période d'élevage des poussins ont connu un succès alimentaire supérieur lors d'une année où la colonie était entourée d'une large polynie et non pas d'une couverture de glace (Watanabe *et al.* 2020).

3.1.2 - Ressources associées à la sélection d'habitats

Le gradient latitudinal des habitats utilisés est lié à l'évolution de la distribution des ressources au cours de l'été austral. En Terre Adélie, l'étendue de la couverture de glace formée à partir de la fin de l'été austral et pendant tout l'hiver se réduit à mesure que la saison de reproduction des manchots Adélie avance l'été suivant (Michel *et al.* 2019). La débâcle et la fonte de la banquise permettent aux prédateurs d'accéder aux habitats et ressources qui se trouvaient sous la glace. Les conditions de formation de glace tout au long d'une année sont cruciales pour le développement des ressources associées.

Le krill des glaces (*E. crystallorophias*) et le krill antarctique, retrouvés respectivement dans des eaux néritiques et océaniques, sont herbivores dans des conditions de forte abondance phytoplanctonique. Ces deux espèces initient leur cycle de reproduction à des périodes différentes (Pakhomov et Perissinotto 1996 ; Quetin et Ross 2009). Le krill des glaces fraye au début du printemps lorsque la concentration en phytoplancton est faible. Il profite ensuite de l'été et de la forte production primaire pour se nourrir sur les concentrations importantes de phytoplancton. À l'inverse, le krill antarctique fraye majoritairement pendant l'été après s'être alimenté sur les algues développées au cours des blooms printaniers, et ainsi avoir acquis suffisamment d'énergie pour assurer sa reproduction. Au cours de l'hiver, ces deux espèces se nourrissent sur les microalgues fixées sous la couverture de glace. Cependant, le krill des glaces présente des réserves lipidiques constituées pendant l'été plus importantes que le krill antarctique. Le recrutement du krill antarctique est ainsi plus dépendant de la survie des stades larvaires pendant l'hiver et des ressources disponibles que le krill des glaces (Pakhomov et Perissinotto 1996 ; Loeb *et al.* 1997 ; Ju et Harvey 2004 ; Meyer *et al.* 2017 ; Michel *et al.* 2019). Au début du printemps, lorsque la glace de mer commence à fondre et se fracturer, la stratification de la colonne d'eau et le relargage d'algues et nutriments dans le milieu favorisent une forte concentration en chlorophylle *a*. Les blooms phytoplanctoniques, grâce à la luminosité

croissante dans ces zones de glace marginale, participent ainsi à un recrutement accru du krill (Atkinson *et al.* 2004 ; Nicol 2006 ; Quetin et Ross 2009 ; Flores *et al.* 2012a, b ; Meyer *et al.* 2017).

Une extension trop importante de la glace de mer en été, ou à l'inverse un retrait trop précoce auraient des conséquences drastiques sur le développement et l'abondance du krill. Dans le premier cas, la production primaire serait diminuée par une limitation de la pénétration de la lumière dans le milieu et réduirait donc l'abondance en ressources. Dans le second cas, un retrait précoce de la glace réduirait la protection du krill contre les prédateurs, mais également la disponibilité en ressources, la glace de mer servant de support à leur alimentation (Atkinson *et al.* 2004 ; Flores *et al.* 2012a). Une diminution de la couverture de glace avancée dans la saison serait également à l'origine d'un changement dans la qualité du phytoplancton se développant au printemps, affectant le recrutement du krill (Moline *et al.* 2008). En été, le développement, la densité et la qualité du krill sont donc hautement corrélés à l'étendue de la glace de mer hivernale et le moment de retrait à l'été (Quetin et Ross 2009 ; Beaulieu *et al.* 2010a), et influencent par conséquent le comportement alimentaire des espèces de niveaux trophiques supérieurs (Tynan 1998).

Au début de l'été austral, les femelles en F1 se nourrissent principalement du krill antarctique retrouvée en abondance au niveau de la bordure de glace, mais également dans le pack-ice en amont de cette limite s'il permet des accès à l'eau (Loeb *et al.* 1997 ; Miller et Trivelpiece 2007 ; Flores *et al.* 2012b ; Meyer *et al.* 2017). Les mâles suivent aussi la direction de la bordure de glace mais peuvent être confrontés à des conditions de glace plus diffuses avant la bordure, leur permettant de consommer en plus du krill antarctique des espèces retrouvées en eaux plus néritiques sur le plateau continental, comme la calandre antarctique *Pleuragramma antarctica*. Enfin, les adultes en période d'élevage des poussins devant s'approvisionner au plus vite en nourriture consommeront préférentiellement les espèces trouvées sur le plateau continental (le krill des glaces et la calandre). Le krill antarctique peut également être consommé si les conditions hivernales et printannières ont permis un fort taux de survie et de recrutement et que les manchots peuvent accéder aux habitats plus éloignés dans lesquels se distribue cette espèce proie.

Les ressources sélectionnées pour l'alimentation des manchots Adélie de l'Île des Pétrels et de Cap Bienvenue concordent avec la littérature concernant le régime alimentaire de cette espèce en Antarctique. Nos résultats permettent d'apporter de nouveaux indices quant à la spécialisation de cette espèce dans certaines ressources en Antarctique de l'Est. Cependant, de

légères variations régionales sont observables autour du continent en termes de proportion de ces trois proies principales selon la situation géographique et l'état de la glace autour des colonies (Puddicombe et Johnstone 1988 ; Watanuki *et al.* 1994 ; Coria *et al.* 1995 ; Ainley *et al.* 1998, 2003a ; Wienecke *et al.* 2000 ; Ainley 2002 ; Lynnes *et al.* 2004 ; Cherel 2008 ; Tierney *et al.* 2009 ; Cottin *et al.* 2012 ; Jarman *et al.* 2013 ; Colominas-Ciuró *et al.* 2018). De plus, d'autres proies ont été également observées dans le régime alimentaire de cette espèce, comme les méduses ou les copépodes (Jarman *et al.* 2013 ; Thiebot *et al.* 2016, 2017).

3.1.3 - L'importance de la période hivernale

Nos travaux se sont concentrés sur la description du comportement alimentaire des manchots Adélie pendant leur période de reproduction. Cependant, la dynamique d'une population est également régie par les conditions rencontrées en dehors de cette saison et les conditions des individus au début de leur saison de reproduction. Plusieurs études se sont intéressées au comportement et à la sélection d'habitats alimentaires des manchots Adélie après la saison de reproduction et ont montré le caractère migratoire de cette espèce sur de larges échelles spatiales.

Les stratégies alimentaires des manchots Adélie apparaissent étroitement liées à la couverture de glace en hiver. En effet, dans notre zone d'étude, des manchots de l'Île des Pétrels ont été équipés à l'aide de GLS afin de suivre leurs mouvements migratoires pendant l'hiver (Thiebot *et al.* 2019). Lors des voyages qui précèdent la mue, les manchots étendent leur aire de prospection au-delà de la zone précédemment couverte de glace lors de la période de reproduction, mais ceci dans une moindre mesure que pendant leurs voyages migratoires post-mue (Fig. 45*a*). Au cours de l'hiver, les manchots voyagent à des milliers de kilomètres à l'ouest de la colonie, en restant majoritairement dans le pack-ice mais toujours au sud de sa bordure (Fig. 45*b*).

Les manchots de l'Île de Béchervaise après l'envol tendent à se diriger à des centaines de kilomètres de leur colonie, en suivant la limite de la fast-ice ou du pack-ice. Les adultes quant à eux voyagent vers l'ouest de la colonie en suivant la limite de la pente continentale, pour finir leur migration hivernale dans le pack-ice (Clarke *et al.* 2003). Dans cette même région en période hivernale, la dynamique de la glace est influencée par les gyres océaniques dont les manchots tireraient avantages pour réduire les coûts énergétiques associés à leurs déplacements (Clarke *et al.* 2003).

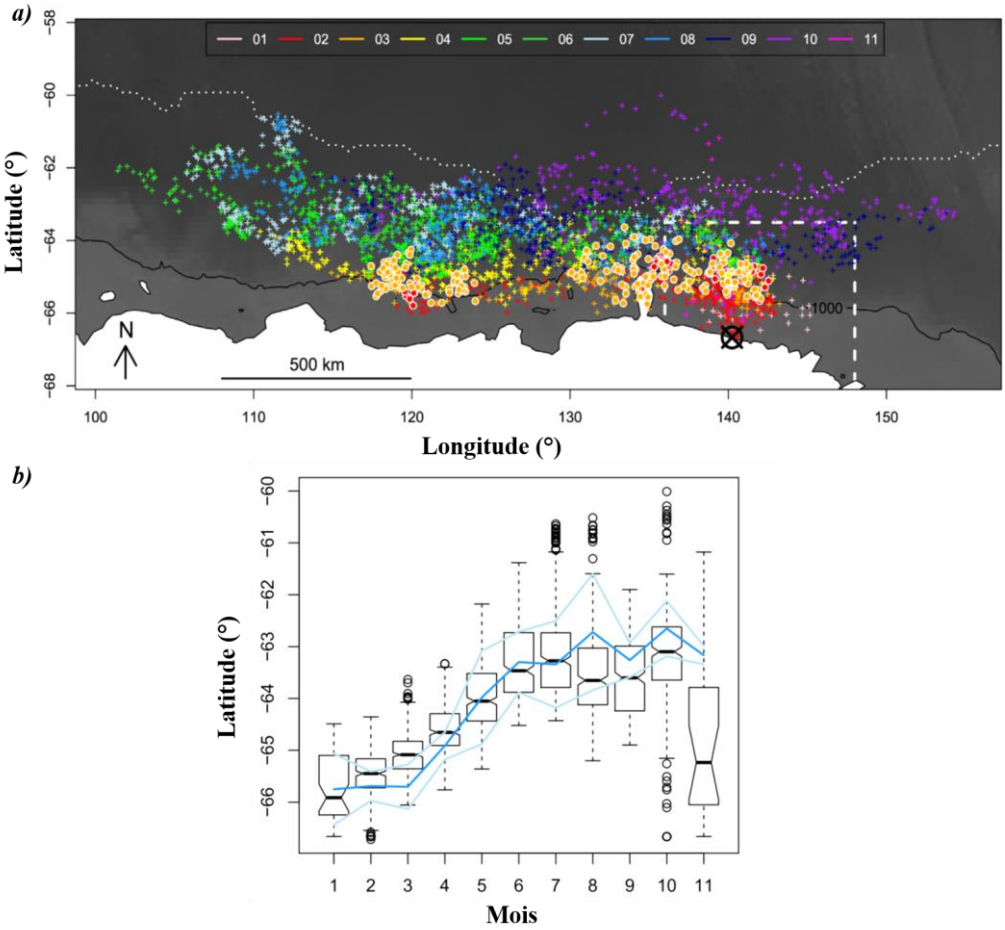


Figure 45 : ***a)*** carte des localisations journalières (croix de couleurs) des manchots Adélie de l'Île des Pétrels (représentée par la croix noire) équipés pendant leur migration hivernale en 2015. Les couleurs symbolisent les mois (01 : Janvier, 11 : Novembre). Les ronds orange représentent les localisations pendant la mue. La zone délimitée par la ligne en larges pointillés blancs représente le contour du projet de l'Aire Marine Protégée « Mer d'Urville - Mertz ». La limite maximale nord du pack-ice est représentée par la ligne pointillée blanche, et la bathymétrie est représentée par le gradient de couleur (augmentation des profondeurs avec gris foncé), avec l'isobathe 1000 m indiqué ; et ***b)*** Localisation mensuelle latitudinale du pack-ice (contour de concentration de glace à 15 %). Ligne bleu foncé : moyenne mensuelle ; lignes bleu clair : déviation standard et distribution (boxplot) des latitudes des localisations des manchots Adélie par mois (1 : Janvier ; 11 : Novembre) avec la ligne noire du milieu représentant la médiane et les limites hautes et basses correspondant aux premier et troisième quartiles (modifiée de Thiebot *et al.* 2019).

Le comportement alimentaire des manchots Adélie de l'Île de Ross (Ballard *et al.* 2010b), de la Pointe Edmonson (Ballerini *et al.* 2009) et des Îles Orcades du Sud (Warwick-Evans *et al.* 2019) a été analysé en période de mue et de migration hivernale. Les manchots Adélie semblent utiliser des aires couvertes par des concentrations de glace de 15 % jusqu'à 80 %, entre la fast-ice solide et la région sud de la bordure de glace plus diffuse, mais rarement dans des aires caractérisées par des concentrations plus faibles ou plus élevées. Cette gamme de concentrations de glace serait optimale pour l'activité alimentaire et la survie des manchots, leur permettant *i)* de profiter des reposoirs offerts par la glace solide, *ii*) d'accéder plus facilement aux habitats d'alimentation grâce aux fractures dans la couverture de glace et *iii*) de synchroniser leur activité avec la photopériode réduite en cette saison (Fraser et Trivelpiece 1996 ; Wilson *et al.* 2001 ; Emmerson et Southwell 2011).

Nous venons de discuter de l'importance des conditions de la glace de mer pendant l'hiver pour le développement des proies des manchots Adélie en été. Caractériser les habitats des prédateurs pendant cette saison permet ainsi d'estimer les conditions environnementales et la distribution des ressources afin de pouvoir anticiper leur évolution pendant l'été. En parallèle, cela permet de relier les conditions corporelles des prédateurs à leur arrivée sur le site de reproduction aux conditions rencontrées pendant l'hiver, et mieux comprendre leurs stratégies estivales.

3.2 – Impacts des variations de la glace de mer sur l'activité alimentaire des manchots Adélie

Les manchots Adélie font face à une distribution variable et hétérogène des habitats d'alimentation et des ressources selon l'évolution de la glace tout au long de la saison hivernale puis pendant leur saison de reproduction. La variation de l'étendue et de la concentration de la couverture de glace entraîne des changements dans le développement et la disponibilité des ressources exploitées. Par conséquent, les différences interannuelles du comportement alimentaire des manchots Adélie résultent de l'impact des variations environnementales sur leur stratégie, les poussant à intensifier leur activité alimentaire afin de maximiser leur chance de rencontrer les conditions particulières dans lesquelles ils sont spécialisés. La variabilité de la distribution des habitats et ressources utilisés pour l'alimentation peut entraîner des phénomènes de déplétion en proies, de compétition intra- et interspécifiques accrues, et avoir des conséquences sur la condition et la survie des prédateurs.

3.2.1 - Effets sur les mouvements horizontaux

La variation du comportement alimentaire des manchots Adélie en fonction des conditions environnementales a été mise en évidence dans plusieurs sites d'études autour de l'Antarctique. Olmastroni *et al.* (2004b) ont révélé un prolongement des voyages alimentaires F1 lors d'années présentant une forte extension de la couverture de glace, entraînant un retard dans le départ des voyages M1. En période d'élevage des poussins, les adultes dans la Baie de Lützow-Holm augmentaient les durées de leurs voyages en fonction de la durée de marche sur la banquise ainsi que la durée de leurs plongées lors des années présentant une extension et persistance de la glace de mer plus importante (Watanuki *et al.* 1993, 1997). En mer de Ross et Terre Victoria (Antarctique de l'Est), des résultats similaires ont été obtenus, avec la mise en évidence d'une relation entre la durée des voyages et la distance au pack-ice, ainsi qu'une efficacité d'alimentation maximale retrouvée dans des concentrations de glace de mer faibles (Ainley *et al.* 1998 ; Ballard *et al.* 2010a ; Dugger *et al.* 2010 ; Lescroël *et al.* 2014). Watanabe *et al.* (2020) montrent quant à eux que les manchots dans la Baie de Lützow-Holm explorent plus loin tout en réduisant leur durée de trajets face à une faible couverture de glace en comparaison aux années avec de la banquise étendue.

Nos résultats mettent en évidence une intensification de l'effort de recherche alimentaire avec une augmentation des conditions de glace rencontrées, dans l'extension ou la concentration de la couverture de glace. Les individus des deux sexes, aussi bien lors des voyages d'incubation que des voyages en période d'élevage des poussins, augmentent la durée de leurs voyages, les distances parcourues et élargissent leur zone de prospection alimentaire. Les manchots Adélie de l'Île des Pétrels ont une aire de prospection plus restreinte et explorent leur environnement sur de moindres distances lors des saisons libres de glace (comme en 2015-16), et étendent leurs zones de recherche sous l'influence d'une plus forte extension de glace. Les résultats issus du Chapitre 3 mettent en évidence pour la période d'élevage des poussins une plus grande fidélité aux sites d'alimentation dans des concentrations de glace faibles et peu variables comme en 2015-16, où les manchots ont effectué leurs voyages proches de la colonie tout en explorant leur environnement à faible échelle spatiale. À l'inverse, en 2016-17, la très forte concentration de glace autour de la colonie a forcé les manchots à s'alimenter dans les plus proches accès à l'eau qui étaient peu nombreux. Une forte diminution des ressources disponibles dans ces habitats limités en nombre a dû survenir très rapidement, les adultes ont fini par agrandir leur aire de prospection au point de ne plus revenir à la colonie afin de pouvoir accéder à leurs ressources pour assurer leur propre survie au détriment de celle de leurs

poussins. Ces résultats soulignent l'effet du halo de Ashmole (Ashmole 1963) qui survient plus la saison de reproduction avance. Pendant l'élevage des poussins, les besoins énergétiques sont croissants et l'effort alimentaire des prédateurs à site central en est augmenté dans des aires restreintes. Si peu d'accès sont disponibles autour de la colonie, une forte pression de prédation sur les ressources disponibles dans ces zones mènera à une déplétion rapide en proies par l'intensification de la compétition intraspécifique voire même entre espèces, forçant les prédateurs à étendre leur aire de prospection.

Nos résultats suggèrent que la variation du comportement dans les mouvements horizontaux (durée, distance des voyages) liée à l'alimentation des manchots Adélie proviendrait de la spécialisation de cette espèce dans certaines conditions environnementales pour la maximisation de son succès alimentaire. L'ensemble de nos résultats et des études citées permettent de souligner l'amélioration du succès alimentaire des manchots Adélie avec des conditions de glace (étendue, concentration) faibles et diminuant au cours de la saison.

3.2.2 - Effet de la variation de glace sur la masse des individus

Nos travaux ne se sont pas concentrés sur l'effet des conditions de glace et leur variation sur les conditions corporelles des manchots Adélie. Cependant, des résultats préliminaires ont pu mettre en évidence l'effet d'une hausse des concentrations de glace dans notre zone d'étude sur le gain ou la perte de masse corporelle : un effet négatif pour les individus en incubation (significatif seulement pour les mâles), et positif pour les individus en période d'élevage des poussins (significatif uniquement pour les femelles ; Fig. 46). Ces résultats peuvent être mis en lien avec l'intensification de l'effort alimentaire sous des conditions de glace plus difficiles. Les manchots Adélie confrontés à des concentrations et une couverture de glace plus importantes dans la zone d'étude augmentent leurs paramètres de voyages alimentaires pour rejoindre les habitats d'alimentation qui leur sont favorables.

Les déplacements effectués en marchant sur la glace imposent une augmentation de la durée des voyages mais deviennent également une contrainte pour la condition des manchots par les coûts énergétiques élevés associés à ce type de déplacement (Watanabe *et al.* 2020). En période d'incubation, l'accès aux aires d'alimentation étant limité, le gain de masse associé à une reconstitution des réserves corporelles s'en trouve diminué. Olmastroni *et al.* (2004b) ont montré l'impact d'une hausse de l'étendue de la glace sur l'augmentation de la durée des trajets et la diminution de la masse corporelle des adultes en incubation.

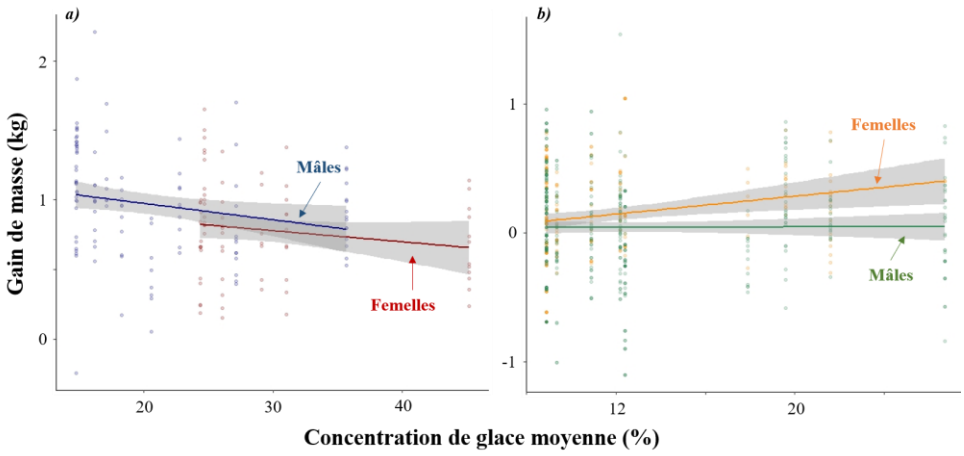


Figure 46 : relation entre la concentration de la glace de mer moyennée par stade dans la zone d'étude sur la prise ou perte de masse au cours des voyages alimentaires (***a***) en incubation et (***b***) en période d'élevage des poussins.

Nous avons vu dans la partie 2.1.2 qu'en période d'élevage des poussins, les mâles tendaient à connaître une perte de masse plus importante que les femelles. Nos résultats préliminaires suggèrent ici que les mâles, ayant des masses initiales généralement plus élevées que les femelles au départ de la période d'élevage, tendraient à assurer le maintien de leur masse corporelle tout en participant activement à l'alimentation des poussins malgré des conditions environnementales difficiles. Les femelles quant à elles se concentreraient plus activement que les mâles au maintien de leur propre masse (Clarke 2001). Dans des conditions de glace plus difficiles qui peuvent être issues d'une persistance de la couverture de glace depuis l'incubation, les femelles ayant connu une nouvelle période de jeûne pendant la période M1 vont décupler leurs efforts de recherche alimentaire. Les femelles ont un taux de survie moindre que les mâles après un évènement de reproduction : les femelles modifieraient ainsi leur effort alimentaire et investissement parental pour assurer leur survie (Dugger *et al.* 2006 ; Beaulieu *et al.* 2009). En période d'élevage des poussins, la proportion de la prise alimentaire dédiée au maintien des réserves de l'adulte serait plus importante lors de voyages allongés du fait de conditions difficiles de glace que lors de voyages plus courts dans des conditions de glace plus favorables (Ainley *et al.* 1998 ; Ballard *et al.* 2010a).

Les variations de glace imposent donc une contrainte supplémentaire aux adultes, les forçant à intensifier leur effort de recherche alimentaire afin d'assurer leur propre survie en plus de celle de leurs poussins dans des conditions de forte extension et concentration autour de la colonie. Cette contrainte peut être telle que les adultes en faible condition abandonnent leur reproduction afin d'assurer leur propre survie (Ropert-Coudert *et al.* 2018). La spécialisation

du comportement alimentaire des manchots Adélie dans des conditions de glace de mer particulières peut ainsi avoir des effets négatifs sur leurs masses et conditions corporelles, leur succès d'alimentation et par extension leur succès reproducteur.

3.2.3 - Effet de la glace de mer sur l'alimentation des poussins et le succès reproducteur

Nos résultats mis en lien avec la littérature soulignent la sensibilité du succès reproducteur face à la variation des conditions de la glace de mer et à la limitation des accès aux habitats et ressources, comme observé en 2016-17. Nous avons notamment mis en évidence un lien entre le succès reproducteur et la signature isotopique en ^{15}N, avec une nette diminution du succès lorsque les manchots s'alimentaient sur des proies de plus hauts niveaux trophiques. Ainley *et al.* (2003a) ont mis en avant une consommation de calandres antarctiques plus importantes dans différentes colonies en mer de Ross lors d'années où la couverture de glace était persistante par rapport aux années où le retrait de la banquise se faisait plus tôt dans la saison. Aussi, plusieurs études ont mis en évidence que l'augmentation de l'activité de recherche alimentaire face à des conditions difficiles de glace de mer menait à une diminution de la taille des repas rapportés aux poussins, ayant un effet négatif sur leur croissance (Clarke *et al.* 2002 ; Watanuki *et al.* 2002). Sur l'Île de Béchervaise, la taille des repas délivrés aux poussins et la proportion de krill consommée est plus élevée lors d'année où le succès reproducteur est important (Tierney *et al.* 2009).

Une plus importante consommation de poissons en période d'élevage du poussin soulignerait ainsi une disponibilité réduite en krill des glaces. Lorsque peu d'habitats sont disponibles, le krill est intensément consommé par plusieurs espèces (calandres, manchots, mammifères marins) dans des aires d'alimentation restreintes. Sa déplétion entraîne un changement de régime alimentaire des prédateurs qui se tournent vers la calandre antarctique (cette espèce adoptant elle-même un comportement cannibale), la disponibilité de cette dernière s'amenuisant rapidement au vu de la nouvelle pression de prédation (Ainley *et al.* 2006). Ces résultats permettent d'émettre l'hypothèse que bien que les adultes intensifient leur effort de recherche alimentaire dans des conditions difficiles de glace de mer et consomment des espèces de plus hauts niveaux trophiques, les proies disponibles ne permettent pas forcément d'assurer la survie de leurs poussins et de maintenir leur propre condition corporelle (Lynnes *et al.* 2002 ; Kato *et al.* 2003 ; Takahashi *et al.* 2003 ; Ronconi et Burger 2008 ; Ballard *et al.* 2010a ; Whitehead *et al.* 2015).

Le succès reproducteur est étroitement lié à l'activité d'alimentation. En Terre Adélie, comme évoqué dans l'introduction, les manchots de la colonie de l'Île des Pétrels ont subi par deux fois des échecs massifs dans leur reproduction, en 2013-14 et 2016-17 (Ropert-Coudert *et al.* 2015, 2018 ; Barbraud *et al.* 2015). En 2013-14, aucun poussin n'a survécu (Fig. 47). Cette mortalité s'explique par un enchaînement de conditions défavorables pour le succès reproducteur de cette espèce. Les voyages en incubation trop longs du fait de conditions de glace difficiles ont entraîné des abandons de nids dû à des jeûnes prolongés. Les conditions de glace élevées lors de l'élevage ont ralenti la fréquence de nourrissage des poussins, puis des épisodes de pluie ont entraîné l'hypothermie de ceux-ci laissés au nid, faibles et sous-alimentés (Barbraud *et al.* 2015). En 2016-17, l'extension de glace persistante tout au long de la saison entraîna un nouvel échec de reproduction avec un fort abandon d'œufs dès l'incubation et une croissance drastique du nombre de nid abandonnant la reproduction juste après l'éclosion des œufs (Fig. 47).

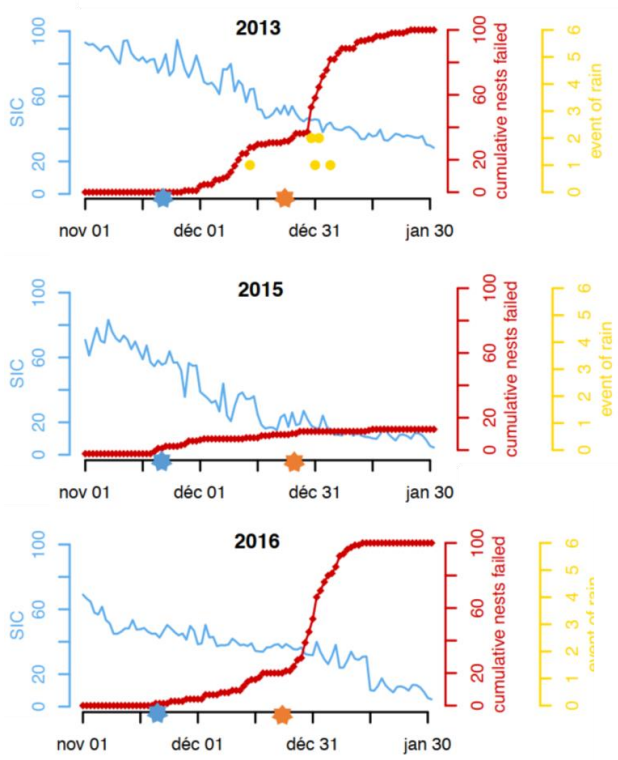


Figure 47 : tendances du pourcentage quotidien de la concentration de glace (%, courbe bleue), du nombre de nids de manchots en échec reproducteur (%, courbe rouge), et évènements de pluie (points jaunes) pour les années 2013-14, 2016-17 (avec un succès reproducteur quasi-nul, graphiques du haut et bas respectivement) et 2015-16 (succès reproducteur élevé, graphique du milieu). Les étoiles bleue et orange représentent respectivement la date médiane de ponte et d'éclosion. L'échelle des évènements de pluie représentent leur intensité (1 = faible ; 6 = forte) (modifiée de Barreau, rapport de Master 2, 2018).

L'effet de l'état de la glace de mer sur le succès reproducteur de cette espèce a été mis en évidence dans d'autres colonies autour du continent, comme sur l'Île Béchervaise (Emmerson et Southwell 2008), dans la Baie de Lützow-Holm (Kato *et al.* 2002), dans la Baie du Commonwealth (Wilson *et al.* 2016), dans les Îles Orcades du Sud et Shetland (Forcada *et al.* 2006 ; Hinke *et al.* 2014) ou encore en mer de Ross (Wilson *et al.* 2001). Cette dernière étude révéla que la croissance de la population annuelle était expliquée par une relation inverse avec l'état de la glace en hiver 5 ans auparavant, une forte extension de glace hivernale réduisant la survie des adultes. Cet effet à retardement fut également mis en évidence dans l'étude de Southwell *et al.* (2015), avec un effet négatif de l'augmentation des températures estivales et de l'extension de glace en hiver. L'effet des anomalies d'extension de glace en période hivernale sur la survie fut également souligné pour les manchots de la Pointe Edmonson (Ballerini *et al.* 2009).

Nos résultats, conjointement aux autres études sur le manchots Adélie, soulignent l'importance de l'étude du comportement alimentaire en parallèle des conditions environnementales dynamiques afin de caractériser au mieux les variations se produisant dans l'écosystème.

4. Détermination de la variation du comportement alimentaire des manchots Adélie : limitations méthodologiques

4.1 – Données GPS 2D et variables environnementales

L'utilisation de données GPS sur un prédateur marin plongeur comme le manchot Adélie permet de suivre les mouvements en mer et de les relier aux conditions environnementales. Cependant, du fait des plongées répétées, des portions des trajets en mer ne sont pas couvertes par le tracé GPS, nous forçant à interpoler les routes suivies par les individus. De plus, le GPS ne permet d'avoir qu'une vision horizontale des mouvements. Nous avons utilisé le temps de résidence comme principale métrique pour représenter l'effort alimentaire. L'utilisation d'autres capteurs tels que les enregistreurs de plongées, les caméras embarquées et les accéléromètres permettent d'obtenir une vision en trois dimensions du comportement des individus (Takahashi *et al.* 2008 ; Kokubun *et al.* 2011 ; Watanabe et Takahashi 2013 ; Handley *et al.* 2018 ; Poupart *et al.* 2019). Connaître les zones où les manchots tendent à effectuer plus de plongées permettraient de déterminer à plus fine échelle le comportement et le succès

alimentaire des individus. Aussi, l'utilisation de caméras embarquées permettrait d'associer les mouvements d'accélération à fine échelle aux captures de proies et de caractériser les proies consommées (Annexe 3).

De plus, nous avons utilisé des données de glace dont la plus fine résolution spatiale était de 3.25 km. Avec cette résolution, il ne nous est pas possible de localiser des zones de « cracks », fissures ou trous ouverts à fine échelle offrant des accès à l'eau pour les manchots, leur permettant de voyager en nageant. En déterminant le temps de résidence en période d'élevage du poussin sur une telle échelle spatiale, une partie du comportement en fonction des conditions locales est masquée. En effet, les manchots effectuent des voyages parfois très courts à proximité immédiate de la colonie sans que la résolution de la concentration de glace ne nous permette de déceler les zones d'alimentation précises. L'utilisation de données d'épaisseur de glace fine (« *Thin Ice thickness* ») à plus fine échelle spatiale permettrait de caractériser les zones accessibles par les manchots Adélie et de décrire plus précisément la dynamique de la couverture de glace (Tamura *et al.* 2008).

Enfin, pour mener nos travaux, seule la concentration de glace comme variable environnementale dynamique a été utilisée pour déterminer d'autre variables comme la distance à la bordure de glace, la variation de la glace, etc. En effet, nous nous sommes intéressés à la variabilité du comportement alimentaire des manchots Adélie à différentes échelles temporelles : journalière, voyage, stade de la saison. La couverture de glace de mer en Antarctique, et particulièrement en Antarctique de l'Est, est très étendue en période de reproduction (surtout en incubation). La couverture de glace joue un rôle de masque pour les autres variables océanographiques qui auraient pu être utilisées, comme les concentrations en chlorophylle *a* comme proxy de la productivité primaire, les courants et tourbillons (Cottin *et al.* 2012), ou encore la hauteur de la mer. Ces variables n'étaient ainsi pas disponibles aux échelles spatiales ou temporelles étudiées. Leur utilisation aurait imposé la contrainte supplémentaire de devoir moyenner les données de glace associées au comportement alimentaire à des échelles plus grossières.

4.2 – Estimation du comportement alimentaire : une histoire d'échelles

Nos travaux mettent en avant l'importance du choix des échelles aussi bien spatiales que temporelles choisies pour l'analyse du comportement alimentaire des prédateurs marins. En

effet, ces organismes sont confrontés à des conditions environnementales extrêmement variables à fines échelles spatiales et temporelles.

Bon nombre d'études ont pu mettre en évidence des différences de comportements alimentaires chez les adultes en fonction de l'âge ou du stade des poussins. Nous n'avions pas accès à ces données car les manchots équipés lors de la période d'élevage ne sont pas suivis depuis le début de la saison. Il n'est donc pas possible de déterminer le statut du poussin au moment de l'équipement et de catégoriser les trajets des manchots en fonction de l'âge des poussins, qui est pourtant un facteur influençant le comportement alimentaire des adultes (Clarke *et al.* 2002 ; Beaulieu *et al.* 2009 ; Chapman *et al.* 2011).

Comme évoqué précédemment, la résolution spatiale de notre principale variable environnementale, la glace de mer, ne permettait pas de déterminer à fine échelle spatiale la présence d'accès à l'eau disponible. La couverture de glace subit en outre des changements à très fines échelles temporelle et spatiale tout particulièrement en période d'élevage des poussins. Pour construire nos modèles d'habitats dans le Chapitre 4, les concentrations moyennes de glace sur toute la période couverte par les voyages alimentaires des adultes équipés ont été calculées. Les voyages alimentaires des parents à cette période étant très courts, la généralisation des conditions de glace de mer sur le stade entier masque probablement des variations à fine échelle temporelle influençant leur comportement alimentaire. La construction de modèles basés sur la disponibilité d'habitats (en utilisant des trajets simulés par exemple) serait pertinente à l'analyse de la sélection d'habitat chez le manchot Adélie (Pistorius *et al.* 2017 ; Reisinger *et al.* 2018). Cependant, la variabilité de la glace de mer à l'échelle temporelle influence la disponibilité des habitats d'alimentation et est difficile à prendre en compte dans ces modèle (Annexe 4).

