



Thèse présentée à l'Université de Strasbourg

en vue de l'obtention du titre de

Docteur d'Université

par

Nicolas HANUISE

Stratégies de chasse chez le manchot royal :
prise alimentaire et optimisation
du comportement de plongée

Soutenue publiquement le 22 juin 2011 devant la commission d'examen :

Yves HANDRICH

Chargé de recherche, CNRS Strasbourg

Directeur de thèse

Charles-André BOST

Directeur de recherche, CNRS Chizé

Co-directeur de thèse

Jean-Benoît CHARRASSIN

Maître de conférences, Muséum Paris

Rapporteur

Rory WILSON

Professeur, Université de Swansea (UK)

Rapporteur

Jean-Louis GENDRAULT

Professeur, Université de Strasbourg

Examineur interne

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Rory Wilson et Jean-Benoît Charrassin pour avoir accepté le rôle de rapporteurs de ce travail de thèse. Merci aussi à Jean-Louis Gendrault pour avoir accepté volontiers de faire partie du jury.

Je remercie grandement Charly Bost et Yves Handrich pour m'avoir permis de faire cette thèse et m'avoir donné la chance de retourner à Crozet. Merci pour votre encadrement et votre soutien. Charly, merci pour tes conseils permanents de l'époque chizéenne, puis les bilans réguliers de la période strasbourgeoise qui m'ont permis de prendre un peu de recul quand j'étais plongé dans les données. J'espère que tu ne m'en veux pas trop d'être devenu Strasbourgeois... Yves, merci pour ta disponibilité permanente et ta production continue de nouvelles idées ! Merci aussi pour cette campagne de terrain à Crozet.

Je remercie ensuite l'école doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé pour avoir assuré le financement de cette thèse, et sa directrice Catherine Florentz. Merci aussi à Fanny Hummel pour sa disponibilité tout au long de ces trois et quelques années.

Elle fut longue la route, mais je l'ai faite la route... Celle-là qui menait jusqu'à vous, ce 22 juin 2011. Et sans vous la route n'aurait pas été la même, ou n'aurait pas été du tout.

Mary, Vince et Claire, bien sûr, comment ne pas commencer par vous ? De cette mémorable campagne crozétienne jusqu'aux derniers jours de cette thèse, merci pour votre présence et votre soutien tout au long de ces trois années. Grâce à vous, les souris de Kerguelen, les pique-niques sur l'III, les mots croisés, les falaises vosgiennes ou les repas aux numéros 16 garderont longtemps une saveur particulière.

Dzin et Katia, vous avez apporté au laboratoire une touche tropicale et chélonienne, et toi Marion une fraîcheur bienvenue. Merci à vous trois pour votre amitié.

Benjo et Flo, les week-ends à la campagne ont été des bols d'air indispensables : pédaler, randonner, piqueter, clouer, scier, ou extraire le miel en votre compagnie a toujours été un plaisir. Merci pour la chaleur de votre petit chalet en bois !

Thomas, merci d'avoir transporté mon vélo, et merci surtout pour les soirées musicales des Dark Sailors et tes fameux triolets !

À Strasbourg, merci également à Manu, Sylvie, Mika (ta thèse était vraiment bien), Goetz, Victor et Marion, Poupou et Ju, Laure, Jean-Yves, Yan, Akiko, Luna et Anna-Mei, ainsi qu'à tout le personnel du DEPE pour votre aide et votre soutien.

Simon et William, Matthieu, Vincent et Sarah, vous m'avez toujours bien accueilli lors de mes séjours à Chizé. Belle prouesse que de m'avoir fait apprécier la « France de l'intérieur » !

À Chizé, merci également à Aurélie et Catherine, JB (capitaine), Clara, Amélie, Valère et Ibou, Morgane, Cécile, ainsi qu'à tout le personnel du CEBC pour votre soutien et votre aide.

Merci à tous les participants des campagnes d'été à Crozet, et en particulier Céline, Dood, Amandine, Vincent, Maud, Audrey et Gael en 2007, et Aurél, Oni, Anaëlle, Jérem et Loïc en 2008.

Crozet, 2003. C'est peut-être là que tout a commencé. Là que j'ai découvert cette île magique, que tous les manchots n'étaient pas normands et que l'écologie était aussi une science... Merci aux membres des 39^{ème} et 40^{ème} missions, et en particulier à Benjamin, Céline, Renaud, Caro, Jey, Piou et Pierrick pour avoir partagé ces moments inoubliables. Une pensée aussi pour Jacques, Barbara, Georges et tous les autres...

Guyane, 2006. Une mission exceptionnelle au milieu des moustiques et des tortues... Merci à toute l'équipe, et en particulier à Séverine, Alex, Dzin, Jean-Yves et Sabrina pour avoir partagé patrouilles et averses, et m'avoir relancé vers la recherche.

Chrystèle, merci pour ta présence et ton soutien pendant la plus grande part de ce parcours : sans toi, je ne serai certainement pas là aujourd'hui. Bonne route à toi...

Un immense merci à mes parents, sans qui je ne serai tout simplement pas là, et à toute ma famille pour m'avoir toujours soutenu dans mes choix.

Enfin, merci à Dzin et à Mary, encore, pour avoir été présentes jusqu'aux derniers moments et m'aider à relire et relier ce manuscrit.

Et que les éventuels oubliés, inconnus, collègues ou amis qui ont rendu cette thèse plus facile pardonnent ma mémoire défaillante... À tous, merci !

Sommaire

Remerciements	iii
Sommaire	v
Publications et communications.....	vii
Liste des abréviations et mots anglais	xi
I. Introduction	1
I.1. Contexte général	2
I.2 Théories sur l’approvisionnement optimal	4
I.3. Comportement optimal des prédateurs plongeurs.....	7
I.4. Comment mesurer la prise alimentaire chez un animal plongeur ?	11
I.5. Comment mesurer la dépense énergétique en plongée ?	15
I.6. Choix du modèle animal et des méthodes utilisées	19
I.7. Objectifs de la thèse	23
II. Matériels et méthodes	25
III. Mesure de la prise alimentaire et de la dépense énergétique en plongée	37
III.1. Mesure de la prise alimentaire par l’utilisation de capteurs d’ouverture de bec.....	37
III.2. Estimation de la prise alimentaire par un indice dérivé de l’accélérométrie.....	59
III.3. Mesure de la dépense énergétique en plongée	71
IV. Optimisation du comportement de plongée	73
Ajustement des transits verticaux et du temps de surface selon le nombre de proies rencontrées	73
V. Discussion.....	101
V.1. Rappel des principaux résultats de la thèse	101
V.2. Problèmes liés à l’utilisation des enregistreurs miniaturisés rencontrés au cours de ce travail.....	102
V.3. Finalement, comment mesurer la prise alimentaire chez un prédateur plongeur ?	105
V.4. Finalement, comment mesurer la dépense énergétique en plongée ?.....	109
V.5. Optimisation du comportement de plongée.....	125
Bibliographie.....	129
Table des matières.....	149

Publications et communications

Articles présentés dans la thèse

Nicolas Hanuise, Charles-André Bost, William Huin, Arnaud Auber, Lewis G. Halsey & Yves Handrich (2010) Measuring foraging activity in a deep diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding. *Journal of Experimental Biology* 213: 3874-3880

Nicolas Hanuise, Charles-André Bost & Yves Handrich. Optimizing travel time to foraging depths: testing predictions in a deep diver, the king penguin. (*à resoumettre*)

Nicolas Hanuise, Yves Handrich & Charles-André Bost. Using dynamic acceleration as an alternative to beak-opening sensors to detect feeding events in diving birds (*en préparation*)

Articles non présentés dans la thèse

Charles-André Bost, Audrey Jaeger, William Huin, Philippe Koubbi, Lewis G. Halsey, **Nicolas Hanuise** & Yves Handrich (2008) Monitoring prey availability via data loggers deployed on seabirds: advances and present limitations. In: K. Tsukamoto, T. Kawamura, T. Takeuchi, T. D. Beard, Jr. & M. J. Kaiser (Eds). *Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008: pp 121-137*

Yan Ropert-Coudert, Michael Beaulieu, **Nicolas Hanuise** & Akiko Kato (2009) Diving into the world of biologging. *Endangered Species Research* doi: 10.3354/esr00188

Claire Saraux, Vincent A. Viblanc, **Nicolas Hanuise**, Yvon Le Maho & Céline Le Bohec (2011) Effects of individual pre-fledging traits and environmental conditions on return patterns in juvenile king penguins. *PLoS One* 6(6): e20407 doi:10.1371/journal.pone.0020407

Maryline Le Vaillant, Claire Saraux, **Nicolas Hanuise**, Onésime Prud'homme, Akiko Kato, Yvon Le Maho, Céline Le Bohec & Yan Ropert-Coudert. King penguins learn respiratory air load management with age. (*soumis*)

Maryline Le Vaillant, François Criscuolo, Akiko Kato, Céline Le Bohec, **Nicolas Hanuise**, Yvon Le Maho & Yan Ropert-Coudert. Sorting out quality and experience: could telomeres be the key? (*soumis*)

Katia Ballorain, Jérôme Bourjea, Stéphane Ciccione, Akiko Kato, **Nicolas Hanuise**, Henri Grizel, Manfred Enstipp, Sabrina Fossette & Jean-Yves Georges. Seasonal diving behaviour and feeding rhythm of green turtles at Mayotte Island. (*en révision*)

Akiko Kato, André Chiarada, Peter G. Ryan, Lorien Pichegru, Maryline Le Vaillant, Céline Le Bohec, **Nicolas Hanuise**, Ken Yoda & Yan Ropert-Coudert. Partial dynamic body acceleration as a proxy of prey encounter. (*en préparation*)

Articles antérieurs à la thèse

Pierrick Blanchard, **Nicolas Hanuise**, Stéphanie Dano & Henri Weimerskirch (2007) Offspring sex ratio in relation to parental structural size and body condition in the long-lived wandering albatross (*Diomedea exulans*). *Behavioral and Ecological Sociobiology* 61: 767-773

Darren A. Talbot, Claude Duchamp, Benjamin Rey, **Nicolas Hanuise**, Jean-Louis Rouanet, Brigitte Sibille & Martin D. Brand (2004) Uncoupling protein and ATP/ADP carrier increase mitochondrial proton conductance after cold adaptation of king penguins. *Journal of Physiology* 558: 123-135

Darren A. Talbot, **Nicolas Hanuise**, Benjamin Rey, Jean-Louis Rouanet, Claude Duchamp & Martin D. Brand (2003) Superoxide activates a GDP-sensitive proton conductance in skeletal muscle mitochondria from king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Biochemical and Biophysical Research Communications* 312: 983-988

Communications

Nicolas Hanuise, Charles-André Bost, William Huin, Arnaud Auber, Lewis Halsey & Yves Handrich. How can we estimate prey consumption in king penguins? (*poster*) 3rd *International Biologging Science Symposium*. Septembre 2008, Pacific Grove, USA. et 5^{èmes} *Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctique et Antarctique*. Octobre 2008, Paris, France.

Claire Saraux, Céline Le Bohec, Vincent Viblanc, **Nicolas Hanuise** & Yvon Le Maho. Babies come back! Environmental conditions, individual quality and juvenile survival in king penguins. (*poster*) 7th *International Penguin Conference*. Août 2010, Boston, USA. et 7th *Doctoral School Day*. Décembre 2010, Strasbourg, France.

Akiko Kato, André Chiarada, Peter G. Ryan, Lorient Pichegru, Maryline Le Vaillant, Céline Le Bohec, **Nicolas Hanuise**, Ken Yoda & Yan Ropert-Coudert. Partial dynamic body acceleration as a proxy of prey encounter. (*poster*) 4th *International Science Symposium on Bio-logging*. Mars 2011, Hobart, Australie.

Liste des abréviations et mots anglais

ADL : *aerobic dive limit*, limite de plongée aérobic

CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique

DEPE : Département d'Écologie, Physiologie et Éthologie

ECG : électrocardiogramme

GPS : *global positioning system*, système de positionnement mondial

IPHC : Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien

NDBA : *norm of dynamic body acceleration*, norme de l'accélération dynamique du corps

ODBA : *overall dynamic body acceleration*, accélération dynamique totale du corps

PDBA : *partial dynamic body acceleration*, accélération dynamique partielle du corps

patch : zone délimitée contenant une quantité définie de ressource

wiggles : ondulations observées dans le profil de plongée

I. Introduction

Chaque année, lorsque les beaux jours reviennent, des milliers d'alsaciens se rendent dans les forêts vosgiennes pour y cueillir des myrtilles. L'intérêt que suscite la récolte de ces baies chez le public réside certainement dans sa saveur douce et légèrement sucrée, sa richesse en fibres et en vitamines, ses propriétés antioxydantes, et les nombreuses utilisations culinaires qui peuvent en être faites. Pour l'observateur extérieur, un autre intérêt est l'étude des stratégies mises en place par les cueilleurs pour maximiser la quantité de fruits prélevés. Au commencement en effet, nul n'est capable de connaître exactement la localisation et le nombre de myrtilles, leur taille, leur maturité. Les cueilleurs se retrouvent donc confrontés à un problème tactique : il leur convient en effet de réussir à récolter un maximum de baies, sans pour autant en payer un coût prohibitif en termes de temps passé ou d'énergie dépensée. Pour cela, ils vont avoir à effectuer constamment des choix comportementaux : choisir une vitesse et une direction de déplacement, déterminer si une zone favorable mérite de s'y arrêter, combien de temps il faut y séjourner, ou à une échelle plus fine si telle ou telle myrtille doit être ramassée, selon sa taille et sa maturité (**Figure I.1**).

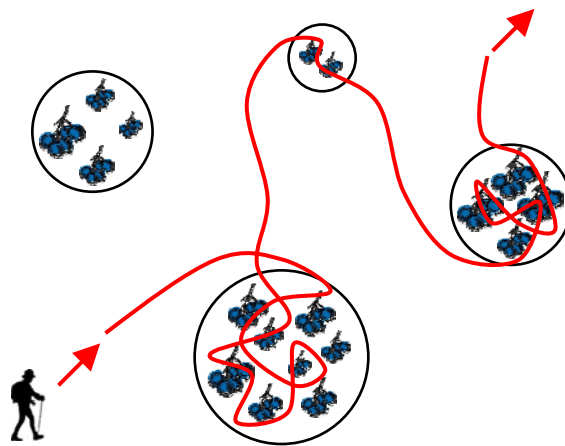


Figure I.1. Trajet d'un cueilleur de myrtilles dans une forêt vosgienne où les myrtilles poussent de façon groupée dans des zones délimitées (*patch*). À chaque étape de sa recherche, le cueilleur doit prendre des décisions. Au départ, il décide de marcher relativement vite et de façon rectiligne jusqu'à ce qu'il rencontre les premiers fruits. Il réduit ensuite sa vitesse et augmente la sinuosité de sa trajectoire pour exploiter la première zone rencontrée. Cependant, à force de sélectionner préférentiellement les fruits qu'il juge les meilleurs, l'efficacité de la cueillette diminue au fur et à mesure qu'il prolonge son séjour dans la zone. Au-delà d'un certain temps passé, même s'il y reste des myrtilles, il sera plus profitable de se remettre en quête d'une autre zone.

