

**Thèse présentée pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université Louis Pasteur
Strasbourg I**

**Discipline : Sciences du vivant
par Amélie Lescroël**

**Stratégies d'exploitation des
ressources marines par des
prédateurs plongeurs :**

**approche comparée entre colonies
et implications évolutives**

**Soutenue publiquement
le 8 septembre 2005**

Membres du jury

Directeur de Thèse : M^r Charles-André BOST, CR1, CEBC-CNRS
Rapporteur Interne : M^r François GAUER, Prof., Université Louis Pasteur
Rapporteur Externe : M^r Marcel LAMBRECHTS, DR, CEFE-CNRS
Rapporteur Externe : M^r Phillips TRATHAN, DR, British Antarctic Survey
Examineur : M^r Jean-Yves GEORGES, CR1, CEPE-CNRS
Membre invité : Mr David GREMILLET, CR1, CEPE-CNRS

REMERCIEMENTS

Des Mercis de toutes tailles à ...

Charly bien sûr ! Pour avoir recueilli une jeune étudiante qui errait dans les couloirs du CEPE, sa bourse de thèse sous la bras... Pour lui avoir proposé un sujet « hors normes » et enthousiasmant, pour les longues campagnes de terrain à Ker, pour le soutien et la disponibilité permanente, pour l'aide jusqu'au dernier moment... En espérant avoir été à la hauteur...

Messieurs les membres du jury, François Gauer, Phil Trathan, Marcel Lambrechts, Jean-Yves Georges et David Grémillet, qui ont accepté de relire et de commenter ce mémoire au cœur de l'été.

Yvon Le Maho pour sa direction transparente du DEA Ecologie, Energétique et Comportement et pour m'avoir accueillie dans son laboratoire durant les premières années de cette thèse.

Patrick Duncan pour m'avoir chaleureusement accueillie au sein du CEBC il y a un an et demi.

L'Institut Polaire Paul Emile Victor pour son professionnalisme, le Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises.

Pablo Inchausti pour avoir fait preuve d'abnégation en relisant avec attention ce mémoire. Merci pour les discussions et je te promets que la prochaine fois, il y aura moins de pages...

Toute l'équipe du CEPE de Strasbourg et particulièrement : Alex pour les folles soirées, le 4-21 aux nounours haribo, les programmes sous FoxBase, le hierbas, les road-movies, les fous rires et j'en passe ; La Bohec of course et Fanfan pour avoir participé à tout ça ; Dgrem pour toutes les discussions piafs, bouquins, ciné et les ballades au forceps depuis 4 ans ; Jacqueline, Martine et Anita pour leur gentillesse et leur aide constante.

La Kerguelen Team : avec une tendresse toute particulière pour la Ker 52 qui m'a intégrée avec une rare générosité, aux 53^{ème} et 54^{ème} missions également, à tous mes manipeurs ; aux American Farmers (Yeah !), Viviane qui m'a tout appris, Niklaï Delaliche, la Pettex-surveillance mise-bas et El Val bien sûr ; à toute l'équipe logistique de l'IPEV et en particulier à Lamallou pour son aide et pour les apéros au L2, à Génou, à Nico Géné et à Vincent pour les multiples transmissions de messages entre Charly et moi ; la caisse-bois de l'Anse de l'Antarctic pour nous avoir préservés du déluge ; Bib (Dominique Stahl) pour cette 1^{ère} visite si particulière de PAF..., Loran Bibou pour « la minute médicale » et la superbe ballade autour de la Baie de l'à pic ; Christophe-pôpa BeCeRe pour son amitié et tous les p'tits gars du BCR pour les vacs ; JLC-Skywalker pour les manips et pour le plancher de

l'Estacade (merci Bertrand !) ; Fabrice le VAT redoublant et David Hyrenbach pour leur aide précieuse sur le terrain et leur bonne humeur ; Lô pour les cormos, la poire et les soirées à Totoche ; Brice, Fred B et Philippe géophy pour ma plus belle manip ; Philou et Gigi pour la manip commando ; Fifi pour avoir sacrifié une jambe lors d'une manip papou, pour le body-guard et les soirées musique, Luc Popchat' qui va bien finir par arrêter de me suivre depuis Riki, et Léo pour le travail de terrain qu'il abat actuellement.

Toute l'équipe du CEBC : la fameuse équipe TAAF pour les discussions, Stef (à quand une nouvelle soirée glace à la vanille-chocolat fondu-poires ?), Marie, Dapi, Gwen (mais non, je ne suis pas chocolat-addict !), Fred B (pour 2, 2 bouteilles de vin et un pack de bières, ça fait bcp Fred...), Fred A, Fred P, Pierrick pour l'initiation au cri primal (l'engoulement par contre...), Yohan pour l'assistance-assedic, JB et les célébrités, Tim pour notre « collaboration-cormo » passée et à venir, Tim encore ainsi que François et Sébastien pour la soirée du 14 juillet (chocolat et bon vin, c'est ce qu'il me fallait en cette période de grand stress, merci !), Maryline pour son côté sagittaire, toutes les bonnes âmes qui m'ont véhiculée le temps que j'obtienne la fameuse feuille rose, et enfin Simone (merci merci merci), Evelyse et Dominique pour m'avoir sauvé la mise un certain nombre de fois !!!

Citroën...



Yvonnick Lesaux pour le dessin qui orne le haut de toutes les pages de ce mémoire.

La Barroux pour son amitié, pour la biblio « plasticité phénotypique » et pour nos colocations rimousk-strasbourgeoises !

Ma So, Léa, Zoé et Félicie, Cypi aussi, pour tout les moments doux, drôles et graves vécus rue de la Gare... Je pense fort à vous.

Mon père si la résistance au mal de mer possède une forte composante génétique...

Mes grands-parents : Ray, Lu, Henri & Christiane

Ma smala, la plus belle, la plus douce, la plus bordélique et la plus solidaire des familles : Mam', Yves, Ju, Nanou et Lilou. C'est dur de mettre des mots sur tout ce que je vous dois. Je vous aime, c'est tout, et je vous remercie de votre confiance et de vos soutiens de toute nature ! « *Famille nombreuse, famille heureuse !* » (si si, je vous jure !)

Valère surtout, et pour tout, depuis la manip fishtag à Pointe Guite jusqu'à l'expérience FSA, en passant par nos randos, les leçons d'ornitho, le clairon et les p'tits-dej à 14h, pour avoir survécu à la fin de thèse, et puis bien sûr pour tout le boulot abattu autour de ce mémoire (sympa l'édition, non ? ah bon...). Merci de m'avoir soutenu jusqu'au bout... pas sûre que j'y serai arrivée sans toi.

*A Raymond Cauvin,
mon grand-père*

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	3
TABLE DES FIGURES	9
TABLE DES TABLEAUX	11
I. INTRODUCTION	15
A. Cadre théorique : étude de la variation dans le monde vivant	15
1. Vers une science intégrative	15
2. L'espace des génotypes et l'espace des phénotypes	16
3. Les théories d'histoire de vie	21
B. Les stratégies de recherche alimentaire	24
1. Un point clé des histoires de vie	24
2. L'optimisation de la recherche alimentaire en fonction de la disponibilité des proies dans le milieu	25
C. Le milieu marin	27
1. La disponibilité des ressources : le désert et les oasis	27
2. Un milieu contraignant ?	28
3. Stratégies de recherche alimentaire des prédateurs marins supérieurs	30
D. Problématique et structure de la thèse	31
II. METHODES	35
A. Etudes antérieures	35
B. Site d'étude	38
1. L'Océan Austral	38
2. L'archipel de Kerguelen : une vaste oasis	40
C. Modèles biologiques	44
1. Le manchot papou	44
2. Le cormoran de Kerguelen	50
3. Justification du choix des modèles d'étude	51
D. Méthodes	52
1. Etudes en mer : l'outil micro-électronique	53
2. Etudes à terre : observations et mesures directes	58
3. Protocole général	65
4. Analyse des données de plongée	68
III. INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT LOCAL SUR LES STRATEGIES DE RECHERCHE ALIMENTAIRE	73
A. Variation spatiale du régime alimentaire	73
B. Variation spatiale du comportement de recherche alimentaire	75
1. Comportement optimal de plongée : contexte théorique	75
2. Cas du manchot papou et du cormoran de Kerguelen	82

IV. INTERACTIONS ENTRE STRATEGIES DE RECHERCHE ALIMENTAIRE ET AUTRES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE.....	89
A. Stratégies de chasse et morphologie.....	89
B. Chronologie de la reproduction.....	99
C. Stratégies d'approvisionnement et croissance des jeunes	104
D. Valeur adaptative des différentes stratégies.....	112
V. MECANISMES MIS EN JEU : PLASTICITE PHENOTYPIQUE OU SPECIALISATION LOCALE ?.....	117
A. Hypothèses sur les mécanismes de différenciation.....	117
1. Différenciation génétique	117
2. Plasticité phénotypique	121
3. Effets parentaux	122
B. Expérimentation : transfert de poussins.....	123
VI. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES	131
A. Synthèse des résultats.....	131
1. Le milieu côtier : un environnement favorable à l'émergence de multiples stratégies alimentaires.....	131
2. Les traits d'histoire de vie des prédateurs marins: des traits sous l'influence des caractéristiques de leurs proies	135
3. Implications pour le fonctionnement et la conservation des populations ...	138
B. Perspectives de recherche	139
1. Vers une meilleure évaluation de la disponibilité des proies dans le milieu marin.....	139
2. Suivi à long terme des stratégies individuelles de recherche alimentaire..	140
3. Mécanismes de différenciation phénotypique	141
BIBLIOGRAPHIE	145
ANNEXE 1 : Recent decrease in the population size of the Gentoo Penguin : threats at their northern range ?	167
ANNEXE 2 : Breeding biology of the Gentoo Penguin <i>Pygoscelis papua</i> at Kerguelen Archipelago.....	179
ANNEXE 3 : Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (<i>Pygoscelis papua</i>) at Kerguelen islands.....	199
ANNEXE 4 : Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago	211
ANNEXE 5 : How to feed optimally under contrasted local environments ? The case of the Kerguelen Shag.....	247

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Notion de norme de réaction : ensemble des phénotypes exprimés si un même génotype était exposé à un nombre défini d'environnements (Via et al. 1995).....	19
Figure 2. Le phénotype d'un organisme est façonné sous l'influence de contraintes environnementales et de contraintes intrinsèques pour aboutir à une stratégie de survie et de reproduction.	23
Figure 3. Carte du continent antarctique et des îles sub-antarctiques.....	36
Figure 4. Différentiation morphologique à l'échelle de l'archipel de Kerguelen chez le manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>) et le cormoran de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>) (d'après Bost et al. 1992).....	37
Figure 5. Carte de l'Océan Austral et des principaux fronts hydrologiques (d'après Belkin & Gordon 1996, Park & Gambéroni 1997).....	39
Figure 6. Position des principaux courants et structures hydrologiques influençant la productivité biologique autour de l'archipel de Kerguelen (d'après Park et al. 1998, Charrassin et al. 2002).	42
Figure 7. Localisation des colonies d'étude sur l'archipel de Kerguelen.....	43
Figure 8. Aire de répartition du manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>) et principaux sites de reproduction.	46
Figure 9. Cycle reproducteur du manchot papou / <i>Breeding cycle of the gentoo penguin</i>	48
Figure 10. Cycle reproducteur du cormoran de Kerguelen / <i>Breeding cycle of the Kerguelen shag</i>	49
Figure 11. Matériel utilisé pour l'étude du comportement en mer du manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>) et du cormoran de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>). 54	
Figure 12. Techniques d'attachement des enregistreurs de plongée.	55
Figure 13. Identification des différentes activités entreprises par les cormorans grâce à l'utilisation d'enregistreurs de plongée fixés ventralement et à l'analyse simultanée des profils de pression, de lumière et de température (repris de Tremblay et al. sous presse).	57
Figure 14. Suivi de la croissance de jeunes cormorans, nécessitant un équipement vestimentaire étanche pour l'expérimentateur...(Décembre 2003)	61
Figure 15. Mesures biométriques sur un manchot papou reproducteur à l'Anse de l'Antarctic (Janvier 2004).....	61
Figure 16. Localisation des sites impliqués dans le transfert de très jeunes poussins de manchots papous depuis une colonie de mer ouverte (1) vers une colonie de mer fermée (2), en octobre 2003 et octobre 2004.	63
Figure 17. Localisation des colonies de manchots papous (<i>Pygoscelis papua</i>) étudiées dans l'archipel de Kerguelen.....	66

Figure 18. Localisation des colonies de cormorans de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>) étudiées dans l'archipel de Kerguelen.	67
Figure 19. Profils des différentes catégories de plongée utilisées dans cette étude pour caractériser le comportement de plongée du manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>).	70
Figure 20. Illustration des différentes phases de la plongée utilisées dans les modèles de plongée optimale.	77
Figure 21. Profondeur optimale de plongée (A), durée optimale de plongée (B) et durée optimale à la surface (C) en direction de différentes profondeurs, T, auxquelles la densité de proies théorique est maximale.	78
Figure 22. Efficacité de plongée maximale attendue, $p(t).P$, à différentes profondeurs, T, auxquelles la densité de proies théorique est maximale.	79
Figure 23. Effet de la taille corporelle sur le comportement optimal de plongée.	80
Figure 24. Le temps de plongée optimal dépend de la qualité de la zone d'alimentation (intégrant la densité, la taille et le contenu énergétique des proies) et du temps alloué au déplacement.	81
Figure 25. Budgets d'activité de cormorans de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>) au cours d'un voyage alimentaire, en période d'incubation et d'élevage des poussins.	84
Figure 26. Variations morphologiques à l'échelle microgéographique chez le manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>) et le cormoran de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>) dans l'archipel de Kerguelen.	91
Figure 27. Illustration des résultats des régressions multiples de la durée maximale et de la profondeur maximale de plongée sur les mesures morphologiques.	93
Figure 28. Distance des colonies de mer ouverte de l'est de Kerguelen à l'isobathe des 100 m.	98
Figure 29. Courbes individuelles de croissance (masse corporelle) pour des poussins de manchot papou (A : mer ouverte, C : mer fermée) et courbes moyennes modélisées selon une équation logistique (B : mer ouverte, D : mer fermée).	105
Figure 30. Courbes de croissance moyennes (longueur de l'aileron) de poussins de manchots papous modélisées selon une équation logistique.	106
Figure 31. Modèle simple de dynamique adaptative présentant la divergence évolutive comme une propriété émergente de la compétition.	120
Figure 32. Courbes individuelles de croissance des poussins de manchot papou transférés de la mer ouverte vers la mer fermée en 2003/2004 (A : longueur de l'aileron, C : masse corporelle) et courbes moyennes modélisées selon une équation logistique (B : longueur de l'aileron, D : masse corporelle).	124
Figure 33. Normes de réaction d'une population de manchots papous se reproduisant en mer ouverte à Kerguelen.	127

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1. Définitions des catégories de plasticité phénotypique les plus utilisées.	19
Tableau 2. Régime alimentaire (en % de masse) du manchot papou dans 8 localités de reproduction.	74
Tableau 3. Fréquence cardiaque moyenne (moyenne \pm écart-type) calculée pour des cormorans de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>) au cours d'un voyage alimentaire.	84
Tableau 4. Masse et taille corporelles moyennes du manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>) dans différentes colonies de Kerguelen.	90
Tableau 5. Masse et taille corporelles moyennes du cormoran de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>) dans différentes colonies de Kerguelen.	90
Tableau 6. Résultats des modèles de régression multiple (« stepwise backward ») expliquant la variation des performances de plongée par la variation morphologique chez le manchot papou (<i>Pygoscelis papua</i>).	92
Tableau 7. Résultats des modèles de régression multiple (« stepwise backward ») expliquant la variation des performances de plongée par la variation morphologique chez le cormoran de Kerguelen (<i>Phalacrocorax verrucosus</i>).	92
Tableau 8. Chronologie de la ponte du manchot papou à Kerguelen durant deux saisons de reproduction (moyenne \pm écart-type).	100
Tableau 9. Chronologie de l'éclosion chez le manchot papou à Kerguelen durant deux saisons de reproduction (moyenne \pm écart-type).	100
Tableau 10. Estimation de la quantité d'énergie délivrée quotidiennement par un manchot papou reproducteur à son poussin durant l'élevage du petit poussin.	103
Tableau 11. Paramètres de croissance pour la masse corporelle et la longueur de l'aileron chez des poussins de manchot papou dans deux sites de Kerguelen (moyenne \pm écart-type).	103
Tableau 12. Indice de condition corporelle des poussins de manchot papou au cours de la phase linéaire de croissance en 2003/2004.	108
Tableau 13. Masse et taille à l'éclosion de poussins de manchots papous à Kerguelen en 2003/2004.	108
Tableau 14. Masse et taille à l'éclosion de poussins de cormorans de Kerguelen en 2003/2004.	108
Tableau 15. Taux de croissance de la masse corporelle et indice de condition corporelle durant la phase de croissance linéaire de poussins de cormoran de Kerguelen (entre 8 et 20 jours) en 2003/2004.	109
Tableau 16. Succès reproducteur annuel (en nombre de poussins / couple) du manchot papou à Kerguelen selon la localisation des colonies.	109
Tableau 17. Paramètres de croissance pour la masse corporelle et la longueur de l'aileron (moyenne \pm écart-type) chez des poussins de manchot papou dans deux sites de Kerguelen en 2003/2004.	125
Tableau 18. Paramètres de croissance pour la masse corporelle et la longueur de l'aileron (moyenne \pm écart-type) chez des poussins de manchot papou transférés de la mer ouverte vers la mer fermée en 2004/2005.	125

« Il me suffit de fermer les yeux et je revois précisément ces dentelles de falaises noires qui semblent appartenir à une autre planète ; à pic, acérées, chaotiques. De temps en temps, une petite vallée laisse pousser une herbe rase et des mousses aux mille couleurs qu'un rare rayon de soleil fait parfois flamboyer »

Isabelle Autissier



I. INTRODUCTION

A. Cadre théorique : étude de la variation dans le monde vivant

1. Vers une science intégrative

« Nothing in biology makes sense except in the light of evolution »

Theodosius Dobzhansky 1973

L'étude de la diversité et des propriétés du monde vivant est commune à tous les biologistes. Comprendre comment fonctionnent les organismes vivants et pourquoi ils fonctionnent de cette manière constitue le but et le thème unificateur de la recherche en biologie, au moins depuis la publication de l'Origine des Espèces par Darwin (1859). Autour de ce socle commun, la biologie s'est elle-même diversifiée en de nombreuses disciplines : paléontologie, éthologie, écologie, biologie évolutive, etc. avec, de manière notable, la (re)découverte des lois de la génétique dans les années 1930, qui constitueront le pilier central de la **Théorie synthétique de l'Evolution** (Dobzhansky 1937, Mayr 1942), et l'explosion récente des techniques de biologie moléculaire. Si la biologie moléculaire a eu tendance dans le passé à occulter une recherche plus intégrative telle que celle menée en écologie, biologie moléculaire et biologie des organismes seront de plus en plus appelées à coopérer (Stearns 2000).

Dans ce travail, nous nous sommes attachés à l'étude de la variation au moyen d'une approche résolument pluridisciplinaire, ou plutôt d'une approche écologique métadisciplinaire telle que préconisée par Jacques Blondel (1995). Notre but a été d'étudier **les réponses des individus et des populations aux caractéristiques de leur environnement local**, en faisant appel aux champs conceptuels de la biogéographie (i. e. l'étude spatio-temporelle des diversités biologiques, de leur origine, de leur évolution et de leur régulation dans des espaces hétérogènes et changeants) (Blondel 1986), de la biologie du comportement et de la biométrie. Nous nous sommes également appuyés sur des outils microélectroniques récemment développés dans le contexte du « bio-



logging » (Boyd et al. 2004). Enfin, nous avons voulu interpréter nos résultats dans une optique évolutive, et plus particulièrement en référence aux théories d'histoire de vie (Roff 1992, Stearns 1992). L'évolution, comme explication des rapports entre les organismes et de leur enchaînement au cours du temps, nous semble en effet constituer un **principe d'intelligibilité** qui permet de relier entre eux tous les résultats de la biologie et de leur donner une réelle cohérence.

2. L'espace des génotypes et l'espace des phénotypes

La biologie évolutive lie écologie et génétique en s'intéressant à ces deux espaces indissociables que sont l'espace des génotypes (i. e. l'ensemble des gènes liés entre eux par le jeu des recombinaisons et par leur position chromosomique) et l'espace des phénotypes (i. e. l'ensemble des individus soumis aux contraintes du milieu et liés entre eux par le réseau complexe des généalogies et des interactions sociales) (Lewontin 1974, Blondel 1995).

Lorsqu'un trait est héritable (comme la masse corporelle ou la taille des bois d'un ongulé, la date de ponte ou la structure du chant d'un oiseau), sa variance peut provenir de différences de **structure génétique** G, d'**environnement** E et/ou de l'**interaction** entre les deux, GE, de sorte que la variance phénotypique de ce caractère peut s'écrire :

$$P = G + E + GE$$

Plus récemment, de nombreuses études ont montré que les **effets parentaux**, souvent appelés effets maternels, pouvaient fortement et de manière persistante affecter à la fois la morphologie et le comportement de leurs descendants, en dehors de toute héritabilité génétique (voir Mousseau & Fox 1998 pour une revue de la littérature). Ainsi, les ressources qu'un jeune reçoit au cours de son développement embryonnaire et de sa croissance, le lieu et la période à laquelle il est né et élevé, et les comportements qu'il apprend et imite, sont largement déterminés par ses parents (Qvarnström & Price 2001). Ces effets parentaux peuvent donc être définis comme l'effet du phénotype parental



sur le phénotype du descendant, en dehors de toute source génétique de variation (Kirkpatrick & Lande 1989).

- *Les populations sont structurées spatialement*

De par son influence sur le phénotype des individus, l'hétérogénéité de l'environnement est une condition nécessaire à l'émergence, au maintien et à l'évolution de la diversité biologique. Si l'hétérogénéité de l'environnement augmente avec la superficie des espaces considérés (Bell et al. 1993), une forte variabilité spatiale des facteurs physico-chimiques de l'environnement existe aussi à de très petites échelles d'espace, que ce soit au niveau des caractéristiques des sédiments des lacs (Johnson & Ostrofsky 2004), de la teneur en éléments nutritifs des sols forestiers (Palmer 1990) ou des caractères physiques des masses d'eau océaniques (Hunt et al. 2002).

En lien avec cette variabilité de l'environnement, les populations sont spatialement structurées à toutes les échelles d'espace et reliées entre elles par des échanges d'individus, donc d'information génétique. On parle alors de **populations subdivisées**. Cette fragmentation a des implications sur la structure génétique des populations dès lors que différents environnements se caractérisent par des régimes différents de sélection. Une telle fragmentation entretient, via la dispersion, la variabilité génétique d'ensemble de la population, voire son polymorphisme (Levene 1953, Levins & McArthur 1966, Levins 1968, Maynard-Smith 1970).

- *Spécialisation locale et plasticité phénotypique : notion de normes de réaction*

Les flux géniques entre populations conditionnent le type d'adaptation des individus à leur environnement. Dans le cas d'un flux réduit à son minimum, une population sédentaire, close et de taille finie acquiert avec le temps des caractères génétiques et phénotypiques particuliers à cet environnement, ces caractères différant de ceux d'autres populations, également closes et de taille finie. Autrement dit, chaque régime local de sélection façonne un ensemble particulier de traits coadaptés. On peut retrouver de tels cas de **spécialisation locale**, souvent à l'échelle de



vastes régions, lorsque l'environnement est **homogène** et **discontinu** (Blondel 1995). Ici, les sites voisins sont hautement corrélés de sorte que les jeunes individus qui s'y dispersent rencontrent des conditions de croissance semblables à celles vécues par leurs parents. Dans un environnement donné, les génotypes de ces individus présentent une valeur adaptative supérieure à ceux de spécialistes rivaux occupant des environnements voisins mais différents, auxquels ils sont également spécialisés. Dans ce cas, la différenciation génétique inter-populations est maximale car les événements de migration entre populations sont rares.

Cependant, dans la plupart des cas, les échanges d'individus empêchent ou freinent la spécialisation locale en introduisant des caractères qui ont été sélectionnés ailleurs, empêchant ainsi les populations d'acquérir et de conserver les combinaisons génétiques nécessaires à cette spécialisation locale. Au sein d'un environnement **hétérogène** et **continu**, où les jeunes qui se dispersent rencontrent des conditions qui diffèrent probablement de celles dans lesquelles ils sont nés, la sélection devrait favoriser la **plasticité phénotypique**, i. e. le changement du phénotype exprimé par un génotype, et un seul, en fonction de l'environnement (Scheiner 1993, DeWitt et al. 1998). La **norme de réaction** représente l'ensemble des phénotypes exprimés si un même génotype était exposé à un nombre défini d'environnements (Via et al. 1995) (**Fig. 1**). Dans la relation $P = G + E + GE$, l'interaction entre G et E s'explique par le fait que différents génotypes ont des normes de réaction différentes.

Piersma & Drent (2003) reconnaissent quatre grands types de plasticité phénotypique selon des critères de réversibilité des changements, de variabilité intra-individuelle et de saisonnalité (**Tableau 1**). La **plasticité ontogénique** (« developmental plasticity ») est la variation irréversible des caractères d'un individu mise en place durant son développement sous l'effet des variations de l'environnement et décrite par une norme de réaction (Stearns 1989a, Schlichting & Pigliucci 1998). Le **polyphénisme** se réfère à la capacité de certains invertébrés de produire une série de générations avec des phénotypes différents et discrets au cours d'une

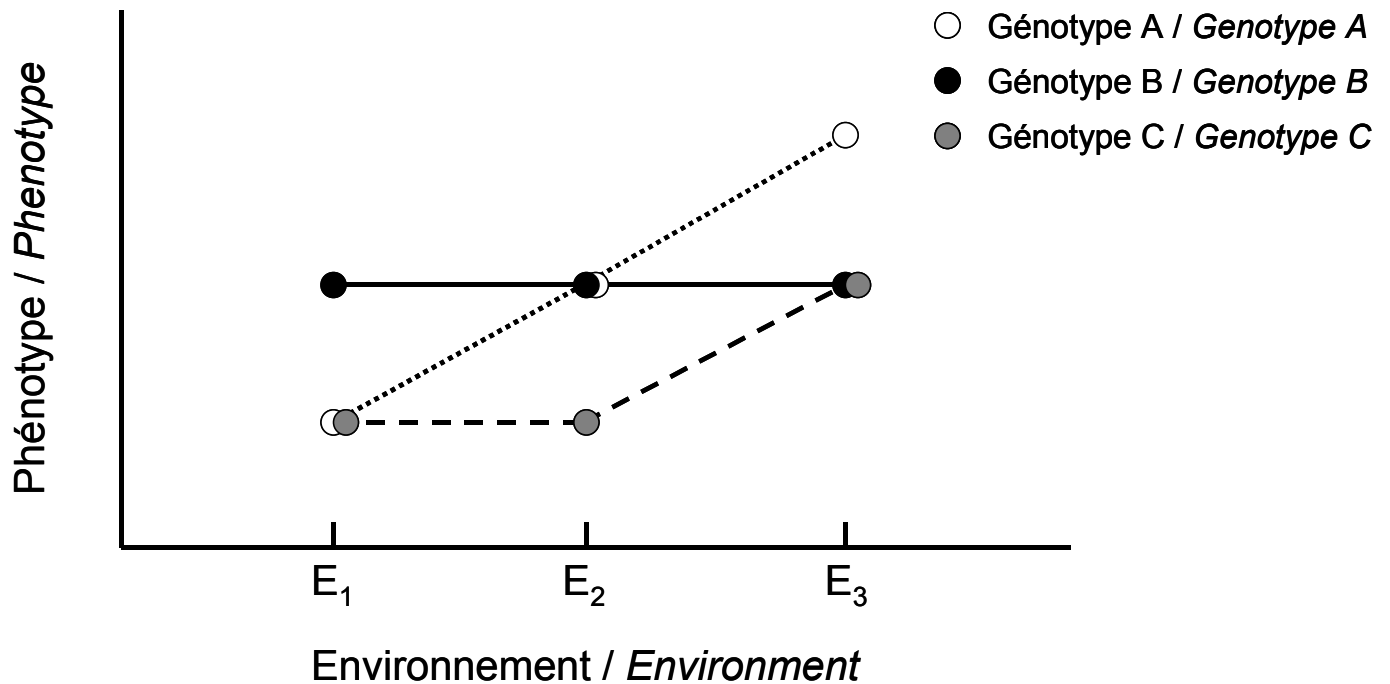


Figure 1. Notion de norme de réaction : ensemble des phénotypes exprimés si un même génotype était exposé à un nombre défini d'environnements (Via et al. 1995). Dans ce cas, un génotype A, B ou C exposé à trois environnements E_1 , E_2 et E_3 .

Reaction norm concept : the set of phenotypes that would be produced if a genotype were exposed to a defined set of environments (Via et al. 1995); here, a genotype A, B or C exposed to three environments E_1 , E_2 and E_3 .

Tableau 1. Définitions des catégories de plasticité phénotypique les plus utilisées.
Definitions of the most commonly historically used categories of phenotypic plasticity.
 (Repris de Piersma & Drent 2003)

Catégorie de plasticité <i>Plasticity category</i>	Changement réversible <i>Reversible change</i>	Variabilité intra-individuelle <i>Intra-individual variability</i>	Changement cyclique, saisonnier <i>Seasonally cyclic change</i>
Plasticité ontogénique <i>Developmental plasticity</i>	Non <i>No</i>	Non <i>No</i>	Non <i>No</i>
Polyphénisme <i>Polyphenism</i>	Non <i>No</i>	Non <i>No</i>	Oui <i>Yes</i>
Flexibilité phénotypique <i>Phenotypic flexibility</i>	Oui <i>Yes</i>	Oui <i>Yes</i>	Non <i>No</i>
Life-cycle staging <i>Variation phénotypique cyclique</i>	Oui <i>Yes</i>	Oui <i>Yes</i>	Oui <i>Yes</i>



saison afin de s'accommoder aux changements saisonniers de l'environnement (Shapiro 1976, Danks 1999). La **flexibilité phénotypique** couvre les transformations phénotypiques réversibles qui peuvent se produire au sein d'organismes adultes comme celles opérées au niveau de la taille des organes en fonction des exigences métaboliques (Piersma & Lindström 1997, Starck & Beese 2001). Enfin, la **variation phénotypique cyclique**, mentionnée comme une sous-catégorie de la flexibilité phénotypique, fait référence aux ajustements morphologiques, physiologiques et comportementaux opérés en relation avec ou en anticipation de changements externes cycliques et prédictibles (Jacobs & Wingfield 2000, Ricklefs & Wikelski 2002).

- *Variation phénotypique à l'échelle microgéographique*

Nous avons vu précédemment que le micro-environnement exploité par un organisme pouvait changer radicalement sur de relativement courtes distances. La zone rocheuse intertidale par exemple, est un environnement extrêmement variable (voir Bertness 1999) et nombre des organismes qui y vivent montrent un gradient de variations morphologiques en fonction du degré d'exposition de leur habitat à l'action des vagues (Dudgeon & Johnson 1992, Trussell 1996, 1997). Cependant, contrairement à de nombreuses observations dans le règne végétal (Linhart & Grant 1996), il y a peu de preuves du caractère adaptatif des différenciations phénotypiques des populations **à l'échelle microgéographique** chez les animaux (voir tout de même Reznick et al. 1990, Endler 1995, Blondel et al. 1999, Rundle & Schluter 2004). Chez les gastéropodes de la zone intertidale, les individus des zones les plus exposées à l'action des vagues montrent un pied plus large ainsi qu'une coquille plus petite et plus trapue que ceux des zones protégées, permettant ainsi de diminuer le risque d'être délogé du substrat (Etter 1988, Trussell 1997, Trussell & Etter 2001). Dans le cas d'organismes aussi peu mobiles que ces gastéropodes marins, on peut penser que les phénomènes de spécialisation locale sont largement impliqués dans les variations phénotypiques observées. Chez des organismes très mobiles comme les oiseaux, par contre, la différenciation locale des traits d'histoire de vie en réponse à des facteurs



environnementaux est supposée rare à l'échelle microgéographique en raison des effets homogénéisants du flux génique (Endler 1977, Slatkin 1987, Lenormand 2002). Cependant, les travaux du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS, Montpellier, France) sur les mésanges bleues (*Parus caeruleus*) de Corse, ont permis de démontrer que la proximité géographique n'implique pas forcément des adaptations similaires et que des populations adjacentes d'une même espèce pouvaient exprimer des phénotypes très différents (Lambrechts et al. 1997, Blondel et al. 1999). Ainsi, deux populations distantes de 25 km ont pu développer des ensembles de traits très différents (démographiques et morphologiques) sous l'effet combiné de régimes de sélection contrastés et stables (au niveau de la phénologie et de l'abondance des ressources alimentaires) et d'un faible flux génique entre ces populations. Ces travaux, avec ceux menés sur les poissons guppies de Trinidad (*Poecilia reticulata*, voir Endler 1995) et sur les épinoches des lacs de Colombie-Britannique, Canada (voir Rundle & Schluter 2004), font partie des rares études en milieu naturel à rapporter la différenciation génétique d'un grand nombre de traits à l'échelle microgéographique. La compréhension des causes de telles variations intra-spécifiques peut pourtant fournir des clés essentielles pour 1) appréhender l'évolution des populations et en particulier les premières étapes vers la spéciation, 2) approfondir nos connaissances sur le rôle des interactions gènes-environnement dans la variabilité phénotypique, et 3) prendre des décisions adéquates en matière de conservation. Pour cela, les variations phénotypiques à l'échelle microgéographique nécessitent d'être explorées chez d'autres taxons et dans d'autres écosystèmes.

3. Les théories d'histoire de vie

L'ensemble des concepts que nous venons d'évoquer trouvent leur place au sein des théories d'histoire de vie (synthétisées par Roff 1992 et Stearns 1992) qui s'intéressent essentiellement aux mécanismes sélectifs qui façonnent les traits ou séries de traits à l'échelle des **individus** ou **groupes d'individus**. Ces théories ont émergé il y a une trentaine



d'années, couvrant les champs de l'écologie comportementale et évolutive et ont pour objectif d'expliquer comment l'évolution façonne les organismes afin d'assurer leur survie et leur reproduction (Stearns 2000). Elles reconnaissent comme essentielle la double variabilité des individus et de l'environnement, impliquant l'analyse des relations entre ces trois composantes indissociables que sont les phénotypes, les génotypes et l'environnement.

On peut définir **l'histoire de vie** (« life-history ») d'un organisme comme l'ensemble des compromis (« trade-offs ») qu'il réalise dans la répartition de l'énergie entre les budgets de maintenance, de croissance, de reproduction et de survie (Calow 1977, Bell & Koufopanou 1986, Sibly & Calow 1986, Roff 1992, Stearns 1992). Elle met l'accent sur la notion d'optimalité dans le but de détecter quels sont les traits qui produisent le meilleur taux de croissance de la population dans un environnement donné.

De manière synthétique, nous pouvons considérer que les organismes sont façonnés sous l'influence de deux grands types de contraintes :

- **l'environnement et sa variabilité**, qui vont déterminer les pressions de sélection, d'origine biotique et abiotique, auxquelles les phénotypes sont soumis. Ce sont les ressources (facteurs d'habitat, nourriture), leur abondance, leur distribution, leur saisonnalité, leur prévisibilité, ainsi que les contraintes physiques (climat) et biotiques (compétition, prédation, parasitisme).
- **les contraintes intrinsèques** à l'organisme telles que les contraintes phylogénétiques sur la taille et le développement et les nécessaires compromis entre traits.

L'organisme résultant est caractérisé par un ensemble de **traits d'histoire de vie**, directement liés à la survie et au succès reproducteur (**Fig. 2**). Ce sont les caractères démographiques (fécondité, âge à la maturité sexuelle, durée de vie féconde, etc...), morphologiques, physiologiques, et éthologiques (aptitude à la dispersion, structuration spatiale, territorialité, techniques de chasse, évitement des prédateurs ou parasites, systèmes sociaux). L'ensemble de ces traits constitue le

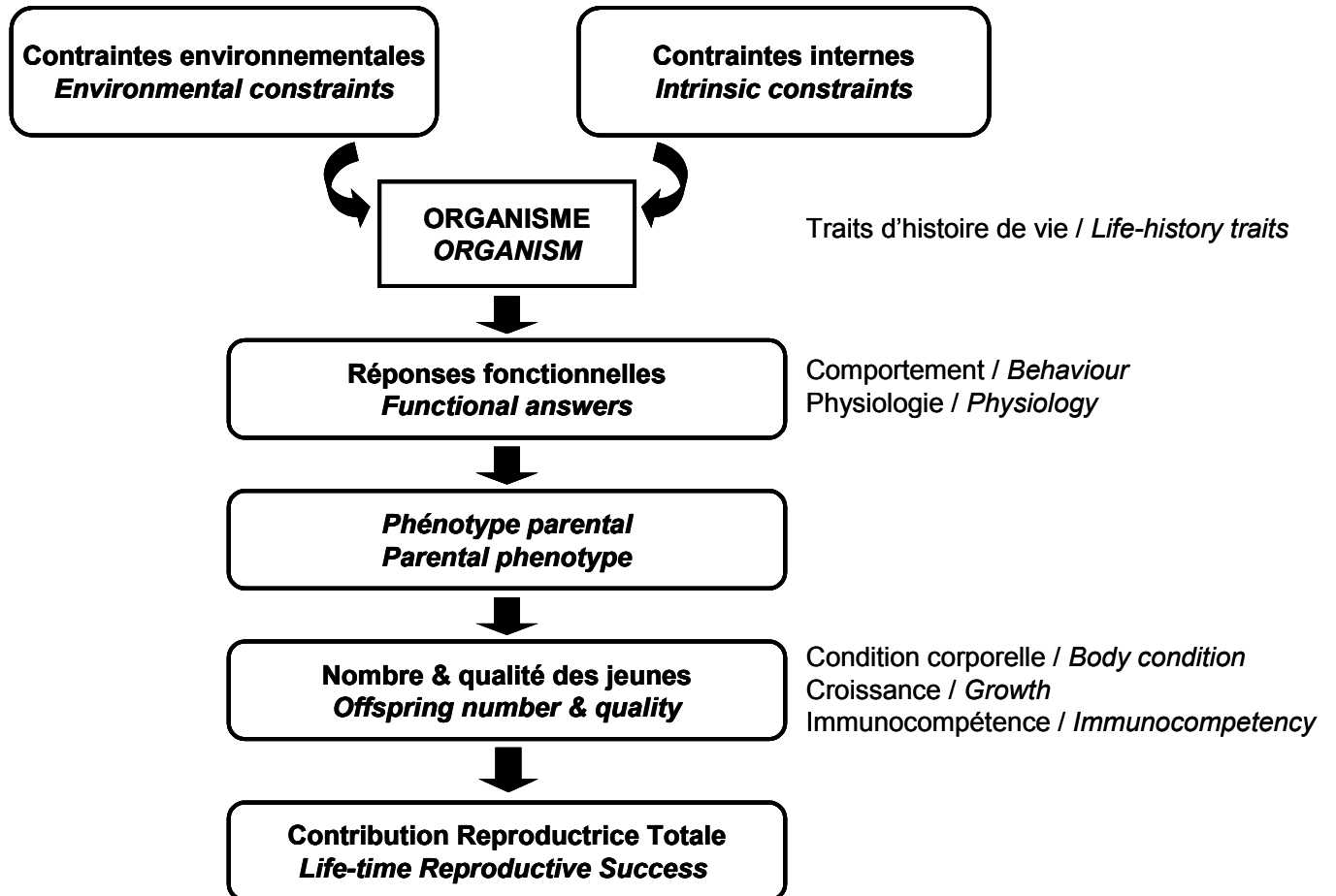


Figure 2. Le phénotype d'un organisme est façonné sous l'influence de contraintes environnementales et de contraintes intrinsèques pour aboutir à une stratégie de survie et de reproduction.

An organism's phenotype is shaped by environmental and intrinsic constraints to produce a strategy for survival and reproduction.



phénotype de l'individu, c'est-à-dire ses propriétés quantitatives, qui peuvent être amenées à varier selon les conditions du milieu. Le succès de cette stratégie sera finalement sanctionné par le nombre et la qualité des descendants produits au cours de la vie de l'individu considéré, c'est-à-dire par sa Contribution Reproductrice Totale (CRT, équivalent du « Life-time Reproductive Success ») qui constitue une bonne mesure de la fitness (ou « valeur sélective », Pianka 2000), i.e. la capacité d'une unité de sélection à se reproduire (Mills & Beatty 1979). Certains auteurs (voir par exemple McGraw & Caswell 1996) considèrent cependant que le taux de croissance instantané λ constitue un meilleur indice de fitness puisqu'il intègre la chronologie des événements du cycle de vie en plus de la contribution totale d'un phénotype aux générations suivantes.

B. Les stratégies de recherche alimentaire

1. Un point clé des histoires de vie

La stratégie de recherche alimentaire d'un individu va déterminer la quantité de nourriture, donc d'énergie qu'il va pouvoir acquérir et allouer ensuite à différentes fonctions (survie, croissance, reproduction). Ce trait comportemental influence donc fortement à la fois **la survie de l'adulte**, et **celle de ses jeunes** en période de reproduction. Il est ainsi susceptible d'avoir une forte influence sur la CRT d'un individu (Pierotti & Annett 1987, 1990, 1991, Annett & Pierotti 1999) et constitue en ce sens un point clé des histoires de vie. Pourtant, malgré l'importance de ce trait comportemental, la plupart des études portant sur la variation phénotypique se sont focalisées sur les traits morphologiques au détriment des traits comportementaux ou physiologiques (Kingsolver et al. 2001), sans doute en raison de la difficulté de quantifier ces derniers.

La CRT d'un individu peut être affectée par des différences dans les conditions de recherche alimentaire aux premiers stades de la vie (mésange charbonnière *Parus major*, Boyce & Perrins 1988), ou bien par la qualité nutritionnelle de la nourriture (cerf élaphe *Cervus elaphus*, Clutton-Brock et al. 1982). Au stade adulte, il a été montré que la taille du



bec et les différences individuelles associées dans le choix de la nourriture avaient des effets majeurs sur la survie et la reproduction des pinsons des Galapagos (Grant & Grant 1989, 1994, 1996). Ces différences de fitness suggèrent l'existence de **fortes pressions de sélection favorisant des stratégies de recherche alimentaire particulières**. Ceci soulève en retour la question des mécanismes de maintien de la variance de ces stratégies au sein des populations.

Les stratégies de recherche alimentaire se doivent en effet d'être relativement **flexibles**, afin de s'ajuster à la variation des besoins de l'individu (différents entre la période de croissance et l'âge adulte, en période de reproduction ou non, selon l'âge des jeunes, etc...) et aux variations de l'environnement, biotique et abiotique. En particulier, nous avons vu plus haut que les ressources constituaient une pression sélective majeure sur l'évolution des traits d'histoire de vie. Si les études expérimentales portant sur la variation des comportements de recherche alimentaire, et non sur un trait morphologique lié à l'alimentation, sont relativement peu nombreuses, il est tout de même possible de donner quelques exemples. Ainsi, des signaux chimiques provenant des plantes influencent le comportement de recherche alimentaire de l'insecte parasitoïde *Microplitis croceipes* (braconidé, Olson et al. 2003), tout comme les mammifères herbivores (caribou, *Rangifer tarandus caribou*) adaptent leur comportement à l'abondance et à la disponibilité des lichens dans différents milieux (Johnson et al. 2001), ou comme les prédateurs marins ajustent leur mode de recherche à l'abondance et à la distribution des proies (otarie à fourrure *Arctocephalus gazella* : McCafferty et al. 1998, macareux rhinocéros *Cerorhinca monocerata*, alcidé : Davoren 2000).

2. L'optimisation de la recherche alimentaire en fonction de la disponibilité des proies dans le milieu

Les règles régissant les ajustements du comportement de recherche alimentaire ont fait l'objet de nombreuses recherches théoriques, en particulier au sein de la **théorie de l'approvisionnement optimal** (Optimal foraging theory, Stephens & Krebs 1986). Cette théorie porte sur la



sélection de la nourriture, le choix des sites d'alimentation, les règles qui gouvernent la durée de séjour de l'individu sur son site d'alimentation, les distances parcourues entre sites et la sensibilité des individus aux risques de prédation encourus. Les manières de se procurer la nourriture sont l'objet de pressions de sélection qui tendent à accroître le rapport énergie récoltée/énergie dépensée, c'est-à-dire à **maximiser le gain en énergie** ou **minimiser le temps** dévolu à la recherche de ressources (Schoener 1971).

Le théorème de la valeur marginale (Charnov 1976) est utilisé dans le cas de l'exploitation de ressources distribuées de manière discrète pour prédire le temps minimal qu'un animal doit passer à s'alimenter dans un site avant de le quitter pour en trouver un autre. Ce temps dépendra du critère à optimiser, par exemple le **gain net d'énergie**, l'**efficacité énergétique** (i. e. le rapport énergie gagnée / énergie consommée), le temps passé à se nourrir par rapport au temps passé pour se rendre sur le site d'alimentation, etc... et de la disponibilité des proies dans le milieu.

Si ce théorème a été utile sur le plan conceptuel, les tests de ses prédictions ont souvent produits des résultats différents de ceux attendus, principalement parce que cette théorie met un accent particulier sur la maximisation du gain énergétique. En fait, d'autres limitations peuvent également intervenir dans les règles de décision, comme les facteurs nutritionnels, le statut physiologique, le coût du déplacement ou les risques de prédation (voir Nonacs 2001). De même, il est peu probable que tout animal se comporte de manière optimale comme le montrent les différences inter-individuelles en termes de fitness (Annett & Pierotti 1999, Cam et al. 2004). Les prédictions formulées dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal ont cependant l'avantage de nécessiter la formulation explicite de **critères** à maximiser et de **contraintes** à minimiser, dont la pertinence peut être testée par la suite.



C. Le milieu marin

1. La disponibilité des ressources : le désert et les oasis

« Clear, blue offshore waters are oceanic deserts, with pockets of dense life separated by great expanses of relative emptiness »

Carl Safina, 1998

Bien qu'il existe d'importantes différences entre localités, les **eaux côtières** sont généralement **plus riches en éléments nutritifs** (azote, fer, ...) et **plus productives** que les **eaux pélagiques** (Ashmole 1971, Plancke 1977, El Sayed et al. 1979, Hunt & Schneider 1987, Tréguer & Jacques 1992, Kaehler et al. 2000, Bucciarelli et al. 2001). Les eaux pélagiques peuvent ainsi être considérées comme de vastes déserts océaniques, caractérisés par une faible productivité primaire (phytoplancton) et secondaire (zooplancton et necton). L'abondance des proies dans une masse d'eau donnée peut résulter soit de la production primaire *in situ* et du passage de cette énergie à travers les chaînes alimentaires locales, soit de l'advection de proies produites ailleurs (Hunt et al. 1999). La prévisibilité des concentrations de proies dans l'espace et dans le temps est une contrainte fondamentale majeure pour les prédateurs. Elle va dépendre notamment des processus physiques et biologiques responsables de leur formation.

A large échelle spatiale (plusieurs milliers de km), les eaux pélagiques sont parsemées d'« oasis » issues de la présence de **courants** et de **fronts océaniques** (i.e. les zones de convergence) définissant les grandes masses d'eau, dont la position est relativement stable et prévisible d'une année sur l'autre (Park et al. 1998). A méso-échelle (de l'ordre de 1000 km), les augmentations de productivité peuvent être provoquées par la naissance de **tourbillons** temporaires (« eddies »). Enfin, à plus fine échelle (plusieurs dizaines de km), la distribution des proies dans le milieu pélagique est largement imprévisible à partir des facteurs physiques (Hunt & Schneider 1987) et les prédateurs marins peuvent utiliser le comportement d'autres prédateurs (Davoren et al. 2003) ou des indices



biologiques tels que l'odeur des masses d'eau (Nevitt & Bonadonna 2005), pour localiser les agrégations de proies.

En milieu côtier ou péri-insulaire, par contre, l'augmentation de la productivité et la concentration des proies peuvent être prédites à l'échelle de dizaines voire de centaines de km lorsqu'elles sont la conséquence de processus hydrographiques augmentant la disponibilité des nutriments et ainsi la production primaire. C'est le cas par exemple des phénomènes d'**upwelling** (remontée d'eau profonde froide et enrichie en nutriments à la surface de l'océan, sous l'effet de vents de surface quasi-permanents, principalement en zone côtière) ou des **effets d'île** (augmentation de la biomasse phytoplanctonique et de la productivité à l'approche des socles insulaires, suite à une plus grande stabilité verticale et une plus grande disponibilité des nutriments) (Allanson et al. 1985). Lorsque des processus physiques tels que les **courants tidaux** forcent les agrégations de proies, celles-ci se produisent à de plus petites échelles spatiales et temporelles (Hunt et al. 1999). La prévisibilité des concentrations de proies peut ainsi varier de quelques heures (courants tidaux) jusqu'à l'échelle des saisons, selon les processus impliqués (Hunt & Schneider 1987, Wolanski & Hammer 1988, Schneider 1991, Hunt et al. 1999).

De manière générale, la prévisibilité temporelle de l'abondance des proies est plus faible à très fine échelle spatiale qu'à grande échelle. Du fait de l'échelle réduite des **zones côtières**, la **productivité accrue** par rapport aux eaux pélagiques s'accompagne également d'une plus grande **hétérogénéité spatio-temporelle** (Hunt & Schneider 1987, Branch et al. 1987).

2. Un milieu contraignant ?

Quiconque a déjà observé les déplacements sous-marins d'animaux tels que les thons (e.g. le thon rouge *Thunnus thynnus* avec une vitesse de nage de 30 km/h en pointe), concevra difficilement que le milieu marin puisse être contraignant pour ces organismes. Pourtant l'évolution de la performance globale d'un organisme (comme la locomotion ou l'acquisition de ressources alimentaires) est souvent dirigée par l'action de multiples



pressions sélectives sur de multiples aspects du phénotype et implique fréquemment des **compromis** entre fonctions conflictuelles (e.g. Schluter & McPhail 1992, Skúlason & Smith 1995, Walker 1997). Ainsi, les impressionnantes capacités d'accélération de la plupart des poissons peuvent être influencées par des facteurs aussi divers que l'inertie et les forces de frottement de l'organisme dans l'eau, la taille de la nageoire caudale, l'activité enzymatique musculaire, la température de l'eau, etc..., facteurs eux-mêmes interdépendants (Ghalambor et al. 2003).

A fortiori, le milieu marin présente d'importantes contraintes pour les oiseaux et mammifères marins, retournés secondairement à la vie aquatique :

- Dans un milieu 800 fois plus dense et 60 fois plus visqueux que l'air (Dejours 1987) et où la conductivité thermique est 20 fois supérieure, les activités telles que la localisation, la poursuite et la capture des proies, mais aussi leur absorption et leur digestion, peuvent représenter un **coût énergétique** significatif pour ces animaux. Ainsi, le taux de consommation d'oxygène durant la locomotion peut représenter de 4 à 11 fois le niveau au repos chez les mammifères marins (Elsner 1986, Williams et al. 1993). L'absorption de proies froides par des endothermes et leur digestion subséquente peut également être coûteuse, le taux métabolique augmentant de 30 à 67 % au-dessus des niveaux de repos après l'ingestion de proies (Costa & Williams 1999).
- Pour les oiseaux marins et les pinnipèdes (otaries, éléphants de mer, phoques, ...), s'ajoute une contrainte supplémentaire durant la reproduction, celle de devoir retourner régulièrement à terre pour assurer les soins parentaux tout en se nourrissant en mer («**central place foraging** », Orians & Pearson 1979). Du point de vue de la théorie de l'approvisionnement optimal, cette contrainte souligne l'importance de facteurs tels que **la distance entre site de reproduction et ressources alimentaires, l'abondance et la distribution spatio-temporelle des ressources et leur prévisibilité**, dans l'élaboration des stratégies de recherche alimentaire.



- Enfin, chez les prédateurs plongeurs à respiration aérienne, la **limitation de leurs stocks d'oxygène** durant la plongée constitue une contrainte majeure. Les stocks d'oxygène d'un individu (dans le tractus respiratoire, le sang et les muscles) limitent ainsi ses capacités de plongée en termes de durée et, par conséquent, de profondeur. De plus, les oiseaux et mammifères plongeurs ne pouvant renouveler leurs stocks d'oxygène qu'à la surface, ils doivent systématiquement allouer à cette activité une certaine durée après chaque plongée, ce qui diminue automatiquement le gain d'énergie par unité de temps. Cette **durée de récupération** sera d'autant plus longue si l'animal épuise ses réserves d'oxygène avant d'être remonté en surface, malgré des **processus d'économie d'énergie** (bradycardie, vasoconstriction périphérique). Dans ce cas, le métabolisme passe du mode **aérobie** au mode **anaérobie**, très coûteux en énergie et qui va résulter en l'accumulation dans l'organisme d'un déchet métabolique toxique, **l'acide lactique**, qui ne pourra être éliminé que lentement en surface.

Pour les prédateurs endothermes à respiration aérienne, les activités liées à la recherche alimentaire sont donc potentiellement très coûteuses en temps et en énergie. Les individus doivent être capables à la fois d'acquérir suffisamment d'énergie dérivant de l'ingestion de proies afin de parvenir à un bilan énergétique positif et d'ajuster leurs dépenses en fonction de leurs décisions d'allocation (reproduction, survie, croissance) (Weimerskirch et al. 2003).

3. Stratégies de recherche alimentaire des prédateurs marins supérieurs

Il a longtemps été impossible d'étudier finement les stratégies d'acquisition des ressources et leurs variations chez les prédateurs marins. Le milieu marin et le rayon d'action de ces prédateurs (que ce soit en vol ou en plongée) empêchaient en effet les scientifiques d'aller au-delà des études à terre (durée des absences, variations de masse corporelle) et des observations directes en mer depuis des embarcations, forcément limitées



à ce qui se produisait au-dessus de la surface de l'eau. Heureusement, le développement de la **micro-électronique** et la production **d'enregistreurs de données miniaturisés** ces 20 dernières années ont permis d'accroître considérablement les connaissances (voir Wilson et al. 2002).

Au-delà des grandes différences interspécifiques, nous savons maintenant qu'au sein d'une même espèce les individus peuvent montrer de grandes **variations dans leurs stratégies de recherche alimentaire** (durée des voyages, comportement de plongée, distribution en mer...) en fonction des **changements dans l'abondance et la distribution des ressources** (oiseaux marins : Bost et al. 1997, Weimerskirch 1998a, Ropert-Coudert et al. 2002, Tremblay & Cherel 2003, Grémillet et al. 2004 ; pinnipèdes : McCafferty et al. 1998, Boyd 1999, Georges et al. 2000). Cependant, la réponse des prédateurs aux changements dans la disponibilité de leurs proies dépend de nombreux autres paramètres tels que la saison, le stade reproducteur (Salamolard & Weimerskirch 1993, Charrassin et al. 2002) ou les facteurs physiques de l'environnement (Hunt et al. 1999, Charrassin & Bost 2001). Il apparaît ainsi difficile de **dissocier les effets** de ces différents facteurs sur le comportement des prédateurs. Une étude à **l'échelle microgéographique** des stratégies de recherche alimentaire adoptées **concomitamment** (même année, même stade reproducteur) par des populations géographiquement proches, mais différant dans leur accès aux ressources, permettrait sans doute d'éliminer une partie de ces effets confondants (Kirkwood & Robertson 1997, Radl & Culik 1999).

D. Problématique et structure de la thèse

Cette thèse s'est donnée pour objectif de répondre aux questions suivantes :

- **Quelles sont les réponses des populations de prédateurs marins en termes de stratégie de recherche alimentaire face à la variation spatiale des ressources à l'échelle microgéographique ?**



- **Ces variations du comportement alimentaire sont-elles liées à la variation d'autres traits d'histoire de vie importants tels que la masse et la taille corporelles ou la chronologie de la reproduction ?**

- **Si les traits d'histoires de vie des populations diffèrent d'un habitat à l'autre, quel en est le déterminisme et quelles en sont les conséquences démographiques et génétiques ?**

Pour cela, nous avons choisi d'étudier deux espèces **d'oiseaux marins côtiers**, le manchot papou (*Pygoscelis papua*) et le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*), sur l'archipel de Kerguelen (sud de l'Océan Indien). Recherchant leur nourriture en zone côtière, ces espèces sont fortement dépendantes des **conditions océanographiques locales**, particulièrement en termes de disponibilité des **ressources alimentaires**. Effectivement, des travaux précédents ont montré l'existence de différences inter-colonies à Kerguelen, au niveau du régime alimentaire et des caractéristiques reproductrices chez le manchot papou (Bost & Jouventin 1990) et au niveau de la morphologie chez les deux espèces (Bost et al. 1992). Enfin, ces deux espèces étant phylogénétiquement relativement éloignées (Marchant & Higgins 1990), nous avons pu nous affranchir partiellement de l'influence des contraintes intrinsèques des organismes et chercher ainsi à mettre en évidence de manière plus nette le **rôle des facteurs trophiques dans la différenciation des populations**.

Chacune de ces trois questions fait l'objet d'un chapitre de la thèse au sein duquel sont exposés et discutés les résultats. Les 5 publications issues de ce travail (3 acceptées ou publiés, 2 en préparation) sont intégrés en annexes. Les trois chapitres centraux sont précédés d'un exposé général des méthodes employées (dont le détail figure dans les articles) et suivis de la synthèse des principaux résultats dont nous discuterons l'interprétation évolutive. Enfin, nous clorons ce mémoire sur les perspectives de recherche offertes.

Méthodes





II. METHODES

A. Etudes antérieures

Dans sa thèse intitulée « Variation spatio-temporelle des ressources marines et stratégies adaptatives des oiseaux côtiers : le cas du manchot papou (*Pygoscelis papua*) », Charles-André Bost (1991) est l'un des premiers à traiter de manière très complète la question de l'influence des ressources alimentaires locales sur les traits d'histoire de vie du manchot papou. Ses travaux se sont principalement focalisés sur l'écologie de cette espèce dans l'archipel de Crozet (**Fig. 3**) et ont permis de dresser la première synthèse de la variabilité de l'écologie de l'espèce à l'échelle de son aire de répartition. Enfin, et cela constitue le point de départ de la présente thèse, il a également consacré un chapitre aux variations microgéographiques des traits d'histoire de vie du manchot papou à l'échelle de l'archipel de Kerguelen (**Fig. 3**).

De larges variations morphologiques entre colonies étaient ainsi mises en évidence, à la fois chez le manchot papou et également chez le cormoran de Kerguelen (Bost et al. 1992). En effet, selon la localisation des colonies, face à la pleine mer (colonies de mer ouverte) ou protégées au fond du Golfe du Morbihan (colonies de mer fermée), la différence de masse s'avérait atteindre 36 % pour le manchot papou et jusqu'à 60 % pour le cormoran, celle de la taille de l'aile ou de l'aileron 8 % pour le manchot papou et 15 % pour le cormoran (**Fig. 4**). Ces différences sont d'autant plus frappantes que la variabilité des caractères morphologiques est généralement relativement faible chez les populations d'oiseaux (environ 4 %, Barbraud 2000). Chez le manchot papou, ces différences morphologiques sont associées à des variations de l'écologie de la reproduction et du régime alimentaire entre les différents types de colonies (Bost & Jouventin 1990, Bost 1991). Cet ensemble de variations a permis une première description chez cette espèce d'une différenciation phénotypique portant sur un grand nombre de traits et de poser la question du lien entre cette différenciation et la variabilité de la disponibilité des proies entre sites. Cependant, les données rapportées ne concernaient qu'une saison de reproduction et les outils technologiques disponibles à l'époque ne permettaient pas d'études fines



Figure 3. Carte du continent antarctique et des îles sub-antarctiques.

Les archipels de Crozet et de Kerguelen sont situés dans la zone indienne de l'Océan Austral.

Map of Antarctica and the subantarctic islands. The Crozet and Kerguelen archipelagos are located in the Indian part of the Southern Ocean.

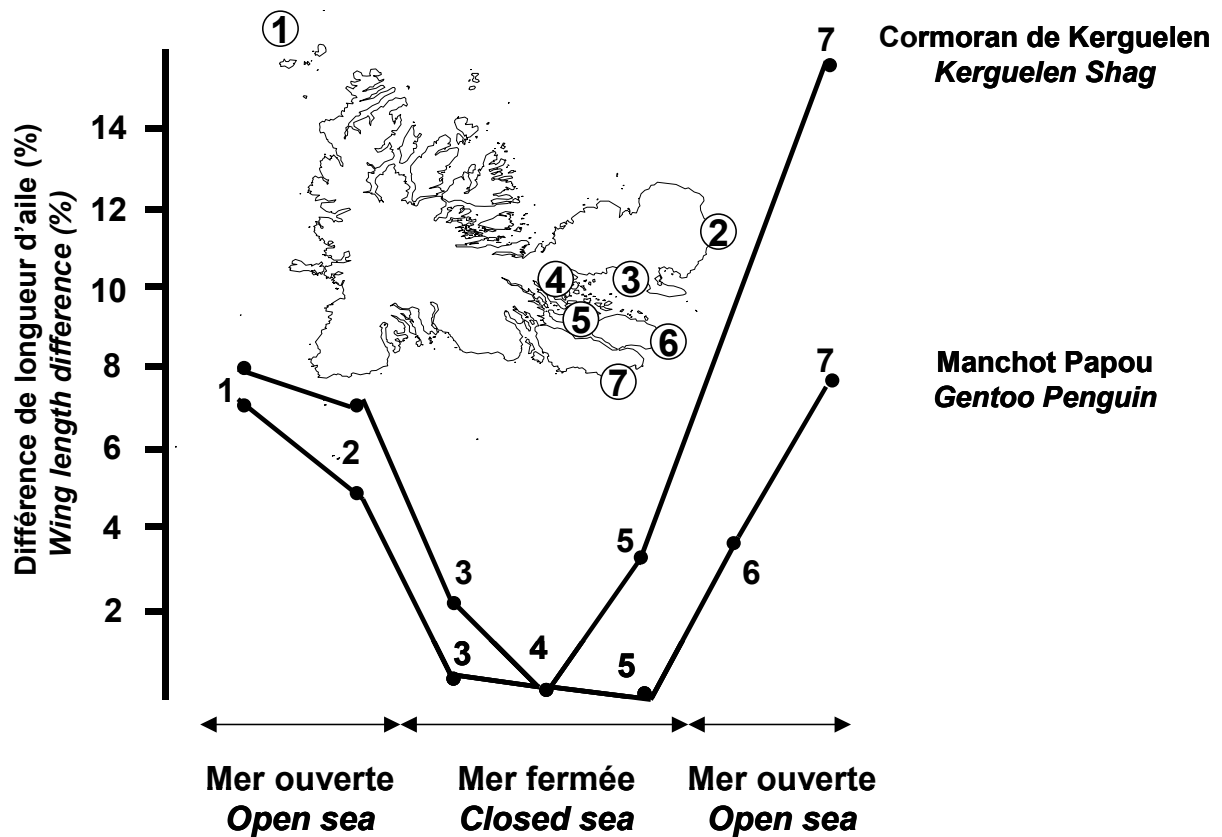


Figure 4. Différentiation morphologique à l'échelle de l'archipel de Kerguelen chez le manchot papou (*Pygoscelis papua*) et le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) (d'après Bost et al. 1992).

1, 2, 6, 7 : colonies de mer ouverte; 3, 4, 5 : colonies de mer fermée.

*Morphological differentiation at the Kerguelen archipelago's scale in the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) and the Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*). 1, 2, 6, 7 : open sea colonies; 3, 4, 5 : closed sea colonies (from Bost et al. 1992).*



des stratégies alimentaires, et en particulier du comportement en mer. Enfin, le déterminisme des variations restait inconnu.

C'est pourquoi la présente thèse se propose de se focaliser sur une comparaison fine des stratégies alimentaires du manchot papou entre sites, à la fois à l'échelle du voyage et à celle de la plongée, de confirmer les variations observées au niveau de la morphologie et de l'écologie de la reproduction, d'examiner les liens entre les stratégies de recherche alimentaire et les variations précédemment évoquées, et enfin d'entreprendre une première tentative d'expérimentation visant à comprendre les mécanismes responsables de cette variabilité. Il a également été décidé d'élargir l'étude au cormoran de Kerguelen, espèce écologiquement très proche, afin de déterminer dans quelle mesure les processus mis à jour pouvaient être généralisés à d'autres espèces d'oiseaux côtiers vivant dans le même environnement marin.

B. Site d'étude

1. L'Océan Austral

L'Océan Austral représente 20 % de la superficie océanique mondiale et héberge **l'un des écosystèmes les plus productifs au monde**. Il est formé par la réunion des Océans Atlantique, Pacifique et Indien en une masse d'eau annulaire entourant le continent antarctique et circulant d'ouest en est sous l'effet du Courant Antarctique Circumpolaire (CAC). Cet ensemble est séparé latitudinalement par des fronts hydrologiques délimitant des masses d'eau aux caractéristiques physico-chimiques propres (voir Belkin & Gordon 1996) (**Fig. 5**). La masse d'eau la plus importante de l'Océan Austral, l'Eau Profonde Circumpolaire (EPC), est chaude, saline, pauvre en oxygène mais riche en nutriments et provient des plus faibles latitudes. A la rencontre du continent antarctique, vers 65°S, l'EPC remonte et donne naissance à l'Eau Antarctique de Surface (EAS), enrichie en éléments nutritifs (nitrates, phosphates et silicates). Ce

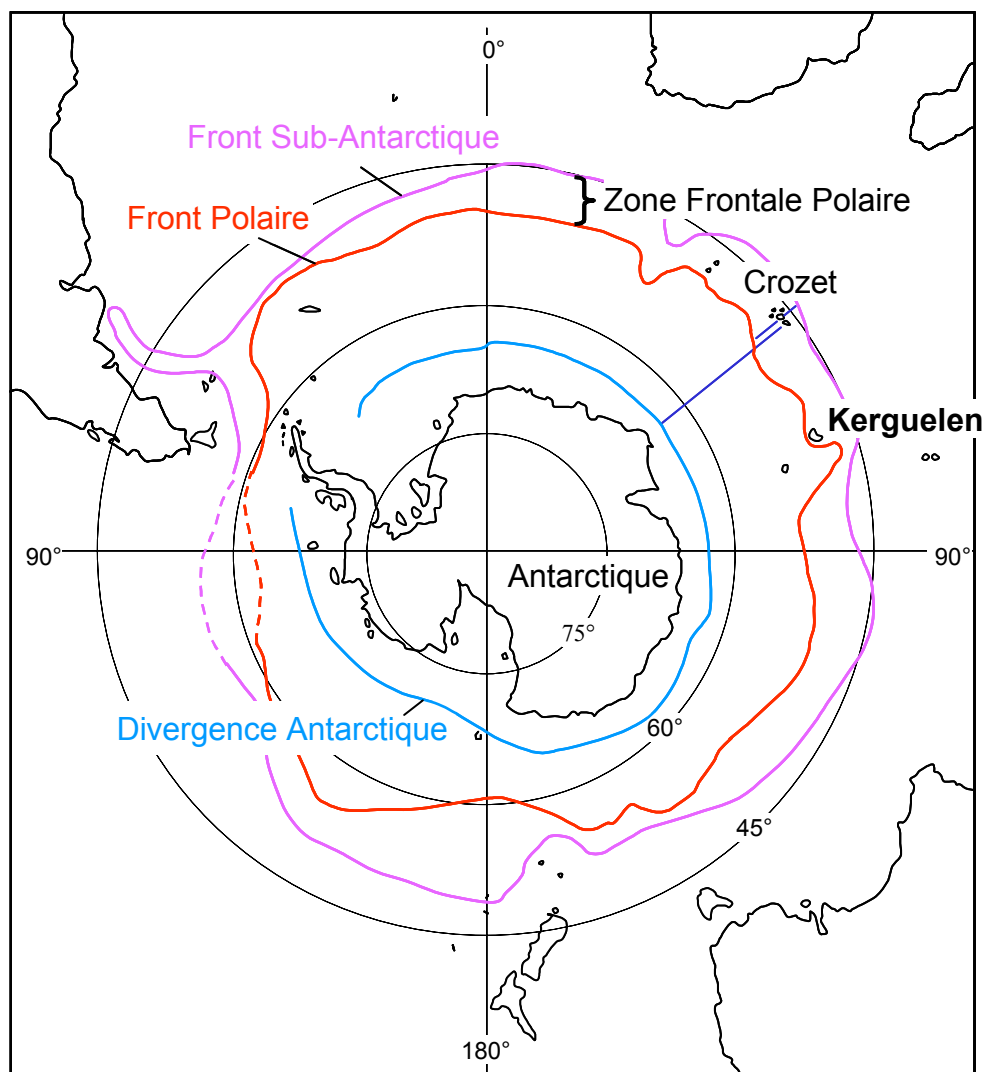


Figure 5. Carte de l'Océan Austral et des principaux fronts hydrologiques (d'après Belkin & Gordon 1996, Park & Gambéroni 1997).

Map of the Southern Ocean and the main hydrologic frontal structures (from Belkin & Gordon 1996, Park & Gambéroni 1997).



système constitue un premier front hydrologique : la **Divergence Antarctique**. L'EAS (3-5°C) dérive vers le nord sous l'action du CAC et vers 50°S, plonge sous les Eaux Sub-Antarctiques de Surface (ESS) plus chaudes (8-14°C) au niveau d'une zone constituant un nouveau front : le **Front Polaire**. Plus au nord, se trouvent deux autres zones frontales importantes : tout d'abord, le **Front Sub-Antarctique** (FSA) et le **Front Sub-Tropical** (FST) résultant de la convergence des ESS et des Eaux Sub-Tropicales (EST) plus chaudes et marquant la limite nord de l'Océan Austral. La position de ces différents fronts peut varier sensiblement selon les régions, selon les saisons et selon les années (Park & Gambéroni 1995, Park et al. 1998, Moore et al. 1999). Ainsi, la topographie des fonds marins dirige parfois certaines structures plus au nord (à l'est de la Péninsule Antarctique, à l'est de la Terre Adélie et au nord de la Mer de Ross, et le long du talus oriental du plateau de Kerguelen), étendant ainsi vers de plus faibles latitudes des zones hautement productives (Tynan 1998).

La productivité biologique primaire et secondaire moyenne est particulièrement stimulée **au niveau des plateaux péri-insulaires** (Atkinson & Peck 1990) par rapport au secteur océanique, et **au niveau des zones frontales** (Pakhomov et al. 1994, Pakhomov & Froneman 2000) grâce à la remontée d'éléments nutritifs et au mélange de masses d'eau de températures différentes.

2. L'archipel de Kerguelen : une vaste oasis

L'archipel de Kerguelen (48°45'-50°00' S, 68°45'-70°58' E) est situé dans un secteur hydrologique complexe en rapport avec une topographie sous-marine particulièrement accidentée (Duhamel 1987, Park & Gambéroni 1997). Il est caractérisé à la fois par **le plus vaste plateau péri-insulaire de l'Océan Austral** (100 495 km² entre 0 et 500 m de profondeur) et par **la proximité du Front Polaire** (approximativement 35-40 km de la côte est) qui le contourne littéralement du sud vers le nord-est (Park et al. 1998) (**Fig. 6**). Ceci en fait un des secteurs les plus productifs de la zone sub-antarctique. L'enrichissement en fer dissous de ses eaux



côtières (5.3-12.6 nM, soit des concentrations considérablement supérieures aux 0.16 nM typiquement mesurés dans les eaux pélagiques antarctiques, Martin et al. 1990) en fait une véritable oasis pour la production biologique (Bucciarelli et al. 2001). Cet enrichissement est permis par les interactions entre le Front Polaire et les courants tidaux sur la limite est du plateau (Charrassin et al. 2002). La biomasse phytoplanctonique est ainsi nettement plus élevée (3 à 8 fois) sur le plateau de Kerguelen qu'elle ne l'est dans les eaux du large environnantes (Jacques et al. 1982, Tréguer 1987).

L'importante productivité de son plateau permet à l'archipel d'accueillir une véritable « arche de Noé » : **35 espèces nicheuses d'oiseaux marins** (une communauté parmi les plus diversifiées au monde) (Jouventin et al. 1984, Weimerskirch et al. 1989), 3 espèces reproductrices de pinnipèdes, et 7 espèces de mammifères introduits (mais ceci est une autre histoire !). Sa superficie (7215 km²), ses côtes découpées à l'extrême et la complexité du secteur hydrologique définissent ensemble **une grande variété d'environnements** le long des côtes, parfois très contrastés. Afin d'étudier les réponses des populations à la variation spatiale des ressources alimentaires, nous avons choisi des colonies de manchots papous et de cormorans de Kerguelen situées soit 1) face à la pleine mer (**colonies dites de mer ouverte**), soit 2) au fond du Golfe du Morbihan (**colonies dites de mer fermée**). L'étude du régime alimentaire a été réalisée dans quatre colonies de manchots papous ; celle du comportement en mer dans trois colonies de manchots papous distantes de 20 à 55 km et dans deux colonies de cormorans distantes de 54 km (**Fig. 7**). De manière générale, ces sites présentent les caractéristiques suivantes :

- **Mer ouverte**: les colonies ont directement accès au plateau de Kerguelen et à ses ressources, dominées par une **abondante ichthyofaune** (Duhamel 1987). Les colonies situées à l'est de Kerguelen (au nord-est sur la Péninsule Courbet ou au sud sur les presqu'îles Jeanne d'Arc et

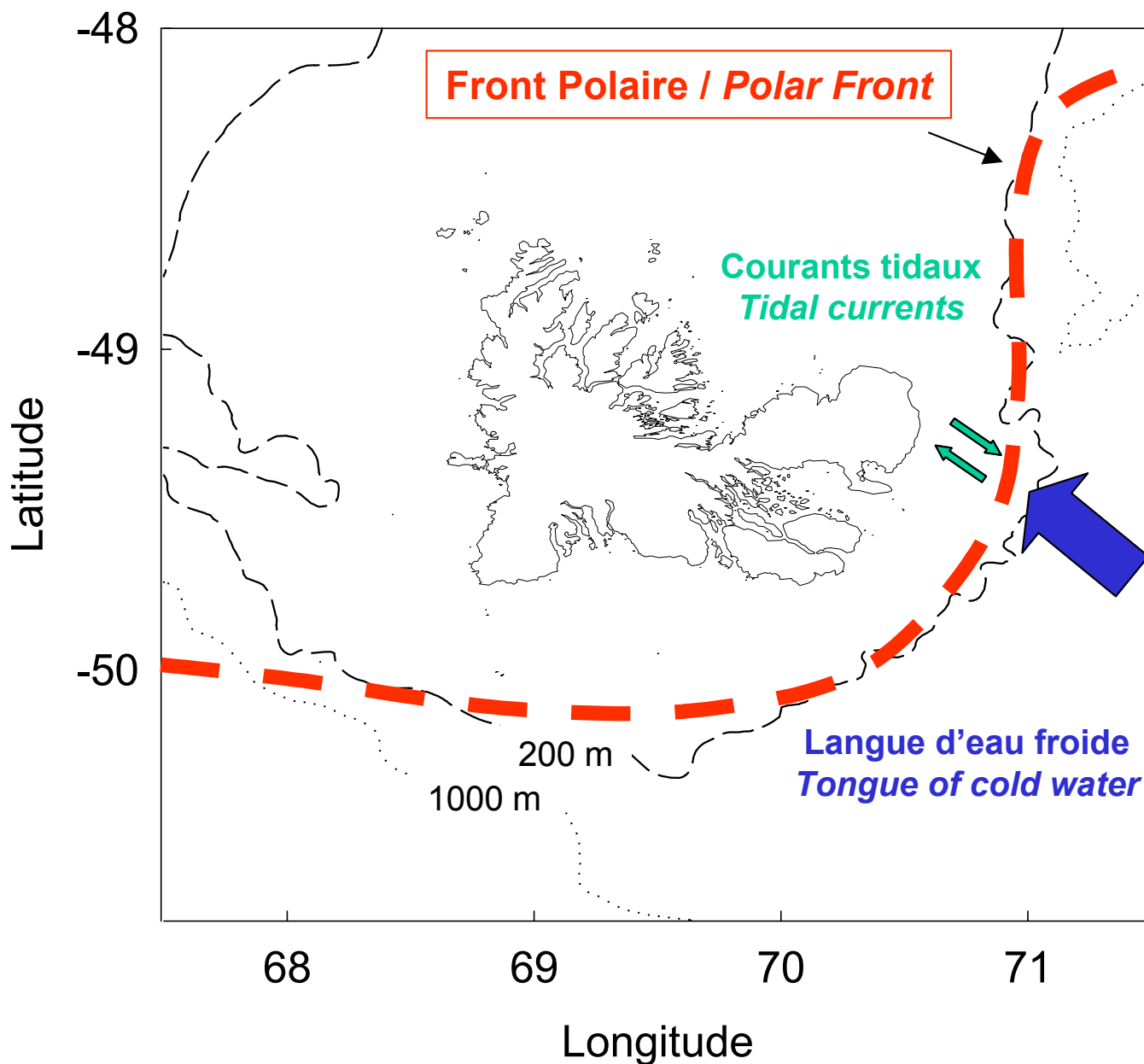


Figure 6. Position des principaux courants et structures hydrologiques influençant la productivité biologique autour de l'archipel de Kerguelen (d'après Park et al. 1998, Charrassin et al. 2002).

Location of the main currents and hydrologic structures which influence the biological productivity around Kerguelen archipelago (from Park et al. 1998, Charrassin et al. 2002).