5. Les changements globaux : impacts sur l'écosystème polaire et utilisation d'espèces indicatrices des variations

5.1 – Origines des variations de la glace de mer et intensification des évènements extrêmes

Comme évoqué en introduction, l'extension de la glace de mer sconnaît des variations autour de l'Antarctique. La tendance générale de la couverture moyenne annuelle dans les 30

dernières années était à l'augmentation (Massom et Stammerjohn 2010 ; Parkinson et Cavalieri 2012 ; Hobbs *et al.* 2016), mais des études et modèles climatiques ont révélé une réduction récente de son extension et projettent une nette diminution autour du continent d'ici la fin du siècle (Bracegirdle *et al.* 2008 ; Collins *et al.* 2013 ; Turner *et al.* 2017 ; Comiso *et al.* 2017 ; Bennetts *et al.* 2017 ; Parkinson 2019). Différents processus atmosphériques et océanographiques à large échelle sont à l'origine d'importantes variations dans l'Océan Austral et dans l'état de la glace de mer.

La revue de Hobbs *et al.* (2016) souligne que le régime des vents serait à l'origine de la plus grande part de variation dans l'état de la banquise selon leur direction. Le transport de masse d'air avec des caractéristiques différentes (chaudes-humides vs froides-sèches) par les vents méridionaux ainsi que leur direction influencent l'étendue, les mouvements et la fonte de la couverture de glace. La variabilité atmosphérique dans l'Océan Austral serait liée à l'oscillation Antarctique (ou « *Southern Annular Mode* », SAM) qui reflète les modifications de la position et de l'intensité des vents d'ouest (Wallace et Thompson 2002 ; Meredith et Hogg 2006). Aussi, les anomalies des températures des eaux de surface tropicales, liées au phénomène ENSO (« *El Niño* Southern Oscillation »), peuvent mener à un déplacement des fronts océanographiques et à une variation dans l'étendue de la couverture de glace (Stammerjohn *et al.* 2008a ; Hobbs *et al.* 2016).

Les changements climatiques récents comme le réchauffement global des températures atmosphériques et océaniques imputés à l'activité anthropique depuis les années 1950 entraînent une intensification de ces oscillations à grandes échelles. Depuis les années 1960, l'augmentation du SAM a été observée et entraînerait une suite de réactions en chaîne à l'origine d'une réduction de l'étendue de la glace de mer (Ferreira *et al.* 2015). En outre, une intensification de la fréquence des évènements El Niño est prédite avec une augmentation des concentrations de gaz à effets de serre et l'augmentation des températures globales (Timmermann *et al.* 1999 ; Wang *et al.* 2017). Une intensification des évènements extrêmes est attendue : fréquence plus importante de tempêtes, augmentation des températures hivernales, hausse des vêlages d'icebergs ou encore de la fréquence et de l'intensité des précipitations (Easterling *et al.* 2000 ; Jentsch *et al.* 2007). Cette augmentation d'évènements climatiques extrêmes, couplée aux variations dans les conditions de glace est d'une importance écologique capitale dans la dynamique des populations en milieu polaire.

5.2 – Les populations de prédateurs polaires face aux conditions de glace extrêmes

Les changements dans la dynamique de la glace de mer et l'intensification des évènements extrêmes ont des conséquences sur l'ensemble de l'écosystème en affectant tous les niveaux trophiques par des effets directs ou indirects engendrés par des effets cascades. Par exemple en Terre Adélie, l'échec de reproduction des manchots Adélie en 2013-14 suite à des conditions de glace extrêmes et des épisodes de pluie a eu des conséquences néfastes sur le succès reproducteur dans la population de labbes de McCormick (*Catharacta maccormicki*). Cette espèce se nourrit principalement d'œufs et de poussins de manchots Adélie vivants ou morts. Les labbes sont généralement impactés positivement par des conditions de glace élevées qui entraînent un taux d'abandon des œufs ou de mortalité des poussins élevé mais progressif, et donc une disponibilité élevée en proies tout au long de la saison. Cependant, la soudaineté et la mortalité massive des manchots Adélie en 2013-14 auraient empêché les labbes de nourrir de manière graduelle leurs propres poussins plus la saison avançait (Barbraud *et al.* 2015 ; Pacoureau 2018 ; Pacoureau *et al.* 2018). Les conditions extrêmes de glace de mer cette année-là ont également eu des effets négatifs sur l'ensemble des populations d'oiseaux marins dans l'archipel de Pointe Géologie (Fig. 48 ; Barbraud *et al.* 2015).

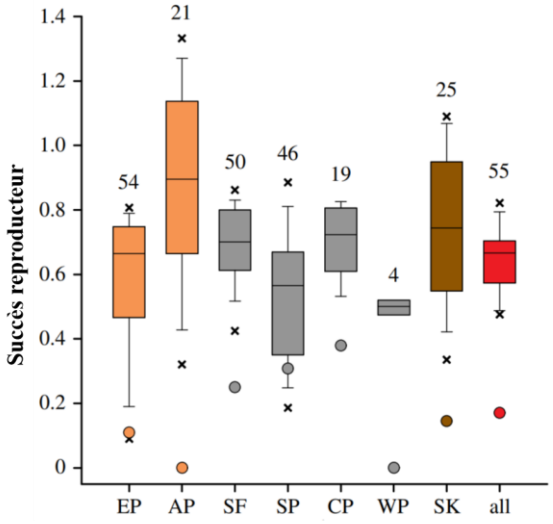


Figure 48 : distribution du succès reproducteur de plusieurs espèces depuis le début des années 1950 et de toutes les espèces combinées (all). Les points pour chaque espèce représentent le succès reproducteur de l'année 2013-14. Espèces : manchot empereur (EP), manchot Adélie (AP), fulmar austral (SF), pétrel des neiges (SP), damier du cap (CP), océanite de Wilson (WP), labbe de McCormick (SK) (modifiée de Barbraud *et al.* 2015).

En Péninsule Antarctique, la taille des populations de manchots à jugulaire — en simultané des manchots Adélie — a drastiquement diminué face à un retrait important de la couverture de la glace de mer, à l'inverse des manchots papous (Forcada et Trathan 2009 ; Hinke *et al.* 2017). En mer de Ross, le changement dans le paysage glaciaire avec l'arrivée de deux icebergs en 2001 a eu pour conséquence de diminuer le succès reproducteur dans deux colonies de manchots empereurs (Kooyman *et al.* 2007). Les manchots empereurs semblent particulièrement sensibles aux variations environnementales. En effet, les modèles concernant l'évolution de la population en Terre Adélie prédisent une diminution de plus de 80 % d'ici 2100 (Jenouvrier *et al.* 2014, 2017). Cependant, si les objectifs des Accords de Paris étaient atteints — *i.e.* maintenir l'augmentation des températures mondiales à 1.5°C (scénario 1.5) voire 2°C (scénario 2) au-dessus des niveaux préindustriels — la réduction des populations de manchots empereurs serait limitée à 31 % (scénario 1.5) ou 44 % (scénario 2) au lieu de 80 % (Jenouvrier *et al.* 2020).

Les mammifères marins liés à la glace sont difficiles à étudier car moins faciles à observer et capturer. Peu d'information quant à l'évolution des populations des espèces de mammifères marins en réponse aux variations des conditions de glace sont disponibles. Cependant, il est à prévoir que ces espèces prédatrices seront également impactées par l'augmentation ou le retrait de la glace de mer. Le krill se développant sous la glace est l'une des proies principales de nombreuses espèces de mammifères marins, comme les éléphants de mer du Sud (*Mirounga leonine*), les phoques crabiers (*Lobodon carcinophaga*), les phoques de Weddell (*Leptonychotes weddellii*), les baleines de Minke (*Balaenoptera bonaerensis*), ou encore les baleines à bosses (*Megaptera novaeangliae*). Les orques (*Orcinus orca*) ou léopard des mers (*Hydrurga leptonyx*) quant à eux se nourrissent d'espèces de plus hauts niveaux trophiques comme des poissons ou manchots, eux-mêmes consommateurs de krill. La glace de mer sert également de plateforme pour la reproduction des phoques de Weddell ou des phoques crabiers (Bengtson et Laws 1985 ; Ainley *et al.* 2003b, 2005, 2006 ; Pitman et Durban 2010 ; Heerah *et al.* 2012 ; Forcada *et al.* 2012). Les variations de la glace de mer entraînant une diminution de la disponibilité en habitats de reproduction ou d'alimentation pourraient ainsi avoir de lourdes conséquences sur les populations de mammifères marins en Antarctique (Ainley *et al.* 2003b ; Smith *et al.* 2007 ; Flores *et al.* 2012a ; Reiss *et al.* 2017).

5.3 – Le manchot Adélie : espèce éco-indicatrice des variations dans l'écosystème polaire

Des études centrées sur la démographie et la dynamique des populations des manchots Adélie ont permis de souligner les effets à long terme des conditions de glace extrêmes sur l'évolution des populations autour du continent. Si certaines espèces semblent adapter leur saison de reproduction en fonction des conditions environnementales (Barbraud et Weimerskirch 2006 ; Hindell *et al.* 2012 ; Barbraud *et al.* 2012 ; Hinke *et al.* 2012 ; Chambers *et al.* 2013), les manchots Adélie semblent quant à eux peu flexibles quant au déroulé de la leur. En effet, en Antarctique de l'Ouest par exemple, les manchots papous ajustent leur date d'initiation de couvée avec la hausse de température de manière deux fois plus importante que les manchots Adélie. De plus, les taux de survie à l'éclosion et au stade de crèche chez les manchots papous montrent beaucoup moins de variabilité que chez les manchots Adélie (Hinke *et al.* 2012 ; Lynch *et al.* 2012). Lynnes *et al.* (2002) ont démontré l'impact négatif des conditions environnementales sur le succès reproducteur des manchots Adélie en comparaison aux manchots à jugulaire en Péninsule Antarctique. Les manchots à jugulaire montreraient une meilleure capacité d'adaptation pendant des années de faibles disponibilités en ressources contrairement aux manchots Adélie. Cela souligne la différence dans le degré de plasticité entre les espèces de manchots, certaines ayant de plus grandes capacités à répondre aux conditions environnantes pour assurer leur succès reproducteur que le manchot Adélie.

D'après des enregistrements paléoécologiques, les manchots montreraient plutôt un comportement de dispersion face à des changements environnementaux qu'une adaptation à de nouvelles conditions pour leur activité de reproduction (Forcada et Trathan 2009). Une baisse de la couverture glaciaire sur le continent augmenterait la disponibilité de nouveaux habitats de reproduction et par conséquent l'émigration et l'installation de nouvelles colonies (LaRue *et al.* 2013 ; Younger *et al.* 2015). Cependant, les populations de manchots Adélie risquent de décliner face à la baisse des conditions de glace de mer projetée qui entraîneraient une perte d'habitats pour leurs proies, une compétition intra- ou interspécifique accrue et un faible taux de survie annuel (Jenouvrier *et al.* 2006 ; Trivelpiece *et al.* 2011 ; Ballerini *et al.* 2015 ; Cimino *et al.* 2016). Les projections suggèrent que les populations de manchots Adélie diminueront drastiquement avec l'augmentation des températures d'eau de surface et si la fréquence des années avec un faible taux de survie augmente dans les 30 années à venir (Cimino *et al.* 2016 ; Hinke *et al.* 2017).

La Péninsule Antarctique Ouest est l'une des régions se réchauffant le plus rapidement à l'échelle planétaire. L'étendue de la couverture de glace et sa concentration en hiver a subi un net déclin, avec un retrait de la banquise s'opérant plus tôt dans l'été et une formation de la glace hivernale débutant plus tardivement (Stammerjohn *et al.* 2008a, b). En réponse à ces changements, l'abondance et la composition des communautés planctoniques ont subi des variations avec une diminution de la disponibilité en krill et une augmentation de la présence de salpes *Salpa thompsoni* (Loeb *et al.* 1997 ; Ducklow *et al.* 2007). Ces variations environnementales ont entraîné une forte compétition interspécifique entre les manchots papous, à jugulaire et Adélie, les premiers ayant connu une nette augmentation dans leur abondance contre un déclin de l'abondance des deux autres espèces dans les 30 dernières années. Le déclin des manchots Adélie et à jugulaire est principalement lié au déclin de la biomasse du krill antarctique dont ils se nourrissent principalement et pour lequel ils sont entrés en compétition (Ducklow *et al.* 2007 ; Hinke *et al.* 2007 ; Trivelpiece *et al.* 2011 ; Barbosa *et al.* 2012).

En Antarctique de l'Est, la tendance de l'étendue de la couverture de glace, sa concentration et de sa persistance était à l'augmentation et a eu des répercussions sur les espèces, bien que cette tendance commence à s'inverser (Parkinson et Cavalieri 2012 ; Parkinson 2019). En mer de Ross par exemple, la variation des conditions de glace a entraîné une cascade trophique du fait de changements dans l'état de la banquise (Ainley *et al.* 2006). Lors d'une année de forte extension avec l'apparition d'une polynie dans la fast-ice, les manchots Adélie se sont trouvés confrontés aux baleines de Minke et aux orques dans cette aire restreinte, les premières se nourrissant de krill et les seconds de légines antarctique (*Dissostichus mawsoni*) et calandres antarctiques. Les manchots et baleines se nourrissant de krill ont entraîné une déplétion de cette ressource, les forçant à s'alimenter sur la calandre antarctique au même titre que les orques. La disponibilité de la calandre diminua nettement à son tour, forçant les manchots à étendre leur zone de prospection et entraînant des variations de leur comportement alimentaire (Ainley *et al.* 2006).

La présence croissante de nouveaux prédateurs sur une zone de reproduction, combinée à un déclin des ressources disponibles peut être à l'origine de l'adoption de nouvelles stratégies alimentaires afin de réduire la compétition intra- et interspécifique, contrairement à d'autres sites moins touchés par de telles variations. Ceci a par exemple été observé chez les manchots Adélie en compétition avec les manchots à jugulaire dans l'arc de la Scotia des Îles Sandwich

du Sud (Péninsule Antarctique), où une ségrégation spatiale est apparue dans les zones d'alimentation des deux espèces, les manchots Adélie s'alimentant en moyenne à une centaine de kilomètres de la colonie contre 58 km pour les manchots à jugulaire (Lynnes *et al.* 2002).

Peu d'indice en Terre Adélie ont été récoltés quant à une éventuelle compétition entre espèces. Cependant, les éléphants de mer, phoques crabiers et manchots empereurs tirent profit d'habitats favorables au développement des ressources, comme les polynies ou la bordure du pack-ice, pour se nourrir en Antarctique de l'Est en hiver et début de l'été austral (McMahon *et al.* 2002 ; Massom *et al.* 2009 ; Labrousse *et al.* 2018). La présence d'autres compétiteurs en Antarctique de l'Est et Terre Adélie peut ainsi induire une hausse de la compétition interspécifique avec le manchot Adélie lors de saisons marquées par des conditions de glaces extrêmes.

Ce travail de thèse, conjointement aux résultats de la littérature, permet de mettre en avant la sensibilité des manchots Adélie face à la variabilité environnementale et l'intensification de la fréquence de conditions extrêmes. Cette espèce répond à de nombreux critères permettant d'attester de son caractère éco-indicateur face aux variations environnementales dans l'écosystème polaire liées à la glace de mer : sa large distribution autour du continent ; son statut d'espèce résidente ; la facilité d'étude et de collecte de données ; la connaissance de son écologie et de sa biologie ; ses différents stade de vie ; sa position trophique et l'intégration des processus de l'écosystème ; sa sensibilité à la variation dans son environnement ; la rapidité et spécificité de ses réponses à des variations (Birkhead et Furness 1985 ; Cairns 1987 ; Angus 1990 ; Piatt *et al.* 2007 ; Durant *et al.* 2009).

Les réponses démographiques et comportementales de cette espèce ont un caractère informatif extrêmement important pour la compréhension des processus écologiques se déroulant dans l'écosystème Antarctique et pour la conservation des écosystèmes associés. La variabilité comportementale observée au niveau des mouvements d'alimentation est le reflet de la faible flexibilité des manchots Adélie dans les habitats d'alimentation et les ressources utilisées pour leur alimentation, au détriment de leur succès de reproduction. Ces comportements spécialisés rappellent la théorie de l'approvisionnement optimal (Charnov 1976 ; Pyke *et al.* 1977) mais également le modèle de croissance en fonction de la glace proposé par Smith *et al.* (1999).

Les activités d'alimentation et de reproduction des manchots Adélie seraient maximisées par des conditions de glace particulières : une extension hivernale suffisante pour le développement des ressources ; un retrait progressif au cours de la saison de reproduction mais suffisant pour accéder facilement aux habitats d'alimentation dans le temps imparti ; des aires d'alimentation larges et une grande abondance en ressources permettant d'éviter la compétition. Nos résultats mettent en évidence qu'une intensification du comportement alimentaire du manchot Adélie, un décalage de son régime alimentaire vers des niveaux trophiques supérieurs et une baisse de son succès reproducteur sont autant d'indices permettant d'estimer l'impact de la variation des conditions de glace de mer sur les niveaux trophiques inférieurs de l'écosystème polaire et les potentielles répercussions sur les espèces prédatrices.

Conclusion

Le manchot Adélie est l'une des espèces les plus étudiées autour du continent Antarctique, au niveau de son comportement alimentaire et reproducteur. Cependant, avant cette thèse, peu d'études s'étaient focalisées sur les variations du comportement alimentaire simultanément aux conditions de glace, à différents niveaux d'organisation de l'espèce. Nos résultats insistent sur l'importance de considérer différentes échelles de l'espèce afin de mieux saisir les sources de variations comportementales entre individus ou populations et déterminer l'impact des facteurs environnementaux à ces différents niveaux. Mon travail reflète par ailleurs l'importance de l'étude du comportement alimentaire à différentes échelles spatiales et temporelles afin de mieux cerner les variations environnementales se produisant dans le milieu. Afin de compléter cette étude, relier les conditions corporelles et le succès reproducteur des individus suivis au cours de leur activité alimentaire semble nécessaire pour estimer la part de variabilité due aux performances individuelles. Des études de dynamique de population s'intéressant aux rapport proies-prédateurs permettraient de mettre en lumière les interactions dans les communautés afin d'estimer au mieux l'ensemble des processus écologiques se produisant dans l'écosystème polaire.

L'analyse de la sélection d'habitats et de l'utilisation des ressources ont permis de caractériser les aires d'alimentation favorisées tout au long de la saison de reproduction. Ces informations mettent en avant le faible degré de plasticité des manchots Adélie dans les habitats et les ressources utilisées et l'impact négatif de conditions de glace extrêmes sur leur alimentation et succès reproducteur. Ces travaux permettent également d'estimer la disponibilité des habitats et la distribution des ressources dans le milieu selon l'état de la glace de mer. Un changement dans l'activité alimentaire de ce prédateur est un signal de variation dans les niveaux trophiques inférieurs, eux-mêmes à la base de la chaîne trophique polaire en Antarctique. Les réponses communes entre les individus ou les colonies face à des conditions de glace de mer changeantes permettent d'émettre l'hypothèse que nos résultats sont généralisables à l'ensemble des populations de l'Antarctique de l'Est confrontées à une évolution de la glace de mer similaire.

L'Antarctique de l'Est est inclus dans les régions concernées par la CCAMLR et est contenu dans la division statistique 58.4.1 (Agnew et Edward 2009). Depuis quelques années, l'Australie, l'Union Européenne (et particulièrement la France) proposent d'établir un réseau

d'AMPs dans le secteur Indien de l'Océan Austral : le Système Représentatif d'AMPs en Antarctique de l'Est (EARSMPA, « *East Antarctic Representative System of MPAs* » ; CCAMLR 2011 ; Constable *et al.* 2014), dont l'AMP « Mer d'Urville – Mertz » (Figs. 49). Ce réseau vise à protéger de manière adéquate la biodiversité des aires côtières, océaniques et les fonds marins, et de protéger contre les perturbations les habitats qui jouent d'importants rôles écologiques, comme les aires d'alimentation des prédateurs supérieurs ou les zones de frai des poissons (Koubbi *et al.* 2011a ; Raymond *et al.* 2015). L'EARSMPA devrait contenir des zones de références scientifiques afin de mieux comprendre les effets des pêcheries en dehors des AMPs — l'interdiction de la pêche au krill dans ces zones ayant été évoqué — et les conséquences des changements climatiques dans l'Océan Austral et en Antarctique.

Nos résultats, conjointement à la littérature existante, permettent d'apporter de nouveaux éléments quant à la planification des AMPs en fonction de la distribution des manchots Adélie utilisés comme éco-indicateurs, et de leurs habitats d'alimentation. En Antarctique de l'Est, la distribution des manchots Adélie, étudiée depuis 2010 pendant leur saison de reproduction, s'étend au-delà des limites de l'AMP Mer d'Urville – Mertz proposées (Fig. 49*b*). De plus, Thiebot *et al.* (2019) avaient mis en évidence la migration à large échelle de cette espèce en période hivernale, en dehors de la limite de l'AMP (Fig. 45*a*). L'ensemble de ces résultats souligne la nécessité de considérer de larges échelles spatio-temporelles afin d'évaluer la gamme d'habitats utilisés et de distribution des espèces éco-indicatrices. La large distribution des manchots Adélie en dehors des limites proposées et les réponses communes des manchots Adélie entre individus et populations face à la variabilité de la glace de mer suggèrent de reconsidérer le réseau d'AMPs proposé, au moins en Antarctique de l'Est. La mise en place d'AMPs dynamiques a été évoquée, basée sur la variation spatio-temporelle des limites des habitats exploités par les espèces éco-indicatrices plutôt que sur des limites statiques (Maxwell *et al.* 2015). Bien que ce projet semble compliqué à mettre en place pour les activités commerciales et au vu de la variabilité à fine et large échelles spatiales et temporelles dans le milieu marin, de telles mesures de conservation semblent toutefois appropriées dans l'écosystème polaire dont le fonctionnement est hautement dépendant de l'évolution saisonnière de la glace de mer.

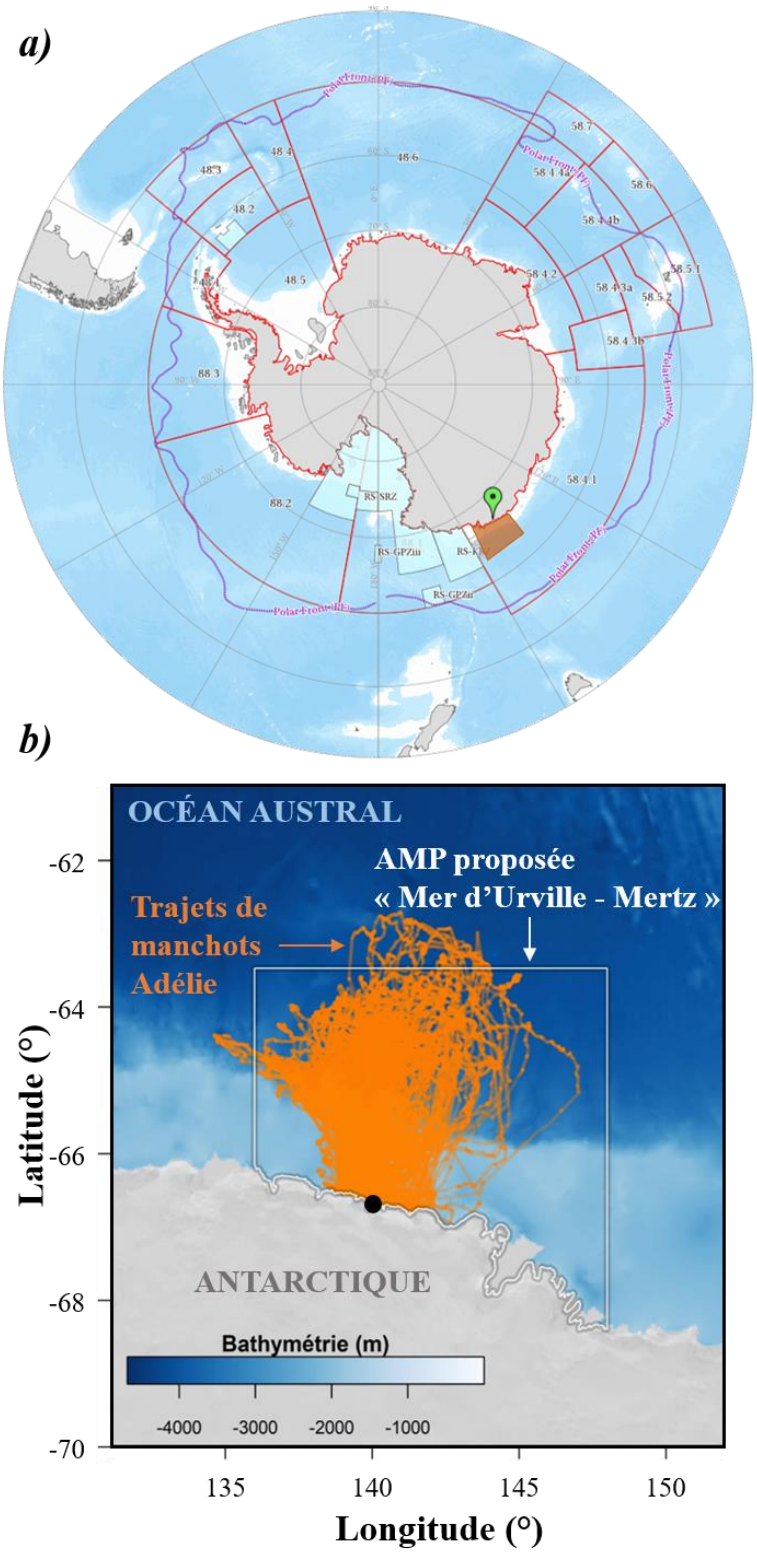


Figure 49 : ***a)*** Carte de l'Antarctique et des différentes divisions statistiques de la CCAMLR (polygones rouge), entourées par le front polaire (ligne violette). Les aires en bleu clair indiquent les AMPs déjà mises en place. Le signal vert indique la position de la base française Dumont d'Urville, et le rectangle orange délimite l'AMP « Mer d'Urville – Mertz » proposée (carte issue de https://gis.ccamlr.org/) ; et ***b)*** carte représentant l'ensemble des trajets de manchots Adélie (orange) depuis 2010 et la délimitation de l'AMP proposée (polygone blanc).

De nombreuses espèces dépendent comme le manchot Adélie de l'abondance du krill, élément clé de cet écosystème. Mieux réguler l'exploitation de cette ressource et protéger les habitats liés à son développement, comme la limite nord du pack-ice en toutes saisons, bénéficieraient ainsi non pas aux manchots Adélie seulement, mais également à d'autres espèces comme les manchots empereurs, les oiseaux volants comme les pétrels des neiges ou encore les éléphants de mer du sud. En se basant sur la distribution à large échelle spatio-temporelle des espèces éco-indicatrices comme le manchot Adélie, adapter les limites des AMPs en fonction de leur écologie permettrait ainsi d'obtenir de meilleurs résultats de conservation dans les écosystèmes polaires.

Références

Agnew, D. J. 1997 « Review—The CCAMLR Ecosystem Monitoring Programme », *Antarctic Science* 9.3 : 235-242. doi : 10.1017/S095410209700031X.

Agnew, D. J. & C. Edward 2009 « Status of the coastal stocks of *Dissostichus spp.* in East Antarctica (Divisions 58.4. 1 and 58.4. 2) », *CCAMLR Science* 16 : 71–100.

Ainley, D. G. 2002 *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change*, Columbia University Press.

Ainley, D. G., G. Ballard, K. J. Barton, B. J. Karl, G. H. Rau, C. A. Ribic & P. R. Wilson 2003a « Spatial and temporal variation of diet within a presumed metapopulation of Adélie penguins », *The Condor* 105.1 : 95–106.

Ainley, D. G., G. Ballard & K. M. Dugger 2006 « Competition among Penguins and Cetaceans Reveals Trophic Cascades in the Western Ross Sea, Antarctica », *Ecology* 87.8 : 2080-2093. doi : 10.1890/0012-9658(2006)87[2080:CAPACR]2.0.CO;2.

Ainley, D. G., G. Ballard, B. J. Karl & K. M. Dugger 2005 « Leopard Seal Predation Rates at Penguin Colonies of Different Size », *Antarctic Science* 17.3 : 335-340. doi : 10.1017/S0954102005002750.

Ainley, D. G., C. A. Ribic, G. Ballard, S. Heath, I. Gaffney, B. J. Karl, K. J. Barton, P. R. Wilson & S. Webb 2004 « Geographic Structure of Adélie Penguin Populations : Overlap in Colony-Specific Foraging Areas », *Ecological Monographs* 74.1 : 159-178. doi : 10.1890/02-4073.

Ainley, D. G. & R. P. Schlatter 1972 « Chick raising ability in Adélie penguins », *The Auk* 89.3 : 559–566.

Ainley, D. G., C. T. Tynan & I. Stirling 2003b « Sea ice: a critical habitat for polar marine mammals and birds », *Sea ice: an introduction to its physics, chemistry, biology and geology. Blackwell, Oxford, UK* : 240–266.

Ainley, D. G., P. R. Wilson, K. J. Barton, G. Ballard, N. Nur & B. Karl 1998 « Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea », *Polar Biology* 20.5 : 311–319.

Ainley, D., J. Russell, S. Jenouvrier, E. Woehler, P. O. Lyver, W. R. Fraser & G. L. Kooyman 2010 « Antarctic Penguin Response to Habitat Change as Earth's Troposphere Reaches 2°C above Preindustrial Levels », *Ecological Monographs* 80.1 : 49-66. doi : 10.1890/08-2289.1.

Ainley, D., E. J. Woehler & A. Lescroël 2017 « Birds and Antarctic sea ice », in D. N. Thomas *Sea Ice, Third Edition*, John Wiley & Sons, Ltd : 664.

Ainsworth, T. D., S. F. Heron, J. C. Ortiz, P. J. Mumby, A. Grech, D. Ogawa, C. M. Eakin & W. Leggat 2016 « Climate Change Disables Coral Bleaching Protection on the Great Barrier Reef », *Science* 352.6283 : 338-342. doi : 10.1126/science.aac7125.

Amburgey, S. M., M. Murphy & W. Chris Funk 2016 « Phenotypic Plasticity in Developmental Rate Is Insufficient to Offset High Tadpole Mortality in Rapidly Drying Ponds », *Ecosphere* 7.7 : 1-14. doi : 10.1002/ecs2.1386.

Angelier, F., B. Moe, H. Weimerskirch & O. Chastel 2007 « Age-Specific Reproductive Success in a Long-Lived Bird: Do Older Parents Resist Stress Better? », *Journal of Animal Ecology* 76.6 : 1181-1191. doi : 10.1111/j.1365-2656.2007.01295.x.

Angus, T. 1990 *Criteria for choosing indicator species for ecological risk assessments at Superfund sites (90-6402). Final report*, North Carolina Univ., Chapel Hill, NC (United States). Dept. of Environmental Sciences and Engineering.

Araújo, M. S., D. I. Bolnick & C. A. Layman 2011 « The Ecological Causes of Individual Specialisation », *Ecology Letters* 14.9 : 948-958. doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x.

Arndt, J. E., H. W. Schenke, M. Jakobsson, F. O. Nitsche, G. Buys, B. Goleby, M. Rebesco, F. Bohoyo, J. Hong, J. Black, R. Greku, G. Udintsev, F. Barrios, W. Reynoso-Peralta, M. Taisei & R. Wigley 2013 « The International Bathymetric Chart of the Southern Ocean (IBCSO) Version 1.0-A New Bathymetric Compilation Covering Circum-Antarctic Waters: IBCSO VERSION 1.0 », *Geophysical Research Letters* 40.12 : 3111-3117. doi : 10.1002/grl.50413.

Arrigo, K. R. 2014 « Sea Ice Ecosystems », *Annual Review of Marine Science* 6.1 : 439-467. doi : 10.1146/annurev-marine-010213-135103.

Arrigo, K. R., G. L. van Dijken & S. Bushinsky 2008 « Primary Production in the Southern Ocean, 1997–2006 », *Journal of Geophysical Research: Oceans* 113.1-27. doi : 10.1029/2007JC004551.

Arrigo, K. R. & G. L. Van Dijken 2003 « Phytoplankton dynamics within 37 Antarctic coastal polynya systems », *Journal of Geophysical Research: Oceans* 108.1-18.

Ashmole, N. P. 1963 « The regulation of numbers of tropical oceanic birds », *Ibis* 103.3 : 458–473.

Astheimer, L. B. & C. R. Grau 1985 « The Timing and Energetic Consequences of Egg Formation in the Adelie Penguin », *The Condor* 87.2 : 256-268. doi : 10.2307/1366891.

Atkinson, A., V. Siegel, E. Pakhomov & P. Rothery 2004 « Long-Term Decline in Krill Stock and Increase in Salps within the Southern Ocean », *Nature* 432.7013 : 100-103. doi : 10.1038/nature02996.

Aubin, T., P. Jouventin & C. Hildebrand 2000 « Penguins Use the Two–Voice System to Recognize Each Other », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267.1448 : 1081-1087. doi : 10.1098/rspb.2000.1112.

Bailleul, F., C. Cotté & C. Guinet 2010 « Mesoscale Eddies as Foraging Area of a Deep-Diving Predator, the Southern Elephant Seal », *Marine Ecology Progress Series* 408 : 251-264. doi : 10.3354/meps08560.

Bailleul, F., D. Pinaud, M. Hindell, J.-B. Charrassin & C. Guinet 2008 « Assessment of Scale-Dependent Foraging Behaviour in Southern Elephant Seals Incorporating the Vertical Dimension: A Development of the First Passage Time Method », *Journal of Animal Ecology* 77.5 : 948-957. doi : 10.1111/j.1365-2656.2008.01407.x.

Baker, A. J., S. L. Pereira, O. P. Haddrath & K.-A. Edge 2006 « Multiple Gene Evidence for Expansion of Extant Penguins out of Antarctica Due to Global Cooling », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273.1582 : 11-17. doi : 10.1098/rspb.2005.3260.

Ballance, L. T., D. G. Ainley, G. Ballard & K. Barton 2009 « An Energetic Correlate between Colony Size and Foraging Effort in Seabirds, an Example of the Adélie Penguin *Pygoscelis Adeliae* », *Journal of Avian Biology* 40.3 : 279-288. doi : 10.1111/j.1600-048X.2008.04538.x.

Ballard, G. & D. G. Ainley 2005 « Killer Whale Harrassment of Adélie Penguins at Ross Island », *Antarctic Science* 17.3 : 385-386. doi : 10.1017/S0954102005002828.

Ballard, G., D. G. Ainley, C. A. Ribic & K. R. Barton 2001 « Effect of Instrument Attachment and Other Factors on Foraging Trip Duration and Nesting Success of Adélie Penguins », *The Condor* 103.3 : 481-490. doi : 10.1093/condor/103.3.481.

Ballard, G., K. Dugger, N. Nur & D. Ainley 2010a « Foraging Strategies of Adélie Penguins: Adjusting Body Condition to Cope with Environmental Variability », *Marine Ecology Progress Series* 405 : 287-302. doi : 10.3354/meps08514.

Ballard, G., V. Toniolo, D. G. Ainley, C. L. Parkinson, K. R. Arrigo & P. N. Trathan 2010b « Responding to Climate Change: Adélie Penguins Confront Astronomical and Ocean Boundaries », *Ecology* 91.7 : 2056-2069. doi : 10.1890/09-0688.1.

Ballerini, T., G. Tavecchia, S. Olmastroni, F. Pezzo & S. Focardi 2009 « Nonlinear Effects of Winter Sea Ice on the Survival Probabilities of Adélie Penguins », *Oecologia* 161.2 : 253-265. doi : 10.1007/s00442-009-1387-9.