Certaines des stratégies mises en œuvre peuvent nous sembler évidentes, visant à augmenter le temps passé dans les zones favorables et à limiter celui passé dans les zones défavorables : privilégier les zones proches du point de départ et aisément accessibles, concentrer l'effort de cueillette là où la densité en fruits est importante, ou augmenter la vitesse du déplacement là où il n'y en a pas. D'autres facteurs peuvent également jouer sur les choix réalisés par les cueilleurs, qui chercheront par exemple à éviter les zones fréquentées par un trop grand nombre de concurrents, ou celles prospectées par un dangereux prédateur (ce dernier point semble ne pas concerner les forêts vosgiennes). En résumé, les cueilleurs vont donc chercher à maximiser la quantité et la qualité des baies récoltées, tout en limitant l'effort pour arriver à ce résultat. Les fruits ramassés pourront ensuite être utilisés dans différentes préparations culinaires, en particulier les tartes et les confitures. Cette image, choisie pour introduire cette thèse au plus grand nombre, dépeint assez exactement les questions qui se posent quand on étudie les comportements d'approvisionnement d'animaux en milieu naturel.

1.1. Contexte général

Dans la nature, la consommation de ressource alimentaire constitue pour les animaux le moyen d'extraire de l'énergie de leur environnement (Stephens & Krebs, 1986). Cette énergie peut ensuite être allouée aux grandes fonctions d'un individu : la maintenance de son organisme, la croissance et la reproduction (**Figure I.2**). Cependant, les ressources dont dispose un individu étant limitées, l'allocation d'énergie à l'une de ces fonctions se fait au détriment des autres fonctions : cette notion de compromis est centrale dans la théorie des stratégies biodémographiques (Stearns, 1992). L'acquisition de ressource alimentaire est donc un comportement crucial : un individu efficace dans cette activité récoltera une quantité d'énergie supérieure, et sera donc capable de survivre et de se reproduire avec plus de succès qu'un individu moins efficace. Dans un environnement où la distribution des ressources est hétérogène, un animal va devoir en permanence faire des choix : où s'alimenter, et combien de temps, comment se déplacer pour arriver à une zone d'alimentation, quel type de proie choisir ? L'ensemble de ces choix peut être qualifié de stratégie de recherche alimentaire.

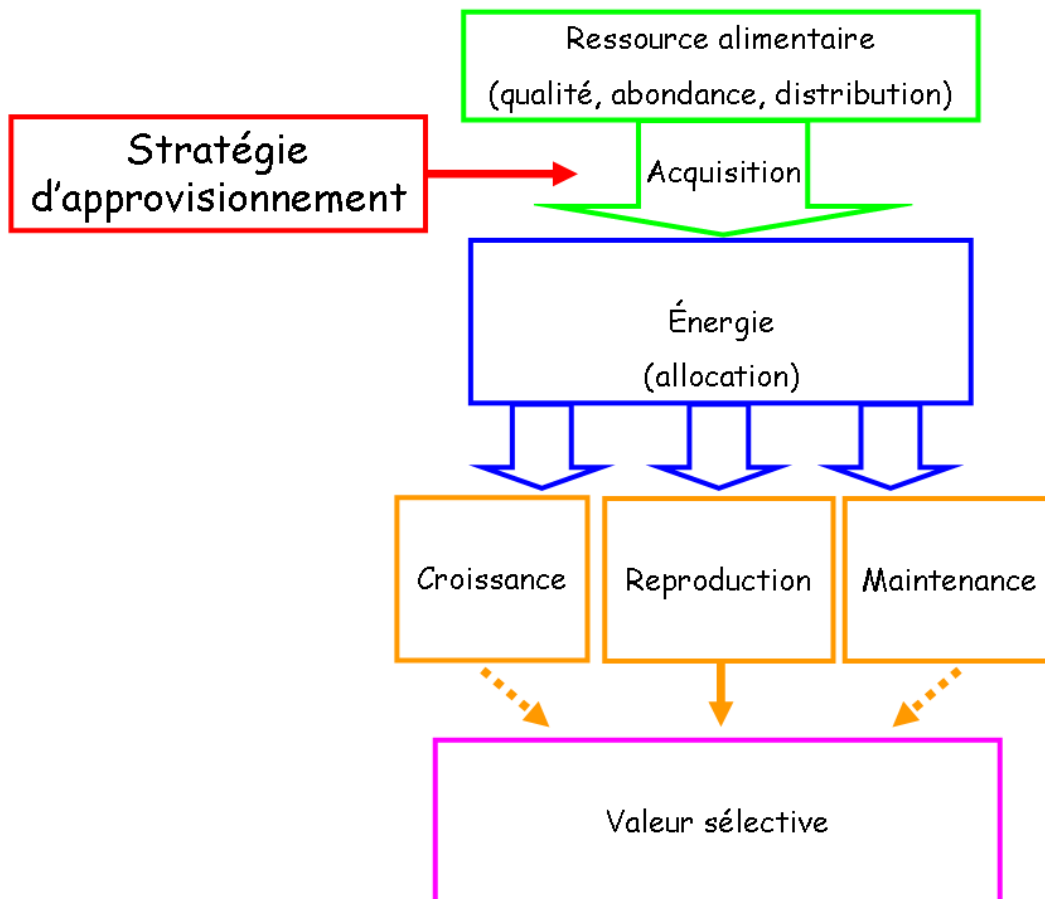


Figure I.2. Schéma de principe de l'allocation de l'énergie. Un individu extrait l'énergie présente dans son environnement sous forme de ressource alimentaire, et peut ensuite l'allouer aux trois grandes fonctions de l'organisme. La valeur sélective de l'individu résulte ensuite de sa capacité à transmettre ses gènes avec succès à la génération suivante. En jouant sur le mécanisme d'acquisition de ressource alimentaire, la stratégie d'approvisionnement est donc un facteur qui influence finalement la valeur sélective. Ces stratégies sont donc soumises à sélection, et seules les plus efficaces sont sélectionnées au cours de l'évolution.

Dans une population d'individus identiques (c'est à dire ayant tous la même efficacité dans l'activité d'acquisition de ressource), il peut émerger chez un individu une stratégie de recherche alimentaire qui le rende plus efficace que le reste de la population : cet individu va donc acquérir plus d'énergie que les autres. Il pourra ainsi investir plus dans sa reproduction, et son succès reproducteur sera supérieur. Si cette stratégie de recherche alimentaire est transmise à ses descendants, soit parce qu'elle a une base génétique, soit par un mécanisme d'apprentissage, ces descendants seront à leur tour favorisés par rapport aux descendants des autres membres de la population. Par action de la sélection naturelle seront donc retenus les

seuls individus à forte valeur sélective (*fitness*), c'est-à-dire ceux ayant effectué les choix les plus pertinents quant à leur stratégie d'alimentation. D'un point de vue évolutif, il apparaît donc que les stratégies de recherche alimentaire des individus d'une population doivent être optimales dans leur environnement. Ainsi, les choix (sans notion de démarche consciente) que les individus ont à effectuer au cours de l'activité d'approvisionnement sont considérés comme les plus judicieux possibles. Ce postulat est à la base des théories dites de l'approvisionnement optimal.

1.2 Théories sur l'approvisionnement optimal

La théorie d'optimalité du comportement d'approvisionnement a été véritablement formulée dans les travaux fondateurs de MacArthur & Pianka (1966) et Emlen (1966). Ces deux études posent l'hypothèse que les comportements alimentaires observés en milieu naturel peuvent s'expliquer par un raisonnement « économique » : l'activité de recherche alimentaire est profitable tant que le gain énergétique est supérieur à la dépense nécessaire pour obtenir ce gain. Ils utilisent ce postulat pour en tirer des prédictions concernant d'une part la spécialisation alimentaire, prenant en compte le coût temporel et énergétique de la recherche et de la capture, et le contenu énergétique de différents types de proies, et d'autre part le choix de s'alimenter ou non dans une zone donnée, en fonction de sa richesse en ressource et de la distance moyenne entre les zones d'alimentation.

Une première formulation mathématique du temps qu'un animal ayant un comportement optimal devrait passer dans une zone d'alimentation a été donnée dans le théorème de la valeur marginale par Charnov (1976). Ce calcul intègre le fait qu'en s'alimentant, un prédateur diminue la quantité de ressource présente dans la zone où il se trouve, et que son taux d'acquisition va donc diminuer au cours du temps, jusqu'à ce que la zone soit vide de toute ressource. La prédiction majeure du modèle de Charnov est qu'un prédateur cherchant à maximiser son gain énergétique net devrait quitter une zone d'alimentation à partir du moment où le taux d'acquisition de ressource devient égal au taux moyen d'acquisition de ressource dans l'environnement (**Figure I.3**). Il en résulte qu'un individu devrait séjourner plus longtemps dans une zone d'alimentation si cette zone est plus profitable, si la distance séparant les zones d'alimentation est plus importante, ou si l'environnement est moins favorable.

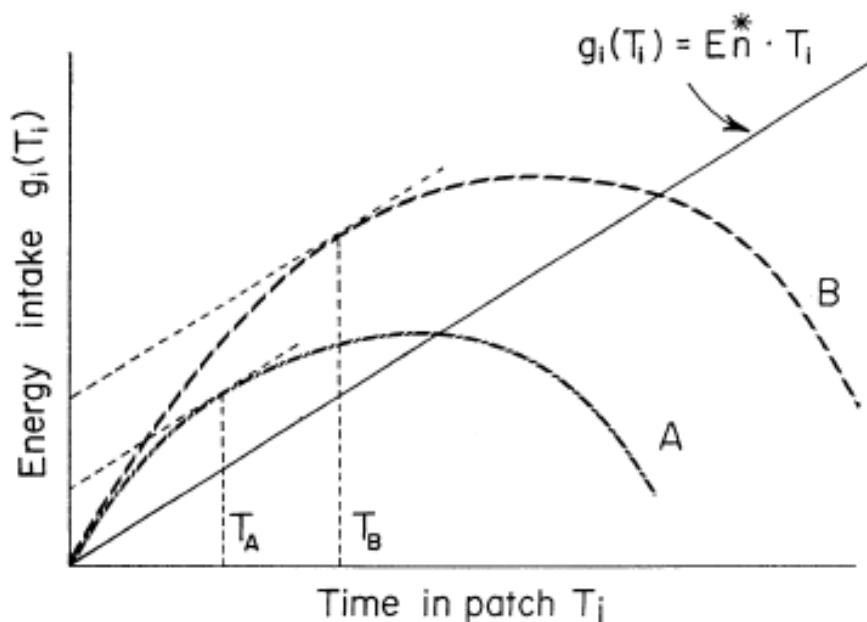


Figure I.3. Théorème de la valeur marginale (Charnov, 1976). Le gain net d'énergie d'un prédateur augmente au cours du temps qu'il passe dans une zone d'alimentation (*patch*), mais l'augmentation ralentit au fur et à mesure que la ressource se raréfie. Finalement, il diminue quand toute la ressource est épuisée alors que le prédateur doit toujours supporter le coût de son métabolisme. Le temps optimal de résidence dans une zone d'alimentation est atteint lorsque le taux d'acquisition d'énergie devient inférieur au taux d'acquisition moyen dans l'environnement ($E n^*$). Ainsi, le temps optimal T_B de résidence dans une zone d'alimentation de bonne qualité (B) est supérieur au temps optimal T_A de résidence dans une zone d'alimentation de qualité inférieure (A).

Dans le même temps a émergé le concept selon lequel pour un prédateur, la durée séparant deux captures pouvait fournir un indice de l'abondance de ressource dans une zone d'alimentation. Un individu pourrait donc faire le choix d'abandonner une zone d'alimentation quand il y a passé un certain temps sans effectuer de capture (*giving-up time* ; Krebs *et al.*, 1974). Ce modèle diffère de celui de Charnov qui considère un temps de résidence dans une zone d'alimentation sans référence à la distribution temporelle des captures, mais les prédictions associées sont du même type : dans une zone de meilleure qualité, le temps passé à prospecter avant de la quitter devrait être plus élevé (McNair, 1982).

Le modèle d'optimalité de Charnov a fourni un premier cadre théorique permettant de tester certaines prédictions dans des dispositifs expérimentaux, généralement réalisés sur des animaux en captivité (Krebs *et al.*, 1978 ; Pyke, 1978 ; Pyke, 1984). En effet, la validation de ces prédictions en milieu naturel s'avère généralement difficile puisqu'elle implique de

caractériser parfaitement la répartition de la ressource. Une hypothèse forte du modèle est l'existence d'un lien entre l'activité de recherche alimentaire et la valeur sélective des individus. La nature de ce lien est difficile à montrer car quantifier la valeur sélective demande des protocoles à long-terme (Ritchie, 1990), et ce sont généralement des grandeurs plus faciles et immédiates à estimer qui sont considérées. En conséquence, les études se sont essentiellement intéressées à la maximisation de deux grandeurs énergétiques : le gain énergétique net (c'est à dire la différence entre l'énergie acquise et l'énergie dépensée) et l'efficacité énergétique (c'est à dire le rapport de l'énergie acquise sur l'énergie dépensée) (Cheverton *et al.*, 1985 ; Houston & Krakauer, 1993).

Les modèles d'approvisionnement optimal ont été fortement critiqués (Pierce & Ollason, 1987) en raison de l'impossibilité de prouver certaines des hypothèses qu'ils soutiennent. Cependant, la plupart des critiques formulées à leur encontre ont été bénéfiques puisque des modèles plus élaborés prenant en compte d'autres paramètres ont ainsi pu être imaginés et testés. Ainsi, le modèle initial de Charnov supposait que le prédateur possédait une connaissance complète de l'environnement. Si cette omniscience semble peu probable, il est en revanche possible pour un animal d'obtenir de l'information par échantillonnage (McNamara & Houston, 1980) ou grâce à ses conspécifiques (Templeton & Giraldeau, 1996). Ainsi, les capacités cognitives en termes de mémoire ou de distance de détection peuvent être considérées dans les modèles (Barraquand *et al.*, 2009). De même, la prise en compte de la compétition (Belovsky, 1997) et de la coopération (Reynolds, 2006) entre les individus, du risque de prédation (Kie, 1999 ; Jones, 2010), des modes de déplacement (Bovet & Benhamou, 1991 ; Matsumura *et al.*, 2010), de la variabilité de l'environnement (Caraco, 1981) ou de l'état de l'animal peuvent être intégrés dans les études d'optimalité et modifier les prédictions qui en résultent.

Orians & Pearson (1979) ont développé les idées de Charnov dans le cas particulier des prédateurs contraints de revenir régulièrement en un lieu particulier. On parle alors d'approvisionnement à partir d'une place centrale (*central place foraging*) : c'est le comportement adopté par les oiseaux ramenant de la nourriture à un poussin resté au nid (Kacelnik, 1984), par les insectes ou autres animaux sociaux rapportant des ressources dans leur colonie ou terrier (Kramer & Nowell, 1980 ; Kacelnik *et al.*, 1986), ou par les oiseaux et mammifères marins qui s'alimentent en mer mais reviennent à terre pour se reproduire (Baird, 1991 ; Costa, 1991). La prise en compte du coût énergétique du transport induit des contraintes supplémentaires en termes de distance entre la place centrale et la ressource, de

vitesse de déplacement et de quantité de ressource à transporter (Kacelnik, 1984 ; Kacelnik *et al.*, 1986).

La similarité de ce comportement avec celui des prédateurs aquatiques à respiration aérienne a été remarquée par Houston & McNamara (1985) : la surface constitue pour eux un lieu où ils sont contraints de revenir après chaque voyage alimentaire, un voyage alimentaire étant dans ce cas constitué par une plongée en apnée. La durée de ces voyages alimentaires est donc limitée par les réserves d'oxygène de ces animaux, et par la vitesse à laquelle ils les utilisent, c'est à dire par leur métabolisme. Cette observation a marqué le premier pas vers l'application des modèles d'optimalité aux animaux plongeurs.