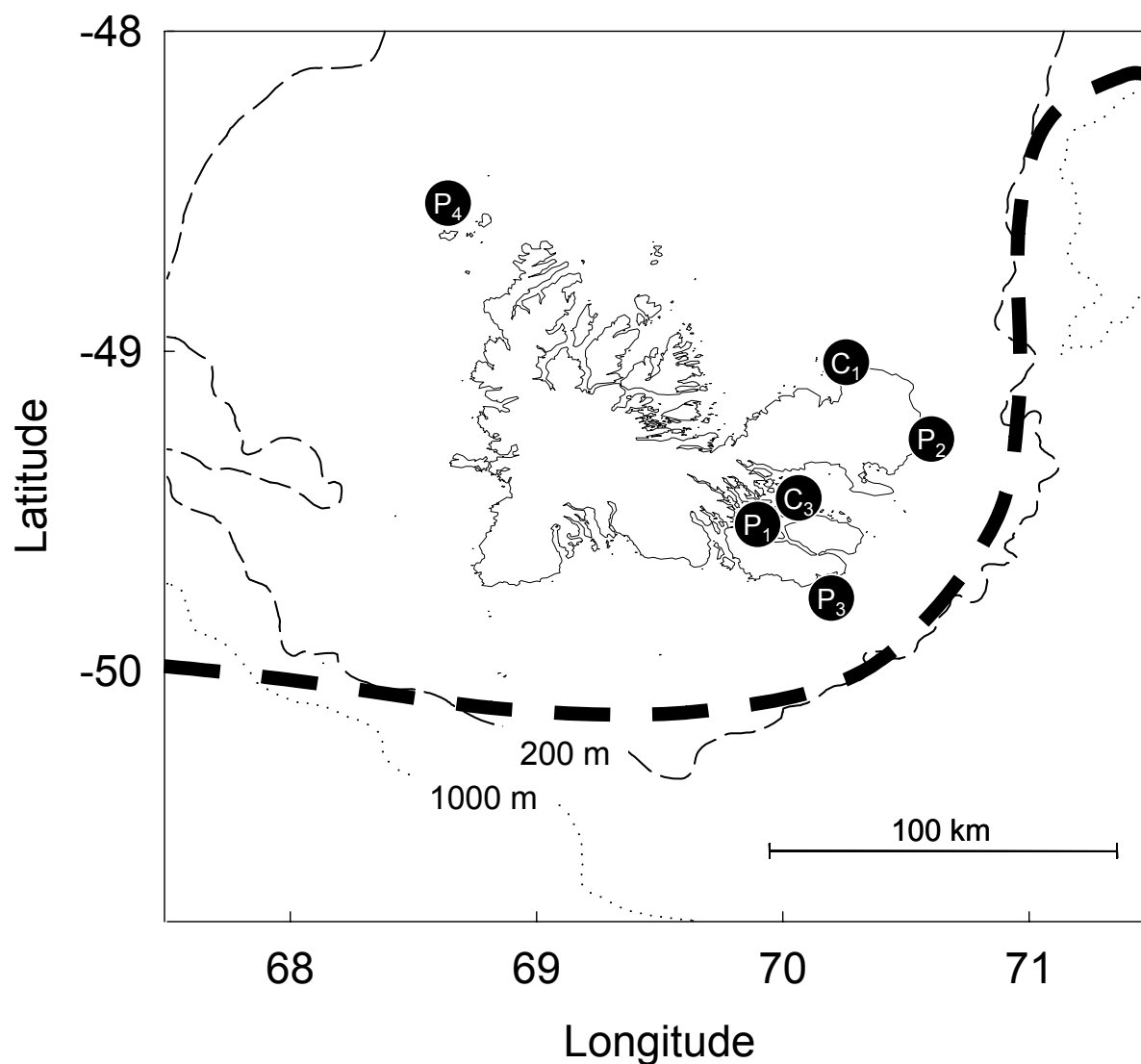


Figure 7. Localisation des colonies d'étude sur l'archipel de Kerguelen.

P_1 , P_2 , P_3 , P_4 : colonies de manchots papous où le régime alimentaire a été étudié ;
 P_1 , P_2 , P_3 : colonies de manchots papous où le comportement en mer a été étudié ;
 C_1 , C_2 , C_3 : colonies de cormorans de Kerguelen où le comportement en mer a été étudié.

Location of the study colonies on Kerguelen archipelago. P_1 , P_2 , P_3 , P_4 : gentoo penguin colonies where diet was studied; P_1 , P_2 , P_3 : gentoo penguin colonies where at-sea behaviour was studied; C_1 , C_2 , C_3 : Kerguelen shag colonies where at-sea behaviour was studied.



Ronarc'h) sont à peu près à équidistance du Front Polaire (35 à 40 km environ) alors que les colonies situées au nord-ouest (Îles Nuageuses) en sont beaucoup plus éloignées (de l'ordre de 200 km environ). La biomasse zooplanctonique est également plus faible à l'ouest qu'à l'est de l'archipel (Koubbi 1993).

- **Mer fermée** : les colonies sont situées dans la plus vaste des baies de l'archipel (700 km²), un golfe partiellement clos, peu profond (50 m le plus souvent, avec quelques fosses pouvant aller jusqu'à 200 m de profondeur) et relié à la pleine mer par une passe (50 m de profondeur) dans sa partie est. Ce milieu, à faible amplitude tidale, protégé des courants et enrichi par les matières inorganiques apportées par les rivières affluentes (Duchêne 1989), entretient une importante production de mésozooplancton (Razouls et al. 1996, 1997, Riaux-Gobin & Bourgoin 2002) qui à son tour permet le développement **d'importantes populations de crustacés** omnivores et carnivores. Le fond du Golfe du Morbihan est situé approximativement à 80 km du Front Polaire.

C. Modèles biologiques

1. Le manchot papou

L'ordre des Sphénisciformes comprend la seule famille des manchots (Spheniscidae) et comporte 6 genres (*Aptenodytes*, *Eudyptes*, *Eudyptula*, *Megadyptes*, *Pygoscelis* et *Spheniscus*) et 17 espèces. Cette famille se serait différenciée des oiseaux volants il y a plus de 40 millions d'années (Sparks & Soper 1987, Davis & Darby 1990). Privés de leurs capacités de vol, les manchots sont les oiseaux les plus performants au niveau de la nage en sub-surface et de la plongée à grande profondeur grâce à des sacs aériens réduits, un corps extrêmement hydrodynamique, la perte de la pneumatocité de leurs os et une propulsion sous-marine par l'utilisation d'ailes transformées en palettes natatoires rigides, les ailerons, associée à un renforcement des muscles pectoraux. Originaires du centre du Gondwana, les manchots ne sont présents que dans l'hémisphère sud et regroupent des espèces dont la taille varie de 41 à 110 cm de hauteur et la



masse de 1 à 40 kg environ pour le manchot pygmée (*Eudyptula minor*) et le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*).

Malgré des **adaptations morphologiques** similaires, les manchots montrent une **grande hétérogénéité au niveau de leur écologie et de leur comportement** (Croxall & Davis 1999). Cette variabilité est sans aucun doute liée à la large gamme de biotopes colonisés par ces espèces, depuis la banquise antarctique jusqu'aux côtes sub-tropicales en passant par les îles sub-antarctiques. Les stratégies de recherche alimentaire en particulier sont extrêmement variables (Kooyman 2002) : certaines espèces (le manchot pygmée et le manchot de Humboldt *Spheniscus humboldti* par exemple) se contentent de plonger jusqu'à 20 m de profondeur pour se nourrir quand d'autres plongent à plus de 500 m de profondeur (le manchot empereur) afin de capturer des poissons et calmars pélagiques ; la durée des voyages alimentaires durant la reproduction varie selon les espèces et les saisons ; certaines espèces ne s'éloignent pas à plus de quelques kilomètres de leurs colonies quand d'autres peuvent entreprendre des voyages de plus de 600 km ; les espèces sub-antarctiques (comme le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*) rejoignent souvent les eaux productives de la zone du Front Polaire quand les espèces antarctiques (comme le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* et le manchot à jugulaire *Pygoscelis antarctica*) restent habituellement près des côtes, le long du talus continental, ou à proximité de la limite de la banquise.

Au sein du genre *Pygoscelis*, on retrouve trois espèces dont deux, le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le manchot à jugulaire (*Pygoscelis antarctica*), sont inféodées aux côtes du continent antarctique, tandis que la troisième, **le manchot papou** (*Pygoscelis papua*), possède l'une des aires de répartition les plus étendues parmi les manchots (Stonehouse 1970). Celle-ci s'étend en effet de l'archipel de Crozet en zone sub-antarctique (latitude 46°S) jusqu'à la Péninsule Antarctique (latitude 65°S) (**Fig. 8**). Troisième des manchots par sa taille (70 cm), la masse corporelle du manchot papou varie en moyenne de 4.2 à 6.8 kg selon les localités. La dimension **côtière** de son comportement de recherche alimentaire semble

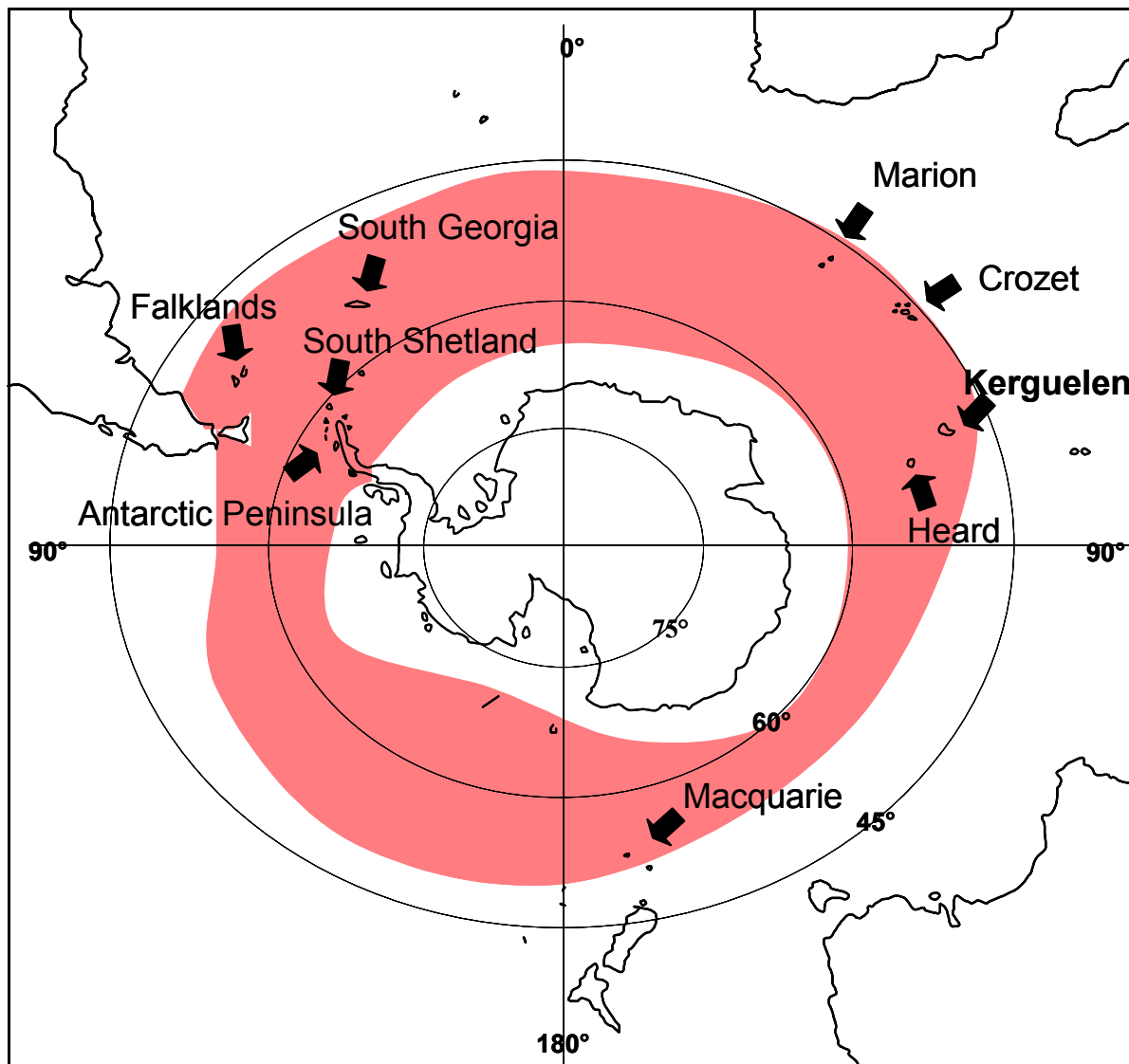


Figure 8. Aire de répartition du manchot papou (*Pygoscelis papua*) et principaux sites de reproduction.

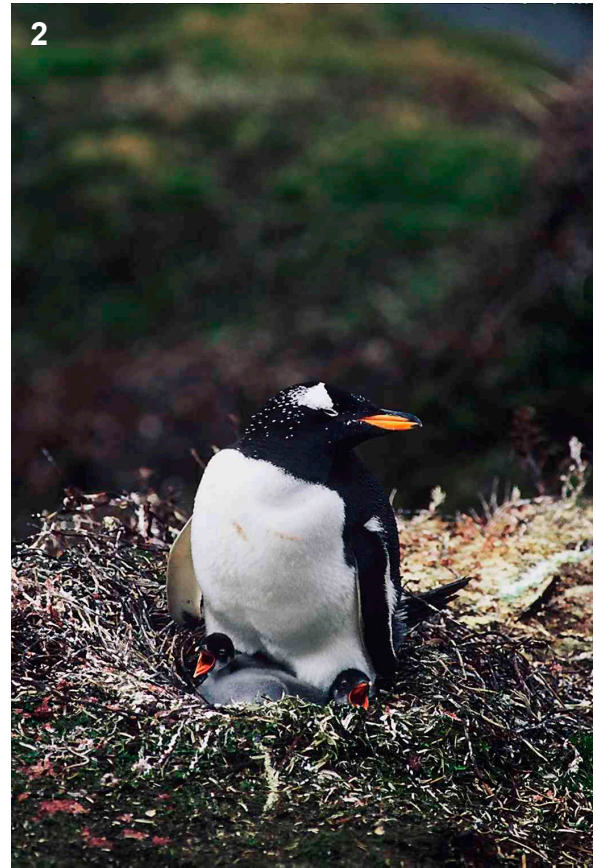
*Distribution range of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) and main breeding sites.*



être une caractéristique fondamentale de l'espèce (Bost & Jouventin 1990).

La population reproductrice de Kerguelen a été évaluée à environ 40 000 couples, i.e. 12 % de la population mondiale, répartis en petites colonies le long de la côte découpée de l'archipel (Bost & Jouventin 1990). Cependant, en se basant sur des comptages partiels, il semblerait que cette population ait diminué de plus de 30 % ces 15 dernières années, probablement en relation avec une diminution des ressources alimentaires (**Annexe 1**). Cette diminution de la population reproductrice de Kerguelen pourrait s'inscrire dans le cadre d'une tendance générale à la diminution des populations sub-antarctiques ces 5 à 20 dernières années, alors que les populations antarctiques sont stables ou en augmentation (voir Woehler et al. 2001). Les caractéristiques reproductrices de la population de Kerguelen sont proches de celles des autres localités les plus septentrionales de l'aire de répartition du manchot papou, i.e. les îles Crozet et Marion. Ainsi, à Kerguelen, la ponte de deux œufs a lieu à la fin de l'hiver austral (entre mi-août et fin septembre), le taux d'approvisionnement et le taux de croissance des poussins sont lents, associés à une longue période d'élevage et à un faible succès reproducteur par rapport aux localités les plus australes comme les îles Shetland du Sud ou la Péninsule Antarctique (**Annexe 2 et Fig. 9**).

Au moment où ont débuté ces travaux (2001), peu d'études s'étaient penchées sur les stratégies de recherche alimentaire du manchot papou. Seules deux se sont intéressées aux variations de son régime alimentaire entre localités ou entre colonies d'une même localité (Hindell 1989, Bost & Jouventin 1990) et **aucune n'a étudié les variations spatiales de son comportement de plongée** qui n'a été décrit que dans cinq de ses neuf localités de reproduction (Adams & Wilson 1987, Croxall et al. 1988, Williams et al. 1992, Bost et al. 1994a, Robinson & Hindell 1996, Wilson et al. 1996). De plus, la distribution et les mouvements en mer du manchot papou n'ont été que rarement déterminés par des méthodes directes, c'est-à-dire par télémétrie satellite ou géolocalisation (Wilson et al. 1998 durant la saison de reproduction ; Clausen & Pütz 2003, Tanton et al 2004 en hiver).



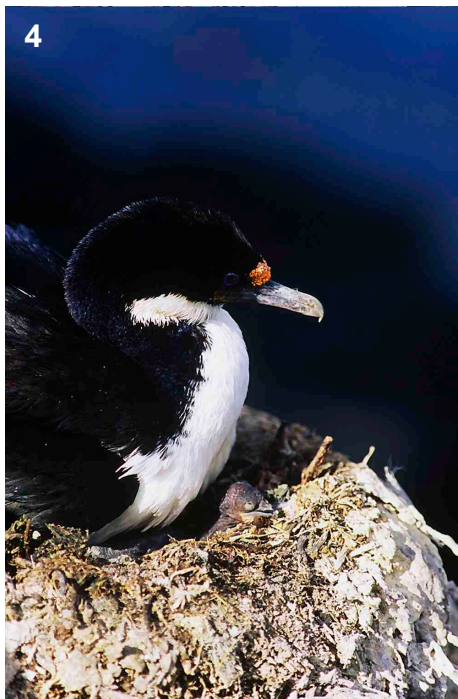
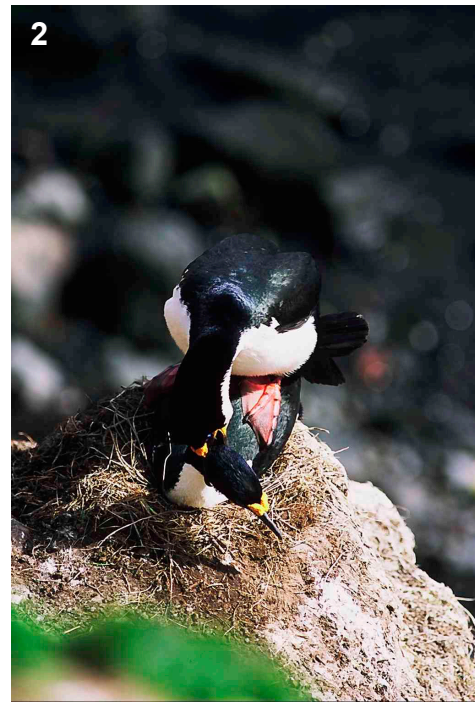
- 1 : incubation (fin août-début octobre)
- 2-3 : élevage du petit poussin (octobre)
- 4 : jeunes émancipés, en crèche (novembre-janvier)
- 5 : la crèche est calme... (décembre)
- 6 : nourrissage sur la plage de l'Estacade (décembre)



Figure 9. Cycle reproducteur du manchot papou / *Breeding cycle of the gentoo penguin.*
Photos / Pictures : Valère Marsaudon & Amélie Lescroël.



1-2 : construction du nid et accouplement (novembre)
3 : adulte sur nid (décembre)



4 : poussin juste éclos (décembre)
5 : nourrissage « sportif » d'un grand poussin (janvier)
6 : juvénile prêt pour la grande aventure (mars)

Figure 10. Cycle reproducteur du cormoran de Kerguelen / *Breeding cycle of the Kerguelen shag.*
Photos / Pictures : Valère Marsaudon & Amélie Lescroël.



2. Le cormoran de Kerguelen

Au sein de l'ordre des Péléciformes (ou de celui des Ciconiiformes selon Sibley & Monroe 1990), la systématique de la famille des *Phalacrocoracidae*, celle des cormorans, est particulièrement sujette à débat. Selon les auteurs, la famille des *Phalacrocoracidae* a pu comprendre 2 (Van Tets 1976) ou 9 genres (Siegel-Causey 1988) et un nombre encore plus variable d'espèces et de sous-espèces. Cependant, les derniers travaux semblent s'entendre sur un genre unique *Phalacrocorax* comprenant 38 espèces (Marchant & Higgins 1990, Sibley & Monroe 1990, del Hoyo et al. 1992, Feduccia 1999).

Les difficultés à situer les cormorans à l'intérieur des arbres phylogénétiques ne sont peut-être pas sans rapport avec l'originalité de la voie évolutive empruntée par rapport aux autres oiseaux marins. En effet, ce groupe ne semble pas avoir eu besoin d'adaptations morphofonctionnelles sophistiquées pour se répandre dans le monde entier, des tropiques aux plus hautes latitudes, tant dans le milieu marin que dans le milieu dulçaquicole (Grémillet et al. 2001). Les cormorans auraient plutôt développé des **adaptations comportementales**, choisissant de se nourrir dans des zones hautement productives et minimisant le temps passé dans l'eau froide en zone polaire afin de compenser leur piètre isolation corporelle (maximisant ainsi le nombre de captures par unité de temps, Grémillet et al. 2001). La taille et la masse des cormorans sont très variables selon les espèces : 50-100 cm, 350-4000 g, 80-160 cm d'envergure. Tous utilisent leurs membres inférieurs pour se propulser sous l'eau et se nourrissent majoritairement de poissons. Le dimorphisme sexuel est marqué, les mâles étant à la fois plus grands et plus lourds.

La taxonomie des cormorans de l'Océan Austral est tout aussi complexe et changeante. Dans de nombreuses îles sub-antarctiques, dans la partie la plus australe de l'Amérique du Sud, ainsi que sur la Péninsule Antarctique à des latitudes supérieures à 68°S, se rencontrent des cormorans caractérisés par un cercle oculaire bleu vif ; une gorge et un ventre blancs ; le dessus de la tête, l'arrière du cou et la face supérieure



noir brillant ; une caroncule orange à la base de la mandibule supérieure et une huppe en plumage nuptial. Ils furent d'abord considérés comme une seule et même espèce, le cormoran impérial (*Phalacrocorax atriceps*) (Watson 1975), puis divisés en huit sous-espèces (dont le cormoran de Kerguelen *Phalacrocorax atriceps verrucosus*), ensuite considérées comme huit espèces distinctes (dont **le cormoran de Kerguelen** *Phalacrocorax verrucosus*) (Marchant & Higgins 1990, Sibley & Monroe 1990). C'est cette dernière dénomination que nous utiliserons, tout en gardant en mémoire la proximité du cormoran de Kerguelen avec les autres espèces du complexe « cormoran impérial » (« Blue-eyed Shag complex »).

Au début de ce travail, le cormoran de Kerguelen était connu pour sa grande **variabilité morphologique** entre colonies (Weimerskirch et al. 1989, Bost et al. 1992) mais **son écologie alimentaire restait inconnue**. La population reproductrice est estimée à 6000-7000 couples qui se reproduisent en petites colonies (3-30 couples, parfois jusqu'à 400 dans l'est de l'archipel) le long de la côte (Weimerskirch et al. 1989). Les cormorans de Kerguelen pèsent de 1.7 à 3.2 kg en moyenne selon les colonies et pondent environ 3 œufs entre le printemps et l'été austral (**Fig. 10**).

3. Justification du choix des modèles d'étude

En lien avec les objectifs définis précédemment, nous avons choisi d'étudier ces deux espèces d'oiseaux marins pour les raisons suivantes :

- Ce sont des oiseaux côtiers, particulièrement dépendants des ressources alimentaires à proximité de leurs colonies.
- Kerguelen est un archipel à la côte très découpée (la longueur de côte est comparable à celle de la France pour une superficie proche de celle de la Corse), situé en zone frontale (au niveau du Front Polaire) et les conditions océanographiques y sont variables et contrastées selon les sites.
- Durant la reproduction, ces oiseaux sont contraints de revenir régulièrement à terre, pour relever leur partenaire et jeûner à leur tour sur



le nid, et/ou pour nourrir leurs jeunes. On peut donc penser que de fortes pressions de sélection vont s'exercer sur les stratégies de recherche alimentaire à cette phase du cycle.

- Les deux espèces ont développé des adaptations morphofonctionnelles très différentes au milieu marin et subissent des contraintes phylogénétiques vraisemblablement distinctes. Ceci permet d'isoler l'influence des contraintes environnementales.
- Le manchot papou et les cormoran du complexe « cormoran impérial » jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes de l'Océan Austral dont ils sont les deux principaux consommateurs benthiques aviens. La compréhension des facteurs influençant leurs histoires de vie peut donc contribuer à celle du fonctionnement de ces écosystèmes.
- Ces oiseaux reviennent régulièrement à terre et sont de suffisamment grande taille pour être équipés d'enregistreurs de plongée ou de systèmes de localisation télémétrique. Ils sont aussi relativement peu farouches par rapport aux oiseaux continentaux et peuvent aisément être capturés et manipulés.

NB : le manchot papou est classé dans la catégorie « Near Threatened » de la liste rouge des espèces menacées établie par la « World Conservation Union » (IUCN 2004) ; toutes les espèces de cormorans sont protégées en France par l'arrêté du 17 avril 1981 fixant les listes des oiseaux protégés sur l'ensemble du territoire français. Les deux espèces sont intégralement protégées dans les Terres australes et antarctiques françaises par l'arrêté du 14 Août 1998.

D. Méthodes

Les données utilisés dans ce mémoire proviennent 1) de la thèse de Charles-André Bost (1991) pour ce qui concerne les données brutes de contenus stomacaux, 2) du travail que j'ai effectué lors de deux campagnes de terrain à Kerguelen, Terres Australes et Antarctiques Françaises, en 2002 (septembre à décembre) et 2003-2004 (novembre à février), et 3) du travail



réalisé par les volontaires à l'aide technique du programme 394 de l'Institut Polaire Paul-Emile Victor : Vivien Chartendault, Cédric Marteau, Fabrice Le Bouard et Léopold Denonfoux.

1. Etudes en mer : l'outil micro-électronique

Le matériel et les méthodes utilisés pour les études en mer sont détaillés dans les articles concernés, il ne sera donc fait ici qu'une brève revue des techniques utilisées. En particulier, les détails tels que la taille des échantillons et les dates d'équipement figurent dans l'**annexe 4** pour les manchots papous et dans l'**annexe 5** pour les cormorans.

- *Enregistreurs de plongée :*

Nous avons utilisé des enregistreurs de plongée de type MK7 et MK9, commercialisés par Wildlife Computers (USA) afin de décrire le comportement de plongée des oiseaux étudiés (**Fig. 11**). Ces instruments pèsent environ 30 g, ils sont relativement profilés pour limiter la résistance exercée par l'eau et sont conçus pour enregistrer la pression, la température, la lumière et la salinité à intervalles de temps réguliers. Les enregistreurs doivent être programmés via un ordinateur avant d'être fixés sur les oiseaux et doivent être impérativement récupérés pour pouvoir télécharger les données qu'ils contiennent. Deux techniques ont été utilisées selon le modèle d'étude. Chez les manchots, l'hydrodynamisme est une caractéristique primordiale qui influence fortement la vitesse de nage. Les enregistreurs doivent donc être fixés **dans le bas du dos**, le long de la colonne vertébrale (tout en laissant accès à la glande uropygiale), minimisant ainsi l'effet de traîne (Bannasch et al. 1994) (**Fig. 12 A**). Chez les cormorans, nous avons choisi d'utiliser une nouvelle technique, celle de **l'attachement ventral**,

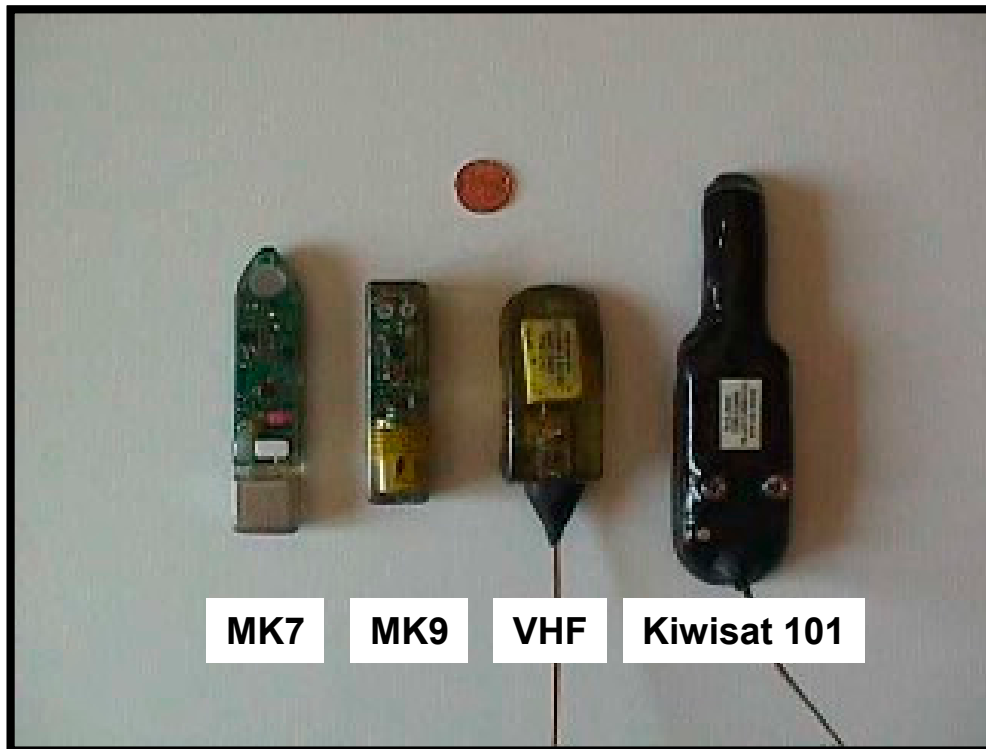


Figure 11. Matériel utilisé pour l'étude du comportement en mer du manchot papou (*Pygoscelis papua*) et du cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*). MK7 et MK9 : enregistreurs de plongée (Wildlife Computers); VHF : émetteurs VHF (Wildlife Computers); Kiwisat 101 : balise Argos (Sirtrack Ltd.).

*Devices used in the study of the at-sea behaviour of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) and Kerguelen shags (*Phalacrocorax verrucosus*). MK7 and MK9 : time-depth recorders (Wildlife Computers); VHF : radiotransmitters (Wildlife Computers); Kiwisat 101: satellite transmitters (Sirtrack Ltd.).*

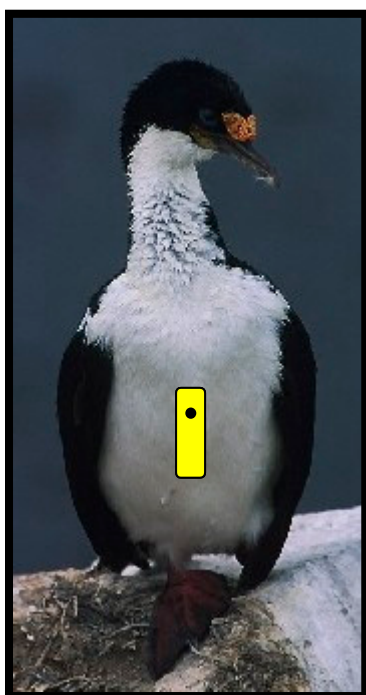
**A.****B.**

Figure 12. Techniques d'attachement des enregistreurs de plongée.

A : attachement dorsal (manchot papou)

B : attachement ventral (cormoran de Kerguelen)

Attachment techniques of time-depth recorders. A : dorsal attachment (gentoo penguin); B : ventral attachment (Kerguelen shag).



développée par Tremblay et al. (2003) chez le guillemot de Troïl (*Uria aalge*) (**Fig. 12 B**). Cette technique permet, par l'analyse simultanée des profils de pression, de température et de lumière, d'identifier les phases de repos à la colonie, de vol, de repos en mer et de plongée et de calculer des budgets-temps (**Fig. 13**).

- *Télémetrie satellite :*

Le suivi spatial des déplacements en mer du manchot papou a été effectué grâce à l'utilisation de **balises Argos** de type Kiwisat 101, fournies par Sirtrack Ltd. (Nouvelle-Zélande) (**Fig. 11**). Ces instruments pèsent moins de 80 g et les localisations s'effectuent via le système Argos. Ces balises émettent à intervalles réguliers (45 s) un signal avec une fréquence particulière, capté par des satellites en orbite terrestre basse. Les satellites transfèrent les signaux vers des stations terrestres qui les retransmettent automatiquement vers des centres de traitement (à Toulouse dans notre cas). Ce sont ces centres qui déterminent la localisation des balises sur la surface du globe et qui distribuent ces résultats aux laboratoires, accompagnés d'une classe de précision permettant ensuite de « filtrer » les localisations en fonction de leur qualité. Ces localisations ont une précision maximale de 150 m et sont reçues avec un intervalle de quelques minutes à plusieurs heures. Pour ces raisons, l'utilisation de balises Argos n'est pertinente que pour des animaux réalisant des voyages relativement longs et distants, de l'ordre de la journée par exemple. Etant données la faible masse des cormorans et la durée des voyages alimentaires relevée dans la littérature (3h pour le cormoran de Géorgie du Sud, *Phalacrocorax georgianus*, et 5h pour celui de Macquarie, *Phalacrocorax purpurascens*), nous n'avons pas équipé les cormorans de Kerguelen de balises Argos.

- *Télémetrie VHF :*

Des émetteurs VHF (**Fig. 11**) ont été utilisés pour mesurer la durée

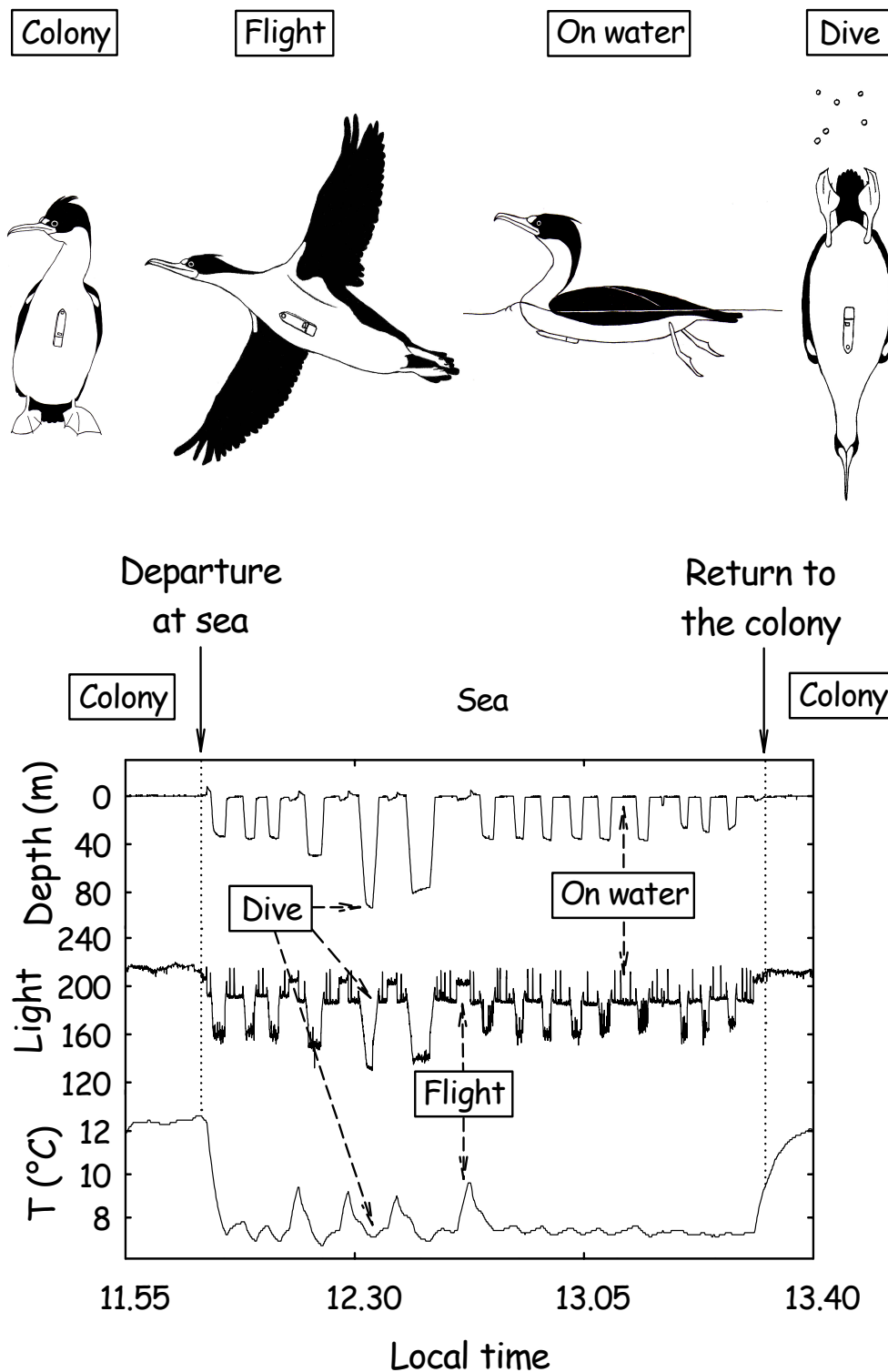


Figure 13. Identification des différentes activités entreprises par les cormorans grâce à l'utilisation d'enregistreurs de plongée fixés ventralement et à l'analyse simultanée des profils de pression, de lumière et de température (repris de Tremblay et al. sous presse).

Identification of the various shag activities using ventrally-attached time-depth recorders and simultaneously analysing the depth, light and temperature profiles (from Tremblay et al. in press).



des voyages en mer des manchots papous en période de crèche. En effet, à cette période, les deux parents ne sont plus présents sur le nid en alternance mais partent tous deux en mer, laissant leur(s) poussin(s) thermiquement émancipé(s) à terre avec les autres poussins de la colonie. Par la suite, ils ne reviennent que pendant de courtes périodes pour le(s) nourrir, parfois pendant la nuit. Il n'est donc plus possible de mesurer la durée des voyages par simple observation de l'alternance des deux parents et l'alternative consistant à peser de manière répétée les poussins au cours de la journée pour détecter les nourrissages est très perturbante pour la crèche. Ces émetteurs pèsent 36 g et ont été fixés sur les oiseaux pour une période de 3 à 6 jours afin d'enregistrer plusieurs durées de voyage par individu. Comme les balises Argos, les émetteurs ont une fréquence propre et émettent un signal toutes les secondes environ. La présence ou l'absence des individus sur ou à proximité de la colonie (une centaine de mètres au plus) a été déterminée grâce au balayage manuel des différentes fréquences VHF, toutes les 2 h, nuit et jour, à l'aide d'une antenne directionnelle et d'un récepteur VHF.

Dans tous les cas, les oiseaux ont été capturés et équipés après avoir relevé leur partenaire durant l'incubation ou l'élevage du (des) petit(s) poussin(s), ou après avoir nourri leur(s) poussin(s) durant la période de crèche.

2. Etudes à terre : observations et mesures directes

Les détails relatifs à la méthodologie et à la taille des échantillons, sont donnés dans les articles concernés figurant en annexe.

- Phénologie de la reproduction :

La chronologie des pontes et des éclosions a été suivie par l'examen précautionneux du contenu des nids de manchots papous (40 en mer ouverte et 40 en mer fermée en 2002, 52 dans chaque site en 2003), marqués grâce à une étiquette en plastique numérotée et fichée



au sol de façon à les identifier facilement à distance. Ces visites ont été effectuées tous les deux jours, par période de une à deux semaines entre mi-août et fin-octobre. Le nombre et la taille des œufs ont également été notés (voir **Annexe 2**). Cette étude n'a pu être menée sur le cormoran faute de durée suffisante des campagnes de terrain.

- *Durée des voyages en mer :*

Chez les deux espèces, la durée des voyages durant les périodes d'incubation et d'élevage du petit poussin a été mesurée grâce à des **observations directes** lors de passages répétés sur le pourtour des colonies d'étude (voir **Annexe 4** pour le manchot papou et **Annexe 5** pour le cormoran). Durant l'incubation, les oiseaux présents sur les nids d'une colonie ou sous-colonie ont été marqués à l'aide d'une solution d'acide picrique, un colorant jaune orangé, sur les flancs chez les manchots papous, au cou chez les cormorans. Ce marquage a été effectué grâce à un pinceau fixé à l'extrémité d'une perche et n'a pas nécessité de capturer les oiseaux. Sur chacun de ces nids, l'un des deux partenaires était donc marqué et l'autre non. Des observations à distance, régulières au cours de la journée, ont ensuite permis d'évaluer la durée des présences à la colonie et celle des voyages en mer pour chacun des partenaires, tout en minimisant le dérangement occasionné.

- *Régime alimentaire :*

Le régime alimentaire a pu être étudié de manière détaillée chez le manchot papou grâce à la collecte de nombreux contenus stomacaux durant les périodes d'incubation, d'élevage du petit poussin et de crèche, en 1987 et 1989 (voir **Annexe 3**). Ces contenus ont été collectés par **lavage stomacal** à l'eau tiède, selon la technique décrite par Wilson (1984), qui évite de sacrifier les oiseaux. Les lavages ont été réalisés sur des adultes reproducteurs après un voyage en mer. Les contenus récoltés ont été filtrés sur le terrain, conservés dans l'alcool ou congelés, et expédiés en métropole pour être triés au laboratoire.



Les contenus stomacaux des **manchots équipés** d'enregistreurs de plongée en 2002 et 2003 ont également été collectés lorsque c'était possible. Nous ne disposons en effet d'aucune information concernant les heures de retour des oiseaux équipés... et il est parfois arrivé que nous ne soyons pas en mesure de les capturer à leur retour (retours de nuit, nourrissages intervenant avant la capture, observateurs occupés à d'autres manipulations...). Des lavages stomacaux ont également été réalisés au retour des **cormorans équipés** d'enregistreurs de plongée et nous avons récupéré tout régurgitat spontané de ces oiseaux. Des pelotes de réjection ont également été collectées de manière opportuniste dans les colonies. Les résultats concernant les oiseaux équipés des deux espèces n'ont malheureusement pu être analysés en détail dans le cadre de ce mémoire en raison du temps considérable qu'il aurait fallu allouer à ce travail. Pour le manchot papou, ces résultats confirment qualitativement les données de 1987 et 1989. Ces données feront l'objet de publications postérieures à cette thèse.

- *Croissance des poussins :*

La croissance des poussins des deux espèces a été suivie dans des nids marqués (étiquette plastique numérotée), de l'éclosion au départ en mer chez le manchot papou (en mer ouverte, 27 poussins suivis jusqu'au départ en mer en 2003 et 8 en mer fermée), principalement durant la phase de croissance exponentielle chez le cormoran de Kerguelen (24 poussins en mer ouverte et 24 en mer fermée en 2003) (**Fig. 14**). Les poussins ont été pesés et mesurés tous les 1-2 jours, à la même heure de la journée. Ce suivi a nécessité le **marquage individuel des poussins** au sein de chaque nichée. Les petits poussins ont été marqués grâce à la pose de « brassards » numérotés à l'aile chez les manchots, à la patte chez les cormorans (voir **Annexe 2** pour les manchots papous, **Annexe 5** pour les cormorans). Peu de temps avant l'émancipation thermique, les poussins de manchots ont été marqués par implantation en sous-cutané d'une petite



Figure 14. Suivi de la croissance de jeunes cormorans, nécessitant un équipement vestimentaire étanche pour l'expérimentateur...(Décembre 2003)

Monitoring the growth of young shags : about the need of waterproof clothes for the field-worker... (December 2003)



Figure 15. Mesures biométriques sur un manchot papou reproducteur à l'Anse de l'Antarctic (Janvier 2004)

Biometrical measurements on a breeding gentoo penguin at Anse de l'Antarctic (January 2004)



étiquette plastique (une partie interne et une partie externe numérotée) sur la nuque.

- *Succès reproducteur* :

Le succès reproducteur des manchots papous a été déterminé dans des **colonies témoin**, non dérangées (une colonie en mer ouverte et une colonie en mer fermée). A distance, à l'aide de jumelles, nous avons compté le nombre d'oiseaux incubants, i.e. le nombre de nids au début de l'incubation, ainsi que le nombre total de poussins produits par la colonie au moment du départ en mer. Le succès reproducteur a été obtenu en divisant ce nombre de poussins par le nombre de nids et s'exprime donc en **nombre de poussins par couple reproducteur** pour une colonie donnée. Faute de temps suffisant sur le terrain, cette étude n'a pu être menée sur le cormoran.

- *Biométrie* :

Dans tous les sites d'étude et pour les deux espèces, tous les oiseaux capturés à l'occasion de l'une ou l'autre des études ont fait l'objet de mesures biométriques : masse corporelle, longueur de l'aile, longueur et hauteur du culmen pour les manchots papous (**Fig. 15**) ; masse corporelle, longueur de l'aile pliée, longueur du crâne (de l'arrière du crâne à l'extrémité du culmen) et longueur du tarse pour les cormorans. Ceci nous a permis de collecter un grand nombre de données biométriques pour les deux espèces et dans 5 sites.

- *Mécanismes de différenciation* :

Afin de déterminer l'origine de la différenciation phénotypique des populations, deux types d'études ont été engagés.

- La première a consisté en un **transfert de très jeunes poussins** (moins de 5 jours) de manchots papous **depuis une colonie de mer ouverte** sur la côte est de la Péninsule Courbet (« Estacade ») **vers une colonie de mer fermée** située dans le nord du Golfe du Morbihan (« Anse des Papous ») (**Fig. 16**). En mer ouverte, les

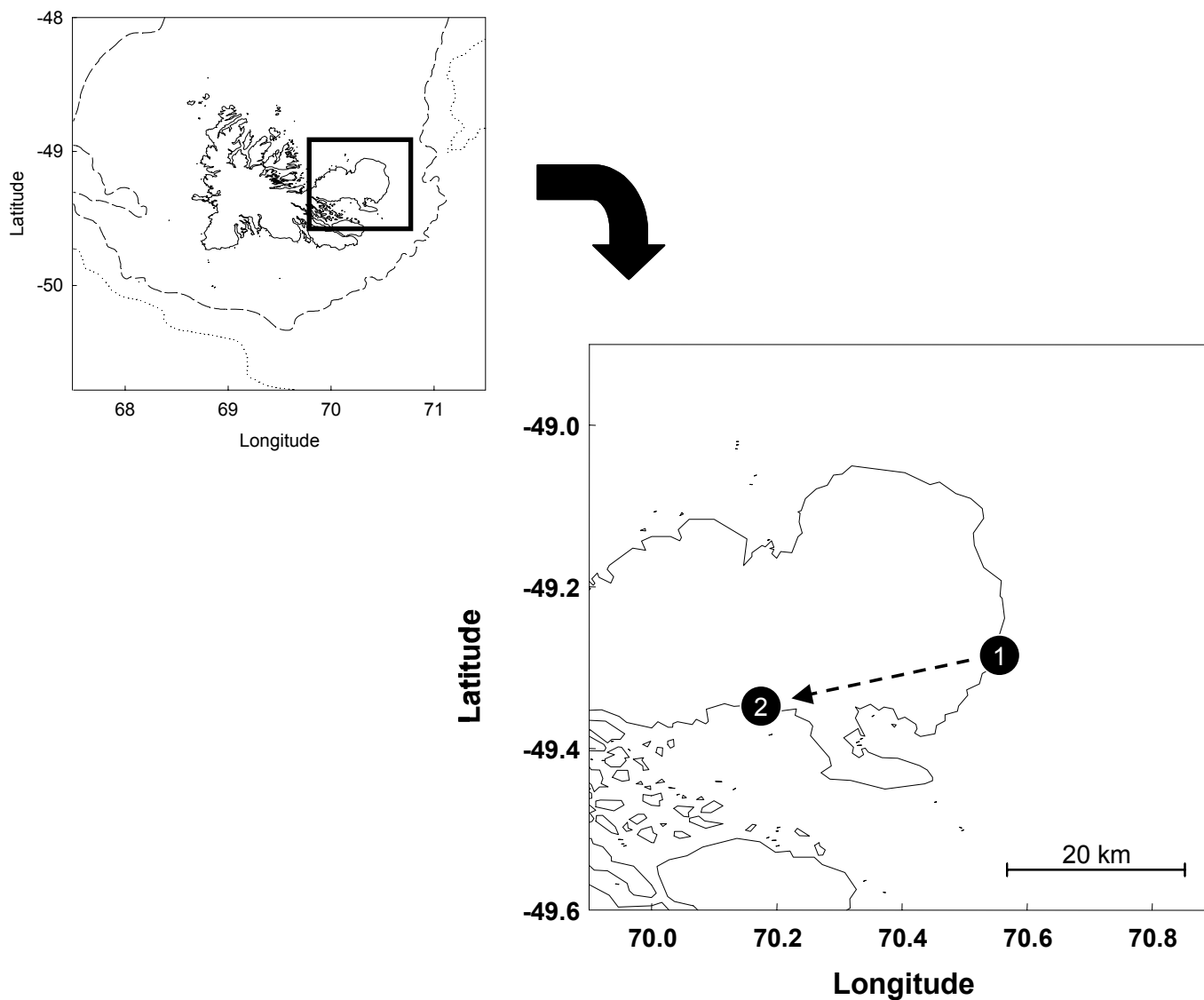


Figure 16. Localisation des sites impliqués dans le transfert de très jeunes poussins de manchots papous depuis une colonie de mer ouverte (1) vers une colonie de mer fermée (2), en octobre 2003 et octobre 2004.

Location of the sites involved in the transfer of very young gentoo penguin chicks from an open sea colony (1) towards a closed sea colony (2), in October 2003 and October 2004.



manchots papous se reproduisent en effet plus tôt qu'en mer fermée (1 à 3 semaines), ce qui laisse le temps de repérer et prélever des poussins à l'éclosion pour les transférer à des adultes en fin d'incubation en mer fermée. Les manchots papous pondent 2 œufs mais à Kerguelen ne parviennent à élever qu'un seul poussin dans 99.5 % des cas. Nous avons choisi de ne prélever un poussin que dans les nids contenant 1 œuf et 1 poussin ou 2 poussins, afin de ne pas mettre les parents concernés en échec reproducteur et de minimiser l'impact de notre manipulation. Ce transfert a été réalisé en octobre 2003 et renouvelé en octobre 2004, après approbation du comité d'éthique de l'Institut Polaire et de l'Administration des TAAF.

Le transfert complémentaire (mer fermée vers mer ouverte cette fois) n'a pu être envisagé en raison de la synchronie relativement marquée des pontes et des éclosions en mer ouverte. Il était en effet déterminant que les poussins transférés grandissent dans les mêmes conditions que ceux de leur colonie d'adoption et soient mis en crèche à la même période en raison de la prédation considérable exercée par les labbes (*Catharacta antarctica lonnbergi*) sur les poussins isolés.

En mer ouverte, les parents d'origine ont été pesés et mesurés (en 2004 mais pas en 2003, en raison de contraintes logistiques) tout comme les poussins qui ont été marqués individuellement à l'aide de brassards en Velcro® numérotés. Les poussins sélectionnés (10 en 2003 et 19 en 2004) ont ensuite été rapatriés le plus rapidement possible vers le Golfe du Morbihan dans des boîtes isolantes pourvues d'aérations, à pied (6h de marche) ou en tracteur (4h). Si nécessaire, les poussins ont été réchauffés sous une lampe lors du passage sur la base de Port-aux-Français. Ils ont été ensuite « donnés en adoption » à des adultes incubants de mer fermée dont les nids avaient été repérés par avance, c'est-à-dire glissés sous le ventre de ceux-ci après en avoir retiré les œufs. Ces œufs ont été mesurés (petit et grand diamètre) puis congelés en vue d'analyses ultérieures. Le suivi de la croissance des poussins transférés a ensuite été réalisé en même temps que celui des poussins du site d'accueil et selon le protocole général décrit plus haut.



- La seconde étude a consisté à prélever des **échantillons sanguins** dans 5 colonies de manchots papous et 4 colonies de cormorans, à raison de 30 individus par colonies (**Fig. 17 et 18**). L'étude de ces échantillons, en cours, est menée en collaboration avec Hélène Gachot du Centre d'Ecologie et de Physiologie Energétiques (CNRS, Strasbourg). Elle permettra d'étudier la structure génétique des populations par RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), technique d'amplification aléatoire de l'ADN par PCR (Polymerisation Chain Reaction). Une fraction de chaque échantillon sera conservée en vue d'analyses ultérieures à l'aide de marqueurs microsatellites, détecteurs plus efficaces de la variabilité génétique mais dont la technique est plus difficile à mettre en place.

3. Protocole général

Les travaux de cette thèse sont basés sur une **comparaison entre colonies situées en mer ouverte et colonies situées en mer fermée, aux mêmes stades de reproduction et durant les mêmes années**. Il a donc fallu au cours d'une saison (de terrain ou de reproduction selon le point de vue !) organiser d'incessants déplacements entre sites, à raison en général d'une semaine en alternance dans chaque type de site de manière à collecter des données comparables. D'un point de vue logistique, ce fût une difficulté majeure à surmonter. A Kerguelen, les déplacements sont en effet bien souvent tributaires des conditions météorologiques mais aussi de la disponibilité et du bon fonctionnement des moyens nautiques lorsqu'il s'agit de se rendre dans les îles du Golfe du Morbihan. Enfin les oiseaux équipés ne rentrent pas toujours dans les temps prévus et dans ce cas... il faut les attendre, ce qui décale le calendrier des opérations d'autant.

Chez le **manchot papou**, et à l'exception de l'étude du régime alimentaire réalisée en 1987 et 1989 (voir **Fig. 7**), la phénologie de la reproduction, la durée des voyages en mer, le comportement et la

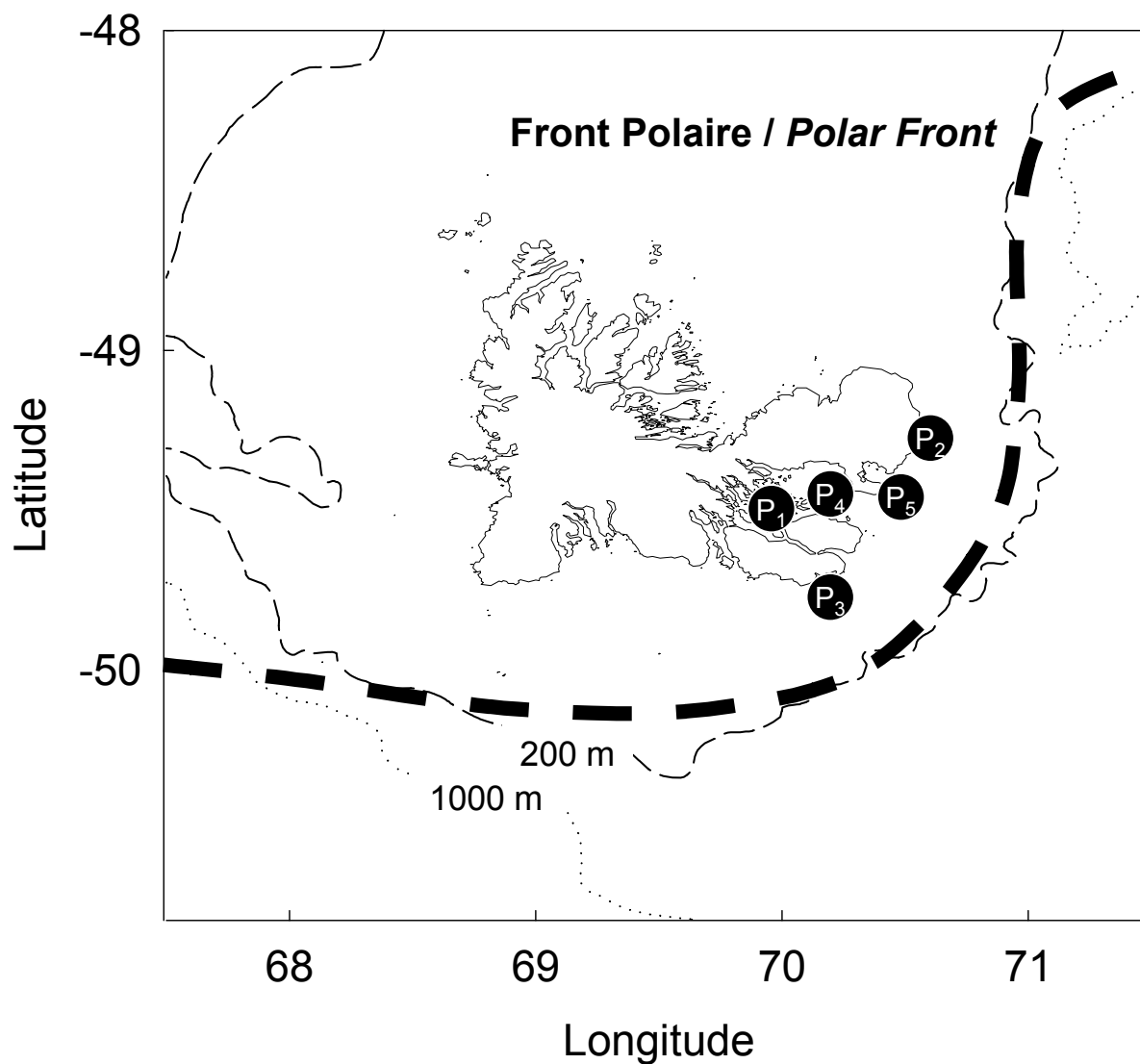


Figure 17. Localisation des colonies de manchots papous (*Pygoscelis papua*) étudiées dans l'archipel de Kerguelen.

P₂, P₃, P₅ : colonies de mer ouverte; P₁, P₄ : colonies de mer fermée.

Location of the studied gentoo penguin colonies (Pygoscelis papua) at Kerguelen archipelago. P₂, P₃, P₅ : open sea colonies; P₁, P₄ : closed sea colonies.

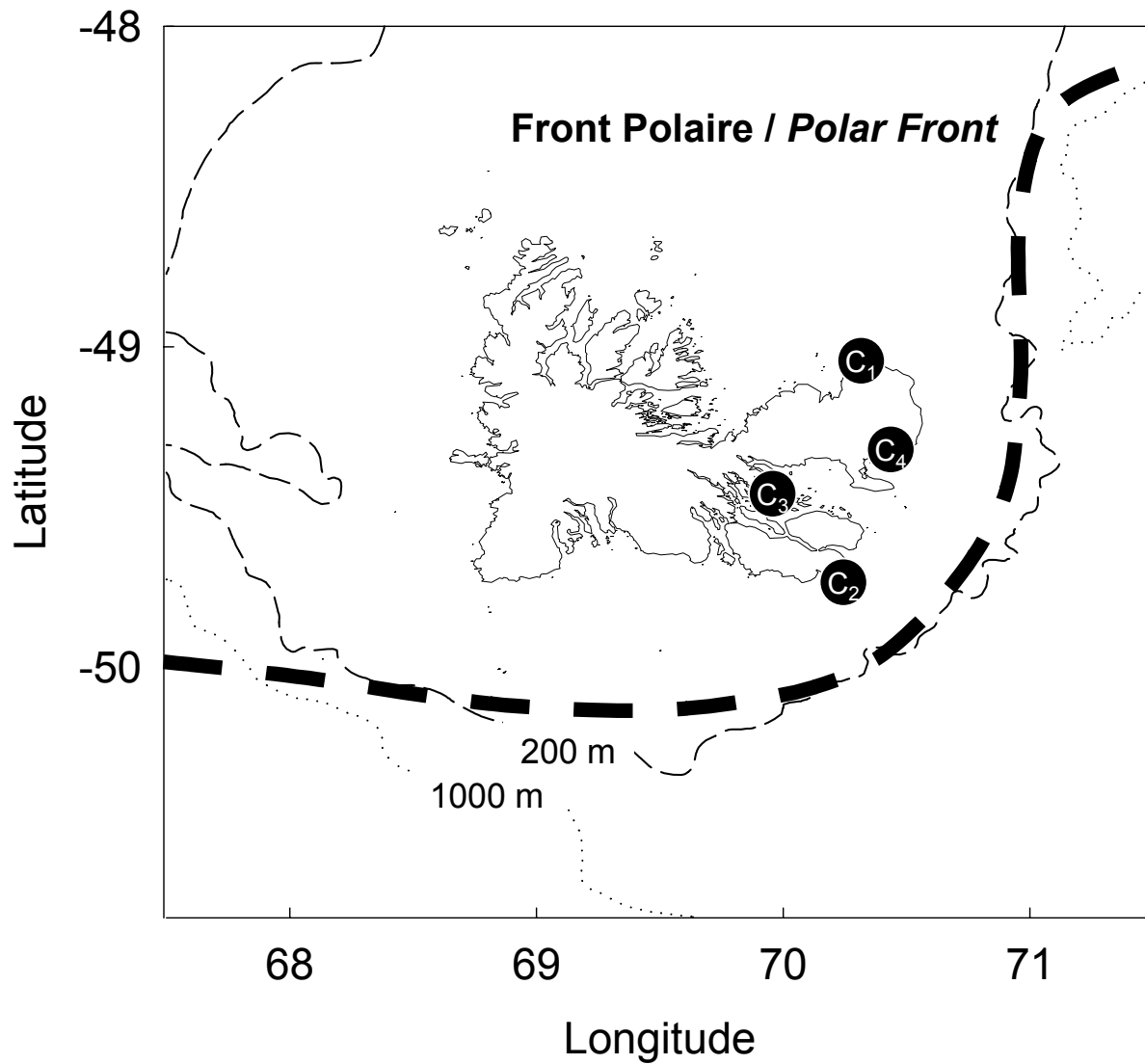


Figure 18. Localisation des colonies de cormorans de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) étudiées dans l'archipel de Kerguelen.

C₁, C₂, C₄ : colonies de mer ouverte; C₃ : colonie de mer fermée.

Location of the studied Kerguelen shag colonies (Phalacrocorax verrucosus) at Kerguelen archipelago. C₁, C₂, C₄ : open sea colonies; C₃ : closed sea colony.



distribution en mer et le succès reproducteur ont été étudiés dans **deux principaux sites** : « Île Longue » en mer fermée, « Estacade » en mer ouverte (P_1 et P_2 **Fig. 17**). Le comportement en mer (enregistreurs de plongée) et la durée des voyages alimentaires ont également été étudiés dans un **3^{ème} site** : « Anse de l'Antarctic » en mer ouverte, au sud-est de l'archipel (P_3 **Fig. 17**).

Chez le **cormoran de Kerguelen**, le comportement en mer et la croissance des poussins ont été étudiés dans **deux sites** : « Cap Cotter » en mer ouverte et « Île Mayes » en mer fermée (C1 et C3 **Fig. 18**).

4. Analyse des données de plongée

Si les progrès technologiques nous permettent à présent d'aller voir « au-delà des barrières », celle de la surface de l'eau ou celle des corps, les enregistreurs, capteurs ou émetteurs de plus en plus utilisés en biologie génèrent une quantité impressionnante de données brutes qui ne cesse d'augmenter (432 000 valeurs par exemple pour l'enregistrement de 3 paramètres, de la date et de l'heure toutes les secondes pendant seulement 24h). Dans les faits, une grande partie du temps consacré à mon travail de thèse a été dédiée à la correction et à l'analyse des données issues des enregistreurs de plongée.

Le déroulement de ma thèse a été jalonné par l'évolution des logiciels d'analyse, depuis les programmes « faits-maison » nécessitant la prise de notes préalable de toutes les corrections souhaitées, à l'utilisation de logiciels à interface graphique prenant directement en compte les corrections et à l'analyse automatisée (MultiTrace Dive, Jensen Software Systems, Laboe, Allemagne). Ces deux dernières années, l'extraction des données s'est faite selon les 6 étapes suivantes :

- 1) Transformation du fichier brut en hexadécimal en fichier texte de type ascii (1 fichier = 1 oiseau équipé).
- 2) Transformation du fichier ascii en fichier de type binaire (.bin).
- 3) Entrée du fichier sous MultiTrace en spécifiant l'heure de démarrage de l'enregistreur et le pas de temps correspondant à l'échantillonnage (5 s pour les manchots, 1 s pour les cormorans).



- 4) Remise à zéro de la ligne correspondant à la surface, correction des éventuelles dérives de capteur sur l'interface graphique.
- 5) Sélection des paramètres d'analyse.
- 6) Analyse en mode semi-automatisé permettant la vérification des résultats pour chaque plongée et entrée manuelle d'un commentaire attribuant un « type » à chacune des plongées (**Fig. 19**).

MultiTrace génère ensuite automatiquement un fichier texte comprenant les caractéristiques de chacune des plongées analysées : date et heure de début de la plongée, temps la séparant de la fin de la plongée précédente, durée totale, durée de la phase de descente, temps passé « au fond » (« bottom »), durée de la phase de remontée, vitesse verticale au cours de ces 3 phases, profondeur maximale, distance verticale totale parcourue au fond, type de la plongée. L'analyse statistique adoptée par la suite, y compris la prise en compte des problèmes d'autocorrélation et de tailles d'échantillon, est détaillée dans chacun des deux articles concernant le comportement de plongée des deux espèces (**Annexe 4** pour le manchot papou, **Annexe 5** pour le cormoran de Kerguelen).

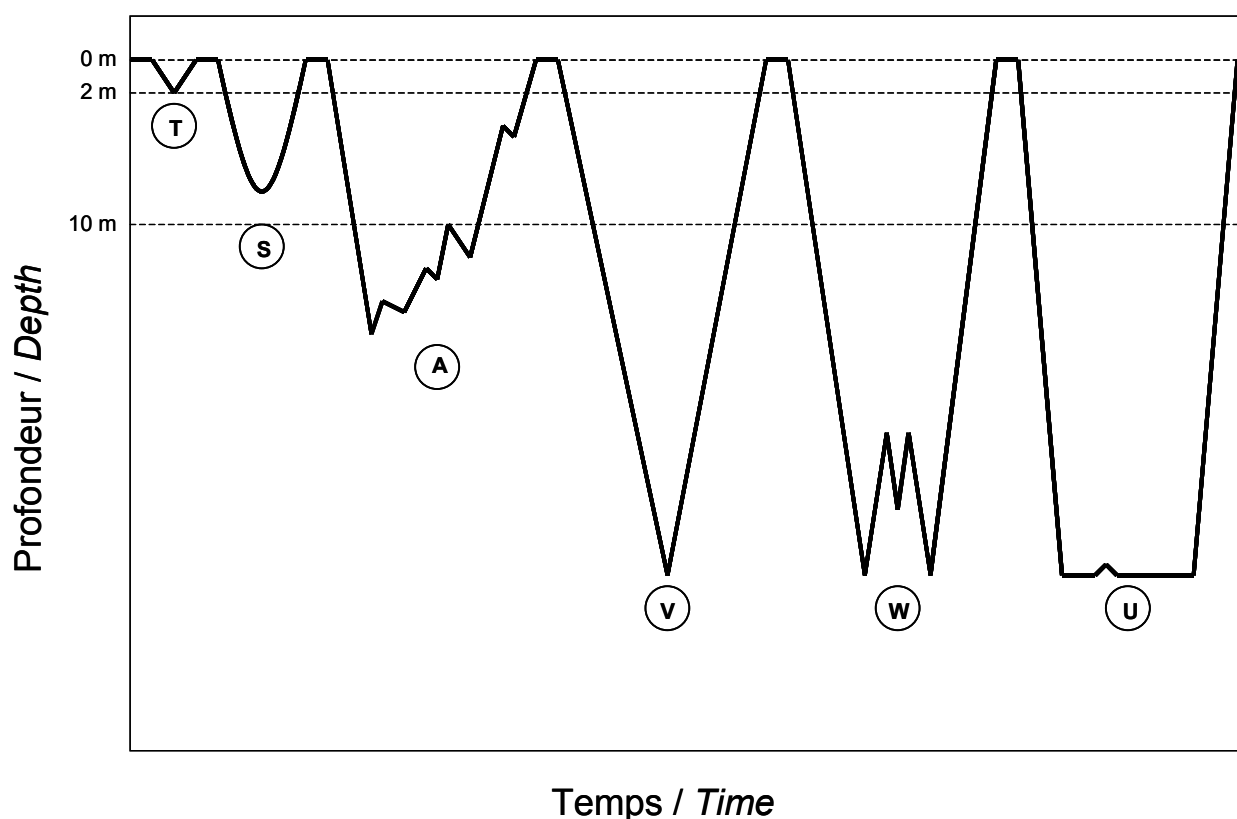


Figure 19. Profils des différentes catégories de plongée utilisées dans cette étude pour caractériser le comportement de plongée du manchot papou (*Pygoscelis papua*).

(T) plongées de déplacement réalisées entre 0 et 2 m de profondeur, (S) plongées de recherche réalisées entre 2 et 10 m sans ondulation au niveau du profil de profondeur, (A) plongées de chasse asymétriques réalisées à plus de 2 m de profondeur, (V) plongées de chasse symétriques réalisées à plus de 10 m de profondeur sans phase « au fond », (W) plongées de chasse symétriques réalisées à plus de 10 m de profondeur avec de fortes ondulations durant la phase de temps passé « au fond », (U) plongées de chasse symétriques réalisées à plus de 10 m de profondeur avec une phase « au fond » sans ou avec de faibles ondulations.

*Profiles of dive types used in this study to characterize the diving behaviour of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) : (T) travelling dives occurring at depth ≤ 2 m, (S) searching dives occurring at depths between 2 and 10 m with no irregularities in the smooth descent/ascent patterns, (A) asymmetrical feeding dives performed at depths > 2 m, (V) symmetrical feeding dives performed at depth > 10 m with no bottom phase, (W) symmetrical feeding dives with pronounced ragged bottom, (U) symmetrical feeding dives performed at depths > 10 m with flat bottom (Le Boeuf et al 1988, Williams et al 1992, Wilson 1995, Kirkwood & Robertson 1997).*

Influence de l'environnement local sur les stratégies de recherche alimentaire



L. Bonnardot



III. INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT LOCAL SUR LES STRATEGIES DE RECHERCHE ALIMENTAIRE

A. Variation spatiale du régime alimentaire

Cette première étude a consisté à examiner le régime alimentaire des manchots papous à Kerguelen durant deux saisons de reproduction et dans quatre sites : 3 sites de mer ouverte et un site de mer fermée (**Annexe 3**).

En termes de masse, les **poissons** constituent le taxon le plus représenté dans le régime alimentaire des manchots papous se reproduisant en **mer ouverte**, mais leur proportion relative varie selon les sites : 71 % au Cap Ratmanoff, 38 % sur les péninsules Ronarc'h et Jeanne d'Arc, 95 % aux Îles Nuageuses. Au Cap Ratmanoff, les principales espèces proies sont des notothoniidés, poissons benthiques, et le poisson des glaces (*Champscephalus gunnari*) en hiver, une espèce semi-pélagique.

En **mer fermée** par contre, le régime alimentaire des manchots papous est très largement dominé par des **crustacés pélagiques** (84 % de la masse totale), le krill sub-antarctique (*Euphausia vallentini*) et une espèce d'amphipode (*Parathemisto gaudichaudii*). Il est moins diversifié qu'en mer ouverte.

Il ressort des études menées dans six autres localités (Marion, Crozet, Heard, Falkland, South Georgia et South Shetland Islands, voir **Tableau 2**) que le manchot papou peut être considéré comme un prédateur véritablement **opportuniste**, se nourrissant aussi bien de proies benthiques que pélagiques dès lors qu'elles sont présentes en quantité dans les eaux côtières. De manière simplifiée, son régime alimentaire tend à devenir moins diversifié et plutôt dominé par les crustacés, du nord vers le sud de son aire de répartition. Il est remarquable de constater que **le régime alimentaire du manchot papou varie autant à l'échelle de Kerguelen qu'il ne le fait à l'échelle de l'ensemble de son aire de répartition.**

Une telle variation du régime alimentaire est en rapport étroit avec la diversité des caractéristiques biotiques de chacun des sites (**Annexe 3**). Ainsi,



Tableau 2. Régime alimentaire (en % de masse) du manchot papou dans 8 localités de reproduction.

Composition of the gentoo penguin diet by mass (%) at 8 breeding localities.

Localité / Locality	Poissons <i>Fish</i> (%)	Crustacés <i>Crustaceans</i> (%)	Céphalopodes <i>Cephalopods</i> (%)	Annélides <i>Annelids</i> (%)	Références et période d'échantillonnage <i>Reference and sampling period</i>
Crozet Islands 46° 00' S	44	54	2	0	Ridoux (1994) Nov 1980 – Jan 1981 May – Dec 1982
Marion Island 46° 53' S	53	44	2	0	Adams & Klages (1989) Mar 1984 – Mar 1985
Kerguelen Islands 49° 15' S					Cette étude / <i>This study</i> Aug – Dec 1987
<i>Golfe du Morbihan</i>	13	84	0	3	
<i>Iles Nuageuses</i>	95	1	4	0	
<i>Cap Ratmanoff</i>	71	13	10	6	
<i>Ronarc'h & J. d'Arc</i>	38	28	13	20	
Falkland Islands 51° 45' S	55	35	10	0	Clausen & Pütz (2002) Summer: 86/87 – 99/00
Heard Island 53° 06' S	90	8	2	0	Klages <i>et al.</i> (1990) Dec 1986 – Jan 1987
South Georgia Island 54° 15' S	33	67	<1	0	Croxall & Prince (1980) Summer 1976 – 1977
	75	25	0	0	Kato <i>et al.</i> (1991) 11-12 Jul 1989
	1	99	0	0	21-22 Jul 1989
	13	87	0	0	Williams (1991) Sep 1987, May-Sep 1988
Macquarie Island 54° 40' S	80	<1	19	0	Hindell (1989) Apr – Nov 1985
	92	<1	8	0	Robinson & Hindell (1996) Oct 1993 – Jan 1994
South Shetland Islands 61° 10' S	15	85	0	0	Volkman <i>et al.</i> 1980 Nov 1977 – Feb 1978



les colonies de **mer ouverte** ont un accès direct au plateau de Kerguelen, caractérisé par une riche ichtyofaune (Duhamel 1987), mais les proportions des différents taxons de proies peuvent varier selon les sites. A l'est de Kerguelen par exemple, les manchots papous se nourrissent préférentiellement de nototheniidés, de poisson des glaces et d'euphausiacés. Le poisson des glaces et la bocasse grise *Lepidonotothen squamifrons* sont deux des poissons les plus abondants du plateau de Kerguelen et sont connus pour être préférentiellement localisés à l'est de l'archipel (Duhamel 1987, 1993). De plus, le poisson des glaces est une espèce ayant une distribution spatiale fortement aggrégative, rencontrée en bancs très denses et localisés, ce qui en fait une ressource prévisible (Duhamel 1987). Ces bancs sont concentrés près du fond pendant le jour et dispersés dans la colonne d'eau dès la tombée de la nuit (Duhamel 1987). Enfin, l'abondance des euphausiacés est plus élevée à l'est qu'à l'ouest de l'archipel (Koubbi 1993). En **mer fermée**, les oiseaux ne sont pas sous l'influence du Front Polaire mais tirent partie des importantes populations de macrozooplancton hébergées par le Golfe du Morbihan. La taille des euphausiacés prédatés y est plus importante qu'en mer ouverte, celle des poissons beaucoup plus faible. Dans tous les sites, le régime alimentaire des manchots papous varie également de façon saisonnière (**Annexe 3**).

En résumé, les populations de manchots papous se nourrissent de manière extrêmement opportuniste et flexible dans les eaux proches de leur colonie de reproduction, suivant à très petite échelle spatiale la variation spatio-temporelle des ressources.

B. Variation spatiale du comportement de recherche alimentaire

1. Comportement optimal de plongée : contexte théorique

Houston & McNamara (1985) ont fait l'analogie entre les animaux qui doivent délivrer régulièrement de la nourriture à un endroit fixe (« central place foragers ») et les animaux plongeurs qui se nourrissent dans la colonne d'eau et doivent remonter régulièrement à la surface. Cette vision a donné lieu à plusieurs études théoriques d'un **comportement optimal**



de plongée (Kramer 1988, Wilson & Wilson 1988, Houston & Carbone 1992, Carbone & Houston 1996) où étaient considérés **le temps passé en surface, s**, **le temps passé dans la zone d'alimentation, f** (considéré par les auteurs comme le temps passé « au fond », entre les phases de descente et de remontée), et **le temps total alloué au déplacement entre la surface et la zone d'alimentation, t** (i.e. la durée des phases de descente et de remontée, directement reliée à la profondeur de plongée) (Fig. 20). Le **critère de maximisation** considéré est la **proportion de temps passé dans la zone d'alimentation au cours d'un cycle de plongée, P**, aussi nommée efficacité de plongée (Ydenberg & Clark 1989), avec :

$$P = f / (f + t + s)$$

Une formulation théorique intéressante a été donnée par Mori (1998, 2002), qui considère également le cas où **la disponibilité des proies dépend de la profondeur** (i.e. $p(t)$), dans ce cas le temps alloué au déplacement t peut être variable et le critère de maximisation est $p(t) \cdot P$ et surtout **la masse corporelle** de l'animal plongeur. En effet, la masse d'un animal est reliée positivement à la capacité de stockage d'oxygène et négativement au taux de consommation de l'oxygène (donc positivement à la durée maximale de plongée aérobie K), mais elle est aussi susceptible d'être corrélée négativement avec le taux de stockage de l'oxygène (α). Ainsi, les principales prédictions de ces modèles sont les suivantes :

- 1) **un animal plongeur de plus grande taille devrait plonger plus profondément et plus longtemps qu'un animal plongeur de plus petite taille, et rester plus longtemps à la surface (Fig. 21) ;**
- 2) **l'efficacité de plongée des grands individus n'est pas toujours plus élevée que celle des individus plus petits, même si les premiers se nourrissent à des profondeurs où la densité de proies est plus élevée (Fig. 22) ;**
- 3) **une taille corporelle optimale existe pour chaque profondeur de plongée (Fig. 23).**

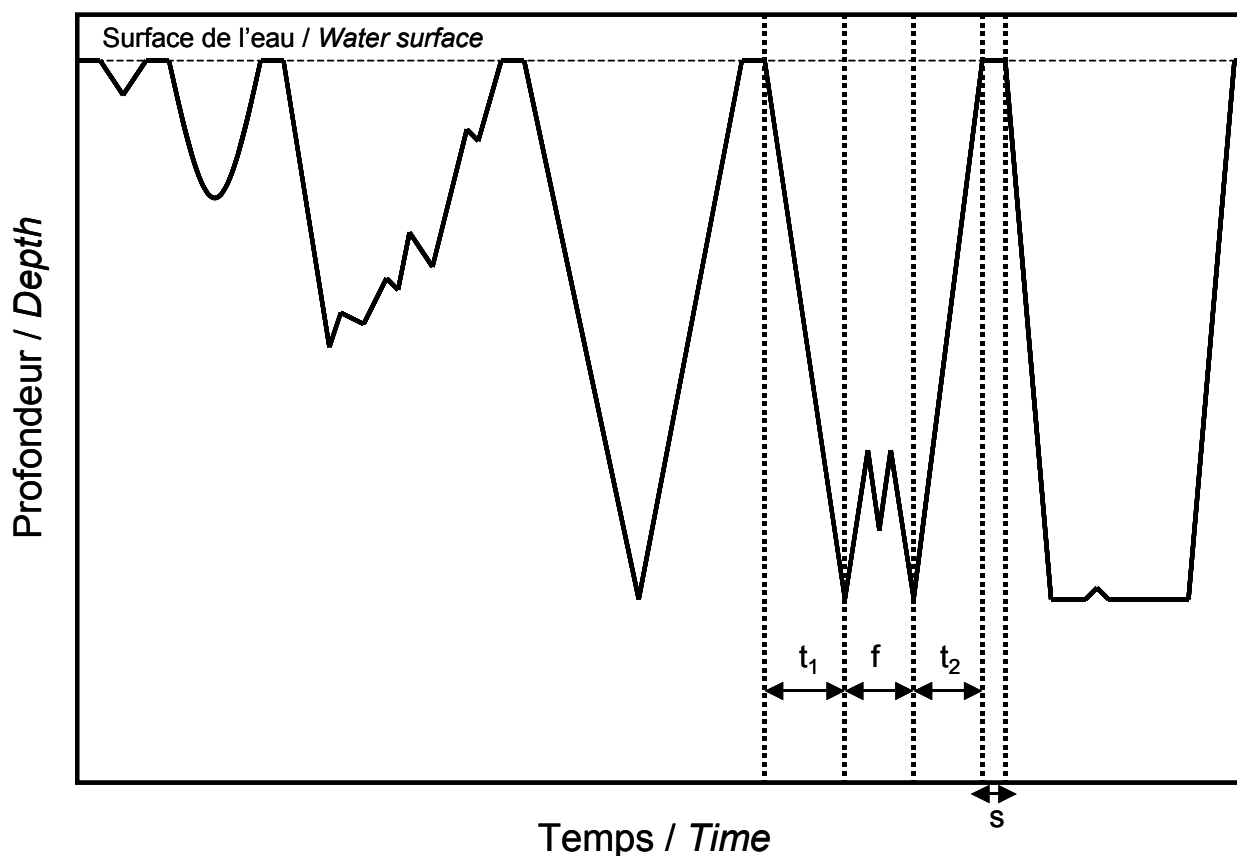


Figure 20. Illustration des différentes phases de la plongée utilisées dans les modèles de plongée optimale.

s : temps passé en surface; f : temps passé dans la zone d'alimentation; $t_1 + t_2 = t$: temps total alloué au déplacement entre la surface et la zone d'alimentation.