Ballerini, T., G. Tavecchia, F. Pezzo, S. Jenouvrier & S. Olmastroni 2015 « Predicting Responses of the Adélie Penguin Population of Edmonson Point to Future Sea Ice Changes in the Ross Sea », *Frontiers in Ecology and Evolution* 3 : 1-11. doi : 10.3389/fevo.2015.00008.

Bannasch, R., R. P. Wilson & B. Culik 1994 « Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins», *Journal of Experimental biology* 194(1) : 83-96.

Barbosa, A., J. Benzal, A. De León & J. Moreno 2012 « Population Decline of Chinstrap Penguins (*Pygoscelis Antarctica*) on Deception Island, South Shetlands, Antarctica », *Polar Biology* 35.9 : 1453-1457. doi : 10.1007/s00300-012-1196-1.

Barbosa, A., J. Moreno, J. Potti & S. Merino 1997 « Breeding Group Size, Nest Position and Breeding Success in the Chinstrap Penguin », *Polar Biology* 18.6 : 410-414. doi : 10.1007/s003000050207.

Barbraud, C., K. Delord & H. Weimerskirch 2015 « Extreme Ecological Response of a Seabird Community to Unprecedented Sea Ice Cover », *Royal Society Open Science* 2.5 : 1-7. doi : 10.1098/rsos.140456.

Barbraud, C., V. Rolland, S. Jenouvrier, M. Nevoux, K. Delord & H. Weimerskirch 2012 « Effects of Climate Change and Fisheries Bycatch on Southern Ocean Seabirds: A Review », *Marine Ecology Progress Series* 454 : 285-307. doi : 10.3354/meps09616.

Barbraud, C. & H. Weimerskirch 2006 « Antarctic birds breed later in response to climate change », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103.16 : 6248–6251.

Barquete, V., V. Strauss & P. G. Ryan 2013 « Stable Isotope Turnover in Blood and Claws: A Case Study in Captive African Penguins », *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 448 : 121-127. doi : 10.1016/j.jembe.2013.06.021.

Beaman, R. J., P. E. O'Brien, A. L. Post & L. De Santis 2011 « A New High-Resolution Bathymetry Model for the Terre Adélie and George V Continental Margin, East Antarctica », *Antarctic Science* 23.1 : 95-103. doi : 10.1017/S095410201000074X.

Bearhop, S., R. W. Furness, G. M. Hilton, S. C. Votier & S. Waldron 2003 « A Forensic Approach to Understanding Diet and Habitat Use from Stable Isotope Analysis of (Avian) Claw Material », *Functional Ecology* 17.2 : 270-275. doi : 10.1046/j.1365-2435.2003.00725.x.

Bearhop, S., R. Phillips, R. McGill, Y. Cherel, D. Dawson & J. Croxall 2006 « Stable Isotopes Indicate Sex-Specific and Long-Term Individual Foraging Specialisation in Diving Seabirds », *Marine Ecology Progress Series* 311 : 157-164. doi : 10.3354/meps311157.

Bearhop, S., S. Waldron, S. C. Votier & R. W. Furness 2002 « Factors That Influence Assimilation Rates and Fractionation of Nitrogen and Carbon Stable Isotopes in Avian Blood and Feathers », *Physiological and Biochemical Zoology* 75.5 : 451-458. doi : 10.1086/342800.

Beauchamp, G. U. Y. 1998 « The effect of group size on mean food intake rate in birds », *Biological Reviews* 73.4 : 449–472.

Beaulieu, M., A. Ancel, O. Chastel, F. Criscuolo & T. Raclot 2017 « Socially-Induced Variation in Physiological Mediators of Parental Care in a Colonial Bird », *Hormones and Behavior* 93 : 39-46. doi : 10.1016/j.yhbeh.2017.03.007.

Beaulieu, M., A. Dervaux, A.-M. Thierry, D. Lazin, Y. Le Maho, Y. Ropert-Coudert, M. Spée, T. Raclot & A. Ancel 2010a « When Sea-Ice Clock Is Ahead of Adélie Penguins' Clock », *Functional Ecology* 24.1 : 93-102. doi : 10.1111/j.1365-2435.2009.01638.x.

Beaulieu, M., Y. Ropert-Coudert, Y. Le Maho, A. Ancel & F. Criscuolo 2010b « Foraging in an Oxidative Environment: Relationship between δ^{13}C Values and Oxidative Status in Adélie Penguins », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277.1684 : 1087-1092. doi : 10.1098/rspb.2009.1881.

Beaulieu, M., A.-M. Thierry, T. Raclot, Y. Le Maho, Y. Ropert-Coudert, H. Gachot-Neveu & A. Ancel 2009 « Sex-Specific Parental Strategies According to the Sex of Offspring in the Adélie Penguin », *Behavioral Ecology* 20.4 : 878-883. doi : 10.1093/beheco/arp076.

Becker, B. & S. Beissinger 2003 « Scale-Dependent Habitat Selection by a Nearshore Seabird, the Marbled Murrelet, in a Highly Dynamic Upwelling System », *Marine Ecology Progress Series* 256 : 243-255. doi : 10.3354/meps256243.

Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper 2006 *Ecology: from individuals to ecosystems*, (i9781405111171).

Bell, W. J. 2012 *Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources*, Springer Science & Business Media.

Bengtson, J. L. & R. M. Laws 1985 « Trends in Crabeater Seal Age at Maturity: An Insight into Antarctic Marine Interactions », in W. R. Siegfried, P. R. Condy & R. M. Laws dir. *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*, Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg : 669-675. doi : 10.1007/978-3-642-82275-9_93.

Bennetts, L. G., S. O'Farrell & P. Uotila 2017 « Brief Communication: Impacts of Ocean-Wave-Induced Breakup of Antarctic Sea Ice via Thermodynamics in a Stand-Alone Version of the CICE Sea-Ice Model », *The Cryosphere* 11.3 : 1035-1040. doi : 10.5194/tc-11-1035-2017.

Bernard, K. S. & D. K. Steinberg 2013 « Krill Biomass and Aggregation Structure in Relation to Tidal Cycle in a Penguin Foraging Region off the Western Antarctic Peninsula », *ICES Journal of Marine Science* 70.4 : 834-849. doi : 10.1093/icesjms/fst088.

Bertrand, S., R. Joo, C. Arbulu Smet, Y. Tremblay, C. Barbraud & H. Weimerskirch 2012 « Local Depletion by a Fishery Can Affect Seabird Foraging », *Journal of Applied Ecology* 49.5 : 1168-1177. doi : 10.1111/j.1365-2664.2012.02190.x.

Bindoff, N. L., M. A. Rosenberg & M. J. Warner 2000 « On the Circulation and Water Masses over the Antarctic Continental Slope and Rise between 80 and 150°E », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47.12 : 2299-2326. doi : 10.1016/S0967-0645(00)00038-2.

BirdLife International 2016 *The IUCN red list of threatened species*, BirdLife International Cambridge, UK.

Birkhead, T. R. & R. W. Furness 1985 « Regulation of seabird populations. Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour », in *Symposium*, : 145–167.

Biro, P. A. & M. S. Ridgway 2008 « Repeatability of Foraging Tactics in Young Brook Trout, Salvelinus Fontinalis », *The Canadian Field-Naturalist* 122.1 : 40. doi : 10.22621/cfn.v122i1.541.

Block, B. A. 2005 « Physiological Ecology in the 21st Century: Advancements in Biologging Science », *Integrative and Comparative Biology* 45.2 : 305-320. doi : 10.1093/icb/45.2.305.

Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey & M. L. Forister 2003 « The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization », *The American Naturalist* 161.1 : 1–28.

Bon, C., A. Della Penna, F. d'Ovidio, J. Y.P. Arnould, T. Poupart & C.-A. Bost 2015 « Influence of Oceanographic Structures on Foraging Strategies: Macaroni Penguins at Crozet Islands », *Movement Ecology* 3.1 : 1-11. doi : 10.1186/s40462-015-0057-2.

Bost, C. A., C. Cotté, F. Bailleul, Y. Cherel, J. B. Charrassin, C. Guinet, D. G. Ainley & H. Weimerskirch 2009 « The Importance of Oceanographic Fronts to Marine Birds and Mammals of the Southern Oceans », *Journal of Marine Systems* 78.3 : 363-376. doi : 10.1016/j.jmarsys.2008.11.022.

Bost, C. A., C. Cotté, P. Terray, C. Barbraud, C. Bon, K. Delord, O. Gimenez, Y. Handrich, Y. Naito, C. Guinet & H. Weimerskirch 2015 « Large-Scale Climatic Anomalies Affect Marine Predator Foraging Behaviour and Demography », *Nature Communications* 6.1 : 1-9. doi : 10.1038/ncomms9220.

Bost, C. A., Y. Handrich, P. J. Butler, A. Fahlman, L. G. Halsey, A. J. Woakes & Y. Ropert-Coudert 2007 « Changes in Dive Profiles as an Indicator of Feeding Success in King and Adélie Penguins », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54.3-4 : 248-255. doi : 10.1016/j.dsr2.2006.11.007.

Boyd, C., D. Grünbaum, G. L. Hunt, A. E. Punt, H. Weimerskirch & S. Bertrand 2016 « Effectiveness of Social Information Used by Seabirds Searching for Unpredictable and Ephemeral Prey », *Behavioral Ecology* 27.4 : 1223-1234. doi : 10.1093/beheco/arw039.

— 2017 « Effects of Variation in the Abundance and Distribution of Prey on the Foraging Success of Central Place Foragers », *Journal of Applied Ecology* 54.5 : 1362-1372. doi : 10.1111/1365-2664.12832.

Boyd, I. L. 1996 « Temporal Scales of Foraging in a Marine Predator », *Ecology* 77.2 : 426-434. doi : 10.2307/2265619.

Boyd, I. L. & A. W. A. Murray 2001 « Monitoring a Marine Ecosystem Using Responses of Upper Trophic Level Predators: Combining Ecological Time-Series », *Journal of Animal Ecology* 70.5 : 747-760. doi : 10.1046/j.0021-8790.2001.00534.x.

Bracegirdle, T. J., W. M. Connolley & J. Turner 2008 « Antarctic Climate Change over the Twenty First Century », *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 113.D3 : 1-13. doi : 10.1029/2007JD008933.

Brierley, A. S. 2002 « Antarctic Krill Under Sea Ice: Elevated Abundance in a Narrow Band Just South of Ice Edge », *Science* 295.5561 : 1890-1892. doi : 10.1126/science.1068574.

Brondizio, E. S., J. Settele, S. Díaz & H. T. Ngo 2019 « Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services », *IPBES Secretariat: Bonn, Germany* : 56.

Brooks, C. M. 2013 « Competing Values on the Antarctic High Seas: CCAMLR and the Challenge of Marine-Protected Areas », *The Polar Journal* 3.2 : 277-300. doi : 10.1080/2154896X.2013.854597.

Brown, B. E. 1997 « Coral Bleaching: Causes and Consequences », *Coral Reefs* 16.0 : S129-S138. doi : 10.1007/s003380050249.

Brown, J. S., J. W. Laundre & M. Gurung 1999 « The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions », *JOURNAL OF MAMMALOGY* 80.2 : 385-399.

Burkholder, D. A., M. R. Heithaus, J. W. Fourqurean, A. Wirsing & L. M. Dill 2013 « Patterns of Top-down Control in a Seagrass Ecosystem: Could a Roving Apex Predator Induce a Behaviour-Mediated Trophic Cascade? », *Journal of Animal Ecology* 82.6 : 1192-1202. doi : 10.1111/1365-2656.12097.

Cairns, D. K. 1987 « Seabirds as indicators of marine food supplies », *Biological oceanography* 5.4 : 261–271.

CCAMLR 2011 « Delegations of Australia and France: Proposal for a Representative System of Marine Protected Areas (RSMPA) in the East Antarctica planning domain, SC-CAMLR-XXX/11. Report of the 30th meeting of the Scientific Committee. Agenda item No. 5(ii) ».

Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle & T. M. Palmer 2015 « Accelerated Modern Human–Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction », *Science Advances* 1.5 : e1400253. doi : 10.1126/sciadv.1400253.

Ceia, F. R. & J. A. Ramos 2015 « Individual Specialization in the Foraging and Feeding Strategies of Seabirds: A Review », *Marine Biology* 162.10 : 1923-1938. doi : 10.1007/s00227-015-2735-4.

Chambers, L. E., P. Dann, B. Cannell & E. J. Woehler 2013 « Climate as a driver of phenological change in southern seabirds », *International Journal of Biometeorology* 58.4 : 603–612.

Chapman, E., E. Hofmann, D. Patterson, C. Ribic & W. Fraser 2011 « Marine and Terrestrial Factors Affecting Adélie -penguin *Pygoscelis Adeliae* Chick Growth and Recruitment off the Western Antarctic Peninsula », *Marine Ecology Progress Series* 436 : 273-289. doi : 10.3354/meps09242.

Chappell, M. A., D. N. Janes, V. H. Shoemaker, T. L. Bucher & S. K. Maloney 1993 « Reproductive Effort in Adélie Penguins », *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33.3 : 173-182. doi : 10.1007/BF00216598.

Charnov, E. L. 1976 « Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem », *Theoretical Population Biology* 9.2 : 129-136. doi : 10.1016/0040-5809(76)90040-X.

Charrassin, J.-B., C. A. Bost, K. Pütz, J. Lage, T. Dahier, T. Zorn & Y. Le Maho 1998 « Foraging Strategies of Incubating and Brooding King Penguins >i>Aptenodytes Patagonicus</i> », *Oecologia* 114.2 : 194-201. doi : 10.1007/s004420050436.

Cherel, Y. 2008 « Isotopic Niches of Emperor and Adélie Penguins in Adélie Land, Antarctica », *Marine Biology* 154.5 : 813-821. doi : 10.1007/s00227-008-0974-3.

Cherel, Y. & K. Hobson 2007 « Geographical Variation in Carbon Stable Isotope Signatures of Marine Predators: A Tool to Investigate Their Foraging Areas in the Southern Ocean », *Marine Ecology Progress Series* 329 : 281-287. doi : 10.3354/meps329281.

Cherel, Y., C. Verdon & V. Ridoux 1993 « Seasonal Importance of Oceanic Myctophids in King Penguin Diet at Crozet Islands », *Polar Biology* 13.5 : 355-357. doi : 10.1007/BF00238362.

Chiaradia, A., Y. Ropert-Coudert, A. Kato, T. Mattern & J. Yorke 2007 « Diving Behaviour of Little Penguins from Four Colonies across Their Whole Distribution Range: Bathymetry Affecting Diving Effort and Fledging Success », *Marine Biology* 151.4 : 1535-1542. doi : 10.1007/s00227-006-0593-9.

Cimino, M. A., H. J. Lynch, V. S. Saba & M. J. Oliver 2016 « Projected Asymmetric Response of Adélie Penguins to Antarctic Climate Change », *Scientific Reports* 6.1 : 28785. doi : 10.1038/srep28785.

Clark, G. F., E. M. Marzinelli, C. J. Fogwill, C. S. M. Turney & E. L. Johnston 2015 « Effects of Sea-Ice Cover on Marine Benthic Communities: A Natural Experiment in Commonwealth Bay, East Antarctica », *Polar Biology* 38.8 : 1213-1222. doi : 10.1007/s00300-015-1688-x.

Clarke, J., L. Emmerson & P. Otahal 2006 « Environmental Conditions and Life History Constraints Determine Foraging Range in Breeding Adélie Penguins », *Marine Ecology Progress Series* 310 : 247-261. doi : 10.3354/meps310247.

Clarke, J., K. Kerry, C. Fowler, R. Lawless, S. Eberhard & R. Murphy 2003 « Post-Fledging and Winter Migration of Adélie Penguins *Pygoscelis Adeliae* in the Mawson Region of East Antarctica », *Marine Ecology Progress Series* 248 : 267-278. doi : 10.3354/meps248267.

Clarke, J., K. Kerry, L. Irvine & B. Phillips 2002 « Chick Provisioning and Breeding Success of Adélie Penguins at Béchervaise Island over Eight Successive Seasons », *Polar Biology* 25.1 : 21-30. doi : 10.1007/s003000100307.

Clarke, J., B. Manly, K. Kerry, H. Gardner, E. Franchi, S. Corsolini & S. Focardi 1998 « Sex Differences in Adélie Penguin Foraging Strategies », *Polar Biology* 20.4 : 248-258. doi : 10.1007/s003000050301.

Clarke, J. R. 2001 « Partitioning of foraging effort in Adélie penguins provisioning chicks at Béchervaise Island, Antarctica », *Polar Biology* 24.1 : 16–20.

Clutton-Brock, T. H. 1988 *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*, University of Chicago Press.

Clutton-Brock, T. H. & K. Isvaran 2007 « Sex Differences in Ageing in Natural Populations of Vertebrates », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274.1629 : 3097-3104. doi : 10.1098/rspb.2007.1138.

Cockrem, J. F., M. A. Potter & E. J. Candy 2006 « Corticosterone in Relation to Body Mass in Adelie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) Affected by Unusual Sea Ice Conditions at Ross Island, Antarctica », *General and Comparative Endocrinology* 149.3 : 244-252. doi : 10.1016/j.ygcen.2006.06.002.

Cole, T. L., D. T. Ksepka, K. J. Mitchell, A. J. D. Tennyson, D. B. Thomas, H. Pan, G. Zhang, N. J. Rawlence, J. R. Wood, P. Bover, J. L. Bouzat, A. Cooper, S. R. Fiddaman, T. Hart, G. Miller, P. G. Ryan, L. R. Sheperd, J. M. Wilmshurst & J. M. Water 2019 « Mitogenomes uncover extinct penguin taxa and reveal island formation as a key driver of speciation », *Molecular Biology and Evolution* 36(4) : 784-797.

Coleman, F. C. & S. L. Williams 2002 « Overexploiting Marine Ecosystem Engineers: Potential Consequences for Biodiversity », *Trends in Ecology & Evolution* 17.1 : 40-44. doi : 10.1016/S0169-5347(01)02330-8.

Collins, M., R. Knutti, J. Arblaster, J.-L. Dufresne, T. Fichefet, P. Friedlingstein, X. Gao, W. J. Gutowski, T. Johns & G. Krinner 2013 « Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility », in *Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press : 1029–1136.

Colominas-Ciuró, R., M. Santos, N. Coria & A. Barbosa 2018 « Sex-Specific Foraging Strategies of Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*): Females Forage Further and on More Krill than Males in the Antarctic Peninsula », *Polar Biology* 41.12 : 2635-2641. doi : 10.1007/s00300-018-2395-1.

Coma, R., M. Ribes, E. Serrano, E. Jimenez, J. Salat & J. Pascual 2009 « Global Warming-Enhanced Stratification and Mass Mortality Events in the Mediterranean », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106.15 : 6176-6181. doi : 10.1073/pnas.0805801106.

Comiso, J. C., R. A. Gersten, L. V. Stock, J. Turner, G. J. Perez & K. Cho 2017 « Positive Trend in the Antarctic Sea Ice Cover and Associated Changes in Surface Temperature », *Journal of Climate* 30.6 : 2251-2267. doi : 10.1175/JCLI-D-16-0408.1.

Comiso, J. C. & F. Nishio 2008 « Trends in the Sea Ice Cover Using Enhanced and Compatible AMSR-E, SSM/I, and SMMR Data », *Journal of Geophysical Research* 113.C2 : C02S07. doi : 10.1029/2007JC004257.

Constable, A. 2000 « Managing Fisheries to Conserve the Antarctic Marine Ecosystem: Practical Implementation of the Convention on the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR) », *ICES Journal of Marine Science* 57.3 : 778-791. doi : 10.1006/jmsc.2000.0725.

Constable, A., P. Koubbi, J. Melbourne-Thomas, M. Sumner, S. Jacob & M. Guest 2014 *East Antarctica Planning Domain MPA Planning Reference Document# 2: Draft MPA Report Part 2–Descriptions of the proposed EARSMPA, the four highlighted MPAs and Activities in the Planning Domain. 2014. Report from CCAMLR*, SC-CAMLR-XXXIII/BG/39.

Coria, N. R., H. Spairani, S. Vivequin & R. Fontana 1995 « Diet of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* during the post-hatching period at Esperanza Bay, Antarctica, 1987/88 », *Polar Biology* 15.6 : 415–418.

Cotté, C., Y.-H. Park, C. Guinet & C.-A. Bost 2007 « Movements of Foraging King Penguins through Marine Mesoscale Eddies », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274.1624 : 2385-2391. doi : 10.1098/rspb.2007.0775.

Cottin, M., B. Raymond, A. Kato, F. Amélineau, Y. Le Maho, T. Raclot, B. Galton-Fenzi, A. Meijers & Y. Ropert-Coudert 2012 « Foraging Strategies of Male Adélie Penguins during Their First Incubation Trip in Relation to Environmental Conditions », *Marine Biology* 159.8 : 1843-1852. doi : 10.1007/s00227-012-1974-x.

Croxall, J. P., D. R. Briggs, A. Kato, Y. Naito, Y. Watanuki & T. D. Williams 1993 « Diving pattern and performance in the macaroni penguin *Eudptes chrysolophus* », *Journal of Zoology* 230.1 : 31–47.

Croxall, J. P. & L. S. Davis 1999 « *Penguins: Paradoxes and Patterns* » : 12.

Croxall, J. P. & P. A. Prince 1979 « Antarctic Seabird and Seal Monitoring Studies », *Polar Record* 19.123 : 573-595. doi : 10.1017/S0032247400002680.

Culik, B. & R. P. Wilson 1991 « Swimming energetics and performance of instrumented Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) » *Journal of Experimental biology* 158(1) : 355-368.

Culik, B., R. Wilson & R. Bannasch 1994 « Underwater swimming at low energetic cost by pygoscelid penguins », *Journal of Experimental Biology* 197.1 : 65–78.

Culik, B. M., R. Bannasch & R. P. Wilson 1994 « External devices on penguins: how important is shape? » *Marine Biology* 118(3) : 353-357.

Cushing, D. H. 1990 « Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis », in *Advances in marine biology*, Elsevier : 249–293.

Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent & T. Meijer 1988 « Food supply and the annual timing of avian reproduction », in *Proceedings of the International Ornithological Congress*, University of Ottawa Press Ottawa : 392–407.

Danchin, É., L.-A. Giraldeau & F. Cézilly 2005 *Écologie comportementale: Cours et questions de réflexion*, Dunod.

Daniel, T. A., A. Chiaradia, M. Logan, G. P. Quinn & R. D. Reina 2007 « Synchronized Group Association in Little Penguins, Eudyptula Minor », *Animal Behaviour* 74.5 : 1241-1248. doi : 10.1016/j.anbehav.2007.01.029.

Darwin, C. 1859 *The Origin of Species; And, the Descent of Man*, Modern library.

Davis, L. S. 1982a « Creching Behaviour of Adelie Penguin Chicks (*Pygoscelis Adeliae*) », *New Zealand Journal of Zoology* 9.2 : 279-285. doi : 10.1080/03014223.1982.10423856.

— 1982b « Timing of Nest Relief and Its Effect on Breeding Success in Adelie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) », *The Condor* 84.2 : 178-183. doi : 10.2307/1367665.

— 1988 « Coordination of Incubation Routines and Mate Choice in Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) », *The Auk* 105.3 : 428-432. doi : 10.1093/auk/105.3.428.

Davis, L. S. & F. T. McCaffrey 1986 « Survival Analysis of Eggs and Chicks of Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) », *The Auk* 103.2 : 379-388. doi : 10.1093/auk/103.2.379.

Davis, L. S. & G. D. Miller 1990 « Foraging patterns of Adélie penguins during the incubation period », in *Antarctic Ecosystems*, Springer : 203–207.

Davis, L. S. & M. Renner 2010 *Penguins*, Bloomsbury Publishing.

Davis, L. S. & E. A. Speirs 1990 « Mate choice in penguins », *Penguin biology* : 377–397.

Davis, R. W. 2008 « Bio-logging as a Method for Understanding Natural Systems », in *International Conference on Informatics Education and Research for Knowledge-Circulating Society (icks 2008)*, Kyoto, Japan : IEEE : 12-17. doi : 10.1109/ICKS.2008.13.

Dehnhard, N., K. Ludynia, J. F. Masello, C. C. Voigt, R. A. R. McGill & P. Quillfeldt 2016 « Plasticity in Foraging Behaviour and Diet Buffers Effects of Inter-Annual Environmental Differences on Chick Growth and Survival in Southern Rockhopper Penguins *Eudyptes Chrysocome Chrysocome* », *Polar Biology* 39.9 : 1627-1641. doi : 10.1007/s00300-015-1887-5.

Delord, K., A. Kato, A. Tarroux, F. Orgeret, C. Cotté, Y. Ropert-Coudert, Y. Cherel & S. Descamps 2020 « Antarctic Petrels 'on the Ice Rocks': Wintering Strategy of an Antarctic Seabird », *Royal Society Open Science* 7.4 : 191429. doi : 10.1098/rsos.191429.

DeNiro, M. J. & S. Epstein 1977 « Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis », *Science* 197.4300 : 261–263.

— 1978 « Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals », *Geochimica et cosmochimica acta* 42.5 : 495–506.

— 1981 « Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals », *Geochimica et cosmochimica acta* 45.3 : 341–351.

Deppeler, S. L. & A. T. Davidson 2017 « Southern Ocean Phytoplankton in a Changing Climate », *Frontiers in Marine Science* 4.40. doi : 10.3389/fmars.2017.00040.

Dingemanse, N. J. & D. Réale 2005 « Natural Selection and Animal Personality », *Behaviour* 142.9-10 : 1159-1184. doi : 10.1163/156853905774539445.

Ducklow, H. W., K. Baker, D. G. Martinson, L. B. Quetin, R. M. Ross, R. C. Smith, S. E. Stammerjohn, M. Vernet & W. Fraser 2007 « Marine Pelagic Ecosystems: The West Antarctic Peninsula », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362.1477 : 67-94. doi : 10.1098/rstb.2006.1955.

Dugger, K. M., D. G. Ainley, P. O. Lyver, K. Barton & G. Ballard 2010 « Survival Differences and the Effect of Environmental Instability on Breeding Dispersal in an Adelie Penguin Meta-Population », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107.27 : 12375-12380. doi : 10.1073/pnas.1000623107.

Dugger, K. M., G. Ballard, D. G. Ainley & K. J. Barton 2006 « Effects of flipper bands on foraging behavior and survival of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) », *The Auk* 123.3 : 858–869.

Dunham, A. E. & K. L. Overall 1994 « Population Responses to Environmental Change: Life History Variation, Individual-Based Models, and the Population Dynamics of Short-Lived Organisms », *American Zoologist* 34.3 : 382-396. doi : 10.1093/icb/34.3.382.

Dunn, M. J., J. R. D. Silk & P. N. Trathan 2011 « Post-Breeding Dispersal of Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) Nesting at Signy Island, South Orkney Islands », *Polar Biology* 34.2 : 205-214. doi : 10.1007/s00300-010-0870-4.

Durant, J., D. Hjermann, M. Frederiksen, J. Charrassin, Y. Le Maho, P. Sabarros, R. Crawford & N. Stenseth 2009 « Pros and Cons of Using Seabirds as Ecological Indicators », *Climate Research* 39.2 : 115-129. doi : 10.3354/cr00798.

Easterling, D. R., J. L. Evans, P. Y. Groisman, T. R. Karl, K. E. Kunkel & P. Ambenje 2000 « Observed Variability and Trends in Extreme Climate Events: A Brief Review », *Bulletin of the American Meteorological Society* 8.3 : 417-425.

Eastman, J. T. 1985 « Pleuragramma antarcticum (Pisces, *Nototheniidae*) as food for other fishes in McMurdo Sound, Antarctica », *Polar Biology* 4.3 : 155–160.

Elliott, K. H., R. E. Ricklefs, A. J. Gaston, S. A. Hatch, J. R. Speakman & G. K. Davoren 2013 « High Flight Costs, but Low Dive Costs, in Auks Support the Biomechanical Hypothesis for Flightlessness in Penguins », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.23 : 9380-9384. doi : 10.1073/pnas.1304838110.

Emlen, J. M. 1966 « The Role of Time and Energy in Food Preference », *The American Naturalist* 100.916 : 611-617. doi : 10.1086/282455.

Emmerson, L. & C. Southwell 2008 « Sea Ice Cover and Its Influence on Adélie Penguin Reproductive Performance », *Ecology* 89.8 : 2096-2102. doi : 10.1890/08-0011.1.

— 2011 « Adélie Penguin Survival: Age Structure, Temporal Variability and Environmental Influences », *Oecologia* 167.4 : 951-965. doi : 10.1007/s00442-011-2044-7.

Emslie, S. D., N. Karnovsky & W. Trivelpiece 1995 « *Avian Predation at Penguin Colonies on King George Island, Antarctica* » 107.2 : 11.

Estes, J. A., M. T. Tinker, T. M. Williams & D. F. Doak 1998 « Killer Whale Predation on Sea Otters Linking Oceanic and Nearshore Ecosystems », *Science* 282.5388 : 473-476. doi : 10.1126/science.282.5388.473.

Evans, J. C., S. R. X. Dall, M. Bolton, E. Owen & S. C. Votier 2016 « Social Foraging European Shags: GPS Tracking Reveals Birds from Neighbouring Colonies Have Shared Foraging Grounds », *Journal of Ornithology* 157.1 : 23-32. doi : 10.1007/s10336-015-1241-2.

Fauchald, P., K. E. Erikstad & H. Skarsfjord 2000 « *Scale-Dependent Predator–Prey Interactions: The Hierarchical Spatial Distribution of Seabirds and Prey* » 81.3 : 11.

Fauchald, P., A. Tarroux, T. Tveraa, Y. Cherel, Y. Ropert-Coudert, A. Kato, O. Love, Ø. Varpe & S. Descamps 2017 « Spring Phenology Shapes the Spatial Foraging Behavior of Antarctic Petrels », *Marine Ecology Progress Series* 568 : 203-215. doi : 10.3354/meps12082.

Fauchald, P. & T. Tveraa 2003 « Using First-Passage Time in the Analysis of Area-Restricted Search and Habitat Selection », *Ecology* 84.2 : 282-288. doi : 10.1890/0012-9658(2003)084[0282:UFPTIT]2.0.CO;2.

Ferreira, D., J. Marshall, C. M. Bitz, S. Solomon & A. Plumb 2015 « Antarctic Ocean and Sea Ice Response to Ozone Depletion: A Two-Time-Scale Problem », *Journal of Climate* 28.3 : 1206-1226. doi : 10.1175/JCLI-D-14-00313.1.

Flores, H., A. Atkinson, S. Kawaguchi, B. Krafft, G. Milinevsky, S. Nicol, C. Reiss, G. Tarling, R. Werner, E. Bravo Rebolledo, V. Cirelli, J. Cuzin-Roudy, S. Fielding, J. van Franeker, J. Groeneveld, M. Haraldsson, A. Lombana, E. Marschoff, B. Meyer, E. Pakhomov, A. Van de Putte, E. Rombolá, K. Schmidt, V. Siegel, M. Teschke, H. Tonkes, J. Toullec, P. Trathan, N. Tremblay & T. Werner 2012a « Impact of Climate Change on Antarctic Krill », *Marine Ecology Progress Series* 458 : 1-19. doi : 10.3354/meps09831.

Flores, H., J. A. van Franeker, V. Siegel, M. Haraldsson, V. Strass, E. H. Meesters, U. Bathmann & W. J. Wolff 2012b « The Association of Antarctic Krill Euphausia Superba with the Under-Ice Habitat », *PLoS ONE* 7.2 : e31775. doi : 10.1371/journal.pone.0031775.

Folch, J., M. Lees & G. Stanley 1957 « A simple method for total lipid extraction and purification », *J Biol Chem* 226 : 497-509.

Forcada, J. & P. N. Trathan 2009 « Penguin Responses to Climate Change in the Southern Ocean », *Global Change Biology* 15.7 : 1618-1630. doi : 10.1111/j.1365-2486.2009.01909.x.

Forcada, J., P. N. Trathan, P. L. Boveng, I. L. Boyd, J. M. Burns, D. P. Costa, M. Fedak, T. L. Rogers & C. J. Southwell 2012 « Responses of Antarctic Pack-Ice Seals to Environmental Change and Increasing Krill Fishing », *Biological Conservation* 149.1 : 40-50. doi : 10.1016/j.biocon.2012.02.002.

Forcada, J., P. N. Trathan, K. Reid, E. J. Murphy & J. P. Croxall 2006 « Contrasting Population Changes in Sympatric Penguin Species in Association with Climate Warming », *Global Change Biology* 12.3 : 411-423. doi : 10.1111/j.1365-2486.2006.01108.x.

Forero, M. G., J. L. Tella, K. A. Hobson, M. Bertellotti & G. Blanco 2002 « Conspecific Food Competition Explains Variability in Colony Size: A Test in Magellanic Penguins », *Ecology* 83.12 : 3466-3475. doi : 10.1890/0012-9658(2002)083[3466:CFCEVI]2.0.CO;2.

Forslund, P. & T. Pärt 1995 « Age and Reproduction in Birds — Hypotheses and Tests », *Trends in Ecology & Evolution* 10.9 : 374-378. doi : 10.1016/S0169-5347(00)89141-7.

Francois, R., M. A. Altabet, R. Goericke, D. C. McCorkle, C. Brunet & A. Poisson 1993 « Changes in the δ^{13} C of Surface Water Particulate Organic Matter across the Subtropical Convergence in the SW Indian Ocean », *Global Biogeochemical Cycles* 7.3 : 627-644. doi : 10.1029/93GB01277.

Frank, K. T., B. Petrie, J. S. Choi & W. C. Leggett 2005 « Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem », *Science* 308.5728 : 1621-1623. doi : 10.1126/science.1113075.

Fraser, A. D., R. A. Massom, K. J. Michael, B. K. Galton-Fenzi & J. L. Lieser 2012 « East Antarctic landfast sea ice distribution and variability, 2000–08 », *Journal of Climate* 25.4 : 1137–1156.

Fraser, G. S., I. L. Jones & F. M. Hunter 2002 « Male-female differences in parental care in monogamous crested auklets », *The Condor* 104.2 : 413–423.

Fraser, W. R. & W. Z. Trivelpiece 1996 « Factors Controlling the Distribution of Seabirds: Winter-Summer Heterogeneity in the Distribution of Adélie Penguin Populations », in E. E. Hofmann, R. M. Ross & L. B. Quetin dir. *Antarctic Research Series*, Washington, D. C. : American Geophysical Union : 257-272. doi : 10.1029/AR070p0257.

Frederiksen, M., M. P. Harris, F. Daunt, P. Rothery & S. Wanless 2004 « Scale-Dependent Climate Signals Drive Breeding Phenology of Three Seabird Species », *Global Change Biology* 10.7 : 1214-1221. doi : 10.1111/j.1529-8817.2003.00794.x.

Frederiksen, M., R. Mavor & S. Wanless 2007 « Seabirds as Environmental Indicators: The Advantages of Combining Data Sets », *Marine Ecology Progress Series* 352 : 205-211. doi : 10.3354/meps07071.

Frederiksen, M., B. Moe, F. Daunt, R. A. Phillips, R. T. Barrett, M. I. Bogdanova, T. Boulinier, J. W. Chardine, O. Chastel, L. S. Chivers, S. Christensen-Dalsgaard, C. Clément-Chastel, K. Colhoun,

R. Freeman, A. J. Gaston, J. González-Solís, A. Goutte, D. Grémillet, T. Guilford, G. H. Jensen, Y. Krasnov, S.-H. Lorentsen, M. L. Mallory, M. Newell, B. Olsen, D. Shaw, H. Steen, H. Strøm, G. H. Systad, T. L. Thórarinsson & T. Anker-Nilssen 2012 « Multicolony Tracking Reveals the Winter Distribution of a Pelagic Seabird on an Ocean Basin Scale: Winter Distribution of Atlantic Kittiwakes », *Diversity and Distributions* 18.6 : 530-542. doi : 10.1111/j.1472-4642.2011.00864.x.