I.3. Comportement optimal des prédateurs plongeurs

En milieu aquatique, les animaux à respiration aérienne pratiquent certaines activités sous la surface de l'eau, comme la recherche alimentaire, l'évitement des prédateurs ou la reproduction ; mais ils sont contraints de remonter à la surface pour respirer. Nous nous intéresserons ici au cas des prédateurs plongeurs chez qui l'activité pratiquée sous la surface est l'alimentation. L'activité de ces prédateurs plongeurs consiste donc en une alternance de phases passées en surface, pendant lesquelles ils récupèrent de l'apnée précédente (reconstitution des réserves d'oxygène et élimination du dioxyde de carbone), et de phases passées à la profondeur à laquelle ils s'alimentent. Ces deux types de phases sont séparés par un troisième : des périodes intermédiaires de transit entre ces deux sites (**Figure I.4**). Du point de vue de l'acquisition de ressource alimentaire, le temps passé à la surface et le temps passé en transit lors de la descente et de la remontée sont du temps « perdu ». Les individus au comportement optimal vont réduire cette portion du temps et maximiser le temps passé à leur profondeur de chasse. Cette durée dépend elle-même de la quantité d'oxygène emmagasiné et de la vitesse à laquelle il est utilisé. Les premières études théoriques considèrent en effet que pour ces organismes, la décision de mettre fin à une plongée (et donc de quitter une zone d'alimentation) est entièrement contrôlée par l'épuisement des réserves d'oxygène (Kramer, 1988 ; Houston & Carbone, 1992).

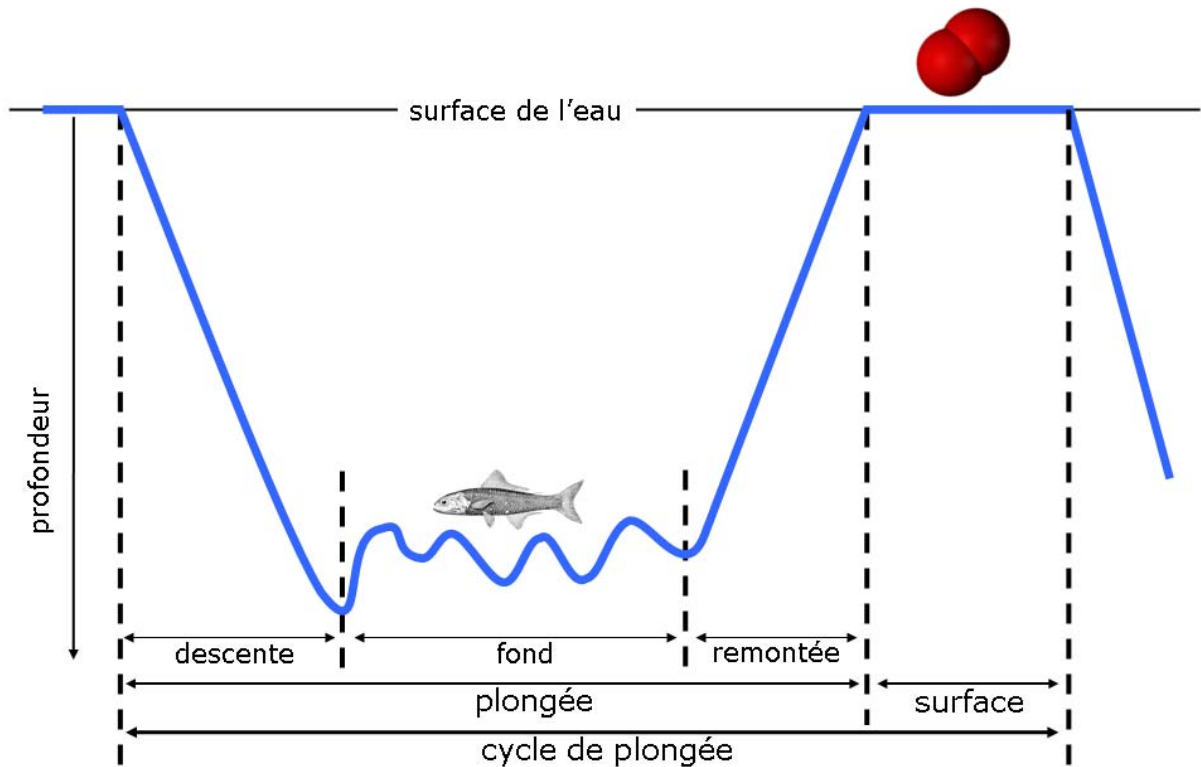


Figure I.4. Les différentes phases du cycle de plongée d'un prédateur aquatique à respiration aérienne. L'animal s'alimente sous l'eau pendant la phase de fond de la plongée, et récupère de l'apnée pendant l'intervalle de surface qui la suit. Ces deux phases sont séparées par des périodes de transit : la descente et la remontée.

Kramer (1988) a été le premier à utiliser une approche dérivée du théorème de la valeur marginale pour définir un comportement optimal de plongée ou plutôt un comportement optimal de respiration (*optimal breathing*). Le comportement respiratoire optimal consiste alors à maximiser le taux de restauration des stocks d'oxygène. C'est donc la quantité d'oxygène rapportée à la durée nécessaire pour le prélever qui doit être maximisée (**Figure I.5**). Cette dernière durée correspond au temps perdu du point de vue alimentaire : elle inclut donc le temps passé en surface mais aussi le temps passé en transit pour y parvenir et en revenir. Avec un tel comportement, la quantité d'oxygène apportée à la profondeur de chasse est maximisée, ainsi que la proportion du temps passé à cette profondeur. Deux prédictions principales résultent du modèle de Kramer. Tout d'abord, une relation positive entre la profondeur atteinte et la durée des plongées doit être observée. En effet, le taux d'acquisition d'oxygène diminue avec le temps passé en surface, car la différence de pression

partielle en oxygène entre les tissus et l'air se comble progressivement. Il est donc plus intéressant de réduire la durée des plongées à faible profondeur que de les prolonger jusqu'à la durée maximale théoriquement possible si les réserves en oxygène étaient entièrement restaurées. D'autre part, une relation positive entre la durée des plongées et celle des épisodes de surface doit également être observée.

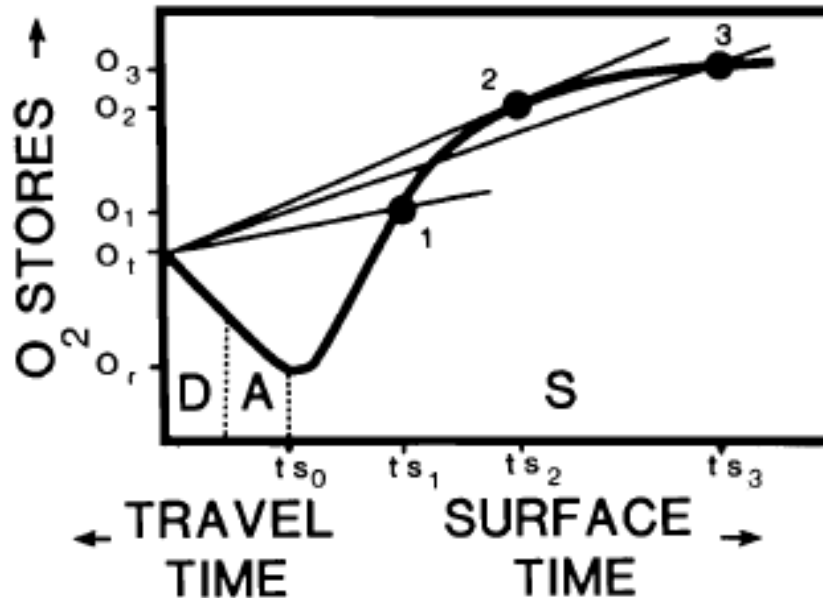


Figure I.5. Modèle de Kramer (Kramer, 1988). L'optimisation du comportement respiratoire consiste à maximiser la quantité d'oxygène rechargée rapportée à la somme des périodes de surface (S) et de transit (D : descente ; A : remontée). A partir de l'arrivée en surface (t_{s_0}) avec une quantité d'oxygène restante O_r , la durée du séjour en surface (t_{s_1} , t_{s_2} ou t_{s_3}) va directement déterminer la quantité d'oxygène disponible (O_1 , O_2 ou O_3). Pour un temps de transit donné, le temps de surface optimal est celui donné par la droite tangente à la courbe de recharge d'oxygène (point 2). Le temps disponible pour la phase active de la plongée est ainsi maximisé.

Ce modèle considère que la gestion des réserves d'oxygène constitue la contrainte majeure à laquelle les animaux plongeurs à respiration aérienne doivent faire face. Une hypothèse forte est que les animaux se limitent à un métabolisme aérobie, le coût du métabolisme anaérobie étant supposé être trop important pour permettre un comportement optimal. La durée maximale d'une plongée aérobie dépend de deux paramètres : la quantité totale de réserves d'oxygène, incluant les compartiments respiratoire, musculaire et sanguin, et le métabolisme de l'animal, déterminant à quelle vitesse ces réserves vont être utilisées

(Kooyman, 1989). Au-delà de la limite de plongée aérobie (*aerobic dive limit*, ADL), la concentration en lactate dans le sang s'élève, et l'épisode de surface suivant la plongée doit alors être mis à profit pour métaboliser le lactate afin d'éviter une acidose délétère (Kooyman *et al.*, 1980 ; Kooyman *et al.*, 1983). L'augmentation importante du temps de récupération qui en résulte suggère en effet que métabolisme anaérobie et optimisation ne sont pas compatibles.

Là encore, certaines des simplifications et des lacunes du modèle initial ont été prises en compte dans l'élaboration de nouveaux modèles. Ainsi, Walton (1988) a adapté le modèle de Kramer au cas spécifique des oiseaux, dont le système respiratoire avec des sacs aériens induit une dynamique particulière des échanges gazeux. Pour leur part, Houston & Carbone (1992) ont étendu le modèle initial de Kramer en s'intéressant d'une part à la maximisation de la proportion du temps passé à la profondeur de chasse, et d'autre part à la maximisation de deux valeurs énergétiques : le gain énergétique net et l'efficacité énergétique. Les mêmes auteurs ont ensuite proposé un modèle dans lequel il peut être optimal pour un animal plongeur de basculer vers un mécanisme anaérobie, en particulier quand le taux de rencontre avec des proies est élevé (Carbone & Houston, 1996).

Outre la gestion des réserves d'oxygène, d'autres paramètres peuvent expliquer les choix effectués par un animal plongeur au cours de ses plongées, comme les contraintes liées à l'élimination du dioxyde de carbone, la pression partielle en azote dissous dans le sang et les risques d'accident de décompression associés, l'élimination du lactate produit en métabolisme anaérobie ou la thermorégulation. Malgré leurs limites, les modèles théoriques cités fournissent un intéressant cadre conceptuel aux questions de l'optimisation du comportement de recherche alimentaire en plongée, ou du comportement respiratoire associé. De nombreuses études expérimentales ont cherché à vérifier leurs prédictions, mais la quantification des échanges gazeux est difficilement possible sans une installation complexe (Halsey *et al.*, 2003). La mesure de paramètres physiologiques comme la pression partielle en oxygène ou la concentration de lactate dans le sang est encore plus difficilement réalisable (Costa *et al.*, 2001). De nombreux résultats expérimentaux ont montré qu'oiseaux plongeurs (Jodice & Collopy, 1999) et mammifères marins (Thompson *et al.*, 1991 ; Sparling *et al.*, 2007) semblaient atteindre la surface avant d'avoir épuisé leurs réserves d'oxygène. Un modèle théorique a validé l'existence d'un avantage à mettre fin de manière anticipée à une plongée (Thompson & Fedak, 2001), en particulier lors des plongées dans des zones de ressource peu abondante. Les validations comme l'infirmité de certaines prédictions des

modèles tendent actuellement à mettre en évidence une influence importante de l'abondance de la ressource alimentaire sur l'ajustement du comportement de plongée (Mori *et al.*, 2002 ; Sparling *et al.*, 2007)

L'étude de l'optimisation du comportement respiratoire et alimentaire en plongée chez des animaux en milieu naturel demeure difficile à mener pour des raisons expérimentales. Le comportement des animaux plongeurs sous la surface est de plus inaccessible à l'observateur, et les paramètres indispensables à l'établissement d'un bilan énergétique sont difficiles à obtenir : caractéristiques des proies capturées (type, nombre, contenu énergétique) d'une part, et coût énergétique de l'activité de poursuite et de capture d'autre part. Différentes méthodes ont cependant été développées pour pouvoir étudier le comportement de plongée en milieu naturel, et mesurer des indices de la prise alimentaire et de la dépense énergétique.

I.4. Comment mesurer la prise alimentaire chez un animal plongeur ?

L'étude du comportement alimentaire des animaux dans leur milieu naturel requiert la possibilité de pouvoir les décrire dans leur activité de recherche et de prise alimentaire. Dans le cas des animaux terrestres, l'observation directe demeure le meilleur moyen d'obtenir des informations précises sur ces comportements, comme la quantification des bouchées ou des mouvements de mastication chez de grands herbivores (Blanchard, 2005).

En revanche, l'étude du comportement alimentaire d'animaux inaccessibles impose d'avoir recours à des méthodes indirectes, à défaut de pouvoir équiper aisément les individus de systèmes d'acquisition vidéo (Rutz *et al.*, 2007 ; Madden *et al.*, 2008). L'inaccessibilité peut être liée à l'environnement souterrain, forestier ou marin de certaines espèces, ou à des comportements particuliers comme le vol ou la plongée. Nous nous intéresserons ici au cas des prédateurs supérieurs en milieu marin, rendus inaccessibles à l'observation directe car ils peuvent prospecter l'environnement à une échelle de plusieurs centaines, voire milliers de kilomètres, et sont capables de plonger sous la surface à plusieurs dizaines ou centaines de mètres. Le développement de l'usage d'enregistreurs miniaturisés (*biologging*) depuis une vingtaine d'années trouve d'ailleurs son origine dans les études du comportement de plongée. Aujourd'hui encore, la majorité des études de *biologging* porte sur des animaux plongeurs (Ropert-Coudert *et al.*, 2009a), comme en témoignent les programmes des quatre conférences consacrées à cette technique depuis 2003.

En mesurant les variations de température dans le tube digestif

Les premiers travaux s'intéressant aux mammifères et oiseaux plongeurs ont utilisé le fait que ces homéothermes maintiennent une température corporelle relativement constante, tout en se nourrissant essentiellement de proies ectothermes qui sont à la température de l'eau qui les environne. En mesurant la température dans la partie supérieure du tube digestif de ces animaux plongeurs, il est alors possible de détecter les ingestions d'eau et de proies. Ces dernières se traduisent en effet par une diminution rapide de la température, suivie d'un retour progressif vers la température initiale. Par simplicité, les premières sondes de température étaient placées directement dans l'estomac des individus étudiés, fournissant d'importantes informations sur le comportement alimentaire des oiseaux (Weimerskirch & Wilson, 1992 ; Bost *et al.*, 1997), et des mammifères marins (Gales & Renouf, 1993 ; Austin *et al.*, 2006 ; Kuhn & Costa, 2006 ; Horsburgh *et al.*, 2008). Par calibration préalable, la masse de nourriture ingérée peut être estimée à partir des caractéristiques des chutes de température (Wilson *et al.*, 1995 ; Bost *et al.*, 1997 ; Kuhn & Costa, 2006).