Illustration of the various dive phases used in optimal diving models. s : time spent on the water surface; f : time spent in the foraging area; $t_1 + t_2 = t$: total time spent travelling from the surface to the foraging area and back to the surface.

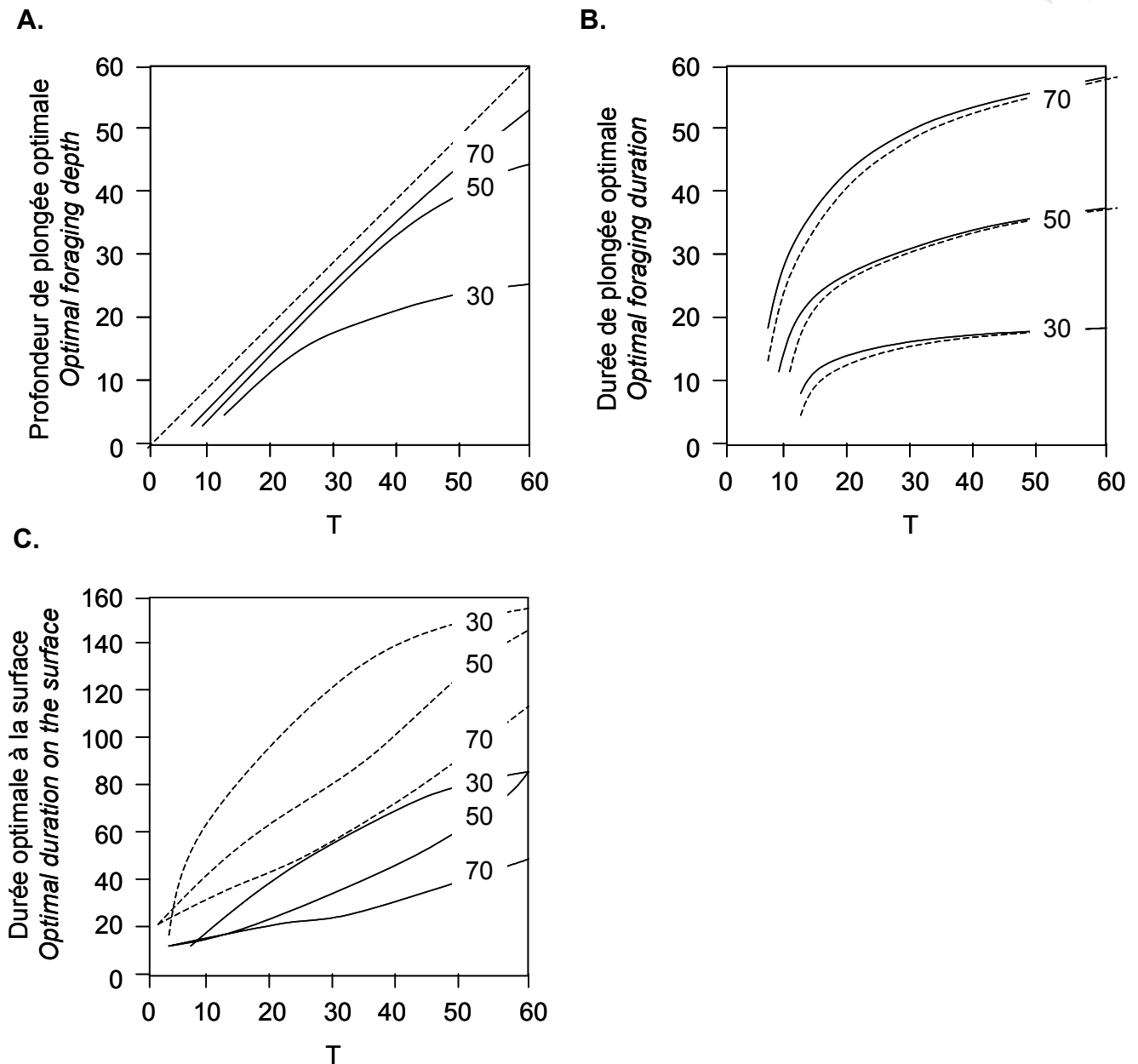


Figure 21. Profondeur optimale de plongée (A), durée optimale de plongée (B) et durée optimale à la surface (C) en direction de différentes profondeurs, T , auxquelles la densité de proies théorique est maximale.

Les valeurs indiquées sur les lignes représentent des valeurs de K (la durée maximale de plongée aérobie). A : la ligne pointillée représente les valeurs pour lesquelles la profondeur optimale de plongée = T ; B & C : les lignes solides et pointillées sont pour α (taux de stockage de l'oxygène) = 0.05 et $\alpha = 0.03$, respectivement (d'après Mori 1998).

The optimal foraging depth (A), the optimal diving duration (B) and the optimal duration on the surface (C) toward various depth, T , at which theoretical prey density is the highest. Numbers on the lines represent values of K (the longest aerobic dive duration). A: Dotted line is optimal foraging depth = T ; B & C: Solid and dotted lines represent α (oxygen loading rate) = 0.05 and $\alpha = 0.03$, respectively (from Mori 1998).

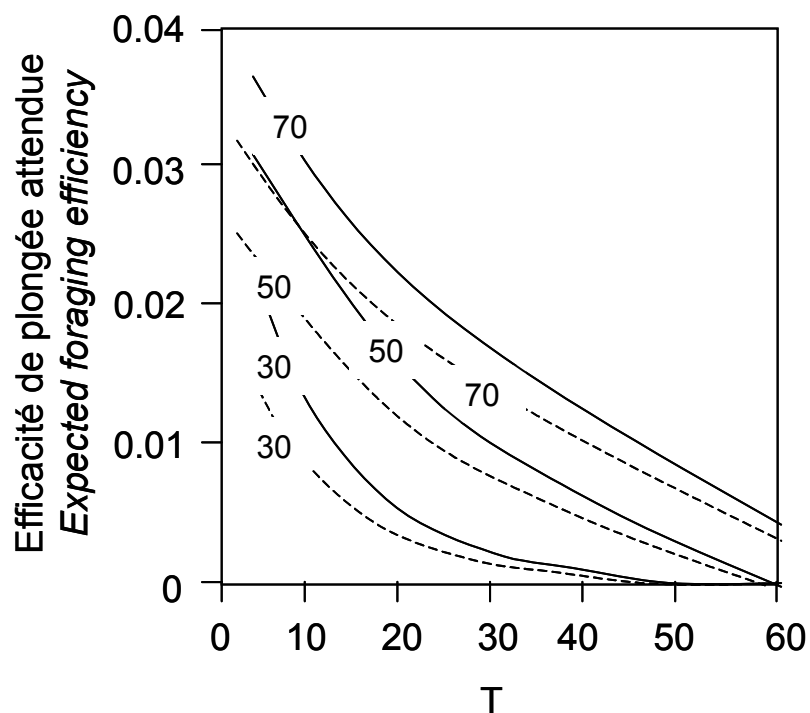


Figure 22. Efficacité de plongée maximale attendue, $p(t).P$, à différentes profondeurs, T , auxquelles la densité de proies théorique est maximale. Les valeurs indiquées sur les lignes représentent des valeurs de K (la durée maximale de plongée aérobie). Les lignes solides et pointillées sont pour $\alpha = 0.05$ et $\alpha = 0.03$, respectivement (d'après Mori 1998).

Maximum expected foraging efficiency, $p(t).P$, towards various depths, T , at which theoretical prey density is the highest. Numbers on the lines represent values of K (the longest aerobic dive duration). Solid and dotted lines represent $\alpha = 0.05$ and $\alpha = 0.03$, respectively (from Mori 1998).

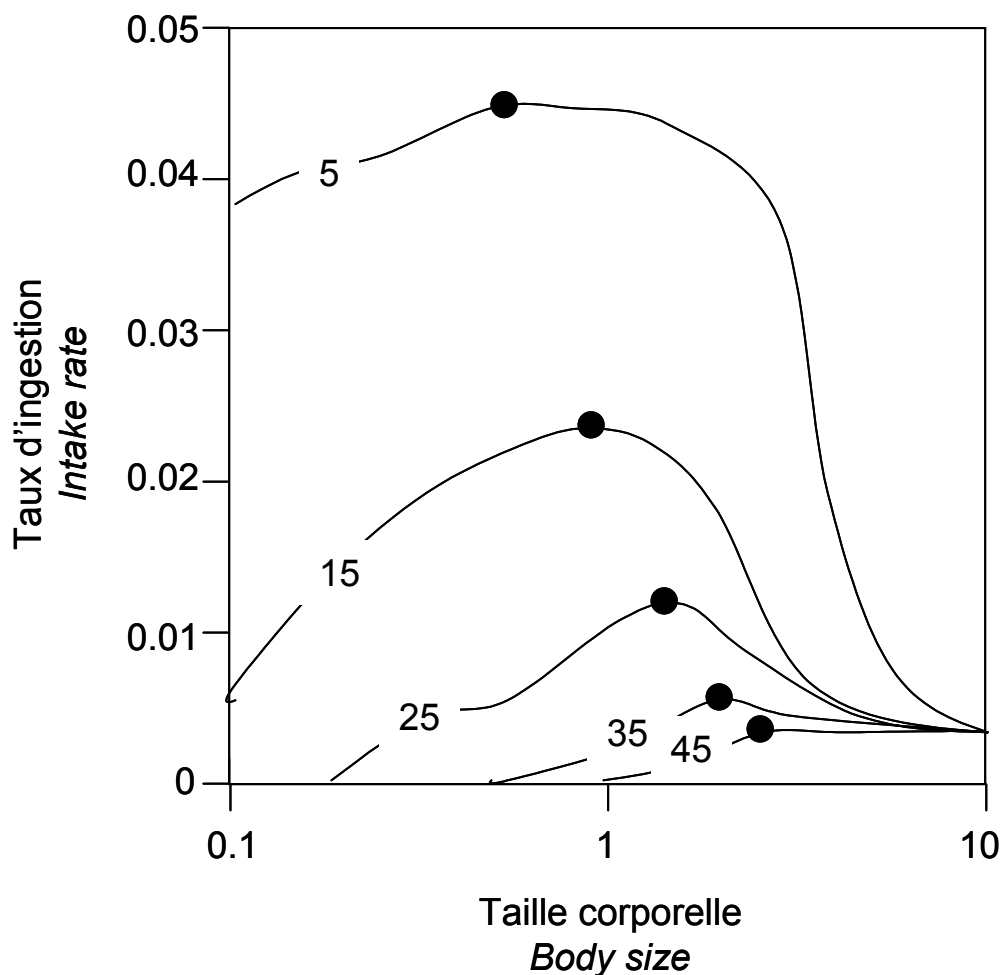


Figure 23. Effet de la taille corporelle sur le comportement optimal de plongée. Les valeurs indiquées sur les lignes représentent des profondeurs données, T , auxquelles la densité de proies est maximale. • : taux d'ingestion maximal pour chaque profondeur T (d'après Mori 2002).

Effect of body size on optimal diving behaviour. Values on the lines represent given depths, T , at which prey density is the highest. • : maximal intake rate for each given depth T (from Mori 2002).

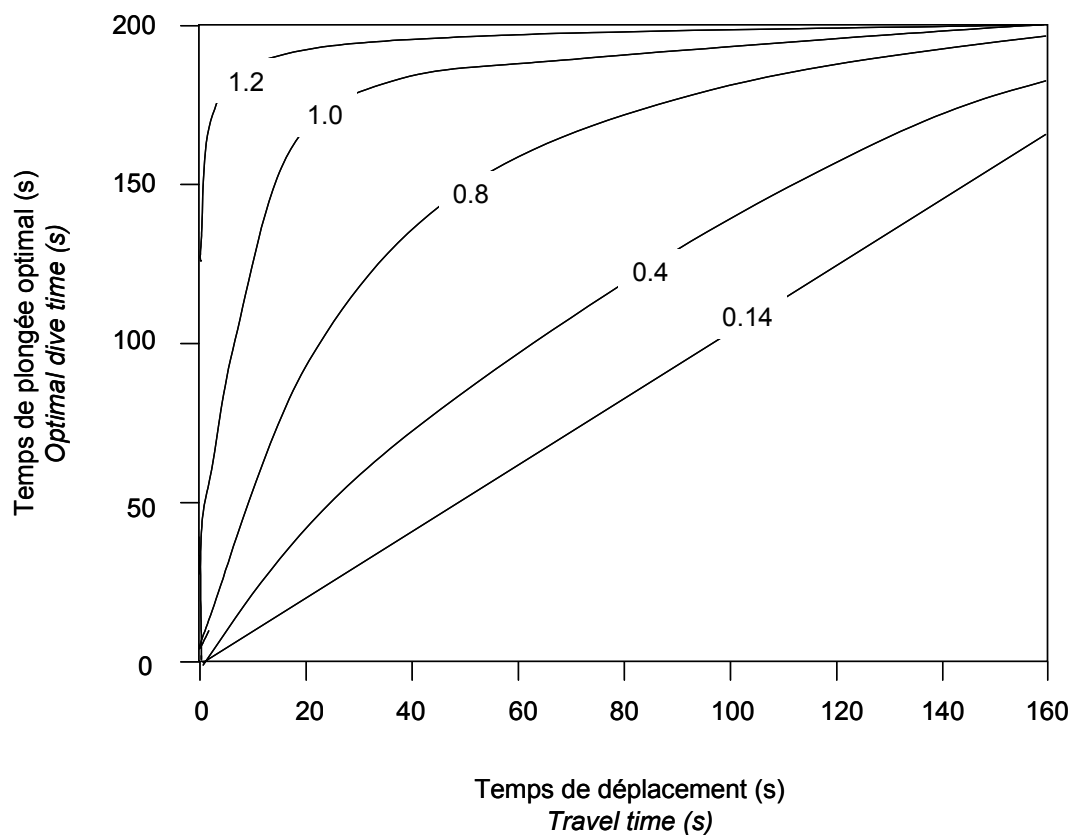


Figure 24. Le temps de plongée optimal dépend de la qualité de la zone d'alimentation (intégrant la densité, la taille et le contenu énergétique des proies) et du temps alloué au déplacement.

Les valeurs indiquées sur les lignes représentent des indices de qualité de la zone d'alimentation (repris de Mori et al. 2002, modèle validé expérimentalement chez le guillemot de Brünnich *Uria lomvia*).

*The optimal dive time depends on patch quality and travel time. Values on the lines represent the index of patch quality (from Mori et al. 2002, model validated in the Brünnich's guillemot *Uria lomvia*).*



Dans la mise en place d'une stratégie de plongée par un individu, **la taille et la profitabilité énergétique des proies** peuvent également être déterminantes (Costa 1991, Thompson & Fedak 2001). Ainsi, plonger profondément peut être énergétiquement rentable si le prédateur se nourrit sur une proie très profitable (souvent une proie de grande taille), alors qu'il peut être également rentable de se nourrir de petites proies si le coût de la plongée est plus faible (i.e. de courte durée) (Costa 1991, Hunt et al. 1999, Mori et al. 2002) (**Fig. 24**) et si les proies sont très abondantes (krill).

2. Cas du manchot papou et du cormoran de Kerguelen

Nous venons de voir que les manchots papous de Kerguelen étaient capables de se nourrir de proies très diverses selon la localisation de leur site de reproduction, avec une dominance de poissons benthiques en mer ouverte et une majorité de crustacés pélagiques en mer fermée. **Cette différence dans le régime alimentaire est-elle associée à une différence de stratégies de recherche alimentaire entre colonies?** La durée des voyages et le rayon de prospection sont-ils similaires quel que soit le site ? Les caractéristiques des plongées et l'effort de prospection sont-ils les mêmes que les oiseaux se nourrissent de poissons de fond ou de crustacés pélagiques formant des essaims concentrés et mobiles ?

Grâce aux études en mer, nous avons pu montrer que les populations de **manchots papous** adoptaient des stratégies de recherche alimentaire **très différentes** selon les environnements océanographiques locaux (**Annexe 4**). Ainsi, les individus provenant des colonies de mer ouverte ont un **grand rayon de prospection** (28-31 km en moyenne) et entreprennent de **longs voyages** (1.1 à 3.2 jours en moyenne selon le stade) dirigés vers le talus du plateau, dans la zone d'influence du Front Polaire. Au cours de ce voyage, ils réalisent des **plongées benthiques** que l'on peut relier à leur régime alimentaire dominé par les poissons démersaux. A l'inverse, les individus issus de la colonie de mer fermée ont un **rayon de prospection beaucoup plus restreint** (8 km en moyenne) et entreprennent des **voyages plus courts** (0.7 à 2.1 jours en moyenne) durant lesquels ils rayonnent autour de leur colonie de reproduction, à l'intérieur du Golfe du Morbihan. Leurs



déplacements sont du même ordre que ceux réalisés en Péninsule Antarctique (Trivelpiece et al. 1987). Ces oiseaux réalisent des **plongées majoritairement pélagiques** à mettre en rapport avec leur régime alimentaire constitué quasi-exclusivement de **crustacés**.

Globalement, l'effort alloué à ces activités de recherche alimentaire ne semble pas différer entre mer ouverte et mer fermée (**Annexe 4**). Cependant, les manchots papous de **mer ouverte** semblent privilégier l'exploration de la masse d'eau dans sa **dimension horizontale** (plus grande distance de la colonie, meilleure efficacité de plongée i.e. maximisation du temps passé au fond) quand ceux de **mer fermée** semblent orienter leur effort sur l'exploration **verticale** de la colonne d'eau (fréquence de plongée plus élevée, plus faible proportion de temps passé au fond par rapport au temps de transit depuis la surface, ...). Ceci est à nouveau cohérent avec le régime alimentaire des différents sites : des proies à la distribution verticale prévisible (i.e. des poissons benthiques) ou imprévisible (i.e. des essaims de crustacés).

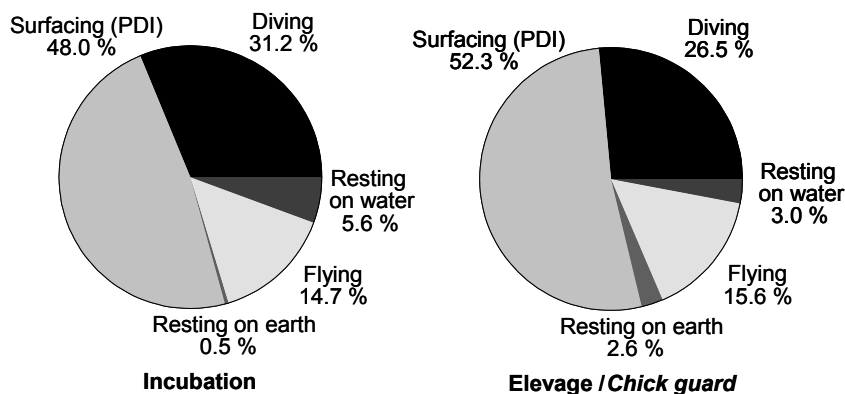
Les populations de **cormorans de Kerguelen** montrent également une **forte variation** de leurs stratégies de recherche alimentaire entre les deux types de colonies (**Annexe 5**). Les individus nichant en mer ouverte entreprennent de relativement **longs voyages** pour des cormorans (6 h en moyenne, 1.3 à 1.4 voyages par jour) au cours desquels ils réalisent des **plongées benthiques profondes** (40 à 67 m en moyenne) alors que les individus de mer fermée réalisent des **plongées benthiques superficielles** (15 à 20 m en moyenne) au cours de **voyages plus courts et plus fréquents** (4 à 5 h en moyenne, 1.4 à 1.7 voyages par jour).

Le **temps quotidien consacré à l'alimentation** est globalement **le même** (7.2 à 8.2 h). Deux différences majeures existent cependant entre les budgets d'activité :

- en mer fermée, la **proportion de ce temps consacrée à plonger**, donc à s'alimenter activement, est **1.5 à 2 fois supérieure (Fig. 25)**.



A. MER OUVERTE / OPEN SEA



B. MER FERMÉE / CLOSED SEA

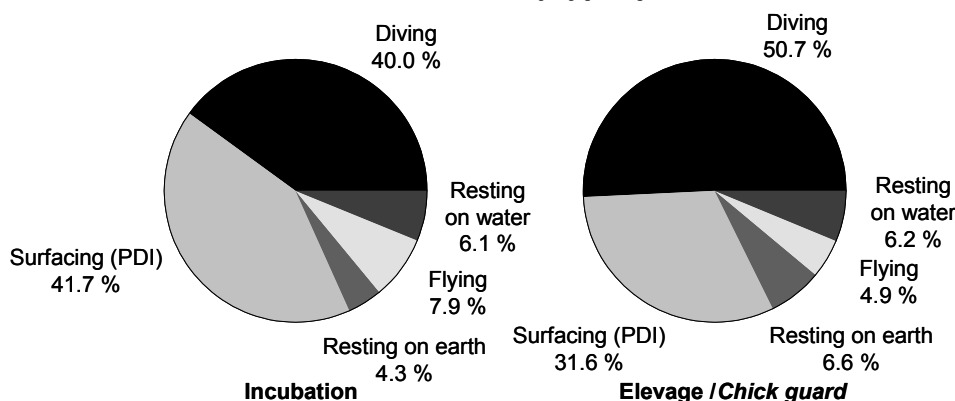


Figure 25. Budgets d'activité de cormorans de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) au cours d'un voyage alimentaire, en période d'incubation et d'élevage des poussins.

A : en mer ouverte; B : en mer fermée; Diving : temps passé sous l'eau; Surfacing (PDI) : temps passé à la surface entre deux plongées; Resting on earth : temps passé en repos à terre; Resting on water : temps passé en repos sur l'eau; Flying : temps passé en vol.

Time activity-budget of incubating and chick rearing Kerguelen shags (Phalacrocorax verrucosus) during a foraging trip. A : at open sea; B : at closed sea.

Tableau 3. Fréquence cardiaque moyenne (moyenne ± écart-type) calculée pour des cormorans de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) au cours d'un voyage alimentaire.

Cette fréquence a été calculée à partir des budgets d'activité et de données de la littérature pour des cormorans de Géorgie du Sud (*Phalacrocorax georgianus*, Bevan et al. 1997).

Calculated mean heart rate (mean ± SD) of Kerguelen shags (Phalacrocorax verrucosus) during a foraging trip. Calculations were performed from the time activity-budgets and data from literature for South Georgian shags (Phalacrocorax georgianus, Bevan et al. 1997).

Stade reproducteur <i>Breeding stage</i>	Fréquence cardiaque moyenne (battement.min ⁻¹) / <i>Mean heart rate (beat.min⁻¹)</i>	
	Mer ouverte / <i>Open Sea</i> (Cap Cotter)	Mer fermée / <i>Closed Sea</i> (Mayes)
Incubation	218.6 ± 24.7 n = 5	195.2 ± 17.3 n = 7
Elevage / <i>Chick guard</i>	227.2 ± 10.8 n = 6	171.6 ± 6.1 n = 8
Two way ANOVA		
Site	F _{1,26} = 42.7, P < 0.001	
Breeding stage	F _{1,26} = 1.5, P = 0.230	
Site x Breeding stage	F _{1,26} = 7.1, P = 0.014	



- en mer ouverte, les cormorans consacrent 2 à 3 fois plus de temps au vol que ceux de mer fermée, une activité énergétiquement coûteuse (3 fois le niveau de la fréquence cardiaque au repos chez le cormoran de Géorgie du Sud, Bevan et al. 1997).

En l'absence de quantification directe de la dépense énergétique, il est relativement difficile de savoir si l'effort alloué à la recherche alimentaire diffère entre sites. Cependant, **la fréquence cardiaque est considérée comme un bon indice de la dépense énergétique** (Weimerskirch et al. 2000, Shaffer et al. 2001, Froget et al. 2004) et elle a été mesurée chez des cormorans de Géorgie du Sud en liberté durant leurs différentes activités (Bevan et al. 1997). A partir de nos budgets d'activité (**Fig. 25**) et de ces données de fréquence cardiaque, nous avons pu calculer des fréquences cardiaques moyennes durant un voyage alimentaire pour les cormorans de mer ouverte et de mer fermée (**Tableau 3**). En supposant que les données de fréquence cardiaque utilisées soient valides pour les cormorans de Kerguelen, les résultats de ces calculs montrent que **les cormorans de mer ouverte produisent un effort de recherche alimentaire plus important que les cormorans de mer fermée**. De plus, la proportion plus importante de temps dédiée au vol en mer ouverte indique un **plus large rayon de prospection**. D'après la théorie de l'approvisionnement optimal (Charnov 1976, Houston & Carbone 1992), cette stratégie (dépense énergétique et temps alloué au déplacement plus importants) devrait être associée avec un **gain énergétique plus élevé** qu'en mer fermée. Nos résultats confirment cette hypothèse : le gain de masse au retour du voyage tend à être plus important en mer ouverte et les poussins y sont en meilleure condition corporelle (**Annexe 5**).

Enfin, compte tenu de la très large proportion de plongées de type benthique et des données concernant les autres espèces du « complexe cormoran impérial », nous pouvons supposer que tous les individus se nourrissent de **proies benthiques** (principalement des poissons d'après les analyses préliminaires).

En résumé, chez deux espèces d'oiseaux côtiers phylogénétiquement éloignées, les populations adoptent des stratégies

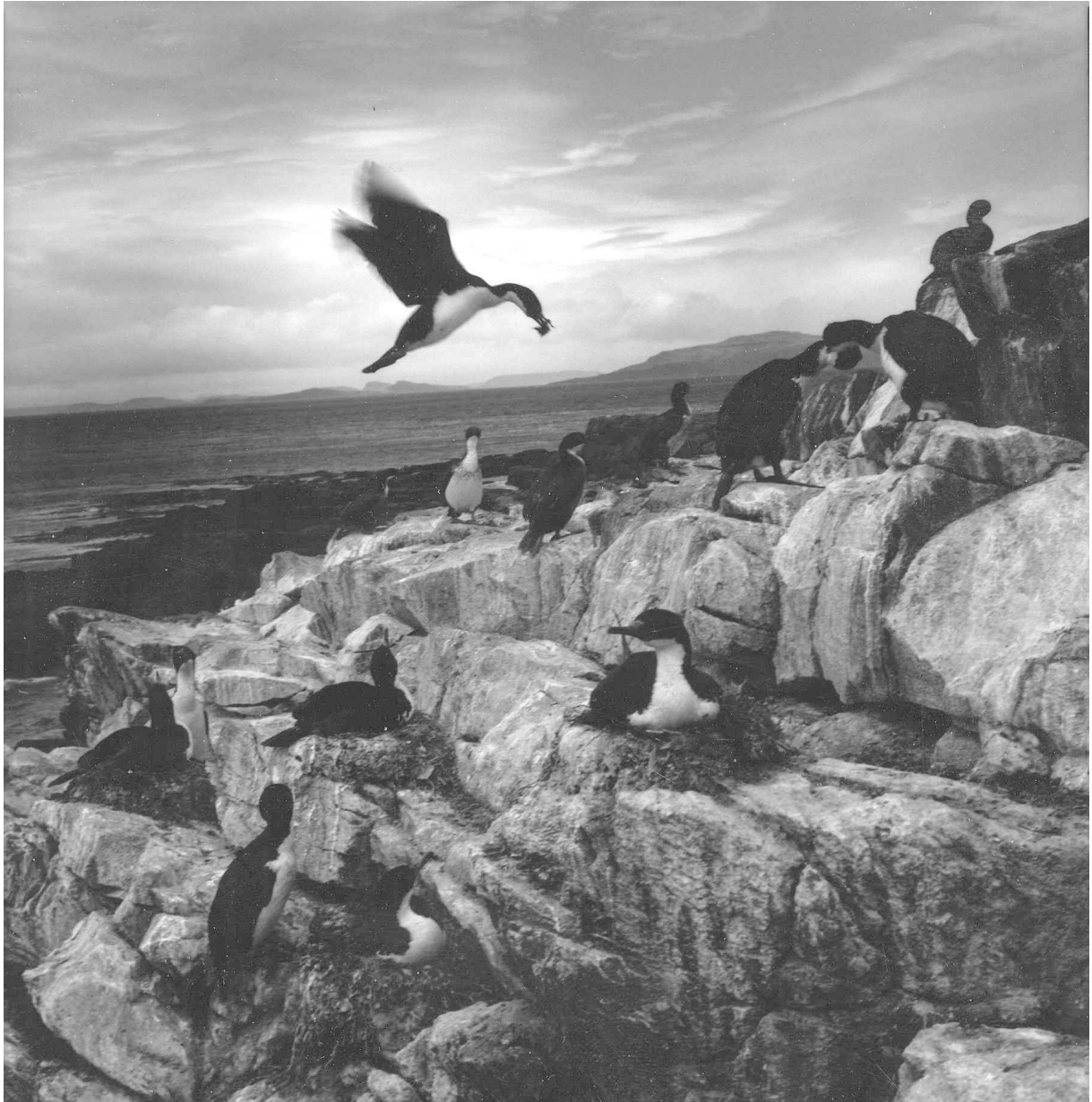


de recherche alimentaire très différentes selon la localisation de leur site de reproduction, et ce à fine échelle spatiale (20-55 km). Chez le manchot papou comme chez le cormoran de Kerguelen, les voyages alimentaires sont plus longs et les sites d'alimentation plus lointains en mer ouverte qu'en mer fermée. Les individus de mer ouverte réalisent des plongées plus longues et exploitent des profondeurs plus importantes que ceux de mer fermée. D'après la théorie de l'approvisionnement optimal (Charnov 1976, Houston & Carbone 1992, Carbone & Houston 1996, Mori et al. 2002), ce type de stratégie est associé à l'exploitation de proies spatialement prévisibles (longs voyages, directifs chez le manchot papou) et énergétiquement profitables (plongées longues et profondes). A l'inverse, il peut être également rentable de se nourrir de petites proies (cas au moins du manchot papou) si le coût de la plongée est plus faible (i.e. de courte durée) (Costa 1991, Hunt et al. 1999, Mori 2001). De toute évidence, les populations des deux espèces adoptent des stratégies de recherche alimentaire adaptées à la variation spatiale des ressources alimentaires.

Manchots papous et cormorans de Kerguelen diffèrent cependant au niveau de la diversité des proies chassées et des types de plongées utilisés. Si le manchot papou est capable de se nourrir aussi bien sur des essaims de crustacés pélagiques que sur des poissons benthiques (sans compter les annélides et les céphalopodes) en utilisant différents types de plongées (A, U, V ou W), les cormorans de Kerguelen font preuve de moins de flexibilité en réalisant quasi-uniquement des plongées benthiques.

L'interprétation plus approfondie de ces résultats nécessiterait des données directes et concomitantes sur la distribution des proies. Les difficultés techniques, logistiques et financières inhérentes à une telle estimation rendent encore très complexe l'étude de ce lien fonctionnel entre les prédateurs et leur environnement.

**Interactions entre stratégies de recherche
alimentaire et autres traits d'histoire de vie**





IV. INTERACTIONS ENTRE STRATEGIES DE RECHERCHE ALIMENTAIRE ET AUTRES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

A. Stratégies de chasse et morphologie

A l'échelle microgéographique, les variations dans les stratégies de recherche alimentaire que nous venons d'évoquer sont associées à de très importantes variations de masse et de taille corporelles. Si l'on considère l'ensemble des données biométriques récoltées, on s'aperçoit que 1) les plus importantes variations concernent **la masse et les membres utilisés pour la propulsion sous-marine** (l'aile chez le manchot papou, le tarse chez le cormoran de Kerguelen) (**Tableaux 4 et 5**), et 2) au niveau des populations étudiées, ces variations suivent un **gradient d'ouverture à la mer** (« mer fermée vers mer ouverte »), avec les individus de plus petite taille au fond du Golfe, les plus grands en mer ouverte et des tailles intermédiaires autour de l'entrée du Golfe (**Fig. 26**). Il existe cependant aussi des différences entre colonies de mer ouverte, au niveau de la masse corporelle uniquement chez le manchot papou, au niveau de la masse corporelle, de la taille du tarse et de la taille du crâne chez le cormoran de Kerguelen (**Tableaux 4 et 5**). Les manchots papous de mer ouverte sont jusqu'à 32 % plus lourds qu'en mer fermée et ont des ailerons jusqu'à 8 % plus longs. Quant aux cormorans, ils sont jusqu'à 38 % plus lourds en mer ouverte et ont des tarses 15 % plus longs qu'en mer fermée.

Nous nous sommes donc intéressés aux rapports qui pouvaient exister entre **masse, taille et performances de plongée**. Pour cela, nous avons essayé d'expliquer la variation de performances de plongée telles que la profondeur maximale atteinte ou la durée maximale de plongée par un modèle de régression multiple (méthode pas à pas rétrograde = « stepwise backward ») incluant toutes les mesures morphologiques recueillies : la masse corporelle, la longueur et la hauteur du culmen, la longueur de l'aile pour le manchot papou ; la masse corporelle, la longueur du tarse, la longueur de l'aile et celle du crâne pour le cormoran de Kerguelen. Les résultats sont présentés dans les **Tableaux 6 et 7** et la **Figure 27**.



Tableau 4. Masse et taille corporelles moyennes du manchot papou (*Pygoscelis papua*) dans différentes colonies de Kerguelen.

Dans une même colonne, les valeurs ne partageant pas la même lettre en exposant sont significativement différentes.

Mean body mass and size of the gentoo penguin (Pygoscelis papua) in different Kerguelen colonies. Values in the same column not sharing a common superscript are significantly different.

Site Site	Masse corporelle Body mass (g)	Longueur de l'aile Flipper length (mm)	Longueur du culmen Culmen length (mm)	Hauteur du culmen Culmen depth (mm)
Mer fermée / Closed sea				
Longue	4282.2 ± 425.7 ^a (n = 38)	220.5 ± 8.2 ^a (n = 39)	52.9 ± 6.7 ^a (n = 45)	21.9 ± 4.4 ^a (n = 46)
Pointe Guite	5334.5 ± 614.9 ^b (n = 29)	224.9 ± 6.3 ^a (n = 30)	52.3 ± 4.2 ^a (n = 30)	20.6 ± 1.3 ^a (n = 21)
Mer ouverte / Open sea				
Pointe Suzanne	5550.0 ± 516.4 ^b (n = 30)	233.0 ± 9.1 ^b (n = 30)	54.5 ± 3.7 ^a (n = 30)	18.7 ± 1.3 ^b (n = 30)
Estacade	5639.6 ± 792.3 ^b (n = 72)	235.9 ± 9.2 ^{b,c} (n = 72)	54.6 ± 4.2 ^a (n = 72)	20.9 ± 2.5 ^a (n = 72)
Anse de l'Antarctic	6271.4 ± 834.1 ^c (n = 35)	240.4 ± 9.3 ^c (n = 35)	54.5 ± 3.7 ^a (n = 35)	21.8 ± 1.9 ^a (n = 35)
Différence maximale (%) Maximal difference (%)	32 %	8 %	4 %	15 %
ANOVA à 1 facteur One way ANOVA	F _{4,213} = 42.0 p < 0.001	F _{4,206} = 34.0 p < 0.001	F _{4,221} = 2.0 p > 0.05	F _{4,213} = 7.1 p < 0.001

Tableau 5. Masse et taille corporelles moyennes du cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) dans différentes colonies de Kerguelen.

Dans une même colonne, les valeurs ne partageant pas la même lettre en exposant sont significativement différentes.

Mean body mass and size of the Kerguelen shag (Phalacrocorax verrucosus) in different Kerguelen colonies. Values in the same column not sharing a common superscript are significantly different.

Site Site	Masse corporelle Body mass (g)	Longueur du tarse Tarsus length (mm)	Longueur de l'aile Wing length (mm)	Longueur du crâne Skull length (mm)
Mer fermée / Closed sea				
Mayès	1778.1 ± 213.4 ^a (n = 63)	57.7 ± 2.5 ^a (n = 42)	265.1 ± 8.0 ^a (n = 40)	118.1 ± 4.3 ^a (n = 57)
Port aux Français	1881.8 ± 203.3 ^a (n = 22)	-	-	121.5 ± 6.7 ^b (n = 22)
Mer ouverte / Open sea				
Pointe de l'Ornithologue	2231.7 ± 245.8 ^b (n = 30)	-	278.6 ± 9.6 ^b (n = 30)	-
Cap Cotter	2395.3 ± 232.4 ^c (n = 57)	64.4 ± 2.5 ^b (n = 57)	287.6 ± 9.8 ^c (n = 57)	129.3 ± 4.7 ^c (n = 57)
Sourcils Noirs	2867.3 ± 287.8 ^d (n = 30)	68.1 ± 3.2 ^c (n = 30)	293.7 ± 10.4 ^c (n = 13)	134.9 ± 4.7 ^d (n = 26)
Différence maximale (%) Maximal difference (%)	38 %	15 %	10 %	12 %
ANOVA à 1 facteur One way ANOVA	F _{4,202} = 131.4 p < 0.001	F _{2,202} = 147.1 p < 0.001	F _{3,140} = 56.3 p > 0.05	F _{3,162} = 92.4 p < 0.001

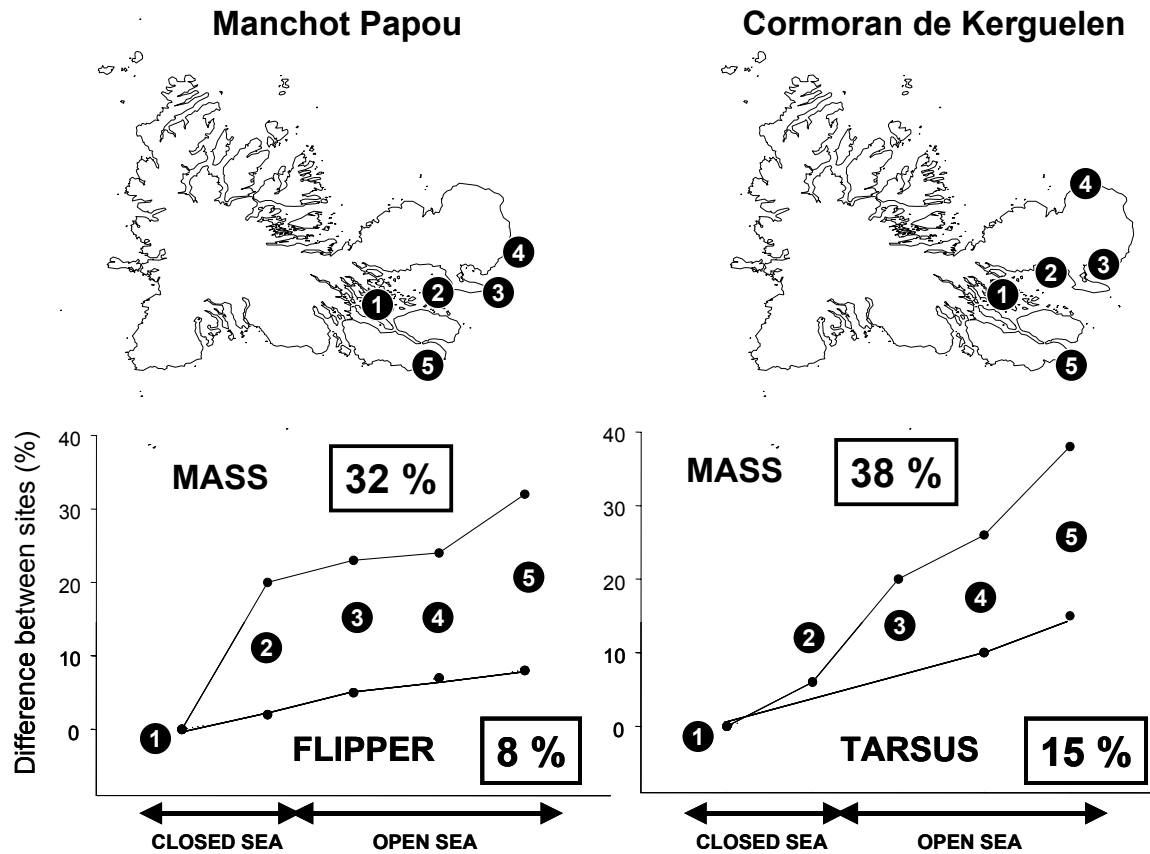


Figure 26. Variations morphologiques à l'échelle microgéographique chez le manchot papou (*Pygoscelis papua*) et le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) dans l'archipel de Kerguelen.

Mass : différences de masse corporelle entre colonies ; Flipper : différences de longueur d'aile ; Tarsus : différences de longueur de tarse.

Manchot papou : 1 = Île Longue ; 2 = Pointe Guite ; 3 = Pointe Suzanne ; 4 = Estacade ; 5 = Anse de l'Antarctic. Cormoran de Kerguelen : 1 = Mayes ; 2 = Port-aux-Français ; 3 = Pointe de l'Ornithologue ; 4 = Cap Cotter ; 5 = Sourcils Noirs.

*Morphological variations at the microgeographical scale in the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) and the Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*) at Kerguelen archipelago. Gentoo penguin : 1 = Île Longue ; 2 = Pointe Guite ; 3 = Pointe Suzanne ; 4 = Estacade ; 5 = Anse de l'Antarctic. Kerguelen shag : 1 = Mayes ; 2 = Port-aux-Français ; 3 = Pointe de l'Ornithologue ; 4 = Cap Cotter ; 5 = Sourcils Noirs.*



Tableau 6. Résultats des modèles de régression multiple (« stepwise backward ») expliquant la variation des performances de plongée par la variation morphologique chez le manchot papou (*Pygoscelis papua*).

Results of multiple regression models (stepwise backward) explaining the dive performance variations by the morphological variation in the gentoo penguin (Pygoscelis papua).

Performance de plongée <i>Dive performance</i>	Modèle sélectionné <i>Selected model</i>	n	R ²	p
Profondeur moyenne <i>Mean depth</i>	-124.06 + 0.78 x Aileron	42	0.297	<0.001
Profondeur maximale <i>Maximal depth</i>	-28.19 + 0.03 x Masse	42	0.430	<0.001
Durée moyenne <i>Mean duration</i>	-339.55 + 2.23 x Aileron	42	0.454	<0.001
Durée maximale <i>Maximal duration</i>	6.97 + 0.06 x Masse	42	0.506	<0.001
Temps moyen au fond <i>Mean bottom time</i>	-291.11 + 1.58 x Aileron	42	0.323	<0.001
Temps maximal au fond <i>Maximal bottom time</i>	-388.06 + 0.01 x Masse + 2.12 x Aileron	42	0.563	<0.001

Tableau 7. Résultats des modèles de régression multiple (« stepwise backward ») expliquant la variation des performances de plongée par la variation morphologique chez le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*).

Results of multiple regression models (stepwise backward) explaining the dive performance variations by the morphological variation in the Kerguelen shag (Phalacrocorax verrucosus).

Performance de plongée <i>Dive performance</i>	Modèle sélectionné <i>Selected model</i>	n	R ²	p
Profondeur moyenne <i>Mean depth</i>	-316.45 + 2.85 x Crâne	26	0.528	<0.001
Profondeur maximale <i>Maximal depth</i>	-92.21 + 0.07 x Masse	26	0.604	<0.001
Durée moyenne <i>Mean duration</i>	-150.07 + 0.13 x Masse	26	0.454	<0.001
Durée maximale <i>Maximal duration</i>	-180.76 + 0.17 x Masse	26	0.571	<0.001
Temps moyen au fond <i>Mean bottom time</i>	-498.5 + 2.11 x Aile	26	0.354	<0.001
Temps maximal au fond <i>Maximal bottom time</i>	-69.516 + 0.09 x Masse	26	0.524	<0.001

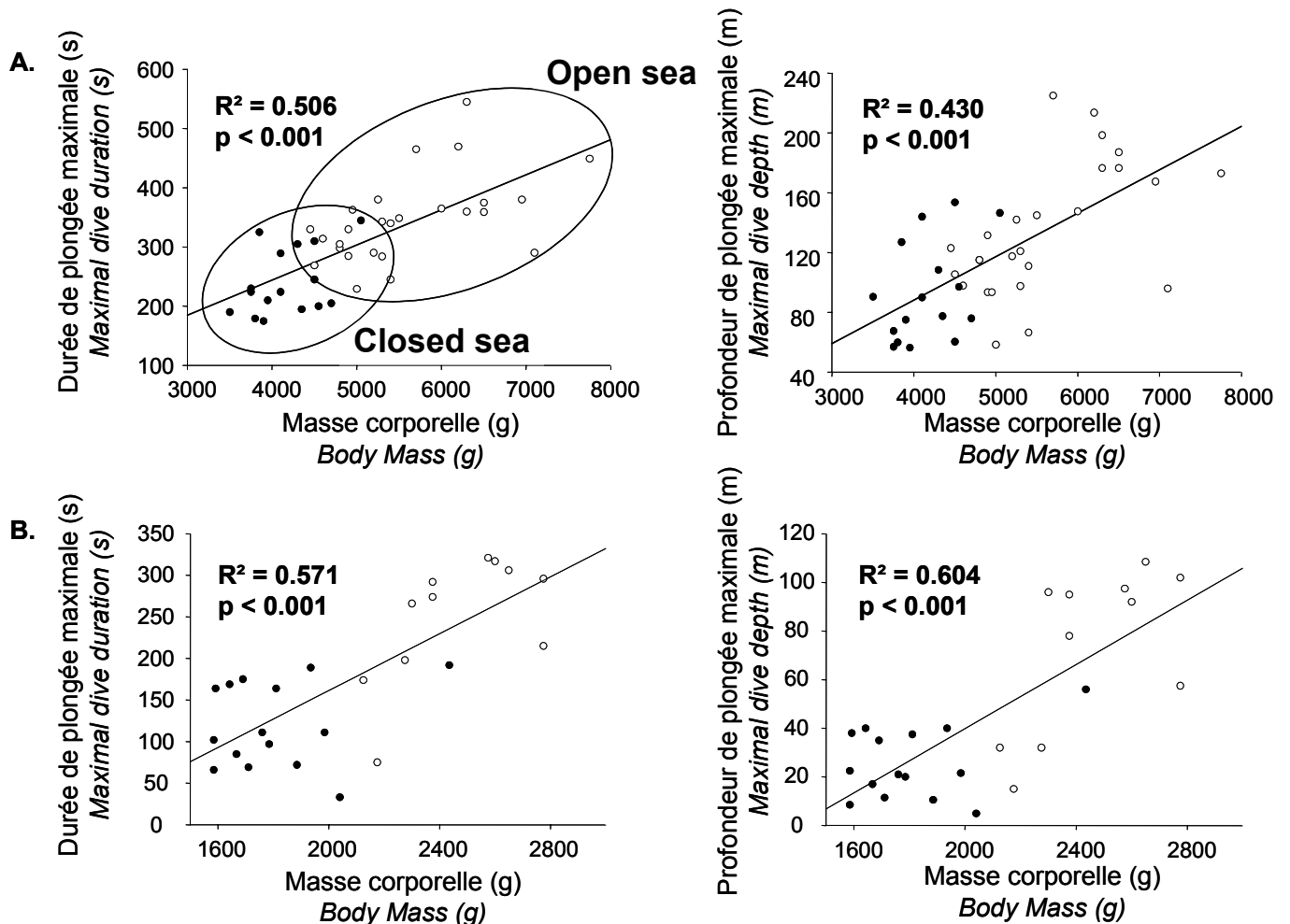


Figure 27. Illustration des résultats des régressions multiples de la durée maximale et de la profondeur maximale de plongée sur les mesures morphologiques.

• : oiseau de mer fermée ; ○ : oiseau de mer ouverte.

A : manchot papou ; B : cormoran de Kerguelen.

Illustration of the results of the multiple regressions of maximal dive duration and maximal dive depth on morphological measures. • : closed sea bird ; ○ : open sea bird ; A : gentoo penguin ; B : Kerguelen shag.



Pour le **manchot papou**, les performances de plongée sont les mieux prédites par la **masse corporelle** et par la **longueur de l'aileron**.

Concernant le **cormoran de Kerguelen**, la majorité des performances de plongée est prédite par la **masse corporelle** de l'oiseau.

Dans les deux cas, **les oiseaux de mer fermée sont caractérisés par des masses et des tailles plus faibles, reliées à des performances de plongées moins élevées qu'en mer ouverte**.

En mer ouverte, où les poissons benthiques sont particulièrement abondants, les **manchots papous** doivent plonger profondément pour atteindre leurs proies et surtout maximiser le temps passé au niveau du substrat étant donnée la répartition verticale prévisible de ces poissons. Dans ce cas, en lien avec les modèles optimaux de plongée, les manchots de plus grande taille devraient être favorisés par rapport à ceux de plus petite taille. En effet, **plus un animal est grand** (importante capacité de plongée aérobie, K), **plus il est avantageux pour lui de plonger profondément et longtemps** (Fig. 21, Mori 1998, 2002). La disponibilité en poissons benthiques du plateau de Kerguelen est importante mais distante des colonies ; un aileron plus grand procure certainement un avantage dans cette situation en permettant de nager et de plonger à une plus grande vitesse pour un nombre plus réduit de battements d'ailerons et donc **une dépense énergétique par unité de temps moins forte**. Enfin, la surface de l'aileron est également susceptible d'être liée à la capacité des manchots à **réduire leur température corporelle** afin d'économiser de l'énergie et ainsi pouvoir allonger la durée de leurs plongées (Boyd & Croxall 1996, Handrich et al. 1997).

En mer fermée, les **manchots papous** se nourrissent de crustacés pélagiques formant des essaims très mobiles qui ne nécessitent pas des plongées longues et profondes mais plutôt des **plongées en pleine eau, enchaînées plus rapidement qu'en mer ouverte** (fréquence de plongée plus élevée, voir **Annexe 4**). De plus, leur abondance à proximité des colonies de mer ouverte ne nécessite pas de longs trajets pour se rendre sur les zones d'alimentation. Dans ce cas, la **manoeuvrabilité** et les **capacités d'accélération** associées à une petite taille devraient être favorisées. Il est d'ailleurs important de noter que chez les Sphéniscidés, seules les plus grandes espèces (manchot royal et manchot empereur) se nourrissent quasi-



exclusivement de poissons alors que les espèces plus petites que le manchot papou ont le plus souvent un régime dominé par des crustacés pélagiques (manchot Adélie, manchot à jugulaire, gorfou sauteur *Eudyptes chrysocome* et gorfou macaroni *Eudyptes chrysolophus*) ou par de petits poissons formant des bancs (manchot pygmée) (Williams 1995). Ces espèces planctonophages réalisent des plongées relativement courtes (≤ 100 s en moyenne) et montrent des fréquences de plongée élevées (14-25 plongées / h) (Croxall et al. 1993, Watanuki et al. 1997, Rodary et al. 2000). De manière générale, les espèces typiquement ichtyophages ont tendance à avoir des becs plus longs et plus effilés que les espèces planctonophages (Williams 1995). A Kerguelen, cette différenciation morphologique au niveau de la taille du bec n'existe pas de façon marquée entre manchots papous de mer ouverte et manchots papous de mer fermée (**Tableau 4**).

Dans notre étude, **l'efficacité de plongée** est définie par la formule :

$$P = f / (f + t + s)$$

Avec f = **temps passé dans la zone d'alimentation** (« bottom time »)

t = temps passé en transit

s = temps passé en surface (« post-dive interval »)

$f + t + s$ = **durée totale de la plongée**

Dans le cas des manchots papous se nourrissant en mer ouverte de poissons benthiques, cette efficacité de plongée semble bien représenter un indice du gain énergétique par unité de temps (comme supposé dans les modèles de plongée optimale, **Fig. 22**) puisque les captures ont très certainement lieu au niveau du substrat. Pour les manchots papous de mer fermée en revanche, l'efficacité de plongée est nettement moins susceptible de constituer un indice du gain énergétique puisque les captures de crustacés pélagiques ont sans doute également lieu lors du **déplacement vertical dans la colonne d'eau** (à la remontée en particulier), plutôt qu'au « fond de la plongée » (Bost et al 2005). Dans cette situation, l'efficacité de plongée plus élevée des manchots papous de mer ouverte est en lien direct avec **le type de plongée** réalisé (benthique contre pélagique en mer fermée), caractérisé par une durée totale et un temps passé au fond plus long. Enfin, en contradiction avec les prédictions des modèles théoriques (**Fig. 21**), **les manchots papous de mer ouverte, les plus grands, ne restent pas plus**



longtemps à la surface entre deux plongées que ceux de mer fermée. Ce résultat peut être la conséquence 1) d'une différence de capacités physiologiques entre sites (les manchots papous de mer ouverte auraient des capacités de récupération supérieures à ceux de mer fermée), 2) d'un report de la récupération complète à la fin d'une série de plongées (« bout ») plutôt qu'entre chaque plongée (cas des alcidés, Monaghan et al. 1994, Davoren 2000), ou 3) simplement de durées de plongée se situant dans la gamme des plongées aérobies dans tous les cas. Cette troisième hypothèse est certainement la plus parcimonieuse étant donné que la limite de plongée aérobique (« Aerobic Dive Limit ») a été calculée à 3.54 min pour le manchot papou, que le temps passé en surface commence à augmenter fortement avec la durée de la plongée à partir de 3 min (Schreer et al. 2001) et que les manchots papous de mer ouverte plongent en moyenne entre 3 et 3.4 min (**Annexe 4**).

La situation est sensiblement différente pour le cormoran de Kerguelen. A la différence des manchots papous, les cormorans de mer ouverte comme ceux de mer fermée se nourrissent de proies benthiques. Selon le modèle de Mori (2002), **un animal plongeur se nourrissant de proies en eaux moins profondes devrait être plus petit ou bien un animal plongeur plus petit devrait rechercher des proies en eaux moins profondes.** Ici, en accord avec ce modèle, les différences de profondeur de plongée pourraient donc être la conséquence de différentes profondeurs optimales de plongée étant donnée la taille des oiseaux entre mer ouverte et mer fermée, ou bien **la conséquence de différentes tailles optimales compte tenu de la distribution des proies** en mer ouverte et mer fermée (**Fig. 23**, Mori 2002). Cette dernière hypothèse est sans doute la plus probable. Les cormorans de mer fermée ont effectivement accès à une large zone bathymétrique de faible profondeur (0-50 m) à proximité de leur colonie de reproduction (sur l'île Mayes). Or si le Golfe du Morbihan est plus riche en crustacés zooplanctoniques qu'en poissons, ses champs d'algues géantes (*Macrocystis pyrifera*) constituent un habitat privilégié pour les poissons juvéniles benthiques dont les plus abondants, les juvéniles de *Notothenia rossii*, se distribuent entre 0 et 35 m de profondeur (Duhamel 1987). Ceci est en parfaite cohérence avec les 90 % de plongées entre 0 et 20 m réalisées



par les cormorans de mer fermée, contre 25 % pour les cormorans de mer ouverte.

Etant donnée l'alimentation benthique du cormoran de Kerguelen, **l'efficacité de plongée** telle que nous l'avons mesurée apparaît révélatrice de la proportion de temps passé **dans la zone d'alimentation**. Cette fois, l'efficacité de plongée plus faible des cormorans de mer ouverte confirme la prédiction des modèles théoriques selon laquelle **l'efficacité de plongée des grands individus n'est pas toujours plus élevée que celle des individus plus petits (Fig. 22)**. Le **temps passé au fond** par les cormorans est **plus long en mer ouverte**, indiquant sans doute un gain énergétique plus élevé comme le suggère la plus grande distance verticale parcourue au fond et le gain de masse tendant à être plus élevé, mais la **longue durée des plongées et des temps de récupération** subséquents (dont les vols ont été déduits) conduit à une valeur finale plus faible de l'efficacité de plongée (**Annexe 5**). Dans ce cas, contrairement aux manchots papous, les cormorans de mer ouverte semblent réaliser un grand nombre de plongées au-delà de leurs capacités aérobies (2.4 à 3.6 min en moyenne contre 1.2-1.5 min en mer fermée, avec une limite de plongée aérobie calculée à 2.8 min et une augmentation de la durée des temps de récupération à partir d'1 min, Schreer et al. 2001). Par conséquent, ils doivent passer plus de temps en surface que les cormorans de mer fermée pour récupérer et reconstituer leurs stocks d'oxygène.

Compte-tenu de ces éléments, nous pouvons supposer que pour les deux espèces, **les variations morphologiques entre colonies de mer ouverte (Tableaux 4 et 5) sont liées à la différence de bathymétrie à proximité des colonies (Fig. 28)**. En effet, les colonies où les individus sont les plus grands sont situés au sud-est (et au nord-ouest pour les papous, Bost et al. 1992) de Kerguelen. Dans cette zone, l'isobathe des 50 m est située à environ 3-4 km des colonies et celle des 100 m à 5-6 km, contre 5-6 km et 16-17 km respectivement au nord-est de Kerguelen (**Fig. 28**). Dans ces colonies du sud-est, une taille encore supérieure à celle des individus du nord-est pourrait être un avantage pour **exploiter une proportion plus importante de grandes**

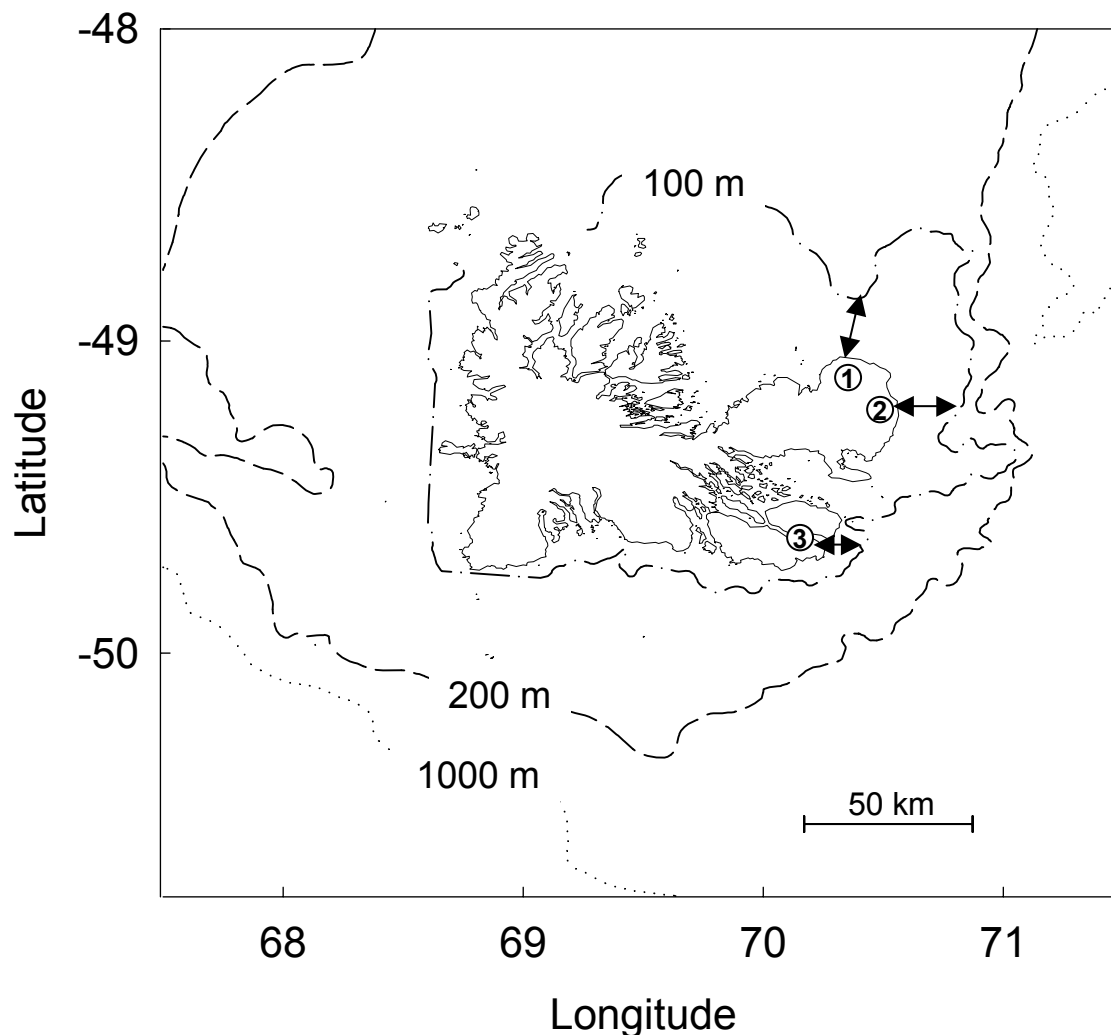


Figure 28. Distance des colonies de mer ouverte de l'est de Kerguelen à l'isobathe des 100 m.

1 : colonie de cormorans de Cap Cotter ; 2 : colonie de manchots papous de l'Estacade ; 3 : colonie de cormorans de Sourcils Noirs et colonie de manchots papous de l'Anse de l'Antarctic.

Distance of eastern open sea colonies from the 100 m isobath. 1 : shag colony of Cap Cotter; 2 : gentoo penguin colony of Estacade; 3: shag colony of Sourcils Noirs and gentoo penguin colony of Anse de l'Antarctic.



profondeurs. Ainsi, les manchots papous de l'Anse de l'Antarctique (sud-est) montrent un mode dans la fréquence de leurs plongées autour de 155 m de profondeur quand le mode équivalent à l'Estacade (nord-est) se situe autour de 135 m (**Annexe 4**).

En conclusion, tout semble indiquer que **la nature, la taille et surtout la distribution des proies sont en rapport direct avec les variations de la masse corporelle et des membres propulsifs chez les deux espèces étudiées, via les différents modes de capture qu'elles requièrent.** Le gradient observé dans les variations morphologiques, depuis le fond du Golfe du Morbihan jusqu'aux colonies de mer ouverte les plus éloignées, pourrait correspondre soit à un gradient similaire au niveau des caractéristiques des proies soit à une zone d'hybridation entre populations morphologiquement différentes.

B. Chronologie de la reproduction

Les travaux de Charles-André Bost (1991) ont montré qu'il existait une grande variation dans la chronologie de la reproduction du manchot papou à l'échelle de Kerguelen. Ainsi, durant le cycle reproducteur 1987/1988, le pic de ponte était en retard de 2 à 3 semaines en mer fermée par rapport aux colonies de mer ouverte de l'est de Kerguelen, les pontes s'étalaient sur une durée 3 fois plus longue en mer ouverte en raison de l'existence de pontes de remplacement, très rares en mer fermée, et les œufs de mer fermée était 13 % plus petits en volume que ceux de mer ouverte.

Nous n'avons pas cherché à refaire une analyse aussi détaillée mais seulement à confirmer ces variations durant les cycles reproducteurs 2002/2003 et 2003/2004. **En 2002/2003**, la chronologie de la reproduction était semblable dans les colonies de l'Estacade (mer ouverte) et de Pointe Guite (mer fermée) (**Tableaux 8 et 9**). Cependant, il faut noter que Pointe Guite est la colonie de mer fermée la plus proche de la mer ouverte, au niveau de la sortie du Golfe (colonie P₄ de la **Figure 17**). De plus ces résultats sont à prendre avec beaucoup de prudence puisqu'en raison de problèmes



Tableau 8. Chronologie de la ponte du manchot papou à Kerguelen durant deux saisons de reproduction (moyenne \pm écart-type).

Estacade : colonie de mer ouverte ; Pointe Guite, Anse des papous : colonies de mer fermée ; n : nombre de nids suivis avec succès.

Timing of laying in Gentoo penguins at Kerguelen during two breeding seasons (mean \pm SD). Estacade: open sea colony; Pointe Guite, Anse des papous: closed sea colonies; n : number of nests successfully followed.

	Date de ponte moyenne <i>Mean laying date</i>		<i>Pic de ponte</i> <i>Laying peak</i>	<i>Etalement des pontes (jours)</i> <i>Laying duration (days)</i>	n
	1 ^{er} oeuf <i>1st egg</i>	2 ^{eme} oeuf <i>2nd egg</i>			
2002					
Estacade	10/09 \pm 4	12/09 \pm 5	11/09	29 (26/08-24/09)	40
Pointe Guite	10/09 \pm 7	13/09 \pm 7	12/09	37 (29/08-05/10)	40
ANOVA	$p = 0.787$				
2003					
Estacade	27/08 \pm 4	30/08 \pm 4	28/08	28 (21/08-18/09)	52
Anse des papous	07/09 \pm 6	09/09 \pm 4	06/09	26 (30/08-25/09)	52
ANOVA	$p < 0.001$				

Tableau 9. Chronologie de l'éclosion chez le manchot papou à Kerguelen durant deux saisons de reproduction (moyenne \pm écart-type).

Estacade : colonie de mer ouverte ; Pointe Guite, Anse des papous : colonies de mer fermée ; n : nombre de nids suivis avec succès.

Timing of hatching in Gentoo penguins at Kerguelen during two breeding seasons (mean \pm SD). Estacade: open sea colony; Pointe Guite, Anse des papous: closed sea colonies; n : number of nests successfully followed.

	Date d'éclosion moyenne <i>Mean hatching date</i>		<i>Pic d'éclosion</i> <i>Hatching peak</i>	<i>Etalement des éclosions (jours)</i> <i>Hatching duration (days)</i>	n
	1 ^{er} oeuf <i>1st egg</i>	2 ^{eme} oeuf <i>2nd egg</i>			
2002					
Estacade	16/10 \pm 4	17/10 \pm 2	17/10	23 (01/10-24/10)	40
Pointe Guite	15/10 \pm 6	15/10 \pm 5	14/10	21 (04/10-25/10)	40
ANOVA	$p = 0.638$				
2003					
Estacade	01/10 \pm 3	03/10 \pm 4	01/10	30 (20/09-20/10)	29
Anse des papous	11/10 \pm 5	12/10 \pm 4	10/10	15 (05/10-20/10)	29
ANOVA	$p < 0.001$				



logistiques, nous n'avons pu nous effectuer que 3 visites complètes des nids de cette colonie. **En 2003/2004** par contre, la chronologie de la reproduction différait significativement entre mer ouverte (Estacade) et mer fermée (Anse des Papous, rive nord du Golfe du Morbihan) (**Tableaux 8 et 9**). Les **pics de ponte et d'éclosion** se sont en effet produits 9 jours plus tard en mer fermée, la **date moyenne de ponte** du 1^{er} œuf étant elle décalée de 11 jours. Les différences détectées en 2002/2003 et 2003/2004 semblent donc moins marquées qu'en 1987/1988, possiblement en raison de la localisation des colonies de mer fermée étudiées : au fond du Golfe en 1987/1988, à l'entrée et au nord du Golfe en 2002/2003 et 2003/2004. Le **recouvrement des dates de ponte** entre mer ouverte et mer fermée était de **65 %** en 2002/2003 et **54 %** en 2003/2004.

Cas unique chez les manchots, le manchot papou est connu pour avoir une chronologie de reproduction extrêmement variable. Ses dates de ponte peuvent être décalées de plusieurs mois selon la localité (depuis des pontes hivernales, au mois de juin, jusqu'à des pontes estivales, en novembre-décembre, du nord vers le sud de son aire de répartition) (Bost & Jouventin 1990) et de plusieurs semaines selon les années (jusqu'à 1 mois à Crozet et de 3 à 5 semaines en Géorgie du Sud) (Bost 1991, Croxall & Prince 1979, Williams 1990).

Chez les oiseaux, la chronologie de la reproduction est considérée comme étant sous l'influence 1) de **facteurs ultimes** : les génotypes conduisant à la coïncidence de l'élevage du jeune et du pic d'abondance des ressources alimentaires devraient être favorisés (Lack 1954, Charnov & Krebs 1974), et 2) de **facteurs proximaux** tels que la photopériode, le climat ou l'état des ressources afin d'ajuster plus finement la date de ponte à une période optimale de reproduction (Wingfield et al. 1992, Lambrechts et al. 1997). Si des facteurs ultimes déterminent certainement les différences de chronologie entre localités (pontes hivernales ou estivales), il est peu probable qu'ils soient entièrement responsables des variations entre sites d'une même localité, les dates de ponte variant d'une année à l'autre pour un même site (Bost & Jouventin 1990). Chez les manchots antarctiques et sub-antarctiques, la **longueur du jour** est classiquement reconnue comme le principal facteur proximal contrôlant la chronologie de la reproduction (Groscolas et al. 1986,



Williams 1992). Etant donnée la forte variabilité chez le manchot papou, il est à nouveau improbable que la longueur du jour soit le seul facteur en jeu. De plus, le manchot papou est la seule espèce sub-antarctique à être **sédentaire** en hiver (Croxall & Davis 1999). Il est donc vraisemblable qu'il réagisse à des indices, plus directs et plus variables, provenant de son environnement (Tanton et al. 2004), tels que la disponibilité des proies. D'autres facteurs, tels que la **disponibilité des sites de nidification** (en lien avec la fonte des neiges) et la **température de surface de l'eau** sont également évoqués dans la littérature (Warham 1975, Boersma 1976, Ainley & Boekelheide 1990).

A Kerguelen, les différences dans la phénologie de la reproduction sont plus probablement reliées à une disponibilité de nourriture suffisante pour déclencher la reproduction. En effet, la neige n'y limite pas l'habitat de nidification comme dans les localités les plus australes et la température de surface de l'eau ne diffère pas significativement entre des colonies aussi proches. La présence en abondance de poissons des glaces (*C. gunnari*) venant se reproduire dans les eaux côtières de l'est de Kerguelen entre juillet et septembre facilite sans doute l'acquisition **précoce** d'une bonne condition corporelle chez les manchots papous de mer ouverte. Le poisson des glaces représente effectivement la majorité du régime alimentaire de ces individus en hiver (35 à 40 %, voir **Annexe 3**). En mer fermée, le krill sub-antarctique (*E. vallentini*) se reproduit probablement entre septembre et novembre (Ridoux 1988), atteint son abondance moyenne maximale entre août et novembre (Bost et al. 1994b) et augmente très fortement dans le régime alimentaire des manchots papous de septembre à décembre (jusqu'à 90 % en masse, voir **Annexe 3**). Dans ce site, le début de la reproduction coïncide donc avec la formation des essaims de krill sub-antarctique en période de croissance et de reproduction et à une augmentation de leur abondance en raison du recrutement. Le cycle des proies influencerait donc la chronologie de la reproduction du manchot papou et pourrait expliquer sa variabilité intersites et interannuelle.



Tableau 10. Estimation de la quantité d'énergie délivrée quotidiennement par un manchot papou reproducteur à son poussin durant l'élevage du petit poussin.

Le calcul a été réalisé à partir des données de régime alimentaire (Annexe 3) et en utilisant les valeurs de contenu énergétique suivantes : 4.3 kJ/g pour les crustacés, 5.6 kJ/g pour les poissons (nototheniidae) et 5.4 kJ/g pour les calmars (Cherel & Ridoux 1992, Guinet et al. 1996).

Estimation of the energy daily delivered by a breeding gentoo penguin to his chick during chick guard. Calculations were made using diet data (Annexe 3) and the following energy density value : 4.3 kJ/g for crustaceans, 5.6 kJ/g for fish (nototheniidae) and 5.4 kJ/g for squids (Cherel & Ridoux 1992, Guinet et al. 1996)

Elevage <i>Chick guard</i>	Mer ouverte <i>Open sea</i>	Mer fermée <i>Closed sea</i>
Durée des voyages en mer (j) <i>Foraging trip duration (d)</i>	1.50	0.98
Masse du bol alimentaire (g) <i>Stomach content mass (g)</i>	276.9	173.0
Masse de nourriture délivrée par jour (g) <i>Food mass delivered per day (g)</i>	184.6	176.5
Energie délivrée par jour par un parent (kJ/j) <i>Daily delivered energy by one parent (kJ/d)</i>	990.9	850.2

Tableau 11. Paramètres de croissance pour la masse corporelle et la longueur de l'aile chez des poussins de manchot papou dans deux sites de Kerguelen (moyenne \pm écart-type).

Les paramètres ont été déterminés à partir de courbes individuelles de croissance modélisés selon l'équation logistique $y = A / (1 + e^{-(x-x_0)/b})$. K : constante de croissance ; A : valeur asymptotique ; t_i : point d'inflexion (âge de croissance maximale) ; t_{10} - t_{90} : temps nécessaire pour passer de 10 à 90 % du poids ou de la taille finale ; n : nombre de poussins suivis de l'éclosion au départ en mer.

Growth rate parameters of body weight and flipper length in gentoo penguin chicks at two Kerguelen sites (mean \pm SD). Parameters were determined from modelled individual growth curves using the logistic equation $y = A / (1 + e^{-(x-x_0)/b})$. K: growth constant; A: asymptotic value; t_i : inflexion point (age of maximal growth rate); t_{10} - t_{90} : time to grow from 10 to 90 % of final weight or size; n: number of chicks followed from hatching to fledging.

2003/2004	K	A (g)	t_i (jours/days)	t_{10} - t_{90} (jours/days)	n
Masse corporelle					
<i>Body mass</i>					
Mer ouverte / <i>Open sea</i> (Estacade)	0.081 \pm 0.020	5061.2 \pm 737.0	35.6 \pm 4.7	57.3 \pm 12.2	27
Mer fermée / <i>Closed sea</i> (Anse des papous)	0.066 \pm 0.023	5233.7 \pm 1077.8	43.4 \pm 15.3	75.6 \pm 29.4	8
<i>t-test</i>	$t_{32,34} = 0.50$ p = 0.620	$t_{33,35} = 1.82$ p = 0.078	$t_{7,4,35} = 1.42$ p = 0.195	$t_{7,7,35} = 1.72$ p = 0.124	
Longueur de l'aile					
<i>Flipper length</i>					
Mer ouverte / <i>Open sea</i> (Estacade)	0.108 \pm 0.021	241.1 \pm 8.2	20.6 \pm 2.5	41.9 \pm 7.7	27
Mer fermée / <i>Closed sea</i> (Anse des papous)	0.115 \pm 0.018	220.3 \pm 7.0	18.4 \pm 3.5	39.1 \pm 6.2	8
<i>t-test</i>	$t_{33,35} = 0.82$ p = 0.416	$t_{33,35} = 6.52$ p < 0.001	$t_{33,35} = 1.98$ p = 0.056	$t_{33,35} = 0.95$ p = 0.349	



C. Stratégies d'approvisionnement et croissance des jeunes

En effectuant un calcul simplifié incluant la durée des voyages des manchots papous durant l'élevage du poussin, la masse du bol alimentaire délivré et la valeur énergétique des différentes catégories de proies, nous pouvons estimer grossièrement qu'un parent délivre quotidiennement à son poussin **990 kJ en mer ouverte et 850 kJ en mer fermée (Tableau 10)**.

En 1987/1988, les constantes de croissance de la masse des poussins ne sont pas significativement différentes entre sites (0.064 en mer ouverte contre 0.071 en mer fermée) mais les poussins de mer ouverte montrent une masse asymptotique significativement plus élevée (5370 ± 816 g) qu'en mer fermée (4150 ± 532 g) (Bost 1991). En 2003/2004, le taux de croissance tend à être plus élevé en mer ouverte qu'en mer fermée (0.081 en mer ouverte contre 0.066 en mer fermée) et les masses à l'asymptote ne diffèrent pas significativement entre sites (**Tableau 11**). Cependant, le nombre de poussins de mer fermée ayant pu être suivis jusqu'à l'atteinte de cette asymptote est très faible (8 contre 27 en mer ouverte) et bien que nous n'avons pris en compte que les individus mesurés jusqu'à leur 80^{ème} jour au moins (départ en mer entre 85 et 120 jours), les modèles logistiques ont probablement surestimé la masse à l'asymptote des poussins de mer fermée. Ainsi, en 2003/2004, la dernière mesure a eu lieu le 13 janvier 2004 et les modèles ont calculé une masse asymptotique de 5200 g en mer fermée. L'année suivante, dans la même colonie de mer fermée, les poussins pesaient 3725.6 ± 673.6 g ($n = 8$) au moment de leur départ en mer le 4 février 2005, une masse beaucoup plus faible que celle calculée par les modèles. Il est donc raisonnable de penser que **les poussins de mer ouverte partent en mer avec une masse plus élevée qu'en mer fermée**. Quelle que soit l'année, les autres paramètres de la croissance, tels qu'estimés par les modèles logistiques, ne diffèrent pas significativement entre sites (**Tableau 11**). Cependant, la croissance de la masse des poussins de mer fermée tend à être plus longue qu'en mer ouverte (76 j contre 57 entre 10 % et 90 % de la masse finale). Effectivement, on peut voir sur les courbes individuelles

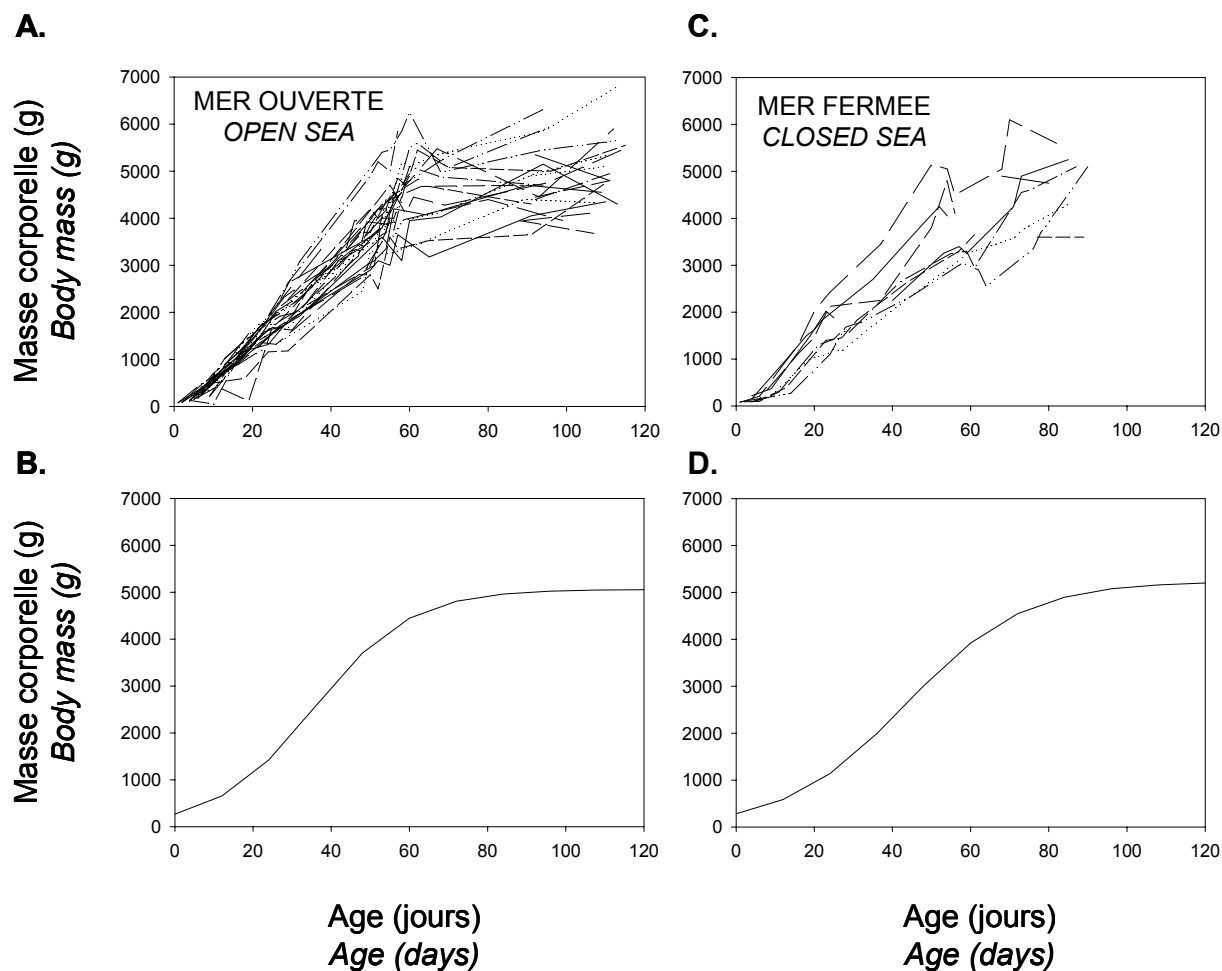


Figure 29. Courbes individuelles de croissance (masse corporelle) pour des poussins de manchot papou (A : mer ouverte, C : mer fermée) et courbes moyennes modélisées selon une équation logistique (B : mer ouverte, D : mer fermée).