Freeman, R., R. Mann, T. Guilford & D. Biro 2011 « Group Decisions and Individual Differences: Route Fidelity Predicts Flight Leadership in Homing Pigeons (*Columba Livia*) », *Biology Letters* 7.1 : 63-66. doi : 10.1098/rsbl.2010.0627.

Fridolfsson, A.-K. & H. Ellegren 1999 « A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds », *Journal of avian biology* 30.1 : 116–121.

Furness, R. W. & T. R. Birkhead 1984 « Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season », *Nature* 311.5987 : 655–656.

Garpe, K., S. Yahya, U. Lindahl & M. Öhman 2006 « Long-Term Effects of the 1998 Coral Bleaching Event on Reef Fish Assemblages », *Marine Ecology Progress Series* 315 : 237-247. doi : 10.3354/meps315237.

Garrison, D. L. 1991 « Antarctic Sea Ice Biota », *American Zoologist* 31.1 : 17-34. doi : 10.1093/icb/31.1.17.

GEBCO Compilation Group 2019 « *GEBCO 2019 grid* ».

Gille, S. T. 2002 « Warming of the Southern Ocean Since the 1950s », *Science* 295.5558 : 1275-1277. doi : 10.1126/science.1065863.

Gladics, A. J., R. M. Suryan, R. D. Brodeur, L. M. Segui & L. Z. Filliger 2014 « Constancy and Change in Marine Predator Diets across a Shift in Oceanographic Conditions in the Northern California Current », *Marine Biology* 161.4 : 837-851. doi : 10.1007/s00227-013-2384-4.

Glynn, P. W. 1991 « Coral Reef Bleaching in the 1980s and Possible Connections with Global Warming », *Trends in Ecology & Evolution* 6.6 : 175-179. doi : 10.1016/0169-5347(91)90208-F.

Good, S. A., O. Embury, C. E. Bulgin & J. Mittaz 2019 . doi : 10.5285/62C0F97B1EAC4E0197A674870AFE1EE6.

Gosling, S. D. 2001 « From mice to men: what can we learn about personality from animal research? », *Psychological bulletin* 127.1 : 45-86.

Goulet, P., C. Guinet, R. Swift, P. T. Madsen & M. Johnson 2019 « A Miniature Biomimetic Sonar and Movement Tag to Study the Biotic Environment and Predator-Prey Interactions in Aquatic Animals », *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 148 : 1-11. doi : 10.1016/j.dsr.2019.04.007.

Grémillet, D., G. Dell'Omo, P. G. Ryan, G. Peters, Y. Ropert-Coudert & S. J. Weeks 2004 « Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies », *Marine Ecology Progress Series* 268 : 265–279.

Guilford, T., R. Freeman, D. Boyle, B. Dean, H. Kirk, R. Phillips & C. Perrins 2011 « A Dispersive Migration in the Atlantic Puffin and Its Implications for Migratory Navigation », *PLoS ONE* 6.7 : e21336. doi : 10.1371/journal.pone.0021336.

Guillemain, M., J.-M. Bertout, T. K. Christensen, H. Pöysa, V.-M. Väänänen, P. Triplet, V. Schricke & A. D. Fox 2010 « How Many Juvenile Teal Anas Crecca Reach the Wintering Grounds? Flyway-Scale Survival Rate Inferred from Wing Age-Ratios », *Journal of Ornithology* 151.1 : 51-60. doi : 10.1007/s10336-009-0425-z.

Guinet, C., J. Vacquié-Garcia, B. Picard, G. Bessigneul, Y. Lebras, A. Dragon, M. Viviant, J. Arnould & F. Bailleul 2014 « Southern Elephant Seal Foraging Success in Relation to Temperature and Light Conditions: Insight into Prey Distribution », *Marine Ecology Progress Series* 499 : 285-301. doi : 10.3354/meps10660.

Handley, J. M., A. Thiebault, A. Stanworth, D. Schutt & P. Pistorius 2018 « Behaviourally Mediated Predation Avoidance in Penguin Prey: *In Situ* Evidence from Animal-Borne Camera Loggers », *Royal Society Open Science* 5.8 : 171449. doi : 10.1098/rsos.171449.

Hartmann, D. L., A. Tank & M. Rusticucci 2013 « IPCC fifth assessment report, climate change 2013: The physical science basis », *Ipcc Ar5* 5 : 31–39.

Hedrick, A. V. & E. J. Temeles 1989 « The Evolution of Sexual Dimorphism in Animals: Hypotheses and Tests », *Trends in Ecology & Evolution* 4.5 : 136-138. doi : 10.1016/0169-5347(89)90212-7.

Heerah, K., V. Andrews-Goff, G. Williams, E. Sultan, M. Hindell, T. Patterson & J.-B. Charrassin 2012 « Ecology of Weddell seals during winter: Influence of environmental parameters on their foraging behaviour », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 88 : 23–33.

Heithaus, M., L. Dill, G. Marshall & B. Buhleier 2002 « Habitat Use and Foraging Behavior of Tiger Sharks (*Galeocerdo Cuvier*) in a Seagrass Ecosystem », *Marine Biology* 140.2 : 237-248. doi : 10.1007/s00227-001-0711-7.

Herman, R. W., F. C. L. Valls, T. Hart, M. V. Petry, W. Z. Trivelpiece & M. J. Polito 2017 « Seasonal Consistency and Individual Variation in Foraging Strategies Differ among and within *Pygoscelis* Penguin Species in the Antarctic Peninsula Region », *Marine Biology* 164 : 115.1-115.13. doi : 10.1007/s00227-017-3142-9.

Hindell, M. A., C. J. A. Bradshaw, B. W. Brook, D. A. Fordham, K. Kerry, C. Hull & C. R. McMahon 2012 « Long-Term Breeding Phenology Shift in Royal Penguins », *Ecology and Evolution* 2.7 : 1563-1571. doi : 10.1002/ece3.281.

Hindell, M. A., C. J. Bradshaw, R. G. Harcourt, C. Guinet, N. J. Gales & M. A. Hindell 2003 « Ecosystem monitoring: are seals a potential tool for monitoring change in marine systems », *Marine mammals. Fisheries, tourism and management issues. CSIRO Publishing, Melbourne* : 330–343.

Hindell, M. A., R. R. Reisinger, Y. Ropert-Coudert, L. A. Hückstädt, P. N. Trathan, H. Bornemann, J.-B. Charrassin, S. L. Chown, D. P. Costa, B. Danis, M.-A. Lea, D. Thompson, L. G. Torres, A. P. Van de Putte, R. Alderman, V. Andrews-Goff, B. Arthur, G. Ballard, J. Bengtson, M. N. Bester, A. S. Blix, L. Boehme, C.-A. Bost, P. Boveng, J. Cleeland, R. Constantine, S. Corney, R. J. M. Crawford, L. Dalla Rosa, P. J. N. de Bruyn, K. Delord, S. Descamps, M. Double, L. Emmerson, M. Fedak, A. Friedlaender, N. Gales, M. E. Goebel, K. T. Goetz, C. Guinet, S. D. Goldsworthy, R. Harcourt, J. T. Hinke, K. Jerosch, A. Kato, K. R. Kerry, R. Kirkwood, G. L. Kooyman, K. M. Kovacs, K. Lawton, A. D. Lowther, C. Lydersen, P. O. Lyver, A. B. Makhado, M. E. I. Márquez, B. I. McDonald, C. R. McMahon, M. Muelbert, D. Nachtsheim, K. W. Nicholls, E. S. Nordøy, S. Olmastroni, R. A. Phillips, P. Pistorius, J. Plötz, K. Pütz, N. Ratcliffe, P. G. Ryan, M. Santos, C.

Southwell, I. Staniland, A. Takahashi, A. Tarroux, W. Trivelpiece, E. Wakefield, H. Weimerskirch, B. Wienecke, J. C. Xavier, S. Wotherspoon, I. D. Jonsen & B. Raymond 2020 « Tracking of Marine Predators to Protect Southern Ocean Ecosystems », *Nature* 580.7801 : 87-92. doi : 10.1038/s41586-020-2126-y.

Hinke, J., M. Polito, C. Reiss, S. Trivelpiece & W. Trivelpiece 2012 « Flexible Reproductive Timing Can Buffer Reproductive Success of Pygoscelis Spp. Penguins in the Antarctic Peninsula Region », *Marine Ecology Progress Series* 454 : 91-104. doi : 10.3354/meps09633.

Hinke, J. T., K. Salwicka, S. G. Trivelpiece, G. M. Watters & W. Z. Trivelpiece 2007 « Divergent Responses of Pygoscelis Penguins Reveal a Common Environmental Driver », *Oecologia* 153.4 : 845-855. doi : 10.1007/s00442-007-0781-4.

Hinke, J. T., S. G. Trivelpiece & W. Z. Trivelpiece 2014 « Adélie Penguin (*Pygoscelis Adeliae*) Survival Rates and Their Relationship to Environmental Indices in the South Shetland Islands, Antarctica », *Polar Biology* 37.12 : 1797-1809. doi : 10.1007/s00300-014-1562-2.

— 2017 « Variable Vital Rates and the Risk of Population Declines in Adélie Penguins from the Antarctic Peninsula Region », *Ecosphere* 8.1 : e01666. doi : 10.1002/ecs2.1666.

Ho, C. Y.-K., E. M. Prager, A. C. Wilson, D. T. Osuga & R. E. Feeney 1976 « Penguin Evolution: Protein Comparisons Demonstrate Phylogenetic Relationship to Flying Aquatic Birds », *Journal of Molecular Evolution* 8.3 : 271-282. doi : 10.1007/BF01731000.

Hobbs, W. R., R. Massom, S. Stammerjohn, P. Reid, G. Williams & W. Meier 2016 « A Review of Recent Changes in Southern Ocean Sea Ice, Their Drivers and Forcings », *Global and Planetary Change* 143 : 228-250. doi : 10.1016/j.gloplacha.2016.06.008.

Hobson, K. A., R. T. Alisauskas & R. G. Clark 1993 « Stable-Nitrogen Isotope Enrichment in Avian Tissues Due to Fasting and Nutritional Stress: Implications for Isotopic Analyses of Diet », *The Condor* 95.2 : 388-394. doi : 10.2307/1369361.

Hobson, K. A. & R. G. Clark 1992 « Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13}C in Tissues », *The Condor* 94.1 : 181-188. doi : 10.2307/1368807.

Hobson, K. A. & R. G. Clark 1993 « Turnover of ^{13}C in Cellular and Plasma Fractions of Blood: Implications for Nondestructive Sampling in Avian Dietary Studies », *The Auk* 110.3 : 638-641. doi : 10.2307/4088430.

Hobson, K. A., J. F. Piatt & J. Pitocchelli 1994 « Using Stable Isotopes to Determine Seabird Trophic Relationships », *The Journal of Animal Ecology* 63.4 : 786-798. doi : 10.2307/5256.

Hoelzel, A. R. 1993 « Foraging behaviour and social group dynamics in Puget Sound killer whales », *Animal Behaviour* 45.3 : 581–591.

Holmes, N. D. 2007 « Comparing King, Gentoo, and Royal Penguin Responses to Pedestrian Visitation », *Journal of Wildlife Management* 71.8 : 2575-2582. doi : 10.2193/2005-715.

Holopainen, I. J., J. Aho, M. Vornanen & H. Huuskonen 1997 « Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory », *Journal of fish biology* 50.4 : 781–798.

Hombron, J. B. & H. Jacquinot 1841 « Description de plusieurs oiseaux nouveaux ou peu connus, provenant de l'expédition autour du monde faite sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée », in *Annales Des Sciences Naturelles, Zoologie*, : 312–320.

Huang, T., L. Sun, J. Stark, Y. Wang, Z. Cheng, Q. Yang & S. Sun 2011 « Relative Changes in Krill Abundance Inferred from Antarctic Fur Seal », *PLoS ONE* 6.11 : e27331. doi : 10.1371/journal.pone.0027331.

Hunt, G. L. 1991 « Marine Ecology of Seabirds in Polar Oceans », *American Zoologist* 31.1 : 131-142. doi : 10.1093/icb/31.1.131.

Hunt, G. L., Z. A. Eppley & D. C. Schneider 1986 « Reproductive Performance of Seabirds: The Importance of Population and Colony Size », *The Auk* 103.2 : 306-317. doi : 10.1093/auk/103.2.306.

IPCC 2019 « Summary for Policymakers. », in *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems [P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.- O. Pörtner, D. C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat, E. Haughey, S. Luz, S. Neogi, M. Pathak, J. Petzold, J. Portugal Pereira, P. Vyas, E. Huntley, K. Kissick, M. Belkacemi, J. Malley, (eds.)]. In press.*,.

Irvine, L. G., J. R. Clarke & K. R. Kerry 2000 « Low Breeding Success of the Adélie Penguin at Béchervaise Island in the 1998/99 Season », *CCAMLR Science* 7 : 151-167.

Iudicone, D., S. Speich, G. Madec & B. Blanke 2008 « The Global Conveyor Belt from a Southern Ocean Perspective », *Journal of Physical Oceanography* 38.7 : 1401-1425. doi : 10.1175/2007JPO3525.1.

Jackson, A. L., R. Inger, A. C. Parnell & S. Bearhop 2011 « Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R », *Journal of Animal Ecology* 80.3 : 595–602.

Jarman, S. N., J. C. McInnes, C. Faux, A. M. Polanowski, J. Marthick, B. E. Deagle, C. Southwell & L. Emmerson 2013 « Adélie Penguin Population Diet Monitoring by Analysis of Food DNA in Scats », *PLoS ONE* 8.12 : e82227. doi : 10.1371/journal.pone.0082227.

Jay, C., A. Fischbach & A. Kochnev 2012 « Walrus Areas of Use in the Chukchi Sea during Sparse Sea Ice Cover », *Marine Ecology Progress Series* 468 : 1-13. doi : 10.3354/meps10057.

Jenouvrier, S., C. Barbraud & H. Weimerskirch 2006 « Sea Ice Affects the Population Dynamics of Adélie Penguins in Terre Adélie », *Polar Biology* 29.5 : 413-423. doi : 10.1007/s00300-005-0073-6.

Jenouvrier, S., J. Garnier, F. Patout & L. Desvillettes 2017 « Influence of Dispersal Processes on the Global Dynamics of Emperor Penguin, a Species Threatened by Climate Change », *Biological Conservation* 212 : 63-73. doi : 10.1016/j.biocon.2017.05.017.

Jenouvrier, S., M. Holland, D. Iles, S. Labrousse, L. Landrum, J. Garnier, H. Caswell, H. Weimerskirch, M. LaRue & R. Ji 2020 « The Paris Agreement objectives will likely halt future declines of emperor penguins », *Global change biology* 26.3 : 1170–1184.

Jenouvrier, S., M. Holland, J. Stroeve, M. Serreze, C. Barbraud, H. Weimerskirch & H. Caswell 2014 « Projected Continent-Wide Declines of the Emperor Penguin under Climate Change », *Nature Climate Change* 4.8 : 715-718. doi : 10.1038/nclimate2280.

Jentsch, A., J. Kreyling & C. Beierkuhnlein 2007 « A new generation of climate-change experiments: events, not trends », *Frontiers in Ecology and the Environment* 5.7 : 365–374.

Jochum, M., F. D. Schneider, T. P. Crowe, U. Brose & E. J. O'Gorman 2012 « Climate-Induced Changes in Bottom-up and Top-down Processes Independently Alter a Marine Ecosystem », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367.1605 : 2962-2970. doi : 10.1098/rstb.2012.0237.

Johnston, D., A. Westgate & A. Read 2005 « Effects of Fine-Scale Oceanographic Features on the Distribution and Movements of Harbour Porpoises *Phocoena Phocoena* in the Bay of Fundy », *Marine Ecology Progress Series* 295 : 279-293. doi : 10.3354/meps295279.

Jonsen, I. D., R. A. Myers & M. C. James 2007 « Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model », *Marine Ecology Progress Series* 337 : 255–264.

Jönsson, K. I. 1997 « Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction », *Oikos* 78.1 : 54-66. doi : 10.2307/3545800.

Joo, R., S. Bertrand, J. Tam & R. Fablet 2013 « Hidden Markov Models: The Best Models for Forager Movements? », *PLoS ONE* 8.8 : e71246. doi : 10.1371/journal.pone.0071246.

Jouma'a, J., Y. Le Bras, G. Richard, J. Vacquié-Garcia, B. Picard, N. El Ksabi & C. Guinet 2016 « Adjustment of Diving Behaviour with Prey Encounters and Body Condition in a Deep Diving Predator: The Southern Elephant Seal », *Functional Ecology* 30.4 : 636-648. doi : 10.1111/1365-2435.12514.

Jouventin, P., T. Aubin & T. Lengagne 1999 « Finding a Parent in a King Penguin Colony: The Acoustic System of Individual Recognition », *Animal Behaviour* 57.6 : 1175-1183. doi : 10.1006/anbe.1999.1086.

Ju, S.-J. & H. R. Harvey 2004 « Lipids as Markers of Nutritional Condition and Diet in the Antarctic Krill *Euphausia Superba* and *Euphausia Crystallorophias* during Austral Winter », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51.17-19 : 2199-2214. doi : 10.1016/j.dsr2.2004.08.004.

Karnovsky, N., D. G. Ainley & P. Lee 2007 « Chapter 12 The Impact and Importance of Production in Polynyas to Top-Trophic Predators: Three Case Histories », in *Elsevier Oceanography Series*, Elsevier : 391-410. doi : 10.1016/S0422-9894(06)74012-0.

Kato, A., Y. Ropert-Coudert & A. Chiaradia 2008 « Regulation of Trip Duration by an Inshore Forager, the Little Penguin (*Eudyptula Minor*), during Incubation », *The Auk* 125.3 : 588-593. doi : 10.1525/auk.2008.06273.

Kato, A., Y. Ropert-Coudert & Y. Naito 2002 « Changes in Adélie Penguin Breeding Populations in Lützow-Holm Bay, Antarctica, in Relation to Sea-Ice Conditions », *Polar Biology* 25.12 : 934-938. doi : 10.1007/s00300-002-0434-3.

Kato, A., Y. Watanuki & Y. Naito 2003 « Annual and Seasonal Changes in Foraging Site and Diving Behavior in Adélie Penguins », *Polar Biology* 26.6 : 389-395. doi : 10.1007/s00300-003-0493-0.

Kato, A., A. Yoshioka & K. Sato 2009 « Foraging Behavior of Adélie Penguins during Incubation Period in Lützow-Holm Bay », *Polar Biology* 32.2 : 181-186. doi : 10.1007/s00300-008-0518-9.

Kavanaugh, M., F. Abdala, H. Ducklow, D. Glover, W. Fraser, D. Martinson, S. Stammerjohn, O. Schofield & S. Doney 2015 « Effect of Continental Shelf Canyons on Phytoplankton Biomass and Community Composition along the Western Antarctic Peninsula », *Marine Ecology Progress Series* 524 : 11-26. doi : 10.3354/meps11189.

Kelly, J. F. 2000 « *Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen in the Study of Avian and Mammalian Trophic Ecology* » 78 : 27.

Ketterson, E. D. & V. Nolan Jr 1994 « Male parental behavior in birds », *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 : 601–628.

Klissouras, V. 1971 « Heritability of Adaptive Variation. », *Journal of Applied Physiology* 31.3 : 338-344. doi : 10.1152/jappl.1971.31.3.338.

Kokubun, N., J.-H. Kim, H.-C. Shin, Y. Naito & A. Takahashi 2011 « Penguin Head Movement Detected Using Small Accelerometers: A Proxy of Prey Encounter Rate », *Journal of Experimental Biology* 214.22 : 3760-3767. doi : 10.1242/jeb.058263.

Kooyman, G. L. 2004 « Genesis and evolution of bio-logging devices: 1963-2002 », *Memoirs of National Institute of Polar Research* Special Issue 58 : 15-22.

Kooyman, G. L., D. G. Ainley, G. Ballard & P. J. Ponganis 2007 « Effects of Giant Icebergs on Two Emperor Penguin Colonies in the Ross Sea, Antarctica », *Antarctic Science* 19.1 : 31-38. doi : 10.1017/S0954102007000065.

Kooyman, G. L., M. A. Castellini, R. W. Davis & R. A. Maue 1983 « Aerobic diving limits of immature Weddell seals », *Journal of Comparative Physiology* 151.2 : 171–174.

Koubbi, P., G. Hosie, A. Constable, B. Raymond, M. Moteki, N. Améziane, R. Causse, V. Fuentes, K. Heerah & F. Penot 2011a « Estimating the biodiversity of the shelf and oceanic zone of the d'Urville Sea (East Antarctica) for ecoregionalisation using the CEAMARC (Collaborative East Antarctic Marine Census) CAML surveys », *Polar Science* 4 : 115–133.

Koubbi, P., C. O'Brien, C. Loots, C. Giraldo, M. Smith, E. Tavernier, M. Vacchi, C. Vallet, J. Chevallier & M. Moteki 2011b « Spatial Distribution and Inter-Annual Variations in the Size Frequency Distribution and Abundances of *Pleuragramma Antarcticum* Larvae in the Dumont d'Urville Sea from 2004 to 2010 », *Polar Science* 5.2 : 225-238. doi : 10.1016/j.polar.2011.02.003.

Kwon, E. Y., F. Primeau & J. L. Sarmiento 2009 « The Impact of Remineralization Depth on the Air–Sea Carbon Balance », *Nature Geoscience* 2.9 : 630-635. doi : 10.1038/ngeo612.

Labrousse, S., J.-B. Sallée, A. D. Fraser, R. A. Massom, P. Reid, M. Sumner, C. Guinet, R. Harcourt, C. McMahon, F. Bailleul, M. A. Hindell & J.-B. Charrassin 2017 « Under the Sea Ice: Exploring the Relationship between Sea Ice and the Foraging Behaviour of Southern Elephant Seals in East Antarctica », *Progress in Oceanography* 156 : 17-40. doi : 10.1016/j.pocean.2017.05.014.

Labrousse, S., G. Williams, T. Tamura, S. Bestley, J.-B. Sallée, A. D. Fraser, M. Sumner, F. Roquet, K. Heerah, B. Picard, C. Guinet, R. Harcourt, C. McMahon, M. A. Hindell & J.-B. Charrassin 2018 « Coastal Polynyas: Winter Oases for Subadult Southern Elephant Seals in East Antarctica », *Scientific Reports* 8.1 : 3183. doi : 10.1038/s41598-018-21388-9.

Lacarra, M., M.-N. Houssais, E. Sultan, S. R. Rintoul & C. Herbaut 2011 « Summer Hydrography on the Shelf off Terre Adélie/George V Land Based on the ALBION and CEAMARC Observations during the IPY », *Polar Science* 5.2 : 88-103. doi : 10.1016/j.polar.2011.04.008.

Lack, D. 1954 *The natural regulation of animal numbers.*, Oxford University Press.

Lambrechts, M. M., J. Blondel, S. Hurtrez-Bousses, M. Maistre & P. Perret 1997 « Adaptive inter-population differences in blue tit life-history traits on Corsica », *Evolutionary Ecology* 11.5 : 599–612.

Larkin, P. A. 1996 « Concepts and Issues in Marine Ecosystem Management », *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6.2 : 139-164. doi : 10.1007/BF00182341.

LaRue, M. A., D. G. Ainley, M. Swanson, K. M. Dugger, P. O. Lyver, K. Barton & G. Ballard 2013 « Climate Change Winners: Receding Ice Fields Facilitate Colony Expansion and Altered Dynamics in an Adélie Penguin Metapopulation », *PLoS ONE* 8.4 : e60568. doi : 10.1371/journal.pone.0060568.

Lauriano, G., C. M. Fortuna & M. Vacchi 2007 « Observation of Killer Whale (*Orcinus Orca*) Possibly Eating Penguins in Terra Nova Bay, Antarctica », *Antarctic Science* 19.1 : 95-96. doi : 10.1017/S0954102007000132.

Le Boeuf, B. J. & R. M. Laws 1994 *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*, Univ of California Press.

Le Guen, C., 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 2018 « Reproductive Performance and Diving Behaviour Share a Common Sea-Ice Concentration Optimum in Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) », *Global Change Biology* 24.11 : 5304-5317. doi : 10.1111/gcb.14377.

Le Maho, Y. 1977 « The Emperor Penguin: A Strategy to Live and Breed in the Cold: Morphology, physiology, ecology, and behavior distinguish the polar emperor penguin from other penguin species, particularly from its close relative, the king penguin », *American Scientist* 65.6 : 680-693.

Le Vaillant, M., C. Le Bohec, O. Prud'Homme, B. Wienecke, Y. Le Maho, A. Kato & Y. Ropert-Coudert 2013 « How Age and Sex Drive the Foraging Behaviour in the King Penguin », *Marine Biology* 160.5 : 1147-1156. doi : 10.1007/s00227-013-2167-y.

Lea, M., Y. Cherel, C. Guinet & P. Nichols 2002 « Antarctic Fur Seals Foraging in the Polar Frontal Zone: Inter-Annual Shifts in Diet as Shown from Fecal and Fatty Acid Analyses », *Marine Ecology Progress Series* 245 : 281-297. doi : 10.3354/meps245281.

Lefebvre, L. 1995 « Culturally-Transmitted Feeding Behaviour in Primates: Evidence for Accelerating Learning Rates », *Primates* 36.2 : 227-239. doi : 10.1007/BF02381348.

LeResche, R. E. & W. J. Sladen 1970 « Establishment of pair and breeding site bonds by young known-age Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) », *Animal Behaviour* 18 : 517–526.

Lescroël, A., G. Ballard, D. Grémillet, M. Authier & D. G. Ainley 2014 « Antarctic Climate Change: Extreme Events Disrupt Plastic Phenotypic Response in Adélie Penguins », *PLoS ONE* 9.1 : e85291. doi : 10.1371/journal.pone.0085291.

Lescroël, A., G. Ballard, M. Massaro, K. Dugger, S. Jennings, A. Pollard, E. Porzig, A. Schmidt, A. Varsani, D. Grémillet & D. Ainley 2019 « Evidence of Age-Related Improvement in the Foraging Efficiency of Adélie Penguins », *Scientific Reports* 9.1 : 3375. doi : 10.1038/s41598-019-39814-x.

Lescroël, A. & C. Bost 2005 « Foraging under Contrasting Oceanographic Conditions: The Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago », *Marine Ecology Progress Series* 302 : 245-261. doi : 10.3354/meps302245.

Lewis, S., T. N. Sherratt, K. C. Hamer & S. Wanless 2001 « Evidence of Intra-Specific Competition for Food in a Pelagic Seabird », *Nature* 412.6849 : 816-819. doi : 10.1038/35090566.

Lizotte, M. P. 2001 « The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production », *American zoologist* 41.1 : 57–73.

Loeb, V., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece & S. Trivelpiece 1997 « Effects of Sea-Ice Extent and Krill or Salp Dominance on the Antarctic Food Web », *Nature* 387.6636 : 897-900. doi : 10.1038/43174.

Lorrain, A., B. Graham, F. Ménard, B. Popp, S. Bouillon, P. van Breugel & Y. Cherel 2009 « Nitrogen and Carbon Isotope Values of Individual Amino Acids: A Tool to Study Foraging Ecology of Penguins in the Southern Ocean », *Marine Ecology Progress Series* 391 : 293-306. doi : 10.3354/meps08215.

Luck, G. W., G. C. Daily & P. R. Ehrlich 2003 « Population Diversity and Ecosystem Services », *Trends in Ecology & Evolution* 18.7 : 331-336. doi : 10.1016/S0169-5347(03)00100-9.

Lynch, H., W. Fagan, R. Naveen, S. Trivelpiece & W. Trivelpiece 2012 « Differential Advancement of Breeding Phenology in Response to Climate May Alter Staggered Breeding among Sympatric Pygoscelid Penguins », *Marine Ecology Progress Series* 454 : 135-145. doi : 10.3354/meps09252.

Lynch, H. J. & M. A. LaRue 2014 « First Global Census of the Adélie Penguin », *The Auk* 131.4 : 457-466. doi : 10.1642/AUK-14-31.1.

Lynnes, A., K. Reid, J. Croxall & P. Trathan 2002 « Conflict or co-existence? Foraging distribution and competition for prey between Adélie and Chinstrap Penguins. », *Marine Biology* 141.6 : 1165–1174.

Lynnes, A. S., K. Reid & J. P. Croxall 2004 « Diet and Reproductive Success of Adélie and Chinstrap Penguins: Linking Response of Predators to Prey Population Dynamics », *Polar Biology* 27.9 : 544-554. doi : 10.1007/s00300-004-0617-1.

Lyver, P. O., M. Barron, K. J. Barton, D. G. Ainley, A. Pollard, S. Gordon, S. McNeill, G. Ballard & P. R. Wilson 2014 « Trends in the Breeding Population of Adélie Penguins in the Ross Sea, 1981–2012: A Coincidence of Climate and Resource Extraction Effects », *PLoS ONE* 9.3 : e91188. doi : 10.1371/journal.pone.0091188.

Lyver, P. O., C. J. MacLeod, G. Ballard, B. J. Karl, K. J. Barton, J. Adams, D. G. Ainley & P. R. Wilson 2011 « Intra-Seasonal Variation in Foraging Behavior among Adélie Penguins (*Pygocelis Adeliae*) Breeding at Cape Hallett, Ross Sea, Antarctica », *Polar Biology* 34.1 : 49-67. doi : 10.1007/s00300-010-0858-0.

MacArthur, R. H. & E. R. Pianka 1966 « On optimal use of a patchy environment », *The American Naturalist* 100.916 : 603-609.

Madsen, T. & R. Shine 1994 « Costs of Reproduction Influence the Evolution of Sexual Size Dimorphism in Snakes », *Evolution* 48.4 : 1389-1397. doi : 10.1111/j.1558-5646.1994.tb05323.x.

Martin, K. 1995 « Patterns and Mechanisms for Age-Dependent Reproduction and Survival in Birds », *American Zoologist* 35.4 : 340-348. doi : 10.1093/icb/35.4.340.

Martinson, D. G. 2012 « Antarctic Circumpolar Current's Role in the Antarctic Ice System: An Overview », *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 335-336 : 71-74. doi : 10.1016/j.palaeo.2011.04.007.

Massom, R. A., P. T. Harris, K. J. Michael & M. J. Potter 1998 « The Distribution and Formative Processes of Latent-Heat Polynyas in East Antarctica », *Annals of Glaciology* 27 : 420-426. doi : 10.3189/1998AoG27-1-420-426.

Massom, R. A., T. A. Scambos, L. G. Bennetts, P. Reid, V. A. Squire & S. E. Stammerjohn 2018 « Antarctic Ice Shelf Disintegration Triggered by Sea Ice Loss and Ocean Swell », *Nature* 558.7710 : 383-389. doi : 10.1038/s41586-018-0212-1.

Massom, R. A. & S. E. Stammerjohn 2010 « Antarctic Sea Ice Change and Variability – Physical and Ecological Implications », *Polar Science* 4.2 : 149-186. doi : 10.1016/j.polar.2010.05.001.

Massom, R., K. Hill, C. Barbraud, N. Adams, A. Ancel, L. Emmerson & M. Pook 2009 « Fast Ice Distribution in Adélie Land, East Antarctica: Interannual Variability and Implications for Emperor Penguins *Aptenodytes Forsteri* », *Marine Ecology Progress Series* 374 : 243-257. doi : 10.3354/meps07734.

Massom, R., P. Reid, S. Stammerjohn, B. Raymond, A. Fraser & S. Ushio 2013 « Change and Variability in East Antarctic Sea Ice Seasonality, 1979/80–2009/10 », *PLoS ONE* 8.5 : e64756. doi : 10.1371/journal.pone.0064756.

Maxwell, S. M., E. L. Hazen, R. L. Lewison, D. C. Dunn, H. Bailey, S. J. Bograd, D. K. Briscoe, S. Fossette, A. J. Hobday & M. Bennett 2015 « Dynamic ocean management: Defining and conceptualizing real-time management of the ocean », *Marine Policy* 58 : 42–50.

McInnes, J. C., L. Emmerson, C. Southwell, C. Faux & S. N. Jarman 2016 « Simultaneous DNA-Based Diet Analysis of Breeding, Non-Breeding and Chick Adélie Penguins », *Royal Society Open Science* 3.1 : 150443. doi : 10.1098/rsos.150443.

McMahon, C., R. Harcourt & M. Hindell 2020 « *State and Trends of Australia's Ocean Report: Tracking Elephant Seal Population Trends in the Southern Ocean* » 4.8 : 1-3. doi : 10.26198/5E16B1EC49E8D.

McMahon, C., M. Hindell, T. Dorr & R. A. Massom 2002 « Winter Distribution and Abundance of Crabeater Seals off George V Land, East Antarctica », *Antarctic Science* 14.2 : 128-133. doi : 10.1017/S0954102002000688.

Merchant, C. J., O. Embury, C. E. Bulgin, T. Block, G. K. Corlett, E. Fiedler, S. A. Good, J. Mittaz, N. A. Rayner, D. Berry, S. Eastwood, M. Taylor, Y. Tsushima, A. Waterfall, R. Wilson & C. Donlon 2019 « Satellite-Based Time-Series of Sea-Surface Temperature since 1981 for Climate Applications », *Scientific Data* 6.1 : 223. doi : 10.1038/s41597-019-0236-x.

Meredith, M. P. & A. M. Hogg 2006 « Circumpolar Response of Southern Ocean Eddy Activity to a Change in the Southern Annular Mode », *Geophysical Research Letters* 33.16 : L16608. doi : 10.1029/2006GL026499.

Meyer, B., U. Freier, V. Grimm, J. Groeneveld, B. P. V. Hunt, S. Kerwath, R. King, C. Klaas, E. Pakhomov, K. M. Meiners, J. Melbourne-Thomas, E. J. Murphy, S. E. Thorpe, S. Stammerjohn, D.

Wolf-Gladrow, L. Auerswald, A. Götz, L. Halbach, S. Jarman, S. Kawaguchi, T. Krumpen, G. Nehrke, R. Ricker, M. Sumner, M. Teschke, R. Trebilco & N. I. Yilmaz 2017 « The Winter Pack-Ice Zone Provides a Sheltered but Food-Poor Habitat for Larval Antarctic Krill », *Nature Ecology & Evolution* 1.12 : 1853-1861. doi : 10.1038/s41559-017-0368-3.

Michel, L. N., B. Danis, P. Dubois, M. Eleaume, J. Fournier, C. Gallut, P. Jane & G. Lepoint 2019 « Increased Sea Ice Cover Alters Food Web Structure in East Antarctica », *Scientific Reports* 9.1 : 8062. doi : 10.1038/s41598-019-44605-5.

Michelot, C., A. Kato, T. Raclot, K. Shiomi, P. Goulet, P. Bustamante & Y. Ropert-Coudert 2020 « Sea-Ice Edge Is More Important than Closer Open Water Access for Foraging Adélie Penguins: Evidence from Two Colonies », *Marine Ecology Progress Series* 640 : 215-230. doi : 10.3354/meps13289.

Michelot, T., R. Langrock, S. Bestley, I. D. Jonsen, T. Photopoulou & T. A. Patterson 2017 « Estimation and Simulation of Foraging Trips in Land-Based Marine Predators », *arXiv:1610.06953 [q-bio, stat]*. [En ligne] : http://arxiv.org/abs/1610.06953.