La technique de mesure de la température stomacale manque cependant de précision puisque selon la position exacte de la sonde, la posture de l'individu ou le remplissage de l'estomac, la sonde peut ne plus être en contact avec les nouvelles ingestions et ainsi ne pas permettre leur détection correcte. Des proies trop petites peuvent aussi se réchauffer au cours de la descente dans l'œsophage et ne pas être détectées à leur arrivée dans l'estomac. De plus, la durée de rétention des sondes dans l'estomac est souvent courte. Chez les oiseaux marins, la méthodologie a été modifiée en enregistrant la température dans la partie supérieure de l'œsophage. Dans ce segment du tube digestif de plus petit diamètre et où les aliments ne font que transiter rapidement, certaines des limites de la mesure de la température stomacale sont donc surmontées (Ancel *et al.*, 1997 ; Charrassin *et al.*, 2001 ; Ropert-Coudert *et al.*, 2001a).

Afin de quantifier plus précisément la masse ingérée, il est possible de réaliser ce type de mesures en captivité et d'établir la relation entre les caractéristiques des proies ingérées (masse, taille) et celles de la diminution de température (amplitude, durée). Cependant, reconstituer un bilan précis en nombre et en masse de proies ingérées demeure imprécis dans des conditions naturelles où des ingestions multiples et rapprochées peuvent avoir lieu. Malgré ses apports importants, cette méthode a cependant certaines limites. En premier lieu, elle semble ne pas être applicable chez les ectothermes, bien que chez certaines espèces, chez lesquelles la température de l'estomac est très légèrement supérieure à la température ambiante, les événements alimentaires peuvent être détectés (Sepulveda *et al.*, 2004). D'autre

part, cette méthode impose l'ingestion d'une sonde de température, ce qui peut se révéler perturbant en particulier chez les espèces de petite taille, et contraignant s'il s'agit de manipuler un grand nombre d'individus. Enfin, la résolution temporelle de la méthode n'est probablement pas suffisante pour discriminer et quantifier plusieurs ingestions rapprochées dans le temps. Différentes méthodes alternatives ont donc été recherchées pour surmonter ces limitations.

En enregistrant des comportements liés à la prise alimentaire

Comportements directement associés à la recherche alimentaire

Anomalies du profil de plongée

L'enregistrement de la profondeur de plongée est une variable simple à obtenir chez des animaux plongeurs, puisqu'un enregistreur miniaturisé externe est suffisant. Chez de nombreuses espèces, l'analyse des profils de plongée en fonction du temps a permis de faire apparaître des structures particulières, des ondulations verticales en zigzag appelées *wiggles*. Il a été supposé que ces ondulations étaient probablement associées au comportement de recherche alimentaire. De fait, des études ont montré qu'il existait à l'échelle de la plongée une corrélation entre le nombre d'ingestions, détectées par la mesure de la température dans l'œsophage, et le nombre d'ondulations chez deux espèces de manchots (Bost *et al.*, 2007), ou entre le nombre d'ondulations et le nombre de mouvements d'ouverture du bec (Simeone & Wilson, 2003), validant l'utilisation de cette mesure comme indice de la prise alimentaire.

Activité locomotrice

Selon la technique de chasse, et les vitesses respectives des proies et de leur prédateur, les captures sont susceptibles d'être associées à des accélérations ou à des ralentissements de la vitesse de nage. Ainsi, des ajustements de la vitesse de nage au cours de la plongée ont été assimilés à des rencontres avec des proies (Ropert-Coudert *et al.*, 2000). De même, des augmentations temporaires de la fréquence de battement des membres associés à la nage ont été considérées comme liées à des poursuites et des captures de proies (Ropert-Coudert *et al.*, 2006a). De manière générale, il est considéré que pour certaines espèces, l'activité de recherche alimentaire est associée à une élévation globale de l'activité locomotrice, qui peut être détectée par l'utilisation d'accéléromètres (Shepard *et al.*, 2010 ; Wilson *et al.*, 2010).

Ouverture des mâchoires

Cependant, il peut sembler plus logique, quand on s'intéresse au comportement de prise alimentaire de mesurer le mouvement au niveau des mâchoires. En effet, les espèces herbivores comme les tortues marines peuvent s'alimenter avec le corps complètement immobile, et chez les espèces qui chassent activement, une élévation de l'activité locomotrice peut-être liée à un comportement autre que celui de capturer une proie. De nombreuses études se sont donc intéressées à la mesure de l'activité des mâchoires. Ainsi, des interrupteurs magnétiques ont été utilisés pour compter les mouvements de mastication chez des phoques (Plötz *et al.*, 2001), et des accéléromètres fixés sur la tête ou sous la mâchoire inférieure ont permis de détecter les ingestions chez plusieurs espèces de pinnipèdes (Suzuki *et al.*, 2009 ; Viviant *et al.*, 2010) et chez des tortues marines (Okuyama *et al.*, 2010). Enfin, l'utilisation simultanée d'un aimant et d'un capteur de champ magnétique placés face-à-face sur les deux mandibules a permis l'étude du comportement alimentaire d'oiseaux marins (Wilson *et al.*, 2002 ; Takahashi *et al.*, 2004), de pinnipèdes (Liebsch *et al.*, 2007) et de tortues marines (Hochscheid *et al.*, 2005 ; Fossette *et al.*, 2008). Cette technique permet de mesurer précisément les mouvements d'ouverture des mâchoires ; cependant, d'autres comportements que la prise alimentaire peuvent être détectés. Il est donc nécessaire de pouvoir discriminer les ouvertures qui sont liées à d'autres activités des animaux comme boire, respirer, ou vocaliser (Wilson *et al.*, 2002). L'enregistrement simultané d'un autre paramètre peut permettre de lever les éventuelles ambiguïtés.

Analyse des trajectoires

Enfin, une autre méthode indirecte permet d'estimer la localisation des sites d'alimentation à partir de l'analyse des trajectoires suivies par des animaux. En effet, la théorie suggère que les individus auraient intérêt à se déplacer de manière linéaire et à vitesse élevée entre les zones d'alimentation, et à augmenter la sinuosité et diminuer la vitesse de leurs déplacements à l'intérieur d'une zone d'alimentation (Bovet & Benhamou, 1991). Un tel comportement peut être simplement observé à partir des caractéristiques de base des trajets d'animaux suivis par télémétrie. Des méthodes mathématiques avancées d'analyse ont également été mises au point (Gurarie *et al.*, 2009) comme le temps de premier passage (Fauchald & Tveraa, 2003), les modèles espace-état (Jonsen *et al.*, 2005), la dimension fractale (Tremblay *et al.*, 2007), ou le temps de résidence (Barraquand & Benhamou, 2008). Ces techniques peuvent permettre de déterminer les zones importantes pour l'alimentation,

mais leurs résultats doivent être considérés avec précaution (Robinson *et al.*, 2007). De plus, elles ne permettent aucune quantification de la prise alimentaire.

Comportements découlant de la prise alimentaire

L'ingestion de proies par des prédateurs a des conséquences immédiates en termes de masse, et des conséquences différées en termes de composition corporelle. Dans certaines conditions, la détection de ces variations permet donc d'estimer indirectement la prise alimentaire.

Fréquence de battement des ailes

Chez les oiseaux au vol battu, la fréquence de battement des ailes est liée positivement à la masse de l'individu. Théoriquement, un oiseau doit donc battre plus rapidement des ailes après s'être nourri et avoir pris du poids. Il a ainsi été montré chez le cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis* que la différence de fréquence de battement des ailes d'un même oiseau entre son voyage aller vers le site d'alimentation et son voyage retour vers le nid était liée à la différence de masse, directement dépendante de la quantité de proies capturées au cours du voyage (Sato *et al.*, 2008). Cette même technique semble donc capable de fournir une estimation assez précise de la quantité de nourriture ingérée.

Condition corporelle et densité

À une échelle de temps plus longue, l'ingestion de proies a un effet sur la composition corporelle des individus. Un individu reconstituant ses réserves lipidiques verra ainsi sa densité diminuer au cours du temps, les tissus adipeux étant moins denses que les tissus maigres. Une particularité comportementale des éléphants de mer (*Mirounga sp.*) est de procéder à des plongées pendant lesquelles ils se laissent dériver passivement. Leur vitesse de dérive verticale dépend de leur flottabilité, donc de leur composition corporelle. Les zones de pêche profitables pourront alors être identifiées en suivant l'évolution de cette vitesse verticale de dérive au cours d'un voyage (Biuw *et al.*, 2003).

I.5. Comment mesurer la dépense énergétique en plongée ?

Nous avons vu que l'optimisation du comportement de recherche alimentaire consiste à maximiser les apports de la prise alimentaire tout en limitant les coûts énergétiques associés liés à la recherche, la poursuite et la capture de proies. De ce fait, il est nécessaire de pouvoir

évaluer ces coûts et donc de mesurer la dépense énergétique des animaux lors de leurs activités d'approvisionnement.

Par la méthode de la calorimétrie indirecte par respirométrie

La méthode standard de mesure du métabolisme d'animaux en captivité est la calorimétrie indirecte. Cette technique consiste à mesurer le taux de consommation d'oxygène et le taux de production de dioxyde de carbone, tous deux résultant de l'oxydation des métabolites, processus par lequel l'organisme convertit les nutriments en énergie. Cependant, elle nécessite l'utilisation d'une chaîne respiratoire et d'un appareillage complexe qui interdisent de l'employer pour des études sur des animaux en milieu naturel, notamment lorsqu'il s'agit d'animaux aquatiques. Cette technique demeure cependant une référence qu'il est possible d'utiliser avec des dispositifs adaptés sur des animaux captifs (Culik *et al.*, 1996), afin notamment de valider les méthodes alternatives qui ont donc été développées pour mesurer la dépense énergétique d'animaux dans leur environnement.

Par la méthode de l'eau doublement marquée

La première méthode utilisable facilement en milieu naturel, dite de l'eau doublement marquée, est une méthode indirecte d'estimation de la production de dioxyde de carbone. Elle consiste à procurer à un individu (par l'alimentation ou par injection) une quantité d'eau dont les atomes d'hydrogène et d'oxygène sont marqués par une signature isotopique particulière (Nagy, 1983). L'oxygène marqué se retrouve dans l'eau corporelle qui est en équilibre rapide avec le dioxyde de carbone respiratoire. Les isotopes marqués sont alors éliminés de l'organisme, essentiellement par l'urine et la respiration : l'oxygène sous la forme de molécules d'eau et de dioxyde de carbone, et l'hydrogène sous la forme de molécules d'eau uniquement. La diminution du taux d'oxygène marqué dans l'organisme est donc plus rapide que celle de l'hydrogène marqué, et la différence entre les deux fournit une estimation de la production de dioxyde de carbone. Cette technique requiert d'effectuer deux prélèvements : l'un au début de la période d'étude, l'autre à la fin, et ne permet d'obtenir qu'un taux métabolique moyen sur cette période (Butler *et al.*, 2004). Si on cherche à estimer plus précisément la dépense énergétique associée à certaines activités, il est nécessaire d'utiliser une méthode qui permet d'avoir une meilleure résolution temporelle.

Par la méthode de la fréquence cardiaque

Une deuxième technique applicable en milieu naturel est celle de la fréquence cardiaque. Elle consiste à estimer le taux de consommation d'oxygène par l'organisme en mesurant la fréquence de battement du cœur (Butler *et al.*, 2004). Ces deux grandeurs sont en effet reliées par l'équation de Fick :

$$\dot{V}O_2 = f_H \times V_S \times (CaO_2 - CvO_2)$$

où le taux de consommation d'oxygène $\dot{V}O_2$ est exprimé comme le produit de trois termes : la fréquence cardiaque f_H (nombre de battements par minute), le volume d'éjection systolique V_S (volume de sang envoyé dans la circulation à chaque contraction cardiaque), et la différence de concentration en oxygène entre le sang artériel CaO_2 envoyé depuis le cœur vers les tissus et le sang veineux CvO_2 revenant au cœur après passage dans les tissus, qui prélèvent l'oxygène nécessaire à leur fonctionnement. Des expérimentations en captivité permettent d'établir la relation entre la fréquence cardiaque et la consommation d'oxygène, puis d'utiliser ces calibrations pour estimer la consommation d'oxygène à partir de la mesure de la fréquence cardiaque. L'hypothèse sous-jacente à cette méthodologie est que le volume d'éjection et la consommation d'oxygène par les tissus ne changent pas, ou changent de manière systématique avec les variations de fréquence cardiaque.

Pour mesurer la fréquence cardiaque, on utilise généralement des cardiofréquencemètres. Ces derniers sont constitués de deux électrodes placées de part et d'autre du cœur qui mesurent l'activité électrique liée à sa contraction, reliées à un boîtier où le signal est directement traité par un algorithme embarqué. Les pics du signal cardiaque (électrocardiographique, ECG), correspondant à la dépolarisation et la contraction des ventricules (pics appelés complexes QRS), sont automatiquement détectés et leur fréquence est stockée sous une forme occupant peu d'espace en mémoire (Halsey *et al.*, 2007b).

Cependant, l'utilisation de cardiofréquencemètres se heurte à plusieurs limites. Tout d'abord, l'algorithme de détection des complexes QRS, fourni par le constructeur de l'appareil, demeure généralement inconnu de l'utilisateur et sa précision ne peut être évaluée. Ceci est d'autant plus vrai chez les oiseaux, où le complexe QRS est sensiblement différent de celui des mammifères : la composante principale du complexe est la composante S chez les premiers, alors qu'il s'agit de la composante R chez les derniers. Ensuite, il est connu que la pression et la température affectent les caractéristiques du signal électrocardiographique, en

particulier son amplitude et l'intervalle entre les différentes ondes (Mickel & Childress, 1982 ; Liu et Li, 2005). Ces effets ont cependant été peu documentés, et la fiabilité des cardiofréquencemètres à pression élevée est inconnue, rendant problématique l'utilisation de ces appareils pour mesurer la fréquence cardiaque des animaux plongeurs. Enfin, le cas des oiseaux plongeurs se propulsant avec leurs ailes représente une difficulté supplémentaire. Les battements des ailes sont liés à la contraction du muscle pectoral, situé à proximité immédiate du cœur. Il est donc possible que les électrodes destinées à enregistrer l'activité cardiaque enregistrent également une activité électrique liée à la contraction musculaire du pectoral, ou des artefacts liés à leur déplacement mécanique lors des mouvements de nage.

Une solution à ces problèmes consiste à enregistrer l'intégralité de l'ECG et à l'analyser *a posteriori* pour en extraire la fréquence cardiaque, après récupération de données. La technique est simple puisque là encore, deux électrodes (auxquelles peut s'ajouter une électrode de référence destinée à réduire le bruit de fond) suffisent à enregistrer le signal. Elles sont généralement placées dans l'axe du cœur suivant la dérivation II, électrode positive sur le membre inférieur droit (ou dans la partie inférieure droite du thorax) et électrode négative sur le membre supérieur gauche (ou dans la partie supérieure gauche du thorax). La contrainte principale est la fréquence d'échantillonnage, qui doit être au minimum de 100 Hz afin de pouvoir détecter des ondes dont la durée est de quelques dizaines de millisecondes. L'enregistrement de l'ECG est donc coûteux en termes de mémoire et de batterie, et n'a été réalisé sur des animaux en milieu naturel que récemment, et sur des durées relativement courtes (Ropert-Coudert *et al.*, 2006b ; Meir *et al.*, 2008).