Individual growth curves (body mass) of gentoo penguin chicks (A : open sea, C : closed sea) and mean modelled curves following a logistic equation (B : open sea, D : closed sea).

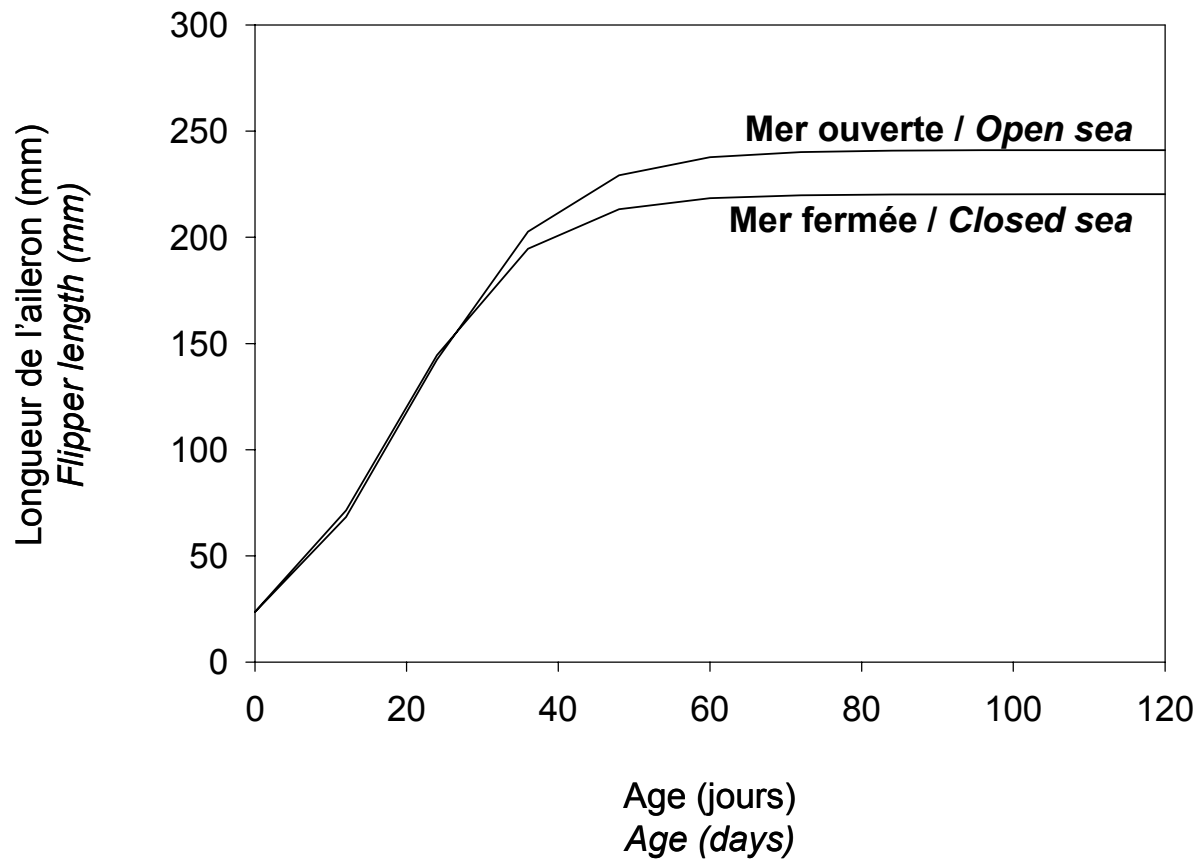


Figure 30. Courbes de croissance moyennes (longueur de l'aileton) de poussins de manchots papous modélisées selon une équation logistique.

Mean modelled curves (flipper length) of gentoo penguin chicks following a logistic equation.



(Fig. 29) que la croissance des poussins de mer ouverte atteint généralement un plateau entre 60 et 70 j alors que les poussins de mer fermée semblent ne pas encore avoir atteint de plateau à 80 j. Ces résultats sont à nouveau contradictoires avec ceux de 1987/1988 où la croissance tendait à être plus longue en mer ouverte (71 j contre 61 en mer fermée entre 10 % et 90 % de la masse finale).

Concernant la croissance de la taille de l'aile, les taux de croissance ne diffèrent pas entre sites, la croissance tend à être plus longue en mer ouverte et la taille asymptotique est significativement plus élevée en mer ouverte (Tableau 11). L'atteinte d'un plateau dans la croissance de la taille de l'aile intervenant nettement plus tôt que celle de la masse corporelle, les résultats de la modélisation peuvent être considérés comme fiables dans les deux sites (Fig. 30). Enfin, durant la phase linéaire de croissance, la condition corporelle des poussins ne diffère pas significativement entre les sites (Tableau 12).

En résumé, chez le manchot papou, les stratégies de recherche alimentaire adoptées dans les deux types de site aboutissent à des apports énergétiques journaliers légèrement plus faibles en mer fermée. Si les œufs sont 13 % plus petits en mer fermée (Bost 1991), les poussins des deux sites à l'éclosion (entre 0 et 2 jours) n'ont pas des masses ni des tailles significativement différentes (Tableau 13). **La croissance apparaît plus longue en mer ouverte, comme le montrent les résultats concernant la longueur de l'aile.** Ceci est cohérent avec la corrélation positive générale chez les oiseaux entre durée de la croissance et taille (Peters 1983).

En ce qui concerne la masse corporelle, le mode de croissance reste confus en raison de la variabilité des résultats obtenus en 1987/1988 et 2003/2004. Etant données les difficultés pour déterminer la fin de la croissance en mer fermée en 2003/2004, nous devrions accorder plus de crédit aux données antérieures. Dans ce cas, **les masses plus élevées en mer ouverte seraient la conséquence d'une croissance plus longue à un taux identique.**



Tableau 12. Indice de condition corporelle des poussins de manchot papou au cours de la phase linéaire de croissance en 2003/2004.

Les valeurs de cet indice sont les résidus d'une régression linéaire de la masse sur la taille corporelle (scores de la 1^{ère} composante d'une ACP sur les mesures morphologiques). n : nombre de poussins, H₁ : 1^{er} poussin éclos, H₂ : 2^{ème} poussin éclos.

Index of body condition of gentoo penguin chicks during the linear growth phase in 2003/2004. Values of this index are the residuals of a linear regression of body mass on size (factor scores of the 1st principal component of an ACP on morphological measurements). n : number of chicks, H₁ : first-hatched chick, H₂ : second-hatched chick.

Rang d'éclosion / Hatching rank	Mer ouverte / Open Sea (Estacade)	Mer fermée / Closed Sea (Anse des papous)
H ₁	27.56 ± 131.86 n = 33	-108.32 ± 169.59 n = 19
H ₂	15.46 ± 128.00 n = 9	78.47 ± 142.76 n = 6
<i>Two way ANOVA</i>		
Site	F _{1,67} = 0.7, P = 0.403	
Hatching rank	F _{1,67} = 4.1, P = 0.048	
Site x Hatching rank	F _{1,67} = 5.3, P = 0.025	

Tableau 13. Masse et taille à l'éclosion de poussins de manchots papous à Kerguelen en 2003/2004.

Les scores de la 1^{ère} composante d'une ACP (Analyse en Composantes Principales) sur les mesures morphologiques (longueur de l'aile, hauteur et longueur du culmen) ont été utilisés comme indice de la taille. n : nombre de poussins.

Mass and size at hatching of gentoo penguin chicks at Kerguelen in 2003/2004. We used the factor scores of the 1st component of an ACP on the morphological measurements (flipper length, culmen length and height) as an index of size. n : number of chicks.

Site	Masse à l'éclosion (g) Mass at hatching (g)	Indice de taille à l'éclosion Size index at hatching	n
Mer ouverte / Open sea (Estacade)	88.0 ± 6.3	-1.50 ± 0.05	10
Mer fermée / Closed sea (Anse des Papous)	87.2 ± 6.2	-1.52 ± 0.06	10
<i>t-test</i>	t _{18,20} = 0.29 p = 0.778	t _{18,20} = 0.74 p = 0.468	

Tableau 14. Masse et taille à l'éclosion de poussins de cormorans de Kerguelen en 2003/2004.

Les scores de la 1^{ère} composante d'une ACP sur les mesures morphologiques (longueurs de l'aile, du tarse et du crâne) ont été utilisés comme indice de la taille. n : nombre de poussins.

Mass and size at hatching of Kerguelen shag chicks in 2003/2004. We used the factor scores of the 1st component of an ACP on the morphological measurements (flipper, tarsus and skull lengths) as an index of size. n : number of chicks.

Site	Masse à l'éclosion (g) Mass at hatching (g)	Indice de taille à l'éclosion Size index at hatching	n
Mer ouverte / Open sea (Cap Cotter)	65.00 ± 18.22	-0.92 ± 0.04	12
Mer fermée / Closed sea (Mayès)	39.7 ± 9.3	-0.88 ± 0.04	15
<i>t-test</i>	t _{15,6,27} = 4.38 p < 0.001	t _{25,27} = 2.24 p = 0.034	



Tableau 15. Taux de croissance de la masse corporelle et indice de condition corporelle durant la phase de croissance linéaire de poussins de cormoran de Kerguelen (entre 8 et 20 jours) en 2003/2004.

n : nombre de poussins suivis ; H_1 = 1^{er} poussin éclos; H_2 = 2^{ème} poussin éclos; H_3 = 3^{ème} poussin éclos.

Growth rate of body mass and index of body condition in Kerguelen shag chicks during the linear growth phase (8-20 days old) in 2003/2004. n : number of chicks; H_1 : first-hatched chick; H_2 : second-hatched chick; H_3 : third-hatched chick.

	Mer ouverte / Open Sea (Cap Cotter)	Mer fermée / Closed Sea (Mayès)
n	24	24
Taux de croissance de la masse (g.day ⁻¹) <i>Growth rate of body mass (g day⁻¹)</i>		
H_1	48.93 ± 15.12	56.07 ± 15.11
H_2	26.56 ± 16.95	34.30 ± 27.35
H_3	37.50 ± 17.68	-6.50 ± 2.12
ANOVA à 2 facteurs / Two way ANOVA		
Site		$F_{1,48} = 1.8, P = 0.190$
Rang d'éclosion / Hatching rank		$F_{2,48} = 11.6, P < 0.001$
Site x rang d'éclosion / Site x Hatching rank		$F_{2,48} = 3.5, P = 0.040$
Indice de condition corporelle (pas d'unité) <i>Index of body condition (no unit)</i>		
H_1	31.73 ± 29.05	0.26 ± 24.77
H_2	33.77 ± 24.38	-26.11 ± 37.62
H_3	16.23 ± 6.11	-58.24 ± 41.45
ANOVA à 2 facteurs / Two way ANOVA		
Site		$F_{1,48} = 23.0, P < 0.001$
Rang d'éclosion / Hatching rank		$F_{2,48} = 3.1, P = 0.057$
Site x rang d'éclosion / Site x Hatching rank		$F_{2,48} = 1.7, P = 0.186$

Tableau 16. Succès reproducteur annuel (en nombre de poussins / couple) du manchot papou à Kerguelen selon la localisation des colonies.

Annual breeding success of the gentoo penguin at Kerguelen, depending on the colony location.

Année / Year	Succès reproducteur / Breeding success	
	Mer ouverte / Open sea	Mer fermée / Closed sea
1987	0.75	0.71
1988	0.45	0.57
1989	0.26	0.47
2002	0.71	0.70
Moyenne ± écart-type / Mean ± SD	0.54 ± 0.23	0.61 ± 0.11
<i>t-test</i>		$t_{4,4,8} = 0.54$ $p = 0.613$



Chez le **cormoran de Kerguelen**, les œufs sont 9 % plus petits en mer fermée qu'en mer ouverte et donnent le jour à des poussins plus légers mais plus grands (**Tableau 14**). Durant l'élevage, le gain de masse des adultes à la suite de leurs voyages en mer ne diffère pas significativement entre sites, en dépit d'une tendance à des gains plus faibles en mer fermée (voir **Annexe 5**). En raison de la durée limitée des campagnes de terrain, nous n'avons pu étudier la croissance complète des poussins dans les deux sites. Aussi, nous limiterons la comparaison à une partie de la phase linéaire de croissance, entre 8 et 20 jours. Durant cette période, les taux de croissance des poussins de cormorans en termes de masse ou de taille ne diffèrent pas significativement entre mer ouverte et mer fermée mais **les couvées de mer fermée montrent des signes d'une réduction plus marquée de la couvée** (i.e. une différence dans les taux de croissance et la condition des poussins selon leur rang d'éclosion, entraînant la mort des plus jeunes quand les ressources alimentaires ne sont pas suffisantes). De plus, les poussins de mer fermée sont en bien moins bonne condition corporelle que ceux de mer ouverte (**Annexe 5** et **Tableau 15**). La quantité d'énergie délivrée quotidiennement aux poussins est donc vraisemblablement plus faible en mer fermée.

L'absence de différences entre les sites au niveau du taux de croissance pendant la phase linéaire ne permet pas d'expliquer la mise en place des très fortes différences de taille entre cormorans de mer ouverte et de mer fermée. Nous avons cependant pu à nouveau étudier la croissance des poussins de mer ouverte entre 45 et 65 jours et constater l'atteinte d'un plateau chez ces individus en mue. A ce moment, les poussins pèsent en moyenne 2191.1 ± 178.6 g ($n = 14$) et leurs tarse mesurent 64.1 ± 1.8 mm ($n = 14$), une morphologie bien plus proche de celle des adultes de mer ouverte (2395.3 ± 232.4 g et 64.4 ± 2.5 mm, $n = 57$) que de celle des adultes de mer fermée (1778.1 ± 213.4 g et 57.7 ± 2.5 mm, $n = 42$). **Les différences morphologiques entre mer ouverte et mer fermée se mettent donc très probablement en place lors de la fin de la période de croissance, entre 20 et 45 jours. Elles seraient la conséquence soit d'une croissance plus longue, soit d'un taux de croissance supérieur en mer ouverte en milieu ou fin de croissance.**



Chez le manchot papou comme chez le cormoran de Kerguelen, il semble que la différenciation morphologique entre mer ouverte et mer fermée constatée chez les adultes se mette en place au cours de la fin de la période de croissance des poussins. Cette différenciation pourrait être la conséquence directe d'une période de croissance plus longue en mer ouverte (cas des manchots papous et éventuellement des cormorans) ou bien d'un taux de croissance plus élevé en mer ouverte durant la fin de la période d'élevage (cas éventuel des cormorans).

Ultimement, la variance de ces traits phénotypiques peut provenir de :

- **Différences de structure génétique** : dans le cas d'une spécialisation locale dans les deux types d'environnement, i.e. si les pressions de sélection sont différentes et divergentes dans les différents environnements (sélection d'une petite taille en mer fermée, d'une grande taille en mer ouverte) (Grant 1986).
- **Différences d'environnement** : c'est le cas de la plasticité phénotypique et plus spécifiquement dans le cas de la croissance, de la plasticité ontogénique. Un même génotype peut répondre différemment à des facteurs environnementaux tels que la température, la qualité ou la quantité de nourriture en « activant » des « programmes » alternatifs de croissance par exemple (Schew & Ricklefs 1998, Schlichting & Pigliucci 1998).
- **L'interaction entre structure génétique et environnement** : c'est-à-dire une combinaison des deux premières hypothèses. Les variations observées pourraient provenir d'une différenciation génotypique renforcée par des facteurs environnementaux.
- **Différences d'effets parentaux** : dans notre cas, principalement via un investissement différentiel des femelles dans leurs œufs (voir Bernardo 1996, Mousseau & Fox 1998).

Nous examinerons en détail ces différents mécanismes dans le chapitre V.

NB : L'hypothèse de la sélection d'habitat (i. e. les individus se répartiraient en fonction de leur taille en fin de la croissance dans les différents habitats)



est exclue au vu de la similitude des morphologies entre parents et jeunes d'un même site.

D. Valeur adaptative des différentes stratégies

Nous avons pu identifier, à la fois chez le manchot papou et chez le cormoran de Kerguelen, deux ensembles distincts de traits selon la localisation des colonies de reproduction, voire un gradient de traits covariants suivant l'ouverture à la pleine mer des environnements locaux. Les populations de mer ouverte et de mer fermée diffèrent ainsi dans leurs stratégies de recherche alimentaire, dans leurs morphologies, dans leur phénologie de reproduction et dans la croissance de leurs poussins. Le succès de ces différentes histoires de vie dépend du nombre et de la qualité des descendants produits, i.e. de la « fitness » des individus dans ces populations (Roff 1992, Stearns 1992). Cette capacité à transmettre le maximum de gènes à la génération suivante va elle-même dépendre 1) de **l'âge à la première reproduction**, 2) de **la survie**, 3) de **la fréquence de reproduction**, 4) du **nombre et de la qualité des descendants produits** lors de chaque événement reproducteur, et des compromis entre ces différents traits (Williams 1966, Reznick 1985, Stearns 1989b).

L'estimation de la plupart de ces paramètres exige le **suivi à long-terme d'individus d'âge connu**, une opération malheureusement impossible à réaliser au cours d'une thèse, particulièrement chez les manchots pour lesquels aucune technique de marquage individuel permanent n'est actuellement satisfaisante (voir les études sur les effets délétères du baguage, Ainley et al. 1983, Jackson & Wilson 2002, Gauthier-Clerc et al. 2004). La littérature nous fournit cependant quelques éléments de discussion.

Ainsi, l'âge à la première reproduction chez le **manchot papou** est peu variable (3 ans en milieu sub-antarctique : Bost 1991, 2 ans pour la plupart des individus en Péninsule Antarctique : Williams 1995) et donc peu susceptible de différer entre colonies de mer ouverte et colonies de mer fermée. Comme pour la plupart des oiseaux marins, le manchot papou a une survie juvénile faible (de l'ordre de 60 %) mais une forte survie adulte (85 à 88 %) (Bost 1991, Williams 1995). D'après des données à long-terme recueillies



en Géorgie du Sud, la survie adulte explique une grande partie des variations de la taille de la population alors que la survie juvénile a un faible impact sur ces mêmes variations (Williams 1995). A la lumière de ces données, la forte diminution de la taille des populations de mer ouverte de l'est de Kerguelen (45 % entre 1987 et 2002, voir **Annexe 1**) pourrait être liée à une **diminution de la survie adulte et/ou à une diminution du nombre d'individus tentant de se reproduire** (i.e. des adultes vivants choisissant de sauter une saison de reproduction, en cas de mauvaises conditions d'alimentation le plus souvent, Drent & Daan 1980). Il faut noter que le taux d'émigration ne semble pas être un facteur important pour la dynamique des populations de manchot papou (Williams 1995). Dans ce cas, nous pourrions supposer que la « fitness » des individus de mer ouverte, en tous cas des colonies de l'est de Kerguelen, est plus faible que celle des individus de mer fermée dont les populations sont stables. Cependant, certaines populations de mer ouverte (celles du nord-est de Kerguelen par exemple, autour de la colonie C₁, **Fig. 17**) sont également stables et la densité de population du manchot papou reste bien plus élevée sur la côte est et nord-est de Kerguelen (175 individus par kilomètre de côte) qu'en mer fermée (11 individus par kilomètre de côte).

Dans cette étude, le seul paramètre que nous pouvons examiner directement est **le succès reproducteur annuel**, mesuré dans des colonies non dérangées. Chez le **manchot papou**, les succès à l'éclosion (Bost 1991) et à la fin de l'élevage (**Tableau 16**) sont très similaires entre colonies de mer ouverte et de mer fermée, avec tout de même une plus grande variabilité en mer ouverte. De plus, nous avons vu que la condition corporelle des poussins ne différait pas entre sites avant le départ en mer. Dans ces circonstances, nous pouvons donc supposer que **les valeurs adaptatives des deux types de stratégies d'histoire de vie sont proches**. Chez de nombreuses populations d'oiseaux, une reproduction plus tardive en saison est associée à une diminution du succès reproducteur (Perrins 1965, 1970, 1991, Newton & Marquiss 1984, Nilsson & Smith 1988, Verhulst & Tinbergen 1991). Cela ne semble pas être le cas chez les manchots papous, ceux de mer fermée se reproduisant plus tardivement que ceux de mer ouverte. Etant donnée la variabilité interannuelle et intrasites de la phénologie de la reproduction, les reproductions tardive en mer fermée et précoce en mer ouverte correspondent



plus certainement à des ajustements à la disponibilité alimentaire en début de cycle reproducteur (et/ou au moment de l'élevage des jeunes).

Chez le **cormoran**, nous disposons de moins de données encore mais tout porte à croire que la réduction de la couvée (« brood reduction ») est plus forte en mer fermée et que les poussins y sont en moins bonne condition. De plus, si les cormorans de Kerguelen nichent en petits groupes de 3 à 30 couples en mer fermée, ils forment de larges colonies (jusqu'à plus de 400 couples) à l'est et au sud-ouest de Kerguelen (Weimerskirch et al. 1989). Ces résultats, si la forte réduction de la taille des couvées et la mauvaise condition des poussins étaient **confirmées**, indiqueraient que les conditions rencontrées en mer fermée sont moins favorables aux cormorans que celles régnant en mer ouverte et que **les deux types de stratégies ne sont pas aussi fructueux l'un que l'autre pour cette espèce**. En effet, l'écosystème du Golfe du Morbihan abrite de nombreuses populations d'oiseaux marins se nourrissant de crustacés (manchot papou : voir **Annexe 3**, pétrel plongeur commun *Pelecanoides urinatrix* : Bocher et al 2000, gorfou sauteur : Tremblay & Chérel 2000) ou bien dans les eaux du large (pétrel plongeur de Géorgie *Pelecanoides georgicus* : Bocher et al. 2000, pétrel bleu *Halobaena caerulea* : Chaurand & Weimerskirch 1994), mais constitue certainement **un milieu plus contraignant pour un prédateur côtier typiquement piscivore** (voir par exemple Croxall et al. 1991, Wanless & Harris 1993, Green & Williams 1997).

**Mécanismes mis en jeu : plasticité
phénotypique ou spécialisation locale ?**





V. MECANISMES MIS EN JEU : PLASTICITE PHENOTYPIQUE OU SPECIALISATION LOCALE ?

Chez deux espèces d'oiseaux marins côtiers, nous avons mis en évidence un lien fort entre **différentiation morphologique à l'échelle microgéographique** et **stratégies de recherche alimentaire**, très probablement sous l'influence des caractéristiques des **ressources alimentaires** locales. Que des organismes soient adaptés d'un point de vue morphologique et comportemental à l'exploitation de leurs ressources n'a en soi rien de révolutionnaire. Ce qui l'est nettement plus, ce sont les échelles concernées : de larges variations, de l'ordre de celles rencontrées à l'échelle de l'aire de répartition mondiale pour le manchot papou, mises en évidence ici à une micro-échelle géographique (20 à 55 km). La question qui en découle directement est donc la suivante : **comment de telles différences ont-elles pu évoluer et se maintenir à une si petite échelle géographique ?**

Soit la différence de taille est totalement indépendante des conditions d'alimentation et nous sommes alors incapables de l'expliquer dans l'état actuel de notre connaissance du système, soit cette différence est bien sous l'influence des caractéristiques locales des ressources alimentaires et nous devons considérer les différentes hypothèses évoquées dans le chapitre précédent. Dans tous les cas, les liens mécanistes entre environnement, génotype et phénotype sont complexes et difficiles à démêler. Pourtant, la connaissance de ces mécanismes est essentielle pour comprendre comment est générée la variation des traits d'histoire de vie (Conover & Schultz 1995, Merilä et al. 2001). Dans ce chapitre, nous examinerons tout d'abord les mécanismes potentiellement à l'œuvre, puis nous détaillerons les résultats d'une expérimentation menée en 2003/2004 et 2004/2005.

A. Hypothèses sur les mécanismes de différenciation

1. Différenciation génétique

Les différences morphologiques observées pourraient avoir évolué sous l'influence de **pressions de sélection divergentes** selon le type d'environnement. Dans ce cas, les individus de petite taille auraient connu un



succès reproducteur durablement plus élevé en mer fermée que les individus de grande taille et inversement en mer ouverte pour les diverses raisons évoquées au cours du **chapitre III**. En supposant que la taille corporelle soit un **trait héritable** chez nos modèles d'étude, les individus de petite taille se seraient alors progressivement répandus en mer fermée, ceux de grande taille en mer ouverte. Et l'on peut également envisager la sélection de tailles intermédiaires dans des environnements intermédiaires entre mer fermée et mer ouverte. Chez les oiseaux, il a effectivement été montré que les traits morphologiques étaient souvent héréditaires et corrélés génétiquement entre eux (Grant 1986, Boag & Van Noordwijk 1987, Larsson & Forslund 1992, Merilä & Gustafsson 1993). Quelques rares études ont également mis en évidence cette hérédité de la taille corporelle spécifiquement chez les oiseaux marins (goéland argenté *Larus argentatus* : Monaghan & Metcalfe 1986, goéland cendré *Larus canus* : Larsson et al. 1997, pétrel des neiges *Pagodroma nivea* : Barbraud 2000).

Cependant, selon la vision traditionnelle des mécanismes de différenciation génétique, le **flux génique** entre populations devrait empêcher tout phénomène de **spécialisation locale** étant données les faibles distances impliquées (Endler 1977, Slatkin 1987). Ces distances (20-55 km) entrent en effet dans la gamme des déplacements réalisés par le manchot papou durant la saison de reproduction (jusqu'à 45 km en mer ouverte dans notre étude, jusqu'à 200 km dans d'autres localités, voir **Annexe 4**) et a fortiori en dehors de cette période. Les cormorans du complexe « cormoran impérial » semblent quant à eux se nourrir beaucoup plus près des côtes durant la période de reproduction (1-2 km, Wanless & Harris 1993, Tremblay et al. sous presse) mais sont susceptibles d'effectuer des déplacements beaucoup plus importants le reste de l'année. Toutefois, plus que les capacités de déplacement des individus, c'est leur propension à la **dispersion**, en particulier à la **dispersion natale**, qui conditionne le flux de gènes entre populations et qui exerce une influence majeure sur la structure et la dynamique des populations (Hanski 1999, Clobert et al. 2001). Les oiseaux marins coloniaux sont connus à la fois pour leur forte fidélité au site de reproduction entre deux années consécutives et pour leur **forte philopatrie**



natale (= fidélité au site de naissance) (Greenwood & Harvey 1982, Spear et al. 1998, Pyle 2001, Schjorring 2001, Steiner & Gaston 2005).

Dans notre étude, l'héritabilité des traits morphologiques couplée à une forte philopatrie natale chez le manchot papou et le cormoran de Kerguelen pourrait avoir facilité la mise en place et le maintien des différences observées entre mer ouverte et mer fermée, via des phénomènes de spécialisation locale. En effet, les juvéniles de manchot papou reviennent régulièrement sur leur colonie natale au cours de leur premier hiver et chez les manchots Adélie, une autre espèce de Pygoscelidae, plus de 99 % des individus ont été notés fidèles à leur colonie natale (Williams 1995). Chez les cormorans, tout du moins chez le cormoran huppé *Phalacrocrax aristotelis*, c'est environ 95 % des individus qui sont recrutés dans un rayon de moins de 8 km de leur colonie natale (Aebischer 1995, Velando & Freire 2002).

Malgré tout, il est peu probable que le flux génique entre populations soit totalement inexistant à l'échelle de Kerguelen. Toutefois, il est à présent admis depuis une 15^{aine} d'années que **la sélection naturelle, via des phénomènes de divergence adaptative, peut l'emporter sur le flux génique même à de très petites échelles spatiales** (voir Bridle & Jiggins 2000, Mallet 2001). Des études (principalement théoriques) ont ainsi montré que la sélection seule pouvait causer un phénomène de spéciation au sein d'une unique population (= **spéciation sympatrique**) (voir Bridle & Jiggins 2000, Via 2001). Les **modèles de « dynamique adaptative »** en particulier prédisent des phénomènes de **divergence au sein d'une population sous l'influence de la compétition pour une ressource à distribution unimodale (Fig. 31)**. La divergence de la population au niveau des **traits liés à l'utilisation de la ressource** (taille corporelle, taille du bec ou des mâchoires,...) est une propriété émergente des modèles, divisant une ressource continue en niches écologiques distinctes occupées par des « populations-sœurs ». La plupart des exemples empiriques impliquent cependant plutôt une ressource **bimodale** dès l'origine (Bridle & Jiggins 2000).

Ainsi, si la chronologie de la reproduction ne semble pas déterminée

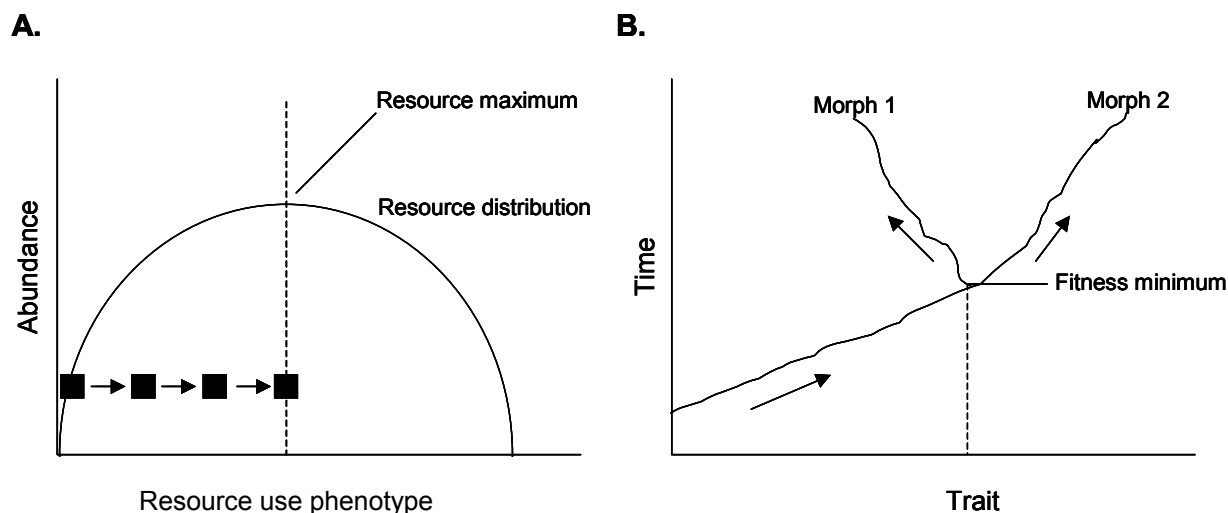


Figure 31. Modèle simple de dynamique adaptative présentant la divergence évolutive comme une propriété émergente de la compétition.

A : distribution d'une ressource continue (ex : la taille d'une graine) le long de l'axe du trait approprié (ex : taille du bec). B : évolution du trait approprié en fonction du temps. Initialement, le phénotype moyen de la population, représenté par les carrés noirs, évolue par fixation séquentielle de mutations jusqu'à exploiter la ressource la plus commune. Une fois que la population a atteint ce maximum de ressource, la compétition densité-dépendante le change en « minimum de fitness ». A ce moment, la population est susceptible d'être envahie par de nouvelles mutations permettant d'éviter la compétition en exploitant les ressources d'un côté ou de l'autre du minimum de fitness. La population évolue ainsi jusqu'à un point où la divergence est probable (repris de Bridle & Jiggins 2000).

A simple adaptive dynamics model showing evolutionary branching as an emergent property of competition. A: distribution of a continuous resource (e.g. seed size) along the relevant trait axis (e.g. beak size). B: evolution of the relevant trait over time. Initially, the population mean phenotype, represented by black squares, evolves by the sequential fixation of mutations to exploit the most common resource. Once the population has reached this resource maximum, density-dependent competition turns it into a "fitness minimum". At this point, the population is susceptible to invasion by new mutations that avoid competition by exploiting resources on either side of the fitness minimum. The population therefore evolves to a point where population branching is likely (from Bridle & Jiggins 2000).



génétiquement chez nos deux modèles d'étude (variations interannuelles et intrasites), **la masse et la taille corporelles pourraient avoir évolué sous l'effet de pressions de sélection divergentes dues à la nature, la taille et la distribution des ressources alimentaires**. Et ceci même dans le cas de la dispersion de certains individus d'un site à l'autre. Pour vérifier ou invalider cette hypothèse, il est nécessaire de réaliser une expérience d'élevage en conditions standard (« common garden ») et d'analyser la structure génétique des populations.

2. Plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est la principale hypothèse alternative à la différenciation génotypique. Elle constitue une solution au problème de l'adaptation dans un environnement hétérogène. Les individus de mer ouverte et de mer fermée pourraient posséder des **génotypes similaires** et exprimer des **phénotypes différents selon l'environnement** auquel ils sont exposés. Chez les oiseaux, la taille corporelle peut en effet être affectée par des facteurs environnementaux et les différences de taille corporelle entre populations d'une même espèce ne sont pas nécessairement liées à des différences génétiques (Larsson & Forslund 1991, Leafloor et al. 1998, Genovart et al. 2003). Ainsi, il a été montré que des différences de taille corporelle entre populations pouvaient provenir d'une différence dans les ressources alimentaires disponibles pendant la croissance des poussins (oie des neiges *Anser caerulescens* : Cooch et al. 1991, goéland d'Audouin *Larus audouinii* : Genovart et al. 2003), dans la longueur de la saison favorable à la reproduction (bernache du Canada *Branta canadensis* : Dunn & MacInnes 1987) ou d'un effet combiné de la température de l'océan et de la qualité de la nourriture (macareux moine *Fratercula arctica* : Moen 1991). Chez les cormorans de Kerguelen, les signes d'une plus forte réduction de la couvée et la moins bonne condition des poussins pourraient être en rapport, si ces caractéristiques étaient confirmées sur plusieurs années, avec une disponibilité en ressources benthiques plus faible en mer fermée. Chez les manchots papous, la quantité de ressources alimentaires ne semble pas particulièrement limitante étant donnée la condition corporelle équivalente des



poussins de mer fermée et de mer ouverte. Cependant, les apports énergétiques apparaissent tout de même plus faibles en mer fermée (**Tableau 10**) et cet indice environnemental pourrait avoir « activé » un programme alternatif de croissance menant à un morphe réduit (Smith-Gill 1983), sans affecter l'état nutritionnel et donc la condition des poussins. De plus, l'absence de pontes de remplacement (Bost 1991) et la durée plus courte de la période de croissance en mer fermée laisse penser que les ressources alimentaires nécessaires à l'élevage des jeunes manchots papous pourraient être disponibles sur une plus courte période en mer fermée qu'en mer ouverte.

Dans ce cas, des individus issus de parents de mer ouverte mais élevés dans les conditions de mer fermée devraient exprimer le « phénotype mer fermée », et inversement. Nous devrions donc observer des normes de réaction identiques entre populations. Là encore, seule une expérience de « common garden » et l'analyse de la structure génétique des populations pourrait nous permettre de valider ou d'invalider cette hypothèse, tout comme celle d'une interaction entre structure génétique et influence de l'environnement.

3. Effets parentaux

Il est question d'effets parentaux lorsque le phénotype parental (le plus souvent celui de la mère), ou l'expérience que la mère a de son environnement, influence directement ou indirectement le phénotype de ses descendants (Mousseau & Fox 1998). Chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) par exemple, une élégante étude a apporté les premières preuves d'un lien direct entre la concentration d'anticorps dans le sérum maternel et celle présente dans les œufs et chez les poussins, dans une population naturelle (Gasparini et al. 2002). La quantité et la qualité des ressources nutritives présentes dans les œufs peuvent également être déterminées par la mère en fonction des conditions environnementales (disponibilité des ressources alimentaires par exemple) (Mousseau & Fox 1998). Ainsi, que les individus de mer fermée et de mer ouverte possèdent ou non le même génotype, le développement des jeunes peut être influencé par **l'investissement de la femelle** dans ses œufs, via la quantité de lipides



(« yolk »), les hormones ou les ARN messagers qu'ils vont contenir (Mousseau & Fox 1998). Les œufs étant plus petits en mer fermée à la fois chez le manchot papou et chez le cormoran, on peut supposer qu'il y ait une différence d'investissement de la part des femelles des deux sites (bien qu'il puisse s'agir d'une relation purement allométrique, les femelles de mer fermée étant de plus petite taille). Cependant, les masses et tailles corporelles à l'éclosion ne suivent pas ce schéma (identiques chez le manchot papou, poussins plus légers mais plus grands en mer fermée chez le cormoran). Pour avoir une idée précise de l'influence des effets maternels sur la croissance des jeunes, il serait nécessaire d'analyser la composition des œufs des différents sites et en particulier de quantifier les taux d'hormones de croissance présents.

B. Expérimentation : transfert de poussins

Travaillant sur des animaux sauvages, protégés et de relativement grande taille dans des conditions de terrain relativement difficiles, il n'a pour l'instant pas été possible de réaliser une véritable expérience de « common garden ». Nous avons cependant pu procéder au transfert de très jeunes poussins de manchots papous depuis la mer ouverte vers la mer fermée durant deux années consécutives.

Des 10 poussins transférés en 2003/2004, 6 ont survécu jusqu'à l'atteinte d'un plateau dans la croissance de leurs ailerons (**Fig. 32 A**), et 5 jusqu'à l'atteinte d'un plateau dans la croissance de la masse corporelle (**Fig. 32 C**). Par contre, des 19 poussins transférés le 10/10/2004 (saison 2004/2005), 2 sont morts pendant le trajet et il n'en restait plus que 6 dans les nids d'adoption le 19/10/2004, malgré toutes les précautions prises. Les causes de la disparition de ces 11 poussins restent inconnues : rejet des parents adoptifs, transfert trop précoce et donc taux d'approvisionnement inadapté, prédation ? De plus, des 6 poussins survivants, seuls 3 ont dépassé les 70 j et ont pu être utilisés pour modéliser la croissance. Enfin, en 2004/2005, les

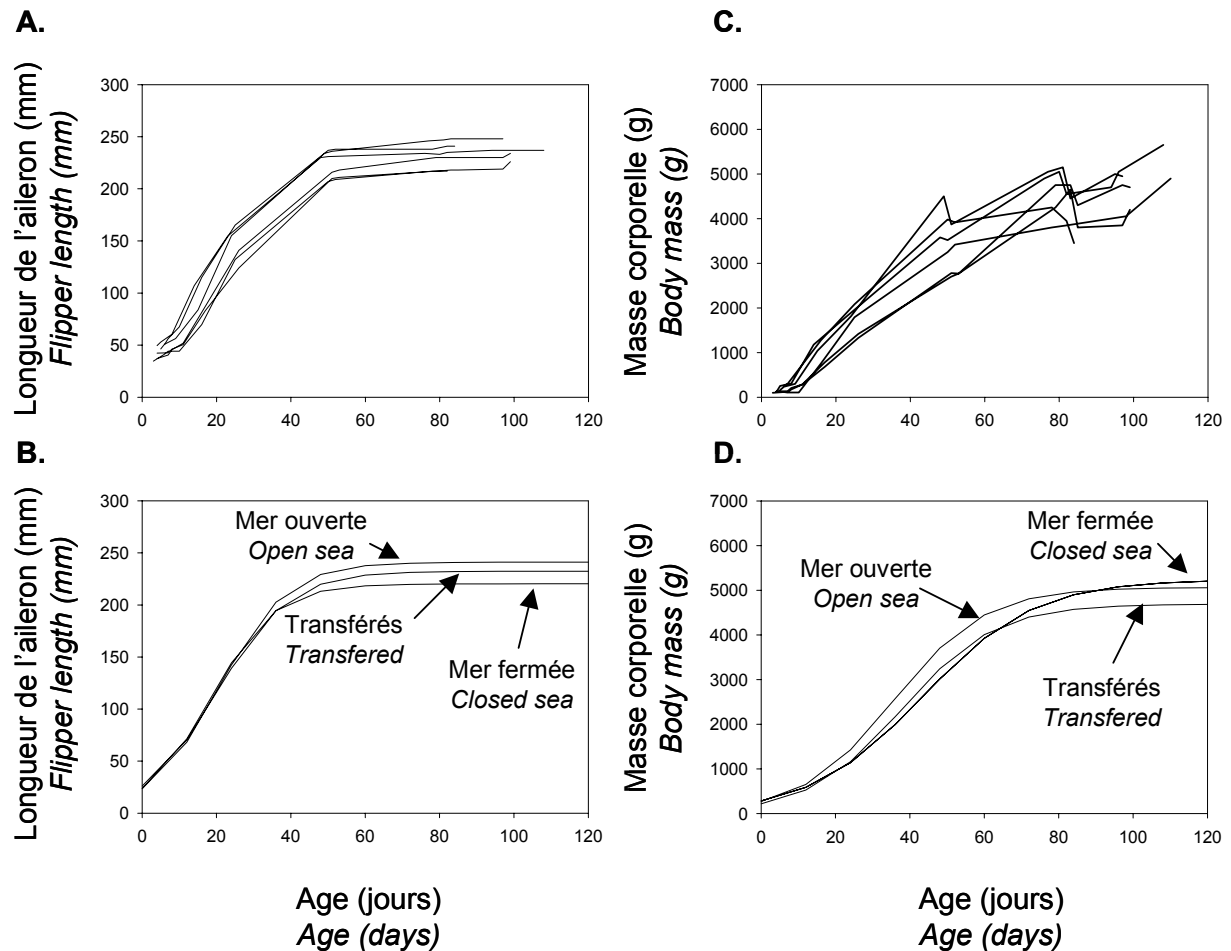


Figure 32. Courbes individuelles de croissance des poussins de manchot papou transférés de la mer ouverte vers la mer fermée en 2003/2004 (A : longueur de l'aileton, C : masse corporelle) et courbes moyennes modélisées selon une équation logistique (B : longueur de l'aileton, D : masse corporelle).

Individual growth curves of gentoo penguin chicks transferred from open sea to closed sea in 2003/2004 (A : flipper length, C : body mass) and mean modelled curves following a logistic equation (B : flipper length, D : body mass).



Tableau 17. Paramètres de croissance pour la masse corporelle et la longueur de l'aile (moyenne \pm écart-type) chez des poussins de manchot papou dans deux sites de Kerguelen en 2003/2004.

Les paramètres ont été déterminés à partir de courbes individuelles de croissance modélisées selon l'équation logistique $y = A / (1 + e^{-(x - x_0)^b})$. K : constante de croissance ; A : valeur asymptotique ; t_i : point d'inflexion (âge de croissance maximale) ; $t_{10}-t_{90}$: temps nécessaire pour passer de 10 à 90 % du poids ou de la taille finale ; n : nombre de poussins suivis de l'éclosion au départ en mer ; Transférés : poussins transférés de la mer ouverte vers la mer fermée.

Growth rate parameters of body weight and flipper length (mean \pm SD) in gentoo penguin chicks at two Kerguelen sites in 2003/2004. Parameters were determined from modelled individual growth curves using the logistic equation $y = A / (1 + e^{-(x - x_0)^b})$. K: growth constant; A: asymptotic value; t_i : inflexion point (age of maximal growth rate); $t_{10}-t_{90}$: time to grow from 10 to 90 % of final weight or size; n: number of chicks followed from hatching to fledging; Transferred: chicks transferred from open sea to closed sea.

2003/2004	K	A	t_i	$t_{10}-t_{90}$	n
Masse corporelle <i>Body mass</i>					
Mer ouverte / <i>Open sea</i>	0.081 \pm 0.020	5061.2 \pm 737.0	35.6 \pm 4.7	57.3 \pm 12.2	27
Mer fermée / <i>Closed sea</i>	0.066 \pm 0.023	5233.7 \pm 1077.8	43.4 \pm 15.3	75.6 \pm 29.4	8
Transférés / <i>Transferred</i>	0.080 \pm 0.015	4688.3 \pm 440.6	37.9 \pm 6.5	56.3 \pm 9.6	5
ANOVA à 1 facteur	$F_{2,40} = 1.8$	$F_{2,39} = 0.7$	$F_{2,40} = 2.9$	$F_{2,40} = 4.0$	
One-way ANOVA	P = 0.181	P = 0.487	P = 0.066	P = 0.028	
Longueur de l'aile <i>Flipper length</i>					
Mer ouverte / <i>Open sea</i>	0.108 \pm 0.021	241.1 \pm 8.2	20.6 \pm 2.5	41.9 \pm 7.7	27
Mer fermée / <i>Closed sea</i>	0.115 \pm 0.018	220.3 \pm 7.0	18.4 \pm 3.5	39.1 \pm 6.2	8
Transférés / <i>Transferred</i>	0.103 \pm 0.008	232.4 \pm 11.2	20.1 \pm 2.5	42.8 \pm 3.4	6
ANOVA à 1 facteur	$F_{2,41} = 0.7$	$F_{2,41} = 19.3$	$F_{2,41} = 2.0$	$F_{2,41} = 0.6$	
One-way ANOVA	P = 0.511	P < 0.001	P = 0.150	P = 0.537	

Tableau 18. Paramètres de croissance pour la masse corporelle et la longueur de l'aile (moyenne \pm écart-type) chez des poussins de manchot papou transférés de la mer ouverte vers la mer fermée en 2004/2005.

Growth rate parameters of body weight and flipper length (mean \pm SD) in gentoo penguin chicks transferred from open sea to closed sea in 2004/2005.

2004/2005	K	A	t_i	$t_{10}-t_{90}$	n
Masse corporelle <i>Body mass</i>	0.112 \pm 0.011	3549.4 \pm 288.0	24.8 \pm 0.6	39.4 \pm 4.1	3
Longueur de l'aile <i>Flipper length</i>	0.108 \pm 0.009	226.4 \pm 7.3	17.4 \pm 1.3	41.1 \pm 3.7	3



poussins témoins mesurés en mer fermée n'étaient pas d'âge connu et nous n'avons donc pu utiliser que leur masse et la taille de leur aileron au moment du départ en mer comme point de comparaison avec les poussins transférés. Les résultats de l'expérimentation sont cependant très intéressants.

Nous discuterons principalement les résultats de 2003/2004 pour lesquels nous disposons des paramètres de croissance des poussins de mer ouverte, de ceux de mer fermée et des poussins transférés de mer ouverte en mer fermée. Nous ne présenterons les résultats de 2004/2005 qu'à titre d'indication.

Les paramètres de croissance des différents groupes de poussins ainsi que les statistiques associées sont présentées dans le **Tableau 17**. En 2003/2004, la croissance de la masse corporelle des poussins transférés ne diffère pas significativement de celle des poussins de mer fermée ou de mer ouverte, même si elle tend à être plus proche de celle des poussins de mer ouverte, leur site d'origine (paramètres K , t_i , $t_{10-t_{90}}$) (**Fig. 32 D**). Par contre, **la longueur à l'asymptote des ailerons des poussins transférés est proche de celle des poussins de mer ouverte et statistiquement plus élevée que celle des poussins de mer fermée, leur site d'adoption (Fig. 32 C)**. Concernant les 3 poussins transférés en 2004/2005 (**Tableau 18**), leur masse corporelle à l'asymptote semble très faible mais elle ne diffère pas de celle des poussins de mer fermée à la même époque (i. e. 3549.4 ± 288.0 g contre 3725.6 ± 673.6 g, $n = 8$ le 04/02/2005 ; $t_{8,5,11} = 0.61$, $p = 0.560$). **Leurs ailerons par contre sont significativement plus grands à la fin de la croissance que ceux des poussins de mer fermée** (226.4 ± 7.3 mm contre 208.6 ± 9.2 ; $t_{9,11} = 2.98$, $p = 0.015$).

Ces résultats nous permettent de tracer une norme de réaction pour les poussins issus de mer ouverte exposés à deux environnements (mer ouverte et mer fermée) concernant les deux principaux traits montrant une forte différenciation entre sites, la masse corporelle et la taille de l'aileron (**Fig. 33**). La magnitude de la norme de réaction de la longueur de l'aileron suggère que ce trait est au moins partiellement sous **influence génétique**. Nous ne pouvons par contre rien dire de la détermination de la masse corporelle,

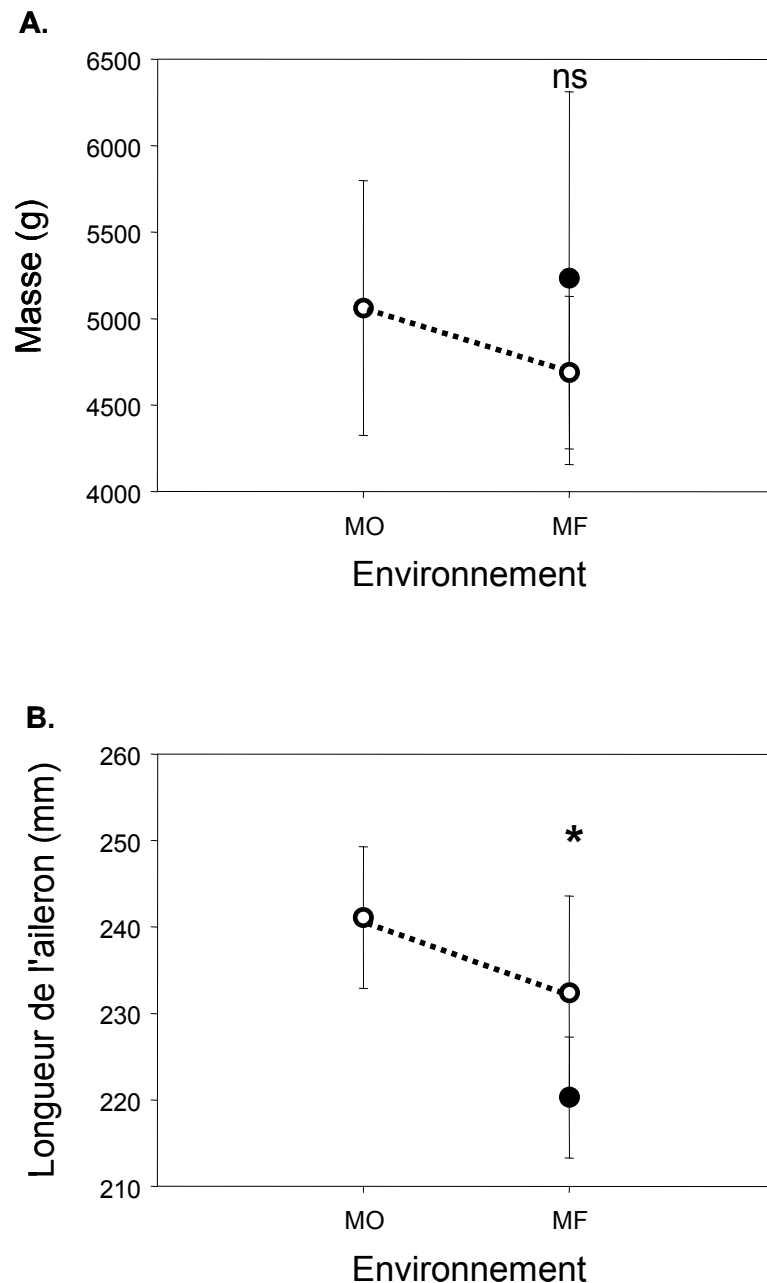


Figure 33. Normes de réaction d'une population de manchots papous se reproduisant en mer ouverte à Kerguelen.

A : variation de la masse corporelle ; B : variation de la longueur de l'aileron ; o : poussins issus de parents de mer ouverte ; • : poussins issus de parents de mer fermée. L'astérisque indique une différence significative entre le phénotype des poussins transférés de mer ouverte vers la mer fermée et celui des poussins de mer fermée.

Reaction norm of a gentoo penguin population breeding at open sea at Kerguelen. A : body mass variation ; B : flipper length variation ; o : chicks from open sea parents ; • : chicks from closed sea parents. The asterisk indicates a significant difference between the phenotype of chicks transferred from open sea to closed sea and the phenotype of closed sea chicks.



aucun des groupes ne différant significativement des autres sans doute en raison des problèmes évoqués plus haut et de la faible taille de l'échantillon. De plus, la masse corporelle est a priori un trait plus flexible que la taille puisqu'elle peut grandement varier d'un jour à l'autre, en fonction de la fréquence et de la masse des repas rapportés au poussin.

En conclusion, il serait nécessaire de procéder à une véritable expérience de « common garden » impliquant des effectifs plus élevés (voir par exemple Rhymer 1992, Wikelski et al. 2003) afin 1) de confirmer le déterminisme génétique des variations de la taille corporelle, 2) de trancher entre détermination purement génétique de la taille corporelle (les normes de réaction des deux populations devraient être parallèles) et effet combiné de la structure génétique et de l'environnement (les normes de réaction des deux populations ne devraient pas être parallèles), et 3) d'éclaircir le mode de croissance et les variations intersites de la masse corporelle. Malgré la prudence qu'imposent ces résultats, les différences morphologiques existantes pourraient résulter d'un phénomène de **divergence phénotypique et génétique** à une très petite échelle géographique, voire en situation de quasi-sympatrie. Les exemples de populations naturelles dans lesquelles de tels processus sont à l'œuvre sont suffisamment rares (Endler 1995, Bridle & Jiggins 2000) pour que l'on y prête attention. Il est d'ailleurs intéressant de constater que nous ayons pu mettre en évidence la probable détermination génétique de la longueur de l'aile avec un si faible nombre de poussins transférés. Enfin, il est vivement espéré que les résultats de l'étude de la structure génétique des populations par RAPD, en cours, nous permette de pousser plus loin notre interprétation des mécanismes impliqués.

Synthèse et perspectives





VI. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

Cette thèse s'était donnée pour objectif d'étudier les variations du comportement, de la morphologie et des caractéristiques reproductrices et démographiques des populations d'oiseaux marins en réponse aux variations de leur environnement local. Les résultats ayant déjà été discutés dans chacune des trois parties centrales de ce mémoire, nous essaierons ici de synthétiser les apports de ces travaux, de les replacer dans un cadre général et de développer certaines pistes de réflexion. Travailler pendant presque quatre années sur ces thématiques, entre écologie et biologie évolutive, ont suscité un nombre croissant de questions qui constituent autant de perspectives de recherche et qui seront évoquées à la fin de ce chapitre.

A. Synthèse des résultats

1. Le milieu côtier : un environnement favorable à l'émergence de multiples stratégies alimentaires

Si le milieu terrestre, sous la forte pression anthropique, est souvent décrit comme une « mosaïque d'habitats », le milieu marin en général ne peut être considéré comme une mosaïque qu'à beaucoup plus large échelle, celle des grandes masses d'eau océaniques. Une exception pourtant dans ce tableau : les eaux côtières, plus productives et plus hétérogènes que les eaux pélagiques, ainsi que les zones de fronts océaniques. L'archipel de Kerguelen, en cumulant ces deux situations, offre **une grande variété de micro-habitats le long de ses côtes**, hébergeant **une aussi grande variété de ressources biotiques**. En prenant pour modèle deux espèces d'oiseaux marins se nourrissant en zone côtière, nous avons montré que **la nature, l'abondance et la distribution des proies au sein d'un micro-habitat pouvait mener à l'émergence de stratégies de recherche alimentaire spécifiques**. Les différentes populations ou sous-populations d'une même espèce fortement mobile peuvent ainsi adopter des stratégies très différentes à l'échelle de quelques dizaines de kilomètres.

Au sein d'une même espèce, les oiseaux et mammifères marins sont connus pour ajuster leur comportement de recherche alimentaire en fonction 1) de l'abondance et de la distribution des ressources alimentaires (Bost et al.



1997, McCafferty et al. 1998, Weimerskirch 1998a, Boyd 1999, Georges et al. 2000, Ropert-Coudert et al. 2002, Tremblay & Cherel 2003, Grémillet et al. 2004), 2) de la saison et du stade reproducteur (Salamolard & Weimerskirch 1993, Charrassin et al. 2002) et 3) des facteurs physiques de l'environnement (Hunt et al. 1999, Charrassin & Bost 2001).

Manchot papou

A Kerguelen, le manchot papou se nourrit de manière extrêmement opportuniste, en fonction de l'abondance des ressources alimentaires locales. Il montre à notre connaissance **un des plus forts degrés de plasticité jamais rapporté chez les Sphéniscidés, tant dans son comportement de recherche alimentaire en termes de distance et d'intensité de prospection, d'exploration verticale et horizontale de la masse d'eau, que dans la variété de ses proies.** En effet, les manchots à jugulaire (*Pygoscelis antarctica*) peuvent montrer une importante variation inter-individuelle dans la longueur de leurs trajets et réaliser des plongées à la fois benthiques et pélagiques (Takahashi et al. 2003) mais, tout comme le gorfou sauteur (*Eudyptes chrysocome*, Tremblay & Cherel 2000), sont quasi-exclusivement planctonophages. Chez les manchots Adélie, la durée des voyages alimentaires varie selon l'étendue de la glace de mer et l'abondance des proies et ils peuvent se nourrir de poissons lorsque l'abondance de krill (*Euphausia superba* et *E. crystallopharias*) diminue (Watanuki et al. 1993, 1997, Ainley et al. 1998). Cependant, les caractéristiques des plongées effectuées par les manchots Adélie ne semblent pas varier en fonction du type de proie (Ropert-Coudert et al. 2002). De manière générale, aucune espèce de manchot et peu d'espèces d'oiseaux marins sont capables de se nourrir à la fois de crustacés pélagiques, de céphalopodes, de poissons benthiques et semi-pélagiques et d'annélides, en employant des tactiques de chasse aussi variables, et a fortiori à une si petite échelle spatiale.

Troisième manchot en taille après deux grandes espèces principalement piscivores (le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* et le manchot royal *A. patagonicus* : Williams 1995, Kooyman et al. 1999), le manchot papou présente une morphologie généraliste facilitant certainement un comportement alimentaire opportuniste. Sa relativement grande taille lui



permet en effet d'atteindre de grandes profondeurs (couramment 100 m et jusqu'à plus de 200m) sans coût métabolique important et son bec, piscivore mais dont le palais porte une multitude de « crêtes » souples retenant les petites proies, autorise la capture de proies très diverses. Nous pouvons faire l'hypothèse que cet opportunisme lui permet de satisfaire ses besoins énergétiques dans les eaux côtières, y compris en hiver lorsque la productivité marine est faible, et ainsi d'occuper une niche écologique originale en étant le seul manchot sédentaire en zone sub-antarctique (Croxall & Davis 1999).

Cormoran de Kerguelen

La flexibilité et la réussite apparente moindres du cormoran de Kerguelen en mer fermée par rapport au manchot papou peut étonner au premier abord chez un genre réputé plastique (voir par exemple Wanless et al. 1992, Kato et al. 2000). Cependant, le cormoran doit sans doute faire face à de plus fortes contraintes sur son comportement de recherche alimentaire. En effet, les cormorans en général ont un plumage partiellement perméable conduisant à une isolation thermique limitée sous l'eau (Grémillet et al. 2005) et d'importants coûts énergétiques associés à la plongée (Schmid et al. 1995). Ces coûts devraient être d'autant plus importants dans les eaux froides des hautes latitudes (2 à 7°C autour de Kerguelen selon la saison). Les cormorans compenseraient leur piètre adaptation morphofonctionnelle en minimisant le temps passé dans l'eau (Grémillet et al. 2004) et en ciblant des agrégations de proies à très haute densité (Grémillet et al. 2001). Enfin, en zone sub-antarctique, ils se nourrissent quasi exclusivement près du fond, de poissons démersaux peu mobiles en majorité (Green et al. 1990, Wanless & Harris 1993, Green & Williams 1997). A Kerguelen, les données d'océanographie biologique indiquent que les crustacés constituent la principale biomasse du Golfe du Morbihan (mer fermée) (Razouls et al. 1996, 1997, Riaux-Gobin & Bourgoin 2002) et les poissons benthiques y sont vraisemblablement de plus petite taille (juvéniles) (Duhamel 1987), donc moins profitables. Il est donc probable que les populations de cormorans de mer fermée soient limitées par la densité de proies benthiques. La petite taille des populations de mer fermée par rapport à celles de mer ouverte confirmerait la dépendance des populations de cormorans à des zones très poissonneuses (Grémillet et al.



2001). De manière plus générale, **la petite taille des populations sub-antarctiques et antarctiques de cormorans pourrait être liée à la disponibilité limitée de proies benthiques à une profondeur accessible pour eux, c'est-à-dire très près des côtes.**

Si les cormorans de Kerguelen montrent une moins grande flexibilité en se limitant à un mode d'alimentation benthique, ils semblent adapter également la durée de leurs voyages, leurs distances de prospection et la profondeur de leurs plongées aux caractéristiques de leur environnement. Cette flexibilité est relativement commune chez les Phalacrocoracidae (et chez les Péléciformes de manière générale) qui montrent d'importantes différences intra-spécifiques au niveau de la durée des voyages et des plongées, de la profondeur maximale des plongées et du régime alimentaire (Wanless & Harris 1993, Velando & Freire 1999, Kato et al. 2001, Watanuki et al. 2004), à parfois très petite échelle spatiale (2 à 15 km, Wanless & Harris 1993, Velando & Freire 1999). Au niveau des espèces du complexe « cormoran impérial », le régime alimentaire reste majoritairement basé sur des poissons benthiques (Green et al. 1990, Wanless & Harris 1993, Kato et al. 1996, Tremblay et al. sous presse) et peut être relié à une morphologie typiquement piscivore des cormorans, avec un bec long, effilé et terminé par un crochet.

Comparaison des stratégies observées localement chez les deux espèces :

La comparaison des manchots papous et cormorans en situation de mer fermée illustre le fait qu'un même écosystème peut être différemment favorable pour deux espèces côtières et tempère donc la primauté des facteurs environnementaux sur le signal phylogénétique. Le Golfe du Morbihan peut en effet fournir des ressources alimentaires abondantes à des espèces planctonophages (comme le gorfou sauteur et le pétrel plongeur commun) ou aussi opportunistes que le manchot papou, et abriter les sites de nidification d'espèces pélagiques (pétrel plongeur de Géorgie, pétrel bleu...) mais son degré d'empoisonnement peut être limitant pour des espèces ichtyophages comme le cormoran. Etant donné que le Golfe du Morbihan abrite principalement les phases juvéniles de poissons abondants à l'âge adulte sur le plateau (Duhamel 1987, 1993) et que la passe (50 m de



profondeur) à l'entrée de ce golfe peut constituer une barrière pour certains poissons benthiques ou semi-pélagiques comme le poisson des glaces (Duhamel 1987), nous pouvons faire l'hypothèse que le gradient de taille corporelle observé depuis le fond du Golfe vers la mer ouverte résulte d'un gradient d'empoisonnement entre le fond et l'entrée du Golfe.

Chez le manchot papou comme chez le cormoran de Kerguelen, les stratégies mises en évidence confirment qualitativement de nombreuses prédictions des théories de l'approvisionnement optimal et de la plongée optimale. Les similitudes entre les stratégies de recherche alimentaire des deux espèces dans des environnements communs nous conduisent à penser que **le comportement de recherche alimentaire des prédateurs côtiers est au moins aussi fortement influencé par des facteurs écologiques comme la disponibilité des proies, que par des signaux phylogénétiques.**

Le comportement de recherche alimentaire, même si il fait partie du phénotype d'un organisme, ne peut être résumé à un trait. Un trait est une propriété quantitative de l'organisme et si le comportement de recherche alimentaire peut être mesuré de nombreuses manières, une seule valeur numérique ne pourrait rendre compte de sa nature. Il s'agit plutôt d'un « **méta-trait** », une propriété émergente des systèmes complexes que sont les organismes. Les écarts-types rapportés dans nos travaux suggèrent une forte variation inter-individuelle, voire intra-individuelle. Il est donc fort probable que les importantes variations du comportement alimentaire rapportées dans ce mémoire soient un cas de forte **flexibilité phénotypique** plutôt que le résultat d'un déterminisme génétique direct, improbable pour un méta-trait aussi complexe.

2. Les traits d'histoire de vie des prédateurs marins: des traits sous l'influence des caractéristiques de leurs proies

Si les variations du comportement de recherche alimentaire illustrent la flexibilité des espèces étudiées, elles ont probablement joué un rôle de médiation entre les pressions de sélection de l'environnement biotique et la morphologie des individus. Les résultats de ce travail suggèrent en effet que **les proies de chaque micro-habitat, par leur nature, leur taille et leur distribution, nécessitent des modes de capture différents dans un**



contexte d’approvisionnement optimal. Sous ces pressions de sélection, les individus dont la morphologie optimise la capture de proies dans un site donné auraient connu un succès reproducteur plus élevé et des écomorphes, i.e. des morphologies s’approchant d’une taille optimale dans chaque micro-habitat, auraient ainsi pu émerger. Cette notion de taille optimale en fonction de la distribution des proies est cohérente avec les récents développements des modèles de plongée optimale (Mori 1998, 2002). La taille serait ainsi un trait sélectionné et il existerait une divergence génotypique, pour ce trait au moins, entre populations de Kerguelen. Il n’est pas étonnant dans ce cas que les plus fortes variations morphologiques entre sites soient observées, après la masse corporelle, au niveau des membres utilisés pour la propulsion sous-marine et donc pour la poursuite des proies.

L’amplitude de ces variations (32 à 38 % pour la masse corporelle, 8 à 15 % pour les membres propulseurs) est particulièrement frappante au regard de la littérature. Chez les oiseaux, la variabilité des caractères morphologiques est relativement faible, autour de 4 % (Barbraud 2000). Parmi les rares études à rapporter des variations morphologiques chez les oiseaux marins, la plupart concernent des populations considérées comme des sous-espèces (manchot pygmée, entre les populations australiennes et néo-zélandaises : Klomp & Wooler 1988, macareux moine, à l’échelle de l’Atlantique nord: Moen 1991, pétrel des neiges : Barbraud & Jouventin 1998) et rapportent des pourcentages de variation de 8 à 15 % pour la taille, et de l’ordre de 35 % pour la masse corporelle des manchots pygmées. Pour des populations d’oiseaux marins appartenant à la même sous-espèce, la seule étude récente rapporte une différenciation de l’ordre de 0.5 à 2 % pour la taille et 14 % pour la masse corporelle entre deux colonies distantes de 655 km (goéland d’Audouin : Genovart et al. 2003). De plus, à notre connaissance, l’étude sur les pétrels des neiges constitue la seule étude sur les oiseaux marins à avoir relié des variations morphologiques à des différences dans les stratégies de recherche alimentaire (Barbraud et al. 1999), sans n’avoir pu toutefois explorer en détail ces stratégies ni les avoir reliées à des variations des ressources.

A Kerguelen, les faibles distances entre micro-habitats font de cette divergence phénotypique un cas d’étude particulièrement intéressant. Si la



faible taille de nos échantillons impose la prudence, il n'en reste pas moins que **cette étude est une des rares à avoir exploré dans des populations naturelles animales le lien entre variation phénotypique et variation des pressions de sélection à l'échelle microgéographique** (Reznick et al. 1990, Endler 1995, Blondel et al. 1999, Rundle & Schluter 2004). Le caractère **sédentaire, côtier** et fortement **philopatrique** de nos deux modèles d'étude les rend très certainement plus sensibles que d'autres espèces aux pressions de sélection en provenance de leur environnement. Le gorfou sauteur, un autre manchot côtier, niche également dans différents types d'habitat à Kerguelen (mer ouverte et mer fermée) mais ne semble pas montrer de signes d'une quelconque variation morphologique à cette échelle (CA Bost, comm. pers.). En effet, chez cette espèce, **migratrice** et strictement planctonophage, la spécialisation des individus sur un environnement donné devrait présenter une faible valeur adaptative, voire être contre-sélectionnée en dehors de la période de reproduction. Notre étude confirme ainsi qu'**un milieu spatialement hétérogène** (les eaux côtières de Kerguelen) **mais temporellement stable** (au niveau des micro-habitats) **favorise l'émergence de stratégies spécialistes** (Futuyma & Moreno 1988).

Nos résultats suggèrent fortement que les variations de taille corporelle observées chez le manchot papou possèdent une forte composante génétique. Chez le cormoran de Kerguelen, malgré un régime alimentaire moins diversifié, la magnitude des variations morphologiques inter-colonies suggère que des pressions de sélection encore plus élevées peuvent s'exercer. En effet, en conjonction avec la distribution bathymétrique différente des proies entre les deux types de site, nous pouvons supposer que la faible isolation thermique des Phalacrocoracidae (Grémillet et al. 2005) joue également un rôle dans la différenciation morphologique observée. Une grande taille étant associée à un plus petit rapport surface/volume, elle constitue un avantage en limitant la déperdition énergétique associée à des plongées longues et profondes en eaux froides. De plus, le caractère côtier des cormorans du complexe « cormoran impérial » est encore plus prononcé que chez le manchot papou (rayon de prospection alimentaire : 1-2 km, Wanless & Harris 1993, Tremblay et al. sous presse), le rendant encore plus dépendant des ressources alimentaires locales.



Toutefois, plusieurs études ont montré que la variation géographique de la taille corporelle des oiseaux pouvait comprendre une large composante environnementale (voir par exemple Larsson & Forslund 1991, Barbraud et al. 1999). Tant que des expérimentations supplémentaires n'auront pas été menées, nous ne pourrions donc pas exclure l'hypothèse d'une interaction entre structure génétique et environnement, en particulier chez le cormoran de Kerguelen dont la croissance pourrait être affectée par des conditions d'alimentation moins favorables en mer fermée. Cette composante environnementale semble être largement présente dans la variation des dates de ponte chez le manchot papou. Nos résultats suggèrent que **la chronologie de ponte des oiseaux côtiers seraient fortement influencée par des facteurs non-photopériodiques, sans doute la disponibilité de nourriture**, en plus des facteurs photopériodiques.

3. Implications pour le fonctionnement et la conservation des populations

Chez les manchots papous, la mise en évidence d'une probable différenciation génétique à l'échelle microgéographique pourrait avoir d'importantes implications en terme de conservation et rouvre en tous les cas le débat sur l'existence de deux ou plusieurs sous-espèces (voir Stonehouse 1970) à l'échelle de leur aire de répartition. Actuellement, la conservation du manchot papou est basée sur la supposition d'une espèce et donc d'un pool génétique unique depuis les îles sub-antarctiques jusqu'à la péninsule antarctique. Mais si des phénomènes de différenciation peuvent se produire à micro-échelle chez cette espèce, il est probable qu'il en aille de même à l'échelle de milliers de kilomètres. **Dans un contexte de stabilité voire d'augmentation des populations de manchots papous en péninsule antarctique mais de forte diminution en zone sub-antarctique (CBSG 2004), il serait urgent d'examiner la diversité génétique de l'espèce.**

Dans des habitats stables, où l'abondance des ressources et leurs variations sont prédictibles, la philopatrie natale est susceptible d'être particulièrement marquée (Fagan et al. 2001). La stabilité des biotopes étudiés à relativement long terme pourrait ainsi avoir encore renforcé la tendance à la philopatrie chez ces deux espèces sédentaires d'oiseaux



marins, résultant en un flux génique réduit entre populations ou tout du moins trop faible pour contrer les effets des pressions de sélection locales. Dans ces circonstances, il est surprenant que des divergences phénotypiques (et génétiques) similaires n'aient pas été mises en évidence dans d'autres localités. Il semble que d'autres localités de reproduction, comme l'archipel de Crozet par exemple, ne contiennent pas de micro-habitats aussi contrastés qu'à Kerguelen. Dans d'autres localités, comme les Îles Falkland, il est surtout probable que les variations potentielles n'aient tout simplement pas été étudiées. Si les variations de la taille corporelle sont héritables et qu'elles sont corrélées à des traits d'histoire de vie majeurs, ces variations peuvent aussi influencer la dynamique des populations et avoir des répercussions importantes en termes de conservation. Il reste donc nécessaire de les explorer dans d'autres écosystèmes et chez d'autres espèces sédentaires.

B. Perspectives de recherche

1. Vers une meilleure évaluation de la disponibilité des proies dans le milieu marin

La très grande majorité des études sur les stratégies alimentaires des prédateurs marins, et nous n'y faisons pas exception, peine à évaluer la disponibilité simultanée des proies. Contraints par les difficultés techniques et financières, il est le plus souvent nécessaire de faire appel aux données de la littérature, à des données prélevées précédemment par des océanographes dans un autre but ou de déduire la disponibilité alimentaire des contenus stomacaux des individus étudiés, ce qui est une manière tautologique de procéder. Ces données sont pourtant cruciales pour l'étude du lien fonctionnel entre abondance des proies et efficacité des prédateurs, de l'influence de la distribution spatio-temporelle des proies sur les stratégies de plongée, ou encore pour vérifier l'hypothèse de l'adéquation entre chronologie de la reproduction et abondance des ressources. Si les écologistes ne peuvent maîtriser l'ensemble des techniques en biologie, il est possible de faire appel à des collaborations afin, le plus souvent possible, de tenter d'évaluer de manière concomitante à l'étude du comportement en mer des prédateurs, la disponibilité des



proies dans la zone où ils se nourrissent. En plus des campagnes océanographiques classiques basées sur l'écho-sondage, les chalutages et le déploiement de nasses, de nouvelles méthodes mieux adaptées, comme l'écholocation multifréquences pour les proies de petite taille ou le déploiement de robots sous-marins munis de caméras pour l'évaluation des ressources benthiques, ouvrent de vastes champs d'investigation.

2. Suivi à long terme des stratégies individuelles de recherche alimentaire

La compréhension des mécanismes qui façonnent les histoires de vie nécessite de **suivre les mêmes populations sur de longues durées**, d'abord parce que la mise en évidence de ces mécanismes est une affaire de temps, mais surtout parce que la variation phénotypique et génétique est produite par la variabilité dans le temps de l'environnement. La stratégie d'approvisionnement d'un prédateur marin, et particulièrement son succès, est influencée par la disponibilité des ressources mais aussi par la « **qualité individuelle** ». La disponibilité des proies peut elle-même être affectée par la compétition (par exploitation ou par interférence) aussi bien que par des paramètres océanographiques (Ainley et al. 2003). La qualité individuelle se rapporte à une hétérogénéité de la fitness entre individus. Ainsi, les différences individuelles dans les stratégies d'approvisionnement semblent être fortement liées aux performances reproductrices, à la fois à court (année) et long termes (durée de vie) (Annett & Pierotti 1999). Les études à long terme réalisant des suivis de la survie et de la reproduction de prédateurs marins marqués (donc identifiés individuellement) sont peu nombreuses. Mais encore plus rares sont les études à long terme qui effectuent des suivis de leur succès d'approvisionnement (i.e. la quantité et la qualité de nourriture prélevée). Celles-ci permettraient pourtant de véritablement évaluer la valeur sélective des différentes stratégies.

De telles études pourraient être démarrées chez le cormoran de Kerguelen où les individus peuvent être identifiés par des bagues posées à la patte, elles sont plus problématiques chez les manchots pour lesquels les effets préjudiciables du baguage à l'aile ont été clairement



démontrés (Ainley et al. 1983, Jackson & Wilson 2002, Gauthier-Clerc et al. 2004). Le développement des **technologies RFID** (Radio Frequency Identification) pourrait contribuer à résoudre ce problème. Ainsi, grâce à l'utilisation de puces électroniques implantées passivement en position sous-cutanée (transpondeurs) et de récepteurs adaptés, il est possible d'identifier individuellement les manchots, sans nuire à leur hydrodynamisme. Couplée avec un « **pont de pesée** » installé sur un unique point de passage des manchots entre leur colonie et la mer, cette technique permet, tout au long de la saison de reproduction, à la fois d'identifier individuellement les manchots sans dérangement et d'enregistrer automatiquement à chaque passage des oiseaux (retour ou départ de la colonie) la masse de l'adulte et l'heure de passage, ce qui permet de calculer le poids du repas apporté aux poussins, la durée du voyage alimentaire et la fréquence de nourrissage. Cette technique a toutefois l'inconvénient de nécessiter la clôture de la colonie afin de contraindre le passage des individus par le pont de pesée et limite donc son application. L'absence de marquage externe permanent pose également le problème de la détermination du taux d'émigration.

3. Mécanismes de différenciation phénotypique

Compte-tenu de l'intérêt des résultats préliminaires obtenus dans ce mémoire, il est nécessaire de procéder à une véritable expérimentation de « **common garden** », au moins sur les manchots papous et si possible sur les cormorans. Les manchots papous pondant 2 œufs et les cormorans de Kerguelen 3 mais ne réussissant à élever respectivement que 1 et 1-2 poussins à Kerguelen, il serait possible de prélever 1 œuf par nid sans répercussion importante sur le succès reproducteur des colonies. Il s'agirait alors de prélever une trentaine d'œufs en mer fermée et une trentaine en mer ouverte, de les incuber en conditions standard sur la base scientifique de Port-aux-Français et de les élever ensuite idéalement selon 4 traitements : poussins de mer fermée élevés avec des crustacés, poussins de mer fermée élevés avec des poissons, poussins de mer ouverte élevés avec des crustacés, poussins de mer ouverte élevés avec



des poissons, ou d'élever les poussins des deux sites avec une nourriture standard. Cette expérimentation demande cependant un très fort investissement en termes de personnes-jour et de moyens.

L'**analyse génétique de la structure des populations** doit évidemment être un autre axe prioritaire. Si les **analyses par RAPD** fourniront des premiers éléments de réponse, il sera sans doute nécessaire de passer par l'**analyse des microsatellites** pour mettre en évidence des phénomènes plus fins. Nous pouvons dès maintenant faire l'hypothèse pour le manchot papou d'un gradient de divergence génétique suivant celui de divergence morphologique, i.e. du fond du Golfe du Morbihan vers la pleine mer. Il serait également très intéressant de développer des collaborations avec des scientifiques travaillant sur les **modèles de dynamique adaptative** et des généticiens spécialisés dans les phénomènes de **spéciation sympatrique**.

Enfin, il serait relativement aisé de **collecter les œufs** abandonnés ou prédatés afin de procéder à l'analyse de leur composition. Un suivi régulier du succès reproducteur des deux espèces dans des colonies témoin identifiées, la quantification de l'héritabilité parents-jeunes de la masse et de la taille corporelles, la poursuite de l'étude des **stratégies de recherche alimentaire du cormoran de Kerguelen**, ainsi que l'**étude de la dispersion** via un programme de baguage des jeunes cormorans (en cours) aideraient sans doute à préciser les mécanismes mis en œuvre.