Michelot, T., R. Langrock & T. A. Patterson 2016 « MoveHMM: An R Package for the Statistical Modelling of Animal Movement Data Using Hidden Markov Models », *Methods in Ecology and Evolution* 7.11 : 1308-1315. doi : 10.1111/2041-210X.12578.

Miller, A. K. & W. Z. Trivelpiece 2007 « Cycles of Euphausia Superba Recruitment Evident in the Diet of Pygoscelid Penguins and Net Trawls in the South Shetland Islands, Antarctica », *Polar Biology* 30.12 : 1615-1623. doi : 10.1007/s00300-007-0326-7.

Miller, G. D. & L. S. Davis 1993 « Foraging flexibility of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*: Consequences for an indicator species », *Biological conservation* 63.3 : 223–230.

Minagawa, M. & E. Wada 1984 « Stepwise enrichment of 15N along food chains: further evidence and the relation between δ15N and animal age », *Geochimica et cosmochimica acta* 48.5 : 1135–1140.

Mitani, Y., K. Sato, S. Ito, M. F. Cameron, D. B. Siniff & Y. Naito 2003 « A Method for Reconstructing Three-Dimensional Dive Profiles of Marine Mammals Using Geomagnetic Intensity Data: Results from Two Lactating Weddell Seals », *Polar Biology* 26.5 : 311-317. doi : 10.1007/s00300-003-0487-y.

Moline, M. A., N. J. Karnovsky, Z. Brown, G. J. Divoky, T. K. Frazer, C. A. Jacoby, J. J. Torres & W. R. Fraser 2008 « High Latitude Changes in Ice Dynamics and Their Impact on Polar Marine Ecosystems », *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134.1 : 267-319. doi : 10.1196/annals.1439.010.

Montevecchi, W. A., V. L. Birt-Friesen & D. K. Cairns 1992 « Reproductive Energetics and Prey Harvest of Leach's Storm-Petrels in the Northwest Atlantic », *Ecology* 73.3 : 823-832. doi : 10.2307/1940160.

Morales Maqueda, M. A., A. J. Willmott & N. R. T. Biggs 2004 « Polynya dynamics: A review of observations and modeling », *Reviews of Geophysics* 42.1 : RG1004.

Naito, Y. 2004 « New steps in bio-logging science », *Memoirs of National Institute of Polar Research* Special Issue 58 : 50-57.

Nerem, R. S., B. D. Beckley, J. T. Fasullo, B. D. Hamlington, D. Masters & G. T. Mitchum 2018 « Climate-Change–Driven Accelerated Sea-Level Rise Detected in the Altimeter Era »,

Proceedings of the National Academy of Sciences 115.9 : 2022-2025. doi : 10.1073/pnas.1717312115.

Newland, C., I. Field, Y. Cherel, C. Guinet, C. Bradshaw, C. McMahon & M. Hindell 2011 « Diet of Juvenile Southern Elephant Seals Reappraised by Stable Isotopes in Whiskers », *Marine Ecology Progress Series* 424 : 247-258. doi : 10.3354/meps08769.

Nicol, S. 2006 « Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment », *Bioscience* 56.2 : 111–120.

Nicol, S., J. Clarke, S. J. Romaine, S. Kawaguchi, G. Williams & G. W. Hosie 2008a « Krill (*Euphausia Superba*) Abundance and Adélie Penguin (*Pygoscelis Adeliae*) Breeding Performance in the Waters off the Béchervaise Island Colony, East Antarctica in 2 Years with Contrasting Ecological Conditions », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55.3-4 : 540-557. doi : 10.1016/j.dsr2.2007.11.013.

Nicol, S., T. Pauly, N. L. Bindoff, S. Wright, D. Thiele, G. W. Hosie, P. G. Strutton & E. Woehler 2000 « Ocean Circulation off East Antarctica Affects Ecosystem Structure and Sea-Ice Extent », *Nature* 406.6795 : 504-507. doi : 10.1038/35020053.

Nicol, S., A. Worby & R. Leaper 2008b « Changes in the Antarctic Sea Ice Ecosystem: Potential Effects on Krill and Baleen Whales », *Marine and Freshwater Research* 59.5 : 361. doi : 10.1071/MF07161.

NOAA, N. C. for E. I. 2020 . [En ligne] : https://www.ncdc.noaa.gov/cag/global/time-series/globe/ocean/ytd/12/1880-2017.

Nunes, S., J. E. Fite, K. J. Patera & J. A. French 2001 « Interactions among Paternal Behavior, Steroid Hormones, and Parental Experience in Male Marmosets (*Callithrix Kuhlii*) », *Hormones and Behavior* 39.1 : 70-82. doi : 10.1006/hbeh.2000.1631.

O'Gorman, E. J., D. E. Pichler, G. Adams, J. P. Benstead, H. Cohen, N. Craig, W. F. Cross, B. O. Demars, N. Friberg & G. M. Gislason 2012 « Impacts of warming on the structure and functioning of aquatic communities: individual-to ecosystem-level responses », in *Advances in ecological research*, Elsevier : 81-176.

Olmastroni, S., F. Pezzo, I. Bisogno & S. Focardi 2004a « Interannual variation in the summer diet of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) at Edmonson Point », *CCAMLR Working Group on ecosystem monitoring and management, WG-EMM* 4 : 38.

Olmastroni, S., F. Pezzo, V. Volpi & S. Focardi 2004b « Effects of weather and sea-ice on the reproductive performance of the Adélie penguin at Edmonson Point, Ross Sea », *Ccamlr Science* 11 : 99–109.

Olsson, K. H. & H. Gislason 2016 « Testing Reproductive Allometry in Fish », *ICES Journal of Marine Science* 73.6 : 1466-1473. doi : 10.1093/icesjms/fsw017.

Olsson, O. & A. Brodin 1997 « Changes in King Penguin Breeding Cycle in Response to Food Availability », *The Condor* 99.4 : 994. doi : 10.2307/1370154.

Oppel, S. & A. N. Powell 2010 « Carbon Isotope Turnover in Blood as a Measure of Arrival Time in Migratory Birds Using Isotopically Distinct Environments », *Journal of Ornithology* 151.1 : 123-131. doi : 10.1007/s10336-009-0434-y.

Orians, G. H. & N. E. Pearson 1979 « On the theory of central place foraging. Analysis of ecological systems », *Ohio State University Press, Columbus* 2 : 155–177.

Orsi, A. H., T. Whitworth & W. D. Nowlin 1995 « On the Meridional Extent and Fronts of the Antarctic Circumpolar Current », *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42.5 : 641-673. doi : 10.1016/0967-0637(95)00021-W.

Pacoureau, N. 2018 *Influence de La Variabilité Climatique, de l'abondance de Proies, de La Densité-Dépendance et de l'hétérogénéité Individuelle Chez Des Prédateurs Supérieurs Longévifs : De l'individu à La Population*.

Pacoureau, N., M. Authier, K. Delord & C. Barbraud 2018 « Population Response of an Apex Antarctic Consumer to Its Prey and Climate Fluctuations », *Oecologia* 189.2 : 279-291. doi : 10.1007/s00442-018-4249-5.

Paiva, V. H., P. Geraldes, I. Ramírez, S. Garthe & J. A. Ramos 2010 « How Area Restricted Search of a Pelagic Seabird Changes While Performing a Dual Foraging Strategy », *Oikos* 119.9 : 1423-1434. doi : 10.1111/j.1600-0706.2010.18294.x.

Pakhomov, E. A. & R. Perissinotto 1996 « Antarctic neritic krill Euphausia crystallorophias: spatio-temporal distribution, growth and grazing rates », *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 43.1 : 59–87.

Parkinson, C. L. 2019 « A 40-y Record Reveals Gradual Antarctic Sea Ice Increases Followed by Decreases at Rates Far Exceeding the Rates Seen in the Arctic », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116.29 : 14414-14423. doi : 10.1073/pnas.1906556116.

Parkinson, C. L. & D. J. Cavalieri 2012 « Antarctic Sea Ice Variability and Trends, 1979–2010 », *The Cryosphere* 6.4 : 871-880. doi : 10.5194/tc-6-871-2012.

Parmesan, C. 2006 « Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37.1 : 637-669. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.

Pärt, T. 2001 « Experimental Evidence of Environmental Effects on Age–Specific Reproductive Success: The Importance of Resource Quality », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268.1482 : 2267-2271. doi : 10.1098/rspb.2001.1803.

Patrick, S. C., S. Bearhop, T. W. Bodey, W. J. Grecian, K. C. Hamer, J. Lee & S. C. Votier 2015 « Individual Seabirds Show Consistent Foraging Strategies in Response to Predictable Fisheries Discards », *Journal of Avian Biology* 46.5 : 431-440. doi : 10.1111/jav.00660.

Patrick, S. C., S. Bearhop, D. Grémillet, A. Lescroël, W. J. Grecian, T. W. Bodey, K. C. Hamer, E. Wakefield, M. Le Nuz & S. C. Votier 2014 « Individual Differences in Searching Behaviour and Spatial Foraging Consistency in a Central Place Marine Predator », *Oikos* 123.1 : 33-40. doi : 10.1111/j.1600-0706.2013.00406.x.

Patrick, S. C. & H. Weimerskirch 2014 « Consistency Pays: Sex Differences and Fitness Consequences of Behavioural Specialization in a Wide-Ranging Seabird », *Biology Letters* 10.10 : 20140630. doi : 10.1098/rsbl.2014.0630.

Patterson, T., L. Thomas, C. Wilcox, O. Ovaskainen & J. Matthiopoulos 2008 « State–Space Models of Individual Animal Movement », *Trends in Ecology & Evolution* 23.2 : 87-94. doi : 10.1016/j.tree.2007.10.009.

Penney, R. L. & G. Lowry 1967 « Leopard Seal Predation of Adelie Penguins », *Ecology* 48.5 : 878-882. doi : 10.2307/1933751.

Péron, C., H. Weimerskirch & C.-A. Bost 2012 « Projected Poleward Shift of King Penguins' (*Aptenodytes Patagonicus*) Foraging Range at the Crozet Islands, Southern Indian Ocean », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279.1738 : 2515-2523. doi : 10.1098/rspb.2011.2705.

Pianka, E. R. 1970 « On r-and K-selection », *The american naturalist* 104.940 : 592-597.

Piatt, J., A. Harding, M. Shultz, S. Speckman, T. van Pelt, G. Drew & A. Kettle 2007 « Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies: Cairns Revisited », *Marine Ecology Progress Series* 352 : 221-234. doi : 10.3354/meps07078.

Pierce, G. J., P. M. Thompson, A. Miller, J. S. W. Diack, D. Miller & P. R. Boyle 1991 « Seasonal variation in the diet of common seals (*Phoca vitulina*) in the Moray Firth area of Scotland », *Journal of Zoology* 223.4 : 641–652.

Pistorius, P. A., M. N. Bester, M. N. Lewis, F. E. Taylor, C. Campagna & S. P. Kirkman 2004 « Adult Female Survival, Population Trend, and the Implications of Early Primiparity in a Capital Breeder, the Southern Elephant Seal (Mirounga Leonina) », *Journal of Zoology* 263.2 : 107-119. doi : 10.1017/S0952836904004984.

Pistorius, P., M. Hindell, R. Crawford, A. Makhado, B. Dyer & R. Reisinger 2017 « At-Sea Distribution and Habitat Use in King Penguins at Sub-Antarctic Marion Island », *Ecology and Evolution* 7.11 : 3894-3903. doi : 10.1002/ece3.2833.

Pitman, R. L. & J. W. Durban 2010 « Killer Whale Predation on Penguins in Antarctica », *Polar Biology* 33.11 : 1589-1594. doi : 10.1007/s00300-010-0853-5.

Polito, M. J., A. K. Miller, S. G. Trivelpiece & W. Z. Trivelpiece 2010 « Maturation Increases Early Reproductive Investment in Adélie Penguins *Pygoscelis Adeliae* », *Ibis* 152.1 : 38-47. doi : 10.1111/j.1474-919X.2009.00971.x.

Poncet, S. 1993 *The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic penguins*, Scientific Committee on Antarctic Research (scar).

Post, A. L., R. J. Beaman, P. E. O'Brien, M. Eléaume & M. J. Riddle 2011 « Community structure and benthic habitats across the George V Shelf, East Antarctica: trends through space and time », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 58.1-2 : 105–118.

Post, D. M. 2002 « *Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions* » 83.3 : 703-718.

Post, E., U. S. Bhatt, C. M. Bitz, J. F. Brodie, T. L. Fulton, M. Hebblewhite, J. Kerby, S. J. Kutz, I. Stirling & D. A. Walker 2013 « Ecological Consequences of Sea-Ice Decline », *Science* 341.6145 : 519-524. doi : 10.1126/science.1235225.

Poupart, T., S. Waugh, C. Bost, A. Kato, C. Miskelly, K. Rogers & J. Arnould 2019 « Foraging Ecology of a Winter Breeder, the Fiordland Penguin », *Marine Ecology Progress Series* 614 : 183-197. doi : 10.3354/meps12910.

Pozzi, L. M., P. G. Borboroglu, P. D. Boersma & M. A. Pascual 2015 « Population Regulation in Magellanic Penguins: What Determines Changes in Colony Size? », *PLOS ONE* 10.3 : e0119002. doi : 10.1371/journal.pone.0119002.

Puddicombe, R. A. & G. W. Johnstone 1988 « The breeding season diet of Adélie penguins at the Vestfold Hills, East Antarctica », in *Biology of the Vestfold Hills, Antarctica*, Springer : 239–253.

Purich, A., W. Cai, M. H. England & T. Cowan 2016 « Evidence for Link between Modelled Trends in Antarctic Sea Ice and Underestimated Westerly Wind Changes », *Nature Communications* 7.1 : 10409. doi : 10.1038/ncomms10409.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam & E. L. Charnov 1977 « Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests », *The Quarterly Review of Biology* 52.2 : 137-154. doi : 10.1086/409852.

Quetin, L. B. & R. M. Ross 2009 « Life under Antarctic pack ice: a krill perspective », *Smithsonian at the Poles: Contributions to International Polar Year Science*.

Quillfeldt, P., R. A. McGill & R. W. Furness 2005 « Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm-petrel », *Marine Ecology Progress Series* 295 : 295–304.

Quillfeldt, P., A. Michalik, G. Veit-Köhler, I. J. Strange & J. F. Masello 2010 « Inter-Annual Changes in Diet and Foraging Trip Lengths in a Small Pelagic Seabird, the Thin-Billed Prion *Pachyptila Belcheri* », *Marine Biology* 157.9 : 2043-2050. doi : 10.1007/s00227-010-1472-y.

Quillfeldt, P., I. J. Strange, G. Segelbacher & J. F. Masello 2007 « Male and Female Contributions to Provisioning Rates of Thin-Billed Prions, *Pachyptila Belcheri*, in the South Atlantic », *Journal of Ornithology* 148.3 : 367-372. doi : 10.1007/s10336-007-0138-0.

Ratcliffe, N., A. Takahashi, C. Oulton, M. Fukuda, B. Fry, S. Crofts, R. Brown, S. Adlard, M. J. Dunn & P. N. Trathan 2014 « A Leg-Band for Mounting Geolocator Tags on Penguins », *Marine Ornithology* 42 : 23-26.

Raymond, B., M.-A. Lea, T. Patterson, V. Andrews-Goff, R. Sharples, J.-B. Charrassin, M. Cottin, L. Emmerson, N. Gales, R. Gales, S. D. Goldsworthy, R. Harcourt, A. Kato, R. Kirkwood, K. Lawton, Y. Ropert-Coudert, C. Southwell, J. van den Hoff, B. Wienecke, E. J. Woehler, S. Wotherspoon & M. A. Hindell 2015 « Important Marine Habitat off East Antarctica Revealed by Two Decades of Multi-Species Predator Tracking », *Ecography* 38.2 : 121-129. doi : 10.1111/ecog.01021.

Réale, D. & N. J. Dingemanse 2010 « Personality and individual social specialisation », *Social behaviour: genes, ecology and evolution* : 417–441.

Réale, D., J. Martin, D. W. Coltman, J. Poissant & M. Festa-Bianchet 2009 « Male Personality, Life-History Strategies and Reproductive Success in a Promiscuous Mammal », *Journal of Evolutionary Biology* 22.8 : 1599-1607. doi : 10.1111/j.1420-9101.2009.01781.x.

Refsnider, J. M. & F. J. Janzen 2012 « Behavioural Plasticity May Compensate for Climate Change in a Long-Lived Reptile with Temperature-Dependent Sex Determination », *Biological Conservation* 152 : 90-95. doi : 10.1016/j.biocon.2012.03.019.

Reisinger, R. R., B. Raymond, M. A. Hindell, M. N. Bester, R. J. M. Crawford, D. Davies, P. J. N. de Bruyn, B. J. Dilley, S. P. Kirkman, A. B. Makhado, P. G. Ryan, S. Schoombie, K. Stevens, M. D. Sumner, C. A. Tosh, M. Wege, T. O. Whitehead, S. Wotherspoon & P. A. Pistorius 2018 « Habitat

Modelling of Tracking Data from Multiple Marine Predators Identifies Important Areas in the Southern Indian Ocean », *Diversity and Distributions* 24.4 : 535-550. doi : 10.1111/ddi.12702.

Reiss, C., A. Cossio, J. Santora, K. Dietrich, A. Murray, B. Mitchell, J. Walsh, E. Weiss, C. Gimpel, C. Jones & G. Watters 2017 « Overwinter Habitat Selection by Antarctic Krill under Varying Sea-Ice Conditions: Implications for Top Predators and Fishery Management », *Marine Ecology Progress Series* 568 : 1-16. doi : 10.3354/meps12099.

Rey, A. R., C.-A. Bost, A. Schiavini & K. Pütz 2010 « Foraging Movements of Magellanic Penguins *Spheniscus Magellanicus* in the Beagle Channel, Argentina, Related to Tide and Tidal Currents », *Journal of Ornithology* 151.4 : 933-943. doi : 10.1007/s10336-010-0531-y.

Ricklefs, R. E. 1977 « On the Evolution of Reproductive Strategies in Birds: Reproductive Effort », *The American Naturalist* 111.979 : 453-478. doi : 10.1086/283179.

Rintoul, S., C. Hughes & D. Olbers 2001 « The Antarctic circumpolar current system », in *Ocean Circulation and Climate/G. Siedler, J. Church, J. Gould, eds. New York: Academic Press.*, : 271–302.

Rintoul, S. R. & A. C. N. Garabato 2013 « Dynamics of the Southern Ocean Circulation », in *International Geophysics*, Elsevier : 471-492. doi : 10.1016/B978-0-12-391851-2.00018-0.

Riotte-Lambert, L. & H. Weimerskirch 2013 « Do Naive Juvenile Seabirds Forage Differently from Adults? », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280.1768 : 20131434. doi : 10.1098/rspb.2013.1434.

Robertson, G. 1986 « Population-Size and Breeding Success of the Gentoo Penguin, *Pygoscelis Papua*, at Macquarie Island », *Wildlife Research* 13.4 : 583-587. doi : 10.1071/WR9860583.

Rodary, D., B. C. Wienecke & C. A. Bost 2000 « Diving Behaviour of Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) at Dumont D'Urville, Antarctica: Nocturnal Patterns of Diving and Rapid Adaptations to Changes in Sea-Ice Condition », *Polar Biology* 23.2 : 113-120. doi : 10.1007/s003000050016.

Roeder, A. D., R. K. Marshall, A. J. Mitchelson, T. Visagathilagar, P. A. Ritchie, D. R. Love, T. J. Pakai, H. C. McPartlan, N. D. Murray & N. A. Robinson 2001 « Gene flow on the ice: genetic differentiation among Adélie penguin colonies around Antarctica », *Molecular Ecology* 10.7 : 1645–1656.

Rogelj, J., M. Meinshausen & R. Knutti 2012 « Global warming under old and new scenarios using IPCC climate sensitivity range estimates », *Nature climate change* 2.4 : 248–253.

Ronconi, R. A. & A. E. Burger 2011 « Foraging Space as a Limited Resource: Inter- and Intra-Specific Competition among Sympatric Pursuit-Diving Seabirds », *Canadian Journal of Zoology* 89.4 : 356-368. doi : 10.1139/z11-006.

Ronconi, R. & A. Burger 2008 « Limited Foraging Flexibility: Increased Foraging Effort by a Marine Predator Does Not Buffer against Scarce Prey », *Marine Ecology Progress Series* 366 : 245-258. doi : 10.3354/meps07529.

Ropert-Coudert, Y., C.-A. Bost, Y. Handrich, R. M. Bevan, P. J. Butler, A. J. Woakes & Y. Le Maho 2000 « Impact of externally attached loggers on the diving behaviour of the king penguin », *Physiological and Biochemical Zoology* 73.4 : 438–444.

Ropert-Coudert, Y., D. Grémillet, A. Kato, P. G. Ryan, Y. Naito & Y. Le Maho 2004a « A Fine-Scale Time Budget of Cape Gannets Provides Insights into the Foraging Strategies of Coastal Seabirds », *Animal Behaviour* 67.5 : 985-992. doi : 10.1016/j.anbehav.2003.09.010.

Ropert-Coudert, Y., A. Kato, J. Baudat, C.-A. Bost, Y. Le Maho & Y. Naito 2001a « Feeding Strategies of Free-Ranging Adélie Penguins Pygoscelis Adeliae Analysed by Multiple Data Recording », *Polar Biology* 24.6 : 460-466. doi : 10.1007/s003000100234.

— 2001b « Time/Depth Usage of Adélie Penguins: An Approach Based on Dive Angles », *Polar Biology* 24.6 : 467-470. doi : 10.1007/s003000100235.

Ropert-Coudert, Y., A. Kato & A. Chiaradia 2009 « Impact of Small-Scale Environmental Perturbations on Local Marine Food Resources: A Case Study of a Predator, the Little Penguin », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276.1676 : 4105-4109. doi : 10.1098/rspb.2009.1399.

Ropert-Coudert, Y., A. Kato, D. Grémillet & F. Crenner 2012 « Bio-logging: recording the ecophysiology and behaviour of animals moving freely in their environment », *Sensors for ecology: Towards integrated knowledge of ecosystems* 1 : 17–41.

Ropert-Coudert, Y., A. Kato, X. Meyer, M. Pellé, A. J. J. MacIntosh, F. Angelier, O. Chastel, M. Widmann, B. Arthur, B. Raymond & T. Raclot 2015 « A Complete Breeding Failure in an Adélie Penguin Colony Correlates with Unusual and Extreme Environmental Events », *Ecography* 38.2 : 111-113. doi : 10.1111/ecog.01182.

Ropert-Coudert, Y., A. Kato, K. Shiomi, C. Barbraud, F. Angelier, K. Delord, T. Poupart, P. Koubbi & T. Raclot 2018 « Two Recent Massive Breeding Failures in an Adélie Penguin Colony Call for the Creation of a Marine Protected Area in D'Urville Sea/Mertz », *Frontiers in Marine Science* 5 : 264. doi : 10.3389/fmars.2018.00264.

Ropert-Coudert, Y., N. Knott, A. Chiaradia & A. Kato 2007a « How Do Different Data Logger Sizes and Attachment Positions Affect the Diving Behaviour of Little Penguins? », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54.3-4 : 415-423. doi : 10.1016/j.dsr2.2006.11.018.

Ropert-Coudert, Y., A. P. Van de Putte, R. R. Reisinger, H. Bornemann, J.-B. Charrassin, D. P. Costa, B. Danis, L. A. Hückstädt, I. D. Jonsen, M.-A. Lea, D. Thompson, L. G. Torres, P. N. Trathan, S. Wotherspoon, D. G. Ainley, R. Alderman, V. Andrews-Goff, B. Arthur, G. Ballard, J. Bengtson, M. N. Bester, A. S. Blix, L. Boehme, C.-A. Bost, P. Boveng, J. Cleeland, R. Constantine, R. J. M. Crawford, L. Dalla Rosa, P. J. Nico de Bruyn, K. Delord, S. Descamps, M. Double, L. Emmerson, M. Fedak, A. Friedlaender, N. Gales, M. Goebel, K. T. Goetz, C. Guinet, S. D. Goldsworthy, R. Harcourt, J. T. Hinke, K. Jerosch, A. Kato, K. R. Kerry, R. Kirkwood, G. L. Kooyman, K. M. Kovacs, K. Lawton, A. D. Lowther, C. Lydersen, P. O. Lyver, A. B. Makhado, M. E. I. Márquez, B. I. McDonald, C. R. McMahon, M. Muelbert, D. Nachtsheim, K. W. Nicholls, E. S. Nordøy, S. Olmastroni, R. A. Phillips, P. Pistorius, J. Plötz, K. Pütz, N. Ratcliffe, P. G. Ryan, M. Santos, C. Southwell, I. Staniland, A. Takahashi, A. Tarroux, W. Trivelpiece, E. Wakefield, H. Weimerskirch, B. Wienecke, J. C. Xavier, B. Raymond & M. A. Hindell 2020 « The Retrospective Analysis of Antarctic Tracking Data Project », *Scientific Data* 7.1 : 94. doi : 10.1038/s41597-020-0406-x.

Ropert-Coudert, Y. & R. P. Wilson 2005 « Trends and perspectives in animal-attached remote sensing », *Frontiers in Ecology and the Environment* 3.8 : 437–444.

Ropert-Coudert, Y., R. P. Wilson, F. Daunt & A. Kato 2004b « Patterns of Energy Acquisition by a Central Place Forager: Benefits of Alternating Short and Long Foraging Trips », *Behavioral Ecology* 15.5 : 824-830. doi : 10.1093/beheco/arh086.

Ropert-Coudert, Y., R. Wilson, K. Yoda & A. Kato 2007b « Assessing Performance Constraints in Penguins with Externally-Attached Devices », *Marine Ecology Progress Series* 333 : 281-289. doi : 10.3354/meps333281.

Rowe, C. L. 2008 « "The Calamity of So Long Life": Life Histories, Contaminants, and Potential Emerging Threats to Long-Lived Vertebrates », *BioScience* 58.7 : 623-631. doi : 10.1641/B580709.

Rushton, J. P. 1996 *Race, evolution, and behavior: A life history perspective*, Transaction Publ.

Rutz, C. & G. C. Hays 2009 « New Frontiers in Biologging Science », *Biology Letters* 5.3 : 289-292. doi : 10.1098/rsbl.2009.0089.

Sala, A., M. Azzali & A. Russo 2002 « Krill of the Ross Sea: Distribution, Abundance and Demography of *Euphausia Superba* and *Euphausia Crystallorophias* during the Italian Antarctic Expedition (January-February 2000) », *Scientia Marina* 66.2 : 123-133. doi : 10.3989/scimar.2002.66n2123.

Sallée, J.-B. 2018 « Southern ocean warming », *Oceanography* 31.2 : 52–62.

Saraux, C., A. Chiaradia, Y. Le Maho & Y. Ropert-Coudert 2011 « Everybody Needs Somebody: Unequal Parental Effort in Little Penguins », *Behavioral Ecology* 22.4 : 837-845. doi : 10.1093/beheco/arr049.

Sato, K., K. Shiomi, Y. Watanabe, Y. Watanuki, A. Takahashi & P. J. Ponganis 2010 « Scaling of Swim Speed and Stroke Frequency in Geometrically Similar Penguins: They Swim Optimally to Minimize Cost of Transport », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277.1682 : 707-714. doi : 10.1098/rspb.2009.1515.

Scales, K. L., P. I. Miller, C. B. Embling, S. N. Ingram, E. Pirotta & S. C. Votier 2014 « Mesoscale Fronts as Foraging Habitats: Composite Front Mapping Reveals Oceanographic Drivers of Habitat Use for a Pelagic Seabird », *Journal of The Royal Society Interface* 11.100 : 20140679. doi : 10.1098/rsif.2014.0679.

van Schaik, C. P. 2013 « The Costs and Benefits of Flexibility as an Expression of Behavioural Plasticity: A Primate Perspective », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368.1618 : 20120339. doi : 10.1098/rstb.2012.0339.

Scheffer, A., P. N. Trathan & M. Collins 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* 86.1-2 : 232-245. doi : 10.1016/j.pocean.2010.04.008.

Schofield, O., H. Ducklow, K. Bernard, S. Doney, D. Patterson-Fraser, K. Gorman, D. Martinson, M. Meredith, G. Saba, S. Stammerjohn, D. Steinberg & W. Fraser 2013 « Penguin Biogeography Along the West Antarctic Peninsula: Testing the Canyon Hypothesis with Palmer LTER Observationsf », *Oceanography* 26.3 : 204-206. doi : 10.5670/oceanog.2013.63.

Searby, A., P. Jouventin & T. Aubin 2004 « Acoustic Recognition in Macaroni Penguins: An Original Signature System », *Animal Behaviour* 67.4 : 615-625. doi : 10.1016/j.anbehav.2003.03.012.

Setiawan, A. N., L. S. Davis, J. T. Darby, P. M. Lokman, G. Young, M. A. Blackberry, B. L. Cannell & G. B. Martin 2007 « Effects of Artificial Social Stimuli on the Reproductive Schedule and Hormone Levels of Yellow-Eyed Penguins (*Megadyptes Antipodes*) », *Hormones and Behavior* 51.1 : 46-53. doi : 10.1016/j.yhbeh.2006.08.002.

Siegfried, W. R., P. G. H. Frost, J. B. Kinahan & J. Cooper 1975 « Social Behaviour of Jackass Penguins at Sea », *Zoologica Africana* 10.1 : 87-100. doi : 10.1080/00445096.1975.11447495.

Smetacek, V., P. Assmy & J. Henjes 2004 « The Role of Grazing in Structuring Southern Ocean Pelagic Ecosystems and Biogeochemical Cycles », *Antarctic Science* 16.4 : 541-558. doi : 10.1017/S0954102004002317.

Smetacek, V. & S. Nicol 2005 « Polar Ocean Ecosystems in a Changing World », *Nature* 437.7057 : 362-368. doi : 10.1038/nature04161.

Smith, K. L., L. M. Polvani & D. R. Marsh 2012 « Mitigation of 21st Century Antarctic Sea Ice Loss by Stratospheric Ozone Recovery », *Geophysical Research Letters* 39.20 : 2012GL053325. doi : 10.1029/2012GL053325.

Smith, R. C., D. Ainley, K. Baker, E. Domack, S. Emslie, B. Fraser, J. Kennett, A. Leventer, E. Mosley-Thompson, S. Stammerjohn & M. Vernet 1999 « Marine Ecosystem Sensitivity to Climate Change », *BioScience* 49.5 : 393-404. doi : 10.2307/1313632.

Smith, S. D., R. D. Muench & C. H. Pease 1990 « Polynyas and Leads: An Overview of Physical Processes and Environment », *Journal of Geophysical Research* 95.C6 : 9461. doi : 10.1029/JC095iC06p09461.

Smith, W. O., D. G. Ainley & R. Cattaneo-Vietti 2007 « Trophic Interactions within the Ross Sea Continental Shelf Ecosystem », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362.1477 : 95-111. doi : 10.1098/rstb.2006.1956.

Snell-Rood, E. C. 2013 « An Overview of the Evolutionary Causes and Consequences of Behavioural Plasticity », *Animal Behaviour* 85.5 : 1004-1011. doi : 10.1016/j.anbehav.2012.12.031.

Southwell, C., L. Emmerson, J. McKinlay, K. Newbery, A. Takahashi, A. Kato, C. Barbraud, K. DeLord & H. Weimerskirch 2015 « Spatially Extensive Standardized Surveys Reveal Widespread, Multi-Decadal Increase in East Antarctic Adélie Penguin Populations », *PLOS ONE* 10.10 : e0139877. doi : 10.1371/journal.pone.0139877.

Southwell, C., L. Emmerson, A. Takahashi, C. Barbraud, K. Delord & H. Weimerskirch 2017a « Large-Scale Population Assessment Informs Conservation Management for Seabirds in Antarctica and the Southern Ocean: A Case Study of Adélie Penguins », *Global Ecology and Conservation* 9 : 104-115. doi : 10.1016/j.gecco.2016.12.004.

Southwell, C., L. Emmerson, A. Takahashi, A. Kato, C. Barbraud, K. Delord & H. Weimerskirch 2017b « Recent Studies Overestimate Colonization and Extinction Events for Adelie Penguin Breeding Colonies », *The Auk* 134.1 : 39-50. doi : 10.1642/AUK-16-125.1.

Spurr, E. B. 1974 « Individual Differences in Aggressiveness of Adelie Penguins », *Animal Behaviour* 22.3 : 611-616. doi : 10.1016/S0003-3472(74)80006-0.

Spurr, E. B. 1975 « Breeding of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* at Cape Bird », *Ibis* 117.3 : 324–338.

Stammerjohn, S. E., D. G. Martinson, R. C. Smith & R. A. Iannuzzi 2008a « Sea Ice in the Western Antarctic Peninsula Region: Spatio-Temporal Variability from Ecological and Climate Change Perspectives », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55.18-19 : 2041-2058. doi : 10.1016/j.dsr2.2008.04.026.

Stammerjohn, S. E., D. G. Martinson, R. C. Smith, X. Yuan & D. Rind 2008b « Trends in Antarctic Annual Sea Ice Retreat and Advance and Their Relation to El Niño–Southern Oscillation and Southern Annular Mode Variability », *Journal of Geophysical Research* 113.C3 : C03S90. doi : 10.1029/2007JC004269.

Stammerjohn, S., R. Massom, D. Rind & D. Martinson 2012 « Regions of Rapid Sea Ice Change: An Inter-Hemispheric Seasonal Comparison », *Geophysical Research Letters* 39.6 : L06501. doi : 10.1029/2012GL050874.

Stearns, S. C. 1976 « Life-History Tactics: A Review of the Ideas », *The Quarterly Review of Biology* 51.1 : 3-47.

— 1992 *The evolution of life histories*,.

Stephens, D. W. & J. R. Krebs 1986 *Foraging theory*, Princeton University Press.

Stevens, T. & R. M. Connolly 2004 « Testing the Utility of Abiotic Surrogates for Marine Habitat Mapping at Scales Relevant to Management », *Biological Conservation* 119.3 : 351-362. doi : 10.1016/j.biocon.2003.12.001.

Stevick, P. T., B. J. McConnell & P. S. Hammond 2002 « Patterns of movement », *Marine mammal biology: An evolutionary approach* : 185–216.

Stroeve, J. C., T. Markus, L. Boisvert, J. Miller & A. Barrett 2014 « Changes in Arctic Melt Season and Implications for Sea Ice Loss: Stroeve et al.: Arctic Melt Season Changes », *Geophysical Research Letters* 41.4 : 1216-1225. doi : 10.1002/2013GL058951.

Sundström, L. F. & J. I. Johnsson 2001 « Experience and Social Environment Influence the Ability of Young Brown Trout to Forage on Live Novel Prey », *Animal Behaviour* 61.1 : 249-255. doi : 10.1006/anbe.2000.1593.

Szekely, P., Y. Korem, U. Moran, A. Mayo & U. Alon 2015 « The Mass-Longevity Triangle: Pareto Optimality and the Geometry of Life-History Trait Space », *PLOS Computational Biology* 11.10 : e1004524. doi : 10.1371/journal.pcbi.1004524.

Takahashi, A., N. Kokubun, Y. Mori & H.-C. Shin 2008 « Krill-Feeding Behaviour of Gentoo Penguins as Shown by Animal-Borne Camera Loggers », *Polar Biology* 31.10 : 1291-1294. doi : 10.1007/s00300-008-0502-4.

Takahashi, A., K. Sato, J. Nishikawa, Y. Watanuki & Y. Naito 2004 « Synchronous Diving Behavior of Adélie Penguins », *Journal of Ethology* 22.1 : 5-11. doi : 10.1007/s10164-003-0111-1.