L'analyse de l'ECG permet ensuite de calculer la fréquence cardiaque, qui est le paramètre qui nous intéresse pour estimer la dépense énergétique. L'enregistrement simultané de l'activité de nage par un accéléromètre a également permis de vérifier que les battements d'ailerons chez le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* sont effectivement associés à des interférences électriques dans le signal (Meir *et al.*, 2008). L'enregistrement de l'ECG donne également accès à des informations supplémentaires sur la physiologie des animaux étudiés. Ainsi, une analyse spectrale du signal permet d'estimer la fréquence respiratoire (bien qu'elle puisse également être obtenue par l'analyse de données issues de cardiofréquencemètres si la fréquence d'échantillonnage est suffisamment élevée (Halsey *et al.*, 2008b)) ou l'activité des systèmes nerveux sympathique et parasympathique (Pagani *et al.*, 1986 ; Ropert-Coudert *et al.*, 2009b ; Yamamoto *et al.*, 2009).

Par la méthode de l'accélération dynamique

Récemment, une série de nouveaux travaux basés sur la mesure de l'activité locomotrice grâce à des accéléromètres a visé à établir une relation entre l'accélération dynamique d'animaux et leur métabolisme (Wilson *et al.*, 2006 ; Halsey *et al.*, 2009b). Un accéléromètre posé sur un animal actif va enregistrer la somme de deux composantes de l'accélération : une composante dite statique liée à la gravité et une composante dite dynamique liée aux changements de vitesse de déplacement. Différentes méthodes permettent de séparer ces deux composantes et de calculer une grandeur appelée ODBA (*overall dynamic body acceleration*, ou accélération dynamique totale du corps). Dans des conditions où la dépense énergétique liée à l'activité locomotrice représente la principale source de variations de la dépense énergétique totale, la mesure de l'ODBA pourrait représenter un indice du métabolisme.

Plusieurs études en conditions de captivité portant sur des animaux terrestres au repos ou marchant sur un tapis roulant ont effectivement montré l'existence d'une relation significative entre l'ODBA et le taux de consommation d'oxygène (Wilson *et al.*, 2006 ; Halsey *et al.*, 2009b). Au début de ce travail de thèse, une étude chez le lion de mer de Steller *Eumetopias jubatus* a également montré le potentiel de cette méthode pour estimer la dépense énergétique chez des animaux plongeurs (Fahlman *et al.*, 2008)

I.6. Choix du modèle animal et des méthodes utilisées

Le manchot royal

Afin de mener à bien des études portant sur l'optimisation du comportement de plongée, il nous faut choisir une espèce plongeuse chez laquelle il est possible d'obtenir des informations sur le comportement de plongée, sur la prise alimentaire et sur la dépense énergétique.

Les oiseaux marins plongeurs et les pinnipèdes sont de bons modèles d'étude en période de reproduction. En effet, les animaux sont alors accessibles à terre et effectuent régulièrement des voyages alimentaires en mer, en alternance avec des phases de jeûne sur leur colonie. Il est alors possible d'équiper des individus en reproduction d'enregistreurs miniaturisés au moment de leur départ en mer et de les déséquiper lorsqu'ils reviennent à terre pour assurer les soins parentaux. Chez les oiseaux marins, l'incubation et l'élevage du poussin

requièrent l'implication des deux parents tandis que seule la femelle s'occupe de l'élevage du jeune chez les pinnipèdes.

Parmi les oiseaux marins plongeurs, les 19 espèces de manchots (formant l'ordre des Sphenisciformes) sont des espèces dépourvues de la capacité de vol (Williams, 1995). Contrairement aux espèces d'oiseaux plongeurs ayant conservé la faculté de voler, leur adaptation à la vie marine n'est donc pas limitée par les contraintes du vol. De nombreuses adaptations anatomiques les rendent particulièrement performants en plongée : forme du corps profilée réduisant la traînée, ailes modifiées en palettes natatoires (ou ailerons) permettant une propulsion efficace, os pleins augmentant la densité du corps, pattes courtes repoussées en arrière et utilisées avec la queue comme gouvernail (Williams, 1995). En période de reproduction, les deux parents vont alterner séjours en mer pour s'alimenter et périodes à terre pour couvrir les œufs ou les poussins, et assurer leur nourrissage. Le comportement en mer des manchots peut alors être facilement étudié en équipant un individu juste avant son départ en mer et en récupérant l'enregistreur dès son retour.

Parmi les manchots, les deux espèces du genre *Aptenodytes*, le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* et le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* sont les espèces capables des performances de plongée les plus remarquables en termes de durée et de profondeur (Pütz *et al.*, 1998 ; Pütz & Cherel, 2005 ; Wienecke *et al.*, 2007). Il semble donc probable que des ajustements du comportement de plongée puissent être mis plus facilement en évidence que chez des espèces plongeant pour des durées plus courtes ou à des profondeurs plus réduites. De plus, leur grande taille facilite l'étude du comportement de plongée en permettant l'utilisation d'enregistreurs miniaturisés. Afin de limiter la gêne des animaux, ces enregistreurs doivent en effet avoir des dimensions et une masse réduites par rapport à celles des individus équipés. En raison de son cycle de reproduction au cœur de l'hiver austral en bordure du continent Antarctique, l'étude du manchot empereur est plutôt difficile. Elle est également déconseillée pour des raisons éthiques liées aux faibles effectifs de l'espèce et à la tendance à la diminution de la population. Le manchot royal en revanche entreprend sa reproduction dans les îles subantarctiques au début de l'été austral, et il est relativement aisé d'étudier le comportement en mer des adultes reproducteurs pendant l'incubation de l'œuf et les premières semaines de l'élevage du poussin.

Ces qualités font du manchot royal un excellent modèle d'étude. De nombreux travaux ont donc été réalisés chez cette espèce, et nous bénéficions pour notre travail de l'ensemble des études préexistantes. Ces dernières concernent de nombreux domaines comme la

physiologie de la plongée (Handrich *et al.*, 1997 ; Schmidt *et al.*, 2006), le métabolisme à terre (Froget *et al.*, 2001 ; Groscolas *et al.*, 2010) ou dans l'eau (Fahlman *et al.*, 2004 ; Froget *et al.*, 2004) ou encore le comportement alimentaire au sens large, incluant le régime alimentaire (Cherel & Ridoux, 1992 ; Cherel *et al.*, 1996), les zones d'alimentation (Bost *et al.*, 1997 ; Charrassin & Bost, 2001) et les techniques de pêche (Ropert-Coudert *et al.*, 2000 ; Bost *et al.*, 2007).

Choix des méthodes utilisées dans cette thèse

L'étude du comportement de plongée, de la prise alimentaire et de la dépense énergétique chez des animaux qui se nourrissent en mer, au large et à grande profondeur impose de recourir à l'utilisation d'enregistreurs électroniques miniaturisés : ce sont les techniques du *biologging* (Ropert-Coudert *et al.*, 2009a ; Rutz & Hays, 2009). Un enregistreur miniaturisé est généralement constitué de capteurs qui enregistrent les paramètres d'intérêt (comme la pression ou la température), d'une carte mémoire pour stocker les données et d'une batterie fournissant l'énergie électrique nécessaire au fonctionnement des capteurs et à l'écriture des données en mémoire. Notons que les remarquables capacités de plongée du manchot royal et la durée jusqu'à plus de quinze jours de ses voyages en mer constituent des contraintes importantes pour les enregistreurs miniaturisés utilisés. Les appareils doivent être capables de résister à de fortes pressions, et la technique de fixation choisie doit être fiable. De plus, une autonomie électrique importante est nécessaire si on souhaite acquérir des données sur l'ensemble du voyage alimentaire, ce qui impose d'utiliser des batteries de grande capacité, et donc généralement de taille relativement importante.

Méthodes choisies pour mesurer la prise alimentaire

Pour mesurer la prise alimentaire, nous avons choisi de mesurer simultanément quatre paramètres : le profil de plongée, la température œsophagienne, l'ouverture du bec et l'accélération. L'analyse du profil de plongée est un paramètre facile à obtenir, peu coûteux en mémoire (un point par seconde environ), qui permet de déterminer la présence des ondulations (*wiggles*) associées aux ingestions détectées par les chutes de température dans l'œsophage (Bost *et al.*, 2007). Cette dernière technique a été largement employée chez les manchots après des essais de validation en captivité (Charrassin *et al.*, 2001 ; Ropert-Coudert *et al.*, 2001a) ; il nous a donc semblé pertinent de continuer à l'utiliser. Nous avons également choisi de mesurer l'ouverture du bec, par une technique récemment mise au point qui permet

d'obtenir des informations à une très fine échelle de temps, aussi bien sur le comportement alimentaire que respiratoire de plusieurs espèces de manchots (Wilson *et al.*, 2002). Elle nécessite la fixation d'un aimant et d'un capteur au niveau du bec. Enfin, nous avons mesuré l'accélération, indice de l'activité locomotrice de l'animal utilisé dans plusieurs études récentes comme un indice de la prise alimentaire (Wilson *et al.*, 2006 ; Halsey *et al.*, 2009b). Ces deux dernières méthodes sont plus coûteuses en mémoire et en alimentation électrique, chacune nécessitant une quinzaine de points par seconde.

La mesure simultanée de ces quatre paramètres a été rendue possible par l'utilisation d'enregistreurs miniaturisés conçus et construits par Jean-Paul Gendner, ancien ingénieur du laboratoire (DEPE-IPHC, CNRS Strasbourg).

Méthodes choisies pour mesurer la dépense énergétique

Pour mesurer la dépense énergétique à l'échelle temporelle de la plongée, seules les techniques de la fréquence cardiaque et de l'accélération dynamique peuvent être utilisées. Chez le manchot royal, les calculs de métabolisme en plongée réalisés à partir des données de fréquence cardiaque obtenues avec des cardiofréquencemètres (Fahlman *et al.*, 2004) aboutissent à des résultats peu compatibles avec la durée des plongées observée chez cette espèce (Froget *et al.*, 2004). Une explication serait que les valeurs de fréquence cardiaque utilisées pourraient être surestimées. Une telle surestimation pourrait se produire si l'activité électrique liée à la contraction musculaire lors de la nage était comptabilisée comme un battement cardiaque, ou si la modification du signal cardiaque avec la profondeur induisait des doubles comptages. Nous avons donc choisi d'enregistrer le signal électrocardiographique (ECG) complet pour recalculer la fréquence cardiaque *a posteriori*, et éviter ainsi les éventuels problèmes liés à l'utilisation de cardiofréquencemètres.

Simultanément, nous avons choisi d'enregistrer l'accélération dans les trois dimensions, afin de pouvoir calculer l'accélération dynamique, un autre indice de la dépense énergétique récemment utilisé chez plusieurs espèces (Wilson *et al.*, 2006 ; Halsey *et al.*, 2009b). Au début de cette thèse, il n'existait pas sur le marché d'enregistreur répondant à notre demande. La fabrication de tels enregistreurs a donc été entreprise en interne à l'IPHC (CNRS Strasbourg) par une équipe d'ingénieurs et de techniciens sous la direction de Patrice Médina. En plus de l'ECG et de l'accélération tridimensionnelle à haute fréquence, ces appareils ont été également conçus pour mesurer la pression, la température et la luminosité.

I.7. Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier comment des prédateurs marins à respiration aérienne ajustent leur comportement de plongée entre la surface, où ils respirent, et la profondeur à laquelle ils se nourrissent.

Nous avons choisi comme modèle d'étude le manchot royal, un oiseau doté de capacités de plongée remarquables. Par sa taille, cette espèce se prête bien à la pose d'enregistreurs miniaturisés : son écologie alimentaire et sa physiologie sont ainsi bien documentées.

Notre hypothèse de départ est la suivante : dans un environnement favorable, c'est-à-dire où la densité de proies est importante, les manchots auraient intérêt à augmenter le temps passé à leur profondeur de chasse pour capturer plus de proies et ainsi maximiser leurs apports énergétiques. Pour ce faire, ils pourraient réduire le temps passé à transiter entre la surface et la profondeur de chasse, en élevant leur vitesse de nage et/ou leur angle de plongée. Ils pourraient également réduire le temps passé en surface en optimisant la gestion de leurs stocks d'oxygène.

Pour tester cette hypothèse, il est donc indispensable de disposer d'un moyen d'évaluer le taux de rencontre avec des proies et, souhaitable, de pouvoir évaluer la dépense énergétique des manchots en mer.

Le premier volet de cette thèse consiste donc à tester et comparer plusieurs techniques d'étude de la prise alimentaire, grâce à des enregistreurs miniaturisés construits en interne à l'IPHC. Le but de ces analyses est d'identifier une méthode qui soit à la fois fiable et simple à mettre en œuvre. Dans un premier temps, nous avons étudié les résultats fournis par l'analyse des ondulations dans le profil de plongée (*wiggles*), la détection des proies par mesure de la température dans l'œsophage, et l'enregistrement des mouvements d'ouverture du bec (**Chapitre III, section 1**). Dans un deuxième temps, nous avons calculé un nouvel indice de la prise alimentaire à partir des mesures de l'accélération, reflet de l'activité locomotrice des animaux (**Chapitre III, section 2**).

Le deuxième volet de cette thèse consistait à tester et comparer deux techniques utilisées pour obtenir un indice de la dépense énergétique : (i) la mesure de la fréquence cardiaque, par l'enregistrement de l'électrocardiogramme complet afin d'éviter d'éventuelles erreurs de détection automatique liées à une modification du signal avec la profondeur ou à

des interférences avec l'activité musculaire, et (ii) la mesure de l'accélération dynamique liée à l'activité locomotrice des individus. Pour cela, des enregistreurs miniaturisés spécifiquement adaptés à nos besoins ont été conçus et construits au laboratoire. Malheureusement, des problèmes techniques ont empêché cette partie du travail d'être menée à bien (**Chapitre III, section 3**).

Enfin, le troisième volet de la thèse consistait à tester notre hypothèse de départ, en nous basant sur les acquis méthodologiques des deux parties précédentes. Nous avons donc étudié la modification des paramètres de plongée chez le manchot royal en réponse à une élévation du taux de rencontre de proies (**Chapitre IV**).

II. Matériels et méthodes

Les matériels et les méthodes utilisés au cours de cette thèse sont détaillés dans les parties correspondantes des trois manuscrits en anglais, dans les **chapitres III** et **IV**. Pour éviter de répéter ici ce qui est précisé ailleurs, j'ai choisi de donner dans les pages qui suivent quelques informations générales sur le travail de terrain réalisé aux îles Crozet, qui permettront au lecteur profane de se familiariser avec ce lieu d'étude si particulier.

Récolte des données, analyses et rédaction

Au cours de cette thèse, j'ai eu l'occasion de participer à deux campagnes d'étude sur le terrain, aux îles Crozet. J'y avais déjà passé douze mois en 2003, dans le cadre d'un volontariat à l'aide technique pendant lequel j'avais travaillé pour un programme d'études portant sur la thermorégulation chez le manchot royal. Les missions de terrain réalisées pendant la thèse sont dites campagnes d'été car elles se déroulent pendant l'été austral, généralement entre les mois de novembre et mars, période pendant laquelle la plupart des espèces subantarctiques entament leur reproduction. Les dates exactes de ces campagnes sont déterminées par les quatre passages annuels du *Marion-Dufresne*, navire océanographique chargé du ravitaillement des bases des Terres Australes et Antarctiques Françaises. Si la traversée directe de la Réunion à Crozet dure seulement cinq jours, la durée du retour approche les trois semaines car les rotations classiques desservent aussi les îles de Kerguelen et Amsterdam et parfois l'île Maurice avant de revenir au port de la Pointe des Galets (**Figure II.1**). Au gré des campagnes océanographiques du *Marion-Dufresne* faisant escale à Crozet, un retour anticipé est parfois possible et le port de débarquement peut alors être un endroit un peu plus exotique, comme l'Afrique du Sud.