« Que Dieu bénisse l'ignorance ! Si nous étions plus intelligents ou si nous l'étions depuis bien plus longtemps, nous serions probablement sur le point d'approcher du mur de droite de la connaissance totale (ou du moins adéquate), laissant ainsi aux scientifiques peu de choses intéressantes à étudier. Mais plusieurs générations passeront avant que nous risquions de connaître une telle limitation. Autrement dit, l'ensemble de nos connaissances se situe actuellement si loin de ce mur de droite que la science n'a guère à redouter la moindre obsolescence. »

Stephen Jay Gould

Bibliographie





BIBLIOGRAPHIE

Adams NJ, Klages NT (1989) Temporal variation in the diet of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at sub-Antarctic Marion Island. *Colonial Waterbirds* 12:30-36

Adams NJ, Wilson M-P (1987) Foraging parameters of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* at Marion Island. *Polar Biology* 7:51-56

Aebischer NJ (1995) Philopatry and colony fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the east coast of Britain. *Ibis* 137:11-28

Ainley DG, Boekelheide RJ (1990) Seabirds of the Farallon Islands: ecology, structure and dynamics of an upwelling-system community. Stanford University Press, Stanford

Ainley DG, LeResche RE, Sladen WJL (1983) Breeding biology of the Adelie penguin. University of California Press, Berkeley

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* 20:311-319

Ainley DG, Ford RG, Brown ED, Suryan RM, Irons DB (2003) Prey availability, interference competition, and the geographic structure of seabird colonies: a study of Black-legged Kittiwakes and forage fish in Prince William Sound, Alaska. *Ecology* 84:709-723

Allanson BR, Boden BP, Parker LD, Duncombe Rae CM (1985) A contribution to the oceanography of the Prince Edward Islands. *Dans* Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag, Berlin

Annett CA, Pierotti R (1999) Long-term reproductive output in western gulls: consequences of alternate tactics in diet choice. *Ecology* 80(1):288-297

Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. *Dans* Farner DS, King JR (eds) Avian Biology, Vol 1. Academic Press, New York & London

Atkinson A, Peck JM (1990) The distribution of zooplankton in relation to the South Georgia shelf in summer and winter. *Dans* Kerry KR (ed) Antarctic Ecosystems. Ecological change and conservation. Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg

Bannasch R, Wilson RP, Culik BM (1994) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *Journal of Experimental Biology* 194:83-96



Barbraud C (2000) Natural selection on body size traits in a long-lived bird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Journal of Evolutionary Biology* 13:81-88

Barbraud C, Jouventin P (1998) What causes body size variation in the snow petrel. *Journal of Avian Biology* 29:161-171

Barbraud C, Weimerskirch H, Robertson GG, Jouventin P (1999) Size-related life history traits: insight from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *Journal of Animal Ecology* 68:1179-1192

Belkin IM, Gordon AL (1996) Southern ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *Journal of Geophysical Research* 101(C2):3675-3696

Bell G, Koufopanou (1986) The cost of reproduction. *Dans* Dawkins R, Ridley M (eds) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford

Bell G, Lechowicz MJ, Appenzeller A, Chandler M, DeBlois E, Jackson L, McKenzie B, Preziosi R, Schallenberg M, Tinker N (1993) The spatial structure of the physical environment. *Oecologia* 96 :114-121

Bernardo J (1996) Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist* 36:83-105

Bertness MD (1999) *The Ecology of Atlantic Shorelines*. Sinauer, Sunderland

Bevan RM, Boyd IL, Butler PJ, Reid K, Woakes AJ, Croxall JP (1997) Heart rates and abdominal temperatures of free-ranging South Georgian shags, *Phalacrocorax georgianus*. *The Journal of Experimental Biology* 200:661-675

Blondel J (1986) *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.

Blondel J (1995) *Biogéographie: approche écologique et évolutive*. Masson, Paris

Blondel J, Dias PC, Perret P, Maistre M, Lambrechts MM (1999) Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285(5432):1399-1402

Boag PT, Van Noordwijk AJ (1987) *Quantitative Genetics*. *Dans* Cooke F, Buckley PA (eds) *Avian Genetics*. Academic Press, London

Bocher P, Chérel Y, Hobson KA (2000) Complete trophic segregation between South Georgian and common diving petrels during breeding at Iles Kerguelen. *Marine Ecology Progress Series* 208:249-264

Boersma PD (1976) An ecological and behavioural study of the Galapagos penguin. *Living bird* 15:43-93



Bost CA (1991) Variation spatio temporelle des ressources marines et strategies adaptatives des oiseaux côtiers : le cas du manchot papou (*Pygoscelis papua*). Thèse de doctorat, Université de Paris XI, Paris

Bost CA, Jouventin P (1990) Evolutionary ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua*. Dans Davis L, Darby J (eds) Penguin Biology. Academic Press, San Diego

Bost CA, Jouventin P, Pincson Du Sel N (1992) Morphometric variability on a microgeographical scale in two inshore seabirds. Journal of Zoology, London 226:135-149

Bost CA, Pütz K, Lage J (1994a) Maximum diving depth and diving patterns of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at the Crozet Islands. Marine Ornithology 22:237-244

Bost CA, Koubbi P, Genevois F, Ruchon L, Ridoux V (1994b) Gentoo penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Islands. Polar Biology 14:147-153

Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y, Charrassin JB, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. Marine Ecology Progress Series 150:21-33

Bost CA, Handrich Y, Butler PJ, Charrassin JB, Ropert-Coudert Y, Naito Y (2005) Feeding behaviour of penguins detected by oesophageal temperature: a three dimensional approach. Communication orale lors du 2nd International Bio-logging Science Symposium, 13-16 juin 2005, St Andrews, Ecosse

Boyce MS, Perrins CM (1988) Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. Ecology 68:142-153

Boyd IL (1999) Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time-energy budgets. Behavioral Ecology 10:198-208

Boyd IL, Croxall JP (1996) Dive durations in pinnipeds and seabirds. Canadian Journal of Zoology 74:1696-1705

Boyd IL, Kato A, Ropert-Coudert Y (2004) Bio-logging science : sensing beyond the boundaries. Memoirs. National Institute of Polar Research, Special Issue 58:1-14

Branch GM, Barkai A, Hockey PAR, Hutchings L (1987) Biological interactions: causes or effects of variability in the Benguela ecosystem. Dans Payne ALL, Coubland JA, Brink KH (eds) The Benguela and Comparable Ecosystems. South African Journal of Marine Science, Le Cap



Bridle JR, Jiggins CD (2000) Adaptive dynamics: is speciation too easy? *Trends in Ecology and Evolution* 15(6):225-226

Bucciarelli E, Blain S, Tréguer P (2001) Iron and manganese in the wake of the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Marine Chemistry* 73(1):21-36

Calow P (1977) Ecology, evolution and energetics: a study in metabolic adaptation. *Advances in Ecological Research* 10:1-62

Cam E, Monat JY, Royle JA (2004) Dispersal and individual quality in a long lived species. *Oikos* 106:386-398

Carbone C, Houston AI (1996) The allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour* 51:1247-1268

CBSG (2004) Penguin Conservation Workshop Workbook. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley

Charrassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series* 221:285-297

Charrassin JB, Park YH, Le Maho Y, Bost CA (2002) Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters* 5:317-319

Charnov EL, Krebs JR (1974) On clutch-size and fitness. *Ibis* 116:217-219

Charnov EL (1976) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 9:129-136

Chaurand T, Weimerskirch H (1994) The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* 63:275-282

Cherel Y, Ridoux V (1992) Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* 134(2):118-127

Clausen A, Pütz K (2002) Recent trends in diet composition and productivity of Gentoo, magellanic and rockhopper penguins in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation* 12:51-61

Clausen A, Pütz K (2003) Winter diet and foraging range of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Kidney Cove, Falkland Islands. *Polar Biology* 26:32-40

Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, New York



Clutton-Brock TH, Iason GR, Albon SD, Guinness FE (1982) Effects of lactation on feeding behaviour and habitat use in wild red deer hinds. *Journal of Zoology*, London 198:227-236

Conover DO, Schultz ET (1995) Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(6):248-252

Cooch EG, Lank DB, Rockwell RF, Cooke F (1991) Long term decline in body size in a snow goose population: evidence of environmental degradation? *Journal of Animal Ecology* 60:483-496

Costa DP (1991) Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implication for life history patterns. *American Zoologist* 31:111-130

Costa DP, Williams TM (1999) Marine Mammal Energetics. *Dans* Reynolds JE, Rommel SA (eds) *Biology of marine mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington DC

Croxall JP, Prince PA (1979) Antarctic seabird and seal monitoring studies. *Polar Record* 19:573-595

Croxall JP, Prince PA (1980) The food of Gentoo penguin *Pygoscelis papua* and Macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia. *Ibis* 122:245-253

Croxall JP, Davis LS (1999) Penguins : paradoxes and patterns. *Marine Ornithology* 27 :1-12

Croxall JP, Davis RW, O'Connell MJ (1988) Diving patterns in relation to diet of gentoo and macaroni penguins at South Georgia. *The Condor* 90:157-167

Croxall JP, Naito Y, Kato A, Rothery P, Briggs DR (1991) Diving patterns and performance in the Antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*. *Journal of Zoology*, London 225:177-199

Croxall JP, Briggs DR, Kato A, Naito Y, Watanuki Y, Williams TD (1993) Diving pattern and performance in the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. *Journal of Zoology*, London 230:31-47

Danks HV (1999) Life cycles in polar arthropods – flexible or programmed? *European Journal of Entomology* 96:83-103

Darwin C (1859) *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1^{ère} édition, John Murray, London



Davis LS, Darby JT (1990) *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego

Davoren GK (2000) Variability in foraging in response to changing prey distributions in rhinoceros auklets. *Marine Ecology Progress Series* 198:283-291

Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2003) Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73(3):463-481

Dejours P (1987) Water and air physical characteristics and their physiological consequences. Dans Dejours P, Bolis L, Taylor CR, Weibel ER (eds) *Comparative physiology: life in water and on land*. Fidia Research Series, Livinia Press, Padova

Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (1992) *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona

DeWitt TJ, Sih A, Wilson DS (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13(2):77-81

Dobzhansky T (1937) *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York

Dobzhansky T (1973) Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher* 35:125-129

Drent RH, Daan S (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225-252

Duchêne JC (1989) *Kerguelen, Recherches au Bout du Monde*. Mission de Recherche du Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises

Dudgeon SR, Johnson AS (1992) Thick versus thin: thallus morphology and tissue mechanics influence differential drag and dislodgement of two co-dominant seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 165:25-43

Duhamel G (1987) *Ichtyofaune des Secteurs Indien Occidental et Atlantique Oriental de l'océan austral: Biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Duhamel G (1993) Distribution, abondance et principales caractéristiques biologiques des espèces de la ZEE des îles Kerguelen en 1987 et 1988. Dans Duhamel G (ed) *Campagnes SKALP 1987 et 1988 aux îles Kerguelen à bord des navires "SKIF" et "KALPER"*. Rapp Camp Mer Publ IFRTP 93-01:194-251

Dunn EH, MacInnes CD (1987) Geographic variation in clutch size and body size of Canada Geese. *Journal of Field Ornithology* 58:355-371



El Sayed SZ, Stockwell DA, Reheim HA, Taguchi S, Meyer MA (1979) On the productivity of the Southwestern Indian ocean. Comité National Français pour les Recherches Antarctiques 44:83-110

Elsner R (1986) Limits to exercise performance: Some ideas from comparative studies. Acta Physiologica Scandinavica 128 Suppl 556:45-51

Endler JA (1977) Geographic Variation, Speciation and Clines. Princeton University Press, Princeton

Endler JA (1995) Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. Trends in Ecology and Evolution 10(1) :22-29

Etter RJ (1988) Asymmetrical developmental plasticity in an intertidal snail. Evolution 42:322-334

Fagan WF, Meir E, Predergast J, Floarin A, Karieva P (2001) Characterizing population vulnerability for 758 species. Ecology Letters 4:132-138

Feduccia A (1999) The Origin and Evolution of Birds, 2nd edition. Yale University Press, New Haven

Froget G, Butler PJ, Woakes AJ, Fahlman A, Kuntz G, Le Maho Y, Handrich Y (2004) Heart rate and energetics of free-ranging king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). Journal of Experimental Biology 207(22):3917-3926

Futuyma DJ, Moreno G (1988) The evolution of ecological specialization. Annual Review of Ecology and Systematics 19:207-233

Gasparini J, McCoy KD, Tveraa T, Boulinier T (2002) Related concentrations of specific immunoglobulins against the Lyme disease agent *Borrelia burgdorferi sensu lato* in eggs, young and adults of the kittiwake (*Rissa tridactyla*). Ecology Letters 5:519-524

Gauthier-Clerc M, Gendner J-P, Ribic CA, Fraser WR, Woehler EJ, Descamps S, Gilly C, Le Bohec C, Le Maho Y (2004) Long-term effects of flipper bands on penguins. Proceedings of the Royal Society of London B 271 Suppl 6:S423-S426

Genovart M, Oro D, Bonhomme F (2003) Genetic and morphological differentiation between the two largest breeding colonies of Audouin's Gull *Larus audouinii*. Ibis 145:448-456

Georges JY, Bonadonna F, Guinet C (2000) Foraging habitat and diving activity of lactating Subantarctic fur seals in relation to sea-surface temperatures at Amsterdam Island. Marine Ecology Progress Series 196:291-304



Ghalambor CK, Walker JA, Reznick DN (2003) Multi-trait selection, adaptation, and constraints on the evolution of burst swimming performance. *Integrative and Comparative Biology* 43:431-438

Grant PR (1986) *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton

Grant BR, Grant PR (1989) *Evolutionary dynamics of a natural population*. University of Chicago Press, Chicago

Grant PR, Grant BR (1994) Phenotypic and genotypic effects of hybridization in Darwin's finches. *Evolution* 48:297-316

Grant BR, Grant PR (1996) High survival of Darwin's finch hybrids: effects of beak morphology and diets. *Ecology* 77:500-509

Green K, Williams R (1997) Biology of the Heard Island Shag *Phalacrocorax nivalis*. 3. Foraging, diet and diving behaviour. *Emu* 97:76-83

Green K, Williams R, Woehler EJ, Burton HR, Gales NJ, Jones RT (1990) Diet of the Heard Island cormorant *Phalacrocorax atriceps nivalis*. *Antarctic Science* 2:139-141

Greenwood PJ, Harvey PH (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1-21

Grémillet D, Wanless S, Carss DN, Linton D, Harris MP, Speakman JR, Le Maho Y (2001) Foraging energetics of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters* 4:180-184

Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, Mellet M, Kato A, Robin JP, Chaillon PE, Gendner JP, Lorentsen SH, Le Maho Y (2004) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology* 18:1-7

Grémillet D, Chauvin C, Wilson RP, Le Maho Y, Wanless S (2005) Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology* 36(1):55-63

Groscolas R, Jallageas M, Goldsmith A, Assenmacher I (1986) The endocrine control of reproduction and molt in male and female emperor (*Aptenodytes forsterii*) and Adelie (*Pygoscelis adeliae*) penguins. I. Annual changes in plasma levels of gonadal steroids and LH. *General and Comparative Endocrinology* 62:43-53

Grundel R (1992) How the mountain chickadee procures more food in less time for its nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:291-300



Guinet C, Cherel Y, Ridoux V, Jouventin P (1996) Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962-85. *Antarctic Science* 8:23-30

Handrich Y, Bevan RM, Charrassin J-B, Butler PJ, Pütz K, Woakes AJ, Lage J, Le Maho Y (1997) Hypothermia in foraging king penguins. *Nature* 388:64-67

Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York

Hindell MA (1989) The diet of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island: winter and early breeding season. *Emu* 89:71-78

Houston AI, McNamara JM (1985) A general theory of central place foraging for single-prey loaders. *Theoretical Population Biology* 28:233-262

Houston AI, Carbone C (1992) The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behavioral Ecology* 3:255-265

Hunt BPV, Pakhomov EA, McQuaid CD (2002) Community structure of mesozooplankton in the Antarctic polar frontal zone in the vicinity of the Prince Edward Islands (Southern Ocean): small-scale distribution patterns in relation to physical parameters. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography* 49(16):3307-3325

Hunt GL, Schneider DC (1987) Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. *Dans* Croxall JP (ed) *Seabirds, Feeding ecology and Role in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge

Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Jones D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. *Dans* Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg

IUCN 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species. <www.redlist.org>

Jacobs JD, Wingfield JC (2000) Endocrine control of life-cycle stages: a constraint on response to the environment? *Condor* 102:35-51

Jacques G, De Billy G, Panouse M (1982) Biomasse et production primaire dans les secteurs antarctiques et subantarctiques de l'océan Indien (Mars 1980). *Comité National Français pour les Recherches Antarctiques* 53 :87-99

Jackson S, Wilson RP (2002) The potential costs of flipper-bands to penguins. *Functional Ecology* 16(1):141-148



Johnson CJ, Parker KL, Heard DC (2001) Foraging across a variable landscape: Behavioural decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* 127:590-602

Johnson RK, Ostrofsky ML (2004) Effects of sediment nutrients and depth on small-scale spatial heterogeneity of submersed macrophyte communities in Lake Pleasant, Pennsylvania. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(8):1493-1502

Jouventin P, Stahl JC, Weimerskirch H, Mougin JL (1984) The seabirds of the French Subantarctic Islands and Adelie Land, their status and conservation. *Dans* Croxall JP, Evans PGE, Schreiber RW (eds) *Status and Conservation of the World Seabirds*. ICPB Technical publication n°2

Kaehler S, Pakhomov EA, McQuaid CD (2000) Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 208:13-20

Kato A, Watanuki Y, Naito Y (2001) Foraging and breeding performance of Japanese cormorants in relation to prey type. *Ecological Research* 16:745-758

Kato A, Naito Y, Watanuki Y, Shaughnessy PD (1996) Diving pattern and stomach temperatures of foraging King cormorants at subantarctic Macquarie Island. *Condor* 98:844-848

Kato A, Watanuki Y, Nishiumi I, Kuroki M, Shaughnessy P, Naito Y (2000) Variation in foraging and parental behavior of King cormorants. *The Auk* 117:718-730

Kingsolver JG, Hoekstra HE, Hoekstra JM, Berrigan D, Vignieri SN, Hill CE, Hoang A, Gibert P, Beerli P (2001) The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* 157:245-261

Kirkpatrick M, Lande R (1989) The evolution of maternal effects. *Evolution* 43:485-503

Kirkwood R, Robertson G (1997) The foraging ecology of female Emperor Penguins in winter. *Ecological Monographs* 67(2):155-176

Klages NTW, Pemberton D, Gales RP (1990) The diets of King and Gentoo Penguins at Heard Island. *Australian Wildlife Research* 17:53-60

Klomp NI, Wooller RD (1988) The size of Little Penguins *Eudyptula minor*, on Penguin Island, Western Australia. *Records of the Western Australian Museum* 14(2):211-215

Kooyman G, Hull C, Olsson O, Robertson G, Croxall J, Davis L (1999) Foraging patterns of polar penguins. *Dans* Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg



Kooyman GL (2002) Evolutionary and ecological aspects of some Antarctic and sub-Antarctic penguin distributions. *Oecologia* 130(4):485-495

Koubbi P (1993) Influence of the frontal zones on ichthyoplankton and mesopelagic fish assemblages in the Crozet Basin (Indian sector of the Southern Ocean). *Polar Biology* 13:557-564

Kramer DL (1988) The behavioural ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology* 66:89-94

Lack D (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford

Lambrechts MM, Blondel J, Maistre M, Perret P (1997) A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94:5153-5155

Larsson K, Forslund P (1991) Environmentally induced morphological variation in the Barnacle Goose, *Branta leucopsis*. *Journal of Evolutionary Biology* 4:619-636

Larsson K, Forslund P (1992) Genetic and social inheritance of body size and egg size in the barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Evolution* 46:235-244

Larsson K, Rattiste K, Lilleleht V (1997) Heritability of head size in the common gull *Larus canus* in relation to environmental conditions during offspring growth. *Heredity* 79:201-207

Leafloor JO, Ankney CD, Rusch DH (1998) Environmental effects on body size of Canada Geese. *The Auk* 115:26-33

Le Boeuf BJ, Costa DP, Huntley AC, Feldkamp SD (1988) Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology* 66:446-458

Lenormand T (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 17(4):183-189

Levene H (1953) Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *American Naturalist* 87:331-333

Levins R (1968) *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ

Levins R, McArthur RH (1966) The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: Variations on a theme by Howard Levene. *The American Naturalist* 100:585-589



- Lewontin R (1974) *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Syracuse
- Linhart YB, Grant MC (1996) Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:237-277
- Mallet J (2001) The speciation revolution. *Journal of Evolutionary Biology* 14:887-888
- Marchant S, Higgins PJ (1990) *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Volume 1: Ratites to Ducks*. Oxford University Press, Melbourne
- Martin JH, Gordon RM, Fitzwater SE (1990) Iron in Antarctic waters. *Nature* 345:156-158
- Maynard-Smith J (1970) Genetic polymorphism in a varied environment. *The American Naturalist* 104:487-490
- Mayr E (1942) *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York
- McCafferty D, Boyd IL, Walker TR, Taylor RI (1998) Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 166:285-299
- McGraw JB, Caswell H (1996) Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist* 147:47-64
- Merilä J, Gustafsson L (1993) Inheritance of size and shape in a natural population of collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. *Journal of Evolutionary Biology* 6:375-395
- Merilä J, Kruuk LEB, Sheldon BC (2001) Natural selection on the genetical component of variance in body condition in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology* 14:918-929
- Mills S, Beatty J (1979) The propensity interpretation of fitness. *Philosophy of Science* 46:263-286
- Moen SM (1991) Morphological and genetic variation among breeding colonies of the Atlantic Puffin (*Fratercula arctica*). *The Auk* 108:755-763
- Monaghan P, Metcalfe NB (1986) On being the right size: natural selection and body size in the herring gull. *Evolution* 40:1096-1099
- Monaghan P, Walton P, Wanless S, Uttley JD, Burns MD (1994) Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136:214-222



Moore JK, Abbott MR, Richman JG (1999) Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research* 104(C2):3059-3073

Mori Y (1998) Optimal choice of foraging depth in divers. *Journal of Zoology, London* 245:279-283

Mori Y (2001) Individual diving behavior, food availability and chick growth rates in Chinstrap Penguins. *Waterbirds* 24(3):443-445

Mori Y (2002) Optimal diving behaviour for foraging in relation to body size. *Journal of Evolutionary Biology* 15:269-276

Mori Y, Takahashi A, Mehlum F, Watanuki Y (2002) An application of optimal diving models to diving behaviour of Brünnich's guillemots. *Animal Behaviour* 64:739-745

Mousseau TA, Fox CW (1998) *Maternal Effects as Adaptations*. Oxford University Press, Oxford

Nevitt GA, Bonadonna F (2005) Seeing the world through the nose of a bird: new developments in the sensory ecology of procellariiform seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 287:292-295

Newton I, Marquiss M (1984) Seasonal trend in breeding performance of sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology* 53:809-829

Nilsson JA, Smith HG (1988) Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Animal Behaviour* 36:641-647

Nonacs P (2001) State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behavioral Ecology* 12(1):71-83

Olson DM, Hodges TA, Lewis WJ (2003) Foraging efficacy of a larval parasitoid in a cotton patch: influence of chemical cues and learning. *Journal of Insect Behavior* 16(5):613-624

Orians G.H., Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. *Dans* Horn DJ, Mitchell RD, Stairs GR (eds) *Analysis of ecological systems*. Ohio University Press, Columbus

Pakhomov EA, Froneman PW (2000) Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997. *Polar Biology* 23:410-419

Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD (1994) Comparative structure of the macrozooplankton micronekton communities of the Subtropical and Antarctic Polar Fronts. *Marine Ecology Progress Series* 111:155-169



Palmer MW (1990) Spatial scale and patterns of species-environment relationships in hardwood forest of the North Carolina piedmont. *Coenoses* 5:79-87

Park YH, Gambéroni L (1995) Large scale circulation and its variability in the south Indian ocean from TOPEX/POSEIDON altimetry. *Journal of Geophysical Research* 100(C12):911-929

Park YH, Gambéroni L (1997) Cross-frontal exchange of Antarctic Intermediate Water and Antarctic Bottom Water in the Crozet Basin. *Deep-sea Research Part II – Topical Studies in Oceanography* 44:963-986

Park YH, Charriaud E, Fieux M (1998) Thermohaline structure of the Antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 17:5-23

Perrins CM (1965) Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 34:601-647

Perrins CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242-255

Perrins CM (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133:49-54

Peters RH (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge

Pianka ER (2000) *Evolutionary ecology*. Longman, San Francisco

Pierotti R, Annett CA (1987) Reproductive consequences of specialization and switching in an ecological generalist. *Dans* Kamil AC, Krebs JR, Pulliam HR (eds) *Foraging behavior*. Plenum Press, New York

Pierotti R, Annett CA (1990) Diet and reproductive performance in seabirds. *BioScience* 40:568-574

Pierotti R, Annett CA (1991) Diet choice in the Herring Gull: effects of constraints imposed by reproduction and ecology. *Ecology* 72:319-328

Piersma T, Lindström Å (1997) Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution* 12:134-138

Piersma T, Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18(5):228-233

Plancke J (1977) Phytoplankton biomass and productivity in the subtropical convergence sea and shelves of the western Indian subantarctic islands. *Dans* Llano GA (ed) *Adaptations within Antarctic Ecosystems*, Proceedings of the third Scientific Committee on Antarctic Research. Smithsonian Institution, Washington.



Pyle P (2001) Age at first breeding and natal dispersal in a declining population of Cassin's Auklets. *Auk* 118(4):996-1007

Qvarnström A, Price TD (2001) Maternal effects, paternal effects and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 16(2):95-100

Radl A, Culik BM (1999) Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Marine Biology* 133:381-393

Razouls S, Koubbi P, Mayzaud P (1996) Spatio-temporal distribution of mesozooplankton in a sub-Antarctic coastal basin of the Kerguelen Archipelago (southern Indian Ocean). *Polar Biology* 16:581-587

Razouls S, De Bovée F, Delille D, Fiala M, Mayzaud P (1997) Temporal variability of bacteria, phytoplankton and zooplankton assemblages of the sub-Antarctic Morbihan Bay (Kerguelen Archipelago). *Dans* Battaglia B, Valencia V, Wlaton DWH (eds) *Antarctic communities: species, structure and survival*. Cambridge University Press, Cambridge

Reznick D (1985) Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44:257-267

Reznick DA, Bryga H, Endler JA (1990) Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359

Rhymer JM (1992) An experimental study of geographic variation in avian growth and development. *Journal of Evolutionary Biology* 5(2):289-306

Riaux-Gobin C, Bourgoin P (2002) Microphytobenthos biomass at Kerguelen's Land (Subantarctic Indian Ocean): repartition and variability during austral summers. *Journal of Marine Systems* 32:295-306

Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology-life history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17:462-468

Ridoux V (1988) Subantarctic krill *Euphausia vallentini* preyed upon by penguins around Crozet Islands (Southern Indian Ocean): population structure and avian cycle. *Journal of Plankton Research* 10:675-690

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Marine Ornithology* 22:1-192

Robinson SA, Hindell MA (1996) Foraging ecology of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island during the period of chick care. *Ibis* 138:722-731

Rodary D, Wienecke BC, Bost CA (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* 23:113-120

Roff DA (1992) *The Evolution of Life Histories*. Chapman et Hall, London

Robert-Coudert Y, Kato A, Bost CA, Rodary D, Sato A, Le Maho Y, Naito Y (2002) Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? *Marine Biology* 140:647-652

Rundle HD, Schluter D (2004) Natural Selection and Ecological Speciation in Sticklebacks. *Dans* Dieckmann U, Doebeli M, Metz JAJ, Tautz D (eds) *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press, Cambridge

Salamolard M, Weimerskirch H (1993) Relationship between foraging effort and energy requirement throughout the breeding season in the Wandering albatross. *Functional Ecology* 7:643-652

Scheiner SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:35-68

Schew WA, Ricklefs RE (1998) Developmental plasticity. *Dans* Starck M, Ricklefs RE (eds) *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press, Oxford

Schjorring S (2001) Ecologically determined natal philopatry within a colony of great cormorants. *Behavioral Ecology* 12(3):287-294

Schlichting CD, Pigliucci M (1998) *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer, Sunderland

Schluter D, McPhail JD (1992) Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* 140:85-108

Schmid D, Grémillet D, Culik BM (1995) The energetic costs of underwater swimming in cormorants. *Marine Biology* 123:875-881

Schneider DC (1991) The role of fluid dynamics in the ecology of marine birds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 29:487-521

Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review in Ecology and Systematics* 2:369-404

Schreer JF, Kovacs KM, O'Hara Hines RJ (2001) Comparative diving patterns of pinnipeds and seabirds. *Ecological Monographs* 71(1):137-162

Shaffer SA, Costa DP, Weimerskirch H (2001) Comparison of methods for evaluating energy expenditure of incubating wandering albatrosses. *Physiological and Biochemical Zoology* 74(6):823-831

Shapiro AM (1976) Seasonal polyphenism. *Evolutionary Biology* 9:259-333



Sibley CG, Monroe BL (1990) Distribution and Taxonomy of Birds of the World. Yale University Press, New Haven & London

Sibly RM, Calow P (1986) Physiological Ecology of Animals. Blackwell, Oxford

Siegel-Causey D (1988) Phylogeny of the Phalacrocoracidae. The Condor 90:885-905

Skúlason S, Smith TB (1995) Resource polymorphisms in vertebrates. Trends in Ecology and Evolution 10:366-370

Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science 236(4803):787-792

Smith-Gill SJ (1983) Developmental plasticity: developmental conversion versus phenotypic modulation. American Zoologist 23:47-55

Sparks J, Soper T (1987) Penguins. Facts On File Publications, New York

Spear LB, Pyle P, Nur N (1998) Natal dispersal in the Western gull: proximal factors and fitness consequences. Journal of Animal Ecology 69:224-234

Starck JM, Beese K (2001) Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. Journal of Experimental Biology 204:325-335

Stearns SC (1989a) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. Bioscience 39:436-445

Stearns SC (1989b) Trade-offs in life-history evolution. Functional Ecology 3:259-268

Stearns SC (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford

Stearns SC (2000) Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften 87(11):476-486

Steiner UK, Gaston AJ (2005) Reproductive consequences of natal dispersal in a highly philopatric seabird. Behavioral Ecology, Advance access publication 2 March 2005

Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton

Stonehouse B (1970) Geographic variation in Gentoo penguin *Pygoscelis papua*. Ibis 112:52-57



Takahashi A, Dunn MJ, Trathan PN, Sato K, Naito Y, Croxall JP (2003) Foraging strategies of chinstrap penguins at Signy Island, Antarctica: importance of benthic feeding on Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series* 250:279-289

Tanton JL, Reid K, Croxall JP, Trathan PN (2004) Winter distribution and behaviour of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia. *Polar Biology* 27(5):299-303

Thompson D, Fedak MA (2001) How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour* 61:287-296

Tréguer P (1987) Comparative physical and chemical characteristics of coastal waters from Kerguelen and Heard islands and their oceanic surrounding during summer, relation to phytoplankton growth. *Comité National Français pour les Recherches Antarctiques* 57 :17-26

Tréguer P, Jacques G (1992) Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. *Polar Biology* 12:149-162

Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series* 204:257-267

Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series* 251:279-297

Tremblay Y, Cook TR, Cherel Y (sous presse) Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags. *Canadian Journal of Zoology*

Tremblay Y, Cherel Y, Oremus M, Tveraa T, Chastel O (2003) Unconventional ventral attachment of time-depth recorders as a new method for investigating time budget and diving behaviour of seabirds. *Journal of Experimental Biology* 206:1929-1940

Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological segregation of Adélie, gentoo and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68:351-361

Trussel GC (1996) Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. *Evolution* 50:448-454

Trussel GC (1997) Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. *Ecology* 78:1033-1048



Trussel GC, Etter RJ (2001) Integrating genetic and environmental forces that shape the evolution of geographic variation in a marine snail. *Genetica* 112-113:321-337

Tynan CT (1998) Ecological importance of the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature* 392(6677):708-710.

Van Tets GF (1976) Australasia and the origin of shags and cormorants, *Phalacrocoracidae*. *Dans Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra*

Velando A, Freire J (1999) Intercolony and seasonal differences in the breeding diet of European shags on the Galician coast (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series* 188:225-236

Velando A, Freire J (2002) Population modeling of European shags (*Phalacrocorax aristotelis*) at their southern limit: conservation implications. *Biological Conservation* 107(2002):59-69

Verhulst S, Tinbergen JM (1991) Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the great tit *Parus m. major*. *Journal of Animal Ecology* 60:269-282

Via S (2001) Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* 16:381-390

Via S, Gomulkiewicz R, De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD, Van Tienderen PH (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 10(5):212-217

Volkman NJ, Jazdzewski K, Kittel W, Trivelpiece WZ (1980) Diets of Pygoscelis Penguins at King George Island, Antarctica. *The Condor* 82:373-378

Walker JA (1997) Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (*Gasterosteidae*) body shape. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:3-50

Wanless S, Harris MP (1993) Use of mutually exclusive areas by adjacent colonies of Blue-eyed Shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Colonial Waterbirds* 16:176-182

Wanless S, Harris MP, Morris JA (1992) Diving behaviour and diet of the blue-eyed shag at South Georgia. *Polar Biology* 12:713-719

Warham J (1975) The Crested Penguins. *Dans Stonehouse B (ed) The Biology of Penguins*. Macmillan, London



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* 62:634-646

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 Biology* 17:296-304

Watanuki Y, Ishikawa K, Takahashi A, Kato A (2004) Foraging behavior of a generalist marine top predator, Japanese cormorants (*Phalacrocorax filamentosus*), in years of demersal versus epipelagic prey. *Marine Biology* 145:427-434

Watson GE (1975) *Birds of the Antarctic and Sub-Antarctic*. American Geophysical Union, Washington DC

Weimerskirch H (1998a) Foraging strategies of Indian Ocean albatrosses and their relationships with fisheries. *Dans* Robertson G, Gales R (eds) *Albatross Biology & Conservation*. Surrey Beaty and Sons, Chippington North

Weimerskirch H (1998b) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *Journal of Animal Ecology* 67:99-109

Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89:15-29

Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267(1455):1869-1874

Weimerskirch H, Ancel A, Caloin M, Zahariev A, Spagiari J, Kersten M, Chastel O (2003) Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *Journal of Animal Ecology* 72(3):500-508

Wikelski M, Spinney L, Schelsky W, Scheuerlein H, Gwinner E (2003) Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270(1531):2383-2388

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

Williams TD (1990) Annual variation in breeding biology of gentoo penguins, *Pygoscelis papua*, at Bird Island, South Georgia. *Journal of Zoology, London* 220:247-258



Williams TD (1991) Foraging ecology and diet of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia during the winter and an assessment of their winter prey consumption. *Ibis* 133:3-13

Williams TD (1992) Reproductive endocrinology of Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) and Gentoo (*Pygoscelis papua*) Penguins. I. Seasonal changes in plasma levels of gonadal steroids and LH in breeding adults. *General and Comparative Endocrinology* 85:230-240

Williams TD (1995) *The Penguins*. Oxford University Press, Oxford

Williams TD, Briggs DR, Croxall JP, Naito A, Kato A (1992) Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *Journal of Zoology, London* 227:211-230

Williams TM, Friedl WA, Haun JE (1993) The physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Heart rate, metabolic rate and plasma lactate concentration during exercise. *Journal of Experimental Biology* 179:31-46

Wilson RP (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of Field Ornithology* 55:109-112

Wilson RP (1995) *The Foraging Ecology of Penguins*. Dans: Williams T (ed) *Penguins*. Oxford University Press, Oxford

Wilson RP, Wilson MT (1988) Foraging behaviour in four sympatric cormorants. *Journal of Animal Ecology* 57:943-955

Wilson RP, Culik BM, Peters G, Bannasch R (1996) Diving behaviour of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. *Marine Biology* 126:153-162

Wilson RP, Alvarrez B, Latorre L, Adelung D, Culik B, Bannasch R (1998) The movements of gentoo penguins *Pygoscelis papua* from Ardley Island Antarctica. *Polar Biology* 19:407-413

Wilson RP, Grémillet D, Syder J, Kierspel MAM, Garthe S, Weimerskirch H, Schafer-Neth C, Scolaro JA, Bost CA, Plötz J, Nel D (2002a) Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 228:241-261

Wingfield JC, Hahn TP, Levin R, Honey P (1992) Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology* 261:214-231

Woehler EJ, Cooper J, Croxall JP, Fraser WR, Kooyman GL, Miller GD, Nel DC, Patterson DL, Peter H-U, Ribic CA, Salwicka K, Trivelpiece WZ, Weimerskirch H (2001) A statistical assessment of the status and trends of Antarctic and Sub-Antarctic seabirds. Dans Report on SCAR BBS workshop on Southern Ocean seabird populations. SCAR, Montana



Wolanski E, Hammer WM (1988) Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science* 241:177-181

Ydenberg RC, Clark CW (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *Journal of Theoretical Biology* 139:437-449

**ANNEXE 1 : Recent decrease in the population size of the Gentoo
Penguin : threats at their northern range ?**

**Recent decrease in the population size
of the Gentoo Penguin:
threats at their northern range?**

Amélie Lescroël Charles-André Bost

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, UPR 1934
79360 Villiers en Bois, France

Suggested running head : Decrease in Gentoo Penguin population

Antarctic Science (accepté)



Abstract

In the context of world ocean warming, profound functional modifications seem to have occurred in the Indian Ocean part of the Southern Ocean during the 1980s. Concurrently, several sub-Antarctic penguin populations exhibited decreasing trends. As coastal species are bound to be particularly affected by changes in local prey availability, we investigated the population trend of the Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Archipelago. We show that the Gentoo Penguin population decreased by approximately 30% over the last 15 years. This decrease is likely to be related to reduced food availability. Additional censuses in subsequent years and demographic studies are needed to determine whether the observed decrease is part of a long-term trend or circumstantial fluctuations.

Key words: Southern Ocean, *Pygoscelis papua*, population trend, monitoring, global warming, top predator



Introduction

Over the past 50 years, the Southern Ocean has undergone a warming trend (Gille 2002), and recent studies have highlighted profound functional modifications in this ecosystem leading to a probable major system shift (Reid & Croxall 2001, Weimerskirch *et al.* 2003). The regional impact of these climate changes remains poorly documented. As the sensitivity to climate increases with increasing trophic level (Voigt *et al.* 2003), marine top predators may be viewed as reliable indicators of the state of their biological and physical environments (Bost & Le Maho 1993). In the last 5-20 years all the monitored penguin populations, except for the King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*), seem to be decreasing in the Sub-Antarctic area (Woehler *et al.* 2001, Delord *et al.* 2004). In this context, there is an urgent need for additional data concerning the population trends of Sub-Antarctic penguins within their major breeding grounds. Until now, most monitoring studies have focussed on pelagic seabirds, few being dedicated to coastal species. Since species respond individually to climate changes (Voigt *et al.* 2003), it is unlikely that all seabird species will behave as pelagic seabird populations. Moreover, due to their restricted foraging range, coastal seabirds are very dependent on local resources and any regional change would have greater impact.

Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) are coastal inshore foragers. Data from South Georgia Islands, Marion Islands and Falkland Islands suggest a recent and unexplained decrease over the last 5 to 20 years (reviewed in Woehler *et al.* 2001). At present, nothing is known about its status at Kerguelen Archipelago (48°45'-50°00' S, 68°45'-70°58' E), one of its three major breeding grounds (Woehler 1993). The aim of this paper is to give the first multi-year censuses of Gentoo penguins at Kerguelen and discuss possible mechanisms for the observed changes.

Methods

Population censuses were carried out on the Courbet Peninsula coast, Kerguelen Archipelago in 1987, 2002 and 2004 during the breeding season, by two observers. During early October, colonies were visited once and the number of occupied nests was taken as the number of breeding pairs. As the number and location of colonies vary from year to year in Gentoo penguins, counts were grouped in four geographical areas along the coast, as outlined in Fig. 1. Two colonies (Pointe Guite and Pointe Suzanne) were not counted in 2004 for logistical reasons, and were subsequently considered separately in analyses. During 1987 and 2002, the breeding success of Gentoo penguins was also assessed in two colonies, by dividing the number of chicks at fledging produced by the colony by the number of incubating pairs.



Results

There was a strong decrease of the Gentoo penguin breeding population on the eastern part of Kerguelen over the last 15 years. In 1987 there were 7907 breeding pairs in 48 colonies on the Courbet Peninsula (Table 1), decreasing by 30.3%, to 5512 pairs in 38 colonies in 2002. This decrease was confirmed in 2004 with an additional decrease of 3.5 %. The decrease was greater on the eastern part of the peninsula (Pointe Morne-Cap Ratmanoff and Cap Ratmanoff-Cap Digby areas) with up to 45% less breeding pairs in 2002. In 2004, the number of breeding pairs increased slightly within the Cap Ratmanoff-Cap Digby area, but remained much lower than in 1987. Furthermore, the largest colony of Gentoo penguins on the Courbet Peninsula, located on its eastern part, showed a dramatic decrease, from 2150 breeding pairs in 1987 to 478 in 2002 and 374 in 2004. On the North of Golfe du Morbihan however (i.e. the south part of the peninsula) and on the Rivières des Cataractes-Cap Digby area (i.e. the north part of the peninsula), the number of breeding pairs remained quite stable between 1987 and 2004.

Contrasting with the previous pattern, the breeding success was quite similar or increasing between 1987 and 2002. Gentoo penguins were able to rear 0.64 and 0.71 chicks per pair on the North of Golfe du Morbihan in 1987 and 2002 respectively, 0.5 and 0.70 on the Pointe Morne-Cap Ratmanoff area.

Discussion

Our study showed a dramatic decrease of the Gentoo penguin population at Kerguelen during the 15 last years. Our censuses covered only part of the archipelago but the Courbet Peninsula is well representative of the entire archipelago as about one third of the Kerguelen population breed in this area (Weimerskirch et al. 1989) whereas this region corresponds to 15 % of the archipelago surface area. The decrease of this population seems to be part of a more general decrease at Sub-Antarctic breeding localities (Woehler et al. 2001).

Numerous factors may regulate the number of breeding seabirds, the most important being food (Furness & Birkhead 1984) and nesting site availability (Ainley & Boekelheide 1990). Other regulating processes, such as predation or possible disturbance caused by human activities may also influence population dynamics on a smaller scale (Micol & Jouventin 2001). At Kerguelen, the two major colonies where scientific studies took place from 1987 to 2004 did not suffer decreases recorded elsewhere on the archipelago (from 330 to 297 pairs at the Pointe Guite colony and from 690 to 633 pairs at the Estacade colony in 1987 and 2002



respectively). Further, the population of the colonies close to the scientific base of Port-Aux-Français more than doubled between 1987 and 2004 (50-124 pairs), suggesting that station and scientific related activities were unlikely to have influenced numbers during the study period. It is also unlikely that increased predation has contributed to the population decrease observed. Penguin feathers were rarely recorded in the scats of Kerguelen Fur seals (*Arctocephalus tropicalis*) (Lea *et al.* 2002), suggesting they are not a target prey species, and Gentoo penguin populations appear stable in the northern part of Courbet Peninsula, where large populations of Fur seals are located. Predation by Brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) or Giant Petrels (*Macronectes spp*), is mainly directed towards chicks (Hunter & Brooke 1992, Phillips *et al.* 2004), consequently, we would expect lower breeding success if predation had increased between surveys. However, we recorded higher breeding success in 2002 than in 1987, rejecting this hypothesis.

The most likely hypothesis to explain the 30% decrease of the Gentoo Penguin at Kerguelen would be a decrease in food availability. As Gentoos foraged close to their breeding grounds (Lescroël & Bost *in press*), the different trends between sectors might be explained by a differential variation of local prey availability. Prey availability may be influenced either by competitors, fisheries or by environmental parameters. At Kerguelen, the only increasing species, Antarctic fur seals and King penguins (Guinet *et al.* 1996, Chamailé-Jammes *et al.* 2000), feed mainly on mesopelagic fishes of the family Myctophidae (Lea *et al.* 2002) whereas Gentoo penguins feed mainly on crustaceans and benthic fishes (Lescroël *et al.* 2004). However, Fur seals also feed on the Mackerel Icefish *Champscephalus gunnari* (Lea *et al.* 2002), a dominant prey item in the diet of the Gentoo Penguin on the east of Courbet Peninsula (Lescroël *et al.* 2004). Icefish was also the target of commercial fisheries in the Kerguelen region and its exploitation stopped after 1995 due to stock depletion (G. Duhamel, *pers. comm.*). Since Icefish represented about 40 % by mass of the Gentoo penguin diet during winter in 1987 (Lescroël & Bost 2004), a depletion of Icefish populations on the Kerguelen shelf may be implicated in the decrease of the eastern population of Gentoo penguins.

Food availability may also be affected by long-term climate changes. The Indian Ocean part of the Southern Ocean has been affected by increases in surface air and ocean temperatures during the 1970s (Levitus *et al.* 2000, Gille 2002, Weimerskirch *et al.* 2003), leading to a decline in chlorophyll a and zooplankton concentrations (Hunt *et al.* 2001). Since 1987, strong warm anomalies were recorded in the Kerguelen zone, affecting population abundance or performances of several top predators (Weimerskirch *et al.* 2003, Guinet *et al.*



1998, Lea *et al.* 2002, Inchausti *et al.* 2003). Thus, large-scale environmental changes are likely to have also contributed to decrease prey availability and to affect Gentoo Penguin populations. However, additional censuses in subsequent years and demographic studies are clearly needed to determine whether the observed decrease is part of a long-term trend or circumstantial fluctuations.

Acknowledgements

This work was supported by the Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV, Programme N° 394), the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Centre National de la Recherche Scientifique. We would like to thank Alain Lamalle and the members of the 52th, and 54th missions at Kerguelen, especially V. Chartendault, N. Delelis, E. Pettex, V. Marsaudon, F. Quemmerais, L. Bonnardot and F. Le Bouard for their help in the field. We also are grateful to H. Weimerskirch and N.D. Holmes for their helpful comments on the manuscript.



References

- AINLEY, D. & BOEKELHEIDE, R.J. 1990. Seabirds of the Farallon Islands: ecology, structure and dynamics of an upwelling-system community. Stanford: Stanford University Press.
- BOST, C.A. & LE MAHO, Y. 1993. Seabirds as bio-indicators of changing marine ecosystems : new perspectives. *Acta Oecologica*, **14**(3), 463-470.
- CHAMAILLE-JAMMES, S., GUINET, C., NICOLEAU, F. & ARGENTIER, M. 2000. A method to assess population changes in king penguins : the use of a Geographical Information System to estimate area-population relationships. *Polar Biology*, **28**, 545-549.
- DELORD, K., BARBRAUD, C. & WEIMERSKIRCH, H. 2004. Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology*, **27**, 793-800.
- FURNESS, R.W. & BIRKHEAD, T.R. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature*, **311**, 655-656.
- GILLE, S.T. 2002. Warming of the southern ocean since the 1950s. *Science*, **295**, 1275-1277.
- GUINET, C., CHEREL, Y., RIDOUX, V. & JOUVENTIN, P. 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962-85. *Antarctic Science*, **8**, 23-30.
- GUINET, C., CHASTEL, O., KOUDIL, M., DURBEC, J.P. & JOUVENTIN, P. 1998. Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society London B*, **265**, 1001-1006.
- HUNT, B.P.V., PAKHOMOV, E.A. & MCQUAID, C.D. 2001. Short-term variation and long-term changes in the oceanographic environment and zooplankton community in the vicinity of a Sub-Antarctic archipelago. *Marine Biology*, **138**, 369-381.
- HUNTER, S. & BROOKE, M.L. 1992. The diet of giant petrels *Macronectes spp.* at Marion Island, southern Indian Ocean. *Colonial Waterbirds*, **15**, 56-65.
- INCHAUSTI, P., GUINET, C., KOUDIL, M., DURBEC, J.-P., BARBRAUD, C., WEIMERSKIRCH, H., CHEREL, Y. & JOUVENTIN, P. 2003. Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology*, **34**, 170-176.
- LEA, M.-A., CHEREL, Y., GUINET, C. & NICHOLS, P.D. 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.
- LESCROËL, A. & BOST, C.A. In press. Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*.
- LESCROËL, A., RIDOUX, V. & BOST, C.A. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biology*, **27**, 206-216.



- LEVITUS, S., ANTONOV, J.I., BOYER, T.P. & STEPHENS, C. 2000. Warming of the world ocean. *Science*, **287**, 2225-2229.
- MICOL, T. & JOUVENTIN, P. 2001. Long term population trends in seven Antarctic seabirds at Pointe Géologie Terre Adélie. *Polar Biology*, **24**, 175-185.
- PHILLIPS, R.A., PHALAN, B. & FORSTER, I.P. 2004. Diet and long-term changes in population size and productivity of brown skuas *Catharacta skua lönnbergi* at Bird Island, South Georgia. *Polar Biology*, **27**, 555-561.
- REID, K. & CROXALL, J.P. 2001. Environmental response of upper-trophic level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society London B*, **268**, 377-384.
- VOIGT, W., PERNER, J., DAVIS, A.J., EGGERS, T., SCHUMACHER, J., BÄHRMANN, R., FABIAN, B., HEINRICH, W., KÖHLER, G., LICHTER, D., MARSTALLER, R. & SANDER, F.W. 2003. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*, **84**, 2444-2453.
- WEIMERSKIRCH, H., ZOTIER, R. & JOUVENTIN, P. 1989. The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu*, **89**, 15-29.
- WEIMERSKIRCH, H., INCHAUSTI, P., GUINET, C. & BARBRAUD, C. 2003. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, **15**, 249-256.
- WOEHLER, E.J. 1993. The distribution and abundance of Antarctic and sub-Antarctic penguins. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
- WOEHLER, E.J., COOPER, J., CROXALL, J.P., FRASER, W.R., KOOYMAN, G.L., MILLER, G.D., NEL, D.C., PATTERSON, D.L., PETER, H.-U., RIBIC, C.A., SALWICKA, K., TRIVELPIECE, W.Z. & WEIMERSKIRCH, H. 2001. A statistical assessment of the status and trends of Antarctic and Sub-Antarctic seabirds. *In Report on SCAR BBS workshop on Southern Ocean seabird populations*. Montana: SCAR.



Figure legend

Fig. 1. Map of the study site (Courbet Peninsula, Kerguelen Archipelago) showing the four areas where counts of breeding Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) were performed in 1987, 2002 and 2004: (1) North of Golfe du Morbihan, (2) Pointe Morne-Cap Ratmanoff, (3) Cap Ratmanoff-Cap Digby, (4) Cap Digby-Rivières des Cataractes. Stars indicate the Pointe Guite and Pointe Suzanne colonies, from left to right respectively.

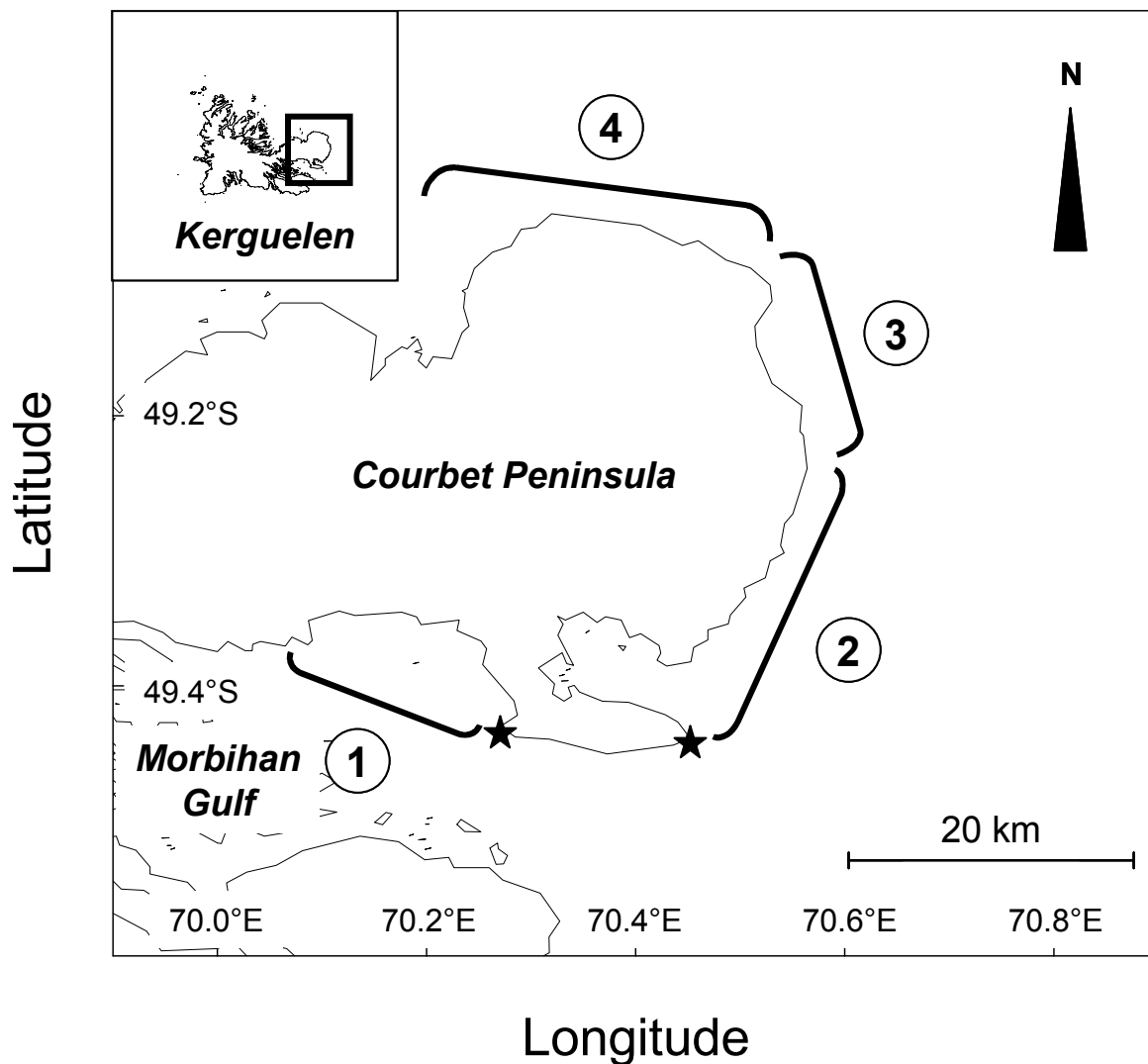


Figure 1



Table I. The number of breeding pairs and colonies of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) on the Courbet Peninsula, Kerguelen Archipelago, during 1987, 2002 and 2004. nc = not counted, subtotal = total number without Pointe Guite and Pointe Suzanne.

Sector	Number of breeding pairs			Number of colonies		
	1987	2002	2004	1987	2002	2004
North of Golfe du Morbihan	100	160	134	2	2	2
Pointe Guite	330	297	nc	1	1	nc
Pointe Suzanne	410	0	nc	1	0	nc
Pointe Morne – Cap Ratmanoff	2348	1786	1575	15	12	15
Cap Ratmanoff – Cap Digby	3328	1542	1909	10	10	13
Cap Digby – Rivières des Cataractes	1391	1727	1392	19	13	16
SUBTOTAL	7167	5215	5032	46	45	46
TOTAL	7907	5512	-	48	38	-

**ANNEXE 2 : Breeding biology of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua*
at Kerguelen Archipelago**

**Breeding biology of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua*
at Kerguelen Archipelago**

Amélie Lescroël¹ Catherine Bajzak² Charles-André Bost¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, UPR 1934
79360 Villiers en Bois, France

² Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – UMR 5175
Département Biologie des Populations – Groupe Ecologie Comportementale
1919 route de Mende
34293 Montpellier cedex 5

Suggested running head : Breeding biology of the Gentoo Penguin

The Condor (en préparation)



ABSTRACT

The Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) is one of the most widespread species of penguin and proved to be highly plastic in many aspects of its ecology. Now, they are suspected to decline in the sub-Antarctic part of their range. We studied the breeding biology of the Gentoo Penguin at a major breeding locality, Kerguelen Archipelago, over three breeding seasons. As at other northern localities, Gentoo penguins exhibited winter laying, slow provisioning rate, slow growth rate with extended rearing period and low breeding success. Our study also highlighted interannual differences in the timing of laying and growth parameters as well as unusual sexual differences in parental investment. Despite their high plasticity, there is some indications that Gentoo penguins might work at the upper limit of their capacities at the northern edge of their range. Sub-Antarctic populations seem therefore more sensitive to environmental changes than southernmost ones and must be closely monitored.



In the Southern Ocean ecosystem, penguins are major consumers with 1.96 million tonnes of carbon annually consumed (Woehler 1995) and represent about 90% of the bird biomass (Williams 1995). Since the last 5 to 20 years, decreases in all penguin populations other than King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) was a general feature in the Subantarctic area (Woehler *et al.* 2001, Delord *et al.* 2004).

The Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) is one of the most widespread species of penguin, breeding on the Subantarctic and Antarctic Islands as well as on Antarctic Peninsula, from 46° to 65° S (Bost & Jouventin 1990). Throughout this large range, the Gentoo Penguin also displays an extraordinary plasticity in its life-history strategies with contrasting traits between northern and southern populations (Bost & Jouventin 1990). In the sub-Antarctic area, the South Georgia, Falkland and Kerguelen Islands are its main breeding sites, holding about 70 % of the world's population (Woehler 1993). Almost 40 000 pairs of Gentoo penguins breed annually on the Kerguelen Archipelago (48°45'-50°00' S, 68°45'-70°58' E) in the Southern Indian Ocean (Bost & Jouventin 1990), but the population is suspected to have strongly declined over the past 15 years (Lescroël & Bost in press a). Clearly, more knowledge of the breeding biology of Gentoo penguins is needed to understand the population trends on sub-Antarctic Islands.

In contrast to the other pygoscelids, the Adélie and Chinstrap Penguins *Pygoscelis adeliae* and *Pygoscelis antarctica*, there have been few detailed studies of the breeding ecology of Gentoo penguins and only three have included data from more than one year (Trivelpiece *et al.* 1987, Williams 1991, Bost & Jouventin 1991), two of these concerning Antarctic populations. Being one of the biggest populations of Gentoo penguins in the world, the Kerguelen population is also unique among sub-Antarctic and Antarctic penguins (with the Crozet and Marion Island populations) in beginning to breed in winter (Bost & Jouventin 1990, Bost & Jouventin 1991). Until now, no study has been published on the breeding biology of the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago.

The aim of this paper is therefore to provide the first description of the breeding biology of the Gentoo Penguin at one of its major breeding sites, the Kerguelen Archipelago, from three breeding seasons spread over 15 years (1987-88, 2002-03, 2003-04). Additionally, we will compare our data with data from other localities as well as investigate variation in breeding parameters with year and sex.



METHODS

Data collection

The study took place during the 1987-88, 2002-03 and 2003-04 austral summers (thereafter 1987, 2002 and 2003) at Kerguelen Archipelago (Figure 1), where Gentoo penguins breed in small colonies along the jagged coast. Breeding biology was studied on a cluster of colonies from 75 to 140 nests (“Estacade”) on the northeastern part of the archipelago. Located close to the Antarctic Polar Front (Park & Gambéroni 1997), these colonies have direct access to the rich benthic ichthyofauna of the shelf’s neritic waters (Duhamel 1987).

Breeding cycle was divided into five stages: (1) Pre-breeding stage, when adults came ashore for courtship activity and pairing; (2) Incubation stage, when mates relayed each other to incubate the eggs; (3) Chick guard stage, when mates relayed each other to brood and guard chicks at the nest; (4) Crèche stage, when chicks were thermally emancipated, left alone and gathered with other chicks in crèches ; and (5) Fledging stage, when chicks go to sea for the first time.

As Gentoo penguins are particularly shy at Kerguelen, maximal care was taken to minimize stress during observations and handling. In the three years, 100 study nests were marked with plastic labels in one of the five sub-colonies. Timing of laying and hatching were assessed by visits to the nest every two days from mid-August to late October. When laying or hatching occurred between two visits, the event was assumed to have occurred the previous day. In 1987, we recorded clutch size and also measured length and diameter of the eggs with a calliper.

To assess parental shift duration during incubation and chick guard stages, we painted the sides of 30 incubating birds in a second sub-colony without catching them, using a brush with a long handle. We were then able to know at a distance which one of the mates (marked or not) was at sea and which one was on the nest. Hence, foraging trip duration of non-instrumented birds was visually assessed in 1987, 2002 and 2003 by 3 direct observations per day during incubation and chick guard, during one week. During crèche stage, both parents may forage at sea at the same time and birds departures or returns often occurred during periods of darkness. Consequently, direct observation of shift duration was by far more difficult and, in 2003, we used 10 VHF transmitters (60 x 26 x 14 mm, 36 g, i.e. 1.6 % of the cross-sectional area of a Gentoo penguin, Sirtrack Ltd, New Zealand) to assess the feeding frequency. The VHF’s were attached using Loctite 401 and remained on birds 3 to 6 days, providing 2 to 7 trip durations per bird. Presence or absence of the birds on the colony was assessed by scanning the VHF frequencies every 2 hours, day and night, using a



multidirectional Yaggi antenna coupled with a VHF-receptor. During analysis, we used individual means for each bird.

In a third colony, 30 nests were marked and we followed chick growth from hatching to fledging in weighing known-age chicks every two days in 1987 and 2003. Molt state was also recorded. Until 15 days old, chicks were marked with temporary numbered Velcro® band. Then, each chick was marked with a modified FD-94 Anchor Tag (Floy Tag & Manufacturing, Inc., U.S.A.), a little plastic label with a subcutaneous part and an exterior numbered part, which is subcutaneously implanted using a tagging gun.

During 1987 and 2002, the breeding success of Gentoo penguins was assessed in a fourth, undisturbed colony. At the beginning of incubation, the number of occupied nests was counted at distance using binoculars. This number was taken as the number of breeding pairs. Breeding success was calculated by dividing the number of chicks produced by the colony, immediately prior fledging, by the number of pairs at the beginning of the breeding season.

Data for assessing body weight variation in breeding birds came from specific measurements before foraging trips outside the colonies, and from demographic, foraging and genetic studies undertaken at the same periods. Data were collected during pre-breeding, incubation, hatching, crèche and fledging stages in 1987, during incubation, chick guard and crèche stages in 2002, and during pre-breeding and crèche stages in 2003.

Breeding birds were sexed by their behaviour (particularly their call), bill measurements or by the presence of a partner of known sex.

Data analysis

Data on growth were analysed by fitting each individual chick weight curve in relation to hatching date to a three-parameter logistic growth curve (Volkman & Trivelpiece 1980, Bost & Jouventin 1991). Growth parameters were therefore calculated from the logistic equation: $y = a / (1 + e^{-(x - x_0)/b})$, where $a = A$ is the asymptotic weight, $1/b = K$ is the growth rate constant and $x_0 = t_i$ is the inflexion point, i.e. the age when the maximal growth rate was achieved. For all the fitted curves, mean adjusted $R^2 = 0.97$ and mean SE = 283.68.

Data were statistically analyzed using Systat 7.0. Values are given as means \pm SD unless stated otherwise. Comparisons of breeding parameters between years, breeding stages and sexes were made using Student's t -test or ANOVA. ANOVAs were followed by the Tukey post-hoc test when necessary. Comparisons of shift duration during incubation and chick guard 2002 were made between paired females and males using paired sample t -test. Since the robustness of ANOVA and t -test increases when sample sizes are equal or close, we randomly selected data whenever possible in order to have similar sample sizes between groups.



Normality and homoscedasticity were tested before using parametric tests. Significance was assumed for $p < 0.05$.

RESULTS

Breeding chronology

Laying

Over the three years, the mean laying date of the first egg differed by 2-16 days at Estacade, Kerguelen Archipelago (Table 1). In 2002, laying occurred significantly later (mean date 10 September \pm 5 days) than in 1987 (25 August \pm 5 days) or 2003 (27 August \pm 4 days) ($F_{2, 201} = 244.703$, $p < 0.001$). In the three years, laying of first clutches was spread over 26-29 days. Laying peaked between the last week of August and mid-September, i.e. at the end of the austral summer.

Clutch & egg sizes

In the three years, most of the Gentoo pairs laid two eggs (Table 2). In 2002, the proportion of single-egg clutches tended to be greater (15.5%) than in 1987 (6.5%) or 2003 (5.0%) ($F_{2, 231} = 3.025$, $p = 0.051$). The laying interval between both eggs was 3.2 ± 0.9 days (range 2-6, $n = 127$). There is no dimorphism in first and second egg sizes (Table 3).

Incubation duration

The incubation of the first egg was significantly longer (36.0 ± 1.1 days, $n = 69$) than for the second egg (33.8 ± 1.1 days, $n = 69$) ($t_{136, 138} = 11.813$, $p < 0.001$). No differences occurred among years.

Hatching

According to the laying pattern, the mean laying date of the first egg differed by 3-16 days over the three years (Table 4). The hatching interval between both eggs was 1.2 ± 0.7 days (range 0-5, $n = 65$). In 2002, hatching occurred significantly later (mean date 15 October \pm 4 days) than in 1987 (29 September \pm 6 days) or 2003 (2 October \pm 4 days) ($F_{2, 78} = 58.979$, $p < 0.001$). In the three years, hatching of first clutches was spread over nearly four weeks. Laying peaked between the end of September and mid-October, during the austral spring.

Parental shift duration

We recorded the duration of 78 trips in 1987 and 85 in 2002 during incubation, 220 trips in 1987 and 103 in 2002 during chick guard, and 33 trips in 2003 during crèche. During incubation and chick guard, both parents relieved each other on the nest whereas during crèche they foraged at the same time. Trip duration was significantly longer during incubation (2.85 ± 1.02 days, $n = 46$ individuals) than other breeding stages (1.33 ± 0.53 days, $n = 46$



individuals and 1.17 ± 0.54 days, $n = 10$ individuals during chick guard and crèche, respectively). As a consequence of concomitant foraging of both sexes during crèche, we may therefore approximate that Gentoo chicks received 0.75 and 1.71 feeding visits per day during chick guard and crèche, respectively. During incubation and chick guard, females tended to forage longer than their male mates (Table 5) ($t_{22, 23} = -1.508$, $p = 0.146$; $t_{22, 23} = -1.333$, $p = 0.196$, respectively) whereas there is no difference during crèche ($t_{3, 9, 10} = -1.508$, $p = 0.645$).

Chick growth

Growth parameters

Growth parameters were obtained from 27 individual growth curves in 2003 and from 40 individual growth curves in 1987 (Table 6). Each of these chicks was weighed from 1-5 days until 88-140 days. The weight of chicks increased linearly from 10 days until about 50 days and then slowed down to attain a plateau at about 80 days (Figure 2). Maximal growth rates were observed at 35 days. In 1987, chicks grew slower ($K = 0.064$, $t_{10-t90} = 65$ days) than in 2003 ($K = 0.081$, $t_{10-t90} = 57$ days) but reached higher asymptotic weights (5188 ? vs 5061.2 ± 737.0 g, respectively).

Age at thermal emancipation and moult

Chicks were thermally emancipated at about 25 days after hatching, they began to moult at 40-47 days, significantly later in 2003 than in 2002 ($t_{19, 9, 28} = -4.994$, $p < 0.001$), and finished to moult before 100 days (Table 7).

Breeding success

We obtained data on the breeding success for the 1987 and 2002 breeding seasons. In both years, breeding success was quite the same, slightly higher in 1987 with 0.75 chick per pair than in 2002 with 0.71 chick per pair.

Body weight variation

Body weight variation depending on year and breeding stage is illustrated in Figure 3. When performing a nested ANOVA on body weight data with the factor “breeding stage” nested into the factor “year”, we found that the breeding stage was the main variation source in body weight data (effect of breeding stage nested into year: $F_{7, 225} = 4.832$, $p < 0.001$, effect of year: $F_{2, 225} = 1.709$, $p > 0.05$). With data from all years pooled, body weight is significantly lower during the crèche period (5496.0 ± 604.1 g, $n = 58$) than during the pre-breeding one (5926.0 ± 857.1 g, $n = 97$) ($F_{5, 225} = 4.025$, $p < 0.01$). However, when we took an equal sample size in each breeding stage with a balanced sex-ratio ($n = 10$), we did not detect any effect of the breeding stage on the body weight ($F_{5, 60} = 1.103$, $p > 0.05$). Since males are often heavier than females in Gentoo penguins (Bost & Jouventin 1991), we separately analysed body



weight data from females and males. In females, breeding stage had a significant effect on body weight variation ($F_{5, 31} = 2.722$, $p < 0.05$) with incubation, chick guard and fledging weights tending to be lower than pre-breeding weight (Tukey post-hoc test: $p = 0.188$, $p = 0.103$ and $p = 0.158$, respectively). In males, there is no significant effect of breeding stage on body weight ($F_{5, 29} = 1.413$, $p > 0.05$). More, body weights of females and males were not statistically different from pre-breeding to chick-guard but females became significantly lighter during crèche ($t_{8, 10} = -3.270$, $p < 0.05$) and fledging ($t_{8, 10} = -4.343$, $p < 0.01$) (Figure 4).

DISCUSSION

Comparison with other localities

The Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago exhibited many general characteristics of the species breeding biology. At both northern (e.g. Crozet and Marion Islands) and southern (e.g. South Shetland Islands and Antarctic Peninsula) localities, *P. papua* populations show: a clutch of two equal-sized eggs, a laying interval of three days, an incubation period of 33-37 days, short nest reliefs shared between the sexes, a relatively slow growth of chicks to reach high asymptotic weight. This pattern is probably an adaptation to environmental conditions experienced through the species range (Trivelpiece et al. 1987). Croxall & Davis (1999) identified two main life-history strategies in penguins: (1) inshore feeding with short parental shifts at low latitudes where a concentrated and consistent food source is available near to the breeding area, and (2) offshore feeding with long parental shifts at higher latitudes where the seasonal nature of the food availability requires another strategy for transferring food for chicks. Under this scenario, both strategies would occur at intermediate latitudes with the inshore feeders taking relatively longer to rear their chicks. This seems to be the case of the Gentoo Penguin, an inshore feeder (e.g. Williams et al. 1992, Lescroël & Bost in press b) whose chicks fledge for example more than two weeks older than other pygoscelid penguins (Adélie and Chinstrap penguins) at South Shetland Islands (Volkman & Trivelpiece 1980). As all penguins, except Emperor (*Aptenodytes forsteri*) and King (*A. patagonicus*), the Gentoo Penguin lay two eggs but of similar sizes. Despite a small hatching asynchrony (1.2 days), there is little evidence (Volkman & Trivelpiece 1980, Williams & Croxall 1991, Croxall & Davis 1999) that Gentoo penguins operate a brood reduction strategy (i.e. a situation where an intra-brood size hierarchy operates to produce differential mortality of chicks within the brood, thus maximizing overall chick survival, in years of low food availability) (Lack 1954, 1966), at least at their southernmost breeding localities. However, at Kerguelen Archipelago and Crozet Islands, only a few pair is able to rear two chicks and there is a marked difference



in growth rates between both chicks of the same brood (Bost & Jouventin 1991). Whether or not it is the consequence of a brood reduction mechanism remains unknown and need to be tested.

Interestingly, whether Gentoo penguins at Kerguelen Archipelago shared common characteristics with conspecifics from other localities, they also gave new evidence of the high geographical variability of the species ecology. The most striking difference among localities concerns the timing of laying. Actually, northern populations of Gentoo penguins are unique among subantarctic penguins in laying mainly in winter (from June at Marion Island, early August at Crozet Islands and late August at Kerguelen Archipelago), while southern populations lay in spring (from October at South Georgia to November at South Shetland), as do other pygoscelids (reviewed in Bost & Jouventin 1990). These differences have been interpreted as consequences of local feeding conditions rather than physical factors (Bost & Jouventin 1990). The Gentoo Penguin effectively is an inshore feeder, dependent on local marine resources within a radius of less than 30 km from their breeding colony (Lescroël & Bost 2004, Lescroël & Bost in press b). However, if his diet, almost exclusively composed of fish in winter, becomes more diversified in spring and summer (with more crustaceans, cephalopods and annelids), there is no significant evidence that it would be more abundant or of higher quality in any season (Lescroël & Bost 2004). Rather, the Gentoo Penguin seems to be able to feed opportunistically on the more available prey for a given season and locality. We suggest that in the northernmost localities, the flexible behaviour of the Gentoo Penguin enables him to breed during the mild winter and therefore to reduce competition with other summer-breeding marine predators (as Macaroni *Eudyptes chrysolophus* and Rockhopper *Eudyptes chrysocome* penguins or Blue-eyed shags *Phalacrocorax atriceps*).

If Gentoo penguins perform short parental shifts compared to other penguins, Gentoo penguins at Kerguelen Archipelago exhibited among the longest in comparison to other localities. Trip duration during incubation particularly was the longest ever mentioned in the literature (see also Lescroël & Bost in press b). As in all other localities, Kerguelen Gentoo penguins reduced their trip duration between the incubation and the chick rearing periods, ensuring regular food supplies to their chicks. Parents were absent for a mean period of 2.9 days during incubation and 1.3 days during chick guard, which may be compared to trip durations at Crozet (2.4 and 1.2 days, respectively) (Bost & Jouventin 1990) and Macquarie Islands (1.2 and 0.34-0.99 days, respectively) (Van Zinderen Bakker 1971, Adams & Brown 1983). Such long trips may be related to abundant but distant resources as Kerguelen Archipelago is surrounded by an extensive and productive shelf (Blain et al. 2001). According



to the central place foraging theory (Orians & Pearson 1979), birds would perform longer trips and return with larger meals when food is abundant (Watanuki et al. 1997), especially when foraging for self-maintenance as during incubation. At southern localities, parental shifts are significantly shorter like at Antarctic Peninsula (1.8 and 0.08-0.29 days during incubation and chick guard, respectively) (Cordier et al. 1983, Wilson et al. 1998), probably allowed by the proximity of more immediately available resources like krill. During the crèche stage, both parents foraged at the same time and no longer relieved each other, *de facto* increasing the feeding frequency of their chicks from 0.75 to 1.71 feeding visits per day. This is more than at Crozet Islands where the feeding frequency decreased during crèche (from 0.83 to 0.71 feeding visits per day) (Bost & Jouventin 1991) but far less than at South Shetland Islands where chicks were fed 3.84 folds per day (Trivelpiece et al. 1987).

This provisioning strategy at a relatively slow rate at northern localities leads to a slow chick growth compared to southern localities. At Kerguelen Archipelago, Gentoo Penguin chicks took 57 days to grow from 10 to 90 % of their final weight with a growth constant of 0.064-0.081, which is very similar to what happened at Crozet Islands (65 days, 0.070-0.076) (Bost & Jouventin 1991) but very far from South Georgia (46 days, 0.120) or South Shetlands (39 days, 0.113) where chicks grew much faster (Croxall 1984, Croxall & Prince 1987, Volkman & Trivelpiece 1980). The asymptotic weight is always high, whatever the locality, ranging from 5061-5188 g at Kerguelen Archipelago to 6032 g at Crozet Islands.

Our study confirms the findings of Bost & Jouventin (1990) that breeding success of the Gentoo Penguin increase from North to South with Antarctic populations having higher breeding success than Sub-Antarctic ones. Hence, on average, a breeding pair is able to rear 0.96 chick at South Georgia (Williams 1990), 0.98 at Macquarie Island (Robertson 1986), 0.95 at Falkland Islands (Clausen & Pütz 2002), 0.73 at Kerguelen Archipelago, 0.43 at Marion Island (Williams 1980) and 0.48 at Crozet Islands (Bost & Jouventin 1990, 1991). In the same way, a high proportion of pairs (65 %) seems to be able to rear 2 chicks at Antarctic Peninsula (Quintana & Cirelli 2000).

To summarize, breeding biology of the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago fit into a latitudinal gradient from winter laying, relatively long nest reliefs, slow growth rate with extended rearing period and low breeding success at the northernmost localities, to spring laying, short nest reliefs, rapid growth rate with protracted rearing period and high breeding success at the southernmost localities. In this scenario, winter laying might also be necessary to ensure a long rearing period during the favourable summer season.



Interannual variation

Due to the large range of body mass within years, there is no significant differences in adult body mass among years despite a trend for lower body mass in 2002 compared to 1987 and 2003. However, the high year to year variability in Gentoo penguin laying date and growth parameters is typical of a species dependent on a fluctuating availability of resources (Croxall et al. 1989, Montevecchi 1993). There is some indications that these three years might be years of different food availability despite that trip durations did neither differ between 1987 and 2002. Trip durations at Kerguelen Archipelago actually are among the longest ever reported and we may think that they represent a maximum effort threshold which can not be increased. In 2002, breeding adults seemed to be in poorer conditions and laid later than in 1987 and 2003 which is suspected to correlate with decreases of the breeding population (Williams 1990). The quite similar breeding success between 2002 and 1987, though slightly lower in 2002, might therefore be explained by a greater proportion of “high quality” adults breeding in 2002 whereas a higher proportion of “low quality” adults deferred breeding. In 2003, chicks grew faster and reached lower asymptotic weights than in 1987. Following Williams & Croxall (1990), we may hypothesize that 2003 was a “better” food year than 1987. Greater food availability in 2002 might have allowed faster growth but also a greater proportion of light chicks to survive whereas in a “poorer” year, chicks of low weight were more likely to die, i.e. a disproportionate number of heavy chicks survived.

Intersexual variation

Provisioning is a large part of parental care and biparental care is the norm among bird species (Clutton-Brock 1991). Until now, it has been assumed that breeding duties were equally shared between sexes in the Gentoo Penguin (Williams 1995) and therefore that parental expenditure was the same between males and females. Parental expenditure is the amount of resources allocated to care for offspring and may include time and energy (Clutton-Brock 1991). In our study females both tended to spent more time foraging and exhibited higher body reserve depletion during the breeding season than males. Thus, as reported for one breeding season at Crozet Islands (Bost & Jouventin 1991), at Kerguelen Archipelago females Gentoo penguins seemed to produce a greater parental effort than males. This is an unexpected result in species which shows little sexual dimorphism (Lewis et al. 2002). At the beginning of the breeding cycle, body mass did not differ between sexes and both sexes loosed mass between pre-breeding and incubation. After that, females loosed weight between hatching and chick-guard and then remained at low body mass levels until chick fledging. On the other hand, males tended to gain weight continuously from incubation to crèche and then



remained at high body mass levels. Females seem therefore to lose energy during chick rearing whereas males seem able to forage both for themselves and for chicks. This pattern was also reported in another pygoscelid species, the Adélie Penguin, where females expend more energy during the post-hatch period than males, show longer trips and range greater distances but they also bring back more food than do their mates (Chappell et al. 1993, Clarke et al. 1998). As female Gentoo penguins brought back lighter meals at Kerguelen Archipelago (10 % lighter than those of males, Bost & Lescroël unpublished data), they appear to exhibit both an increased foraging effort (i.e. longer trips) but also a lower foraging success. These sexual differences in foraging behaviour might be mainly mediated (1) by morphology-based mechanisms (although Gentoo penguins are only slightly dimorphic) that would lead to differences in ability to capture prey and/or to exploit some areas or depth, or (2) by physiology-based mechanisms such as differences in energy or nutrient (i.e. calcium) requirements. Clearly, more investigations are needed to fully understand the pattern of parental investment in Gentoo penguins.