Takahashi, A., Y. Watanuki, K. Sato, A. Kato, N. Arai, J. Nishikawa & Y. Naito 2003 « Parental Foraging Effort and Offspring Growth in Adelie Penguins: Does Working Hard Improve Reproductive Success? », *Functional Ecology* 17.5 : 590-597. doi : 10.1046/j.1365-2435.2003.00772.x.

Tamura, T., K. I. Ohshima & S. Nihashi 2008 « Mapping of Sea Ice Production for Antarctic Coastal Polynyas », *Geophysical Research Letters* 35 : L07606. doi : 10.1029/2007GL032903.

Tamura, T., G. D. Williams, A. D. Fraser & K. I. Ohshima 2012 « Potential Regime Shift in Decreased Sea Ice Production after the Mertz Glacier Calving », *Nature Communications* 3.1 : 826. doi : 10.1038/ncomms1820.

Temeles, E. J. & W. M. Roberts 1993 « Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds », *Oecologia* 94.1 : 87-94.

Tenaza, R. 1971 « Behavior and Nesting Success Relative to Nest Location in Adelie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) », *The Condor* 73.1 : 81-92. doi : 10.2307/1366127.

Thiebault, A., R. Mullers, P. Pistorius, M. A. Meza-Torres, L. Dubroca, D. Green & Y. Tremblay 2014 « From Colony to First Patch: Processes of Prey Searching and Social Information in Cape Gannets », *The Auk* 131.4 : 595-609. doi : 10.1642/AUK-13-209.1.

Thiebot, J.-B., J. P. Arnould, A. Gómez-Laich, K. Ito, A. Kato, T. Mattern, H. Mitamura, T. Noda, T. Poupart, F. Quintana, T. Raclot, Y. Ropert-Coudert, J. E. Sala, P. J. Seddon, G. J. Sutton, K. Yoda & A. Takahashi 2017 « Jellyfish and Other Gelata as Food for Four Penguin Species - Insights from Predator-Borne Videos », *Frontiers in Ecology and the Environment* 15.8 : 437-441. doi : 10.1002/fee.1529.

Thiebot, J.-B., K. Ito, T. Raclot, T. Poupart, A. Kato, Y. Ropert-Coudert & A. Takahashi 2016 « On the Significance of Antarctic Jellyfish as Food for Adélie Penguins, as Revealed by Video Loggers », *Marine Biology* 163.5 : 108. doi : 10.1007/s00227-016-2890-2.

Thiebot, J.-B., Y. Ropert-Coudert, T. Raclot, T. Poupart, A. Kato & A. Takahashi 2019 « Adélie Penguins' Extensive Seasonal Migration Supports Dynamic Marine Protected Area Planning in Antarctica », *Marine Policy* 109 : 103692. doi : 10.1016/j.marpol.2019.103692.

Thometz, N. M., M. M. Staedler, J. A. Tomoleoni, J. L. Bodkin, G. B. Bentall & M. T. Tinker 2016 « Trade-Offs between Energy Maximization and Parental Care in a Central Place Forager, the Sea Otter », *Behavioral Ecology* 27.5 : 1552-1566. doi : 10.1093/beheco/arw089.

Tierney, M., L. Emmerson & M. Hindell 2009 « Temporal Variation in Adélie Penguin Diet at Béchervaise Island, East Antarctica and Its Relationship to Reproductive Performance », *Marine Biology* 156.8 : 1633-1645. doi : 10.1007/s00227-009-1199-9.

Timmermann, A., J. Oberhuber, A. Bacher, M. Esch, M. Latif & E. Roeckner 1999 « *Increased El Niño Frequency in a Climate Model Forced by Future Greenhouse Warming* » 398.6729 : 694-697.

Trathan, P. N., J. Forcada & E. J. Murphy 2007 « Environmental Forcing and Southern Ocean Marine Predator Populations: Effects of Climate Change and Variability », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362.1488 : 2351-2365. doi : 10.1098/rstb.2006.1953.

Tremblay, Y. & Y. Cherel 1999 « Synchronous Underwater Foraging Behavior in Penguins », *The Condor* 101.1 : 179-185. doi : 10.2307/1370462.

Trivelpiece, W. Z., J. T. Hinke, A. K. Miller, C. S. Reiss, S. G. Trivelpiece & G. M. Watters 2011 « Variability in Krill Biomass Links Harvesting and Climate Warming to Penguin Population Changes in Antarctica », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108.18 : 7625-7628. doi : 10.1073/pnas.1016560108.

Trivelpiece, W. Z. & S. G. Trivelpiece 1990 « Courtship period of Adélie, gentoo, and chinstrap penguins », in L. S. Davis & J. T. Darby *Penguin biology*, Academic Press : 113–127.

Trivers, R. L. 1972 « Parental investment and sexual selection.pdf », in B. Campbell *Sexual selection and the descent of man, 1871 - 1971*, NY : Aldine : 136-179.

Turner, J., T. Maksym, T. Phillips, G. J. Marshall & M. P. Meredith 2013 « The Impact of Changes in Sea Ice Advance on the Large Winter Warming on the Western Antarctic Peninsula », *International Journal of Climatology* 33.4 : 852-861. doi : 10.1002/joc.3474.

Turner, J., T. Phillips, G. J. Marshall, J. S. Hosking, J. O. Pope, T. J. Bracegirdle & P. Deb 2017 « Unprecedented Springtime Retreat of Antarctic Sea Ice in 2016 », *Geophysical Research Letters* 44.13 : 6868-6875. doi : 10.1002/2017GL073656.

Tynan, C. T. 1998 « Ecological Importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current », *Nature* 392.6677 : 708-710. doi : 10.1038/33675.

Van Buskirk, J., U. Candolin & B. B. M. Wong 2012 « Behavioural plasticity and environmental change », in U. Candolin & B. B. M. Wong dir. *Behavioural Responses to a Changing World. Mechanisms and Consequences*, Oxford University Press : 145-158.

Vardanis, Y., J.-Å. Nilsson, R. H. G. Klaassen, R. Strandberg & T. Alerstam 2016 « Consistency in Long-Distance Bird Migration: Contrasting Patterns in Time and Space for Two Raptors », *Animal Behaviour* 113 : 177-187. doi : 10.1016/j.anbehav.2015.12.014.

Vaughan, D. G., J. C. Comiso, I. Allison, J. Carrasco, G. Kaser, R. Kwok, P. Mote, T. Murray, F. Paul & J. Ren 2013 « Observations: cryosphere », *Climate change* 2103 : 317–382.

Velando, A. & C. Alonso-Alvarez 2003 « Differential Body Condition Regulation by Males and Females in Response to Experimental Manipulations of Brood Size and Parental Effort in the Blue-Footed Booby », *Journal of Animal Ecology* 72.5 : 846-856. doi : 10.1046/j.1365-2656.2003.00756.x.

Vilchis, L., L. Ballance & P. Fiedler 2006 « Pelagic Habitat of Seabirds in the Eastern Tropical Pacific: Effects of Foraging Ecology on Habitat Selection », *Marine Ecology Progress Series* 315 : 279-292. doi : 10.3354/meps315279.

Vleck, C. M. & D. Vleck 2002 « Physiological Condition and Reproductive Consequences in Adelie Penguins », *Integrative and Comparative Biology* 42.1 : 76-83. doi : 10.1093/icb/42.1.76.

Volkman, N. J., P. Presler & W. Trivelpiece 1980 « Diets of *Pygoscelid* Penguins at King George Island, Antarctica », *The Condor* 82.4 : 373. doi : 10.2307/1367558.

Votier, S. C., A. L. Fayet, S. Bearhop, T. W. Bodey, B. L. Clark, J. Grecian, T. Guilford, K. C. Hamer, J. W. E. Jeglinski, G. Morgan, E. Wakefield & S. C. Patrick 2017 « Effects of Age and Reproductive Status on Individual Foraging Site Fidelity in a Long-Lived Marine Predator », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284.1859 : 20171068. doi : 10.1098/rspb.2017.1068.

Votier, S. C., W. J. Grecian, S. Patrick & J. Newton 2011 « Inter-Colony Movements, at-Sea Behaviour and Foraging in an Immature Seabird: Results from GPS-PPT Tracking, Radio-Tracking and Stable Isotope Analysis », *Marine Biology* 158.2 : 355-362. doi : 10.1007/s00227-010-1563-9.

Wallace, J. M. & D. W. J. Thompson 2002 « Annular Modes and Climate Prediction », *Physics Today* 55.2 : 28-33. doi : 10.1063/1.1461325.

Wang, G., W. Cai, B. Gan, L. Wu, A. Santoso, X. Lin, Z. Chen & M. J. McPhaden 2017 « Continued Increase of Extreme El Niño Frequency Long after 1.5 °C Warming Stabilization », *Nature Climate Change* 7.8 : 568-572. doi : 10.1038/nclimate3351.

Warwick-Evans, V., P. Atkinson, R. Gauvain, L. Robinson, J. Arnould & J. Green 2015 « Time-in-Area Represents Foraging Activity in a Wide-Ranging Pelagic Forager », *Marine Ecology Progress Series* 527 : 233-246. doi : 10.3354/meps11262.

Warwick-Evans, V., R. Downie, M. Santos & P. N. Trathan 2019 « Habitat Preferences of Adélie *Pygoscelis Adeliae* and Chinstrap Penguins *Pygoscelis Antarctica* during Pre-Moult in the Weddell Sea (Southern Ocean) », *Polar Biology* 42.4 : 703-714. doi : 10.1007/s00300-019-02465-9.

Watanabe, Y. Y., K. Ito, N. Kokubun & A. Takahashi 2020 « Foraging Behavior Links Sea Ice to Breeding Success in Antarctic Penguins », *Science Advances* 6.26 : eaba4828. doi : 10.1126/sciadv.aba4828.

Watanabe, Y. Y., M. Ito & A. Takahashi 2014 « Testing Optimal Foraging Theory in a Penguin–Krill System », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281.1779 : 20132376. doi : 10.1098/rspb.2013.2376.

Watanabe, Y. Y. & A. Takahashi 2013 « Linking Animal-Borne Video to Accelerometers Reveals Prey Capture Variability », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.6 : 2199-2204. doi : 10.1073/pnas.1216244110.

Watanuki, Y., A. Kato, Y. Mori & Y. Naito 1993 « Diving Performance of Adelie Penguins in Relation to Food Availability in Fast Sea-Ice Areas: Comparison between Years », *The Journal of Animal Ecology* 62.4 : 634-646. doi : 10.2307/5384.

Watanuki, Y., A. Kato, Y. Naito, G. Robertson & S. Robinson 1997 « Diving and foraging behaviour of Adélie penguins in areas with and without fast sea-ice », *Polar Biology* 17.4 : 296–304.

Watanuki, Y., A. Kato & G. Robertson 1994 « Estimation of Food Consumption in Adelie Penguin Chicks Using Body Mass and Growth. », *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 26.2 : 109-114. doi : 10.3312/jyio1952.26.109.

Watanuki, Y., A. Kato, K. Sato, Y. Niizuma, C. A. Bost, Y. Le Maho & Y. Naito 2002 « Parental Mass Change and Food Provisioning in Adélie Penguins Rearing Chicks in Colonies with Contrasting Sea-Ice Conditions », *Polar Biology* 25.9 : 672-681. doi : 10.1007/s00300-002-0399-2.

Watanuki, Y., A. Takahashi & K. Sato 2003 « Feeding Area Specialization of Chick-Rearing Adélie Penguins *Pygoscelis Adeliae* in a Fast Sea-Ice Area: Feeding Area Specialization in Adélie Penguins », *Ibis* 145.4 : 558-564. doi : 10.1046/j.1474-919X.2003.00165.x.

Watanuki, Y., A. Takahashi, K. Sato, A. Kato & C. A. Bost 2004 « Inter-Colony and Sex Differences in the Effects of Parental Body Condition and Foraging Effort on the Brood Growth of Adélie Penguins », *Journal of Ethology* 22.1 : 91-98. doi : 10.1007/s10164-003-0108-9.

Weimerskirch, H. 2007 « Are Seabirds Foraging for Unpredictable Resources? », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54.3-4 : 211-223. doi : 10.1016/j.dsr2.2006.11.013.

Weimerskirch, H., A. Ancel, M. Caloin, A. Zahariev, J. Spagiari, M. Kersten & O. Chastel 2003 « Foraging Efficiency and Adjustment of Energy Expenditure in a Pelagic Seabird Provisioning Its Chick », *Journal of Animal Ecology* 72.3 : 500-508. doi : 10.1046/j.1365-2656.2002.00720.x.

Weimerskirch, H., S. Bertrand, J. Silva, J. C. Marques & E. Goya 2010 « Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches », *PLoS ONE* 5.3 : e9928. doi : 10.1371/journal.pone.0009928.

Weimerskirch, H., O. Chastel, L. Ackermann, T. Chaurand, F. Cuenot-Chaillet, X. Hindermeyer & J. Judas 1994 « Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. », *Animal behaviour* 47.2 : 474-476.

Weimerskirch, H., J. Lallemand & J. Martin 2005 « Population Sex Ratio Variation in a Monogamous Long-Lived Bird, the Wandering Albatross », *Journal of Animal Ecology* 74.2 : 285-291. doi : 10.1111/j.1365-2656.2005.00922.x.

Weimerskirch, H., D. Pinaud, F. Pawlowski & C. Bost 2007 « Does Prey Capture Induce Area-Restricted Search? A Fine-Scale Study Using GPS in a Marine Predator, the Wandering Albatross », *The American Naturalist* 170.5 : 734-743. doi : 10.1086/522059.

Weimerskirch, H., M. Salamolard, F. Sarrazin & P. Jouventin 1993 « Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry », *The Auk* 110.2 : 325–342.

Weimerskirch, H., J. C. Stahl & P. Jouventin 1992 « The breeding biology and population dynamics of king penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands », *Ibis* 134.2 : 107–117.

Welcker, J., H. Steen, A. M. A. Harding & G. W. Gabrielsen 2009 « Sex-Specific Provisioning Behaviour in a Monomorphic Seabird with a Bimodal Foraging Strategy », *Ibis* 151.3 : 502-513. doi : 10.1111/j.1474-919X.2009.00931.x.

Wendler, G., D. Gilmore & J. Curtis 1997 « On the Formation of Coastal Polynyas in the Area of Commonwealth Bay, Eastern Antarctica », *Atmospheric Research* 45.1 : 55-75. doi : 10.1016/S0169-8095(97)00024-0.

Whitehead, A. L., P. O. Lyver, G. Ballard, K. Barton, B. J. Karl, K. M. Dugger, S. Jennings, A. Lescroël, P. R. Wilson & D. G. Ainley 2015 « Factors driving Adélie penguin chick size, mass and condition at colonies of different sizes in the Southern Ross Sea », *Marine Ecology Progress Series* 523 : 199–213.

Widmann, M., A. Kato, B. Raymond, F. Angelier, B. Arthur, O. Chastel, M. Pellé, T. Raclot & Y. Ropert-Coudert 2015 « Habitat Use and Sex-Specific Foraging Behaviour of Adélie Penguins throughout the Breeding Season in Adélie Land, East Antarctica », *Movement Ecology* 3.1 : 30. doi : 10.1186/s40462-015-0052-7.

Wienecke, B. C., R. Lawless, D. Rodary, R. Thomson, T. Pauly, G. Robertson, K. R. Kerry & Y. LeMaho 2000 « Adélie Penguin Foraging Behaviour and Krill Abundance along the Wilkes and Adélie Land Coasts, Antarctica », *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47.12-13 : 2573-2587.

Wienecke, B. & G. Robertson 2006 « Comparison of Foraging Strategies of Incubating King Penguins Aptenodytes Patagonicus from Macquarie and Heard Islands », *Polar Biology* 29.5 : 424-438. doi : 10.1007/s00300-005-0074-5.

Williams, G. C. 1966 « Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle », *The American Naturalist* 100.916 : 687-690.

Williams, G. D., N. L. Bindoff, S. J. Marsland & S. R. Rintoul 2008 « Formation and Export of Dense Shelf Water from the Adélie Depression, East Antarctica », *Journal of Geophysical Research* 113.C4 : C04039. doi : 10.1029/2007JC004346.

Wilson, D. S., A. B. Clark, K. Coleman & T. Dearstyne 1994 « Shyness and boldness in humans and other animals », *Trends in Ecology & Evolution* 9.11 : 442–446.

Wilson, E. O. & R. H. MacArthur 1967 *The theory of island biogeography*, Princeton University Press.

Wilson, K.-J., C. S. M. Turney, C. J. Fogwill & E. Blair 2016 « The Impact of the Giant Iceberg B09B on Population Size and Breeding Success of Adélie Penguins in Commonwealth Bay, Antarctica », *Antarctic Science* 28.3 : 187-193. doi : 10.1017/S0954102015000644.

Wilson, P., D. Ainley, N. Nur, S. Jacobs, K. Barton, G. Ballard & J. Comiso 2001 « Adélie Penguin Population Change in the Pacific Sector of Antarctica: Relation to Sea-Ice Extent and the Antarctic Circumpolar Current », *Marine Ecology Progress Series* 213 : 301-309. doi : 10.3354/meps213301.

Wilson, R. P., B. Culik, N. R. Coria, D. Adelung & H. J. Spairani 1989 « Foraging Rhythms in Adélie Penguins (*Pygoscelis Adeliae*) at Hhope Bay, Antarctica: Determination and Control », *Polar Biology* 10.3 : 161-165. doi : 10.1007/BF00238490.

Wilson, R. P. & M. P. T Wilson 1989 « Tape: a package-attachment technique for penguins », *Wildlife Society Bulletin* 17 : 77-79.

Wilson, R. P., H. J. Spairani, N. R. Coria, B. M. Culik & D. Adelung 1990 « Packages for attachment to seabirds: what color do Adélie Penguins dislike least? », *The Journal of wildlife management* 54 : 447-451.

Wilson, R. P., B. M. Culik, R. Bannash & H. H. Driesen 1992 « Monitoring penguins at sea using data loggers », *Biotelemetry* 13 : 105-214.

Wilson, R. P., B. Culik, H. J. Spairani, N. R. Coria & D. Adelung 1991 « Depth Utilization by Penguins and Gentoo Penguin Dive Patterns », *Journal of Ornithology* 132.1 : 47-60. doi : 10.1007/BF01640525.

Wilson, R. P., K. Pütz, G. Peters, B. Culik, J. A. Scolaro, J.-B. Charrassin & Y. Ropert-Coudert 1997 « Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds », *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 25.1 : 101–106.

Wilson, R. P., Y. Ropert-Coudert & A. Kato 2002 « Rush and Grab Strategies in Foraging Marine Endotherms: The Case for Haste in Penguins », *Animal Behaviour* 63.1 : 85-95. doi : 10.1006/anbe.2001.1883.

Wilson, R. P., M.-P. T. Wilson & L. McQuaid 1986 « Group size in foraging African penguins (*Spheniscus demersus*) », *Ethology* 72.4 : 338–341.

Woehler, E. J. 1995 « Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins », *The penguins: ecology and management. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons* : 266–295.

Wunsch, C. 2002 « Oceanography: What Is the Thermohaline Circulation? », *Science* 298.5596 : 1179-1181. doi : 10.1126/science.1079329.

Yoda, K., Y. Naito, K. Sato, A. Takahashi, J. Nishikawa, Y. Ropert-Coudert, M. Kurita & Y. Le Maho 2001 « A New Technique for Monitoring the Behaviour of Free-Ranging Adélie Penguins », *Journal of Experimental Biology* 204.4 : 685-690.

Yoda, K. & Y. Ropert-Coudert 2007 « Temporal Changes in Activity Budgets of Chick-Rearing Adélie Penguins », *Marine Biology* 151.5 : 1951-1957. doi : 10.1007/s00227-007-0631-2.

Yoda, K., K. Sato, Y. Niizuma, M. Kurita, C.-A. Bost, Y. Le Maho & Y. Naito 1999 « Precise Monitoring of Propoisong Behaviour of Adélie Penguins Determined Using Acceleration Data Loggers », *Journal of Experimental Biology* 202.2 : 3121-3126.

Younger, J., L. Emmerson, C. Southwell, P. Lelliott & K. Miller 2015 « Proliferation of East Antarctic Adélie Penguins in Response to Historical Deglaciation », *BMC Evolutionary Biology* 15.1 : 1-11. doi : 10.1186/s12862-015-0502-2.

Zacharias, M. A. & J. C. Roff 2001 « Use of Focal Species in Marine Conservation and Management: A Review and Critique », *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11.1 : 59-76. doi : 10.1002/aqc.429.

Zimmer, I., Y. Ropert-Coudert, A. Kato, A. Ancel & A. Chiaradia 2011 « Does Foraging Performance Change with Age in Female Little Penguins (*Eudyptula Minor*)? », *PLoS ONE* 6.1 : e16098. doi : 10.1371/journal.pone.0016098.

ANNEXES

Annexe 1 : test d'analyse - Hidden Markov Model

Exemple d'analyse sur R avec le package « moveHMM » du comportement alimentaire par l'utilisation de Hidden Markov Models sur les trajets des femelles lors de leur premier voyage d'incubation en 2016, sur l'Île des Pétrels et Cap Bienvenue.

```
###### Script HMM method – Test :

# Candice Michelot, October 2018

#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####
###                                        Data preparation                                            ###
#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####

library(moveHMM)
# F1_all : all tracks from F1 in 2016


F1_df <- as.data.frame(matrix(ncol = 4, nrow=nrow(F1_all)))
colnames(F1_df) <- c('x','y','ID','SI') # rename longitude, latitude, birds ID and sea-ice
                                        concentration
F1_df$x <- F1_all@coords[,1]
F1_df$y <- F1_all@coords[,2]
F1_df$ID <- F1_all$ID_ind
F1_df$SI <- F1_all$SI_day
na_si <- which(is.na(F1_df$SI)) # remove NA values from SI near the colony
F1_df$SI[na_si] <- 101 # replace SI concentration value which == NA by 101, meaning it's land


#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####
###                                        Analysis                                                    ###
#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####

## Calculate turning angle and step length
F1_tr_proper <- prepData(F1_df)


## Standardize covariate values
F1_tr_proper$SI_std <- (F1_tr_proper$SI - mean(F1_tr_proper$SI,
                                    na.rm=T))/sd(F1_tr_proper$SI, na.rm=T)
summary(F1_tr_proper)
plot(F1_tr_proper, compact = T)
```

```
######
# Find values of prior:
######

par(mfrow=c(1,2))
hist(F1_tr_proper$step, breaks = 50)
boxplot(F1_tr_proper$step)

#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####
###                                   Fit HMM with 3 states, no covariates                                ###
#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####

## initial parameters for gamma and von Mises distributions from previous visualization
mu0 <- c(0.1,0.5,3) # step mean (two parameters: one for each state)
sigma0 <- c(0.05,0.5,1) # step SD
zeromass0 <- c(0.05,0.0001,0.0001) # step zero-mass
stepPar0 <- c(mu0,sigma0,zeromass0)
angleMean0 <- c(pi,pi,0) # angle mean
kappa0 <- c(1,1,1) # angle concentration
anglePar0 <- c(angleMean0,kappa0)


mod_test <- fitHMM(F1_tr_proper, nbStates = 3, stepPar0 = stepPar0,anglePar0=anglePar0,
formula=~1)

#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####
###                                   Output                                                              ###
#### ---------------------------------------------------------------------------------------------------- ####

Value of the maximum log-likelihood: -16446.16
Step length parameters:
 ----------------------
                      state 1          state 2          state 3
mean         4.685227e-01  1.488774669   4.790230e-01
sd           2.099885e-01  0.542627249   5.331218e-01
zero-mass  4.923063e-08  0.004781458   1.604125e-07

Turning angle parameters:
 ------------------------
                      state 1                  state 2          state 3
mean              0.01215266   -0.0004205648   0.04141689
concentration 70.27112323   60.5715323509   1.23746554

Regression coeffs for the transition probabilities:
 ---------------------------------------------------
                  1 -> 2       1 -> 3       2 -> 1       2 -> 3       3 -> 1       3 -> 2
```

intercept -30.06614 -1.418952 -5.720918 -1.966556 -1.516249 -1.935165

Transition probability matrix:

	[,1]	[,2]	[,3]
[1,]	0.805174030	7.052295e-14	0.1948260
[2,]	0.002866218	8.747264e-01	0.1224074
[3,]	0.160956316	1.058705e-01	0.7331732

Initial distribution:

---

[1] 7.917850e-05 5.322742e-06 9.999155e-01

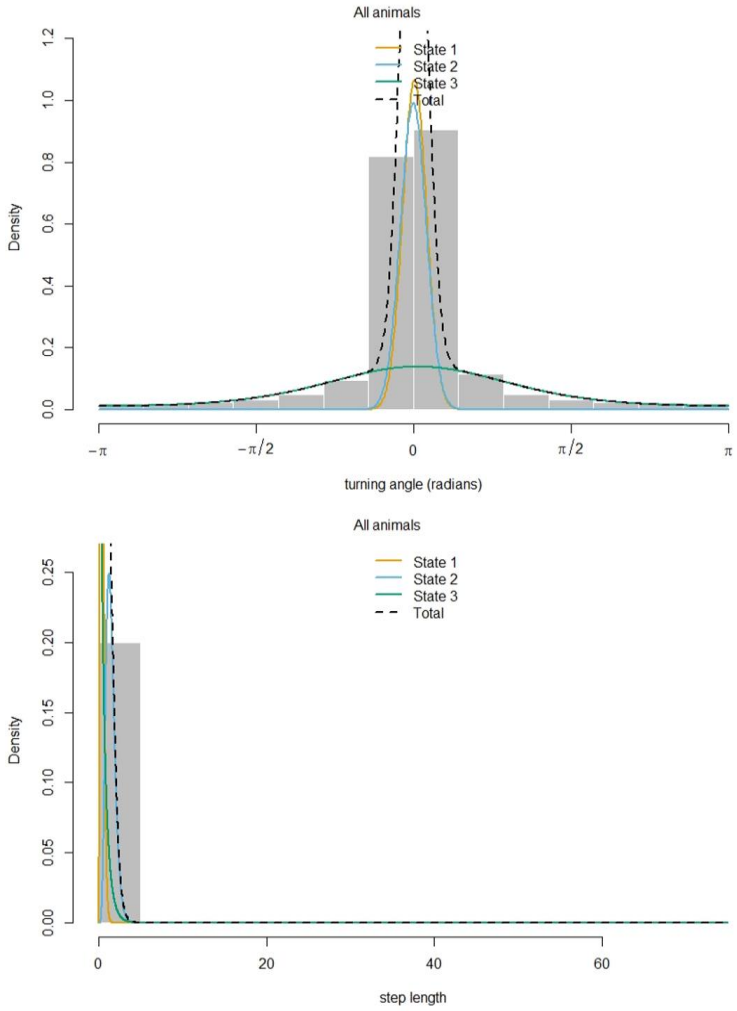


Figure A1.1 : Sortie du modèle pour la distribution des probabilités des angles (haut) et longueur des pas (bas) pour les 3 états, tous individus confondus.

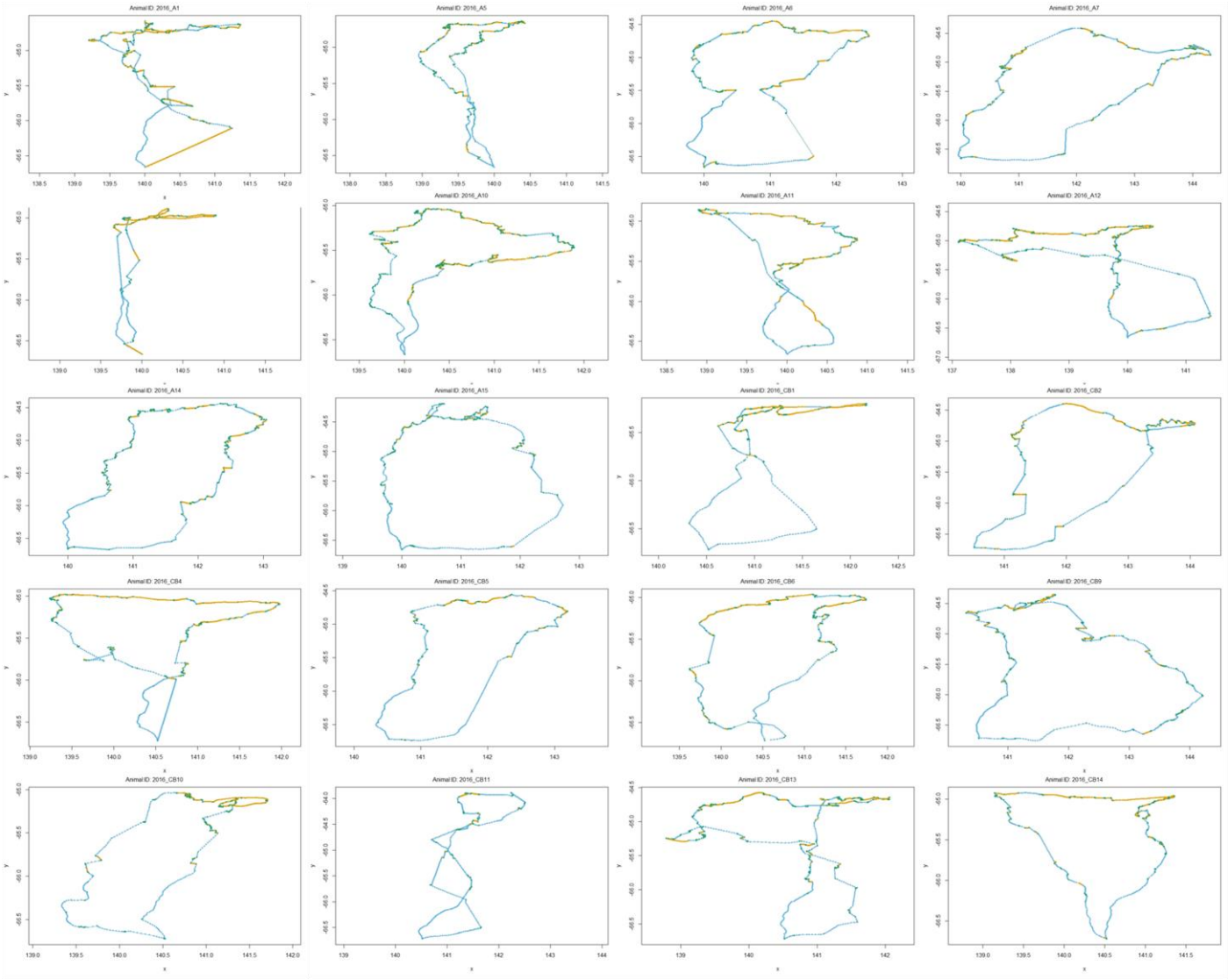


Figure A1.2 : Sortie du modèle : trajet de chaque individu avec l'état associé à chaque localisation (état 1 : jaune, état 2 : bleu, état 3 : vert)

Interprétation et limites:

Les modèles HMM déterminent à chaque localisation la probabilité de passer d'un état à un autre. Ici, nous avons souhaité modéliser la probabilité d'être en état de transit, repos et en recherche alimentaire. En se basant sur les angles entre chaque position et la distance entre chaque localisation nous nous attendrions à avoir 3 états bien définis :

- Repos : faible variation d'angle, faible distance ;
- Transit : peu de variation d'angle, grande distance ;
- Recherche alimentaire : grande variation d'angle, faible distance.

Or, la distribution des distances entre chaque pas est très restreinte dans les 3 états (Fig. A1.2) et il est difficile de discriminer l'état 1 de l'état 2 au vu de la distribution des angles (Fig. A1.1). Il semble cependant que l'état 1 (jaune) pourrait correspondre à l'état de recherche alimentaire (surtout retrouvé en partie centrale des voyages), l'état 2 (bleu) l'état de transit et l'état 3 (vert) à l'état de repos (retrouvé en partie centrale, et correspondant à une faible variation d'angle). Cependant, au vu des cartes, les parties manquantes de trajets, interpolées, sont associées à l'état bleu (transitoire) sur parfois de longues distances qui pourraient pourtant contenir des parties de recherche alimentaire.

L'utilisation des HMM dans la détermination des comportements alimentaires des manchots Adélie devrait être approfondie par la suite, en incubation mais également en période d'élevage des poussins, où seulement deux états pourraient être définis au vu de la courte durée des voyages, où les manchots ont tendance à transiter et rechercher activement les ressources mais se reposent peu.

Annexe 2 : Comparaison des masses entre la fin de période d'incubation et le début de l'élevage des poussins

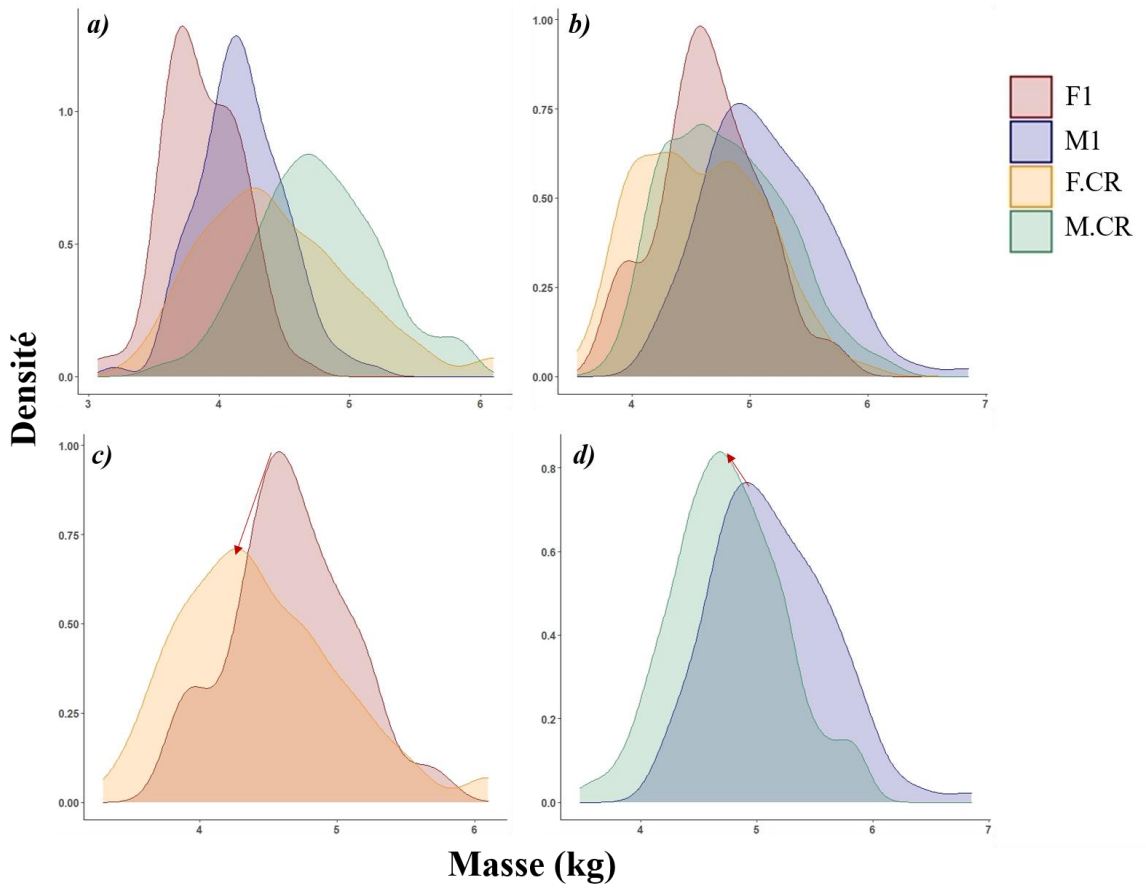


Figure A2 : Distribution des masses ***a)*** **initiales** des femelles et mâles avant leur premier voyage d'incubation (F1 et M1, rouge et bleu respectivement) et des femelles et mâles avant leur voyage en élevage des poussins (« *Chick-rearing* », F.CR et M.CR, orange et vert respectivement), ***b)*** **finales** après les voyages d'incubation et d'élevage des poussins, ***c)*** comparaison de la distribution des **masses finales des** F1 (rouge) avec les **masses initiales** des femelles avant leur voyage d'élevage (orange) et ***d)*** comparaison de la distribution des **masses finales des M1 (**bleu) avec **les masses initiales** des mâles avant leur voyage d'élevage (vert).