Ma première campagne d'été s'est déroulée de décembre 2007 à janvier 2008, et la seconde de décembre 2008 à mars 2009. Ces missions, totalisant six mois passés sur le terrain, avaient deux objectifs principaux. Le premier était d'assurer la continuité du programme 394 de l'Institut Polaire Français, programme à long-terme dirigé par Charles-André Bost portant sur le lien entre les stratégies d'alimentation des oiseaux plongeurs et la variabilité physique et trophique de l'Océan Austral. Le deuxième objectif était de réaliser des expérimentations spécifiques au cadre de ma thèse, à savoir équiper des manchots d'enregistreurs miniaturisés pour étudier prise alimentaire, dépense énergétique et comportement de plongée. Si le premier volet du programme s'est généralement bien déroulé,

II. Matériels et méthodes

des problèmes techniques variés, qui seront détaillés plus loin, ont empêché la récolte de données dans le cadre du second. Heureusement, des données acquises au cours de campagnes précédentes dans le cadre du programme 394 étaient disponibles et ont pu être exploitées, malgré leurs lacunes, pour tenter de répondre aux grandes questions posées dans cette thèse. Les résultats présentés ici ne proviennent donc pas du travail que j'ai réalisé sur le terrain à Crozet, mais sont issus des données récoltées précédemment par Yves Handrich et Alexander Schmidt en particulier.

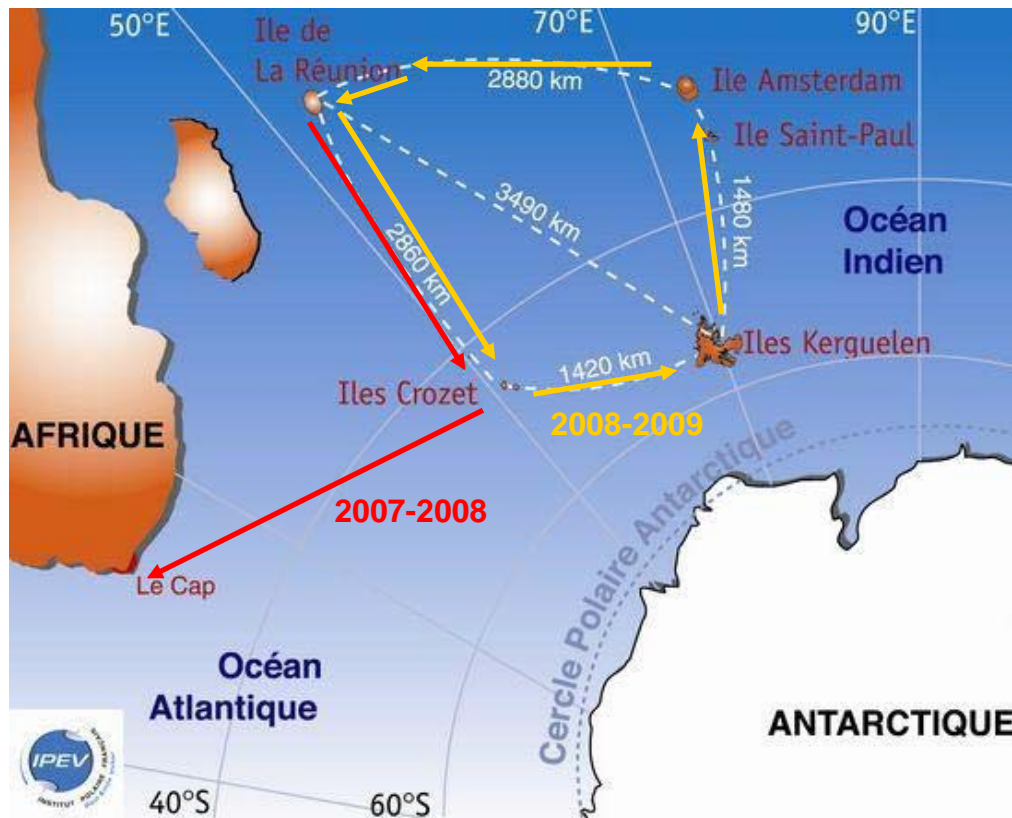


Figure II.1. Les îles subantarctiques françaises de l'Océan Indien, et les trajets effectués au cours de cette thèse pour participer aux campagnes d'été 2007-2008 et 2008-2009 à Crozet (Carte de l'Institut Polaire Français).

Le travail de traitement et d'analyse des données, et la rédaction des articles et de ce mémoire se sont déroulés entre deux laboratoires du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) : au Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) sous la direction de Charles-André Bost, et au Département d'Écologie, Physiologie et Éthologie (DEPE) de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC) de Strasbourg sous la direction de Yves Handrich.

Une journée à Crozet

5h35. La sonnerie du téléphone me réveille en sursaut. La voix de Mary m'annonce qu'elle vient de capturer un manchot qu'elle souhaite équiper d'un GPS. Les GPS qu'elle utilise ne fonctionnant pas très bien, nous avons décidé d'utiliser ceux dont je dispose. Comme je suis le seul à savoir les programmer, il me faut donc rapidement descendre à la manchotière pour éviter à l'oiseau capturé un trop long séjour en enclos. Quelques instants plus tard, je quitte donc l'Albatros où je loge avec 15 autres membres de la mission et m'engouffre quelques mètres plus loin par la porte du Biomar, le laboratoire de biologie. Dans le hall m'attendent mes affaires de terrain. J'enfile rapidement bottes et ciré et ressorts du bâtiment avant de prendre le chemin de notre site d'étude. En cette fin de janvier 2009, le soleil est déjà levé depuis un petit moment, mais les températures restent fraîches et le vent mordant.

En descendant par le « chemin des chèvres », la colonie de manchots apparaît soudain en contrebas (**Figure II.2**). La « Grande Manchotière » est l'une des cinq colonies où les manchots royaux se reproduisent sur l'île de la Possession (46°25'S ; 51°45'E). Avec environ 25.000 couples qui viennent y pondre et tenter d'élever leur poussin, il s'agit de la deuxième colonie de l'île en nombre d'individus. Les manchots royaux des îles Crozet, environ un million de couples reproducteurs, comptent pour les deux tiers de la population mondiale de cette espèce subantarctique, mais la plupart d'entre eux nichent sur l'île aux Cochons, située à une centaine de kilomètres plus à l'ouest. Située à moins de 800 mètres de la base, 130 mètres sous son niveau, la Grande Manchotière est accessible en environ cinq minutes, à condition de se dépêcher. Cela ne me laisse pas vraiment le temps d'observer les grands albatros qui



Figure II.2. La Grande Manchotière vue du chemin des chèvres, en descendant de la base vers la colonie.

II. Matériels et méthodes

incubent leur œuf à quelques mètres du chemin ou d'admirer les jolies nuances de rouge sur les nuages au-dessus de l'île de l'Est. En effet, le terrain est glissant, la pente est forte, et il me vaut mieux surveiller l'endroit où je pose mes pieds.

Arrivé en bas, il me faut descendre sur le sable noir en évitant de déranger manchots royaux, pétrels géants et éléphants de mer. Il faut en effet passer entre la mer et les manchots jusqu'au milieu de la plage avant de rejoindre la « zone technique » située au centre de la colonie. Ce reliquat du camp de base de la première mission de 1961 peut surprendre : des bâtiments techniques et des cuves à gazole au milieu de la manchotière ! Pour nos activités scientifiques, cet espace est une chance : c'est là qu'a été construit un radier sur lequel sont installés les quatre préfabriqués blancs, les *shelters*, où nous travaillons. Je me dirige vers le Deeper, celui du programme 394 pour lequel je travaille et y allume l'ordinateur. Je programme les deux appareils que nous allons déployer : un GPS Fastloc (Sirtrack) qui permettra d'obtenir les positions géographiques et un enregistreur de plongée MK9 (Wildlife Computers) qui fournira le profil des plongées, ainsi que la température et la luminosité associées. Mary est allée rechercher le manchot capturé dans l'enclos, je la retrouve dans le *shelter* commun où elle maintient l'oiseau au sol, couché sur le ventre, après avoir effectué la pesée, les mesures du bec et de l'aileron et un prélèvement sanguin. Avec des bandes de papier adhésif marin et des colliers de serrage passés sous les plumes, nous fixons les deux appareils au milieu du dos (**Figure II.3**). Une touche de colle Loctite vient finalement assurer la fixation. Le manchot est ensuite redressé et un identifiant est peint à l'acide picrique sur son plumage ventral : ce sera B3. Nous le relâchons enfin dans la colonie, la manipulation n'a pas duré plus de 10 minutes. Il est temps d'aller boire un thé chaud et de grignoter quelque chose.



Figure II.3. Fixation d'un enregistreur de plongée MK9 sur un manchot royal.

9h00. Dans la colonie, plusieurs manchots sont identifiés d'une marque d'acide picrique (**Figure II.4**): il s'agit des animaux équipés plus tôt dans la saison, mais aussi des partenaires des manchots que j'ai équipés, qui sont partis en mer et y sont toujours. Eux restent à terre, incubant leur œuf où prenant soin de leur jeune poussin pour les plus précoces. Chaque jour, je vérifie que tous les partenaires sont présents dans la colonie : si l'un d'eux est absent c'est que son conjoint est rentré de mer et que la relève a eu lieu, ou bien que la reproduction en cours a été abandonnée. Dans le premier cas, il sera toujours possible d'aller récupérer le matériel sur l'oiseau qui a repris sa place dans la colonie, même si idéalement il est préférable de l'intercepter juste après son retour à terre pour ne pas avoir à marcher au milieu des couveurs et à manipuler un oiseau sur son œuf ou sur son poussin. C'est d'ailleurs pour cela que nous passons une partie importante de notre temps à observer les manchots qui reviennent de mer, toujours en quête d'un oiseau à déséquiper de son enregistreur. Dans le deuxième cas, il faudra faire preuve de vigilance, car quand le conjoint équipé reviendra dans la colonie et ne trouvera plus son partenaire à relever, il pourra quitter la manchotière après quelques heures de recherche et aller errer sur un autre site. Il deviendrait alors difficile de récupérer l'enregistreur et les données qu'il contient.

Aujourd'hui, tous les partenaires sont là : aucun n'a abandonné, et aucun animal équipé n'est revenu pendant la nuit. Claire et Onésime nous ont rejoints et nous nous relayons tous les quatre pour patrouiller régulièrement sur les 150 mètres du front de mer, coupés par un quai de déchargement, pour repérer d'éventuels individus qui rentreraient à terre. Par chance, les animaux de retour restent généralement un moment en périphérie de la colonie à se toiletter avant de rechercher leur partenaire, et nous pouvons alors facilement les capturer. J'ai la chance d'en repérer un à sa sortie de l'eau. Je m'approche doucement de lui avant de l'attraper et de le maintenir, tentant d'éviter coups de bec et d'ailerons. Je lui passe une cagoule sur la tête, le manchot se calme aussitôt. Quelques dizaines de mètres à parcourir jusqu'aux bâtiments, une pesée pour mesurer le gain de masse pendant le voyage alimentaire en mer, quelques coups de scalpel sur le ruban adhésif pour détacher l'enregistreur et l'oiseau est relâché après quelques minutes seulement sur le site de sa capture. Il s'agit du premier manchot équipé une semaine plus tôt d'un des enregistreurs construits au laboratoire pour mesurer l'électrocardiogramme (ECG) et l'accélération (**Figure II.4**). Je sais déjà qu'il n'y aura pas de données ECG puisque nous nous sommes aperçus pendant les tests que cette fonction ne marchait pas correctement ; mais j'ai hâte de voir ce que vont donner les trois accéléromètres ! Après connexion de l'enregistreur à l'ordinateur, le transfert des données

II. Matériels et méthodes

commence : trois fois 48 points par seconde enregistrés pendant plusieurs jours, cela représente une quantité énorme de données et il faudra plusieurs heures pour les télécharger...



Figure II.4. Manchot royal marqué à l'acide picrique pour être repéré facilement au milieu de la colonie. À droite, un enregistreur (comportant des capteurs de pression, température et luminosité, ainsi que trois accéléromètres) récupéré sur un manchot royal de retour à terre après un voyage alimentaire.

10h40. Le cours de la matinée se déroule sans autre retour pendant que le téléchargement des données se poursuit lentement. Avant l'heure du repas, il reste assez de temps pour effectuer une ronde d'inspection de l'ensemble de la colonie à la recherche d'éventuels manchots dignes d'intérêt, pendant que mes collègues continueront à surveiller les nouveaux arrivés sur la plage. En particulier, je guette le retour de juvéniles équipés l'année dernière d'appareils de géolocalisation. Une partie d'entre eux est censée revenir cet été sur la colonie pour muer, et il est donc capital de les repérer avant la mue pour pouvoir récupérer les instruments fixés aux plumes. Les animaux viennent muer en périphérie des zones occupées par les couveurs, sur les parties basses de la colonie, le long du lit de la rivière et même jusqu'à plusieurs centaines de mètres en amont sur le fond herbeux de la vallée.

Jumelles en main, me voilà donc parti pour près d'une heure à remonter la rivière qui charrie vers la mer des millions de plumes usées. À proximité des groupes d'oiseaux en mue, je m'arrête pour balayer du regard plusieurs centaines d'individus, à la recherche de ventre marqués d'un numéro au Nyanzol, probablement délavé après plusieurs mois de mer, ou d'un dos portant au-dessus de la queue un petit enregistreur de moins de deux centimètres. Cette ronde est parfois l'occasion de retrouver la trace d'un manchot équipé pour le compte de l'un ou l'autre des programmes d'étude, et parti passer quelques temps au fond de la colonie. Mais rien de particulier n'est à signaler aujourd'hui, et je reviens bredouille vers la zone technique.

12h15. L'heure est venue de faire une pause pour le déjeuner. Nous sommes généralement une équipe de cinq scientifiques à travailler au milieu de la manchotière, sur la plage. Les « plagistes », ou « manchologues », travaillent pour trois programmes identifiés par leur numéro. Mary, Claire et Onésime assurent le suivie démographique à long terme du programme 137 et mènent des études sur l'effet de l'âge et de l'expérience sur le comportement de recherche alimentaire et sur la reproduction. Vincent conduit pour le compte du programme 119 des travaux sur les coûts énergétique de la vie en groupe, et de mon côté mes études dépendent du programme 394. Chacun de ces programmes possède son propre *shelter* sur le radier, et le quatrième, perpendiculaire aux autres, fait office de *shelter* commun (**Figure II.5**). Il comporte un coin aménagé en cuisine miniature où nous faisons réchauffer les restes du repas de la veille, un délicieux rougail saucisse. Le temps étant clément, nous déjeunons dans le patio formé par les bâtiments en U, d'où nous pouvons continuer à surveiller les manchots qui reviennent à terre.



Figure II.5. Au milieu de la colonie, quatre bâtiments préfabriqués abritent les installations scientifiques. Depuis le radier sur lequel sont installés ces *shelters*, il est possible de surveiller le retour à terre des manchots royaux.