In short, as it has been demonstrated previously for their diet (Lescroël & Bost 2004) and their foraging ecology (Lescroël & Bost in press b), the breeding biology of Gentoo penguins varies extensively as a function of locality, year and even sex. Inshore feeding and flexible behaviour appear to be their key features determining the biology of the species. Such variations in the overall ecology of Gentoo penguins actually are indicators of the capacity of these birds to modify their strategies to take advantage of the spatial and temporal availability of prey near their breeding sites. The breeding biology of the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago is close to that at other northern Sub-Antarctic localities, where birds seem to work harder during the breeding season than at the southernmost localities. Slow provisioning rates associated with slow growth rate of chicks may reflect a lower food availability at the northern edge of the Gentoo penguin range. Sub-Antarctic populations might therefore be more sensitive to environmental changes and must be closely monitored. Finally, we highlighted surprising sexual differences in parental investment which need to be considered in further studies.

This work was supported by the Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV, Programme N° 394), the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Centre National de la Recherche Scientifique. We would like to thank Alain Lamalle and the members of the 37th, 39th, 52th, 53th and 54th missions at Kerguelen, and especially F. Genevois, V. Chartendault, E. Pettex, C. Marteau, J.-L. Chill and F. Le Bouard for their help in the field.



REFERENCES

- Adams, N.J., and C.R. Brown. 1983. Diving depths of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *The Condor* 85:503-504.
- Blain, S., P. Tréguer, S. Belviso, E. Bucciarelli, M. Denis, S. Desabre, M. Fiala, V. Martin Jézéquel, J. Le Fèvre, P. Mayzaud, J.-C. Marty, and S. Razouls. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 223:261-276.
- Bost, C.A., and P. Jouventin. 1990. Evolutionary ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua*. In L. Davis and J. Darby (eds), *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego.
- Bost, C.A., and P. Jouventin. 1991. The breeding performance of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at the northern edge of its range. *Ibis* 133:14-25.
- Chappell, M.A., D.N. Janes, V.H. Shoemaker, T.L. Bucher, and S.K. Maloney. 1993. Reproductive effort in Adélie penguins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:173-182.
- Clarke, J., B. Manly, K. Kerry, H. Gardner, E. Franchi, S. Corsolini, and S. Focardi. 1998. Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. *Polar Biology* 20:248-258.
- Clausen, A., and K. Pütz. 2002. Recent trends in diet composition and productivity of Gentoo, magellanic and rockhopper penguins in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation* 12:51-61.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton.
- Cordier, J.R., A. Mendez, J.L. Mougin, and G. Visbeek. 1983. Les oiseaux de la baie de l'Espérance, Péninsule Antarctique (63° 24' S, 56° 59' W). *L'Oiseau R.F.O* 51 :147-160.
- Croxall, J.P. 1984. Seabirds. In R.M. Laws (ed.), *Antarctic Ecology*. Academic Press, New York.
- Croxall, J.P., and P.A. Prince. 1987. Seabirds as predators on marine resources, especially krill, at South Georgia. In J.P. Croxall (ed), *Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, p 347-368.
- Croxall, J.P., and L.S. Davis. 1999. Penguins : paradoxes and patterns. *Marine Ornithology* 27 :1-12.
- Delord, K., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2004. Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology*, 27, 793-800.
- Duhamel, G. 1987. Ichtyofaune des Secteurs Indien Occidental et Atlantique Oriental de l'océan austral: Biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford.



Lack, D. 1966. Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford.

Lescroël, A., and C.A. Bost. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biology* 27:206-216.

Lescroël, A., and C.A. Bost. In press a. Recent decrease in the population size of the gentoo penguin: threats at their northern range? *Antarctic Science*.

Lescroël, A., and C.A. Bost. In press b. Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*.

Lewis, S., S. Benvenuti, L. Dall'Antonia, R. Griffiths, L. Money, T.N. Sherratt, S. Wanless, and K.C. Hamer. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1687-1693.

Montevocchi, W.A. 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: *Birds as Monitors of Environmental Change*. R.W. Furness and J.J.D. Greenwood (Eds.). Chapman et Hall, London.

Orians, G.H., and N.E. Pearson. 1979. On the theory of central place foraging. In D.J. Horn, R.D. Mitchell and G.R. Stairs (eds), *Analysis of ecological systems*. Ohio University Press, Columbus, Ohio.

Park, Y.H., and L. Gambéroni. 1997. Cross-frontal exchange of Antarctic Intermediate Water and Antarctic Bottom Water in the Crozet Basin. *Deep-sea Research Part II – Topical Studies in Oceanography* 44:963-986

Quintana, R.D., and V. Cirelli. 2000. Breeding dynamics of a gentoo penguin *Pygoscelis papua* population at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Marine Ornithology* 28:29-35.

Robertson, G. 1986. Population size and breeding success of the Gentoo penguin *Pygoscelis papua* at Macquarie Island. *Australian Wildlife Research* 13:583-587.

Trivelpiece, W.Z., S.G. Trivelpiece, and N.J. Volkman. 1987. Ecological segregation of Adélie, gentoo and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68:351-361.

Van Zinderen Bakker, E.M. Jr. 1971. A behavior analysis of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* Forster in Marion and Prince Edward Islands. In E.M. Van Zinderen Bakker, Sr., J.M. Winterbottom and R.A. Dyer (eds.), *Report on the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966*. Balkema, Cape Town.

Volkman, N.J., and W. Trivelpiece. 1980. Growth in pygoscelid penguin chicks. *Journal of Zoology* 191:521-530.

Watanuki, Y., A. Kato, and G. Robertson. 1997. Diving and foraging behaviour of Adélie penguins in areas with and without fast sea-ice. *Polar Biology* 17:296-304.



Williams, A.J. 1980. Aspects of the breeding biology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua*. *Gerfaut* 70:283-295.

Williams, T.D. 1990. Annual variation in breeding biology of gentoo penguins, *Pygoscelis papua*, at Bird Island, South Georgia. *Journal of Zoology, London* 222:247-258.

Williams, T.D. 1991. Foraging ecology and diet of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia during the winter and an assessment of their winter prey consumption. *Ibis* 133:3-13.

Williams, T.D. 1995. *The Penguins*. Oxford University Press, Oxford.

Williams, T.D., and P. Rothery. 1990. Factors affecting variation in foraging and activity patterns of Gentoo Penguins (*Pygoscelis papua*) during the breeding season at Bird Island, South Georgia. *Journal of applied Ecology* 27:1042-1054.

Williams, T.D., and J.P. Croxall .1991. Chick growth and survival in gentoo penguins (*Pygoscelis papua*): effects of hatching asynchrony and variation in food supply. *Polar Biology* 11:197-202.

Williams, T.D., D.R. Briggs, J.P. Croxall, A. Naito, and A. Kato. 1992. Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *Journal of Zoology, London* 227:211-230.

Wilson, R.P., B. Alvarez, L. Latorre, D. Adelung, B. Culik, and R. Bannasch. 1998. The movements of gentoo penguins *Pygoscelis papua* from Ardley Island Antarctica. *Polar Biology* 19:407-413.

Woehler, E.J. 1993. *The distribution and abundance of Antarctic and sub-Antarctic penguins*. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Woehler, E.J. 1995. Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. Dans P. Dann, I. Norman and P. Reilly (eds.), *The Penguins*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

Woehler, E.J., J. Cooper, J.P. Croxall, W.R. Fraser, G.L. Kooyman, G.D. Miller, D.C. Nel, D.L. Patterson, H.-U. Peter, C.A. Ribic, K. Salwicka, W.Z. Trivelpiece, and H. Weimerskirch. 2001. A statistical assessment of the status and trends of Antarctic and Sub-Antarctic seabirds. *In Report on SCAR BBS workshop on Southern Ocean seabird populations*. Montana: SCAR.



FIGURE LEGENDS

Figure 1. Map of the Southern Ocean showing the location of the Kerguelen Archipelago ($48^{\circ}45' - 50^{\circ}00' \text{ S}$, $68^{\circ}45' - 70^{\circ}58' \text{ E}$) and the other world breeding localities. Azimuthal equal-area projection.

Figure 2. Modelled growth curves of Gentoo penguin chicks at Estacade, Kerguelen Archipelago, during two breeding seasons.

Figure 3. Variation in body weights of breeding Gentoo penguins with year and breeding stage at Estacade, Kerguelen Archipelago. Vertical bars give SD and numbers close to symbols denote the sample size.

Figure 4. Variation in body weights of females and males breeding Gentoo penguins with breeding stage at Estacade, Kerguelen Archipelago. Vertical bars give SD and numbers close to symbols denote the sample size.

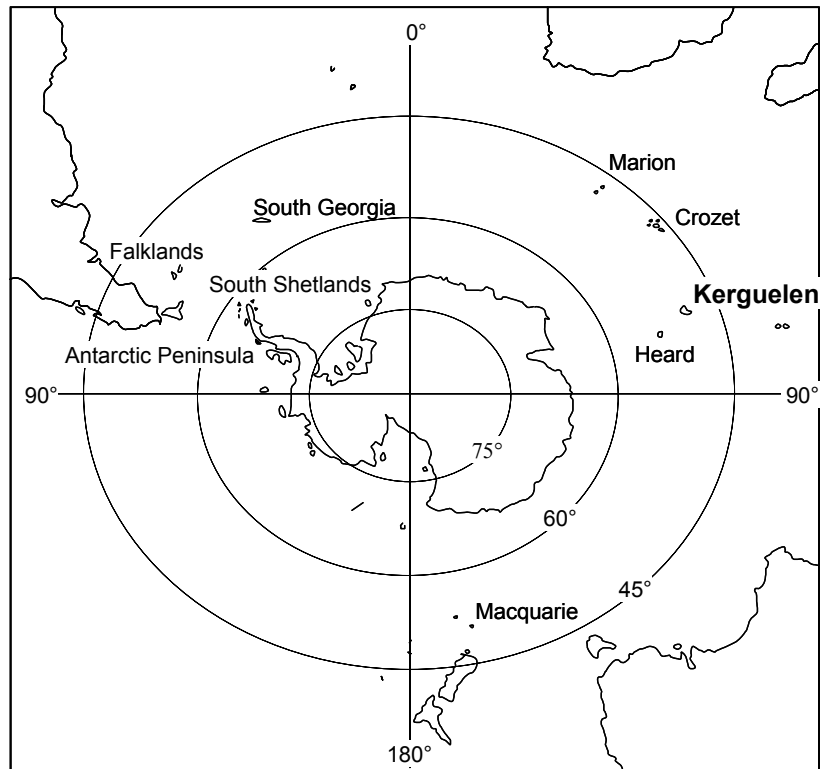


Figure 1

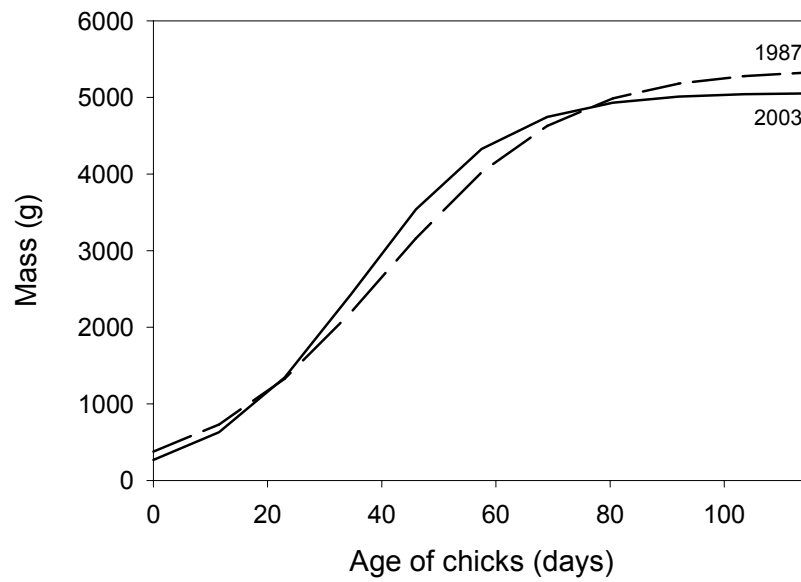


Figure 2

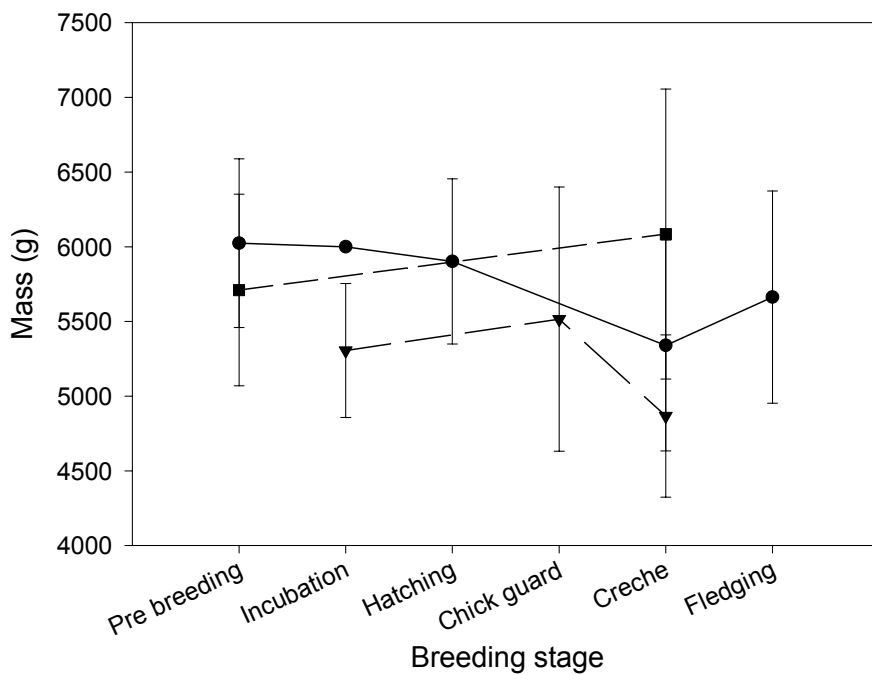


Figure 3

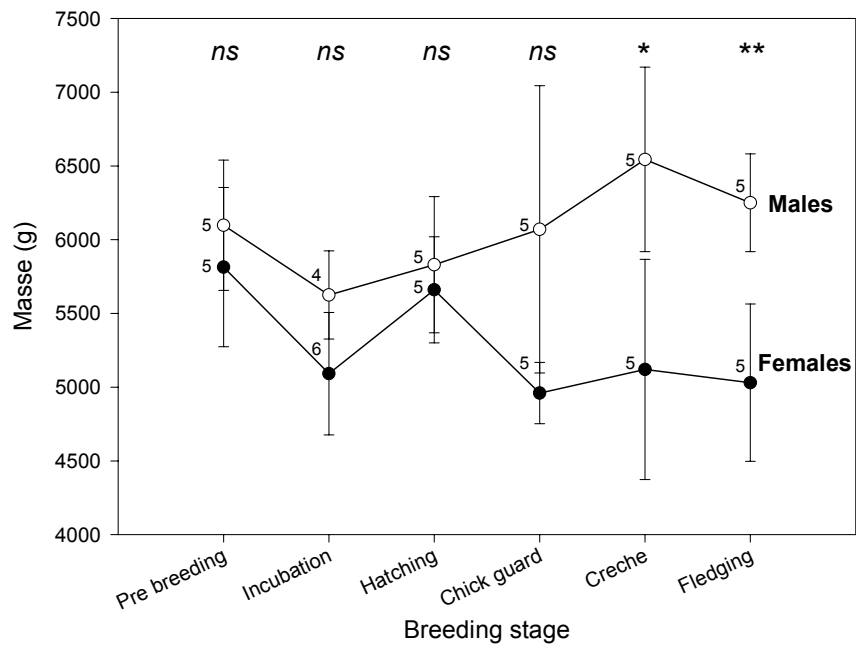


Figure 4



TABLES

Table 1. Timing of laying by Gentoo penguins at Estacade, Kerguelen Archipelago, during three breeding seasons (mean \pm SD). n = number of nests successfully followed. Values not sharing a common superscript are significantly different between years (One way ANOVA).

Year	Mean laying date		Laying peak	Laying duration (days)	n
	1 st egg	2 nd egg			
1987	25/08 \pm 5 ^a	25/08 \pm 2	22/08	26 (14/08-09/09)	67
2002	10/09 \pm 5 ^b	12/09 \pm 5	11/09	29 (26/08-24/09)	67
2003	27/08 \pm 4 ^a	30/08 \pm 4	28/08	28 (21/08-18/09)	67

Table 2. Clutch size of Gentoo penguins at Estacade, Kerguelen Archipelago, during three breeding seasons (mean \pm SD). n = number of clutches visited. Values not sharing a common superscript are significantly different between years (One way ANOVA).

Year	Clutch size	n
1987	1.9 \pm 0.3 ^a	77
2002	1.8 \pm 0.4 ^a	77
2003	1.9 \pm 0.2 ^a	77

Table 3. Egg measurements of Gentoo penguins at Estacade, Kerguelen Archipelago, during the 1987-88 breeding season (mean \pm SD). n = number of eggs measured. Values not sharing a common superscript are significantly different between years (One way ANOVA).

1987	Egg length (mm)	Egg width (mm)	Egg volume (cm ³)	n
1 st egg	67.7 \pm 2.1 ^a	57.6 \pm 2.3 ^a	115.0 \pm 11.5 ^a	35
2 nd egg	67.6 \pm 2.1 ^a	57.3 \pm 1.6 ^a	113.5 \pm 8.7 ^a	35
Single egg	68.2 \pm 3.5	55.1 \pm 1.3 ^a	105.7 \pm 8.8 ^a	5

Table 4. Timing of hatching by Gentoo penguins at Estacade, Kerguelen Archipelago, during three breeding seasons (mean \pm SD). n = number of nests successfully followed. Values not sharing a common superscript are significantly different between years (One way ANOVA).

Year	Mean hatching date		Hatching peak	Hatching duration (days)	n
	1 st egg	2 nd egg			
1987	29/09 \pm 6 ^a	25/09 \pm 1	26/09	25 (21/09-16/10)	26
2002	15/10 \pm 4 ^b	17/10 \pm 2	17/10	23 (01/10-24/10)	26
2003	02/10 \pm 4 ^a	03/10 \pm 4	01/10	30 (20/09-20/10)	26



Table 5. Parental shift duration in Gentoo penguins at Estacade, Kerguelen Archipelago, during three years and three breeding stages (mean \pm SD). F = females, M = males, the number of monitored individuals is indicated in parentheses. Values not sharing a common superscript are significantly different between years (paired sample *t*-test and two sample *t*-test).

Year	Sex	Shift duration (days)		
		Incubation	Chick guard	Crèche
1987	-	3.1 \pm 1.1 (78)	1.3 \pm 0.5 (220)	-
2002	F	3.0 \pm 1.1 ^a (23)	1.4 \pm 0.6 ^b (23)	-
	M	2.7 \pm 0.9 ^a (23)	1.3 \pm 0.6 ^b (23)	-
2003	F	-	-	1.3 \pm 0.8 ^b (4)
	M	-	-	1.1 \pm 0.4 ^b (6)

Table 6. Growth rate parameters of body weight in Gentoo penguin chicks at Estacade, Kerguelen Archipelago, during two breeding seasons (mean \pm SD). Parameters were determined from modelled individual growth curves using the logistic equation. K = growth constant, A = asymptotic weight, t_i = inflexion point, $t_{10-t_{90}}$ = time to grow from 10 to 90% of final weight, n = number of chicks followed from hatching to fledging.

Year	K	A (g)	t_i (days)	$t_{10-t_{90}}$ (days)	n
1987	0.064	5370 \pm 816	-	71	40
2003	0.081 \pm 0.020	5061.2 \pm 737.0	35.6 \pm 4.7	57.3 \pm 12.2	27

Table 7. Timing of emancipation in Gentoo penguin chicks at Estacade, Kerguelen Archipelago, during three breeding seasons (mean \pm SD). Sample sizes are indicated in parentheses. Values not sharing a common superscript are significantly different between years (two sample *t*-test).

Year	Age of chicks (days)		
	Thermal emancipation	Beginning of molt	End of molt
1987	24.6 \pm 4.5 (17)	-	-
2002	25.0 \pm 0.0 (2)	40.3 \pm 4.7 ^a (14)	-
2003	-	47.4 \pm 2.5 ^b (14)	98.4 \pm 11.0 (27)

ANNEXE 3 : Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen islands

Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen islands

Amélie Lescroël¹ Vincent Ridoux² Charles-André Bost¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, UPR 1934
79360 Villiers en Bois, France

² Laboratoire de Biologie et Environnement Marins – Université de la Rochelle
Avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle, France

***Polar Biology* (publié)**

Amélie Lescroël · Vincent Ridoux · Charles André Bost

Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands

Received: 2 June 2003 / Accepted: 27 October 2003 / Published online: 10 January 2004
© Springer-Verlag 2004

Abstract Benthic divers are dependent on local resources and may therefore adopt different foraging strategies to cope with their energetic requirements in varying situations. We investigated the diet of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands, comparing its spatial and temporal variations with the general prey distribution. The study was conducted at four sites over 2 years. In total, 212 stomach contents were collected over the entire breeding season. The diet was composed mainly of neritic fish and crustaceans, with important spatial and seasonal variations. Fish dominated the diet at localities facing the open sea (from 38.0% to 94.6% by mass), whereas crustaceans dominated at the more protected site (84.3% by mass). Fish were more abundant in the winter diet and *Euphausia vallentini*, the major crustacean species, was more abundant in the summer diet. No inter-year variations were detected. These results are consistent with local prey availability, and highlight the large plasticity of the gentoo penguin diet and foraging behaviour.

penguins evolved different feeding strategies, ranging from pelagic feeders like king and macaroni penguins (*Aptenodytes patagonicus* and *Eudyptes chrysolophus*, e.g. Cherel and Ridoux 1992; Bost et al. 1997; Green et al. 1998) to inshore benthic feeders like gentoo, rockhopper and chinstrap penguins (*Pygoscelis papua*, *E. chrysocome* and *P. antarctica*, e.g. Williams et al. 1992; Wilson and Peters 1999; Tremblay and Cherel 2000). Together with imperial cormorants (*Phalacrocorax atriceps*), gentoo penguins are the main avian benthic consumers of the sub-Antarctic (e.g. Croxall and Prince 1980a; Ridoux 1994). As they forage near their breeding colonies, they are bound to be very dependent on local marine resources (Bost and Jouventin 1990; Bost et al. 1994). The diet of the gentoo penguin varies greatly with locality, consisting mainly of krill at Antarctic localities (Croxall and Prince 1980b; Volkman et al. 1980; Williams 1991), except for one study (Coria et al. 2000), whereas fish was more important at sub-Antarctic localities (Adams and Klages 1989; Ridoux 1994; Clausen and Pütz 2002) or dominant (Hindell 1989; Klages et al. 1990; Robinson and Hindell 1996).

Introduction

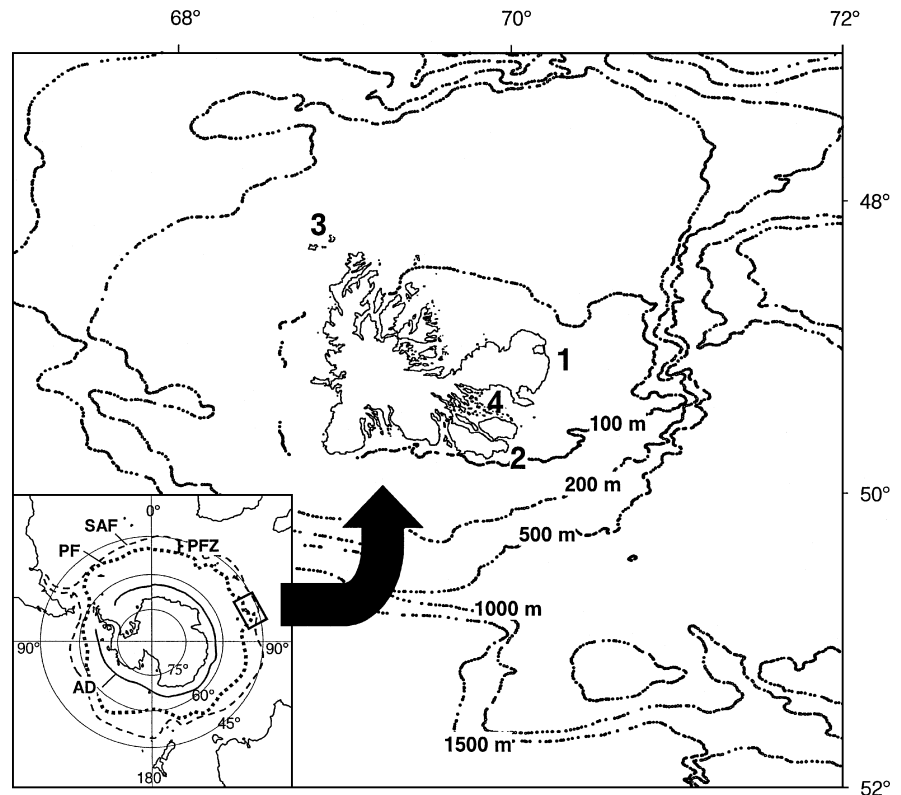
Penguins are the main avian consumers in the Southern Ocean, representing up to 80% of the bird biomass in sub-Antarctic regions (Williams 1995). Sub-Antarctic

While most studies have highlighted the temporal variations of the diet, none have investigated the spatial variations of the diet at the scale of the same island, except at Macquarie Island (Hindell 1989). With about 7,000 km² of land, the Kerguelen Archipelago is the most extensive island group of the Southern Ocean (Fig. 1) and has the largest ichthyofauna diversity of the southern Indian Ocean (Duhamel 1987). Almost 40,000 pairs of gentoo penguins, 12% of the world population, breed annually on this archipelago (Bost and Jouventin 1990). They breed in small colonies along the coast, experiencing a range of oceanographic conditions (Bost and Jouventin 1990). The large diversity of these conditions allowed us to study the gentoo feeding ecology. In this paper, our aims were: (1) to describe variations of the diet among selected sites at Kerguelen Islands between colonies facing the sea and a sheltered one, and (2) to compare seasonal diet variations with historical data on

A. Lescroël (✉) · C. A. Bost
Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques—CNRS,
23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 2,
France
E-mail: amelie.lescroel@c-strasbourg.fr
Tel.: +33-3-88106926
Fax: +33-3-88106906

V. Ridoux
Laboratoire de Biologie et Environnement Marins,
Université de La Rochelle, avenue Michel Crépeau,
17042 La Rochelle, France

Fig. 1 Map and localization of Kerguelen Archipelago (48°45'–50°00'S, 68°45'–70°58'E) (*AD* Antarctic Divergence; *PF* Polar Front; *PFZ* Polar Frontal Zone; *SAF* Sub-Antarctic Front). Sites where stomach contents were collected are indicated by numbers (1 Cape Ratmanoff; 2 Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula; 3 Nuageuses Islands; 4 Morbihan Gulf). Depths are indicated by isobaths 100, 200, 500, 1,000 and 1,500 m isobaths



availability of some key prey. This study was conducted over 2 years on several sites, from winter to summer each year, including two whole breeding seasons.

Materials and methods

Sites and collection of stomach samples

The Kerguelen plateau is the largest submarine plateau of the Southern Ocean and its coastal waters form suitable areas for the maintenance of a shallow-water ichthyofauna (Duhamel 1987). The numerous fjords and bays of the archipelago also provide fish with important spawning sites. Finally, the strong southwest to northeast currents and the location of the Polar Front just east of the archipelago (Park et al. 1993) make the Kerguelen plateau the most productive area (both primary and secondary productions) of the sub-Antarctic localities (Duhamel 1987; Blain et al. 2001).

Two main types of oceanographic conditions are found at Kerguelen Archipelago: sheltered bays with kelp belts, muddy sand and a low tidal amplitude, such as Morbihan Gulf, and sites exposed to the open sea (Fig. 1). The latter type includes the extensive flat peninsula surrounded by sandy beaches at the eastern part of the archipelago (Courbet Peninsula with Cape Ratmanoff) (Riaux-Gobin and Bourgoin 2002), isolated islets such as Nuageuses Islands surrounded by kelp belts, and steep cliffs broken by deep sandy valleys (Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula).

Stomach samples were collected from gentoo-penguin breeding colonies in four localities: Cape Ratmanoff (R), Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula (RJ), Nuageuses Islands (N) and Morbihan Gulf (G). R (northeast), RJ (southeast) and N (northwest), three "open-sea" localities, are located at about 30, 40 and 100 km from the 500-m isobath, respectively. R is the closest to the Polar Front. G (east) is a "closed-sea" locality, situated in a large gulf of about 700 km². This gulf is a partially enclosed area with a mean depth around 100 m (maximal depth about 200 m) connected with the open ocean via a sill at about 50 m depth located in its eastern part.

A total of 159 samples were collected in 1987 (65 at R, 58 at G, 24 at RJ and 12 at N) and 53 in 1989 (22 at R and 31 at G). The samples were randomly collected from breeding adults caught upon their return from foraging trips by the non-destructive method of water off-loading (Wilson 1984). Three successive flushes were performed. Maximal care was taken to handle the birds so as to minimize stress. After collection, the samples were drained on a sieve of 0.5-mm mesh size, weighed and preserved in 70% ethyl alcohol or frozen.

Identification of prey items

At the laboratory, the contents were sorted into different categories of prey: crustaceans, fishes, annelids, cephalopods, others. Identification of crustaceans relied on the examination of their exoskeleton. Total body length was measured in intact specimens from the eye to the telson or estimated from regressions on eye diameter (Bost et al. 1994). All the hard parts of fish recovered were used for identification, with special attention given to tail bones and otoliths. Standard lengths of fish were determined by measuring the length of whole undigested fish, or estimated from allometric relations based on the caudal length or the otoliths (Hecht 1987). Body weights were determined from undigested or reconstituted fish (Ridoux 1994). Annelids and squid were identified from whole bodies and lower beaks for squid (Clarke 1986; Ridoux 1994 and unpublished data). Accumulated beaks were not considered when calculating the proportion by number and mass of the species in the diet.

Diet composition

The diet composition was described in terms of frequency of occurrence, percentage by number and percentage by mass. We used the reconstituted biomass method to provide quantitative data on the mass of each prey taxon occurring in any individual bias sample (see Ridoux 1994 for details). For unidentified nototheniids at G, we considered the mean mass of *Nototheniops mizops*, the

most common nototheniid for the present study. For a same species, the mean mass was adjusted by season when the sample size was sufficient. This was the case for the decapod *Euphausia vallentini*, the fishes *Gobionotothen acuta*, *Zanclus cornutus spinifer*, *Harpagifer kerguelensis* and unidentified nototheniids at R, and the decapod *Euphausia vallentini*, the amphipod *Parathemisto gaudichaudii* and fish larvae at G.

Diet variations

Spatial and seasonal variations

For statistical comparison of the diet by mass between localities, stomach contents were randomly chosen from one open-sea locality (R, $n=45$) and one closed-sea locality (G, $n=45$), all seasons pooled. For the comparison of mean prey sizes, all data from R and G in 1987 were examined.

Seasonal variations of the main prey groups in the diet were studied over five periods of the 1987 breeding season at one open-sea locality (R: early winter, late winter, early spring, late spring, summer) and four periods at the closed-sea locality (G), same periods except one (early spring, Table 1). For mean prey sizes, the variations were studied when we obtained sufficient data for each season (i.e. for *Euphausia vallentini*, *Parathemisto gaudichaudii* and Nototheniidae), and all data from R and G in 1987 were considered.

Interannual variations

Comparison of the diets between 1987 and 1989 was made from R and G data, with the same sample size for each year at the same times (early winter and spring).

Statistics

Values are given as means \pm SD unless stated otherwise. Effects of locality and period on the biomass of prey groups and key species were tested by the Scheirer-Ray-Hare two-way ANOVA of ranks (Sokal and Rohlf 1995). Differences between diet composition by mass were tested by the G -test. Differences between mean prey sizes were tested by the bilateral t -test or ANOVA, followed by the Tukey post-hoc test in the case of seasonal variations. In all tests, $P < 0.05$ was accepted as indicating statistical significance.

Table 1 Sampling design and sample numbers used for the statistical comparisons. In the southern hemisphere, winter corresponds roughly to months from late June to late September and summer begins in December (*Total n* total number of stomach contents sampled; *n1* sample number randomly chosen for the spatial comparison; *n2* sample number randomly chosen for the seasonal comparison; *n3* sample number chosen for the interannual comparison)

Sampling site	Season	Year	Total <i>n</i>	<i>n1</i>	<i>n2</i>	<i>n3</i>	
Morbihan Gulf	Early winter	1987	24	16	16	13	
	Late winter	1987	16	16	16	-	
	Early spring	1987	-	-	-	-	
	Late spring	1987	10	8	8	10	
	Summer	1987	8	5	5	-	
	Early winter	1989	15	-	-	9	
Cape Ratmanoff	Spring	1989	16	-	-	14	
	Early winter	1987	16	16	16	8	
	Late winter	1987	16	16	16	-	
	Early spring	1987	20	-	20	14	
	Late spring	1987	8	8	8	-	
	Summer	1987	5	5	5	-	
	Early winter	1989	8	-	-	8	
	Spring	1989	14	-	-	14	
	Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula	Late spring	1987	13	-	-	-
		Summer	1987	11	-	-	-
Nuageuses Islands	Late spring	1987	12	-	-	-	

Results

General diet composition at Kerguelen Archipelago

A total of 25 prey types was recovered in 1987 from the 159 stomach samples. Table 2 shows the frequency of occurrence of identified preys (all four localities pooled). Among these, 11 fish, 5 crustacean, 7 cephalopod and 2 annelid species (or taxa) were identified. In terms of frequency of occurrence, fish and crustaceans were the most common groups. Among fish, Nototheniidae were the most often represented, with five identified species. Channichthyidae were mostly represented by *Champscephalus gunnari*. The congipodid *Z. spinifer* was often found. Crustaceans were dominated by two species, *Euphausia vallentini* and *Parathemisto gaudichaudii*. Among cephalopods, Decapodiformes were found slightly more often than Octopodiformes. Finally, prey species diversity was always higher in open-sea localities than in the closed-sea one. Of the 25 species identified, 20 could be found at Cape Ratmanoff, 17 at Nuageuses Islands, Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula and 10 at Morbihan Gulf.

Diet composition by number

Crustaceans dominated the diet by number whatever the oceanic environment (Figs. 2a, 3a). For all localities, fish was the second prey group by number. Cephalopods were found in all open-sea localities but always represented less than 2%. The diet by number was thus almost entirely composed of crustaceans and fish in the closed-sea locality (Morbihan Gulf) while it tended to be much more diverse in the open-sea localities (Cape Ratmanoff, Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula, Nuageuses Islands).

Table 2 Prey species identified from the stomach contents of 159 gentoo penguins at Kerguelen archipelago (*n* number of items; *FO* frequency of occurrence; %*FO* *FO* as percentage of all samples)

Species	<i>n</i>	<i>FO</i>	% <i>FO</i>
Fish	4460	142	89.3
Larvae (unidentified species)	454	13	8.2
Nototheniidae			
Larvae	3013	47	29.6
<i>Nototheniops mizops</i>	85	23	14.5
<i>Gobionotothen acuta</i>	119	15	9.4
<i>Lepidonotothen squamifrons</i>	16	10	6.3
<i>Paranotothenia magellanica</i>	24	14	8.8
<i>Dissostichus eleginoides</i>	27	4	2.5
Unidentified nototheniids	102	33	20.8
Channichthyidae			
<i>Champscephalus gunnari</i>	185	43	27.0
<i>Channichthys rhinocerotus</i>	3	3	1.9
Congiopodidae			
<i>Zanclorhynchus spinifer</i>	171	36	22.6
Harpagiferidae			
<i>Harpagifer kerguelensis</i>	156	17	10.7
Myctophidae			
<i>Krefflichthys anderssoni</i>	8	4	2.5
Unidentified myctophids	2	2	1.3
Muraenolepididae	1	1	0.6
Unidentified fish	94	38	23.9
Crustaceans	115620	131	82.4
Euphausiacea			
<i>Euphausia vallentini</i>	95012	92	57.9
<i>Thysanoessa</i> sp.	30	1	0.6
Amphipoda			
<i>Parathemisto gaudichaudii</i>	19016	92	57.9
Gammarid amphipods	1543	22	13.8
Isopoda	19	12	7.6
Cephalopods	115	30	19.5
Decapodiformes	73	20	12.5
Onychoteuthidae			
<i>Kondakovia longimana</i>	13	5	3.1
<i>Onychoteuthis</i> sp.	8	5	3.1
<i>Moroteuthis</i> sp.	8	3	1.9
Gonatidae			
<i>Gonatus antarcticus</i>	29	6	3.8
Brachioteuthidae			
<i>Brachioteuthis picta</i>	3	2	1.3
Neoteuthidae			
<i>Alluroteuthis</i> sp.	1	1	0.6
Unidentified Decapodiformes	11	3	1.9
Octopodiformes	42	18	11.2
Octopodidae			
<i>Octopus</i> sp.	39	9	5.7
Unidentified Octopodiformes	3	3	1.9
Annelids	204	21	13.2
<i>Platynereis magellanica</i>	121	16	10.1
Unidentified annelids	83	8	5.0

Diet composition by reconstituted mass

There were highly significant differences by mass in diets between the closed-sea locality Morbihan Gulf and the open-sea locality Cape Ratmanoff (*G*-test: $G_3 = 97.681$, $P < 0.001$, 1987 data). In open-sea localities, fish dominated the diet (Fig. 2b). This dominance was strong at Cape Ratmanoff (with Nototheniidae and *C. gunnari* representing 37% and 12%, respectively) and Nuageuses Islands (with *C. gunnari* representing 80%) and less marked at Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula, where all prey groups were well represented (with *C. gunnari*

and *Euphausia vallentini* representing 25% and 24%, respectively). Annelids were absent only from Nuageuses Islands samples. In the closed-sea locality, crustaceans constituted the bulk of the diet by mass (Fig. 3b), with *Euphausia vallentini* representing 74%.

Seasonal variations

Mass of prey groups

At both localities considered, the diet of gentoo penguins varied extensively over the study period. At the open-sea locality (Cape Ratmanoff), the diet composition by mass evolved from a quasi-exclusive fish diet in winter to a more diversified one in spring and summer (Fig. 4a). The proportion of crustaceans reached its maximum in early spring (20%). The importance of annelids increased substantially during summer (59%) when they formed the most important part of the diet. Finally, cephalopods appeared in late winter and reached their maximum in early spring (14%). In contrast, the mass composition of the diet in the closed-sea locality (Morbihan Gulf) was more diversified in winter, and almost exclusively composed of crustaceans in summer (Fig. 4b). Annelids were present only in early winter (4%) and early spring (13%).

These variations were statistically significant for fish, crustaceans and cephalopods between colonies ($P < 0.001$) and seasons ($P < 0.05$), with no effect (NS) of both factors combined. No significant effect was detected for the proportion of annelids because of the few stomachs containing them.

Mass of key species

There was a clear seasonal trend for changes in the mass of the prey groups. At both Cape Ratmanoff and Morbihan Gulf, the proportion by mass of fish caught by gentoo penguins decreased from late winter to summer, mainly because of the decrease of icefish (*C. gunnari*) in the diet at the open-sea locality and Nototheniidae in the diet at the closed-sea locality (Fig. 5). At the same time, the proportion by mass of crustaceans, mainly *Euphausia vallentini*, increased. This latter trend was particularly marked in the closed-sea locality, where a clear switch occurred in the diet composition as early as September. The proportions of Nototheniidae and *Parathemisto gaudichaudii* dropped then to low levels whereas *Euphausia vallentini* represented 61% of the diet and remained dominant until December.

Prey sizes

Mean sizes of prey species measured for the open-sea and closed-sea localities from August to December 1987 are reported in Table 3. When found in both localities,

Fig. 2a,b Composition of the gentoo penguin diet at open-sea localities, Kerguelen Archipelago: **a** composition by number; **b** composition by mass. All data collected in 1987 were pooled. Number of stomach contents = 65, 24 and 12 for Cape Ratmanoff, Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula and Nuageuses Islands, respectively

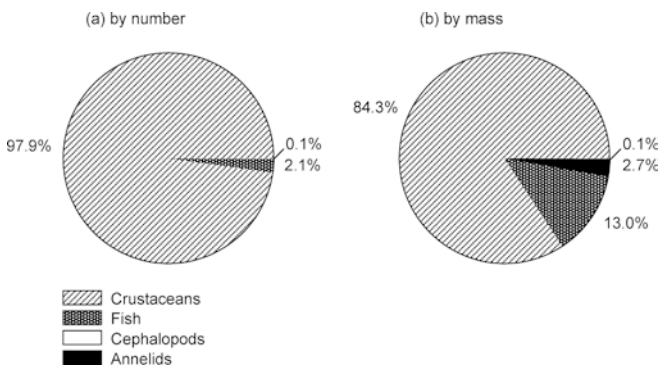
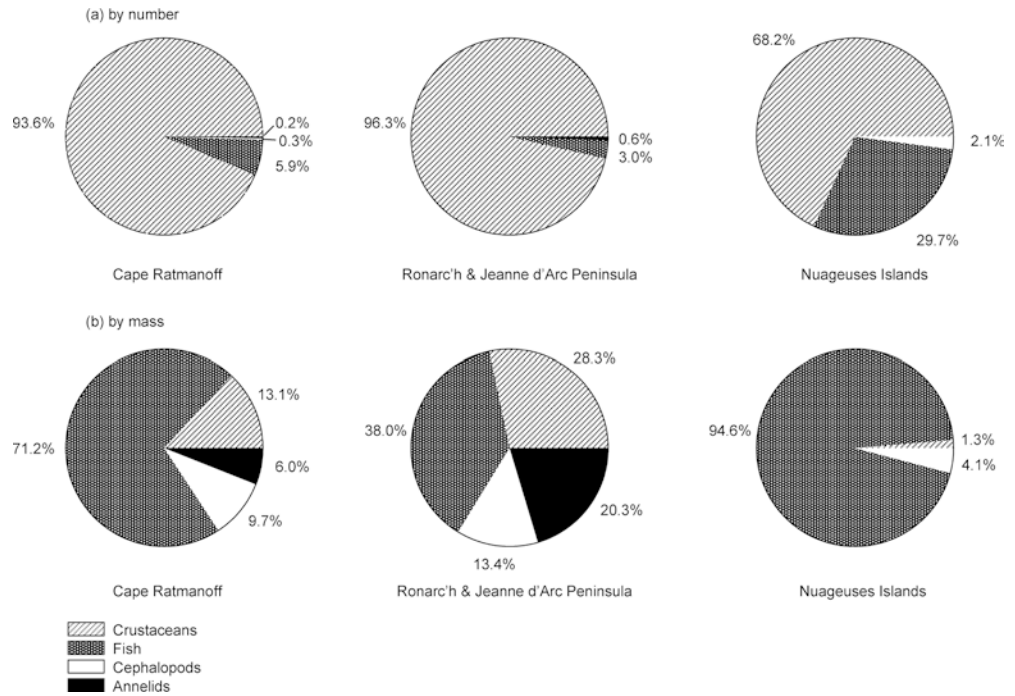


Fig. 3a,b Composition of the gentoo penguin diet at a closed-sea locality (Morbihan Gulf), Kerguelen Archipelago: **a** composition by number; **b** composition by mass. All data collected in 1987 were pooled. Number of stomach contents = 58

the standard length of fish caught by gentoo penguins in the same period was generally greater at the open-sea locality, except *H. kerguelensis*, which was of a similar size at both localities. *C. gunnari* was the largest fish caught in both localities. In contrast, the mean length of the commonest crustacean, *Euphausia vallentini*, was greater at the closed-sea locality compared to the open-sea one. Isopoda were similar in size at both localities.

Seasonal changes in prey size were examined for three key groups: *Euphausia vallentini*, *Parathemisto gaudichaudii* and Nototheniidae (Table 4). In both localities, the mean length of Nototheniidae did not vary significantly ($F=1.111$ for Cape Ratmanoff, NS and $F=1.540$ for Morbihan Gulf, NS) despite an apparent decrease from early (95.9 mm) to late (75.1 mm) spring. The mean length of *Euphausia vallentini* showed significant

variations among the seasons in both localities, especially in the closed-sea locality ($F=4.233$ for Cape Ratmanoff, $P<0.01$ and $F=10.995$ for Morbihan Gulf, $P<0.001$, Table 4). In general, *Euphausia vallentini* exhibited smaller size classes in the open-sea locality than in the closed-sea one. At the latter situation, its mean length increased from early to late winter and decreased from late winter to late spring and summer. For *Parathemisto gaudichaudii*, data were available only for the closed-sea locality (Morbihan Gulf, Table 4). Mean length of *Parathemisto gaudichaudii* caught increased significantly ($F=26.349$, $P<0.001$) from early winter until summer.

Comparisons between years

In 1989, the general features of localities in terms of percentage by number were the same as in 1987 (Table 5). There was no change in diet between years for the main prey groups.

For each locality, there was no statistical difference between years for the main prey groups in terms of percentage by mass (Table 5, G -test: $G_3=5.879$ for Cape Ratmanoff, NS; $G_3=1.165$ for Morbihan Gulf, NS). There were, however, highly significant differences in the diet between both localities in 1989, as in 1987 (G test: $G_3=58.870$, $P<0.001$).

Discussion

We showed that the gentoo penguin diet at Kerguelen Archipelago is extremely diverse, both spatially and

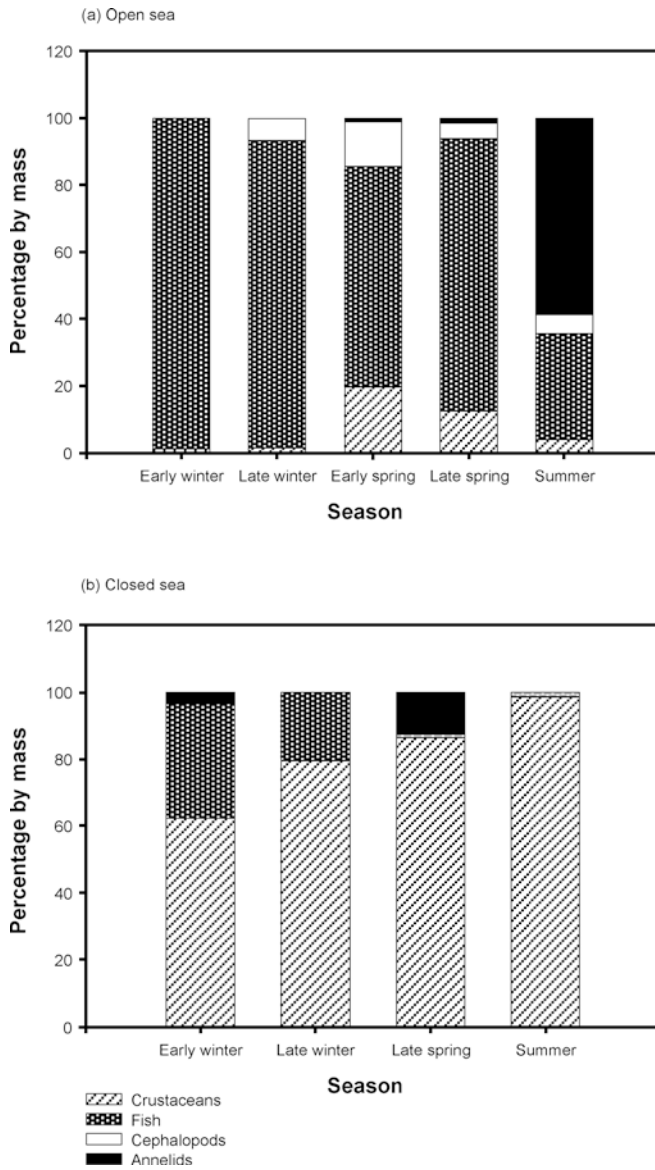


Fig. 4a,b Seasonal variations of the gentoo penguin diet at Kerguelen Archipelago. Data are for 1987. **a** Composition by mass at an open-sea locality (Cape Ratmanoff); **b** composition by mass at a closed-sea locality (Morbihan Gulf). Number of stomach contents for both localities = 16 for early winter, 16 for late winter, 20 for early spring (Cape Ratmanoff only), 8 for late spring and 5 for summer

seasonally. Such a diversity may be linked to the high diversity of the oceanographic conditions in the feeding areas of the penguins. Most of the fish species found in the diet were representative of the benthic ichthyofauna in Kerguelen neritic waters, such as the majority of nototheniid species and *Z. spinifer*, or semipelagic (*C. gunnari*) (Duhamel 1987). Gentoo penguins also preyed upon two of the most important macrozooplankton crustacean species in sub-Antarctic waters, *Euphausia vallentini* and *Parathemisto gaudichaudii* (Ridoux 1988; Bocher et al. 2001). Cephalopods were represented in the diet principally by onychoteuthid squids (*Kondakovia*

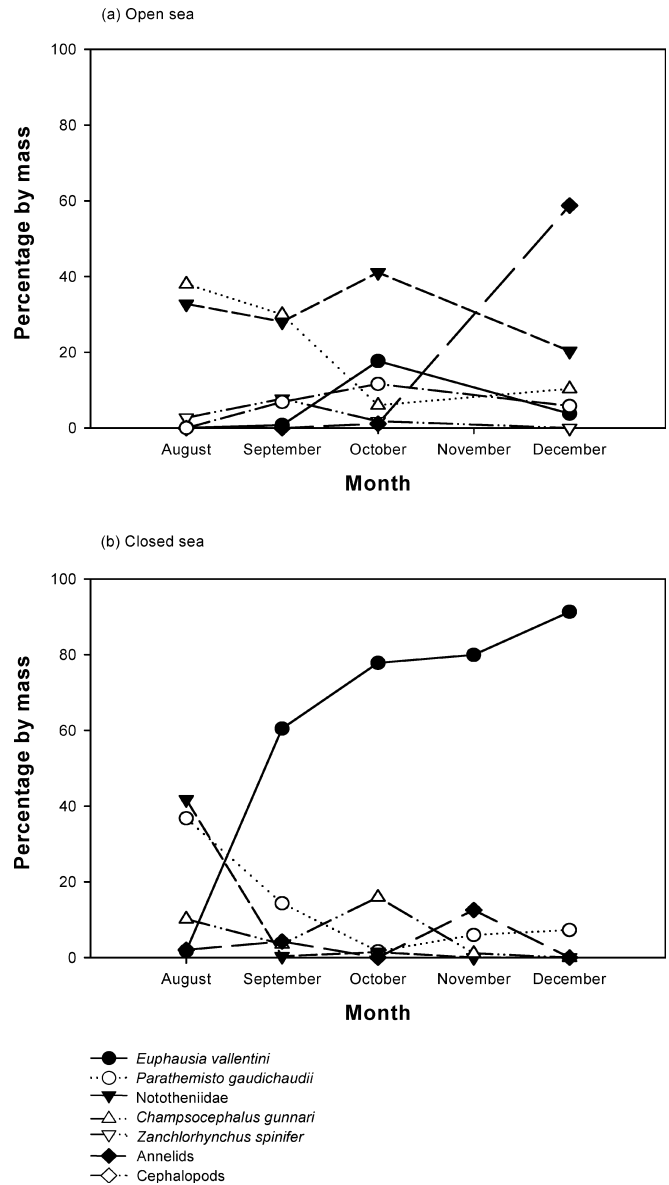


Fig. 5a,b Seasonal variations of key species by mass in the gentoo penguin diet at Kerguelen Archipelago. Data are for 1987. **a** Open-sea locality (Cape Ratmanoff); **b** Closed-sea locality (Morbihan Gulf)

longimana, an epipelagic to semipelagic species, Cherel et al. 2000), gonatid squids (*Gonatus antarcticus*) and octopods. The presence of *K. longimana* confirms the extent of its range in the Polar Frontal Zone (Cherel and Weimerskirch 2003).

Comparisons with other studies

The diet of gentoo penguins has previously been studied at seven localities. It emerges from all these studies that gentoo penguins are opportunistic feeders, preying upon either benthic or pelagic species as soon as they are available in the inshore waters. Going from north to

Table 3 Mean length \pm SD of prey species found in stomach contents of gentoo penguins at Kerguelen Archipelago in open-sea (Cape Ratmanoff) and closed-sea (Morbihan Gulf) conditions. Data are for 1987. Number of items measured is indicated in *parentheses* (*t* Student *t*-value)

Prey species	Mean length (mm)		<i>t</i> -test	
	Open sea	Closed sea	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>Nototheniops mizops</i>	91.7 \pm 15.7 (13)	68.9 \pm 21.4 (19)	-2.925	**
<i>Gobionotothen acuta</i>	77.3 \pm 47.5 (42)	-		
<i>Lepidonotothen squamifrons</i>	144.7 \pm 21.4 (3)	54.6 \pm 10.9 (6)	-8.676	***
<i>Paranotothenia magellanica</i>	70.1 \pm 446 (10)	-		
Unidentified nototheniids	91.1 \pm 43.4 (42)	55.0 \pm 14.2 (2)		
<i>Champocephalus gunnari</i>	190.1 \pm 60.8 (20)	121.0 \pm 54.0 (17)	-3.624	***
<i>Zanclorhynchus spinifer</i>	41.3 \pm 10.1 (62)	-		
<i>Harpagifer kerguelensis</i>	32.7 \pm 7.4 (53)	31.3 \pm 10.6 (19)	-0.656	NS
Fish larvae	30.9 \pm 5.1 (77)	28.1 \pm 2.6 (85)		
<i>Euphausia vallentini</i>	22.9 \pm 0.3 (315)	24.9 \pm 2.9 (860)	10.559	***
<i>Parathemisto gaudichaudii</i>	-	13.8 \pm 1.6 (841)		
Gammarid amphipods	16.9 \pm 1.5 (41)	-		
Isopoda	27.1 \pm 2.3 (8)	27.6 \pm 5.4 (9)	0.250	NS
<i>Octopus</i> sp.	6.0 \pm 1.4 (26)	-		
<i>Platynereis magellanica</i>	116.4 \pm 20.3 (16)	-		

P probability associated with the *t*-test; ****P* < 0.001; ***P* < 0.01; NS *P* > 0.05.

Table 4 Seasonal variations in prey size caught by gentoo penguin in open-sea (Cape Ratmanoff) and closed-sea (Morbihan Gulf) localities. Data are for 1987. Number of items measured is indicated in *parentheses*

Season	<i>E. vallentini</i>		<i>P. gaudichaudii</i>		Nototheniidae	
	Open sea	Closed sea	Open sea	Closed sea	Open sea	Closed sea
Early winter	-	25.0 \pm 2.9 (255)	-	13.3 \pm 1.2 (436)	85.9 \pm 57.5 (7)	69.1 \pm 21.6 (17)
Late winter	23.0 \pm 2.5 (31)	25.9 \pm 2.2 (180)	-	14.1 \pm 1.2 (83)	87.8 \pm 50.0 (19)	54.6 \pm 14.7 (8)
Early spring	22.8 \pm 3.1 (194)	-	-	-	95.9 \pm 46.6 (38)	-
Late spring	23.8 \pm 3.2 (59)	24.5 \pm 3.2 (301)	-	13.9 \pm 1.4 (140)	75.1 \pm 39.5 (29)	-
Summer	21.5 \pm 2.6 (31)	24.5 \pm 3.1 (124)	-	14.4 \pm 1.5 (100)	77.1 \pm 27.2 (17)	67.5 \pm 7.8 (2)

Table 5 Composition of the gentoo penguin diet by reconstituted mass (%) and by number (% in *parentheses*) at an open-sea locality (Cape Ratmanoff) and a closed-sea locality (Morbihan Gulf), Kerguelen Archipelago. Data are for 1987 and 1989 (*n* 45

randomly chosen stomach contents for each year). For each prey group considered, the difference between the diets by mass at open-sea and closed-sea localities was highly significant (*P* < 0.001), except where indicated by an *asterisk*

Prey groups	1987		1989	
	Cape Ratmanoff	Morbihan Gulf	Cape Ratmanoff	Morbihan Gulf
Fish	65.1 (5.0)	15.4 (2.5)	56.4 (13.9)	17.0 (1.3)
Crustaceans	18.6 (94.8)	77.7 (97.4)	30.9 (83.2)	80.7 (98.7)
Cephalopods	15.3 (0.2)	0.0 (0.0)	9.7 (2.9)	0.0 (0.0)
Annelids	1.1 (0.1)	6.8 (0.1)	3.0* (0.1)	2.3 (0.1)

south in its range, the diet seems to become less diverse and dominated by crustaceans instead of fish.

Overall, the diet of gentoo penguins at Kerguelen Islands is characterized by a moderate dominance of fish. In this respect, Kerguelen is distinguishable from Crozet-Marion Islands and the Falklands, where the diet is more balanced between fish and crustaceans, and from Macquarie and Heard Islands where the diet is strongly dominated by fish. Heard and Kerguelen Islands belong to the same submarine plateau, but fish caught by gentoo penguins at Heard Island are mainly myctophids, as at Macquarie Island. This fish group also forms a large part of the gentoo penguins' diet at Crozet and Marion Islands but is very scarce at Kerguelen and the Falkland

Islands. Throughout the gentoo penguin range, the diet at Kerguelen Islands is characterized by a great diversity of fish species, covering six distinct taxonomic groups. However, Kerguelen is the locality where Nototheniidae are the most diverse in terms of species.

The strong dependence shown locally on two crustacean species (*Euphausia vallentini* and *Parathemisto gaudichaudii*) is similar to that observed close to the Antarctic Peninsula, at South Georgia Island and South Shetland Islands, where the gentoo penguins feed mostly on Antarctic krill (*Euphausia superba*).

The importance of cephalopods in the diet of gentoo penguins at Kerguelen is intermediate between that at Marion, Crozet and Heard Islands on the one hand, and

that at Falkland and Macquarie on the other. Two of the most important species at Kerguelen (*K. longimana* and *Gonatus antarcticus*) are also reported in the diet of gentoo penguins at Crozet. *K. longimana* alone has been reported in the diet of gentoo penguins at Marion and Heard Islands, and *Gonatus antarcticus* at Falkland and Macquarie Islands.

Our study is the first to report the presence of annelids in the gentoo penguin diet. Indeed, annelids may locally and seasonally constitute an important part of the diet at Kerguelen Islands.

Intrasite variability at Kerguelen Archipelago

Interestingly, the diet of gentoo penguins varies as much across Kerguelen as it does over the entire range of the species. On Kerguelen, local physical and biotic features are essential for interpreting the two diet types observed in gentoo penguins: a diet dominated by crustaceans for individuals feeding at the closed-sea locality, and another dominated by fish and more diversified for those feeding at the open-sea localities.

Open sea

At the open-sea localities, gentoo penguins fed mainly on demersal and semipelagic fish species. This is probably related to the richness of the Kerguelen plateau ichthyofauna. However, the diets were different among the three open-sea localities located at three extremities of the archipelago. First, Ronarc'h and Jeanne d'Arc Peninsula (the southeastern locality) is located near the Polar Front, and the large number of seabird colonies on its coast (Weimerskirch et al. 1989) suggests that the southeast of the archipelago is a productive area. There, gentoo penguins had a mixed diet, with the most important items by mass being *C. gunnari*, *Euphausia vallentini*, annelids and cephalopods. Few data are available on the cephalopod distribution around Kerguelen. Our data suggest that the southeastern part of the archipelago may be a zone of abundance for this group, as shown from the black-browed albatross diet (Cherel et al. 2000). The southeast area of Kerguelen is not known to be particularly favourable for *C. gunnari* but 1987 was a year of high abundance for this species (Duhamel 1987, 1995). The high macroplanktonic biomass in the eastern part of Kerguelen (Koubbi 1993) may explain the contribution of *Euphausia vallentini* in the diet. Second, Cape Ratmanoff (the eastern locality) is the nearest of our localities to the Polar Front and therefore thought to be a particularly productive site (Blain et al. 2001). In this locality, the gentoo penguin diet was dominated by nototheniids, *Euphausia vallentini* and *C. gunnari*. *C. gunnari* and *Lepidonotothen squamifrons*, two abundant plankton-eating species, are preferentially located on the eastern part of the plateau (Duhamel 1993). They constitute, therefore, a predict-

able resource for gentoo penguins breeding at Cape Ratmanoff. Third, Nuageuses Islands (the northern locality) is the farthest locality from the Polar Front. There, the samples of gentoo-penguin diet were consistently dominated by *C. gunnari*. The north of the archipelago is an important spawning ground for *C. gunnari*, and the north/northeastern shelf contains the most important icefish biomass (Duhamel 1993). Additionally, the zooplanktonic biomass is weaker west of the archipelago (Koubbi 1993), as reflected in the diet.

Closed sea

At the closed-sea locality (Morbihan Gulf), gentoo penguins feed mainly on two species of swarming crustaceans (*Parathemisto gaudichaudii* and *Euphausia vallentini*) and complete their diet with fish larvae, *C. gunnari* and some Nototheniidae. The poor prey diversity at Morbihan Gulf can be related to its relatively simple but nonetheless productive ecosystem. The low tidal amplitude there allows an active and continuous sedimentation of detritic particles that supports a flourishing secondary production (Riaux-Gobin and Bourgoin 2002). Phytoplankton blooms in spring and late summer (Delille et al. 2000) induce a sharp rise in mesozooplankton biomass (Razouls et al. 1996, 1997). This biomass supports, in turn, important populations of omnivorous (*Euphausia vallentini*) and carnivorous (e.g. *Parathemisto gaudichaudii*) crustaceans. The species caught by the gentoo penguins are among the most abundant species of macrozooplankton in the gulf (Bocher et al. 2001). *Parathemisto gaudichaudii* occurs in high densities in Morbihan Gulf (Bocher et al. 2001), in all seasons (Bost et al. 1994) and thus forms an important part of the diet of many seabirds (Cherel et al. 2002a, 2002b). Its abundance seems to decrease from the western part of Morbihan Gulf to the open gulf and shelf (Bocher et al. 2001), which may explain its scarcity in the gentoo diet at the open-sea localities. *Euphausia vallentini* is also an important component of many sub-Antarctic seabird diets (Ridoux 1988). Few studies have dealt with the abundance and life-cycle of *Euphausia vallentini* in the vicinity of Kerguelen (Koubbi 1992; Bost et al. 1994). This euphausiid seems to be less abundant than *Parathemisto gaudichaudii* at G (Bost et al. 1994). However, *Euphausia vallentini* is difficult to sample due to the ability of individuals to group in numerous, very mobile and patchy swarms (Perissinotto 1989). Therefore, its density may have been underestimated. Also, the Morbihan Gulf ecosystem seems favourable for such an omnivorous species that occurs in coastal and neritic sub-Antarctic waters (Ridoux 1988; Pakhomov 1993). This idea is reinforced by the greater mean size of *Euphausia vallentini* in this locality compared to the open sea. At Morbihan Gulf, the fish diet is characterized by the slightly higher proportion of fish larvae and the smaller mean size of individuals compared to Cape Ratmanoff. This can be explained by the

presence of a kelp belt, habitat for juvenile fish (Duhamel 1987). The larvae are probably Nototheniidae, since larvae of *Gobionotothen acuta* and *Notothenia cyanobranca* are among the most abundant in the Morbihan Gulf ichthyoplankton (Koubbi et al. 2001). The portion of Nototheniidae juveniles or adults in the gentoo penguins' diet is explained by three species of this group (*Notothenia cyanobranca*, *Notothenia rossii* and *Paranotothenia magellanica*) dominating the demersal ichthyofauna in the gulf. However, the presence of *C. gummari* at Morbihan Gulf is very surprising because the gulf is connected to the open ocean via a sill at only 40–50 m depth, when the preferred bathymetric zone of this species is between 100 and 500–600 m (Duhamel 1987). However, adults migrate annually to the inner shelf (75–100 m depth) for spawning (Duhamel 1995) and may be followed by some juveniles or subadults in a more pelagic phase and, therefore, be able to enter the gulf (G. Duhamel, personal communication).

Seasonal variability

The proportion by mass of fish caught by gentoo penguins decreased from late winter until summer in both the open-sea locality (Cape Ratmanoff) and the closed-sea locality (Morbihan Gulf). At the open-sea locality, this was mainly the consequence of the icefish decrease in the diet. This species may become accessible in winter to inshore feeders, such as gentoo penguins, during their spawning migration. The increase of Nototheniidae in the diet at the end of winter may compensate for the reverse migration of *C. gummari* to the outer shelf. The decrease of the mean size of Nototheniidae in summer may be linked to the arrival in the coastal zone of *Notothenia rossii* juveniles (Duhamel 1987) and *L. squamifrons* larvae (Koubbi et al. 2000, 2001). At the closed-sea locality, the decrease in the proportion of fish in the diet was probably the consequence of the decrease of the Nototheniidae. No extensive fishing data exist on Nototheniidae availability. Concerning crustaceans, *Parathemisto gaudichaudii* drastically decreased in the diet between August and September. Since the highest abundance of this species in Kerguelen waters occurs during summer months (Bost et al. 1994; Bocher et al. 2001), its decrease in the gentoo penguin diet is not explained by a decrease of its availability. The most probable hypothesis is an important change in the abundance or availability of *Euphausia vallentini*. At Morbihan Gulf, a phytoplanktonic bloom occurs from September to November (Razouls et al. 1997; Delille et al. 2000), leading to the increase of the zooplanktonic biomass (Razouls et al. 1997). The decrease of the *Euphausia vallentini* mean length size in the gentoo diet between winter and summer may indicate a recruitment phase. Indeed, the breeding period of *Euphausia vallentini* occurs from September to late November at Crozet Islands (Ridoux 1988). Therefore, the rapid decrease of *Parathemisto gaudichaudii* and Notothenii-

dae in the diet may be the consequence of the formation of *Euphausia vallentini* swarms in a period of growth and reproduction and to an increase in abundance due to the recruitment.

Conclusions

Our study has shown a large plasticity in the diet of gentoo penguins at Kerguelen Islands. This confirms that this species is opportunistic, with an ability to forage on benthic, semipelagic or mesopelagic resources in shallow waters. They are, indeed, able to feed on swarming crustaceans, solitary annelids, fast-moving cephalopods and motionless benthic fish, as well as on pelagic ones. Such a flexibility has only been reported in some coastal feeders like cormorants (Grémillet et al. 1998; Wanless et al. 1998; Kato et al. 1991, 2000). It would be interesting to carry out a detailed analysis of the diving behaviour and associated food intake in gentoo penguins.

We have observed radical switches of the gentoo penguin diet in the course of the seasons in both open-/closed-sea situations. Furthermore, the diet variation of gentoo penguins at Kerguelen, both spatially and seasonally, is consistent with available data on the life-cycle of the prey species and their local availability. These results confirm that studies of seabird diet can provide original information on the local availability and characteristics of marine prey populations (Ridoux 1988). More studies are necessary to investigate the modalities of such unexpected dietary switches. They will involve combining information on diet and at-sea foraging activities with synchronous estimates of prey-population abundance and distribution (Cairns 1992; Montevecchi 1993).

Finally, our study highlighted how limited the possibilities are to extrapolate information on the foraging habits of coastal seabirds gathered at a specific site, even to other sites on the same island.

Acknowledgements This work was supported by the Terres Australes et Antarctiques Françaises, the Institut Polaire Paul Emile Victor and the Centre National de la Recherche Scientifique. We would like to express our thanks to the members of the 37th and 39th missions at Kerguelen, and especially to F. Genevois, for their assistance during the study. We are grateful to Dr. G. Duhamel and Dr. P. Koubbi for their help in data interpretation. D. Grémillet and two anonymous reviewers provided helpful comments on previous versions of this manuscript.

References

- Adams NJ, Klages NT (1989) Temporal variation in the diet of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* at sub-Antarctic Marion Island. *Colon Waterbirds* 12:30–36
- Blain S, Tréguer P, Belviso S, Bucciarelli E, Denis M, Desabre S, Fiala M, Martin Jézéquel V, Le Fèvre J, Mayzaud P, Marty J-C, Razouls S (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Deep Sea Res* 48:163–187

- Bocher P, Cherel Y, Labat J-P, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 223:261–276
- Bost CA, Jouventin P (1990) Evolutionary ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua*. In: Davis L, Darby J (eds) *Penguins biology*. Academic, San Diego, pp 85–112
- Bost CA, Koubbi P, Genevois F, Ruchon L, Ridoux V (1994) Gentoo penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Islands. *Polar Biol* 14:147–153
- Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y, Charassin JB, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 150:21–33
- Cairns DK (1992) Bridging the gap between ornithology and fisheries science: use of seabird data in stock assessment models. *Condor* 94:811–824
- Cherel Y, Ridoux V (1992) Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* 134:118–127
- Cherel Y, Weimerskirch H (2003) The spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabirds predators. *Mar Ecol Prog Ser* (in press)
- Cherel Y, Weimerskirch H, Trouvé C (2000) Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Mar Ecol Prog Ser* 207:183–199
- Cherel Y, Bocher P, De Broyer C, Hobson KA (2002a) Food and feeding ecology of the sympatric thin-billed *Pachyptila belcheri* and Antarctic *P-desolata* prions at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 228:263–281
- Cherel Y, Bocher P, Trouvé C, Weimerskirch H (2002b) Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 228:283–299
- Clarke ML (1986) A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon, Oxford
- Clausen A, Pütz K (2002) Recent trends in diet composition and productivity of gentoo, magellanic and rockhopper penguins in the Falkland Islands. *Aquat Conserv* 12:51–61
- Coria N, Libertelli M, Casaux R, Darrieu C (2000) Inter-annual variation in the autumn diet of the gentoo penguin at Laurie Island, Antarctica. *Waterbirds* 23:511–517
- Croxall JP, Prince PA (1980a) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linn Soc* 14:103–131
- Croxall JP, Prince PA (1980b) The food of gentoo penguin *Pygoscelis papua* and macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia. *Ibis* 122:245–253
- Delille B, Delille D, Fiala M, Prevost C, Frankignoulle M (2000) Seasonal changes of pCO₂ over a subantarctic *Macrocystis* kelp bed. *Polar Biol* 23:706–716
- Duhamel G (1987) Ichtyofaune des Secteurs Indien Occidental et Atlantique Oriental de l'océan austral: Biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations. PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris
- Duhamel G (1993) Distribution, abundance et principales caractéristiques biologiques des espèces de la ZEE des îles Kerguelen en 1987 et 1988. In: Duhamel G (ed) *Campagnes SKALP 1987 et 1988 aux îles Kerguelen à bord des navires "SKIF" et "KALPER"*. Rapp Camp Mer Publ IFRTP 93–01:194–251
- Duhamel G (1995) New data on spawning, hatching and growth of *Champsocephalus gunnari* on the shelf of the Kerguelen Islands. *CCAMLR Sci* 2:221–234
- Green K, Williams R, Green MG (1998) Foraging ecology and diving behaviour of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at Heard Island. *Mar Ornithol* 26:27–34
- Grémillet D, Argentin G, Schulte B, Culik BM (1998) Flexible foraging techniques in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo* and shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis* 140:113–119
- Hecht T (1987) A guide to the otoliths of Southern ocean fishes. *S Afr J Antarct Res* 17:1–87
- Hindell MA (1989) The diet of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island: winter and early breeding season. *Emu* 89:71–78
- Kato A, Williams TD, Barton TR, Rodwell S (1991) Short-term variation in the winter diet of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia during July 1989. *Mar Ornithol* 19:31–38
- Kato A, Watanuki Y, Nishiumi I, Kuroki M, Shaughnessy P, Naito Y (2000) Variation in foraging and parental behavior of king cormorants. *Auk* 117:718–730
- Klages NTW, Pemberton D, Gales RP (1990) The diets of king and gentoo penguins at Heard Island. *Aust Wildl Res* 17:53–60
- Koubbi P (1992) L'Ichtyoplankton de la partie Indienne de la province Kerguelennienne (bassin de Crozet et plateau de Kerguelen): identification, distribution spatio-temporelle et stratégies de développement larvaire. PhD Thesis, Université de Paris VI
- Koubbi P (1993) Influence of the frontal zones on ichthyoplankton and mesopelagic fish assemblages in the Crozet Basin (Indian sector of the Southern Ocean). *Polar Biol* 13:557–564
- Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2000) Role of bay, fjord and seamount on the early life history of *Lepidonotothen squamifrons* from the Kerguelen Islands. *Polar Biol* 23:459–465
- Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2001) Seasonal relative abundance of fish larvae inshore at Iles Kerguelen, Southern Ocean. *Antarct Sci* 13:385–392
- Montevecchi WA (1993) Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness RW, Greenwood JJD (eds) *Chapman & Hall*, London, pp 217–266
- Pakhomov EA (1993) Macroplankton of the waters contiguous to the Kerguelen Archipelago. In: Duhamel G (ed) *Campagnes SKALP 1987 et 1988 aux îles Kerguelen à bord des navires "SKIF" et "KALPER"*. Rapp Camp Mer Publ IFRTP 93–01:104–112
- Park YH, Gambéroni L, Charriaud E (1993) Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet basin. *J Geophys Res* 97:12361–12385
- Perissinotto R (1989) The structure and diurnal variations of the zooplankton of the Prince Edwards Islands: implications for the biomass build-up of higher trophic levels. *Polar Biol* 9:505–510
- Razouls S, Koubbi P, Mayzaud P (1996) Spatio-temporal distribution of mesozooplankton in a sub-Antarctic coastal basin of the Kerguelen Archipelago (southern Indian Ocean). *Polar Biol* 16:581–587
- Razouls S, De Bovée F, Delille D, Fiala M, Mayzaud P (1997) Temporal variability of bacteria, phytoplankton and zooplankton assemblages of the sub-Antarctic Morbihan Bay (Kerguelen Archipelago). In: Battaglia B, Valencia V, Wlaton DWH (eds) *Antarctic communities: species, structure and survival*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 86–92
- Riaux-Gobin C, Bourgoin P (2002) Microphytobenthos biomass at Kerguelen's Land (Subantarctic Indian Ocean): repartition and variability during austral summers. *J Mar Syst* 32:295–306
- Ridoux V (1988) Subantarctic krill *Euphausia vallentini* preyed upon by penguins around Crozet Islands (Southern Indian Ocean): population structure and avian cycle. *J Plankton Res* 10:675–690
- Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar Ornithol* 22:1–192
- Robinson SA, Hindell MA (1996) Foraging ecology of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island during the period of chick care. *Ibis* 138:722–731
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry*, 3rd edn. Freeman, San Francisco

- Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 204:257–267
- Volkman NJ, Jazdzewski K, Kittel W, Trivelpiece WZ (1980) Diets of *Pygoscelis* penguins at King George Island, Antarctica. *Condor* 82:373–378
- Wanless S, Grémillet D, Harris MP (1998) Foraging activity and performance of shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *J Avian Biol* 29:49–54
- Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89:15–29
- Williams TD (1991) Foraging ecology and diet of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia during the winter and an assessment of their winter prey consumption. *Ibis* 133:3–13
- Williams TD (1995) Introduction. In: Williams TD (ed) *The penguins: Spheniscidae, birds families of the world series*. Oxford University Press, Oxford, pp 3–9
- Williams TD, Kato A, Croxall JP, Naito Y, Briggs DR, Rodwell S, Barton TR (1992) Diving pattern and performance in non-breeding gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) during winter. *Auk* 109:223–234
- Wilson RP (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *J Field Ornithol* 55:109–112
- Wilson RP, Peters G (1999) Foraging behaviour of the chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica* at Ardley Island, Antarctica. *Mar Ornithol* 27:85–95

**ANNEXE 4 : Foraging under contrasted oceanographic conditions:
the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago**

**Foraging under contrasted oceanographic conditions:
the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago**

Amélie Lescroël

Charles-André Bost

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, UPR 1934
79360 Villiers en Bois, France

Suggested running head : Microgeographical variation of foraging in the Gentoo Penguin

Marine Ecology Progress Series (sous presse)



ABSTRACT: Coastal seabirds are bound to be dependent on local marine resources. We hypothesize that the localization of the breeding colony will influence the foraging patterns of such predators. The foraging behaviour of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) was investigated in contrasted marine environments at Kerguelen Archipelago over the 2002/03 and 2003/04 breeding seasons. Using Time-Depth Recorders (TDRs) and satellite transmitters, we describe the at-sea distribution and diving behaviour of Gentoo penguins breeding in two colonies facing the open sea (Open Sea 1 and Open Sea 2) and one colony protected in a closed bay (Closed Sea). The foraging behaviour varies extensively across the Kerguelen Archipelago, almost as much as it does over the entire range of the species. Different foraging strategies emerge, depending on the local conditions: large foraging ranges, long trips, long benthic dives on demersal fish at Open Sea colonies *versus* small foraging ranges, short trips, short pelagic dives on swarming crustaceans at Closed Sea, for a same foraging effort. The diving behaviour of the Gentoo Penguin varies therefore as a function of the locality and the site, closely related to prey availability. This study demonstrates the importance of foraging plasticity as a fundamental aspect of life-history in coastal marine predators.

KEY WORDS: *Pygoscelis papua* · Foraging strategy · Diving behaviour · At-sea distribution · Behavioural plasticity · Geographic variation · Prey availability · Marine predator



INTRODUCTION

Marine top predators are highly mobile species exploiting a spatially and temporally heterogeneous environment (Hunt et al. 1999). In response to this heterogeneity, many marine birds and mammals can exhibit considerable variation in their foraging behaviour or at-sea distribution (e.g. Croxall et al. 1988, Wilson 1995, Boyd 1996, Rodary et al. 2000, Weimerskirch 1998, Charrassin & Bost 2001, Beauplet et al. 2004, Grémillet et al. in press).

For the last 20 years, the development of microprocessor-based time-depth recorders (e.g. Kooyman et al. 1992, Croxall et al. 1993, Wilson 1995, Boyd et al. 2004), satellite transmitters and global positioning systems (e.g. Jouventin & Weimerskirch 1990, McConnell et al. 2002, Weimerskirch et al. 2002) has allowed us to gain considerable knowledge on the foraging behaviour and energetics of diving species. Recently, it appeared that for a same species, individuals can adapt their behavioural responses, via different foraging modes, to changes in prey availability (Boyd et al. 1994, McCafferty et al. 1998, Ropert-Coudert et al. 2002). The response of any one species will differ according to several parameters like season, breeding stage and abiotic conditions (Salamolard & Weimerskirch 1993, Hunt et al. 1999, Charrassin & Bost 2001, Charrassin et al. 2002). Hence, the effects of biotic and abiotic factors on foraging strategies are difficult to discriminate. One way to cope with this difficulty is to adopt a comparative approach on a small spatial scale. The study during a given year and breeding stage of several populations of the same species, living in habitats which are geographically close to each other but different in terms of marine resources, should eliminate the majority of the confounding abiotic factors. Until now, few studies (Kirkwood & Robertson 1997, Radl & Culik 1999) have followed this approach.