Cette représentation permet de mettre en évidence la différence de perte de masse entre les femelles et les mâles entre la fin de leur période d'incubation et le début de leur voyage alimentaire d'élevage des poussins (bien que les individus en incubation ne soient pas les mêmes que ceux en élevage). Les femelles perdent presque 1 kg entre les deux pics de distribution entre la fin de l'incubation et le début de l'élevage (***c)*** flèche rouge), tandis que les mâles perdent à peine 0.3kg entre ces deux périodes (***d)*** flèche rouge). Cela soulève la question de la condition des femelles au début de l'élevage des poussins, potentiellement amoindrie par rapport à celle des mâles.

Annexe 3 : Rapport de stage de licence 3 : Sarah Dametto

Dametto Sarah

Rapport de stage effectué au Centre d'Études Biologiques de Chizé du 16 Avril 2018 au 29 Juin 2018

Étude des méthodes de caractérisation du régime alimentaire chez un prédateur marin plongeur : le manchot Adélie.

Sous la responsabilité de Yan Ropert-Coudert et Candice Michelot

Diplôme universitaire- Licence Biologie/Écologie parcours Biologie Marine

Année 2017/2018

À l'Université de La Rochelle

RÉSUMÉ

Ce rapport s'intègre dans le cadre du programme IPEV 1091 qui étudie l'écologie du manchot Adélie (*Pygoscelis Adeliae*). Les variations climatiques vont influencer le comportement et les capacités d'adaptations des espèces qui y sont confrontées. Il est donc pertinent de s'intéresser à une espèce sentinelle comme le manchot Adélie pour percevoir et comprendre ces adaptations. En 2013/2014, la constatation de l'ingestion de méduse par l'espèce a soulevé l'hypothèse d'une évolution du régime alimentaire. Après avoir effectué une recherche bibliographique pour répertorier les méthodes d'études du régime alimentaire des prédateurs marins, une synthèse et une réflexion ont été faites afin de savoir quelles informations apportent ces diverses méthodes. Au total, 19 méthodes ont été répertoriées et catégorisées en trois parties. Selon les informations obtenues, il est possible de représenter le régime alimentaire et ses changements pour une espèce sur différentes échelles de temps. Par la suite, l'analyse des données de l'une de ces méthodes a été réalisée. En l'occurrence, il s'agit d'une méthode de bio-logging : des caméras embarquées fixées sur 12 individus ont fourni des vidéos où l'observation directe des ingestions des proies peut être faite. En effet, il est possible de distinguer les rencontres avec celles-ci, les tentatives et le succès de capture. Une comparaison de 5 individus équipés de caméras a pu mettre en lumière les différences dans leurs capacités individuelles (taux de tentative de capture, succès de capture) en fonction de certains paramètres de plongée (nombre de proies croisées par plongée). Dans la poursuite du stage, ces trajets alimentaires seront cartographiés et permettront de mieux comprendre le comportement alimentaire du manchot Adélie. Lors des analyses, l'observation directe de l'ingestion de méduses par un des individus équipés s 'ajouta aux précédentes observations faites chez cette espèce. L'hypothèse d'une plausible évolution du régime alimentaire ou d'une utilisation exceptionnelle de ces proies reste encore à confirmer.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce au soutien logistique et financier des institutions suivantes : l'Institut Paul-Émile Victor pour le soutien au programme 1091, la Zone Atelier Antarctique du CNRS, WWF-UK, the PEW Charitable Trust et l'Institut National de Recherche Polaire du Japon.

Je remercie le CEBC-CNRS pour m'avoir accueilli durant ce stage ainsi que l'Université de La Rochelle. Je souhaite remercier les personnes ayant participé au projet sur le terrain et en laboratoire ; J.B Thiebot, A. Takahashi, T. Raclot, P. Goulet et A. Kato.

AVANT-PROPOS

Ce rapport concerne un stage réalisé au sein du Centre d'Études Biologique de Chizé, situé dans la forêt domaniale de Chizé, dans le département des Deux-Sèvres. Plusieurs équipes composent ce pôle de recherche du CNRS : AGRIPOP, ECOPHY et PRÉDATEURS MARINS où s'insère la mission de stage suivante. Des recherches interdisciplinaires sur l'écologie et l'évolution des animaux sauvages dans leurs milieux naturels sont réalisées.
Le stage présenté ici s'insère au sein du programme IPEV (Institut Paul Emile Victor) 1091, dirigé par Monsieur Yan Ropert-Coudert et Monsieur Thierry Raclot. Ce programme de recherche vise à étudier l'espèce du manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae)* (Hombron & Jacquinot, 1841), ordre des Sphenisciformes. Un suivi à long terme est réalisé sur une colonie de cette espèce localisée à Dumont D'Urville en Terre Adélie, située à l'Est du continent Antarctique. Le programme 1091 vise à déterminer les sites préférentiels d'alimentation de cette espèce en fonction de la variation des conditions environnementales. L'effort de pêche alloué à cette activité cherche également à être caractérisé, selon la disponibilité et l'accessibilité de la ressource, ainsi que selon la variabilité individuelle des capacités de pêche.

L'analyse de la sélection des habitats ainsi que des ressources présentes dans les aires utilisées, permet de comprendre le régime alimentaire de cette espèce en fonction des facteurs environnementaux comme l'augmentation de la température de l'air ou encore l'extension de la glace de mer en Antarctique (Croxall *et al*., 2002). Dans la colonie d'étude, treize individus ont été équipés de caméras et d'accéléromètres avec GPS (appelés loggers par la suite) en décembre 2017 et Janvier 2018 afin de suivre, observer et déterminer les aires d'alimentations ainsi que la fréquence de rencontre et de capture de proies. Les manchots Adélie arrivent en octobre au nid pour former les couples. En attendant la ponte de deux œufs en moyenne qui survient généralement mi-novembre, les individus sont en jeûne. Pendant la période d'incubation des oeufs, les femelles et mâles vont effectuer des voyages d'alimentation longs en mer (entre 10 et 15 jours en moyenne), en alternant la garde des œufs au nid. Après l'éclosion (fin décembre) et tout au long de la période d'élevage des poussins, les mâles et les femelles effectuent des voyages d'alimentation plus courts que lors de la période d'incubation (quelques jours), toujours en alternance. C'est au cours de la période d'élevage des poussins que les manchots Adélie de la colonie d'étude ont été équipés. En effet, les caméras ayant une autonomie limitée et afin d'être sûr de les récupérer, il est préférable d'équiper les manchots lors de leurs voyages courts en mer. Ces loggers sont fixés sur le dos de l'individu à l'aide de bande adhésive et d'une glue exothermique.

Le stage consistait dans un premier temps à effectuer une recherche bibliographique sur l'évolution des méthodes d'études du régime alimentaire des manchots Adélie et d'autres espèces d'oiseaux marins. Dans un second temps, l'analyse de données issues d'une méthode de bio-logging a été réalisée. Les vidéos issues de la pose des caméras sur les manchots Adélies ont été analysées, afin de déterminer visuellement les fréquences de rencontre et de capture ainsi que le nombre de proies (isolées ou patch) rencontrées. Par la suite, ces données seront mises en relation avec les données de localisation GPS et de plongée afin de cartographier les sites préférentiels d'alimentations des individus suivis et de déterminer le comportement de plongée en fonction des proies rencontrées.

SOMMAIRE

1. **Introduction**

2. **Matériels et Méthodes**
   - 2.1 Présentation de l'espèce
   - 2.2 Étude bibliographique : les différentes méthodes d'analyse du régime alimentaire chez les oiseaux marins
   - 2.3 Analyse de données issues du bio-logging chez le manchot Adélie

3. **Résultats**
   - 3.1 Méthodes d'études du régime alimentaire
   - 3.2 Étude du régime alimentaire des manchots Adélie par l'analyse de vidéos

4. **Discussion-Conclusion**
   - 4.1 Méthodes quantitatives
   - 4.2 Méthodes qualitatives
   - 4.3 Méthodes d'écologies comportementales
   - 4.4 Analyse de vidéos issues de caméras embarquées sur les manchots Adélie

5. **Références bibliographiques**

1. INTRODUCTION

La biodiversité des écosystèmes tend à évoluer, poussée par des pressions environnementales qui s'exercent sur les espèces et définiront leur évolution dans leur habitat (Lévêque, 1995). En effet, les espèces peuvent développer des mécanismes d'adaptation, aussi bien comportemental, physiologique ou démographique afin de maximiser leur succès reproducteur et leur survie. Des adaptations chez une espèce peuvent entraîner des modifications dans les réseaux trophiques. Ces évènements se déroulent en cascade, par une relation de cause à effet due aux interactions entre les espèces. L'étude d'espèces dites bio-indicatrices permet une quantification de ces changements, et donc une meilleure compréhension de l'évolution des écosystèmes. Les bio-indicateurs sont souvent des espèces caractéristiques de leur habitat (Rivière, 1993). Certaines espèces comme le manchot Adélie sont des espèces dites sentinelles. Une espèce sentinelle est une espèce qui sert d'indicateur face aux changements qui ont lieu dans son habitat (Barbraud & Bost, 2015). En effet, dans le cas du milieu polaire Antarctique, des changements importants de température ou encore, de la structure de la glace (extension, épaisseur, persistence) ont pu être constatés (Croxall *et al*., 2002). Le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) est un indicateur idéal pour percevoir et comprendre les changements environnementaux, du fait de sa sensibilité aux variations environnementales. Celle-ci peut se traduire notamment par une augmentation de leur dispersion (Dantas *et al.,* 2014) ou encore par une baisse de son succès reproducteur (Beaulieu *et al.***,** 2009).

Les effets anthropiques constatés sur les écosystèmes ont été maintes fois démontrés, tel que l'impact de la pêche sur l'écosystème marin. De nombreuses espèces comme le hareng (*Clupea harengus,* Linnaeus, 1758), la sardine (*Sardina pilcharnus,* Walbaum, 1772) ou encore les anchois (*Engraulis encrasicolus*, Linnaeus, 1768) subissent de fortes diminutions démographiques (Knowler, 2007 ; Boero, 2013), favorisant le développement d'espèces compétitrices comme les méduses. De fortes densités de ces espèces persistantes ont pu être observées dans d'importantes zones de pêche réglementées (Knowler, 2007), expliquées par une accessibilité et une abondance élevées des ressources, favorisées par les activités anthropiques (Purcell *et al.,* 2007). Les modifications démographiques entraînent un changement dans les relations entre espèces, notamment observées par des changements de régime alimentaire. Par exemple, l'étude du régime alimentaire du manchot Adélie avait d'abord mis en évidence la présence majoritaire de krill Antarctique (*Euphausia superba*, Dana, 1850), de petits poissons comme la palangre d'Antarctique (*Pleuragramma antarctica,* Boulenger, 1902) ainsi que des petits céphalopodes (Kent *et al.,* 1998). En 2013, l'incorporation de méduses dans le régime alimentaire des manchots Adélie a été pour la première fois constatée par la présence et identification d'ADN dans les fèces, ainsi que visuellement, à travers les vidéos de caméras embarquées (Jarman *et al.*, 2013 ; Thiebot *et al.*, 2016).

En 2013, l'échantillonnage réalisé par Toda et *al,* en janvier et février, a démontré la présence de 45 espèces différentes de cnidaires appartenant à 8 ordres différents en Terre Adélie, de la zone océanique à la zone néritique, allant de la surface à 2 000 mètres de profondeur. On peut donc se questionner sur l'utilisation des méduses comme ressource alimentaire par le manchot Adélie. Est-ce un cas exceptionnel ou serait-ce le début d'une évolution du régime alimentaire ?

La première partie de ce stage consistait à répertorier les différentes méthodologies d'étude du régime alimentaire chez les prédateurs marins, pour par la suite réaliser l'analyse de données issues de l'une d'entre elles : l'étude de vidéos collectées par manchots Adélie équipés de caméras. Cette deuxième partie consiste à analyser et à traiter les données récupérées afin d'étudier le comportement et le régime alimentaire chez le manchot Adélie.

2. MATÉRIELS & MÉTHODES

2.1 Présentation de l'espèce

Le manchot Adélie est un prédateur marin plongeur appartenant à la famille des Spheniscidae localisée en Antarctique. Il s'agit de l'une des trois espèces du genre *Pygoscelis* (*P. Adeliae ; P. Papua ; P. antarctica*). Les manchots Adélie arrivent en octobre sur le continent pour s'installer à la colonie et former les couples. Chaque individu jeûne jusqu`à la ponte de deux œufs, ayant lieu mi-novembre. La femelle va alors effectuer le premier trajet de recherche alimentaire durant 15 jours environ. Lors de l'incubation des œufs, les femelles et les mâles alternent entre la garde des œufs et les voyages longs en mer. Après éclosion des œufs fin décembre, l'alternance mâle/femelle à la colonie continue, avec des trajets alimentaires plus courts durant l'élevage des poussins (de l'ordre d'un à quelques jours) (Miller & Davis, 1993). C'est un animal qui vit et se reproduit sur le continent au sein d'une colonie, et qui effectue des voyages de recherches alimentaires en mer. Afin de minimiser l'effort fourni à ces recherches, le manchot Adélie adopte un comportement que l'on retrouve chez d'autres prédateurs marins : l'approvisionnement autour du nid central (théorie du « Central Place Foraging »). En effet, les trajets alimentaires restent proche de la colonie afin de pouvoir revenir rapidement pour nourrir les poussins (Elliott *et al.*, 2009). Ce comportement n'est pas nécessaire hors période de reproduction, les adultes peuvent donc partir en mer pendant plusieurs mois. Les paramètres des trajets en mer comme les durées de recherches, les distances parcourues peuvent être influencés par des variations climatiques ainsi que par l'abondance, la disponibilité et l'accessibilité de proies présentes dans le site d'alimentation. Les caractéristiques des trajets alimentaires sont également déterminées par les conditions physiologiques des individus (Wiidmann *et al.*, 2015).

2.2 Etude bibliographique : les différentes méthodes d'analyse du régime alimentaire chez les oiseaux marins

Afin d'étudier l'évolution des différentes méthodes d'analyse du régime alimentaire chez les prédateurs marins et en particulier le manchot Adélie, un travail bibliographique à partir des années 50 jusqu'aux méthodes utilisées actuellement, a été réalisé via les plateformes Google Scholar, Sciences Direct ainsi que les articles mis à ma disposition au CEBC. Certains mots clefs tels que « *Pygoscelis adeliae* », « foraging behavior », « diet », « bio-logging » ont été utilisés préférentiellement ainsi que les noms spécifiques des méthodes répertoriées pour collecter des informations plus précises (limites, protocole d'expérimentation.). Cela a permis d'obtenir une vision des différentes techniques d'études du régime alimentaire de cette espèce en mettant en évidence leurs limites, leurs avantages ainsi que la complémentarité entre elles.

2.3 Analyse de données issues du bio-logging chez le manchot Adélie

Le régime alimentaire du manchot Adélie a été étudié de manière pratique, par l'analyse de données vidéos. En décembre 2017 et janvier 2018, 12 manchots ont été équipés de loggers à la station française Antarctique Dumont D'Urville : des caméras de la marque Little Leonardo, Japon, avec une capacité de 30 images par seconde, et des capteurs de la marque Technosmart, Italie, composés d'un accéléromètre, d'un GPS (1 point par minute) et d'un enregistreur de température et pression. Ces équipements ont été déployés lors de la période d'élevage du poussin, correspondant à des voyages courts en mer de manière à pouvoir les récupérer rapidement. Au total, 110 séquences vidéos ont été collectées, représentant 41 heures 10 minutes et 5 secondes d'enregistrement. Les résultats présentés proviennent de l'analyse de 5 individus soit 45 vidéos visionnées pour un total de 20 heures 2 minutes et 50 secondes analysées. Suite à une différence d'encodage, les vidéos ne pouvaient pas être lues par le logiciel Midas player et l'utilisation du logiciel VLC a donc été requise. Chaque vidéo a été

décomposée seconde par seconde. Leur analyse consistait à caractériser chacune des plongées réalisées par les individus. Une plongée est découpée en quatre parties : la descente, le temps de recherche, la remontée et la pause en surface (Foo *et al.,* 2016). Les rencontres avec les proies, les possibles captures et éventuellement le type de proies ont été déterminés durant la phase de recherche. Durant les analyses, un tableau excel a été construit contenant une feuille pour un individu. Chacune des feuilles se compose des paramètres suivants : le numéro de la vidéo, de l'individu, la date, l'heure de début de plongée, l'heure de rencontre, l'heure de la tentative de capture, le succès de la capture, si la proie est isolée ou en patch (correspondant à deux individus ou plus) ainsi que l'heure de fin de la plongée et des remarques éventuelles (*Annexe 1.1*).

Afin de déterminer le comportement et le succès des manchots Adélie pendant leur activité alimentaire, des graphiques de courbes superposées ont été réalisés pour chaque individu. Des ratios ont été calculés : les captures cumulées réussies par rapport à la durée cumulée de toutes leurs plongées, le nombre de proies croisées par plongée ou encore le nombre de tentatives de captures par plongée pour chacun des individus étudiés ainsi qu'un ratio des captures cumulées de toutes les plongées, divisées par la durée cumulée de toutes les plongées.

3. RÉSULTATS

3.1 Méthodes d'études du régime alimentaire

Plusieurs méthodes d'étude du comportement et du régime alimentaire sont ressorties lors du travail bibliographique (*Tableau 1*). Chacune de ces méthodes a évolué au cours du temps, a été améliorée et utilisée dans le cas de différents prédateurs marins : oiseaux, mammifères aquatiques. On retrouve trois types de méthodes ; les méthodes que je qualifierai de morphologiques (M), biochimiques (B) et celles relevant du bio-logging (BL). Les méthodes morphologiques permettent de déterminer la taxonomie et l'identification des proies, ainsi qu'une estimation de la taille ces proies. Les méthodes de type biochimique permettent d'obtenir des informations à partir des tissus digestifs de l'oiseau avec peu de contraintes de récupération des échantillons. De plus, ces méthodes permettent une représentation sur une plus grande échelle de temps (récente et/ou vieille ingestion). Les méthodes de bio-logging permettent quant à elles une quantification du nombre de proies capturées/ingérées ainsi qu'une estimation de la masse ingérée par observation visuelle ou via les résultats récupérés des appareils utilisés (Duffy & Jackson, 1986 ; Barrett *et al.,* 2007)

Tableau 1- Résultat de la recherche bibliographique des méthodes d'études du régime alimentaire chez les oiseaux marins

Type de méthode	Nom de la méthode	Description	Méthode	Références
M	**Frings and Frings**	Quantification du temps de digestion	Capture de plusieurs individus Suivi alimentaire	Furness *et al.* 1984 ; McInnes *et al.* 2016
M	**Dissection**	Étude du contenu stomacal Identification morphologique des proies	Individu décédé Conservation du contenu stomacal par éthanol ou formaldéhyde Identification de proies par les otolithes, les os…	Jackson & Ryan. 1986
M	**Régurgitation**	Identification des proies récemment ingérées. (taille, masse, espèce)	Récupération des régurgitas sur le sol	Montevecchi *et al.* 1992
M	**Lavage d'estomac**	Identification des proies récemment ingérées. (taille, masse, espèce)	Insertion tube en latex dans l'œsophage avec rinçage à l'eau ou vomitifs Récupération d'une partie peu digérée	Ryan & Jackson. 1986; Wilson. 1984
M	**Excréments**	Identification des parties non digérées dans les excréments (taille, masse, espèce)	Récupération des excréments sur les colonies, sur le sol	Dekinga & Piersma. 1993 ; McInnes *et al.* 2016
M	**Boulettes de régurgitation**	Identification des parties non digérées dans les boulettes (taille, masse, espèce)	Récupération sur les colonies, sur le sol	Derby & Lovvorn. 1997 ; McInnes *et al.* 2016
M	**Nourriture récupérée sur une colonie**	Identification de proies (taille, masse, espèce)	Récupération de la nourriture sur le substrat Récupération régurgitas des adultes destinés aux poussins	Barrett *et al.* 2007 ; McInnes *et al.* 2016
B	**Analyse isotopes stables**	Ratio isotopique Information sur l'origine et position trophique des proies	Étude dans différents tissus (plumes, globules rouges, plasma...) $^{15}C/^{13}C$: Provenance de la proie $^{15}N/^{14}N$: Positionnement trophique	Tierney *et al.* 2008 ; McInnes *et al.* 2016
B	**Signature des Acides Gras**	Identification des proies (espèce, apports énergétiques) par composition des Acides gras	Prélèvement dans tissus adipeux du prédateur Logiciel statistique : estimation quantitative de la proportion de proie	Iverson *et al.* 2004 ; McInnes *et al.* 2016
B	**Méthodes sérologique**	Identification des proies ingérées (espèce)	Marqueurs spécifique via ELISA (Enzyme Linked-ImmunoSorbent Assays)	Barrett *et al.* 2007
B	**Électrophorèse et focus isoélectrique des protéines**	Identification des proies ingérées (espèce)	Récupération contenu stomacal ou tissus du prédateur Reconnaissance protéique contenu dans les tissus des proies digérés	Freeman & Smith. 1998; Barrett *et al.* 2007
B	**ADN dans les fèces**	Identification des proies (espèce)	Alignements génétique des ADN mitochondriaux partiellement ou non digérés des proies dans les banques de données	Barrett *et al.* 2007 ; McInness *et al.* 2015
B	**Archéologique**	Identification des proies (espèce, taille, masse)	Boulettes de régurgitations ou fèces conservés dans le sédiment	Barrett *et al.* 2007
BL	**Sondes stomacales**	Estimation quantitative par l'amplitude des pics de température Quantification du nombre de proie et de leur masse	1 récepteur et 1 transmetteur miniatures ingérés ou fixés par les individus	Wilson *et al.* 1992 ; Ropert-Coudert & Kato 2006 ; Ropert-Coudert *et al.* 2001
BL	**Sondes oesophagiennes**	Détection de l'ingestion des proies du bec à l'estomac Quantification du nombre de proie et de leur masse	Câbles fixés par chirurgie ou fixés sur l'extérieur à l'arrière de la tête Détection par température	Charrassin *et al.* 2001 ; Ropert-Coudert *et al.* 2012
BL	**Senseur mandibulaire**	Détection des mouvements de mâchoire	Détection des changements angulaires (Ouverture de la mâchoire)	Cooke *et al.* 2004 ; Ropert-Coudert *et al.* 2004
BL	**Accéléromètre**	Détection des mouvements d'accélération de l'individu équipé	Capteur fixé au bas du dos de l'individu, souvent couplé avec un moniteur mesurant la profondeur et la vitesse	Yoda *et al.* 2001 ; Watanabe & Takahashi. 2013 ; Elliott *et al.* 2012
BL	**Caméra embarquée**	Détection des proies ingérés, des fréquences de rencontre et des tentatives de capture. Quantification et identification des proies (taxa)	Caméra fixée sur les individus sur le dos au bas de la tête	Watanabe & Takahashi, 2013; Thiebot *et al.* 2016

Chacune de ces méthodes a été utilisée pour comprendre le régime alimentaire des prédateurs marins sur une échelle de temps relativement courte (quelques heures à quelques mois maximum). Grâce aux innovations technologiques, des méthodes se développent afin de réduire au maximum les impacts pouvant être infligés aux individus étudiés. Dans les études actuelles, les méthodes du bio-logging sont de plus en plus privilégiées. On observe donc une évolution temporelle des techniques au fur et à mesure des décennies (*figure 1*).

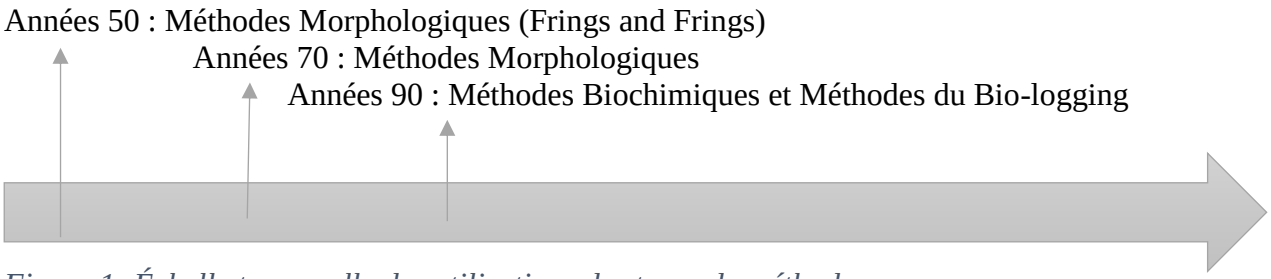


Figure 1- Échelle temporelle des utilisations des types de méthodes

3.2 Étude du régime alimentaire des manchots Adélie par l'analyse de vidéos

L'analyse des vidéos des caméras embarquées a permis de montrer les fréquences de rencontre de proies, de tentatives de capture et les captures de chacun des individus suivis. Des ratios décrivant le succès de capture des individus ainsi que les différences entre les individus (nombre de proies croisées, nombre de tentatives de capture) ont pu être établis (*Tableau* 2 *et 3*). Le *tableau 2* montre que l'individu C56 croise de proies (13,81 proies/plongée) que l'individu C65 (43,40). Des écarts importants sont observés entre les ratios de chacun des individus.

Tableau 2- Récapitulatif des ratios calculés pour chaque individu analysé.

Individu / Ratio	proies croisées par plongée	de capture par plongée	de capture par plongée
C56	13,81	11,54	9,23
C61	2,45	2,00	1,10
C65	43,40	41,44	13,24
C67	10,81	9,75	8,24
C68	3.75	3.09	2.10

Tableau 3- Ratio des captures cumulées en fonction de la durée cumulée pour chaque

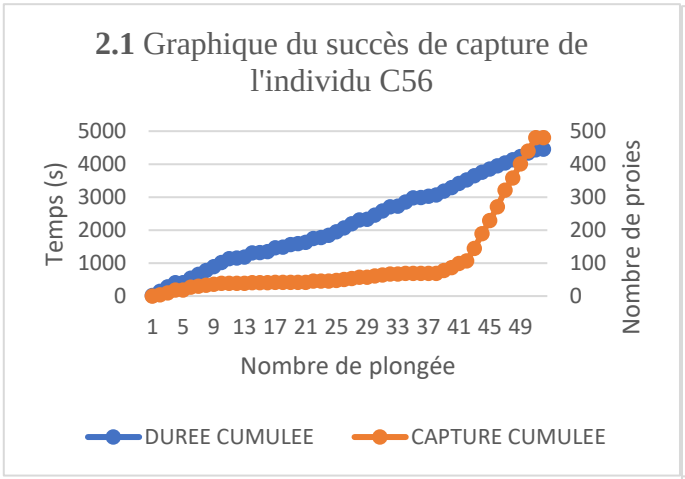
individu	Ratio de proies capturées
C56	0,046
C61	0,014
C65	0,146
C67	0,089
C68	0,028

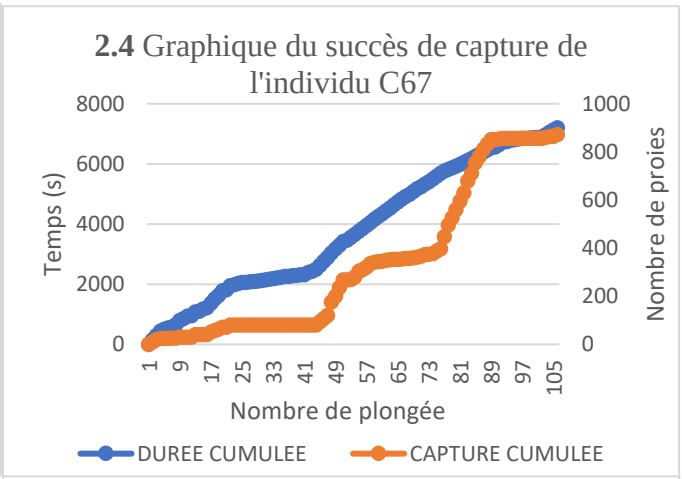
Par exemple, pour le ratio du nombre de tentative par plongée, l'individu C61 présente le ratio minimal de 2.45 proies/plongée contre l'individu C65 présentant un taux de 41.44. Secondairement, un ratio (T*ableau 3*) ainsi que des graphiques (F*igure 2)* comparant les succès de capture pour l'ensemble des plongées effectuées par les individus ont été construits.

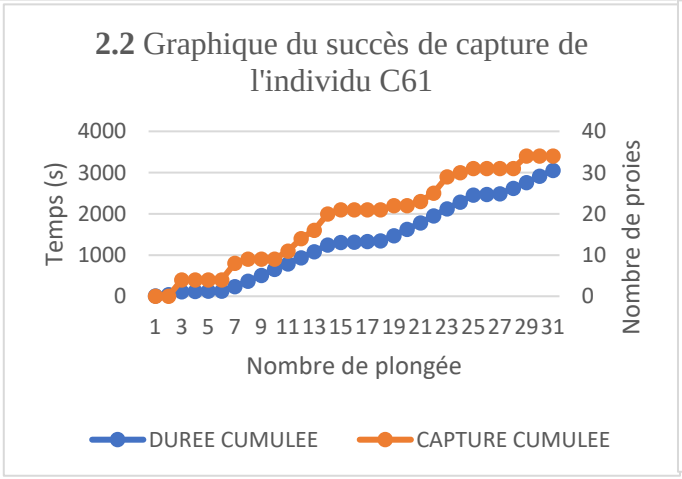
Chacun de ces ratio (*Tableau* 3) correspond au nombre de proies moyen capturées en 1 seconde par les individus étudiés. Ce ratio a été calculé de la manière suivante :

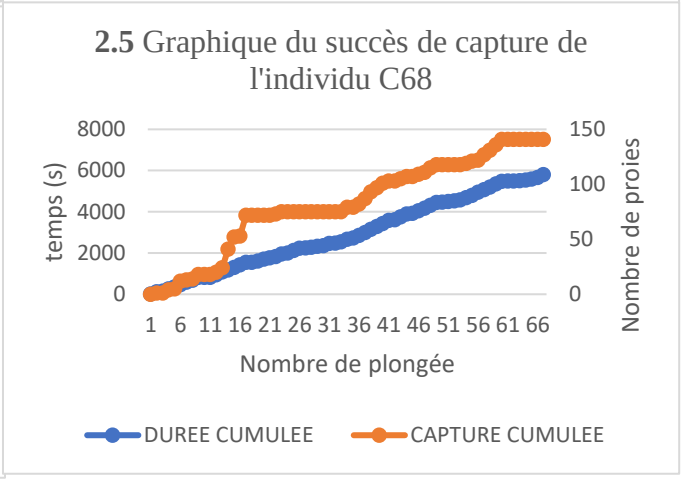
Ratio de proies capturées =nombre de proies capturées au cours de toutes les plongées/durée cumulée de plongée

L'individu C61 a le plus faible de taux de capture avec 0.014 proie capturée par seconde. A contrario, l'individu C65 a un taux de capture de 0.146 proie par seconde.









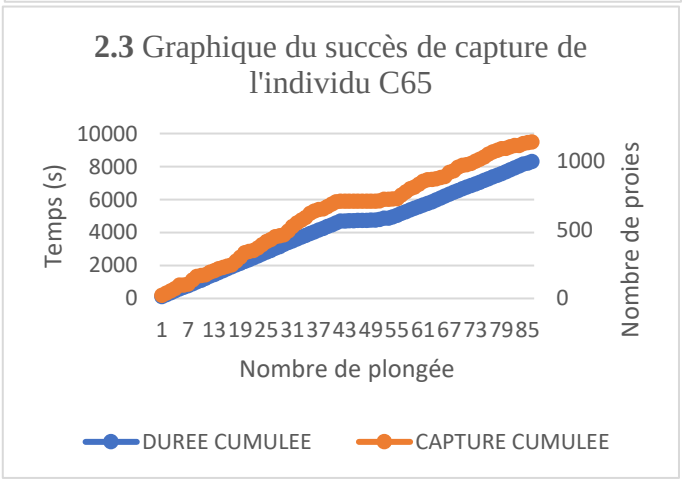


Figure 2-Graphiques des captures cumulées en fonction de la durée cumulée pour chaque individu étudié

Ce même individu a un succès de capture plus élevé avec plus de 300 proies capturées en 31 plongées (*Figure 2.3*) que l'individu C61 (*Figure 2.2*) avec moins de 40 proies capturées en 31 plongées. En effet, l'individu C65 a effectué 20 plongée supplémentaire que l'individu C61. Une différence de fréquence au cours du temps dans les tentatives et réussites

de capture est également mise en évidence. En effet, l'individu C56 (*Figure 2.1*), présente une réussite de capture sur les dernières plongées. A contrario, chez l'individu C65 (F*igure 2.3*) on observe des captures sur tout le long des plongées comme pour les individus C67 (F*igure 2.4*), C61 (*Figure 2.2*) et l'individu C68 (*Figure 2.5*).
L'analyse de ces vidéos a permis d'observer directement les proies ingérées : poisson, krill, méduse, céphalopodes (A*nnexe 1.3)*, avec notamment l'observation d'une méduse capturée pour l'individu C65.

Il a été constaté pour les cinq individus des variations temporelle de tentative de capture de proie. Certains individus vont tenter de capturer toutes les proies qu'ils croiseront, tandis que certains confrontés à des patchs de grande taille (entre 80 et 250 individus comptabilisés), ont tendance à se concentrer sur des captures dans des patch (fréquemment des patchs de krill, étant la ressource majoritaire) que des proies isolées. Aussi tous les individus tentent rarement de capturer des proies durant leur remontée, et quasi aucune durant leur descente. De plus, il a été constaté que des congénères s'alimentaient sur le même patch.

4. DISCUSSION-CONCLUSION

L'analyse des différentes méthodes d'étude du régime alimentaire a mis en avant leur complémentarité. Chacune d'entre elles apporte des informations qui permettent de comprendre le régime alimentaire d'une espèce. Certaines méthodes permettent d'avoir une vision des proies ingérées sur le court terme, c'est-à-dire ingérées peu de temps avant l'échantillonnage, alors que d'autres méthodes permettent d'avoir une vision du régime alimentaire des prédateurs sur une plus grande période de temps. Cette différenciation temporelle d'ingestion se reflètera dans les limites de ces méthodes.