Ces manchots royaux qui nous entourent sont les véritables vedettes des îles Crozet, au point qu'ils en constituent le symbole sur le blason des Terres Australes et Antarctiques Françaises et sur nombre des logos des missions qui se suivent sur la base Alfred Faure. L'île de la Possession a été et demeure un haut lieu de l'étude de cette espèce remarquable. Le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* est l'une des 19 espèces de manchots. Ces oiseaux marins dépourvus de la capacité de vol se distribuent des côtes du continent Antarctique aux îles Galapagos. Dans l'Océan Austral, les manchots sont parmi les principaux consommateurs de biomasse. Comme tous les manchots, les manchots royaux reviennent à terre pour muer et se reproduire. Le cycle de reproduction du manchot royal est particulier en ce que sa durée est

II. Matériels et méthodes

supérieure à un an (**Figure II.6**). Les premiers adultes sont revenus muer sur la colonie au début du printemps austral, puis à partir de la mi-novembre pour la parade et la ponte de l'œuf unique. Les manchots royaux sont l'une des deux seules espèces à ne pas construire de nid : l'œuf est incubé sous une poche incubatrice, directement posé sur les pattes d'un de ses parents. Les deux partenaires se sont alors relayés pour couvrir l'œuf, pendant 55 jours : un parent restant à terre avec le poussin tandis que l'autre s'alimentait en mer. Un peu avant la mi-janvier, les premières éclosions ont été observées, et les adultes ont maintenant réduit la durée de leurs voyages afin d'assurer des nourrissages rapprochés. Ce rythme durera jusqu'à l'émancipation, vers l'âge de cinq semaines, puis les poussins se regrouperont en crèches et continueront à être nourris régulièrement.

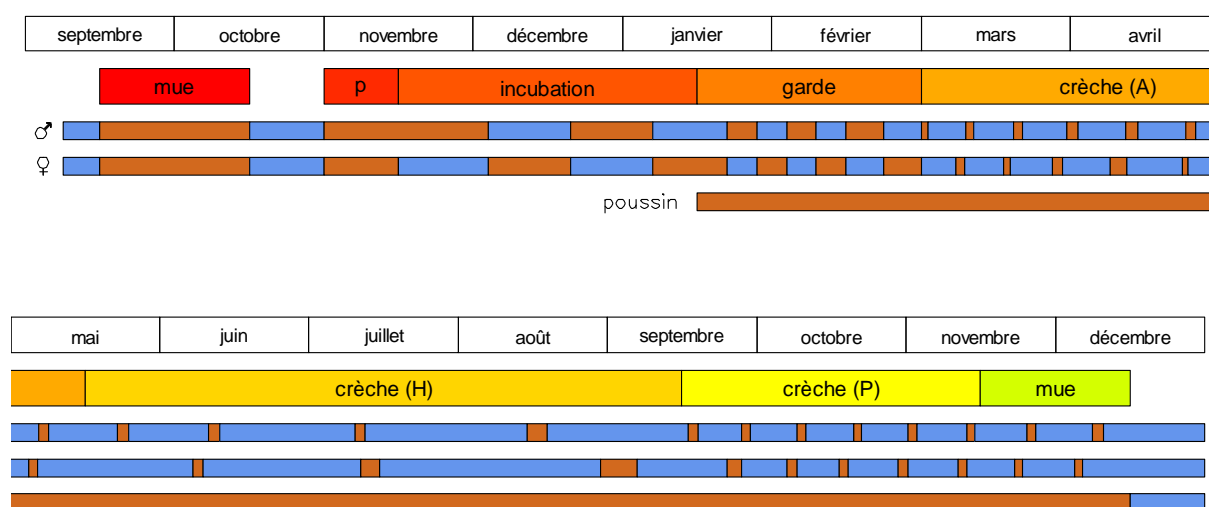


Figure II.6. Cycle de reproduction annuel d'un couple de manchots royaux n'ayant pas élevé de poussin l'année précédente. Un exemple des périodes passées à terre (en marron) et en mer (en bleu) est donné pour le mâle (♂) et la femelle (♀) du couple, ainsi que pour le poussin. A : automne ; H : hiver ; P : printemps.

Plus tard, de mai à septembre, la fréquence des nourrissages diminuera en raison de la diminution des ressources pendant l'hiver austral. La croissance sera alors interrompue et reprendra pour les derniers mois de croissance. Vers l'âge de onze mois, les premiers poussins effectueront leur mue et pourront partir en mer. Mais l'arrivée des manchots pour la reproduction s'étale sur plusieurs mois, ce qui décale l'ensemble du cycle de reproduction. En particulier, les reproducteurs ayant élevé un poussin avec succès au cours de l'année précédente ne peuvent revenir que tardivement dans la saison : certains continueront ainsi à arriver tout au long du mois de février. De fait, autour de nous cohabitent des manchots à différents stades de leur cycle : des adultes en train de couvrir, certains ayant déjà des poussins

d'une dizaine de jours mais la plupart incubant encore leur œuf, des couples en parade ou cantonnés, des individus en mue, et même de grands poussins de un an en duvet brun.

Une pluie soudaine interrompt notre contemplation des manchots et nous nous réfugions au Guetteur, le *shelter* du programme 137 pour boire le thé d'après déjeuner. Par la fenêtre latérale du sas d'entrée, je peux continuer à observer les manchots qui reviennent à terre, guettant une marque colorée sur le ventre blanc de l'un d'entre eux. À l'intérieur, mes trois collègues ont repris la surveillance sur leurs ordinateurs des passages de manchots équipés de puces magnétiques qui marchent sous leurs fenêtres. À chaque passage de l'un d'eux sur une des trois antennes enterrées sous les chemins d'accès à une partie de la colonie, le manchot est automatiquement détecté. Un signal sonore retentit alors dans le *shelter*, interrompant brièvement les chansons de Moriarty ou la Rue Kétanou diffusées en boucle, tandis que son identité s'affiche simultanément sur un écran. Ce système est bien pratique pour effectuer un suivi longitudinal, mais de mon côté il va me falloir retourner patrouiller dans la colonie pour chercher un nouveau sujet d'étude. Telle est ma quête.

14h30. Au programme de l'après-midi, il me faut trouver un manchot à équiper d'un ECG. En effet, si les nouveaux appareils conçus au laboratoire ne fonctionnent pas encore, il nous reste un unique enregistreur d'une ancienne génération, incapable de mesurer simultanément l'accélération mais capable de nous fournir des informations importantes sur le signal cardiaque. Dans le Deeper, tout est prêt pour cet équipement qui nécessite une anesthésie générale de l'oiseau : enregistreur programmé, instruments stérilisés et divers matériels et médicaments préparés.

Première étape du travail : observer les manchots qui couvent autour de la zone technique et attendre que l'un d'eux se fasse relever par son partenaire rentrant de mer. Il faut guetter les manchots qui arrivent du rivage, ventre rebondi et plumage luisant, ralentissent, s'arrêtent, et tendent le cou et la tête vers le ciel pour chanter. Parmi les couveurs, un manchot se dresse pour lui répondre, le nouvel arrivant se précipite vers lui, et les deux partenaires se confirment leur identité par leur chant. Mais ces deux là couvent un œuf, alors que je cherche à équiper le parent d'un jeune poussin qui effectuera un voyage en mer plus court. L'attente reprend... Plusieurs centaines de manchots couvent à proximité de la zone technique, mais avec des voyages d'une semaine en moyenne pendant l'élevage du poussin, le nombre quotidien de relèves n'est pas si élevé. Finalement, un autre manchot revenant de mer retrouve son partenaire, qui couve un tout jeune poussin ! Avec discrétion, je m'avance alors parmi les rangs de couveurs, une bombe à marquer à la main, et de deux pressions rapides je

II. Matériels et méthodes

marque les deux individus d'une tache de peinture violette (**Figure II.7**). Il me faut à présent attendre que les partenaires procèdent à l'échange du poussin, et que le manchot relevé parte vers la périphérie de la colonie. L'ensemble du processus peut prendre de quelques dizaines de secondes à quelques heures. Après 30 minutes de surveillance, le poussin a été poussé sous la poche incubatrice du nouvel arrivant, et son partenaire se dirige vers la mer. Je suis des yeux ce manchot porteur d'une marque violette qui s'arrête à quelques mètres des vagues au milieu d'autres individus qui semblent se reposer ou se toiletter. La capture peut alors avoir lieu sans risque de perturber les manchots qui couvent.

L'oiseau capturé est ramené au Deeper, sa cagoule remplacée par un masque respiratoire, et il est rapidement anesthésié par un mélange d'oxygène et d'isoflurane. Une fois le manchot placé sur la table d'opération, je procède à son intubation, à l'injection d'anti-inflammatoires et d'antibiotiques, et à la protection des yeux pour éviter leur déshydratation. Je préviens également mes trois collègues du Guetteur que l'assistance de l'un d'entre eux sera la bienvenue pour l'opération, afin notamment de surveiller l'anesthésie et de procéder aux gestes non stériles : Mary se porte volontaire. L'insertion des trois électrodes sous la peau est un acte chirurgical simple mais elle nécessite de pratiquer des incisions dans la peau et toutes les précautions sont prises pour éviter une éventuelle infection. Après avoir enlevé quelques plumes, nettoyé et désinfecté les sites choisis, il me faut donc m'équiper pour la chirurgie : blouse, masque, charlotte et gants stériles sont de rigueur. Je peux ensuite disposer des champs opératoires stériles sur le manchot, et pratiquer les incisions puis l'insertion des



Figure II.7. Couple de manchots royaux sur le point de procéder à une relève ; et manchot royal anesthésié équipé d'un enregistreur de l'électrocardiogramme.

sondes à l'aide d'instruments chirurgicaux préalablement stérilisés. Sous le regard vigilant de ma collègue, je vérifie que rien n'a été oublié et je m'attelle à la réalisation de quelques points de suture pour refermer les ouvertures. La suite du protocole est classique et ne nécessite plus de travailler stérilement. L'arrivée d'isoflurane est coupée pour accélérer le réveil du manchot pendant que nous finissons de fixer l'enregistreur à ses plumes (**Figure II.7**), et que nous le pesons et le mesurons. L'oiseau est ensuite placé en enclos de réveil jusqu'à ce qu'il semble avoir bien récupéré des effets de l'anesthésie ; il est alors relâché sur la plage, prêt à entreprendre son voyage en mer.

17h00. Avant de remonter sur la base, il me faut aller prendre des nouvelles de quelques manchots un peu particuliers. Dans le cadre du projet éducatif Argonimaux, trois balises Argos ont été posées sur des manchots en reproduction. Ces balises transmettent par satellite la position des animaux en mer, et plusieurs dizaines de classes suivent pratiquement en direct leurs trajets en direction du front polaire. J'ai en charge de surveiller régulièrement ces manchots ou leurs partenaires, et de guetter leur œuf ou poussin. Les trois manchots sont revenus à terre mais ont gardé leur balise afin de pouvoir être suivis lors de leur prochain voyage. Deux d'entre eux couvent toujours un œuf, mais sous la poche incubatrice du troisième se trouve maintenant un tout jeune poussin de moins de 24 heures (**Figure II.8**). Une petite photo, et cela fera une bonne nouvelle à envoyer pour afficher sur le journal de bord de l'opération :

<http://www.cebc.cnrs.fr/ecommm/argonimaux/Carnet de bord MR 2008 09/>.



Figure II.8. À gauche : un manchot royal équipé d'une balise Argos. Au centre : un manchot royal s'apprête à nourrir son poussin nouvellement éclos. À droite : le plattier du Bollard, à l'entrée de la baie du Marin.

Retour au Deeper pour finir de mettre au propre les notes prises pendant la journée sur le carnet de terrain. J'avais mal fermé la porte du sas d'entrée, un chionis en a profité pour s'y

introduire et y laisser quelques traces de son passage. Je le relâche dehors. Saisie des données sur l'ordinateur, nettoyage et rangement du matériel. Bientôt l'heure de remonter sur base. Chaque jour, la surveillance des retours doit idéalement se dérouler du lever au coucher du soleil. Mes trois collègues du programme 137 ont instauré des roulements déterminant qu'à tour de rôle, l'un d'entre eux doit se lever avant l'aube. Le soir, la surveillance est généralement interrompue à un horaire compatible avec la participation au repas pris en commun sur base, à 19h30 (20h00 le vendredi). Il est rare en effet qu'un manchot reprenne sa place dans la colonie en pleine nuit.

17h55. Je remonte en direction de la base en faisant un détour qui me permettra d'observer le Bollard. Ce platier situé à l'entrée de la baie est une sorte d'annexe de la colonie, où les manchots séjournent souvent quelques heures au moment de leur départ en mer ou de leur retour à terre. L'endroit où, parfois, on retrouve un manchot porté manquant sur la colonie. Passage près des manchots papous, et au milieu des grands albatros. Le roi des oiseaux. Retour sur base les yeux comblés.

19h30. Repas en vie com'. Verveine-menthe, avec un sucre. Passage à l'Albatros, préparation du sac. Demain matin, départ avec Aurélien et Anaëlle pour quelques jours de manip à Pointe Basse, de l'autre côté de l'île. Les oiseaux volants et les choux changeront un peu du quotidien de la colonie. Retour en vie com', jeux de cartes, partie de Wanted.

Une journée à Crozet.

III. Mesure de la prise alimentaire et de la dépense énergétique en plongée

Dans cette partie, nous souhaitons tester et valider des méthodes simples et fiables pour mesurer, d'une part la prise alimentaire, et d'autre part la dépense énergétique chez des manchots en plongée, dans le but de pouvoir établir ensuite un bilan des gains et des coûts associés à l'activité de recherche alimentaire.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la quantification de la prise alimentaire, en analysant tout d'abord des enregistrements obtenus avec des capteurs d'ouverture de bec, puis en étudiant les profils d'accélération dynamique associés. Dans un deuxième temps, nous souhaitons évaluer la dépense énergétique grâce à l'enregistrement de l'électrocardiogramme et de l'accélération dynamique.

III.1. Mesure de la prise alimentaire par l'utilisation de capteurs d'ouverture de bec

Présentation de l'étude

Dans cette partie, nous avons enregistré simultanément le comportement de plongée, la température œsophagienne et l'ouverture du bec chez des manchots royaux lors de leurs voyages en mer. Nous souhaitons obtenir les premiers résultats issus de capteurs d'ouverture de bec chez des oiseaux plongeant à grande profondeur, et les comparer à deux méthodes fréquemment utilisées comme indice de la prise alimentaire : la mesure de la température œsophagienne, et la quantification des ondulations (*wiggles*) dans le profil de plongée. L'objectif final est de pouvoir disposer d'une méthode qui nous permette d'établir un bilan de la prise alimentaire, de la quantifier en termes de nombre de proies capturées et de pouvoir estimer la masse ingérée.

Avant le début de cette thèse, des poses de capteurs d'ouverture de bec avaient été réalisées à Crozet par Yves Handrich dans le cadre du programme 394. Le résultat avait été un succès relatif puisque sur six manchots équipés, seuls deux avaient fourni des données exploitables.

Lors de la campagne d'été 2007-2008, forts des enseignements des premières poses réalisées, nous avons procédé à l'équipement de quatre manchots royaux partant en mer avec les quatre capteurs toujours fonctionnels. Malheureusement, la perte des aimants et/ou capteurs, la rupture des câbles liant le capteur collé sur le bec à l'enregistreur fixé sur le dos, ou encore la gêne provoquée par l'équipement nous ont empêché d'obtenir de nouvelles données. Les résultats présentés ici correspondent donc aux manipulations réalisées avant ma thèse.

Méthodes

Les différentes méthodes ont été décrites dans le **chapitre I**, et les détails techniques sont donnés dans la partie en anglais de cette section. Il est néanmoins intéressant de donner une rapide description du capteur utilisé.