A particularly well-suited model is the Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*), which is one of the main avian benthic consumers of the sub-Antarctic area (e.g. Croxall and Prince 1980a; Ridoux 1994, Woehler 1995). Gentoo penguins are inshore opportunistic feeders as illustrated by their diet varying greatly both with locality (see review in Bost & Jouventin 1990) and breeding colony (Hindell 1989, Lescroël et al. 2004). Despite its large distribution range from the Antarctic Peninsula (63°15'–65°05' S) to the northernmost sub-Antarctic islands (Crozet Archipelago, 46°00' S), only these two last-mentioned studies have focused on the spatial variation of the Gentoo Penguin diet. None has investigated the spatial variation of their diving behaviour. Furthermore, the at-sea distribution and movements of the Gentoo Penguin were rarely directly determined (i.e. by satellite telemetry or geolocation: Wilson et al. 1998 during summer, Clausen & Pütz 2003, Tanton et al. 2004 during winter) and their diving



behaviour was described only in four (Croxall et al. 1988, Williams et al. 1992, Bost et al. 1994, Wilson et al. 1996) of the nine breeding localities (Bost & Jouventin 1990), and never carried out on more than one colony.

Almost 40 000 pairs of Gentoo penguins (12 % of the world population) breed annually on Kerguelen Archipelago (Bost & Jouventin 1990). They are scattered in small colonies along the indented coast, experiencing a wide range of oceanographic conditions. As Gentoo penguins are neritic foragers during the breeding period (Wilson 1995), they are bound to be dependent on local marine resources. We therefore hypothesize that the localization of the breeding colony will strongly influence their foraging patterns. In this study conducted on small spatial scale, our objectives are (1) to describe foraging characteristics, diving behaviour and feeding areas of the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago, (2) to compare its foraging behaviour in contrasted marine environments at Kerguelen Archipelago, between colonies facing the sea and a sheltered colony, and (3) to study how local oceanographic conditions may affect the foraging ecology of a marine top predator.

This work is the first to investigate the foraging behaviour of the Gentoo Penguin on the Kerguelen plateau, which is the largest submarine plateau of the Southern Ocean and one of the most productive areas of sub-Antarctic localities (Duhamel 1987, Blain et al. 2001). It also provides the first comparative study of diving behaviour in Penguins that takes into account environmental variability on a small spatial scale during the whole breeding cycle (from incubation to chick crèche). This study was conducted over two consecutive years on several sites, from winter to summer each year, encompassing two breeding seasons.

MATERIALS AND METHODS

Study sites. The study took place during the 2002/03 and 2003/04 austral summers (hereafter called 2002 and 2003) at Kerguelen Archipelago. We chose three study colonies (120-200 breeding pairs) localized in contrasted habitats, 20 to 55 km apart (Fig. 1): one in the largest sheltered bay of the Archipelago and two exposed to the open sea, northeast and southeast of the Archipelago (Estacade and Antarctic Cove, hereafter called respectively Open Sea 1 and Open Sea 2). Located close to the Polar Front, the open sea colonies have direct access to the rich benthic ichthyofauna of the shelf's neritic waters (Duhamel 1987). Open Sea 1 and Open Sea 2 differ by their distance to the Polar Front and to oceanic waters, and by their terrestrial environment (a flat peninsula surrounded by sandy beaches and steep cliffs broken by deep sandy valleys, respectively) (Lescroël et al. 2004). The Closed Sea colony, Longue Island, is located at the western part of the Morbihan Gulf, a sheltered bay of



about 700 km² with kelp belts, muddy sand and low tidal amplitude. The Morbihan Gulf is a productive ecosystem which supports important populations of meso- and macrozooplankton (Razouls et al. 1997, Bocher et al. 2001).

Foraging behaviour. During the 2002 and 2003 breeding seasons, a total of 46 breeding gentoo penguins was equipped with time-depth recorders (TDRs) to study their diving behaviour. We used two models of TDR (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) which recorded depth (resolution of 0.5 m), temperature and light level every 5 s: Mk7 (86 x 20 x 11 mm, 27 g) and Mk9 (67 x 17 x 17 mm, 30 g). A total of 11 breeding Gentoo penguins was equipped with a Platform Terminal Transmitter (PTT, Kiwisat 101, packaged by Sirtrack Ltd, New Zealand, 130 x 28 x 14 mm, 77 g) during the 2002 breeding season to study their at-sea distribution. The cross-sectional areas of Mk7, Mk9 and PTTs were equivalent to 1.0 %, 1.3 % and 1.7 % of the cross-sectional area of a Gentoo penguin respectively. We equipped the same number of males and females with each device.

The devices were streamlined to reduce hydrodynamic drag (Culik et al. 1994). Breeding birds were captured on the beach at their departure to the sea using a landing net. The devices were attached to feathers in the midline of the lower back so as to minimize drag (Bannasch et al. 1994) using a cyanoacrylate glue (Loctite 401) and plastic cable ties. Birds were weighed, measured, marked with serial numbers painted on the breast with picric acid and then released towards the sea. Care was taken to minimize stress after the capture by covering the bird's head with a hood while they were being handled (10 to 15 min). Birds were recaptured after one foraging trip and the devices were subsequently redeployed on different individuals. All devices were recovered, except for one on a female from the Open Sea 1 group during crèche 2002 who did not come back to the colony before our departure.

Satellite data analysis. The Argos system assigned locations to seven classes on the basis of positional accuracy. The accuracy of locations was classified as follows: class 3 was accurate to within 150 m, class 2 to 350 m, class 1 to 1 km, classes 0, A and B have no assigned accuracy and class Z indicates an invalid location. Because of the low number of daily locations, all classes except class Z were included in the analysis. Locations were filtered so that those that gave transit speeds $\geq 2.8 \text{ m s}^{-1}$ over half an hour (i.e. the maximum measured velocity, Robinson & Hindell 1996) or $\geq 2.0 \text{ m s}^{-1}$ over an hour or more (i.e. the maximum velocity measured for an extended period, Wilson et al. 1989) were discarded. Then, using a home-made software (CROZARG, author: T. Zorn), we calculated the maximal range from the colony, the swimming speed to this maximum distance (i.e. the outward swimming speed calculated as the mean of all the swimming speeds between locations from



the departure to the point of maximal range) and the return swimming speed to the colony (mean of all the swimming speeds between locations from the point of maximal range to the return at the colony). We also calculated an index of sinuosity, which is the cumulated distance travelled to the point of maximal range divided by the distance of maximal range (Haggett & Chorley 1969, Grémillet et al. 2004). Due to the low number of locations obtained for two birds from Open Sea 1 (i.e. 5 locations *versus* 11-76 locations for the other equipped birds), we discarded them from the calculations of swimming speed and sinuosity.

Diving data analysis. Dive parameters were analysed using dedicated dive analysis software (MultiTrace, Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to determine dive depth, dive duration, bottom time (i.e. the time spent around the maximum depth, defined by the period spent at a depth equal to at least 60 % of the maximum depth with a vertical speed smaller than 0.3 m s^{-1} , which corresponds to the inflexion point of the dive before and after reaching the maximum depth), total way vertical at the bottom (i.e. the vertical distance travelled during bottom time), and duration and vertical velocity of the descent and ascent phases. The determination of each parameter was visually verified for each dive. According to the depth resolution of TDRs, a dive was deemed to occur when the maximum depth was $\geq 1 \text{ m}$.

Dives were visually classified by dive profile into six categories (Fig. 2). We calculated the diving efficiency (bottom time/(dive duration + post-dive interval duration), Ydenberg & Clark 1989) for U- and W-dives, excluding dives with an extended post-dive interval $\geq 325 \text{ s}$ (bout-ending criterion, Gentry & Kooyman 1986).

To compare parameters of general foraging behaviour (e.g. total trip duration, number of dives) between colonies, we used individual averages recorded for each bird. For three of the birds, these parameters were considerably lower compared to the other birds, indicating that they did not perform foraging trips. They were not included in further analysis. We used the total dive rate, i.e. the vertical distance travelled per foraging trip, and the daily dive rate, i.e. the vertical distance travelled per 24 h, as indices of foraging effort.

Temperature data were used to determine the beginning and end of each foraging trip. Depending on the air temperature, the logger temperature could drop sharply when the bird entered the water to attain the water temperature (sea surface temperature of about $3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ at Kerguelen Archipelago during winter, Park et al. 1993). We defined the onset of this temperature drop as the beginning of the foraging trip. The end of the foraging trip was indicated by a rapid temperature increase and strong fluctuations.



For comparison of specific dive parameters (e.g. maximum depth, dive duration), dives were treated independently. In order to take into account the partial autocorrelation of dives (Hurlbert 1984) and to give all birds an equal statistical weight, we randomly selected 50 dives per bird except for one bird (69 feeding dives, 40 dives selected). The maximum depth of foraging dives actually lost correlation after 2 successive dives and the lowest number of foraging dives recorded for one individual was around 100. This resulted in a 2090 dives data set (1150, 800 and 250 at Open Sea 1, Closed Sea and Open Sea 2 respectively). As maximum depth reached during a dive influenced all other dive parameters (Wilson et al. 1996, Wilson et al. 1997, Cherel et al. 1999), data were standardized (Sokal & Rohlf 1995) depth class by depth class to compare normal deviates of dive parameters independently of depth (Tremblay & Cherel 2000).

Feeding frequency and effect of instrumentation. We estimated the effect of the instrumentation by comparing foraging trip duration between instrumented and non-instrumented birds. For that, we painted the sides of 30 incubating birds in Open Sea 1 and Closed Sea without catching them, using a brush with a long handle. We were then able to know at a distance which one of the mates (marked or not) was at sea and which one was on the nest. Hence, foraging trip duration of non-instrumented birds was visually assessed by three observations per day during incubation and chick guard for one week.

During crèche, both parents may forage at sea at the same time and bird departures or returns often occurred during periods of darkness. Consequently, direct observation of shift duration was by far more difficult and we used ten VHF transmitters (60 x 26 x 14 mm, 36 g, i.e. 1.6 % of the cross-sectional area of a Gentoo penguin, Sirtrack Ltd, New Zealand) in Open Sea 1, Open Sea 2 and Closed Sea to assess the feeding frequency. The transmitters were attached using Loctite 401 and remained on the birds 3 to 6 days, providing information on 2 to 7 trip durations per bird. Presence or absence of the birds at the colony was assessed by scanning the VHF frequencies every 2 h, day and night, using a multidirectional Yaggi antenna coupled with a VHF receptor. For analysis, we used individual averages for each bird.

Statistics. Data were analysed statistically using Systat 7.0. Values are given as means \pm SD unless stated otherwise. Comparisons of general foraging parameters between the study sites and breeding stages were made using Student's t-test or ANOVA. Dive parameters were compared between sites with respect to the breeding stage using a nested ANOVA with the factor "bird" nested into "site". ANOVAs were followed by the Tukey post-hoc test when



necessary. Normality and homoscedasticity were tested before using parametric tests. Significance was assumed for $p < 0.05$.

RESULTS

Foraging trip duration

Instrumented and non-instrumented birds

The foraging trip duration did not differ significantly between instrumented and non-instrumented birds ($F_{1, 154} = 1.939$, $p = 0.166$ for all three sites) (Table 1).

Among sites

After being equipped in late afternoon, birds departed to sea mainly at the end of the subsequent night at Open Sea 1 and Open Sea 2 (81 and 80 % of departures respectively) and at dawn (31 %) or during the day after (44 %) at Closed Sea. At all sites, they returned mainly during the day (57, 60 and 94 % at Open Sea 1, Open Sea 2 and Closed Sea, respectively).

Gentoo penguins from Open Sea 1 made significantly longer foraging trips than birds from Closed Sea during incubation and chick guard (Table 1, $F_{1, 53} = 13.232$, $p = 0.001$ and $F_{1, 40} = 5.228$, $p = 0.028$ respectively, data from non-instrumented birds). Concerning the crèche period, birds from Open Sea 1 and Open Sea 2 also tended to forage longer than birds from Closed Sea ($F_{1, 28} = 3.055$, $p = 0.065$, data from VHF birds).

Among breeding stages

At both Open Sea 1 and Closed Sea, trip duration was significantly longer during incubation than during other breeding stages ($F_{2, 95} = 32.895$, $p < 0.0001$ at Open Sea 1 and $F_{2, 45} = 11.589$, $p < 0.0001$ at Closed Sea) (Table 1).

Satellite tracking data

A total of seven birds were tracked during incubation, four at Open Sea 1 and three at Closed Sea (Fig. 3). Absence from the colony ($t_{3, 7} = -0.589$, $p = 0.598$) and the at-sea trip duration ($t_{2, 7} = -0.776$, $p = 0.499$) did not differ among sites, nor did the number of locations obtained ($t_{4, 2, 7} = -0.232$, $p = 0.828$). However, Open Sea 1 Gentoo penguins foraged farther out than Closed Sea ones (Table 2, $t_{2, 7, 7} = 2.781$, $p = 0.039$). At Open Sea 1, all birds headed towards the plateau slope (100-200 m isobaths) with one bird foraging above the 500 m isobath, more than 46 km away from the breeding colony. At Closed Sea, birds were extremely coastal, remaining inside the Morbihan Gulf at a maximum distance of 11.6 km from the colony.

Open Sea 1 Gentoo penguins swam faster than those at Closed Sea during the outward journey (Fig. 4, $t_{2, 7, 6} = 5.143$, $p = 0.018$). Return swimming speed ($t_{2, 5, 6} = 1.824$, $p = 0.186$),



outward sinuosity index ($t_{2.5, 6} = -1.646$, $p = 0.218$) and return sinuosity index ($t_{2.1, 6} = -0.479$, $p = 0.677$) did not differ significantly for birds of both sites, despite a trend for a lower speed and higher sinuosity values at Closed Sea.

In the same way, the evolution of foraging range with trip duration illustrated differences among sites in foraging patterns. At Open Sea 1, the foraging range increased quickly during the first 20 % of the foraging trip duration, reaching its maximum around the middle of the foraging trip and then decreasing gradually on the way back, forming circular tracks (Fig. 5A). At Closed Sea, the foraging range showed a totally different pattern, with low variations and a maximum range reached at around 70 % of the foraging trip duration (Fig. 5B). This suggests that Closed Sea birds foraged nearly at the same distance from the breeding colony all along the trip or that they came and went near the shore several times, which is supported by the tracks forming “stars” in contrast to “loops” at Open Sea 1 (Fig. 3).

None of the foraging characteristics collected by satellite tracking at Open Sea 1 differed between the incubation and chick guard periods (Table 2).

Dive types

Open Sea Gentoo penguins performed a higher proportion of travelling dives, in opposition to foraging dives, than Closed Sea birds. The difference was statistically significant during incubation (39.2 % at Open Sea 1 vs 15.8 % at Closed Sea $t_{7.8, 12} = 2.677$, $p = 0.029$) and crèche (44.3 % at Open Sea 1 and 46.9 % at Open Sea 2 vs 27.9 % at Closed Sea $F_{2, 14} = 9.683$, $p = 0.004$) but not during chick guard (39.3 % at Open Sea 1 vs 30.6 % at Closed Sea).

Gentoo penguins were not only diurnal foragers. A small proportion of shallow foraging dives (less than 15 m depth) was performed during the night. This occurred more often at Open Sea 1 (respectively 16.4, 16.8 and 13.2 % during incubation, chick guard and crèche) than at other sites (3.2, 5.3 and 11.9 % during incubation, chick guard and crèche at Closed Sea, 4.2 % during crèche at Open Sea 2).

During their foraging trips, Gentoo penguins from Open Sea 1 performed a majority of benthic dives (U-dives) whereas those from Closed Sea performed a majority of pelagic dives (V- and W-dives, Fig.6). Whatever the breeding stage, the most common dive types were U-dives (from 37.1 to 53.3 % at Open Sea) and W-dives (from 37.1 to 54.8 % at Closed Sea), A- and V-dives remaining less used (from 13.1 to 27.3 % and from 4.2 to 36.4 %, respectively).

Diving patterns: on the scale of the trip

Among sites



During incubation and chick guard, TDR birds from Open Sea 1 and Closed Sea exhibited the same general characteristics in their foraging trips, except for dive frequency during incubation and time spent at the bottom during chick guard (Table 3). During incubation, the average number of dives conducted per hour by Closed Sea penguins was nearly twice that recorded at Open Sea 1. During chick guard, the time spent daily at the bottom by Closed Sea birds was only 52 % that recorded at Open Sea 1. However, in both cases the total and daily dive rates were equal: birds from Open Sea 1 and Closed Sea exhibited the same foraging effort during incubation and chick guard.

During crèche, differences between sites were more marked (Table 4). At the end of the breeding period, Closed Sea birds differed from Open Sea 1 birds in almost all their characteristics and from Open Sea 2 birds in exhibiting a higher dive frequency and a lower total dive rate. Foraging behaviour of Gentoo penguins from Open Sea 1 and Open Sea 2 did not differ during crèche except for the foraging time, which was greater at Open Sea 1. Due to their much shorter foraging trips and despite their higher dive frequency, Closed Sea birds exhibited a lower total dive rate. Nevertheless, the daily dive rate did not differ among the three sites so birds would make about the same foraging effort even during crèche.

Among breeding stages

At both Open Sea 1 and Closed Sea sites, most parameters remained identical between stages (Table 3, Table 4). Closed Sea birds reduced however their foraging time ($t_{10, 12} = -2.596$, $p = 0.027$) and increased their foraging effort through their daily dive rate ($t_{6,7, 12} = 3.312$, $p = 0.014$) between incubation and chick guard.

Among years

At Open Sea 1, foraging trips undertaken by TDR birds lasted longer during crèche 2003 than crèche 2002 (Table 3, Table 4). This was reflected by longer absences ($t_{7, 9} = -2.457$, $p = 0.044$), at-sea trip durations ($t_{7, 9} = -3.287$, $p = 0.013$), travelling ($t_{6, 9} = -2.914$, $p = 0.027$) and foraging ($t_{7, 9} = -2.591$, $p = 0.036$) times in 2003. Nevertheless, there was no difference in dive frequency, total time spent daily at the bottom, total or daily dive rate.

Diving patterns: on the scale of the dive

Gentoo penguins from Open Sea 1, Open Sea 2 and Closed Sea performed a total of 8343, 1495 and 5508 feeding dives (A-, U-, W- and V-dives), respectively. Among those, the deepest dives reached 225.0, 198.5 and 153.5 m, and the longest dives lasted 470, 545 and 345 s, respectively.

Gentoo penguins exhibited large differences among sites in terms of depth use and dive duration (Fig. 7). All along the breeding cycle, Gentoo penguins from Open Sea performed



longer dives (nested ANOVA: $F_{1,12} = 19.540$, $p = 0.001$ for incubation, $F_{1,12} = 7.777$, $p = 0.019$ for chick guard and $F_{2,14} = 4.885$, $p = 0.030$ for crèche) and spent more time at the bottom ($F_{1,12} = 11.375$, $p = 0.007$ for incubation, $F_{1,12} = 21.982$, $p = 0.001$ for chick guard and $F_{2,14} = 9.032$, $p = 0.005$ for crèche) than birds from Closed Sea (Table 5, Table 6). The dives performed at Open Sea 1 were significantly deeper ($F_{1,12} = 109.555$, $p = 0.000$) than those recorded at Closed Sea only during incubation. Gentoo penguins from Open Sea also exhibited a higher dive efficiency during incubation ($F_{1,12} = 4.981$, $p = 0.049$) and brooding ($F_{1,12} = 10.939$, $p = 0.008$).

For a same site, most of the dive parameters did not differ significantly between breeding stage or year. At Closed Sea only, birds dived deeper during brooding than during incubation ($F_{1,12} = 8.279$, $p = 0.016$).

Dive cycle of feeding dives

Since maximal depth reached during a dive influence the other dive parameters, we examined the standardized data in order to compare the sites in a rigorous way. For a same depth, the diving efficiency was significantly higher at Open Sea throughout the breeding season (nested ANOVA: $F_{1,12} = 5.119$, $p = 0.047$ during incubation, $F_{1,12} = 13.212$, $p = 0.005$ during chick guard and $F_{2,14} = 4.837$, $p = 0.031$ during crèche) (Table 5, Table 6). This was the consequence of a longer total dive duration ($F_{1,12} = 24.796$, $p = 0.001$ during chick guard and $F_{2,14} = 3.257$, $p = 0.077$ during crèche) and a longer bottom time ($F_{1,12} = 5.029$, $p = 0.049$ during incubation, $F_{1,12} = 16.077$, $p = 0.002$ during chick guard) at Open Sea compared to Closed Sea, for a same post-dive interval. Thus, Gentoo penguins showed a differential management of time during a dive cycle between the two types of site (Fig. 8).

For a same site, standardized dive parameters did not differ significantly between breeding stage or year.

DISCUSSION

Device effect

Remote-sensing devices are essential tools for the study of at-sea behaviour. Unfortunately, they may adversely affect energetics, diving behaviour and breeding success of equipped penguins (Wilson et al. 1986, Culik & Wilson 1991, Hull 1997, Ropert-Coudert et al. 2000, Taylor et al. 2001). Hence, inversely related to the cross-sectional area of the devices, the drag effect may reduce swimming speed or increase the cost of transport in water (Wilson et al. 1986, Culik & Wilson 1991, Boyd et al. 1997). Foraging trips consequently last longer for a same foraging success. In our study, we did not find any significant effect of the devices on trip duration. However, birds fitted with PTTs (the biggest of our devices with 1.7



% of the birds' cross-sectional area) tended to undertake longer trips, particularly at Closed Sea where the Gentoo penguins are smaller sized (Bost et al. 1992). This may be due to the device size or to the additional drag effect of the antenna (Wilson et al. 2004). Extra energy costs induced by externally attached devices may also affect the diving behaviour, particularly in increasing the recovery duration after a deep dive (Ropert-Coudert et al. 2000). Nevertheless, as our devices were hydrodynamically shaped, placed in the most caudal position and accounted for a small proportion of the birds' cross-sectional area, we assume that the drag effect was minimized (Bannasch et al. 1994) and did not significantly affect the behaviour of the birds.

Inter locality variability

Our study found an unexpectedly large variation in the foraging behaviour of Gentoo penguins, which varied almost as much among Kerguelen colonies as it does over the entire range of the species (Table 5).

Trip duration

Overall, the foraging trips of Kerguelen Gentoo penguins are among the longest in comparison to other localities. At Open Sea 1, the trip duration during incubation was the longest ever mentioned in the literature. Lasting more than two days during incubation and more than one day during chick-rearing, the trip duration at Open Sea can be compared to that at Crozet Islands or Macquarie Island (Table 7). This may be related to abundant but distant resources. The Open Sea 1 colony faced the large Kerguelen shelf, and the proximity of the Polar Front allowed the penguins access to a large area of particularly productive shallow, neritic waters (Blain et al. 2001). According to the central place foraging theory (Orians & Pearson 1979), birds would perform longer trips and return with larger meals when food is abundant (Watanuki et al. 1997).

The shorter trips at Closed Sea are halfway between those exhibited at the northern and southern localities. Closed Sea birds foraged indeed for two days during incubation but then performed daily trips during chick guard (0.98 day) and crèche (0.69 day), whereas birds from the Antarctic Peninsula, South Georgia and South Shetland Islands made even shorter trips, from 2 to 12 h (Table 7). The short trips performed by Closed Sea birds were probably allowed by the proximity of abundant macrozooplankton species (Bocher et al. 2001). For instance, *Parathemisto gaudichaudii* occur in high densities in Morbihan Gulf, and particularly in its western part (Bocher et al. 2001, Bost et al. 1994), therefore around the Closed Sea colony. In this way, the strong dependence shown at Closed Sea on two



crustacean species (*Euphausia vallentini* and *P. gaudichaudii*, Lescroël et al. 2004) is similar to that observed at Antarctic localities on Antarctic krill (*Euphausia superba*).

At-sea distribution

In foraging nearly 20 km away from their breeding grounds and as far as 46 km, Open Sea birds are halfway between those from Macquarie Island and those from Crozet and Marion Islands (Table 7). Gentoo penguins from Closed Sea however exhibited the smallest incubation range of all localities (range 3.6-11.6 km), being similar to those at the southernmost localities during chick rearing (Antarctic Peninsula, South Shetland and South Georgia Islands) (Table 7).

Diving behaviour

During their trips, Open Sea birds dived as frequently as birds from Macquarie and South Georgia Islands, i.e. around 10 dives per hour. Closed Sea birds dived more often, around 15 dives per hour as at the Antarctic Peninsula and South Shetland Islands. At Open Sea 1 we recorded the deepest (225 m) and the longest (470 s) dives ever reported for a Gentoo Penguin.

There was a large variation in the foraging behaviour at Kerguelen Archipelago with Open Sea penguins tending to behave like those from the northern localities, whereas Closed Sea penguins behaved more like those from the southern localities. Interestingly, Open Sea penguins fed predominantly on fish while the Closed Sea ones favoured crustaceans most of the time (Table 7). Thus, the foraging behaviour of the Gentoo Penguin is not strictly set for the species and may vary as a function of locality and probably of prey availability.

Intralocality variability

Such diversity on the scale of the Kerguelen Archipelago may be linked to the high diversity of the oceanographic conditions in the penguin feeding areas. Since the foraging ecology of the Gentoo Penguin was investigated at several sites during the same season following the same methodology, we can therefore exclude any year-season confounding effect in our intersite comparisons.

At-sea distribution

At the Open Sea sites, Gentoo penguins departed before the end of the night, possibly to arrive at their remote feeding grounds when the luminosity enables them to dive deeply. Accordingly, most of the tracked birds arrived near their maximal foraging range between 11:00 and 14:00 (local time). They foraged much farther than Closed Sea birds, as reflected by the high proportion of travelling dives, and swam faster to get to their feeding areas. At Open Sea 1, Gentoo penguins undertook direct circular tracks towards the shelf slope where



they found a predictable resource: nototheniid fish and the Icefish (*Champsocephalus gunnari*). These species are preferentially located on the eastern part of the shelf (Duhamel 1987, 1993), known to be an area of high fish abundance (Guinet et al. 2001), and form the main items in the Gentoo penguin diet at Open Sea 1 (Lescroël et al. 2004). At Open Sea 2, we did not collect data on the penguin at-sea distribution but birds frequently dived deeper than 150 m depth which correspond to at least 21 km from the colony. Thus, Open Sea 2 penguins probably also foraged on the shelf slope (data from the Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, France).

Closed Sea birds departed later, mainly during daylight hours, to undertake short sinuous trips in the vicinity of the colony. They took much more sinuous tracks, travelling around the colony in search of their main prey, the very mobile and patchy swarms of *E. vallentini* and *P. gaudichaudii* (Lescroël et al. 2004).

Short foraging trips such those performed at Closed Sea are only possible when prey availability near the colony is sufficiently high (Wilson 1995). This tactic was possible because of the high productivity of the Morbihan Gulf (Razouls et al. 1997). Available crustacean biomass is indeed particularly high in this bay, and dominated in all seasons by *P. gaudichaudii* (Bocher et al. 2001, Mayzaud P pers. com.). Birds may also have been limited by land masses but this is unlikely to occur, the open ocean being located less than 15 km away from the colony. On the other hand, the greater distances travelled by Open Sea penguins may be a consequence of (1) the exploitation of distant but abundant and predictable resources or (2) the depletion of resources or the competition for resources around the breeding colony (Ashmole & Ashmole 1967). Due to the influence of the Polar Front (Fig. 1), the east of the archipelago is a very productive area (Blain et al. 2001) where other top predators, like black-browed albatrosses and fur seals, forage intensively (Guinet et al. 2001, Pinaud & Weimerskirch 2002). Furthermore, the Icefish *C. gunnari* and the nototheniid *Lepidonotothen squamifrons*, two important species in the Gentoo penguin diet at Open Sea (Lescroël et al. 2004), are preferentially and abundantly located on the eastern part of the shelf (Duhamel 1993). Since all equipped Gentoo penguins headed their trips towards the eastern shelf slope, the first hypothesis is likely to be valid. However, we can not exclude an additional effect of competition because, although our study colonies had similar sizes, the density of Gentoo penguins is higher on the northeastern coast of the archipelago than inside the Morbihan Gulf (around 175 vs 11 individuals per kilometer of coast respectively) (Bost & Lescroël unpublished data). In this latter case, increased distances would increase the probability of prey encounters (Wilson & Wilson 1990). Nevertheless, there also are



numerous colonies of potential competitors such as the Rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome filholi*) and Kerguelen shags (*Phalacrocorax atriceps verrucosus*) in the Morbihan Gulf, which are missing around Open Sea 1 (Weimerskirch et al. 1989).

Diving behaviour

Penguins are mainly visual predators (Wilson 1995). Accordingly, the birds from both Open Sea and Closed Sea confined most of their diving activity to the daylight hours but dived also at very shallow depths during the night, as reported at Macquarie Island (Robinson & Hindell 1996). However, at Open Sea 1, Gentoo penguins performed dives much more frequently at night than at the other two sites. This observation can easily be explained by the longer trip duration, at least during incubation and chick guard, leading to more frequent overnight trips. Thus the proportion of these night dives at Open Sea 1 tended to decrease between chick guard and crèche. Whether night diving may represent an additional constraint for visual predators, shallow dives during the night may allow the birds to catch pelagic prey such as squids, near the surface, during their nyctemeral migration (Weimerskirch et al. 1986, Weimerskirch & Wilson 1992, Croxall & Prince 1994).

The differential use of dive types by penguins of the three sites may be interpreted by feeding upon distinct prey types (Table 8). At the Open Sea sites, Gentoo penguins fed mainly on demersal and semipelagic fish species (Lescroël et al. 2004) which have a highly predictable vertical distribution. In this case, maximizing the time spent at the bottom, by the use of U-dives, will greatly increase the probability of encountering prey (Williams et al. 1992, Wilson et al. 1996). At the Closed Sea site, Gentoo penguins fed mainly on swarming crustaceans which have a variable and therefore more unpredictable, horizontal and vertical distribution (Perissonotto 1989). A successful foraging strategy might therefore consist of performing a high proportion of exploratory dives (as may be some of the V-dives, Wilson et al. 1996) and dives which maximize the exploration of the water column (A- and W-dives). This is the case at Closed Sea and probably also at South Georgia and the Antarctic Peninsula where Gentoo penguins feed on Antarctic krill (Williams et al. 1992, Wilson et al. 1996). The higher dive frequency of Closed Sea birds also allowed them to maximize the time spent scanning the water column. The Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome filholi*), breeding at the same Closed Sea site at Kerguelen, seems to adopt another strategy and perform a substantial proportion of benthic dives (about 40 %) on pelagic crustaceans trapped on the sea floor (Tremblay & Cherel 2000). Hence, the diving efficiency of the Rockhopper Penguin is higher than that of the Closed Sea Gentoo penguins but similar to that of the Open Sea ones (0.45, 0.32 and 0.46 respectively during chick guard). We suggest that competition for food



resources during the summer season may have reinforced the ecological partitioning of the water column in sympatrically breeding species.

Furthermore, the differential use of the water column by Open Sea and Closed Sea penguins is also shown by the frequency distribution of dive depth. Open Sea birds performed a high proportion of deep dives as they fed on the shelf slope above the 100-200 m isobaths, whereas Closed Sea birds dived mainly at depths < 65 m, following the bathymetry of the Morbihan Gulf, i.e. shallow waters around 50 m depth with some deeper pits like the Prince Albert sill (180 m depth) just in front of the Closed Sea colony (data from the Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, France). These observations are consistent with the broad pattern observed among Antarctic species, with krill-eating species diving shallower overall than fish-eating ones (Croxall et al. 1988, McCafferty et al. 1998).

To summarize, the foraging behaviour of the Gentoo penguin is likely to vary as a function of prey availability, in terms of taxonomic composition, density, and distribution. Hence, following our current knowledge of the Gentoo penguin's prey distribution and behaviour at Kerguelen, there is strong evidence that the spatial distribution of prey particularly influences the diving behaviour of these penguins. Fish-eating Gentoo penguins increased their foraging effort horizontally, i.e. travelling farther and longer and spending more time at the bottom. On the other hand, crustacean-eating penguins increased their effort vertically with frequent pelagic dives. At Open Sea 2, Gentoo penguins had a more mixed diet (with also crustaceans, annelids and cephalopods but always dominated by fish, Lescroël et al. 2004) and sometimes showed intermediary diving characteristics. Overall, as indicated by their daily dive rates, birds from all three sites exhibited the same foraging effort.

Seasonal variations

As in all other localities, Kerguelen Gentoo penguins reduced their trip duration between the incubation and the chick rearing periods, ensuring regular food supplies to their chicks (Table 5). All seasonal variations in the foraging behaviour occurred between the incubation and chick guard periods, when penguins needed to adjust the amount of food needed to feed chicks, which was obviously higher than for self-maintenance. There was no discernable adjustment of trip duration between rearing young *vs* older chicks as was found at Macquarie Island (Robinson & Hindell 1996). Nevertheless, during the crèche stage, both parents foraged at the same time and no longer relieved each other, potentially increasing the feeding frequency of their chicks (Trivelpiece et al. 1987).

At Closed Sea, Gentoo penguins increased their daily dive rate compared to the incubation period by diving deeper during chick guard for a same dive frequency. At Open Sea 1, Gentoo



penguins tended to increase their dive frequency between incubation and chick guard. Thus at both sites, birds increased their foraging effort, mainly in the vertical dimension. This may be related to the decrease of the proportion of fish in the penguin diet at both Open Sea 1 and Closed Sea sites during a period of probable high abundance of sub-Antarctic krill (Lescroël et al. 2004). Hence Gentoo penguins might adapt to changes in the relative abundance of food sources.

Conclusion

Opportunism appears to be a key feature of the Gentoo Penguin's foraging ecology. This inshore feeding species is able to adapt to local oceanographic conditions to utilize available prey species. Whether other penguin species, such as Rockhopper, Emperor (*Aptenodytes forsteri*) or Adélie (*Pygoscelis adeliae*) penguins, exhibit flexible chasing tactics (Watanuki et al. 1993, Wienecke & Robertson 1997, Tremblay & Cherel 2003), none of them shows such a degree of plasticity both in all the foraging dimensions (i.e. distance from the colony, horizontal and vertical components of the water column during diving) and in the diet, especially at a small spatial scale.

At Kerguelen Archipelago, Gentoo penguins showed at least two foraging strategies that depended on the local conditions: large foraging ranges, long trips, long benthic dives on demersal fish at colonies facing the sea *versus* small foraging ranges, short trips, short pelagic dives on swarming crustaceans at the more enclosed site, for a same foraging effort. This result emphasizes the importance of behavioural plasticity when living in heterogeneous, highly variable environments like coastal habitats compared to oceanic ones (Ropert-Coudert et al. 2002). Consequently, caution must be exercised in extrapolating information gathered at a specific site, breeding stage or year, especially concerning coastal species.

Ecological adaptations to local oceanographic conditions have been reported in some other marine apex predators like shags or cormorants (Grémillet et al. 1998, Wanless et al. 1998, Kato et al. 1991, 2000), Rockhopper penguins (Tremblay & Cherel 2003) and Fur seals (Boyd et al. 1994, McCafferty et al. 1998, Beauflet et al. 2004) but remain understudied. Yet such studies might provide original information on the local availability and characteristics of marine prey populations (Ridoux 1988) and help to monitor coastal marine ecosystems (Boyd & Murray 2001).

Acknowledgements. This work was supported by the Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV, Programme N° 394), the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Centre National de la Recherche Scientifique. We would like to thank Alain Lamalle and the members of the 52th, 53th and 54th missions at Kerguelen, and especially V. Chartendault, E. Pettex, C. Marteau, J. -L. Chill and F. Le Bouard for their help in the field. The authors are also grateful to A. Schmidt for his help in the analysis of TDR data and to J. Lage who provided his software. We thank N.D. Holmes, G. Beauflet and four anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript.



LITERATURE CITED

Adams NJ, Brown CR (1983) Diving depths of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). Condor 85:503-504

Adams NJ, Klages NT (1989) Temporal variation in the diet of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at sub-Antarctic Marion Island. Colon Waterbird 12:30-36

Ashmole NP, Ashmole MJ (1967) Comparative feeding ecology of sea birds of a tropical oceanic island. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, Yale University 24:1-131

Bannasch R, Wilson RP, Culik BM (1994) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. J Exp Biol 194:83-96

Beauplet G, Dubroca L, Guinet C, Cherel Y, Dabin W, Gagne C, Hindell M (2004) Foraging ecology of sub-Antarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island: seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. Mar Ecol Prog Ser 273:211-225

Blain S, Tréguer P, Belviso S, Bucciarelli E, Denis M, Desabre S, Fiala M, Martin Jézéquel V, Le Fèvre J, Mayzaud P, Marty J-C, Razouls S (2001) A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis: Kerguelen Islands, Southern Ocean. Deep Sea Res 48:163-187

Bocher P, Cherel Y, Labat J-P, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. Mar Ecol Prog Ser 223:261-276

Bost CA, Jouventin P (1990) Evolutionary ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua*. In: Davis L, Darby J (eds) Penguin Biology. Academic Press, San Diego, p 85-112

Bost CA, Jouventin P, Pincson Du Sel N (1992) Morphometric variability on a microgeographical scale in two inshore seabirds. J Zool Lond 226:135-149

Bost CA, Pütz K, Lage J (1994) Maximum diving depth and diving patterns of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at the Crozet Islands. Mar Ornithol 22:237-244

Boyd IL (1996) Temporal scales of foraging in a marine predator. Ecology 77:426-434

Boyd IL, Murray WA (2001) Monitoring a marine ecosystem using responses of upper trophic level predators. J Anim Ecol 70:747-760

Boyd IL, Arnould JPY, Barton T, Croxall JP (1994) Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. J Anim Ecol 63:703-713

Boyd IL, McCafferty DJ, Walker TR (1997) Variation in foraging effort by lactating Antarctic fur seals: Response to simulated increased foraging costs. Behav Ecol Sociobiol 40:135-144



Boyd IL, Kato A, Ropert-Coudert Y (2004) Bio-logging science: sensing beyond the boundaries. In: Naito Y (ed) Bio-logging Science: Proceedings of the International Symposium on Bio-logging Science, National Institute of Polar Research, Tokyo, March 17-21, 2003. Memoirs of National Institute of Polar Research, special issue 58.

Brown CR, Klages NT, Adams NJ (1990) Short and medium-term variation in the diets of penguins at Marion Island. *S Afr Antarct Res* 20:13-20

Charrassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar Ecol Prog Ser* 221:285-297

Charrassin JB, Park YH, Le Maho Y, Bost CA (2002) Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters* 5:317-319

Cherel Y, Tremblay Y, Guinard E, Georges JY (1999) Diving behaviour of female northern rockhopper penguins, *Eudyptes chrysocome moseleyi*, during the brooding period at Amsterdam Island (Southern Indian Ocean). *Mar Biol* 134:375-385

Cherel, Y., Guinet, C. & Tremblay, Y. 1997. Fish prey of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* at Île de Croy, Kerguelen. *Polar Biology* 17:87-90

Clausen A, Pütz K (2002) Recent trends in diet composition and productivity of Gentoo, magellanic and rockhopper penguins in the Falkland Islands. *Aquat Conserv* 12:51-61

Clausen A, Pütz K (2003) Winter diet and foraging range of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Kidney Cove, Falkland Islands. *Polar Biol* 26:32-40

Cordier JR, Mendez A, Mougin JL, Visbeek G (1983) Les oiseaux de la baie de l'Espérance, Péninsule Antarctique (63° 24' S, 56° 59' W). *L'Oiseau R.F.O* 51 :147-160

Croxall JP (1992) Southern Ocean environmental changes: effects on seabirds, seal and whale populations. *Phil Trans R Soc Lond B* 338:319-328

Croxall JP, Prince PA (1980a) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linn Soc* 14:103-131

Croxall JP, Prince PA (1980b) The food of Gentoo penguin *Pygoscelis papua* and Macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia. *Ibis* 122:245-253

Croxall JP, Prince PA (1987) Seabirds as predators on marine resources, especially krill, at South Georgia. In: Croxall JP (ed) *Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, p 347-368

Croxall JP, Prince PA (1994) Dead or alive, night or day : how do albatrosses catch squid. *Antarct Sci* 6:155-162

Croxall JP, Davis RW, O'Connell MJ (1988) Diving patterns in relation to diet of gentoo and macaroni penguins at South Georgia. *Condor* 90:157-167



Croxall, J.P., T.S. McCann, P.A. Prince, and P. Rothery. 1989. Reproductive performance of seabirds and seals at South Georgia and Signy Island, South Orkney Islands, 1976-1986: implications for Southern Ocean monitoring studies. In D. Sahrhage (ed.), Antarctic Ocean and Resources Variability. Springer-Verlag, Berlin.

Croxall JP, Briggs DR, Kato A, Naito Y, Watanuki Y, Williams TD (1993) Diving pattern and performance in the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. J Zool (Lond) 230:31-47

Culik BM, Wilson RP (1991) Swimming energetics and performance of instrumented Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). J Exp Biol 158:355-368

Culik BM, Bannasch R, Wilson RP (1994) External devices on penguins: how important is shape? Mar Biol 118:353-357

Duhamel G (1987) Ichtyofaune des Secteurs Indien Occidental et Atlantique Oriental de l'océan austral: Biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Duhamel G (1993) Distribution, abondance et principales caractéristiques biologiques des espèces de la ZEE des îles Kerguelen en 1987 et 1988. In: Duhamel G (ed) Campagnes SKALP 1987 et 1988 aux îles Kerguelen à bord des navires "SKIF" et "KALPER". Rapp Camp Mer Publ IFRTP 93-01:194-251

Gentry RL, Kooyman GL (1986) Methods of dive analysis. In: Gentry RL, Kooyman GL (eds) Fur seals: maternal strategies on land and at sea. Princeton University Press, Princeton, p28-40

Grémillet D, Argentin G, Schulte B, Culik BM (1998) Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? Ibis 140:113-119

Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, Mellet M, Kato A, Robin JP, Chaillon PE, Gendner JP, Lorentsen SH, Le Maho Y (2004) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. Funct Ecol 18:1-7

Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. Mar Ecol Prog Ser 268:265-279

Guinet C, Dubroca L, Lea MA, Goldsworthy SD, Cherel Y, Duhamel G, Bonadonna F, Donnay JP (2001) Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. Mar Ecol Prog Ser 219:251-264

Haggett P, Chorley R (1969) Network Analysis in Geography. Edward Arnold, London

Hilton GM, Lilliendahl K, Solmundsson J, Houston DC, Furness RW (2000) Geographical variation in the size of body organs in seabirds. Funct Ecol 14:369-379



Hindell MA (1989) The diet of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island: winter and early breeding season. *Emu* 89:71-78

Hull C (1997) The effect of carrying devices on breeding Royal penguins. *Condor* 99:530-534

Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds). *Proc 22 Int Ornithol Congr Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg

Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol Monogr* 54:187-211

Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343:746-748

Kato A, Williams TD, Barton TR, Rodwell S (1991) Short-term variation in the winter diet of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia during July 1989. *Mar Ornithol* 19:31-38

Kato A, Watanuki Y, Nishiumi I, Kuroki M, Shaughnessy P, Naito Y (2000) Variation in foraging and parental behavior of King Cormorants. *Auk* 117(3):718-730

Kirkwood R, Robertson G (1997) The foraging ecology of female Emperor Penguins in winter. *Ecol Monogr* 67(2):155-176

Klages NTW, Pemberton D, Gales RP (1990) The diets of King and Gentoo Penguins at Heard Island. *Aust Wildl Res* 17:53-60

Kooyman GL, Cherel Y, Le Maho Y, Croxall JP, Thorson PH, Ridoux V, Kooyman CA (1992) Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecol Monogr* 62:143-163

Le Boeuf BJ, Costa DP, Huntley AC, Feldkamp SD (1988) Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Can J Zool* 66:446-458

Lescroël A, Ridoux V, Bost CA (2004) Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biol* 27:206-216

McCafferty D, Boyd IL, Walker TR, Taylor RI (1998) Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 166:285-299

McConnell BJ, Fedak MA, Burton HR, Englehard GH, Reijnders P (2002) Movements and foraging areas of naive, recently weaned southern elephant seal pups. *J Anim Ecol* 71:65-78

Moe B, Brunvoll S, Mork D, Brobakk TE, Bech C (2004) Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J Exp Biol* 207:4067-4076



Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: Horm DJ, Mitchell RD, Stairs GR (eds) Analysis of ecological systems. Ohio Univ Press, Columbus, Ohio, p157-177

Park YH, Gambéroni L, Charriaud E (1993) Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet basin. J Geophys Res 97:12361-12385

Perissinotto R (1989) The structure and diurnal variations of the zooplankton of the Prince Edwards Islands: implications for the biomass build-up of higher trophic levels. Polar Biol 9:505-510

Pinaud D, Weimerskirch H (2002) Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. Oikos 99:141-150

Radl A, Culik BM (1999) Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. Mar Biol 133:381-393

Razouls S, De Bovée F, Delille D, Fiala M, Mayzaud P (1997) Temporal variability of bacteria, phytoplankton and zooplankton assemblages of the sub-Antarctic Morbihan Bay (Kerguelen Archipelago). In: Battaglia B et al. (eds) Antarctic communities, species, structure and survival. Cambridge University Press, Cambridge, p 86-92

Ridoux V (1988) Subantarctic krill *Euphausia vallentini* preyed upon by penguins around Crozet Islands (Southern Indian Ocean): population structure and avian cycle. J Plankton Res 10:675-690

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. Mar Ornithol 22:1-192

Robinson SA, Hindell MA (1996) Foraging ecology of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island during the period of chick care. Ibis 138:722-731

Rodary D, Bonneau W, Le Maho Y, Bost CA (2000) Benthic diving in male emperor penguins (*Aptenodytes fosteri*) foraging in winter. Mar Ecol Prog Ser 207:171-181

Ropert-Coudert Y, Bost CA, Handrich Y, Bevan RM, Butler PJ, Woakes AJ, Le Maho Y (2000) Impact of externally attached loggers on the diving behaviour of the King Penguin. Physiol Biochem Zool 73:438-445

Ropert-Coudert Y, Kato A, Bost CA, Rodary D, Sato A, Le Maho Y, Naito Y (2002) Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? Marine Biol 140:647-652

Salamolard M, Weimerskirch H (1993) Relationship between foraging effort and energy requirement throughout the breeding season in the Wandering albatross. Funct Ecol 7:643-652

Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Freeman, New York



Tanton JL, Reid K, Croxall JP, Trathan PN (2004) Winter distribution and behaviour of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia. *Polar Biol* 27:299-303

Taylor SS, Leonard ML, Boness DJ, Majluf P (2001) Foraging trip duration increases for Humboldt Penguins tagged with recording devices. *J Avian Biol* 32:369-372

Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 204:257-267

Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 251:279-297

Trivelpiece WZ, Bengston JL, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1986) Foraging behavior of gentoo and chinstrap penguins as determined by new radiotelemetry techniques. *Auk* 103:777-781

Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological segregation of Adélie, gentoo and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68:351-361

Van Zinderen Bakker EM Jr (1971) A behavior analysis of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* Forster in Marion and Prince Edward Islands. In: Van Zinderen Bakker EM Sr, Winterbottom JM, Dyer RA (eds) Report on the South African Biological and Geological Expedition 1965-1966. Balkema, Cape Town, p 251-272

Volkman NJ, Jazdzewski K, Kittel W, Trivelpiece WZ (1980) Diets of *Pygoscelis* Penguins at King George Island, Antarctica. *Condor* 82:373-378

Wanless S, Grémillet D, Harris MP (1998) Foraging activity and performance of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *J Avian Biol* 29(1):49-54

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

Weimerskirch H (1998) Foraging strategies of Indian Ocean albatrosses and their relationships with fisheries. In: Robertson G, Gales R (eds) *Albatross Biology & Conservation*. Surrey Beaty and Sons, Chippington North, New South Wales, Australia, p168-179

Weimerskirch H, Wilson RP (1992) When do wandering albatrosses *Diomedea exulans* forage? *Mar Ecol Prog Ser* 86:297-300.

Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl JC (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis* 128:195-213

Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89:15-29



Weimerskirch H, Bonnadona F, Bailleul F, Mabile G, Dell'Omo G, Lipp HP (2002) GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 295:1259

Williams TD (1991) Foraging ecology and diet of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia during the winter and an assessment of their winter prey consumption. *Ibis* 133:3-13

Williams TD, Briggs DR, Croxall JP, Naito A, Kato A (1992) Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *J Zool Lond* 227:211-230

Wilson RP (1995) The foraging ecology of penguins. In: Williams T (ed) *Penguins*. Oxford University Press, Oxford, p 81-106

Wilson RP, Nagy KA, Obst BS (1989) Foraging ranges of penguins. *Polar Rec* 25:303-307

Wilson RP, Wilson MP (1990) Foraging ecology of breeding *Spheniscus* penguins. In: Davis LS, Darby JT (eds) *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, p181-206

Wilson RP, Grant WS, Duffy DC (1986) Recording devices on free-ranging animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology* 67:1091-1093

Wilson RP, Culik BM, Peters G, Bannasch R (1996) Diving behaviour of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. *Mar Biol* 126:153-162

Wilson RP, Bost CA, Pütz K, Charrassin JB, Culik BM, Adelung D (1997) Southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome chrysocome* foraging at Possession Island. *Polar Biol* 17:323-329

Wilson RP, Alvarez B, Latorre L, Adelung D, Culik B, Bannasch R (1998) The movements of gentoo penguins *Pygoscelis papua* from Ardley Island Antarctica. *Polar Biol* 19:407-413

Wilson RP, Kreye JM, Lucke K, Urquhart H (2004) Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *J Exp Biol* 207:2649-2662

Woehler E (1995) Consumption of southern ocean marine resources by penguins. In: Dann P, Norman I, Reilly P (eds) *The Penguins: Ecology and Management*. Surrey Beaty and Sons, Chippington North, New South Wales, Australia, p266-294

Ydenberg RC, Clark CW (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *J Theor Biol* 139:437-449



FIGURE LEGENDS

- Fig. 1. Map of Kerguelen Archipelago (48°45'-50°00' S, 68°45'-70°58' E) showing the three study sites: (1) Open Sea 1 (Estacade), (2) Closed Sea (Longue Island, Morbihan Gulf), (3) Open Sea 2 (Antarctic Cove).
- Fig. 2. *Pygoscelis papua*. Stylized profiles of dive types performed by Gentoo penguins at Kerguelen Archipelago: (T) travelling dives occurring at depth ≤ 2 m, (S) searching dives occurring at depths between 2 and 10 m with no irregularities in the smooth descent/ascent patterns, (A) asymmetrical feeding dives performed at depths > 2 m with a distinct descent phase and then a ragged ascent phase (or the opposite), (V) pelagic feeding dives, that is symmetrical dives performed at depths > 10 m with no bottom phase, (W) symmetrical feeding dives with pronounced ragged bottom, (U) benthic feeding dives performed at depths > 10 m with flat bottom (Le Boeuf et al. 1988, Williams et al. 1992, Wilson 1995, Kirkwood & Robertson 1997).
- Fig. 3. *Pygoscelis papua*. Tracks of Gentoo penguins during the incubation stage at Open Sea 1 and Closed Sea. At each site, two tracks from two different birds (one trip per bird) are plotted and represented by two different symbols. 1: Open Sea 1 colony, 2: Closed Sea colony.
- Fig. 4. *Pygoscelis papua*. Outward and return swimming speeds and sinuosity index of foraging trips performed by Gentoo penguins at Open Sea 1 and Closed Sea. Data from satellite tracking ($n = 3$ for each site). Asterisk indicates $p < 0.05$.
- Fig. 5. *Pygoscelis papua*. Evolution of the foraging range during the foraging trip of Gentoo penguins at Open Sea 1 ($n = 8$) and Closed Sea ($n = 3$). Data from satellite tracking.
- Fig. 6. *Pygoscelis papua*. Use of dive types by Gentoo penguins at three sites (Open Sea 1, Open Sea 2 and Closed Sea) all along the breeding season: **a** during the incubation stage, **b** during the chick guard stage, **c** during the crèche stage. (A) asymmetrical dives, (V) pelagic dives, (W) symmetrical dives with ragged bottom, (U) benthic dives. Data are from Time-Depth Recorders.
- Fig. 7. *Pygoscelis papua*. Frequency distribution of dive depth and dive duration (excluding traveling dives) at Open Sea 1 ($n = 8343$ dives), Open Sea 2 ($n = 1495$ dives) and Closed Sea ($n = 5508$ dives). Data are from Time-Depth Recorders.
- Fig. 8. *Pygoscelis papua*. Schematic representation of typical dive cycles for a foraging dive performed during the chick guard stage at Open Sea 1 and Closed Sea. Dives are longer at Open Sea 1, with a longer bottom time, for a same post-dive interval (PDI) duration than at Closed Sea.

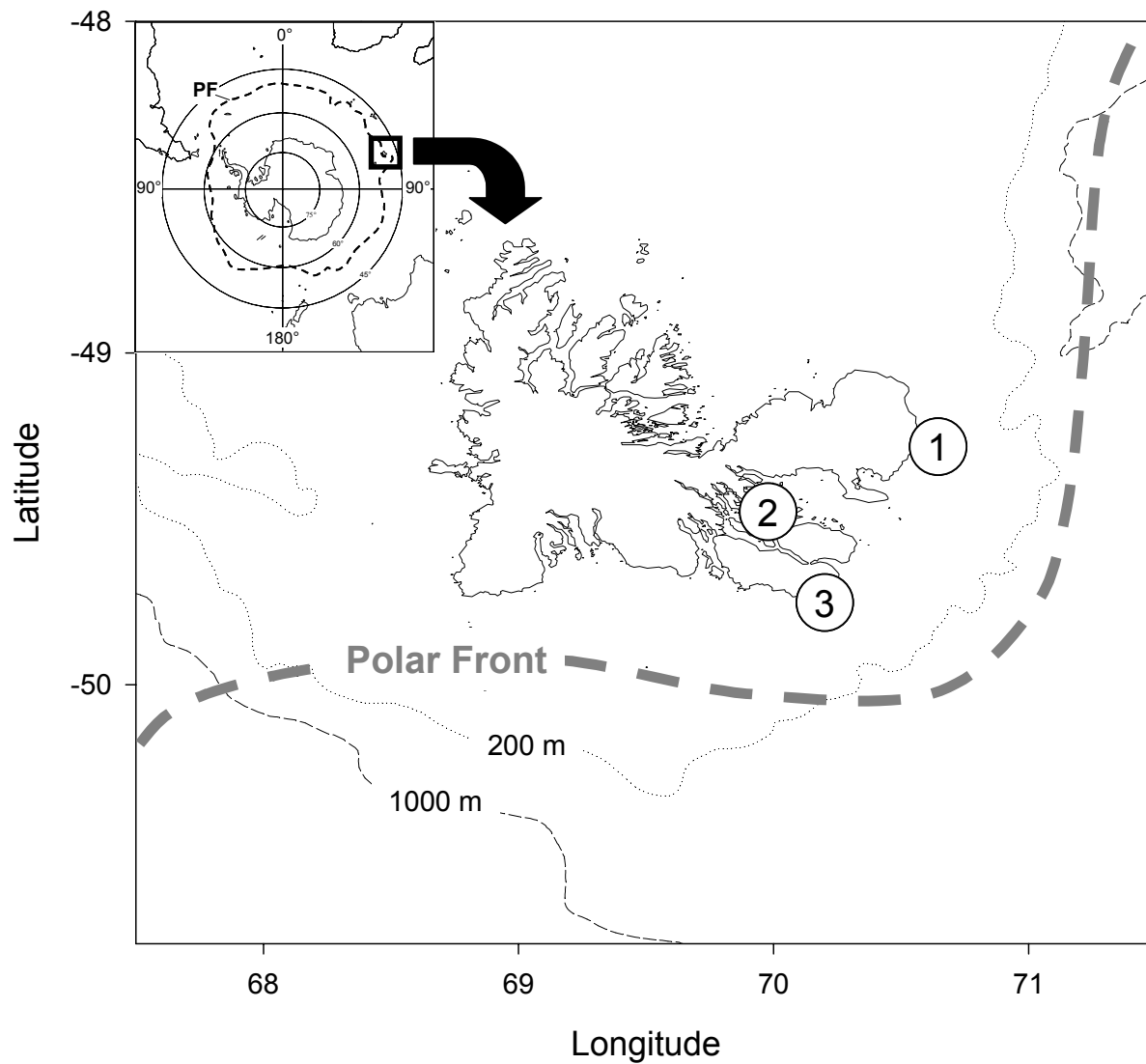


Fig. 1

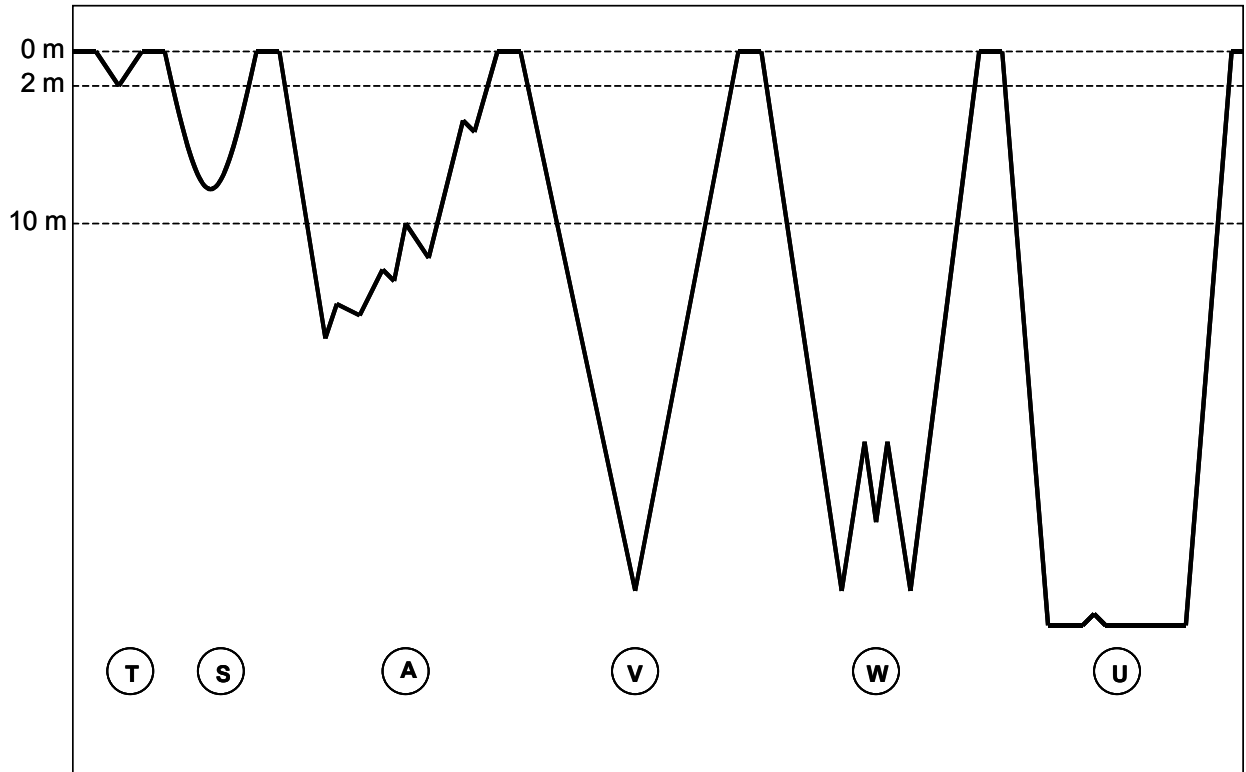


Fig. 2

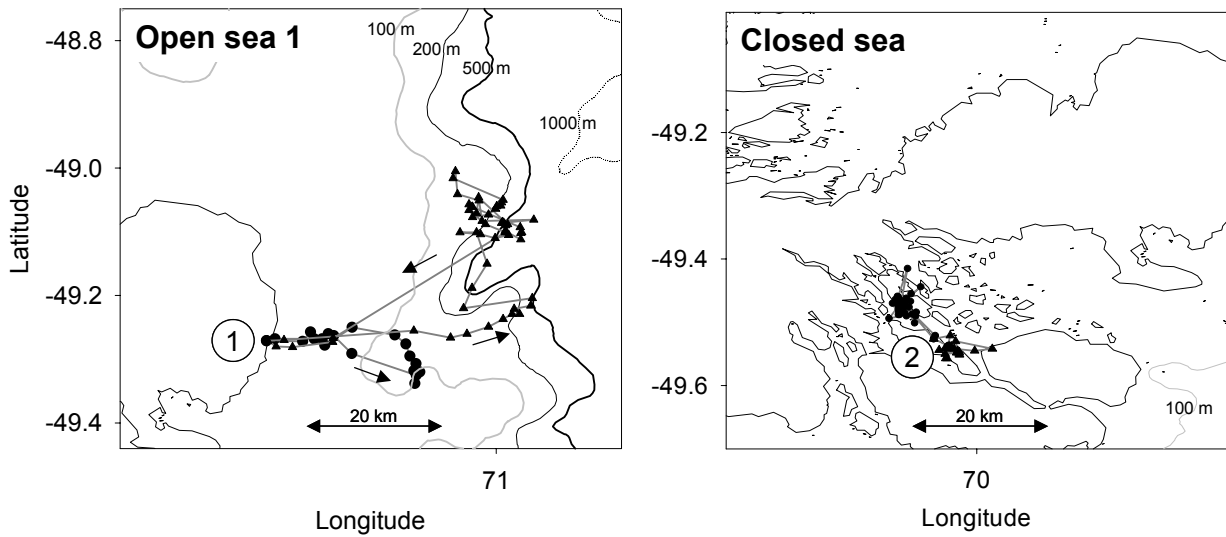


Fig. 3

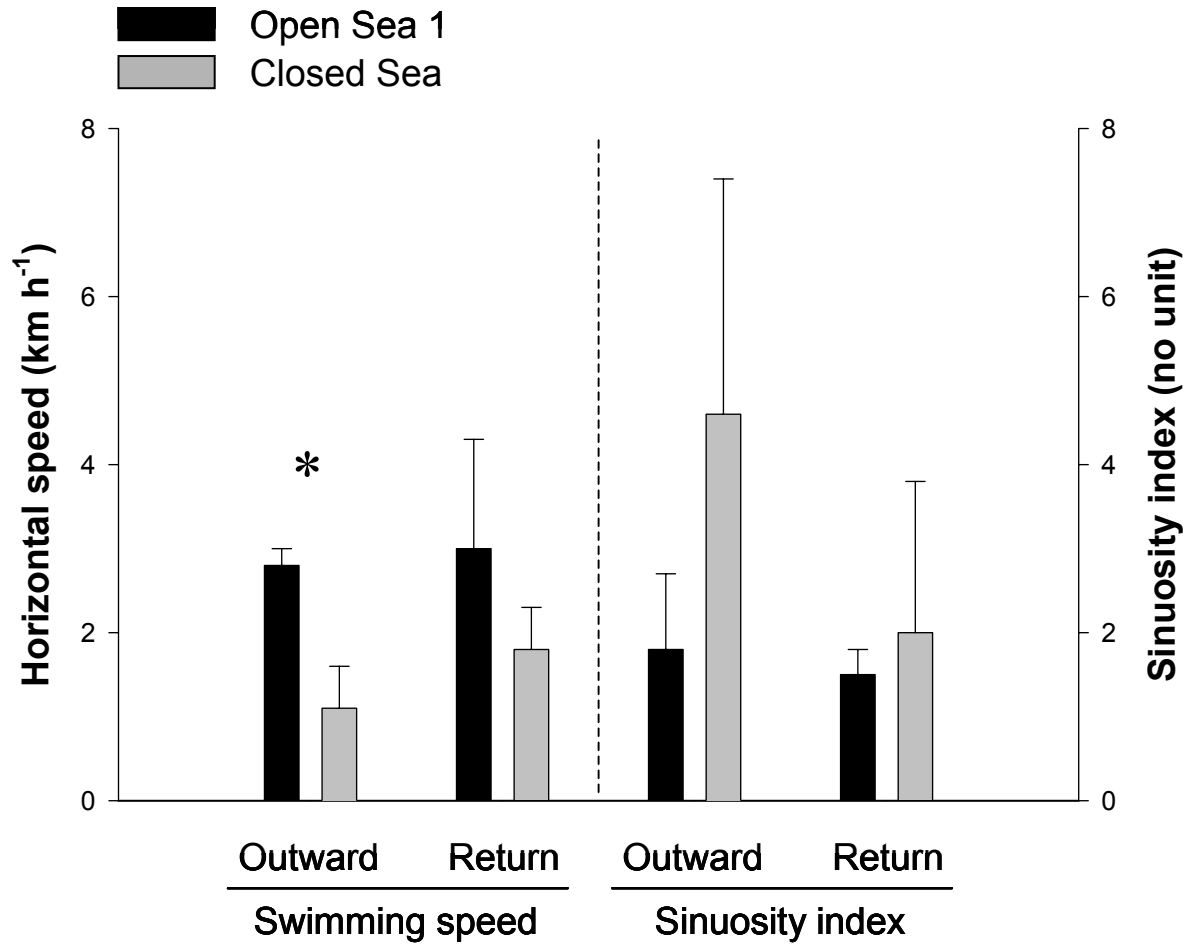


Fig. 4

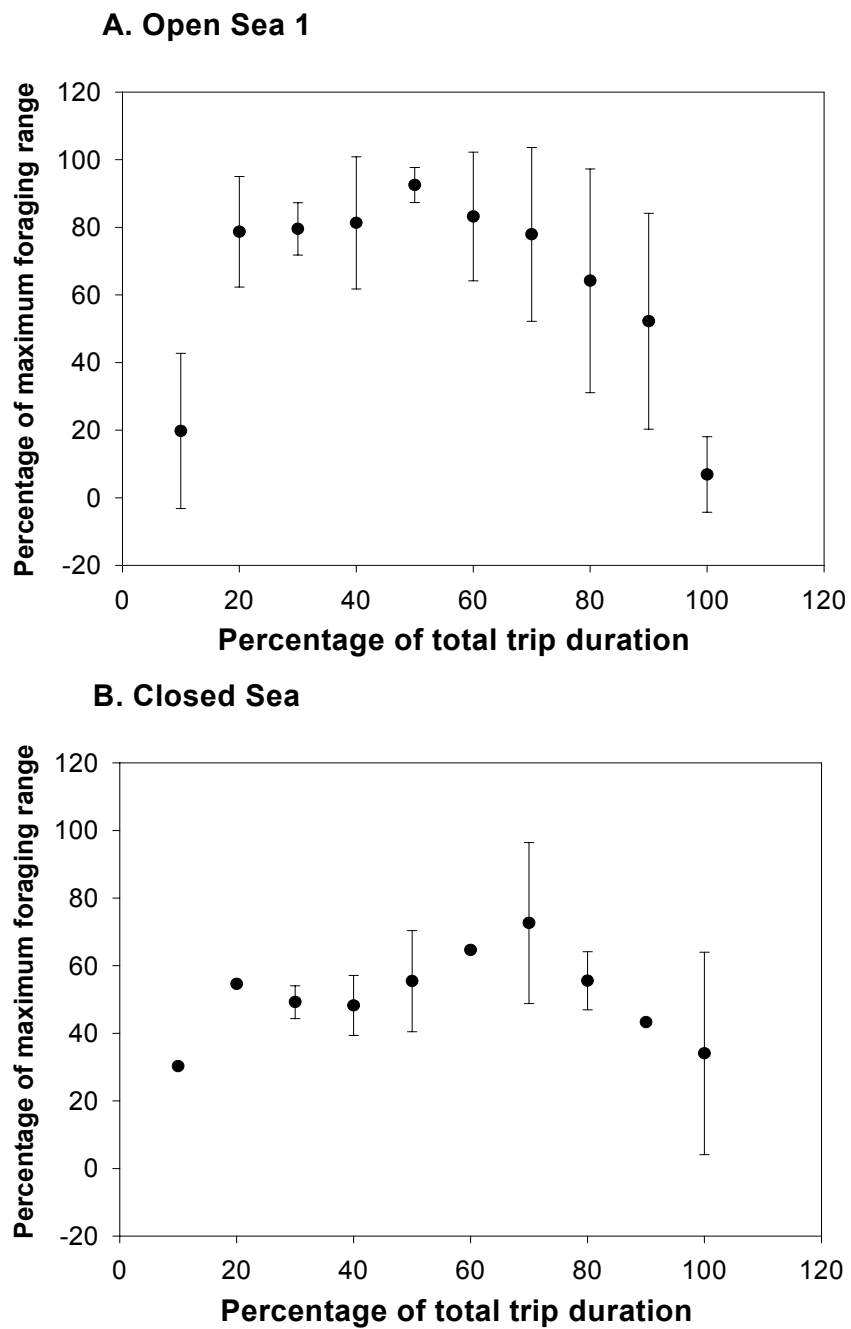
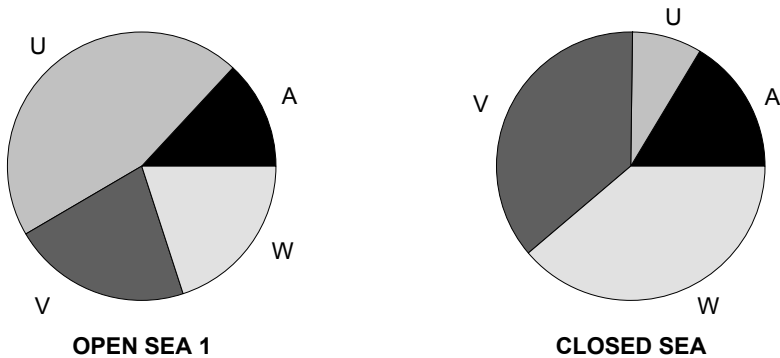


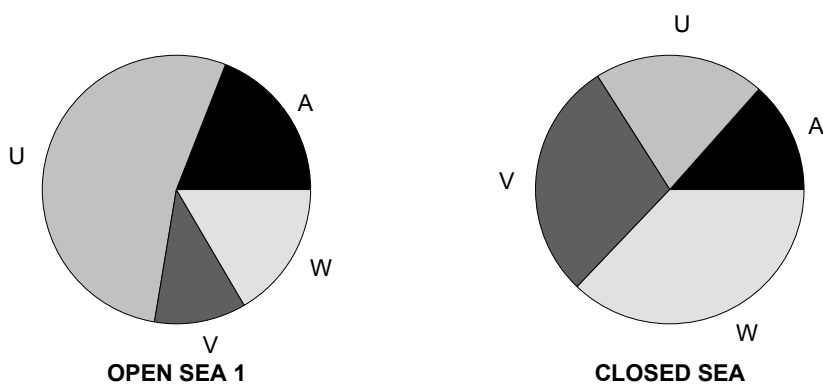
Fig. 5



A. Incubation



B. Chick guard



C. Creching

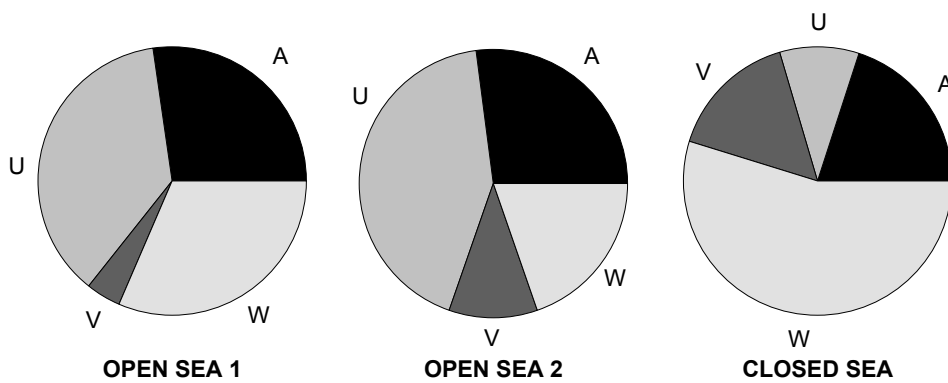


Fig. 6

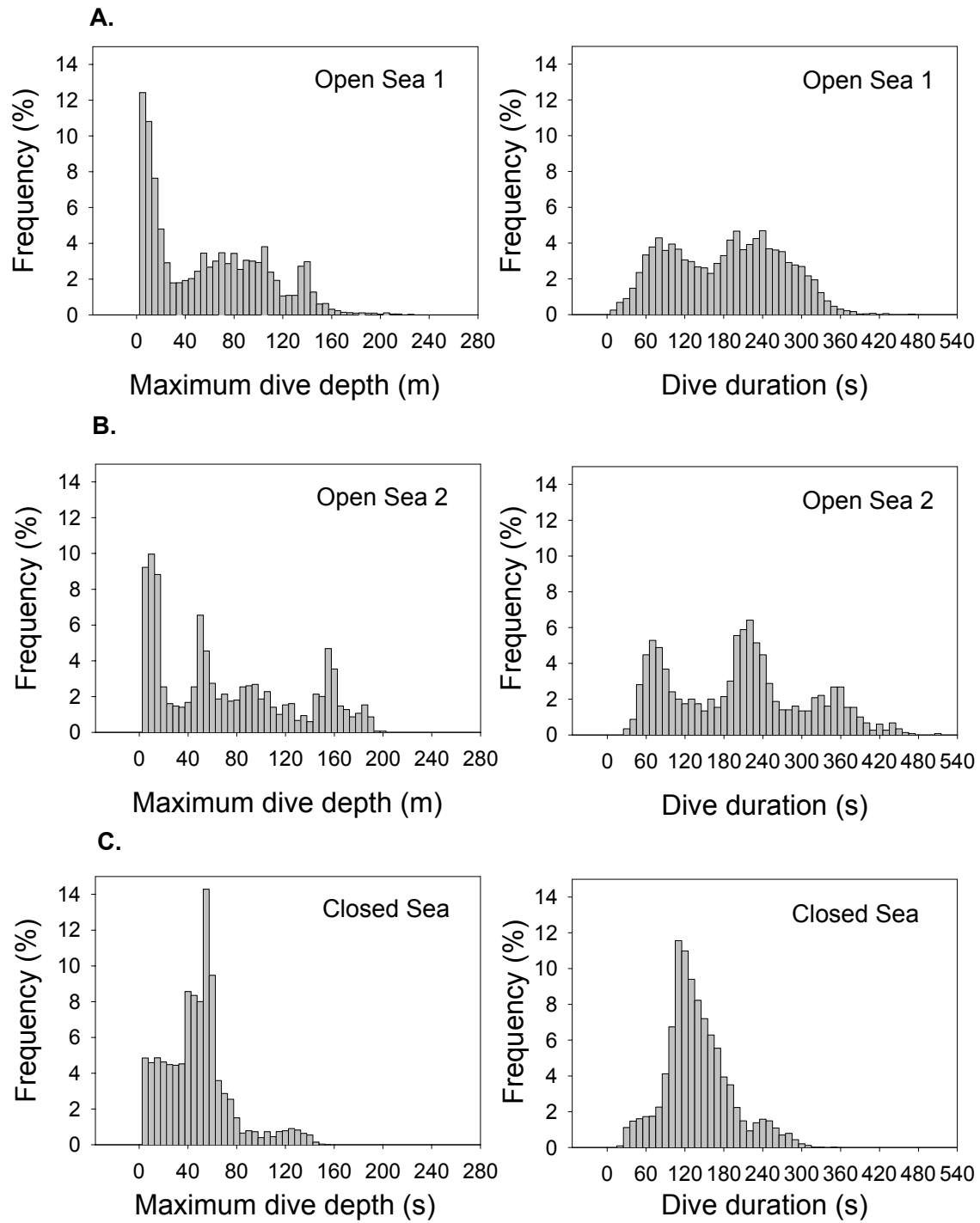


Fig. 7

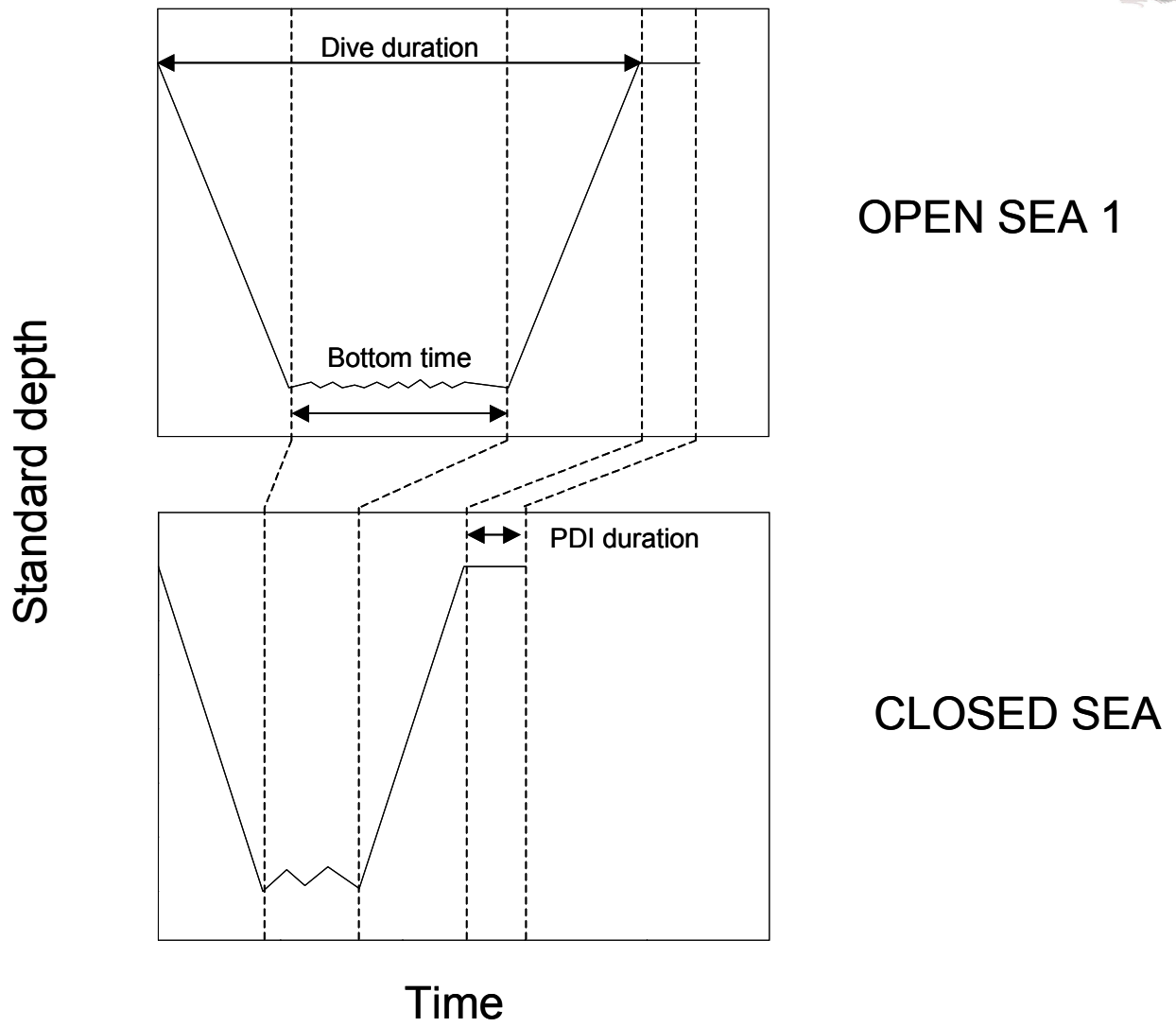


Fig. 8



Table 1. *Pygoscelis papua*. Foraging trip duration (days) of Gentoo penguins at Kerguelen Archipelago (mean \pm SD). n = number of pairs successfully followed. Data for incubation and chick guard are from the 2002 breeding season and data for crèche from the 2003 breeding season. Values in the same horizontal row not sharing a common superscript are significantly different between sites for a same breeding stage (Student *t*-test and ANOVA).