4.1 Méthodes quantitatives

Pour obtenir une représentation quantitative du régime alimentaire d'un prédateur marin, l'utilisation de différentes méthodes citées en *Tableau 2* est requise. En effet, les méthodes morphologiques et de bio-logging permettent une quantification du nombre de proies ingérées. L'identification des proies peut être possible par exemple avec l'utilisation des caméras embarquées (Thiebot *et al.,* 2017). Il est donc possible de quantifier le taux de consommation pour chaque espèce de proie, et par conséquent connaître les espèces majoritaires du régime alimentaire. Certaines de ces méthodes comme l'analyse des régurgitas, les lavages d'estomac ou encore l'étude des boulettes de régurgitation permettent aussi d'estimer la taille de proie, et par conséquent comprendre quels types de proies consomme l'espèce (adultes, juvéniles…) (Brooke, 2004) Cependant, ces informations peuvent être biaisées par une dégradation plus ou moins importante via les sucs gastriques des parties normalement non digérables qui fausse l'estimation de la taille de proie, comme par exemple, dans le cas de la technique de régurgitation où les otolithes sont dégradés (Barrett *et al.,* 2007). Les méthodes du bio-logging présentent différentes limites dans leur utilisation et dans l'analyse des données acquises. L'utilisation des sondes stomacales ne permet pas toujours la détection de proie. En effet, certaines proies sont trop petites pour être détectées par les capteurs. De plus, les sondes œsophagiennes permettent une quantification de proies ingérées par une diminution de la température à chaque fois qu'une proie est avalée. La température d'une proie chaude dont la température est identique à celle du prédateur, risque de fausser la quantification en augmentant la température œsophagienne en étant ingérée (Wilson *et al.*, 1995). Selon Watanabe *et al.*, (2014), la combinaison des caméras embarquées et d'un accéléromètre produit un taux de détection de capture de proie à hauteur de 83-88 %.
Ces méthodes ne permettent pas une représentation du régime alimentaire dans son ensemble. Elles produisent des résultats quantitatifs par le nombre de proies ingérées, une estimation de la taille des proies et par le truchement des techniques de bio-logging, il est possible d'obtenir

une identification partielle des proies. Cependant, il faut combiner ces méthodes avec d'autres qui permettent une estimation qualitative du régime, correspondant à une meilleure identification des proies (espèce) ainsi que la valeur énergétique fournies par ces proies.

4.2 Méthodes qualitatives

Plusieurs méthodes morphologiques, biochimiques et de bio-logging permettent l'identification des proies. L'espèce, la taille, la classe d'âge et la masse peuvent également être déterminées et/ou estimées. Grâce à ces informations, il est donc possible d'estimer les apports énergétiques fournies par les proies et par conséquent la rentabilité de l'effort fourni par le prédateur. Malgré la diversité des méthodes, toutes se retrouvent limitées par la digestion différentielle qui existent en fonction de l'espèce de proie ingérée (Furness *et al.*, 1984). On retrouve cette limite au niveau des analyses génétiques dans les fèces, puisque l'ADN va être dégradé et mènera à des difficultés d'identification (McInness *et al*., 2016). D'autres techniques sont peu utilisées dû au coût financier qu'elles demandent telle que la méthode sérologique et l'électrophorèse/ focus isoélectrique (Barrett *et al*., 2007). Les conditions environnementales peuvent aussi être des facteurs limitants pour la récupération des échantillons. En effet, acquérir des données dans le milieu marin est plus difficile qu'en milieu terrestre (Boyd *et al.,* 2004). Dans le cas des dissections, ce sont les agents chimiques de conservation des organes qui peuvent provoqués des biais dans les résultats. Pour la conservation au froid des organes, l'utilisation de l'éthanol était requise. Or, ce composé décolore les tissus et provoque donc des difficultés d'identifications. Un autre composé est alors utilisé : le formaldéhyde. Cependant, celui-ci a aussi ses limites puisqu'il peut provoquer des problèmes de santé pour le manipulateur ainsi que la détérioration des otolithes (Barrett *et al*., 2007). Seule la technique d'analyse des acides gras n'est pas concernée par la dégradation des composés étudiés. En effet, ces acides gras sont stockés dans les tissus adipeux du prédateur et ne sont pas dégradés durant la digestion. Cependant, la variation de la composition en acides gras du tissu adipeux du prédateur ainsi qu'en fonction de sa position et de sa profondeur dans le corps, couplée à la variation de teneur en acides gras des proies peut amener des difficultés d'identification des proies (Iverson *et al*., 2004). Ces méthodes permettent ainsi de connaître dans quelles proportions les proies composent le régime alimentaire d'un prédateur. De plus, il est possible d'observer avec l'acquisition de ces informations, de potentielles évolutions de ce régime en fonction des variations environnementales. En revanche, ces différentes méthodes ne permettent pas d'estimer la taille et l'âge des proies, ni d'indications quant à la valeur énergétique de celles-ci. En effet, ces informations permettraient de savoir quel type de proie est consommée : juvénile ou adulte. Toutes ces méthodes permettent donc une qualification et une représentation quantitative du régime alimentaire. Mais celles-ci ne permettent pas de percevoir le comportement alimentaire. En effet, pour comprendre l'écologie alimentaire d'une espèce, il faut rechercher à comprendre où il se nourrit, le comportement qu'il adopte en plongée…

4.3 Méthodes d'écologies comportementales

Grâce à l'évolution des technologies, le suivi du régime alimentaire a pu se développer par l'acquisition d'informations sur le comportement alimentaire des espèces. Cela marque donc une révolution dans la compréhension et l'analyse du régime alimentaire chez les prédateurs marins. En effet, le bio-logging permet une observation indirecte du comportement de chasse du prédateur. On peut connaître les zones préférentielles grâce aux données acquises à partir d'équipements tels qu'un accéléromètre et un GPS ou encore d'un capteur de pression De plus, ces méthodes permettent de déterminer la capacité physiologique de recherche alimentaire de l'espèce comme l'énergie dépensée durant la plongée via les moniteurs cardiaques ou encore l'homéothermie des espèces nageant en eaux froides avec les sondes

stomacales et œsophagiennes (Ropert-Coudert *et al*., 2012). Ces méthodes permettent de mieux comprendre des paramètres du comportement alimentaire de l'espèce tel que l'influence de la taille du patch sur le temps de recherche (Watanabe *et al.,* 2013). L'analyse des isotopes stables citée en *tableau 2* permet même de représenter l'origine de la proie ainsi que sa position dans les réseaux trophiques. Le ratio $^{13}C/^{12}C$ indique la provenance des proies (eaux douces, marines, terrestres…) et permet donc d'estimer le site probable d'alimentation de l'individu étudié. Le ratio $^{15}N/^{14}N$ permet d'obtenir la position trophique de la proie (Tierney *et al*., 2008). On observe tout de même des variations des ratios selon les saisons qui influencent le développement des proies sur des sites localisés (Barrett *et al*., 2007). Cette méthode est peu coûteuse et permet de retracer le régime alimentaire d'une espèce sur une très longue échelle de temps (Emslie & McDaniel, 2002). Cette méthode peut être utilisée en parallèle d'études des fèces ou des boulettes de régurgitation conservés dans les sédiments de colonies abandonnées. Ils permettent de retracer les liens trophiques et donc déterminer le régime alimentaire de façon partielle. Ces méthodes permettent d'évaluer un changement dans le régime (Croxall *et al*., 2002).

Toutes ces méthodes d'études permettent d'obtenir une représentation écologique du régime alimentaire chez les prédateurs marins. Cependant les unes séparées des autres, elles permettent une estimation quantitative ou/et qualitative et/ou comportementale. Il est évident que pour comprendre le régime alimentaire d'une espèce, il faut donc combiner différentes méthodes pour obtenir le plus d'informations possibles et par conséquent, une représentation sous les différentes dimensions (quantité, qualité, comportement, physiologique…).

4.4 Analyse de vidéos issues de caméras embarquées sur les manchots Adélie

Les résultats obtenus après l'analyse des vidéos embarquées montrent une variabilité inter et intra-individuelle. En effet, le *Tableau 3* indique que les individus n'ont pas tous les mêmes probabilités de croiser le même nombre de proies. Ceci peut être lié à l'utilisation de sites préférentiels d'alimentation liés à une forte disponibilité, et une forte abondance des proies. Le temps et l'effort fournis pour la recherche alimentaire dans de telles zones sont alors réduits, permettant aux manchots de réduire les coûts énergétiques et maximiser les gains (Widmann *et al*., 2015). Il est donc évident que si un individu croise moins de proie, il fera donc moins de tentatives de capture. Le succès de capture peut être lié au nombre de proies croisées. Les résultats du *Tableau 4* indiquent cependant que le succès de capture entre les individus est assez proche. Seul l'individu C61 sort du lot, avec une valeur de 0,014. Cette valeur est peut-être dû à une erreur de comptage ou un faible nombre de proies croisées, ou encore du fait que la qualité vidéo en profondeur est faible, et parfois ne permettent aucun comptage. En effet, lors de l'analyse des vidéos récupérées, la qualité d'images ne permettait pas toujours l'identification des proies, voire même de l'individu équipé (*Annexe 1.2).* Le taxon pouvait être déterminer par la morphologie (*Annexe 1.3*). Le comptage a demandé beaucoup d'attention, en effet les captures peuvent être multiples en une seule seconde. Un biais de l'observateur pour certaines captures qui auraient pu être oubliées peut-être pris en considération. Outre ce biais, les zones prospectées en elle-même présentent des variabilités en proie de la zone (Ainley *et al.,* 2003). Si l'individu prospecte dans une zone où il y a une faible abondance de proie, il a alors moins de probabilité de rencontre et par conséquent un plus faible succès de capture. Cette méthode de bio-logging a donc permis d'obtenir une représentation du comportement et du régime alimentaire du manchot Adélie. En effet, les résultats d'observation directe de croisement, capture de proies ont permis une estimation de la fréquence (quantificatif), de l'identification partielle des proies (qualitatif) et de son comportement durant tout un trajet alimentaire à travers le temps de plongée, le nombre de plongée effectuée… (écologie comportementale). En effet, grâce aux caméras embarquées, la possibilité d'obtenir des informations sur le comportement alimentaire renseignant sur le comportement optimal de

chaque individu est importante (Takahashi *et al*., 2003). Les analyses vidéos ont permis l'observation fréquente de plusieurs congénères autour de l'individu étudié. En effet, Takahashi *et al*., (2003) ont démontré l'existence d'un comportement de groupe. Une forte synchronisation des ascensions et descentes qu'effectuent les congénères dans une même zone, cela augmenterait l'efficacité de recherche alimentaire et les protègerait de la prédation (Takahashi *et al*., 2004). D'après cette étude, ce seraient les capacités morphologiques et physiologiques des individus qui amèneraient ce comportement de chasse au sein d'un même site d'alimentation avec d'autres congénères. En effet, la variabilité individuelle des capacités physiologiques a déjà été étudiée. Des différences ont été constatées entre les mâles et femelles sur leur capacité physiologique comme la consommation d'oxygène, ou la distance parcourue lors des trajets, plus élevée chez les femelles que chez les mâles (Clarke *et al*., 1998). Cependant, les manchots Adélie, quel que soit le sexe, semblent adopter un comportement de plongée similaire. En effet, les individus capturent plus de proies lors de la phase de fond et de remontée que lors de la descente. Cela peut être dû à l'effort fourni pour traverser la couche d'eau et donc éviter de perdre de la vitesse. En effet, les manchots vont avoir une vitesse différente entre la descente (1,8 m/s) et la remontée (3 à 4 m/s) (Ropert-Coudert, comm.pers). Le taux de capture est différent entre ces deux phases : en descente, peu de proies sont consommées avant d'avoir atteint la profondeur optimale pour rencontrer des proies tandis que lors des ascensions, 22 % de proies peuvent être capturées (Ropert-Coudert *et al*., 2002). Dans cette même étude, il a été constaté que le type de proie ne semble pas impacter le comportement alimentaire. En effet, aucune variation significative de vitesse de nage des manchots Adélie n'a été démontré en fonction des proies. Cela montre donc que la variabilité individuelle va influencer les capacités et les succès de capture des individus.

Les méduses sont quasi entièrement composées d'eau, il est donc très difficile de pouvoir observer leur présence de manière morphologique et biochimique. Selon Jarman *et al*., (2013), il est possible d'observer leur présence dans le régime alimentaire via la méthode d'analyse génétique dans les fèces, afin de détecter des ARN mitochondriaux qui permettent l'identification de la proie. Cela a été confirmé par McInness *et al*., en 2015. De plus, grâce à l'avancée du bio-logging, il est plausible par les caméras embarquées de visualiser l'ingestion de méduses (Thiebot *et al*., 2016). Les analyses vidéos au cours du stage confirment la présence de méduses dans le régime alimentaire du manchot Adélie comme observée dans les études précédentes (A*nnexe 1.3*). Certaines études ont montré la possible attraction des manchots vis-à-vis des méduses. En effet, Sato *et al.,* (2015) ont montré que les méduses contenaient dans leur tentacule des poissons, ce qui crée un intérêt réel des manchots et autres prédateurs marins à les consommer. Grâce à ces études, l'utilisation de méduses comme ressources alimentaire chez le manchot Adélie semble être confirmée pour une année supplémentaire en tout cas. L'observation de 2016 n'était probablement pas une exception. Cependant, ces études ne permettent pas encore de connaître dans quelle proportion les méduses sont utilisées par l'espèce.

Cette étude a permis de mettre en évidence l'utilisation de méduse mais uniquement pendant la période d'élevage du poussin, correspondant à des voyages courts. Il serait intéressant de suivre des individus sur toute la durée de leurs trajets alimentaires afin de constater si l'ingestion de méduse est saisonnière ou observable sur l'année. Pour cela, les caméras embarquées et autres méthodes de bio-logging sont idéales pour recueillir ces informations (Thiebot *et al.,* 2017), bien que des avancées technologiques seraient nécessaires pour optimiser la capacité de collecte d'informations (autonomie de batterie, récupération du matériel). Il faudrait les combiner avec des méthodes d'analyse biochimique (signature des acides gras, analyse génétique des fèces) sur les mêmes individus équipés de caméras, afin de déterminer les espèces majoritairement consommées ainsi que d'estimer leur valeur énergétique (Wiens & Scott, 1975).

Ce travail de stage sera complété par l'analyse de localisation GPS et de plongée des individus étudiés. Les zones préférentielles d'alimentations des individus de la colonie étudiée seront déterminées via les logiciels SIG Qgis et Rstudio. Par conséquent, il sera possible de percevoir et comprendre le comportement alimentaire des manchots Adélie en fonction des proies rencontrées, et de potentiellement expliquer les variations inter-individuelles dans les taux de rencontres, tentatives et captures de proies.

5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ainley, D. G., Ballard, G., Barton, K. J., Karl, B. J., Rau, G. H., Ribic, C. A., & Wilson, P. R. (2003). Spatial and temporal variation of diet within a presumed metapopulation of Adélie penguins. *The Condor*, *105*(1), 95-106.

Barbraud, C., & Bost, C. A. (2015) Changement climatique.

Barrett, R. T., Camphuysen, K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., ... & Veit, R. R. (2007). Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, *64*(9), 1675-1691.

Beaulieu, M., Thierry, A. M., Handrich, Y., Massemin, S., Le Maho, Y., & Ancel, A. (2010).
Adverse effects of instrumentation in incubating Adélie penguins (Pygoscelis adeliae). *Polar biology*, *33*(4), 485-492.

Boero, F. (2013). *Review of jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea*.

Boyd, I. L., Kato, A., & Ropert-Coudert, Y. (2004). Bio-logging science: sensing beyond the boundaries.

Brooke, M. D. L. (2004). The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *271*(Suppl 4), S246-S248.

Charrassin, J. B., Kato, A., Handrich, Y., Sato, K., Naito, Y., Ancel, A., ... & Le Maho, Y. (2001). Feeding behaviour of free–ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1463), 151-157.

Clarke, J., Manly, B., Kerry, K., Gardner, H., Franchi, E., Corsolini, S., & Focardi, S. (1998). Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. *Polar Biology*, *20*(4), 248-258.

Cooke, S. J., Hinch, S. G., Wikelski, M., Andrews, R. D., Kuchel, L. J., Wolcott, T. G., & Butler, P. J. (2004). Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in ecology & evolution*, *19*(6), 334-343.

Croxall, J. P., Trathan, P. N., & Murphy, E. J. (2002). Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science*, *297*(5586), 1510-1514.

Dantas, G. P. D. M., Oliveira, L. R. D., Marasco, A. C. M., Araujo, J. D., Hurtado, R., Durigon, E. L., ... & Morgante, J. S. (2014). Demographic History of the Gentoo Penguin (Pygoscelis papua) and the Adélie Penguin (Pygoscelis adeliae) on Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Waterbirds*, *37*(4), 410-418.

Dekinga, A., & Piersma, T. (1993). Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the knot Calidris canutus. *Bird study*, *40*(2), 144-156.

Derby, C. E., & Lovvorn, J. R. (1997). Comparison of pellets versus collected birds for sampling diets of double-crested cormorants. *Condor*, 549-553.

Duffy, D. C., & Jackson, S. (1986). Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds*, 1-17.

Elliott, K. H., Woo, K. J., Gaston, A. J., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., & Davoren, G. K. (2009). Central-place foraging in an Arctic seabird provides evidence for Storer-Ashmole's halo. *The Auk*, *126*(3), 613-625.

Elliott, K. H., Le Vaillant, M., Kato, A., Speakman, J. R., & Ropert-Coudert, Y. (2013). Accelerometry predicts daily energy expenditure in a bird with high activity levels. *Biology letters*, *9*(1), 20120919.

Emslie, S. D., & McDaniel, J. D. (2002). Adélie penguin diet and climate change during the middle to late Holocene in northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, *25*(3), 222-229.

Freeman, A. N., & Smith, P. J. (1998). Iso-electric focusing and the identification of fisheries' waste in the diet of Westland petrels (Procellaria westlandica).

Foo, D., Semmens, J. M., Arnould, J. P., Dorville, N., Hoskins, A. J., Abernathy, K., ... & Hindell, M. A. (2016). Testing optimal foraging theory models on benthic divers. *Animal behaviour*, *112*, 127-138.

Furness, B. L., Laugksch, R., & Duffy, D. C. (1984). Cephalopod beaks and studies of seabird diets. *Auk*, *101*(3), 619-620.

Hombron, J. B., & Jacquinot, H. (1841). Description de plusieurs oiseaux nouveaux ou peu connus, provenant de l'expédition autour du monde fait sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée. In *Annales Des Sciences Naturelles, Zoologie* (Vol. 16, pp. 312-320).

Iverson, S. J., Field, C., Don Bowen, W., & Blanchard, W. (2004). Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological Monographs*, *74*(2), 211-235.

Jackson S., Ryan P. G.. Differential digestion rates of prey by white-chinned petrels (Procellaria aequinoctialis), Auk , 1986, vol. 103 (pg. 617-619)

Jarman, S. N., McInnes, J. C., Faux, C., Polanowski, A. M., Marthick, J., Deagle, B. E., ... & Emmerson, L. (2013). Adélie penguin population diet monitoring by analysis of food DNA in scats. *PLoS One*, *8*(12), e82227.

Kent, S. H. A. R. O. N., Seddon, J. U. L. I. A. N., Robertson, G. R. A. H. A. M., & Wienecke, B. C. (1998). Diet of Adélie penguins Pygoscelis adeliae at Shirley Island, East Antarctica, January 1992. *Marine Ornithology*, *26*, 7-10.

Knowler, D. (2007). Estimation of a stock–recruitment relationship for Black Sea anchovy (Engraulis encrasicolus) under the influence of nutrient enrichment and the invasive comb-jelly, Mnemiopsis leidyi. *Fisheries Research*, *84*(3), 275-281.

Lévêque, C. (1995). L'habitat: être au bon endroit au bon moment?. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (337-338-339), 9-20.

McInnes, J. C., Emmerson, L., Southwell, C., Faux, C., & Jarman, S. N. (2015). Simultaneous DNA-based diet analysis of breeding, non-breeding and chick Adélie penguins. *Royal Society open science*, *3*(1), 150443.

McInnes, J. C., Raymond, B., Phillips, R. A., Jarman, S. N., Lea, M. A., & Alderman, R. (2016). A review of methods used to analyse albatross diets—assessing priorities across their range. *ICES Journal of Marine Science*, *73*(9), 2125-2137.

Miller, G. D., & Davis, L. S. (1993). Foraging flexibility of Adélie penguins Pygoscelis adeliae: Consequences for an indicator species. *Biological conservation*, *63*(3), 223-230.

Montevecchi, W. A., Birt-Friesen, V. L., & Cairns, D. K. (1992). Reproductive energetics and prey harvest of Leach's storm-petrels in the northwest Atlantic. *Ecology*, *73*(3), 823-832.

Purcell, J. E., Uye, S. I., & Lo, W. T. (2007). Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, *350*, 153-174.

Rivière, J. L. (1993). Les animaux sentinelles. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, *20*(20), 59-68.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Baudat, J., Bost, C. A., Le Maho, Y., & Naito, Y. (2001). Feeding strategies of free-ranging Adélie penguins Pygoscelis adeliae analysed by multiple data recording. *Polar Biology*, *24*(6), 460-466.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Bost, C. A., Rodary, D., Sato, K., Le Maho, Y., & Naito, Y. (2002). Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey?. *Marine Biology*, *140*(3), 647-652.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Liebsch, N., Wilson, R. P., Muller, G., & Baubet, E. (2004). Monitoring jaw movements: a cue to feeding activity. *Game and Wildlife Science*, *21*(1), 1-20.

Ropert-Coudert, Y., & Wilson, R. P. (2004). Subjectivity in bio-logging: do logged data mislead?. *Memoirs of the National Institute of Polar Research: Special Issue*, *58*, 23-33.

Ropert-Coudert, Y., & Kato, A. (2006). Are stomach temperature recorders a useful tool for determining feeding activity?.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Grémillet, D., & Crenner, F. (2012). Bio-logging: recording the ecophysiology and behaviour of animals moving freely in their environment. *Sensors for ecology: Towards integrated knowledge of ecosystems*, *1*, 17-41.

Ryan P. G., Jackson S.. Stomach pumping: is killing seabirds necessary?, Auk , 1986, vol. 103 (pg. 427-428)

Sato, N. N., Kokubun, N., Yamamoto, T., Watanuki, Y., Kitaysky, A. S., & Takahashi, A. (2015). The jellyfish buffet: jellyfish enhance seabird foraging opportunities by concentrating prey. *Biology letters*, *11*(8), 20150358.

Takahashi, A., Sato, K., Naito, Y., Dunn, M. J., Trathan, P. N., & Croxall, J. P. (2004). Penguin–mounted cameras glimpse underwater group behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *271*(Suppl 5), S281-S282.

Takahashi, A., Sato, K., Nishikawa, J., Watanuki, Y., & Naito, Y. (2004). Synchronous diving behavior of Adélie penguins. *Journal of Ethology*, *22*(1), 5-11.

Thiebot, J. B., Ito, K., Raclot, T., Poupart, T., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., & Takahashi, A. (2016). On the significance of Antarctic jellyfish as food for Adélie penguins, as revealed by video loggers. *Marine biology*, *163*(5), 108.

Thiebot, J. B., Arnould, J. P., Gómez-Laich, A., Ito, K., Kato, A., Mattern, T., ... & Raclot, T. (2017). Jellyfish and other gelata as food for four penguin species–insights from predator-borne videos. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *15*(8), 437-441.

Tierney, M., Southwell, C., Emmerson, L. M., & Hindell, M. A. (2008). Evaluating and using stable-isotope analysis to infer diet composition and foraging ecology of Adélie penguins Pygoscelis adeliae. *Marine Ecology Progress Series*, *355*, 297-307.

Toda, R., Lindsay, D. J., Fuentes, V. L., & Moteki, M. (2014). Community structure of pelagic cnidarians off Adélie Land, East Antarctica, during austral summer 2008. *Polar biology*, *37*(2), 269-289.

Watanabe, Y. Y., & Takahashi, A. (2013). Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(6), 2199-2204.

Watanabe, Y. Y., Ito, M., & Takahashi, A. (2014). Testing optimal foraging theory in a penguin–krill system. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *281*(1779), 20132376.

Widmann, M., Kato, A., Raymond, B., Angelier, F., Arthur, B., Chastel, O., ... & Ropert-Coudert, Y. (2015). Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the breeding season in Adélie Land, East Antarctica. *Movement ecology*, *3*(1), 30.

Wiens, J. A., & Scott, J. M. (1975). Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations. *The Condor*, *77*(4), 439-452.

Wilson, R. P. (1984). An improved stomach pump for penquins and other seabirds. *Journal of field ornithology*, *55*(1), 109-112.

Wilson, R. P., Culik, B. M., Bannash, R., & Driesen, H. H. (1992). Monitoring penguins at sea using data loggers.

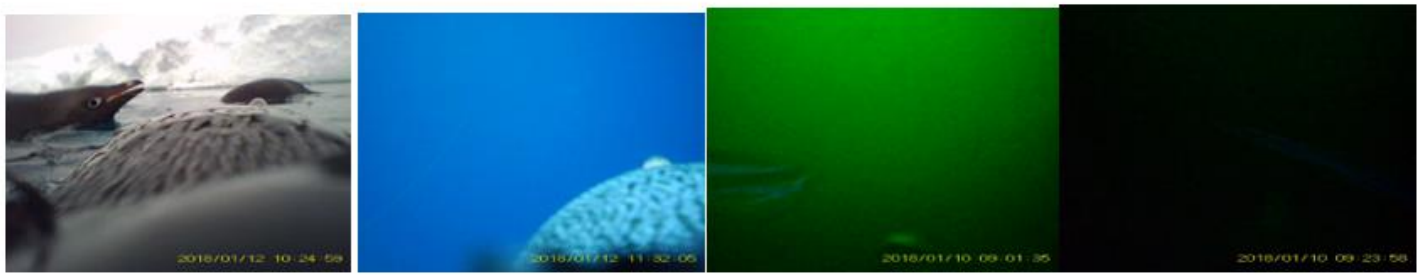
Wilson, R. P., Pütz, K., Grémillet, D., Culik, B. M., Kierspel, M., Regel, J., ... & Cooper, J. (1995). Reliability of stomach temperature changes in determining feeding characteristics of seabirds. *Journal of Experimental Biology*, *198*(5), 1115-1135.

Yoda, K., Naito, Y., Sato, K., Takahashi, A., Nishikawa, J., Ropert-Coudert, Y., ... & Le Maho, Y. (2001). A new technique for monitoring the behaviour of free-ranging Adelie penguins. *Journal of Experimental Biology*, *204*(4), 685-690.

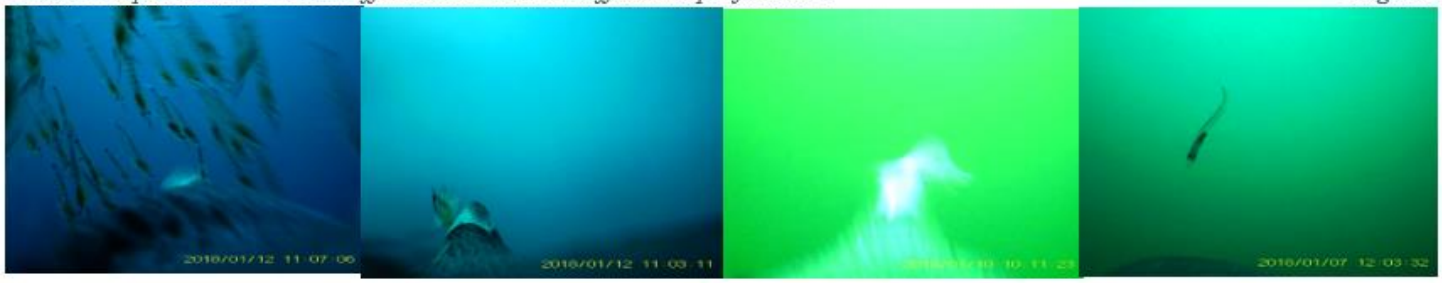
ANNEXE 1

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
1	Vidéo number	Date	Dive start time	Prey Encounter time	Prey capture attempt time	Dive end time	Dive number	Depth	Success of Capture	Isolated prey	Patchy prey	Patch size (nb. Individuals ± 10)	Notes			
2	MOVI0000	2018/01/08											On the ice pack (21:35:04 – 22:05:04)			
3																
4	MOVI0001	2018/01/08	22:11:09			22:11:16	1						Beginning of the vidéo (22:05:05) still on the ice pack			
5	MOVI0001	2018/01/08	22:11:19	22:11:26			2			Y	N					
6	MOVI0001	2018/01/08	22:11:19	22:11:45			2			N	Y	6				
7	MOVI0001	2018/01/08	22:11:19	22:11:47			2			N	Y	2				
8	MOVI0001	2018/01/08	22:11:19			22:11:52	2									

Annexe1.1- Exemple de donnée des vidéos embarqués analysées



Annexe 1.2- Capture d'écran chez différents individus à différentes profondeurs *Augmentation de la profondeur*



Annexe 1.3- Capture d'écran des proies rencontrées lors des analyses vidéos (Krill, poisson, méduse, juvénile de poisson)

Annexe 4 : Test – Simulation de trajets pour effectuer des modèles de disponibilité d'habitats

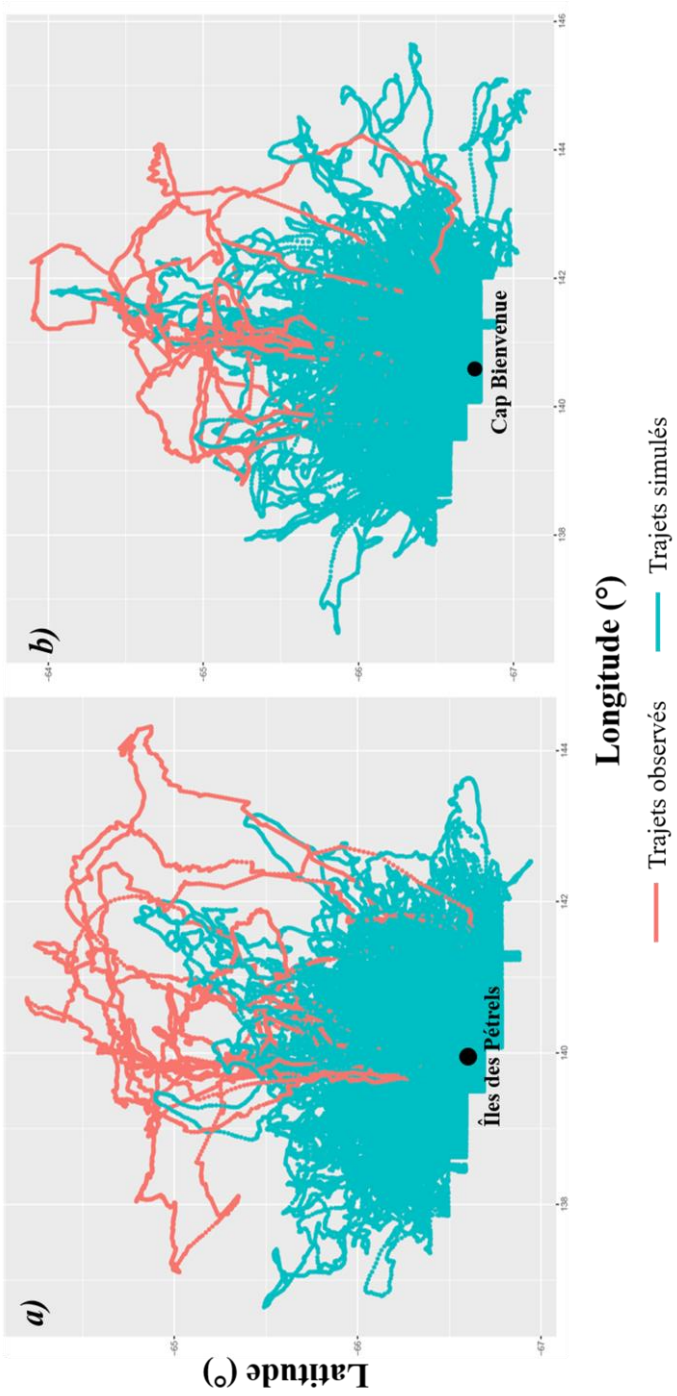


Figure A4 : cartes des trajets observés (rose) et simulés (bleu) ***a)*** des femelles de l'Île des Pétrels en période F1 en 2016 et ***b)*** des femelles de Cap Bienvenue en période F1 en 2016. 20 trajets ont été simulés par individu en tenant compte des pas de distance et des angles entre chaque localisation, à l'aide du package « availability », sans inclure de variable environnementale. Ces analyses n'ont pour l'instant pas été poursuivies : au vu de la distribution des trajets simulés qui ne couvrent pas l'entièreté de la zone prospectée par les individus, il semble essentiel de tenir compte de variables dynamiques telles que la concentration de glace et la distance aux accès à l'eau, mais en prenant en considération l'évolution temporelle de ces variables simultanément à l'évolution des trajets en mer des manchots Adélie.

Le manchot Adélie, sentinelle de la glace de mer : étude du comportement de recherche alimentaire en réponse aux variations environnementales en période de reproduction

Une question centrale en écologie est la compréhension des effets des changements environnementaux sur les organismes et sur le fonctionnement des écosystèmes. L'Arctique et l'Antarctique se réchauffent plus rapidement que n'importe quelle autre région sur la planète, ce qui a des conséquences sur l'état de la glace de mer et par extension sur les espèces polaires qui en dépendent pour leur activité d'alimentation et de reproduction.

L'objectif principal de cette thèse est de déterminer les réponses comportementales d'une espèce bio-indicatrice, le manchot Adélie, lors de son activité de recherche alimentaire face à des conditions de glace de mer variables, à différentes échelles de l'espèce : individuelle, populationnelle, inter-populationnelle. Nous nous basons sur un jeu de données d'activité d'alimentation (GPS, régime alimentaire) des manchots Adélie collectées chaque année depuis 2010 en Terre Adélie (Antarctique de l'Est), à chaque saison de reproduction dans plusieurs colonies.

Nous avons mis en évidence des variations dans le comportement alimentaire de cette espèce en fonction des conditions et de la dynamique de la glace de mer, mais des réponses similaires entre individus et entre colonies faisant face à des conditions environnementales comparables. Nos résultats soulignent l'importance de certains habitats et de certaines conditions de glace pour une activité alimentaire optimale. Nous discutons des facteurs intrinsèques et extrinsèques à l'origine des variations observées, et de l'implication de telles variations sur le comportement reproducteur des manchots Adélie. Les résultats de cette thèse sont replacés dans un contexte de conservation des écosystèmes par la mise en place de mesures de protection efficaces basées sur l'écologie d'espèces sentinelles.

Mots-clés : manchots Adélie – glace de mer – bio-logging – activité alimentaire – espèce sentinelle – Antarctique de l'Est – AMP

The Adélie penguin, sentinel of the sea-ice : study of the foraging behaviour in response to environmental variations during the breeding season

A central question in ecology is the understanding of the environmental change effects on organisms and on the ecosystem functioning. The Arctic and Antarctic warm faster than any other region on Earth, which has consequences on the sea-ice state and by extent on polar species which depend on it for their breeding and feeding activities.

The main objective of my PhD was to determine the behavioural responses of a bio-indicator species, the Adélie penguin, during its foraging activity facing variable sea-ice conditions, at different species levels: individual, population, inter-population. We use a foraging activity dataset (GPS data, diet) on Adélie penguins obtained collected each year since 2010 in Terre Adélie (East Antarctica), at each breeding season in several colonies.

We highlight foraging behavioural variations in that species related to sea-ice conditions and dynamics, but similar responses between individuals and between colonies facing comparable environmental conditions. Our results highlight the importance of specific habitats and sea-ice conditions for an optimal foraging activity. We discuss about intrinsic and extrinsic factors at the origin of the observed variations, and of the implication of such variations on the reproductive behaviour of Adélie penguins. Those PhD results are replaced in a context of ecosystem conservation for the implementation of efficient protection measures based on the ecology of sentinel species.

Keywords : Adélie penguins – sea ice – bio-logging – foraging activity – sentinel species – East Antarctica - MPA