Set	Incubation		Chick guard		Crèche		
	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1	Open Sea 2	Closed Sea
Non-instrumented birds	3.16 \pm 1.00 ^a n = 29	2.08 \pm 1.15 ^b n = 24	1.50 \pm 0.76 ^a n = 28	0.98 \pm 0.19 ^b n = 12	-	-	-
VHF birds	-	-	-	-	1.17 \pm 0.54 ^a n = 10	1.07 \pm 0.47 ^a n = 9	0.69 \pm 0.26 ^a n = 9
TDR birds	2.15 \pm 0.97 ^a n = 6	2.03 \pm 0.74 ^a n = 6	0.96 \pm 0.37 ^a n = 6	0.95 \pm 0.55 ^a n = 6	2.53 \pm 1.19 ^a n = 5	1.40 \pm 1.14 ^{a,b} n = 5	0.83 \pm 0.63 ^b n = 4

Table 2. *Pygoscelis papua*. Satellite tracking data (mean \pm SD) at two sites of the Kerguelen Archipelago. n = 4 birds at Open Sea 1 and 3 birds at Closed Sea during incubation, n = 4 birds at Open Sea 1 during chick guard. Values in the same horizontal row not sharing a common superscript are significantly different (Student *t*-test).

2002	Incubation		Chick guard
	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1
Deployment period	17-30 Sept 2002	05-12 Oct 2002	19-23 Oct 2002
Absence duration (days)	2.53 \pm 1.68 ^a	3.65 \pm 2.94 ^a	2.32 \pm 1.13 ^a
At sea trip duration (days)	2.21 \pm 1.45 ^a	3.65 \pm 2.94 ^a	2.20 \pm 0.95 ^a
Number of locations	41.30 \pm 30.00 ^a	38.00 \pm 33.90 ^a	22.50 \pm 18.10 ^a
Maximum foraging range (km)	28.30 \pm 14.10 ^a	8.30 \pm 4.20 ^b	30.80 \pm 8.10 ^a



Table 3. *Pygoscelis papua*. Characteristics of foraging trips (means \pm SD) from 28 Gentoo penguins instrumented with TDRs at Kerguelen Archipelago in 2002. n = the number of birds instrumented. Values in the same horizontal row not sharing a common superscript are significantly different between sites for a same breeding stage (Student t-test).

2002	Incubation		Chick guard		Crèche
	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1
n	6	6	6	6	4
Deployment period	16 Sept-01 Oct	04-08 Oct	17-20 Oct	25-27 Oct	19-22 Nov
Absence duration (days)	2.15 \pm 0.97 ^a	2.03 \pm 0.74 ^a	0.96 \pm 0.37 ^a	0.95 \pm 0.55 ^a	1.01 \pm 0.82
At-sea trip duration (days)	2.00 \pm 1.01 ^a	1.25 \pm 0.46 ^a	0.91 \pm 0.37 ^a	0.67 \pm 0.29 ^a	0.94 \pm 0.70
Traveling time (h)	2.77 \pm 2.49 ^a	0.58 \pm 0.44 ^a	1.24 \pm 0.67 ^a	0.80 \pm 0.67 ^a	1.17 \pm 1.13
Foraging time (h)	23.69 \pm 8.76 ^a	19.63 \pm 6.83 ^a	13.46 \pm 2.99 ^a	11.14 \pm 4.19 ^a	14.28 \pm 10.75
Dive frequency (dive h ⁻¹)	9.66 \pm 3.11 ^a	17.17 \pm 4.84 ^b	12.27 \pm 2.97 ^a	16.29 \pm 3.53 ^a	13.39 \pm 6.29
Time spent at the bottom (h day ⁻¹)	4.42 \pm 1.68 ^a	2.98 \pm 1.33 ^a	6.89 \pm 2.69 ^a	3.59 \pm 1.59 ^b	7.99 \pm 2.92
Total dive rate (km trip ⁻¹)	52.50 \pm 21.13 ^a	43.98 \pm 21.96 ^a	25.28 \pm 15.30 ^a	29.42 \pm 9.67 ^a	30.09 \pm 28.31
Daily dive rate (km day ⁻¹)	25.01 \pm 7.07 ^a	20.99 \pm 4.00 ^a	26.57 \pm 13.85 ^a	34.89 \pm 9.47 ^a	25.82 \pm 8.18

Table 4. *Pygoscelis papua*. Characteristics of foraging trips (means \pm SD) from 14 Gentoo penguins instrumented with TDRs at Kerguelen Archipelago in 2003. n = the number of birds instrumented. Values in the same horizontal row not sharing a common superscript are significantly different between sites (One-way ANOVA followed by a Tukey post-hoc test).

2003	Crèche		
	Open Sea 1	Open Sea 2	Closed Sea
n	5	5	4
Deployment period	06-09 Jan	20-28 Nov	28-30 Nov
Absence duration (days)	2.53 \pm 1.19 ^a	1.40 \pm 1.14 ^{a, b}	0.83 \pm 0.63 ^b
At-sea trip duration (days)	2.16 \pm 0.99 ^a	1.40 \pm 1.14 ^{a, b}	0.53 \pm 0.41 ^b
Traveling time (h)	4.19 \pm 2.39 ^a	2.49 \pm 2.02 ^{a, b}	0.48 \pm 0.37 ^b
Foraging time (h)	28.16 \pm 12.70 ^a	15.69 \pm 10.53 ^b	8.43 \pm 6.70 ^b
Dive frequency (dive h ⁻¹)	11.51 \pm 6.12 ^a	9.74 \pm 3.86 ^a	15.03 \pm 3.30 ^b
Time spent at the bottom (h day ⁻¹)	4.90 \pm 0.74 ^a	5.22 \pm 2.21 ^a	4.02 \pm 0.76 ^a
Total dive rate (km trip ⁻¹)	61.27 \pm 33.03 ^a	35.94 \pm 29.64 ^a	18.31 \pm 15.96 ^b
Daily dive rate (km day ⁻¹)	22.77 \pm 10.07 ^a	24.65 \pm 4.20 ^a	26.16 \pm 13.05 ^a



Table 5. *Pygoscelis papua*. Characteristics of feeding dives from the randomly selected data set (see Materials and Methods) depending from site and stage at Kerguelen Archipelago in 2002. Values in italics represent standardized data. n = the number of analyzed dives. Values in the same horizontal row not sharing a common letter are significantly different between sites (Nested ANOVA with “bird” nested into “site”, incubation and chick guard data only). For diving efficiency, only U- and W-dives with post-dive intervals ≤ 325 s were taken into account.

2002	Incubation		Chick guard		Crèche
	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1	Closed Sea	Open Sea 1
n	300	300	300	300	200
Dive depth (m)	59.15 \pm 41.65 ^a	39.32 \pm 17.28 ^b	60.82 \pm 41.01 ^a	61.72 \pm 40.71 ^a	61.01 \pm 46.64
Dive duration (s)	180.85 \pm 72.49 ^a <i>0.04 \pm 0.86^a</i>	130.33 \pm 42.99 ^b <i>-0.50 \pm 0.98^a</i>	192.61 \pm 70.92 ^a <i>0.27 \pm 0.88^a</i>	155.50 \pm 63.10 ^b <i>-0.64 \pm 0.83^b</i>	201.45 \pm 100.60 <i>0.60 \pm 1.15</i>
Bottom time (s)	75.82 \pm 52.70 ^a <i>0.01 \pm 1.00^a</i>	41.60 \pm 38.30 ^b <i>-0.44 \pm 0.90^b</i>	90.06 \pm 54.36 ^a <i>0.29 \pm 0.97^a</i>	42.24 \pm 36.14 ^b <i>-0.62 \pm 0.83^b</i>	104.61 \pm 71.02 <i>0.53 \pm 1.03</i>
Post-dive interval duration (s)	39.12 \pm 39.93 ^a <i>-0.38 \pm 1.05^a</i>	38.42 \pm 37.05 ^a <i>-0.03 \pm 1.18^a</i>	35.79 \pm 34.90 ^a <i>-0.42 \pm 1.06^a</i>	38.83 \pm 39.10 ^a <i>-0.40 \pm 1.10^a</i>	51.20 \pm 57.74 <i>0.39 \pm 1.57</i>
Descent rate (m s ⁻¹)	1.09 \pm 0.50 ^a <i>0.02 \pm 1.06^a</i>	0.97 \pm 0.35 ^a <i>-0.03 \pm 0.97^a</i>	1.15 \pm 0.52 ^a <i>0.23 \pm 1.04^a</i>	1.07 \pm 0.47 ^a <i>-0.17 \pm 1.15^a</i>	1.08 \pm 0.56 <i>0.20 \pm 0.95</i>
Ascent rate (m s ⁻¹)	-1.03 \pm 0.60 ^a <i>-0.01 \pm 1.10^a</i>	-0.87 \pm 0.40 ^b <i>-0.09 \pm 0.92^a</i>	-1.10 \pm 0.61 ^a <i>0.10 \pm 0.92^a</i>	-1.00 \pm 0.49 ^a <i>-0.15 \pm 1.04^a</i>	-1.11 \pm 0.71 <i>0.31 \pm 1.11</i>
Total way vertical at the bottom (m)	8.44 \pm 7.99 ^a <i>-0.28 \pm 0.81^a</i>	10.10 \pm 9.18 ^a <i>-0.16 \pm 1.06^a</i>	9.05 \pm 8.07 ^a <i>-0.20 \pm 0.75^a</i>	8.97 \pm 8.18 ^a <i>-0.24 \pm 0.92^a</i>	9.53 \pm 8.13 <i>-0.13 \pm 0.84</i>
Diving efficiency #	0.42 \pm 0.15 ^a <i>0.06 \pm 1.07^a</i>	0.33 \pm 0.12 ^b <i>-0.62 \pm 0.90^b</i>	0.46 \pm 0.13 ^a <i>0.41 \pm 0.87^a</i>	0.32 \pm 0.12 ^b <i>-0.58 \pm 0.91^b</i>	0.45 \pm 0.10 <i>0.43 \pm 0.82</i>

Diving efficiency = bottom time / (dive duration + post-dive interval duration)

Table 6. *Pygoscelis papua*. Characteristics of feeding dives from the randomly selected data set (see Materials and Methods) depending from site and stage at Kerguelen Archipelago in 2003. Values in italics represent standardized data. n = the number of analyzed dives. Values in the same horizontal row not sharing a common letter are significantly different between sites (Nested ANOVA with “bird” nested into “site”). For diving efficiency, only U- and W-dives with post-dive intervals ≤ 325 s were taken into account.

2003	Crèche		
	Open Sea 1	Open Sea 2	Closed Sea
n	250	250	190
Dive depth (m)	68.02 \pm 49.57 ^a	66.86 \pm 54.93 ^a	45.71 \pm 28.72 ^a
Dive duration (s)	202.72 \pm 86.22 ^a <i>0.33 \pm 0.90^a</i>	201.69 \pm 99.71 ^a <i>0.35 \pm 0.91^a</i>	148.41 \pm 42.88 ^b <i>-0.21 \pm 0.68^a</i>
Bottom time (s)	90.79 \pm 51.35 ^a <i>0.25 \pm 0.85^a</i>	97.49 \pm 60.82 ^a <i>0.38 \pm 0.97^a</i>	58.87 \pm 29.65 ^b <i>-0.07 \pm 0.77^a</i>
Post-dive interval duration (s)	50.11 \pm 44.65 ^a <i>-0.22 \pm 1.13^a</i>	46.65 \pm 40.45 ^a <i>-0.28 \pm 1.23^a</i>	39.87 \pm 39.80 ^a <i>-0.16 \pm 1.41^a</i>
Descent rate (m s ⁻¹)	1.08 \pm 0.47 ^a <i>-0.13 \pm 0.78^a</i>	1.08 \pm 0.54 ^a <i>0.02 \pm 0.95^a</i>	0.94 \pm 0.35 ^a <i>-0.14 \pm 0.82^a</i>
Ascent rate (m s ⁻¹)	-1.04 \pm 0.60 ^a <i>-0.13 \pm 0.90^a</i>	-1.11 \pm 0.65 ^a <i>0.20 \pm 1.02^a</i>	-0.85 \pm 0.40 ^a <i>-0.21 \pm 0.81^a</i>
Total way vertical at the bottom (m)	16.81 \pm 14.00 ^a <i>0.46 \pm 1.12^a</i>	14.42 \pm 12.48 ^a <i>0.40 \pm 1.17^a</i>	15.02 \pm 10.35 ^a <i>0.29 \pm 0.86^a</i>
Diving efficiency #	0.41 \pm 0.11 ^a <i>0.09 \pm 0.83^{a,b}</i>	0.44 \pm 0.12 ^a <i>0.41 \pm 0.92^a</i>	0.36 \pm 0.13 ^a <i>-0.37 \pm 0.82^b</i>



Table 7. *Pygoscelis papua*. Foraging characteristics and diet of the Gentoo Penguin at different breeding localities, from North to South of the breeding range (mean with maximal values in parentheses). Rearing = Chick guard + Crèche. For the diet, we indicated the dominant taxon by mass. Cr = Crustaceans, Fi = Fish, Cr/Fi = mixed diet with dominance of crustaceans, Fi/Cr = mixed diet with dominance of fish.

Breeding stage	Locality	Trip duration (day)	Foraging range (km)	Dive frequency (dive.h ⁻¹)	Dive depth (m)	Dive duration (s)	Diet	Ref. ^a
Incubation	Crozet Is.	2.4	(130)	-	-	-	Cr	A
	Marion Is.	1-2	(54-108)	-	-	-	Fi/Cr	B
	Kerguelen Is.							C
	<i>Open Sea 1</i>	3.16	28.3 (46.0)	9.7	59.1 (225)	181 (345)	Fi	
	<i>Closed Sea</i>	2.08	8.3 (11.6)	17.2	39.3 (108)	130 (275)	Cr	
	Falkland Is.	-	-	-	-	-	Fi/Cr	D
	South Georgia Is.	1.4	(76)	-	-	-	Cr or Fi	E
Chick guard	Antarctic Peninsula	1.8	50 (200)	-	-	-	Cr	F
	Crozet Is.	1.2	(65)	-	25.3 (210)	203	Cr/Fi	A
	Marion Is.	0.34-0.99	7	-	-	-	Fi/Cr	B
	Kerguelen Is.							C
	<i>Open Sea 1</i>	1.5	30.8 (37.6)	12.3	60.8 (187)	193 (344)	Fi	
	<i>Closed Sea</i>	0.98	-	16.3	61.7 (153)	155 (295)	Cr	
	Heard Is.	-	-	-	-	-	Fi	G
	Macquarie Is.	0.52-1.70	12.7-39.1	9.5	89 (212)	210 (384)	Fi	H
	South Georgia Is.	0.26-0.50	2.4-4.1 (35)	10.9	71.4-98.2 ^b	144-168	Cr or Fi	E
	South Shetland Is.	0.19-0.52	17 (24)	14.7	-	128	Cr	I
Crèche	Antarctic Peninsula	0.08-0.29	5 (16)	18.2	34.7 (107)	(225)	Cr	F
	Kerguelen Is.							C
	<i>Open Sea 1</i>	1.17	-	12.4	65 (213)	202 (470)	Fi	
	<i>Open Sea 2</i>	1.07	5.5-21	9.7	66.9 (198)	202 (440)	Fi/Cr	
	<i>Closed Sea</i>	0.69	-	15.0	45.7 (146)	148 (278)	Cr	

^a Key to sources: A – Ridoux 1994, Bost & Jouventin 1990, Bost et al. 1994; B – Van Zinderen Bakker 1971, Adams & Brown 1983, Adams & Klages 1989, Brown et al. 1990; C – Lescroël et al. 2004, this study; D – Clausen & Pütz 2002; E – Croxall & Prince 1980b, 1987, Croxall et al. 1988, Kato et al. 1991, Williams 1991, Williams et al. 1992, Wilson et al. 1998; F – Cordier et al. 1983, Wilson et al. 1996; G – Klages et al. 1990; H – Robinson & Hindell 1996; I – Volkman et al. 1980, Trivelpiece et al. 1986, 1987.

^b Mean depth was calculated by the authors for dives deeper than 30 m.

Table 8. *Pygoscelis papua*. Characteristics of the foraging ecology at three breeding sites of the Kerguelen Archipelago. Dietary data are from Lescroël et al. 2004.

Site	Prospected area	Dive type	Diet (% by mass)			
			Fish	Crustaceans	Cephalopods	Annelids
Open Sea 1	Plateau slope	U/W	71 %	13 %	10 %	6 %
Open Sea 2	Plateau slope	U/A	38 %	28 %	20 %	14 %
Closed Sea	Neritic zone	W/V	13 %	84 %	0 %	3 %

**ANNEXE 5 : How to feed optimally under contrasted local environments ?
The case of the Kerguelen Shag**

**How to feed optimally under contrasted local environments ?
The case of the Kerguelen Shag**

Amélie Lescroël Timothée Cook Charles-André Bost

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS, UPR 1934
79360 Villiers en Bois, France

Suggested running head : Variation of foraging in the Kerguelen Shag

Marine Biology (en préparation)



ABSTRACT: We studied the influence of local environmental conditions on the foraging behaviour of a coastal diving top predator, the Kerguelen Shag (*Phalacrocorax verrucosus*), during incubation and chick-guard. We compared its pattern of nest attendance, diving behaviour and the growth of its chicks in two contrasted environments: one colony facing the open sea (Open Sea) and one colony protected in a closed bay (Closed Sea). During both breeding stages, Kerguelen shags exhibited a high intercolony variation in their foraging behaviour. At Open Sea, large-sized shags underwent relatively long trips during which they performed deep benthic dives whereas at Closed Sea, small-sized shags made shallow benthic dives during their frequent short trips for an overall similar effort. Kerguelen shags therefore appeared to adapt their diving behaviour to local environments, in close relation to their body size. We suggest that the foraging behaviour of coastal top-predators is more strongly influenced by ecological factors such as prey availability than by phylogenetic constraints.

KEY WORDS: *Phalacrocorax verrucosus* · Optimal foraging · Diving behaviour · Blue-eyed Shag · Behavioural plasticity · Geographic variation · Prey availability · Marine predator



INTRODUCTION

Following the life-history theory (Roff 1992, Stearns 1992), the foraging strategy is a key-trait in the way of an organism cope with environmental constraints. This is particularly true during the breeding period since it will affect both the adult and the offspring survival. Studying the relationships between predator foraging strategy and local environmental conditions remain challenging in the field (Pulido & Diaz 1997, Naef-Daenzer et al. 2000, Vucetich et al. 2002), and particularly in the marine environment (Grémillet et al. 2004) where predators typically operate out of human sight.

Fortunately, the development of miniaturized electronic devices for the last 20 years (see Wilson et al. 2002 for review) has allowed us to gain considerable knowledge on the foraging behaviour and energetics of diving top predators. Now, it appeared that individual marine predators can adapt their foraging strategy to changes in prey availability (Boyd et al. 1994, McCafferty et al. 1998, Ropert-Coudert et al. 2002). The influence of prey availability on predators nevertheless will differ according to several parameters like season, breeding stage and abiotic conditions (Salamolard & Weimerskirch 1993, Hunt et al. 1999, Charrassin & Bost 2001, Charrassin et al. 2002). One way to discriminate between these biotic and abiotic effects is the concomitant study of two geographically closed populations of a same species (Kirkwood & Robertson 1997, Radl & Culik 1999).

Among marine top predators, coastal seabirds have the advantage of (1) being central-place foragers and raising their offspring on earth where they can be equipped with devices, (2) being dependent of local oceanographic conditions as they forage close to their breeding colonies, and (3) giving the possibility to directly assess the output of their foraging strategy, i.e. the growth of their chicks. In the Southern Ocean, the two best-suited models are the species of the Blue-Eyed Shag group (Bernstein & Maxson 1984) and the Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) since they both are inshore feeders and the main avian benthic consumers of the sub-Antarctic and Antarctic areas (e.g. Casaux & Barrera-Oro, Wanless & Harris 1993, Ridoux 1994, Woehler 1995). Despite their important phylogenetic distance, both species exhibited extensive morphological variability at Kerguelen Archipelago, depending on the localisation of colonies (Bost et al. 1992). Additionally, local oceanographic conditions in terms of spatial distribution and type of prey, may also strongly influenced the diet, at-sea localisation and diving behaviour of the Gentoo Penguin (Lescroël et al. 2004, Lescroël & Bost in press). This led to the emergence of different foraging strategies that seem equally costly and successful (Lescroël & Bost in press, Lescroël & Bost unpublished data). In order



to enlarge our conclusions, the logical continuation is thus to examine whether the Kerguelen Shag (*Phalacrocorax verrucosus*), foraging under the same contrasted oceanographic conditions, adopt similar foraging strategies.

Cormorants are foot-propelled benthic feeders and have exceptional diving ability (Croxall et al. 1991, Wanless et al. 1993, 1995). In the sub-Antarctic area, South Georgian shags (*Phalacrocorax georgianus*, Wanless et al. 1992) and King cormorants (*Phalacrocorax albiventer*, Kato et al. 2000) show individual variation in diet and diving behaviour but absolutely nothing is known about the Kerguelen Shag foraging ecology. Between 6000 and 7000 pairs of this endemic species breed annually on Kerguelen Archipelago, in small colonies which are scattered all along the coast, experiencing a range of oceanographic conditions (Weimerskirch et al. 1989). In this study, our objectives are (1) to describe for the first time the foraging behaviour of the Kerguelen Shag, (2) to compare its pattern of nest attendance, its diving behaviour and the growth of its chicks in contrasted marine environments at Kerguelen Archipelago, and (3) to discuss on how local oceanographic conditions may affect the foraging ecology of marine coastal predators.

MATERIALS AND METHODS

Study sites. The study took place during the 2003/04 austral summer at Kerguelen Archipelago. We chose two study colonies localized in contrasted habitats (Fig. 1): one in the largest sheltered bay of the Archipelago (Île Mayès) and one exposed to the open sea, northeast of the Archipelago (Cap Cotter), hereafter called respectively Closed Sea and Open Sea. Located on a rocky shore edged with kelp belt, the Open Sea colony has direct access to the rich benthic ichthyofauna of the shelf's neritic waters (Duhamel 1987). The Closed Sea colony is located at the western part of the Morbihan Gulf, a sheltered bay of about 700 km² with shallow waters, kelp belts, muddy sand and low tidal amplitude. The Morbihan Gulf ecosystem is a simple but productive one which supports important populations of meso- and macrozooplankton (Razouls et al. 1997, Bocher et al. 2001).

Device attachment. A total of 33 breeding Kerguelen shags was equipped with time-depth recorders (TDRs) to study their foraging behaviour. We used Mk9 TDRs (67 x 17 x 17 mm, 30 g, Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) which recorded depth (resolution of 0.5 m), temperature (resolution of 0.05 °C) and light level every second. We equipped 16 incubating birds (8 at Open Sea and 8 at Closed Sea) between the 5th and 22nd of December



2003 and 17 birds with chicks (8 at Open Sea and 9 at Closed Sea) between the 22nd of December 2003 and 23rd of January 2004, with a balanced sex-ratio.

The devices were streamlined to reduce hydrodynamic drag (Culik et al. 1994). Birds were captured next to the nest after being relieved by their mates using a noose at the end of a 4 m fishing pole. Care was taken to minimize stress after the capture by covering the bird's head with a hood while they were being handled (6 to 11 min). The devices were ventrally attached (Tremblay et al. 2003) with Tesa[®] tape. Birds were weighed, measured, marked with serial numbers painted on the breast with picric acid and then released towards the sea. Birds were recaptured after at least one foraging trip. They were then weighed again, and the devices were subsequently redeployed on different individuals. All devices were recovered, except for one on a female from the Open Sea group who fed a thermally emancipated chick and did not come back to the colony before our departure, and one on a female from the Closed Sea group who came back without the TDR.

Time budget. The ventral attachment technique permitted us to determine visually the beginning and the end of the foraging trip as well as the flights by simultaneous reading of depth, light, and temperature profiles in relation to time (Tremblay et al. 2003). Moments at the colony were characterized by higher temperatures while departures at sea were distinguished by a drop in temperature and oscillations in the light signal. When landing on sea, temperature dropped rapidly and the light profile showed low values. Flights at sea were characterized by rises in temperature and by high and oscillating lights values. When flights occurred after a dive, the flight duration was removed from the post-dive interval duration calculated for this dive. The end of the foraging trip was indicated by a temperature increase and stable light values following a flight. The ventral attachment technique permitted therefore to accurately study the time budget per trip for each equipped bird.

For four of the birds (three from Open Sea and one from Closed Sea), the trip duration and the number of dives were considerably lower compared to the other birds (e.g. 0 to 3 dives), indicating that they did not perform foraging trips. They were not included in further analysis and we worked with a total of 26 files (11 at Open Sea and 15 at Closed Sea).

Diving data analysis. Dive parameters were analyzed using dedicated dive analysis software (MultiTrace, Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to determine dive depth, dive duration, bottom time (i.e. the time spent around the maximum depth, defined by the period spent at a depth equal to at least 60 % of the maximum depth with a vertical speed smaller than 0.5 m s^{-1} , which corresponds to the inflexion point of the dive before and after reaching the maximum depth), total way vertical at the bottom (i.e. the vertical distance



traveled during bottom time), and duration and vertical velocity of the descent and ascent phases. The determination of each parameter was visually verified for each dive. According to the depth resolution of TDRs, a dive was deemed to occur when the maximum depth was ≥ 1 m and when its duration was > 2 s.

Dives were visually classified by dive profile into five categories (Fig. 2). We calculated the diving efficiency (bottom time/(dive duration + post-dive interval duration), Ydenberg & Clark 1989) for U- and W-dives, excluding dives with an extended post-dive interval > 240 s (bout-ending criterion, Gentry & Kooyman 1986).

For comparison of specific dive parameters (e.g. maximum depth, dive duration), dives were treated independently. As maximum depth reached during a dive influenced all other dive parameters (Wilson et al. 1996, Wilson et al. 1997, Cherel et al. 1999), data were standardized (Sokal & Rohlf 1995) depth-by-depth to compare normal deviates of dive parameters independently of depth (Tremblay & Cherel 2000). As the maximum dive depth reached 56 m at Closed Sea, we standardized data every 5 m class between 0 and 55m.

Feeding frequency and effect of instrumentation. We estimated the effect of the instrumentation by comparing foraging trip duration between instrumented and non-instrumented birds. For that, we painted a mark on the neck of 14 to 32 incubating birds in Open Sea and Closed Sea without catching them, using a brush with a long handle. We were then able to know at a distance which one of the mates (marked or not) was at sea and which one was on the nest. Hence, the foraging trip durations and the number of trips per day were visually assessed for non-instrumented birds by seven observations per day during incubation and chick guard for 4 to 6 days. To compare trip durations between sites and stages, we used individual averages recorded for each bird.

Foraging effort and success. We used four indices of foraging effort: (1) the number of foraging trips per day, (2) the total duration of each foraging trip, (3) the dive rate (i.e. the vertical distance traveled) per foraging trip and the daily dive rate (i.e. the dive rate per trip multiplied by the number of trips per day), (4) the total time spent underwater (i.e. during foraging dives) per foraging trip. We also compared the dive frequency per hour and the total time spent at the bottom per trip between sites and stages. We used the difference in body mass between mass at departure and mass at return of equipped birds as an index of foraging success.

Chick growth. We followed chick growth in 20 nests at Open Sea and 15 nests at Closed Sea. Hatching rank was recorded and chicks were marked with temporary numbered Tesa[®] tape band. Biometry (wing length, tarsus length, skull length = head + bill) and body mass of



the chicks were measured every two days during two weeks at Open Sea and every day during one week only at Closed Sea due to logistical obligations. Hence, growth rates of structural elements and body mass were obtained for the linear growth phase (8-20 days old) at both Open Sea and Closed Sea colonies. We used a principal component analysis to extract a factor score (PC1) from the growth rate of the wing, tarsus and skull. PC1 was used as an index of size and we used the residuals of a linear regression of body mass on size as an index of body condition.

Statistics. Data were analyzed statistically using Systat 7.0 and Genstat 8. Values are given as means \pm SD unless stated otherwise. Comparisons of trip durations and index of foraging effort and success between sites and breeding stages, as well as comparisons of chick growth rates and condition between sites and hatching ranks, were made using Student's *t*-test or ANOVA. The effect of site and stage on dive parameters was analysed using residual maximum likelihood analyses (REML, Patterson & Thompson 1971). Site and stage were entered as fixed factors and bird as a random factor. Then, the effect of fixed factors was determined by comparing Wald statistics with *F*-distributions. Normality and homoscedasticity were tested when using parametric tests and logarithmic transformations were carried out when necessary. Significance was assumed for $p < 0.05$.

RESULTS

Effect of instrumentation

The foraging trip duration did not differ significantly between instrumented and non-instrumented birds despite a trend for TDR birds to perform shorter trips (Table 1).

Time budget

During a foraging trip, Closed Sea shags spent the majority of their time diving whereas Open Sea shags spent most of the time resting on water (Fig. 3). Hence, Closed Sea shags spent significantly more time diving than Open Sea birds ($F_{1,26} = 20.27$, $p < 0.01$). Shags from Open Sea used this time to fly ($F_{1,26} = 18.39$, $p < 0.01$) and to rest on water ($F_{1,26} = 27.38$, $p < 0.01$) for a longer time. Shags from both sites spent little time resting on earth, outside the colony ($F_{1,26} = 0.74$, $p = 0.40$).

Foraging effort and success

During a day, Closed Sea shags performed a higher number of shorter trips than did Open Sea ones (Table 2). At both sites, shags tended to increase the number of trips and to reduce their length during chick guard. Globally, this led to the same amount of time daily dedicated to foraging, i.e. 7.22 to 8.16 h day⁻¹ whatever the site or the breeding stage. Whether dive frequency was higher at Closed Sea (25.20 ± 21.68 vs 15.49 ± 19.54 dives h⁻¹ at Open Sea



during incubation, 35.11 ± 18.20 vs 5.43 ± 2.26 dives h^{-1} at Open Sea during chick guard, $F_{1,26} = 8.04$, $p = 0.01$), dive rates and daily dive rates did not differ between sites nor between stages, despite a trend to increase during chick guard. During a trip, the absolute time spent underwater neither differ between sites or stages but this is the consequence of shorter trips at Closed Sea. In the same way, the time spent at the bottom did not differ between sites or stages (0.58 ± 0.31 h at Open Sea vs 1.13 ± 0.98 h at Closed Sea during incubation, 0.97 ± 0.35 at Open Sea vs 1.34 ± 0.89 h at Closed Sea during chick guard; $F_{1,26} = 1.78$, $p = 0.20$ for the effect of site, $F_{1,26} = 0.84$, $p = 0.37$ for the effect of stage). In fact, birds from both sites allocated the same daily amount of time to foraging activities but Closed Sea shags worked harder, spending 45 to 55 % of this time diving, compared to 26 to 31 % for Open Sea shags (Fig. 3).

Working harder, shags from Closed Sea nonetheless encountered quite the same foraging success than shags from Open Sea during incubation (75.2 ± 77.4 g vs 83.3 ± 112.5 g, $t_{12,14} = 0.16$, $p = 0.88$) and tended to have a much lower one during chick guard (9.4 ± 106.0 g vs 100.0 ± 168.1 g, $t_{12,14} = 1.24$, $p = 0.24$) despite a high inter-individual variation that led to statistical non-significance.

Dive types

Closed Sea shags performed a much higher proportion of very shallow, non-foraging C-dives (59.2 and 38.1 % of all dives during incubation and chick guard respectively) compared to Open Sea birds (9.0 and 4.4 % during incubation and chick guard) ($F_{1,26} = 30.98$, $p < 0.01$). Foraging dives were exclusively diurnal and, at both sites, most of them are benthic U-dives (Fig. 4). Kerguelen shags performed a total of 471 foraging dives at Open Sea and 2140 at Closed Sea. Overall, shags from both sites showed a similar use of dive types (U-dives: $F_{1,26} = 0.76$, $p = 0.39$; W-dives: $F_{1,26} = 1.42$, $p = 0.25$; V-dives: $F_{1,26} = 2.62$, $p = 0.12$) despite a trend for Closed Sea shags to perform more pelagic A-dives ($F_{1,26} = 3.19$, $p = 0.09$). At both sites, the use of V-dives decreased during chick guard compared to incubation ($F_{1,26} = 9.48$, $p < 0.01$) as the use of W-dives tended also to do ($F_{1,26} = 3.27$, $p = 0.08$).

Dive parameters

Among all foraging dives, the deepest reached 108.5 m at Open Sea and 56.0 m at Closed Sea, and the longest lasted 321 s at Open Sea and 192 s at Closed Sea. In fact, whether shags from both sites used mostly the same dive types, they exhibited large differences in terms of depth use (Fig. 5). Both exhibited diving modes at 5-10 m and 25-35 m depth but Closed Sea shags performed almost 90 % of their dives at depth lower than 20 m whereas Open Sea shags



performed about 30 % of their dives at depth deeper than 55 m (i.e. the maximal dive depth at Closed Sea), exhibiting a third mode at 85-95 m.

Furthermore, all along the breeding cycle Open Sea shags performed dives two to four times deeper and two to three times longer than Closed Sea birds (Table 3). During a dive, they also spent more time at the bottom where they seem to be more active as illustrated by a higher vertical distance travelled. On the other hand, shags from Closed Sea showed a better diving efficiency. For a same site, none of the dive parameters did vary significantly between breeding stages.

Dive cycle of feeding dives

Since maximal depth reached during a dive influence the other dive parameters, we have to examine the standardized data in order to know whether the differences between sites persist for a same depth class. In fact, the precedent differences in terms of dive parameters all came from the huge difference of dive depth between sites. Hence, for a same depth, the diving efficiency was still higher at Closed Sea (REML: $F_{1,25} = 7.24$, $p = 0.01$) but this time, this was the consequence of a longer bottom time ($F_{1,25} = 4.82$, $p = 0.04$), a longer total dive duration ($F_{1,25} = 7.24$, $p = 0.01$) and a shorter post-dive interval duration ($F_{1,25} = 14.23$, $p < 0.01$) at Closed Sea compared to Open Sea. Thus, when diving between 0 and 55 m depth, Kerguelen shags showed a differential management of time between both sites.

Chick growth

Obviously, shags from Closed Sea had difficulty rearing their three chicks (Table 4). Whether first- and second-hatch chicks grew at about the same rate in both sites, the remaining third-hatched chicks loose mass at Closed Sea. However, the effect of site on the growth rate of body mass was not statistically significant (Two way ANOVA: $F_{1,48} = 1.77$, $p = 0.19$). Nevertheless, at both stages, hatching rank had a significant effect on the growth rate, with first-hatched chick growing faster than the rest of the brood ($F_{2,48} = 11.55$, $p < 0.01$). This effect is stronger at Closed Sea ($F_{2,48} = 3.49$, $p = 0.04$). Moreover, chicks from Closed Sea were in a much poorer condition than were those from Open Sea ($F_{1,48} = 23.01$, $p < 0.01$). And once again, the first-hatched chick tended to be in better condition than the third one ($F_{2,48} = 3.07$, $p = 0.06$).

DISCUSSION

Effect of instrumentation

The mass load of the device may increase the cost of flight (Caccamise & Hedin 1985) but TDRs only accounted for 1.5 % of the bird's body mass and are therefore unlikely to have



significantly impacted the energetic budget of equipped shags (Kenward 1987). The drag effect can also reduce swimming speed or increase the cost of transport in water (Wilson et al. 1986, Boyd et al. 1997). However, we did not find any significant effect of the devices on trip duration. Moreover, Tremblay et al. (2003) did not observe any effect related to the ventral attachment method on the trip duration, body mass or hormone levels of common guillemots (*Uria aalge*), a species twice as small as the Kerguelen Shag. Thus, we conclude that TDRs had little effect on the behaviour of the birds.

Foraging effort

In adopting different strategies, more frequent and shorter trips at Closed Sea compared to Open Sea, birds from both sites finally allocated the same daily amount of time to foraging activities. Kerguelen shags foraged for a total of 7.7 h per day, a value comparable to data available for other Blue-eyed Shag species. Hence, Kerguelen shags foraged longer than Heard shags (*P. nivalis*) which forage also on the Kerguelen-Heard shelf (6.7 h, Green & Williams 1997), Crozet shags (*P. melanogenis*, 6.0 h, Tremblay et al. in press), South Georgia shags (*P. atriceps*, 6.2 h, Wanless et al. 1995) and Macquarie Shags (*P. purpurascens*, 4.2-5.0 h, Brothers 1985, Kato et al. 1996) but shorter than Antarctic shags (*P. bransfieldensis*, 9.0 h, Bernstein & Maxson 1985).

Nevertheless, Closed Sea birds appeared to work harder when foraging since they dedicated more time to diving than Open Sea birds. However, Open Sea shags flew for a significantly longer time during their foraging trips, probably indicating that they foraged on more distant areas. Given the high energetic cost of flights (Bevan et al. 1997), it is not obvious whether Closed Sea parents made a greater foraging effort than Open Sea ones. Clearly, this requires a precise quantification of the daily energetic budget, for example using double-labelled water.

Diving pattern

Unlike Gentoo penguins foraging in the same contrasted environments (Lescroël & Bost in press), Kerguelen shags used globally the same dive types at both sites, performing mainly benthic U-shaped dives. We may therefore infer that they were feeding predominantly on bottom-living species as other Blue-eyed Shag species (Brothers 1985, Green et al. 1990, Croxall et al. 1991, Wanless et al. 1992, Wanless & Harris 1993, Kato et al. 1996, Green & Williams 1997, Tremblay et al. in press), although Closed Sea shags might sometimes also feed in mid-water as indicated by a slightly higher proportion of A-dives.

On the other hand, Kerguelen shags from both sites exhibited huge differences in dive depth. This leads to several inferences. First, as they fed mainly on the bottom, it would mean that Open Sea shags, as also indicated by their higher flight durations, should exploit more



distant areas. But above all, the dive depth is explained by the site bathymetry. Hence, the Morbihan Gulf is characterised by shallow waters, and waters are less than 50 m depth within a radius of about 2.5 km of the Closed Sea colony (data from the Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, France). On the other hand, the Open Sea colony faced the Kerguelen shelf and is only 1.5 km apart from the 50 m isobath. Second, Open Sea shags probably fed on more abundant or more energetically valuable prey than Closed Sea shags. In the context of optimal foraging, benthic divers would indeed be expected to maximize the proportion of bottom time within a dive cycle (= dive duration + post-dive interval duration), i.e. the diving efficiency (Wilson & Wilson 1988, Houston & Carbone 1992, Carbone & Houston 1996). Well, as find in King cormorants (*P. albiventer*, Kato et al. 2000), the diving efficiency is higher for the shallow dives performed at Closed Sea. Thus, if Open Sea shags made deeper dives despite the associated lower diving efficiency, this should be compensated by a higher energetic pay-off (Costa 1991). This hypothesis is strengthened by the higher total way vertical travelled at the bottom by Open Sea shags during deep dives, undulations during the bottom phase of a dive being thought to indicate feeding (Kirkwood & Robertson 1997, Ropert-Coudert et al. 2000, Simeone & Wilson 2003). Third, the dive depth and diving efficiency differences may also have been triggered by body size differences. Indeed shags equipped during this study were 25 % heavier (2458.3 ± 238.4 g at Open Sea vs 1818.3 ± 214.5 at Closed Sea, $t_{32,30} = 8.00$, $p < 0.01$) and 7 % larger (considering tarsus, wing and skull, $t_{32,30} > 5.00$, $p < 0.01$ for all three measurements) at Open Sea compared to Closed Sea (see also Bost et al. 1992). Following the predictions of Mori's models for optimal foraging, (1) a larger diver should make deeper and longer dives and stay longer on the surface than smaller divers (Mori 1998), (2) foraging efficiency of larger divers is not always greater than smaller divers although the larger divers forage at depth of higher density (Mori 1998), and furthermore (3) animal that forage prey in shallower water should be smaller or smaller divers should seek prey in shallower water even if the diver can dive to greater depth (Mori 2002). Therefore, in our study, differences in dive depth likely might be a consequence of different optimal dive depths given the shag body sizes at both sites or different optimal body sizes given the depth of prey in both habitats. Bathymetry being markedly different between sites, we may favour the latter hypothesis.

Foraging output

Despite an equal or higher foraging effort and a higher diving efficiency, Closed Sea shags did not come ashore with larger meals. Moreover, Closed Sea chicks exhibited a higher brood reduction and were in a poorer condition than Open Sea ones, giving



evidence on behalf of poor feeding conditions at this site. As shag nestlings may engage mechanisms of energy saving during temporal food shortage (Moe et al. 2004), such an effect on brood reduction should be the consequence of low food availability at Closed Sea over the whole period of chick growth. Our study covering one breeding season, we can not know whether the 2003-2004 breeding season was a bad year in terms of food availability or whether the Closed Sea site is a less suitable habitat for Kerguelen shags than the Open Sea site. Nevertheless, the diet of the Blue-eyed Shag species is mainly made of bottom-living nototheniid fish during the breeding season (Green et al. 1990, Croxall et al. 1991, Wanless et al. 1992, Wanless & Harris 1993, Kato et al. 1996, Green & Williams 1997, Tremblay et al. in press) which are known to be particularly abundant north-east of Kerguelen (Duhamel 1987, 1993, Koubbi et al. 2000), i.e. near Open Sea. In this case, the cost of longer foraging trips might be mitigated by availability of predictable prey (Watanuki et al. 2004). The Morbihan Gulf however mainly supports abundant populations of pelagic crustaceans (Bost et al. 1994, Razouls et al. 1996, 1997, Bocher et al. 2001) together with less abundant nototheniid populations (Duhamel 1987, Koubbi et al. 2001).

Seasonal variation

To our knowledge, our study is the first one to investigate the foraging behaviour of a Blue-eyed shag species during more than one breeding stage. At both sites, Kerguelen shags tended to increase their daily trip frequency to feed their chicks compared with incubation. No other parameters of their diving behaviour varied between incubation and chick guard. This may be explained by shags increasing their efficiency by foraging in richer prey patches during chick guard (Grémillet et al. 2004) or by shags still working at their maximum capacities during incubation. The former seems to be the case of Open Sea shags with larger mass gain during chick guard, and the latter would match the Closed Sea situation with poor mass gain and high proportion of time dedicating to diving.

Conclusion

Kerguelen shags exhibited a high intercolony variation in their foraging behaviour. At Open Sea, large-sized shags underwent relatively long trips during which they performed deep benthic dives whereas at Closed Sea, small-sized shags made shallow benthic dives during their frequent short trips for an overall similar effort. We hypothesized that the different local environments, in terms of bathymetry and probably also of prey availability, required different diving modes associated with different optimal body sizes. Conducted over one breeding season, our results must be taken with caution. However, we think that our



conclusions are fully coherent with our current knowledge of both the Blue-eyed Shag ecology and the optimal diving behaviour theories.

Under the same contrasted foraging conditions, the Kerguelen Shag nonetheless appeared less opportunist than the Gentoo Penguin, targeting demersal prey whatever the conditions whereas the Gentoo Penguin was able to forage on benthic, semipelagic or mesopelagic resources (Lescroël et al. 2004, Lescroël & Bost in press). Finally, we suggest that the foraging behaviour of coastal top-predators is more strongly influenced by ecological factors such as prey availability than by phylogenetic constraints.

Acknowledgements. This work was supported by the Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV, Programme N° 394), the Terres Australes et Antarctiques Françaises and the Centre National de la Recherche Scientifique. We would like to thank D. Hyrenbach who provided extensive help in the field as well as Alain Lamalle and the members of the 53th and 54th missions at Kerguelen, especially F. Le Bouard, C. Marteau and L. Longuevergne. The authors are also grateful to J. Lage who provided his software.



LITERATURE CITED

- Bernstein NP, Maxson SJ (1984) Sexually distinct daily activity patterns of Blue-eyed Shags in Antarctica. *Condor* 86:151-156
- Bernstein NP, Maxson SJ (1985) Reproductive energetics of Blue-eyed Shags in Antarctica. *Wilson Bull* 97:450-462
- Bevan RM, Boyd IL, Butler PJ, Reid K, Woakes AJ, Croxall JP (1997) Heart rates and abdominal temperatures of free-ranging South Georgian shags, *Phalacrocorax georgianus*. *J Exp Biol* 200:661-675
- Bocher P, Cherel Y, Labat J-P, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 223:261-276
- Bost CA, Jouventin P, Pincson Du Sel N (1992) Morphometric variability on a microgeographical scale in two inshore seabirds. *J Zool Lond* 226:135-149
- Bost CA, Koubbi P, Genevois F, Ruchon L, Ridoux V (1994) Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Islands. *Polar Biol* 14:147-153
- Boyd IL, Arnould JPY, Barton T, Croxall JP (1994) Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *J Anim Ecol* 63:703-713
- Boyd IL, McCafferty DJ, Walker TR (1997) Variation in foraging effort by lactating Antarctic fur seals: Response to simulated increased foraging costs. *Behav Ecol Sociobiol* 40:135-144
- Brothers NP (1985) Breeding biology, diet and morphometrics of the King Shag *Phalacrocorax albiventer purpurescens* at Macquarie Island. *Aust. Wildl Res* 12:81-94
- Caccamise DF, Hedin RS (1985) An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bulletin* 97:306-318
- Carbone C, Houston AI (1996) The allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Anim Behav* 51:1247-1255
- Casaux R, Barrera-Oro () Shags in Antarctica : the unique demersal fish predator flying birds. Their feeding behaviour and ecological role in the marine food web.
- Charrassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar Ecol Prog Ser* 221:285-297
- Charrassin JB, Park YH, Le Maho Y, Bost CA (2002) Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters* 5:317-319



Cherel Y, Tremblay Y, Guinard E, Georges JY (1999) Diving behaviour of female northern rockhopper penguins, *Eudyptes chrysocome moseleyi*, during the brooding period at Amsterdam Island (Southern Indian Ocean). *Mar Biol* 134:375-385

Costa D (1991) Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *Amer Zool* 31:111-130

Culik BM, Bannasch R, Wilson RP (1994) External devices on penguins: how important is shape? *Mar Biol* 118:353-357

Croxall JP, Naito Y, Kato A, Rothery P, Briggs DR (1991) Diving patterns and performance in the Antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*. *J Zool Lond* 225:177-199

Duhamel G (1987) Ichtyofaune des Secteurs Indien Occidental et Atlantique Oriental de l'océan austral: Biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Duhamel G (1993) Distribution, abondance et principales caractéristiques biologiques des espèces de la ZEE des îles Kerguelen en 1987 et 1988. In: Duhamel G (ed) Campagnes SKALP 1987 et 1988 aux îles Kerguelen à bord des navires "SKIF" et "KALPER". *Rapp Camp Mer Publ IFRTP* 93-01:194-251

Gentry RL, Kooyman GL (1986) Methods of dive analysis. In: Gentry RL, Kooyman GL (eds) *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton, p28-40

Green K, Williams R (1997) Biology of the Heard Island Shag *Phalacrocorax nivalis*. 3. Foraging, diet and diving behaviour. *Emu* 97:76-83

Green K, Williams R, Woehler EJ, Burton HR, Gales NJ, Jones RT (1990) Diet of the Heard Island cormorant *Phalacrocorax atriceps nivalis*. *Antarct Sci* 2:139-141

Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, Mellet M, Kato A, Robin JP, Chaillon PE, Gendner JP, Lorentsen SH, Le Maho Y (2004) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Funct Ecol* 18:1-7

Houston AI, Carbone C (1992) The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behav Ecol* 3:255-265

Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds). *Proc 22 Int Ornithol Congr Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg

Kato A, Naito Y, Watanuki Y, Shaughnessy PD (1996) Diving pattern and stomach temperatures of foraging King cormorants at subantarctic Macquarie Island. *Condor* 98:844-848

Kato A, Watanuki Y, Nishiumi I, Kuroki M, Shaughnessy P, Naito Y (2000) Variation in foraging and parental behavior of King cormorants. *Auk* 117:718-730



Kenward R (1987) Wildlife radio tagging. Equipment, field techniques and data analysis. Academic Press Inc., London.

Kirkwood R, Robertson G (1997) The foraging ecology of female Emperor Penguins in winter. *Ecol Monogr* 67(2):155-176

Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2000) Role of bay, fjord and seamount on the early life history of *Lepidonotothen squamifrons* from the Kerguelen Islands. *Polar Biol* 23:459-465

Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2001) Seasonal relative abundance of fish larvae inshore at Iles Kerguelen, Southern Ocean. *Antarct Sci* 13:385-392

Lescroël A, Bost CA (In press) Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser*

Lescroël A, Ridoux V, Bost CA (2004) Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biol* 27:206-216

McCafferty D, Boyd IL, Walker TR, Taylor RI (1998) Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 166:285-299

Moe B, Brunvoll S, Mork D, Brobakk TE, Bech C (2004) Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J Exp Biol* 207:4067-4076

Mori Y (1998) Optimal choice of foraging depth in divers. *J Zool Lond* 245:279-283

Mori Y (2002) Optimal diving behaviour for foraging in relation to body size. *J Evol Biol* 15:269-276

Naef-Daenzer L, Naef-Daenzer B, Nager RG (2000) Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *J Avian Biol* 31:206-214

Patterson HD, Thompson R (1971) Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58:545-554

Pulido FJ, Diaz M (1997) Linking individual foraging behavior and population spatial distribution in patchy environments: a field example with Mediterranean blue tits. *Oecologia* 111:434-442.

Radl A, Culik BM (1999) Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Mar Biol* 133:381-393

Razouls S, Koubbi P, Mayzaud P (1996) Spatio-temporal distribution of mesozooplankton in a sub-Antarctic coastal basin of the Kerguelen Archipelago (southern Indian Ocean). *Polar Biol* 16:581-587

Razouls S, De Bovée F, Delille D, Fiala M, Mayzaud P (1997) Temporal variability of bacteria, phytoplankton and zooplankton assemblages of the sub-Antarctic Morbihan Bay



(Kerguelen Archipelago). In: Battaglia B et al. (eds) Antarctic communities, species, structure and survival. Cambridge University Press, Cambridge, p 86-92

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar Ornithol* 22:1-192

Ropert-Coudert Y, Kato A, Bost CA, Rodary D, Sato A, Le Maho Y, Naito Y (2002) Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? *Marine Biol* 140:647-652

Salamolard M, Weimerskirch H (1993) Relationship between foraging effort and energy requirement throughout the breeding season in the Wandering albatross. *Funct Ecol* 7:643-652

Simeone A, Wilson RP (2003) In-depth studies of magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) foraging: can we estimate prey consumption by perturbations in the dive profile? *Mar Biol* 143:825-831

Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York

Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 204:257-267

Tremblay Y, Cherel Y, Oremus M, Tveraa T, Chastel O (2003) Unconventional ventral attachment of time-depth recorders as a new method for investigating time budget and diving behaviour of seabirds. *J Exp Biol* 206:1929-1940

Tremblay Y, Cook TR, Cherel Y (in press) Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags. *Can J Zool*

Vucetich JA, Peterson RO, Schaefer CL (2002) The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83:3003-3013

Wanless S, Harris MP (1993) Use of mutually exclusive areas by adjacent colonies of Blue-eyed Shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Colonial Waterbirds* 16:176-182

Wanless S, Harris MP, Morris JA (1992) Diving behaviour and diet of the blue-eyed shag at South Georgia. *Polar Biol* 12:713-719

Wanless S, Corfield T, Harris MP, Buckland ST, Morris JA (1993) Diving behavior of the Shag *Phalacrocorax aristotelis* (Aves: Pelecaniformes) in relation to water depth and prey size. *J Zool Lond* 231:11-25

Wanless S, Harris MP, Morris JA (1995) Factors affecting daily activity budgets of South Georgian shags during chick rearing at Bird Island, South Georgia. *Condor* 97:550-558

Watanuki Y, Ishikawa K, Takahashi A, Kato A (2004) Foraging behavior of a generalist marine top predator, Japanese cormorants (*Phalacrocorax filamentosus*), in years of demersal versus epipelagic prey. *Marine Biol* 145:427-434



Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1989) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89:15-29

Wilson RP, Grant WS, Duffy DC (1986) Recording devices on free-ranging animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology* 67:1091-1093

Wilson RP, Wilson RPT (1988) Foraging behaviour in four sympatric cormorants. *J Anim Ecol* 57:943-955

Wilson RP, Culik BM, Peters G, Bannasch R (1996) Diving behaviour of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. *Mar Biol* 126:153-162

Wilson RP, Bost CA, Pütz K, Charrassin JB, Culik BM, Adelung D (1997) Southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome chrysocome* foraging at Possession Island. *Polar Biol* 17:323-329

Wilson RP, Grémillet D, Syder J, Kierspel MAM, Garthe S, Weimerskirch H, Schafer-Neth C, Scolaro JA, Bost CA, Plötz J, Nel D (2002) Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Mar Ecol Prog Ser* 228:241-261

Woehler E (1995) Consumption of southern ocean marine resources by penguins. In: Dann P, Norman I, Reilly P (eds) *The Penguins: Ecology and Management*. Surrey Beaty and Sons, Chippington North, New South Wales, Australia, p266-294

Ydenberg RC, Clark CW (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *J Theor Biol* 139:437-449



FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Map of Kerguelen Archipelago (48°45' -50°00' S, 68°45' -70°58' E) showing the both study sites: (1) Open Sea (Cap Cotter), (2) Closed Sea (Île Mayès, Morbihan Gulf).

Fig. 2. *Phalacrocorax verrucosus*. Stylized profiles of dive types performed by gentoo penguins at Kerguelen Archipelago: (C) non-foraging dives occurring at depth ≤ 2 m, (A) asymmetrical feeding dives with a distinct descent phase and then a ragged ascent phase (or the opposite), (V) pelagic feeding dives, that is symmetrical dives with no bottom phase, (W) symmetrical feeding dives with pronounced ragged bottom, (U) benthic feeding dives with flat bottom (Williams et al. 1992, Wilson 1995, Kirkwood & Robertson 1997, Lescroël & Bost in press).

Fig. 3. *Phalacrocorax verrucosus*. Time budget of incubating and chick rearing Kerguelen shags during a foraging trip: **a** at Open Sea, and **b** at Closed Sea.

Fig. 4. *Phalacrocorax verrucosus*. Use of dive types by Kerguelen shags during the incubation and chick guard stages at two sites: **a** Open Sea, and **b** Closed Sea. (A) asymmetrical dives, (V) pelagic dives, (W) symmetrical dives with ragged bottom, (U) benthic dives. Data are from Time-Depth Recorders.

Fig. 5. *Phalacrocorax verrucosus*. Frequency distribution of dive depth at Open Sea (n = 471 dives) and Closed Sea (n = 2140 dives). Data are from Time-Depth Recorders.

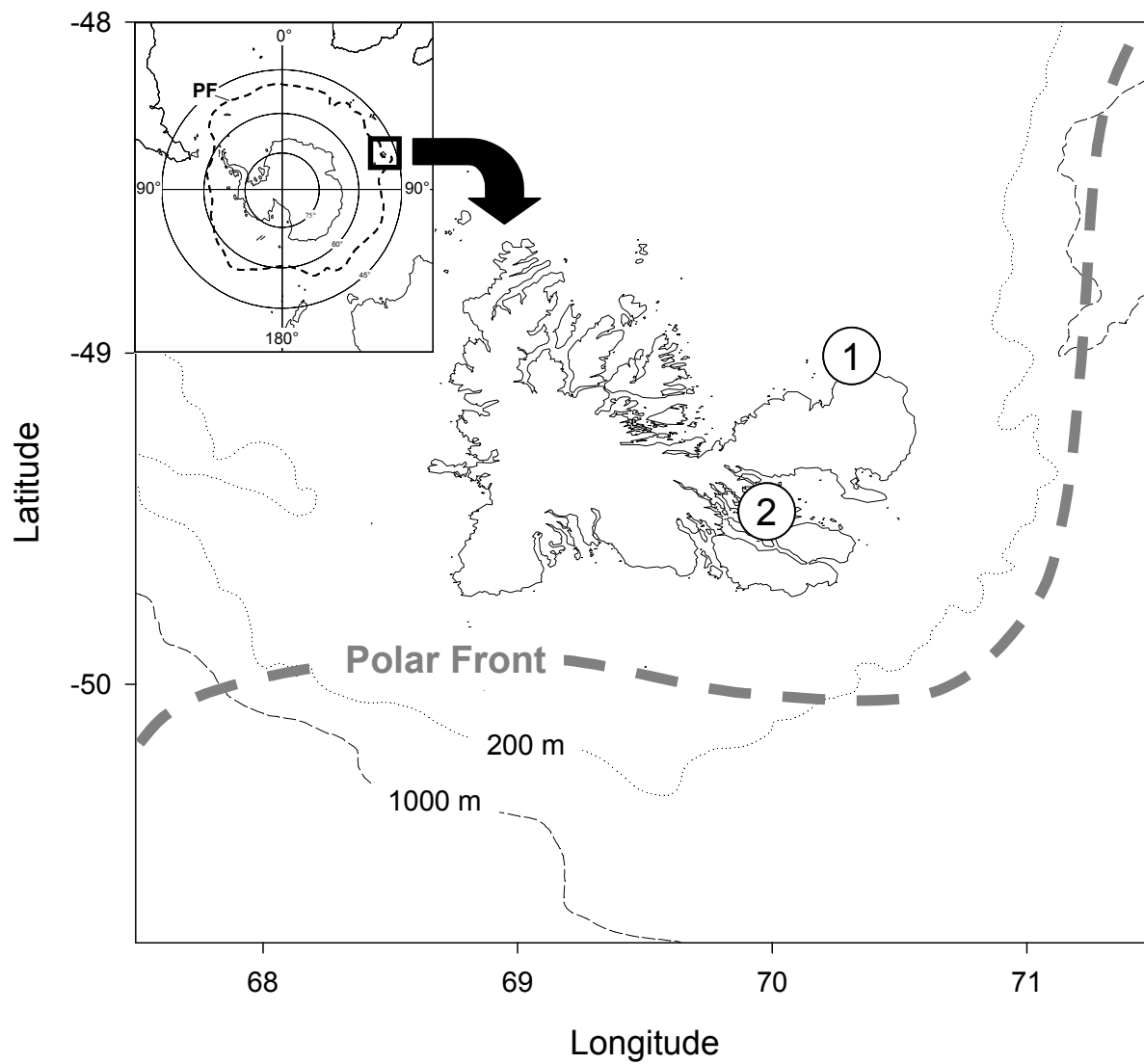


Figure 1

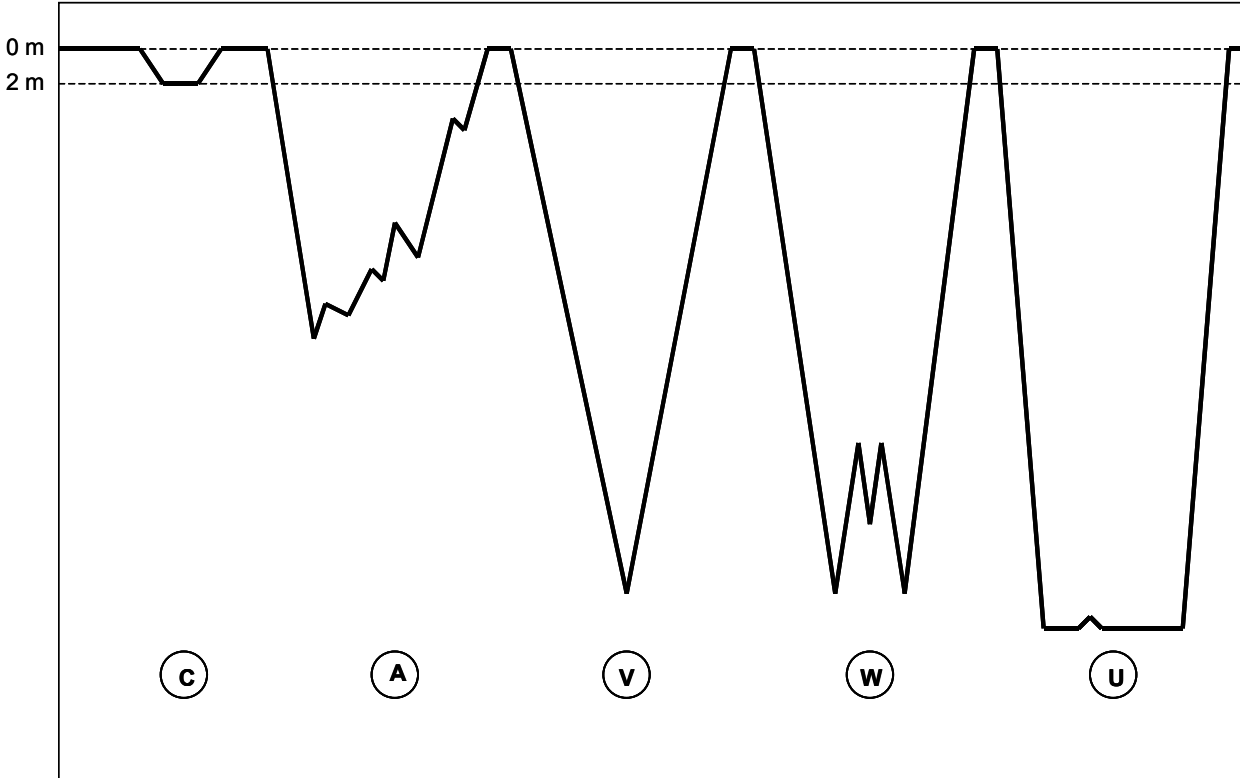


Figure 2

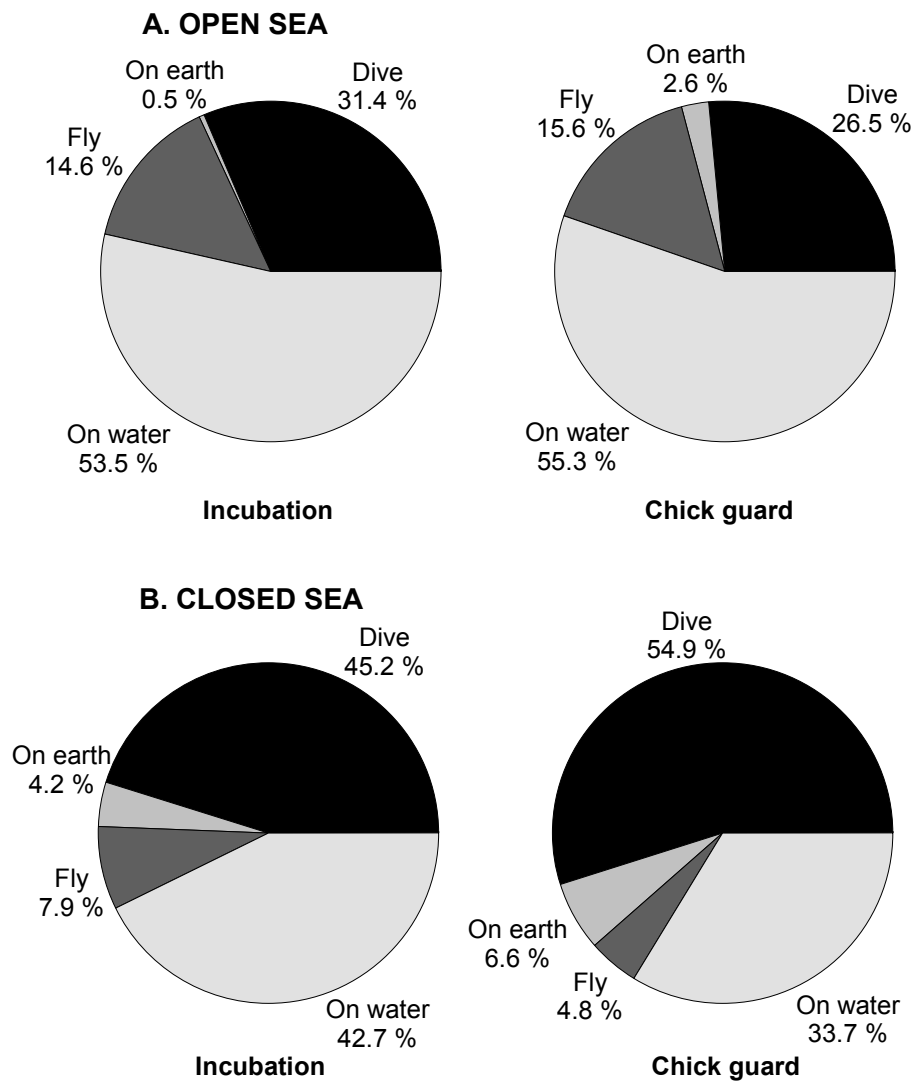


Figure 3

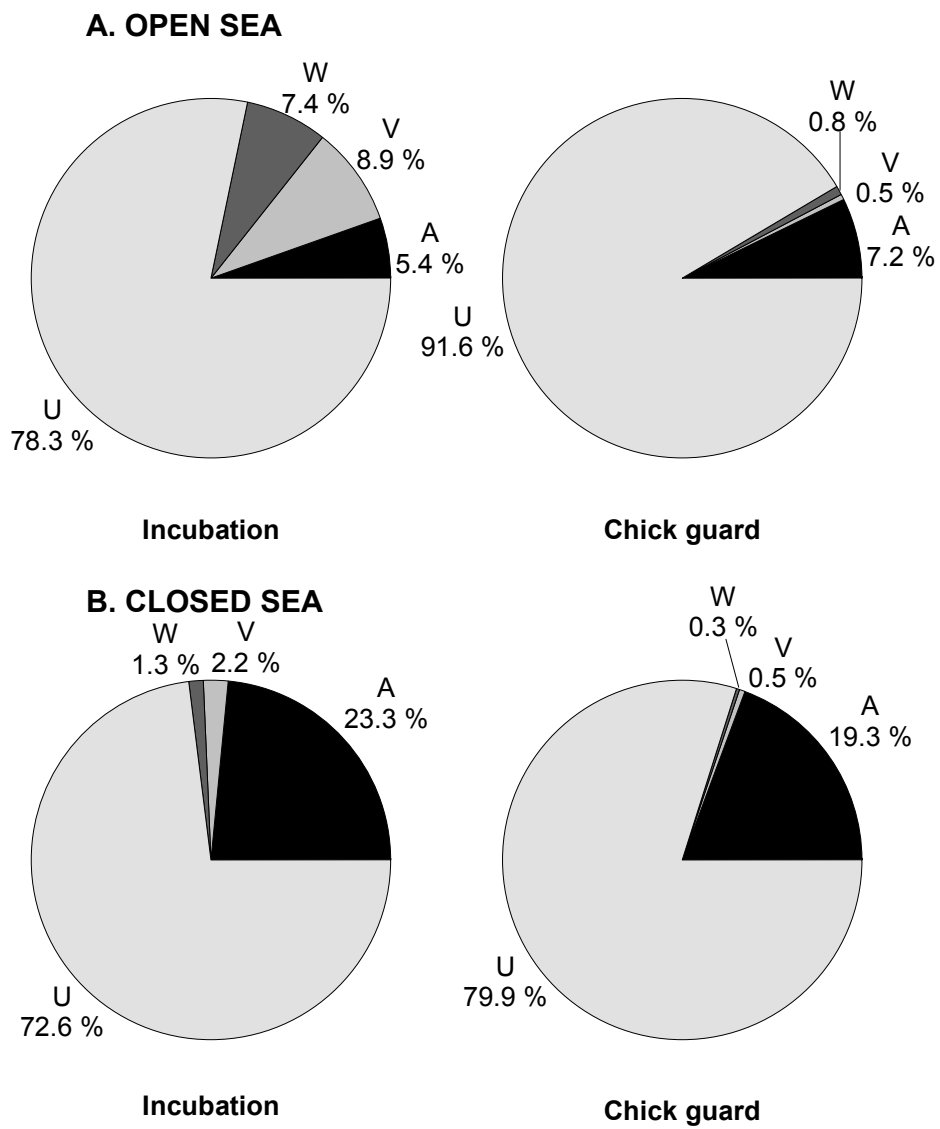


Figure 4

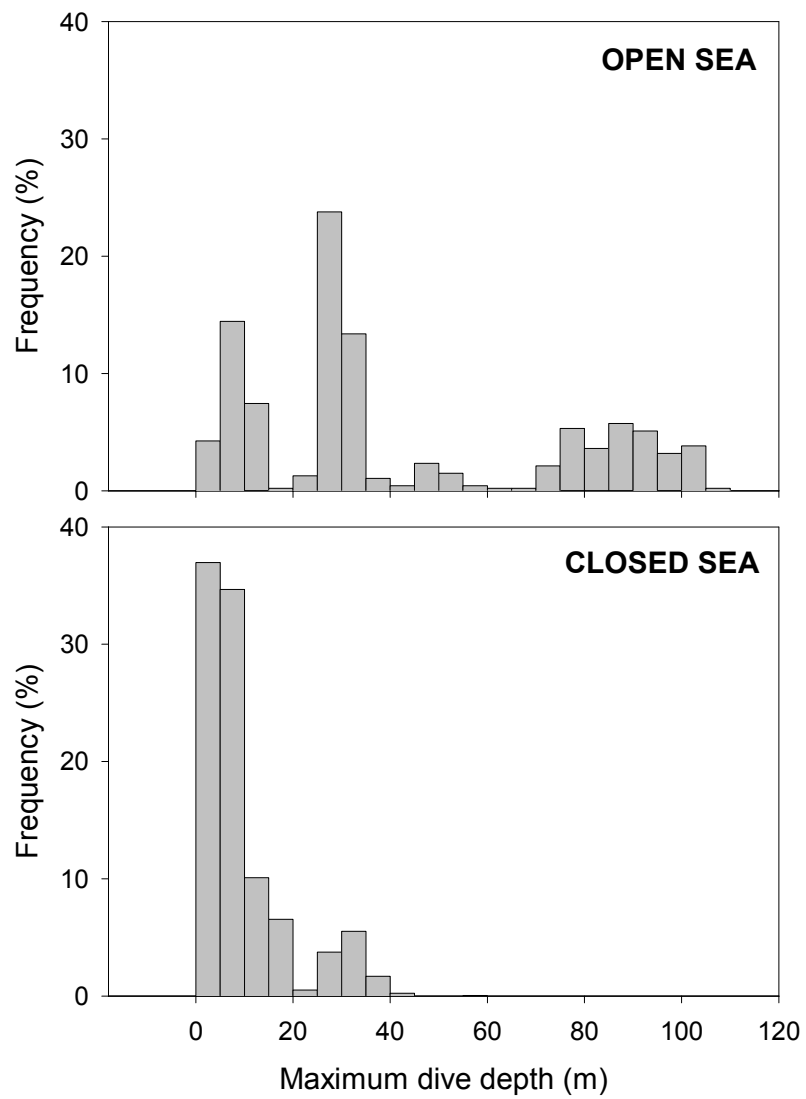


Figure 5



Table 1. *Phalacrocorax verrucosus*. Foraging trip duration (hours) of Kerguelen shags (mean \pm SD). n = the number of pairs for non-instrumented birds and the number of individuals for TDR birds. Statistics indicate comparison results between instrumented and non-instrumented birds (Student *t*-test).

Set	Incubation		Chick guard	
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea
Non-instrumented birds	6.19 \pm 1.45 n = 10	5.15 \pm 0.82 n = 10	6.00 \pm 1.41 n = 6	4.22 \pm 1.66 n = 6
TDR birds	3.74 \pm 3.15 n = 5	6.33 \pm 1.59 n = 7	4.00 \pm 2.13 n = 6	3.12 \pm 1.87 n = 8
Statistics	$t_{4,9,15} = 1.65$ p = 0.16	$t_{7,3,17} = 1.36$ p = 0.21	$t_{10,12} = 0.38$ p = 0.71	$t_{12,14} = 1.14$ p = 0.28

Table 2. *Phalacrocorax verrucosus*. Indices of foraging effort (means \pm SD). Number of trips and trip duration are from non-instrumented Kerguelen shags and other indices are from 26 shags instrumented with TDRs in 2003. n = the number of birds observed or instrumented.

	Incubation		Chick guard		Two way ANOVA		
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea	Site	Stage	Interaction
Number of foraging trips (trip day ⁻¹)	1.26 \pm 0.51 n = 174	1.45 \pm 0.55 n = 11	1.36 \pm 0.67 n = 77	1.71 \pm 0.58 n = 62	F = 7.76 p < 0.01	F = 3.39 p = 0.07	F = 0.66 p = 0.42
Foraging trip duration (h)	6.19 \pm 1.45 n = 10	5.15 \pm 0.82 n = 10	6.00 \pm 1.41 n = 6	4.22 \pm 1.66 n = 6	F = 10.54 p < 0.01	F = 2.00 p = 0.17	F = 1.42 p = 0.24
Dive rate (km trip ⁻¹)	1.98 \pm 1.46 n = 5	2.09 \pm 1.29 n = 7	3.63 \pm 1.22 n = 6	2.09 \pm 1.30 n = 8	F = 1.89 p = 0.18	F = 2.51 p = 0.13	F = 2.51 p = 0.13
Daily dive rate (km day ⁻¹)	2.50 \pm 1.83 n = 5	3.03 \pm 1.87 n = 7	4.94 \pm 1.66 n = 6	3.57 \pm 2.22 n = 8	F = 0.29 p = 0.60	F = 3.74 p = 0.07	F = 1.51 p = 0.23
Time spent underwater (h trip ⁻¹)	0.96 \pm 0.58 n = 5	1.70 \pm 1.26 n = 7	1.66 \pm 0.51 n = 6	1.59 \pm 1.16 n = 8	F = 0.74 p = 0.40	F = 0.56 p = 0.46	F = 1.06 p = 0.31

Table 3. *Phalacrocorax verrucosus*. Characteristics of foraging dives from 26 Kerguelen shags instrumented with TDRs. n = the number of analyzed dives. For diving efficiency, only U- and W-dives with post-dive intervals \leq 240 s were taken into account.

	Incubation		Chick guard		REML analyse		
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea	Site	Stage	Interaction
n	161	893	310	1247	2611	2611	2611
Dive depth (m)	39.99 \pm 21.83	19.85 \pm 14.27	67.33 \pm 22.82	15.52 \pm 11.64	F _{1,25} = 12.67 p < 0.01	F _{1,25} = 0.52 p = 0.48	F _{1,25} = 1.35 p = 0.26
Dive duration (s)	142.06 \pm 60.85	89.10 \pm 54.44	217.78 \pm 65.66	75.42 \pm 45.70	F _{1,25} = 9.22 p < 0.01	F _{1,25} = 0.72 p = 0.40	F _{1,25} = 1.80 p = 0.19
Bottom time (s)	88.30 \pm 34.82	61.50 \pm 39.84	125.56 \pm 37.03	55.28 \pm 32.14	F _{1,25} = 12.47 p < 0.01	F _{1,25} = 0.72 p = 0.40	F _{1,25} = 2.30 p = 0.14
Post-dive interval duration (s)	90.15 \pm 62.62	46.58 \pm 32.58	143.37 \pm 59.94	35.48 \pm 29.88	F _{1,25} = 1.98 p = 0.17	F _{1,25} = 0.13 p = 0.72	F _{1,25} = 0.34 p = 0.56
Descent rate (m s ⁻¹)	1.39 \pm 0.13	1.13 \pm 0.35	1.38 \pm 0.11	1.24 \pm 0.14	F _{1,25} = 5.03 p = 0.03	F _{1,25} = 0.58 p = 0.45	F _{1,25} = 0.47 p = 0.50
Ascent rate (m s ⁻¹)	1.41 \pm 0.13	1.34 \pm 0.57	1.43 \pm 0.19	1.47 \pm 0.26	F _{1,25} = 0.00 p = 1.00	F _{1,25} = 0.35 p = 0.56	F _{1,25} = 0.16 p = 0.48
Total way vertical at the bottom (m)	23.65 \pm 8.92	14.60 \pm 9.11	30.51 \pm 7.70	13.66 \pm 8.07	F _{1,25} = 8.28 p < 0.01	F _{1,25} = 0.67 p = 0.42	F _{1,25} = 0.60 p = 0.45
Diving efficiency #	0.37 \pm 0.09	0.48 \pm 0.08	0.33 \pm 0.07	0.54 \pm 0.05	F _{1,25} = 32.17 p < 0.01	F _{1,25} = 0.81 p = 0.38	F _{1,25} = 1.87 p = 0.18

Diving efficiency = bottom time / (dive duration + post-dive interval duration)



Table 4. *Phalacrocorax verrucosus*. Growth rate of body mass and body condition in 48 chicks of Kerguelen Shag during the linear growth phase. n = the number of chicks, H₁ = first-hatched chick, H₂ = second-hatched chick and H₃ = third-hatched chick.

	Open Sea	Closed Sea
n	24	24
Growth rate of body mass (g day ⁻¹)		
H ₁	48.93 ± 15.12	56.07 ± 15.11
H ₂	26.56 ± 16.95	34.30 ± 27.35
H ₃	37.50 ± 17.68	-6.50 ± 2.12
Index of body condition (no unit)		
H ₁	31.73 ± 29.05	0.26 ± 24.77
H ₂	33.77 ± 24.38	-26.11 ± 37.62
H ₃	16.23 ± 6.11	-58.24 ± 41.45

RESUME

Stratégies d'exploitation des ressources marines par des prédateurs plongeurs : approche comparée et implications évolutives

Nous avons étudié les variations du comportement de recherche alimentaire, de la morphologie et des caractéristiques reproductrices des populations d'oiseaux marins côtiers en réponse à la variation spatiale des ressources alimentaires à l'échelle microgéographique (archipel de Kerguelen). En prenant pour modèles le manchot papou (*Pygoscelis papua*) et le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*), nous avons montré que la distribution, l'abondance et la nature des proies au sein d'un micro-habitat pouvait mener à l'émergence de stratégies de recherche alimentaire spécifiques. La variation de ces stratégies est étroitement liée à de très importantes variations de la taille et de la masse corporelle. Les facteurs trophiques semblent générer des pressions de sélection suffisamment fortes pour entraîner la différenciation morphologique des populations à une très petite échelle spatiale (20 à 55 km).

Mots clés : recherche alimentaire, oiseaux marins, échelle microgéographique, traits d'histoire de vie, plongée, approvisionnement optimal, flux génique, plasticité phénotypique.

SUMMARY

Foraging strategies of marine diving top-predators: comparative approach and evolutionary implications

An individual's foraging strategy is a key trait of his life-history. We studied the variations of foraging behaviour, morphology and reproductive traits in coastal seabird populations facing the spatial variation of their food resources at a microgeographical scale. Using the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) and the Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*) as study models, we showed that the prey distribution, abundance and type could lead to the emergence of specific foraging strategies. In both species, the variation of foraging strategies is closely linked to large body size and body mass variations. Our results suggest that trophic factors may lead to selection pressures strong enough to drive the morphological differentiation of populations at a very small spatial scale (20 to 55 km).

Keywords: foraging behaviour, seabirds, microgeographical scale, life-history traits, diving behaviour, optimal foraging, phenotypic variation, gene flow, phenotypic plasticity.