Le capteur d'ouverture de bec est constitué d'un aimant collé à la partie latérale de la mandibule supérieure du bec, et d'un capteur de champ magnétique proprement dit, collé à la partie latérale de la mandibule inférieure en vis-à-vis direct de l'aimant. Le capteur, relié par un câble électrique à l'enregistreur situé sur le dos, utilise l'effet Hall pour convertir le champ magnétique de l'aimant en un signal électrique. Lorsque le bec est fermé, la distance entre l'aimant et le capteur est minimale, le champ magnétique détecté est intense et le signal de sortie du capteur est élevé. Lorsque le bec s'ouvre, la distance augmente, le champ magnétique au niveau du capteur diminue donc, ainsi que le signal en sortie du capteur. La fixation de l'aimant et du capteur a lieu sous anesthésie générale gazeuse à l'isoflurane du manchot, et il est possible de procéder à une calibration du capteur d'ouverture de bec en maintenant le bec ouvert à une série d'angles connus et en notant les valeurs correspondantes obtenues en sortie du capteur (**Figure III.1**).

Résultats et discussion

Les résultats sont présentés et discutés en détail dans la partie en anglais de cette section. Brièvement, précisons que nos enregistrements ont permis de détecter deux types d'ouvertures de bec : des ouvertures très brèves (moins de 1,25 seconde), et des ouvertures plus longues. À la question de savoir à quoi correspondaient ces deux types d'ouverture du bec, deux réponses principales ont été envisagées : (1) à chaque type d'ouvertures correspond un type de proies, hypothèse appuyée sur les travaux antérieurs montrant que les manchots royaux de Crozet se nourrissent presque exclusivement de deux espèces de myctophidés qui

diffèrent par leur taille (**Figure III.2**) ; et (2) les ouvertures courtes correspondent à des tentatives de captures ratées alors que les ouvertures longues correspondent à des tentatives de capture réussies.

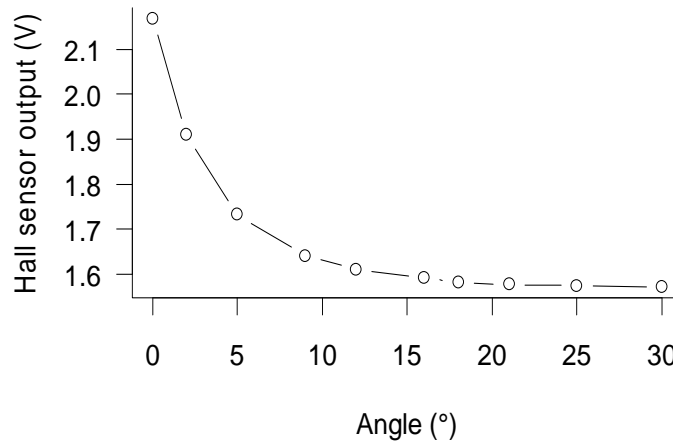


Figure III.1. Courbe de calibration d'un capteur d'ouverture de bec : signal de sortie du capteur à effet Hall en fonction de l'angle d'ouverture du bec d'un manchot royal.

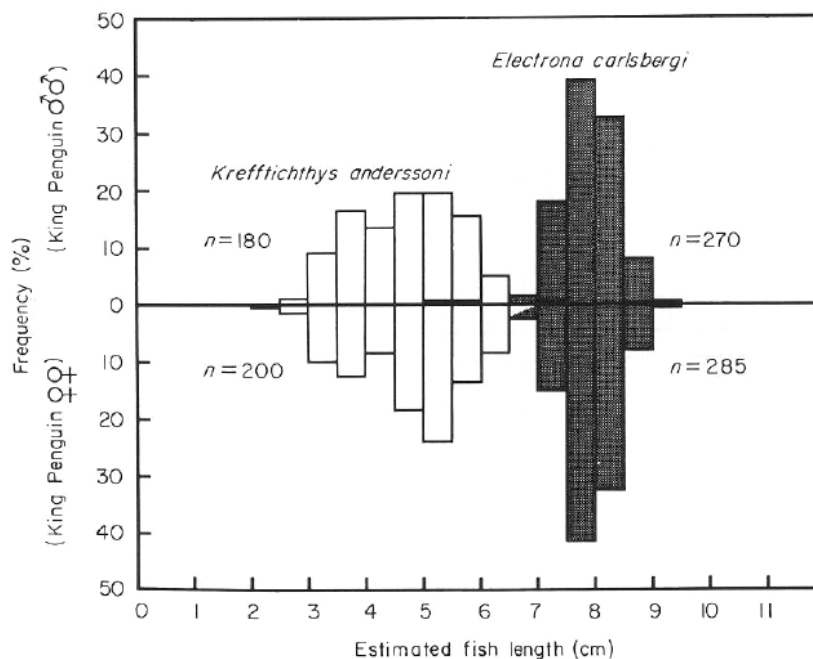


Figure III.2. Distribution des tailles des deux espèces de myctophidés *Krefftichthys anderssoni* et *Electrona carlsbergi* consommées par 20 manchots royaux (10 mâles, en haut, et 10 femelles, en bas) à Crozet en février 1989 (Cherel & Ridoux, 1992).

III. Mesure de la prise alimentaire et de la dépense énergétique

Les ouvertures de type court n'étant jamais suivies d'une chute de température dans l'œsophage, nous avons privilégié la seconde hypothèse et pensons que les deux types d'ouvertures de bec correspondent respectivement aux captures ratées ou réussies. Une analyse statistique basée sur l'utilisation de modèles de mélange pourrait permettre de montrer que la distribution des mouvements d'ouverture de bec associés à une capture correspond au mélange des distributions associées aux captures des deux types principaux de proies.

La comparaison des trois méthodes a montré que le nombre d'ondulations, le nombre de chutes de température œsophagienne et le nombre d'ouvertures du bec étaient corrélés. Cependant, la quantification du nombre d'ondulations est assez imprécise puisqu'elle prend probablement en compte aussi bien la prospection que les poursuites et les captures. De son côté, le taux de détection par la méthode œsophagienne diminue lorsque les ingestions sont trop rapprochées : plusieurs diminutions de température peuvent alors être confondues en une seule.

La mesure de l'ouverture du bec apparaît donc comme une méthode extrêmement sensible et précise, mais elle nécessite des adaptations pour (i) augmenter la tenue du matériel fixé sur le bec, et (ii) éliminer la gêne occasionnée aux animaux par le passage d'un câble électrique. Des essais en captivité pourraient s'avérer intéressants pour établir la relation entre les caractéristiques de la proie capturée (masse, taille) et celles de l'ouverture du bec (amplitude, durée). D'autre part, le développement d'une méthode plus simple à mettre en œuvre mais plus précise que la quantification des ondulations pourrait s'avérer précieuse pour étudier un nombre élevé d'individus. L'analyse des données accélérométriques enregistrées simultanément nous semble être une voie intéressante.

Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding

Cet article de Nicolas Hanuise, Charles-André Bost, William Huin, Arnaud Auber, Lewis G. Halsey & Yves Handrich a été publié en 2010 dans *Journal of Experimental Biology*, volume 213, pages 3874 à 3880.

Summary

Quantification of prey consumption by marine predators is key to understanding the organisation of ecosystems. This especially concerns penguins, which are major consumers of southern food webs. As direct observation of their feeding activity is not possible, several indirect methods have been developed that take advantage of miniaturised data logging technology, most commonly: detection of (i) anomalies in diving profiles (wiggles), (ii) drops in oesophageal temperature and (iii) the opening of mouth parts (recorded with a Hall sensor). In the present study, we used these three techniques to compare their validity and obtain information about the feeding activity of two free-ranging king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). Crucially, and for the first time, two types of beak-opening events were identified. Type A was believed to correspond to failed prey-capture attempts and type B to successful attempts, because, in nearly all cases, only type B was followed by a drop in oesophageal temperature. The number of beak-opening events, oesophageal temperature drops and wiggles per dive were all correlated. However, for a given dive, the number of wiggles and oesophageal temperature drops were lower than the number of beak-opening events. Our results suggest that recording beak opening is a very accurate method for detecting prey ingestions by diving seabirds at a fine scale. However, these advantages are counterbalanced by the difficulty, and hence potential adverse effects, of instrumenting birds with the necessary sensor/magnet, which is in contrast to the less accurate but more practicable methods of measuring dive profiles or, to a lesser extent, oesophageal temperature.

Introduction

The determination of food consumption by marine predators is key to understanding the organisation of marine ecosystems (Croxall, 1987). Invaluable information for furthering our knowledge of energy flows and foraging strategies in relation to environmental features is

obtained through the quantification of prey ingestion (Wilson *et al.*, 1992). Seabirds are important consumers of sea resources (Brooke, 2004) and thus play a pivotal role in marine environments. However, knowledge of their feeding success in terms of consumption rate and prey mass is still limited. Direct observation of their feeding activity is rarely possible, particularly for diving species. Nevertheless, modern miniaturised technology now provides several methods for estimating the number and timing of ingestions (Ropert-Coudert and Wilson, 2005). As marine endotherms mainly feed on ectothermic prey, recording of stomach (Weimerskirch and Wilson, 1992) or oesophageal (Ancel *et al.*, 1997; Charrassin *et al.*, 2001; Ropert-Coudert *et al.*, 2001a) temperatures allows detection of temperature drops when prey are ingested (hereafter termed the ‘oesophageal technique’). More recently, measurements of jaw motion (Plotz *et al.*, 2001) or of intermandibular angle, by means of a Hall sensor (hereafter the ‘Hall technique’) (Fossette *et al.*, 2008; Hochscheid *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2002) have been used to recognise feeding events. Alternatively, accelerometers can be fixed onto the head or the jaw to detect such behaviour (Viviant *et al.*, 2010). At the temporal scale of a dive or dive bout, anomalies in dive profiles called ‘wiggles’ (Bost *et al.*, 2007) (the ‘wiggles technique’) or modifications in wing stroke frequency during aerial flight (Sato *et al.*, 2008), measured by accelerometers, have been linked to feeding success and mass gain, respectively. Finally, the use of video recorders allows association between a particular dive pattern and feeding events (Madden *et al.*, 2008).

Penguins are among the most important predators of the Southern Ocean, representing up to 90% of the avian biomass in this region (Woehler, 1995), and can represent relatively tractable bio-indicators (Bost *et al.*, 2008). Thus, quantification of their prey consumption is of particular importance for understanding the impact of top predators on marine resources (Guinet *et al.*, 1996) and in using them to monitor changes in the marine environment (Halsey *et al.*, 2008a). King penguins (*Aptenodytes patagonicus*, Miller 1778) are a difficult species in terms of quantifying feeding behaviour as not only do they feed on small, mesopelagic fish (Cherel and Ridoux, 1992) but they do so at great depths that can damage instruments [typically between 150 and 300m (Charrassin *et al.*, 2002)], and they also undertake foraging trips of high duration, placing further constraints on the data loggers (Bost *et al.*, 1997). The ingestion of small prey makes the detection of temperature drops by an oesophageal probe difficult, and, in king penguins, the problems with this technique are further exacerbated, first, because of changes in their body temperatures during deep diving activity (Handrich *et al.*, 1997) and, second, owing to the invasiveness of implanting a probe in the oesophagus. The

use of a Hall sensor on the beak can also be problematic owing to the invasive nature of the instrumentation. Several studies have investigated the feeding behaviour of penguin species, mainly by recording dive profiles (to discern wiggles), oesophageal temperatures (Charrassin *et al.*, 2001) or, more recently, beak-opening events (Wilson *et al.*, 2002). The first two techniques have been applied to king penguins. However, little is known about the relative accuracy and sensitivity of these different methods.

In the present study, we compare, in free-ranging king penguins, these three methods for recording feeding ingestions to assess their accuracy. The penguins were instrumented simultaneously with time-depth recorders, oesophageal temperature sensors and Hall sensors. Unfortunately, owing to technical failures and potential adverse effects of the instrumentation, data were obtained only for two birds. Our objectives were: (1) to obtain the first beak-opening data for king penguins and (2) to compare the accuracy of this technique with that of the two techniques previously used for quantifying feeding behaviour in this species.

Materials and methods

Study birds and equipment

The study was conducted on Possession Island, Crozet Archipelago (46.4°S, 51.8°E), located in the South Indian Ocean, during the austral summer from February to March 2006. The studied king penguins were breeders at La Baie du Marin, a colony of approximately 16,000 breeding pairs (Delord *et al.*, 2004). The capture, release and handling procedures received the approval of the ethics committee of the French Polar Institute (IPEV) and of the French Environment Ministry. Six breeding male king penguins were captured while brooding a young chick (1–10 days old). A portable enclosure was placed in the colony to protect the territory of each bird during their instrumentation with an external data logger and both oesophageal temperature and Hall sensors (see details below) (Fig.1). Captured birds were immediately anaesthetised to reduce stress and ease their instrumentation. The equipped birds, still anaesthetised, were replaced together with a warm dummy egg within the colony, surrounded by the portable enclosure. After full recovery from the anaesthetic (less than 4h later), the enclosure was removed and the chick was replaced under the bird (see Froget *et al.*, 2004). The capture occurred 2 days after the beginning of their shift and thus allowed sufficient recovery time after anaesthesia. The penguins undertook a foraging trip at sea 7–8 days later, after exchanging the chick with their mate. Upon their return to the colony 5–22 days later, the birds were recaptured and the loggers and sensors removed.

Data loggers

SMAD data loggers (DEPE-IPHC, J. P. Gendner, Strasbourg, France; 80×25×10mm, 54 g) were attached externally to the lower back of each animal to minimise hydrodynamic drag (Bannasch *et al.*, 1994). These loggers incorporate a hydrostatic pressure sensor measuring water depth, which is recorded at 1Hz. The beak sensors consisted of a small magnet, which thus produced a magnetic field, and a Hall sensor that detected its strength (Wilson *et al.*, 2002) and was connected to the logger by means of a cable. When the beak was closed, the distance between the magnet and the sensor was minimal (less than 0.5 mm), and thus the magnetic field experienced by the sensor was maximised. Conversely, beak-opening movements led to an increased distance between the magnet and the sensor, which in turn resulted in a decrease in the magnetic field experienced by the sensor. The magnets were glued to the lateral surface of the upper beak, whereas the Hall sensors were attached to the lateral surface of the lower beak, directly facing the magnets (Fig.1). The relationship between sensor output (mV) and beak-opening angle was determined during anaesthesia by using a wooden tube to separate the mandibles and determining a stable beak-opening angle (0 to ~30 deg) during several seconds. Despite high coefficients of determination ($R^2 > 0.92$), because a number of factors compromised the calibrations obtained, we decided to analyse beak-opening events in terms of output signal rather than convert those values into angles. The aforementioned factors, in decreasing order of effect, were: (1) the exponentially decreasing relationship between output and angle, prohibiting accurate measurement for angles >10 deg, (2) substantial variations of the relationship linked with lateral movements of the mandibles, and (3) a small shift of the baseline with depth and temperature. The signal of the Hall sensor was recorded during two daily sessions of 3 h at a frequency of 16Hz, to ensure that data across the entirety of the foraging trip were recorded onto the 16 Mbyte memory card encased within the logger. The oesophageal temperature sensor (time constant: 4 s) was introduced into the buccal cavity through an incision under the chin, performed under anaesthesia (Fig.1), suspended at 7–8 cm below the beak junction and connected to the logger by means of a cable. The cable was set to run subcutaneously from the logger to the Hall and temperature sensors. To minimise difficulties elongating the neck during prey capture, the cable was inserted while the neck was in full extension, and a surgical stitch was made at both extremities. On one of the six birds (E1), we fixed the cable externally with a loop and with stitches made every centimetre (Fig.1). Oesophageal temperature was continuously recorded at a frequency of 2 Hz.

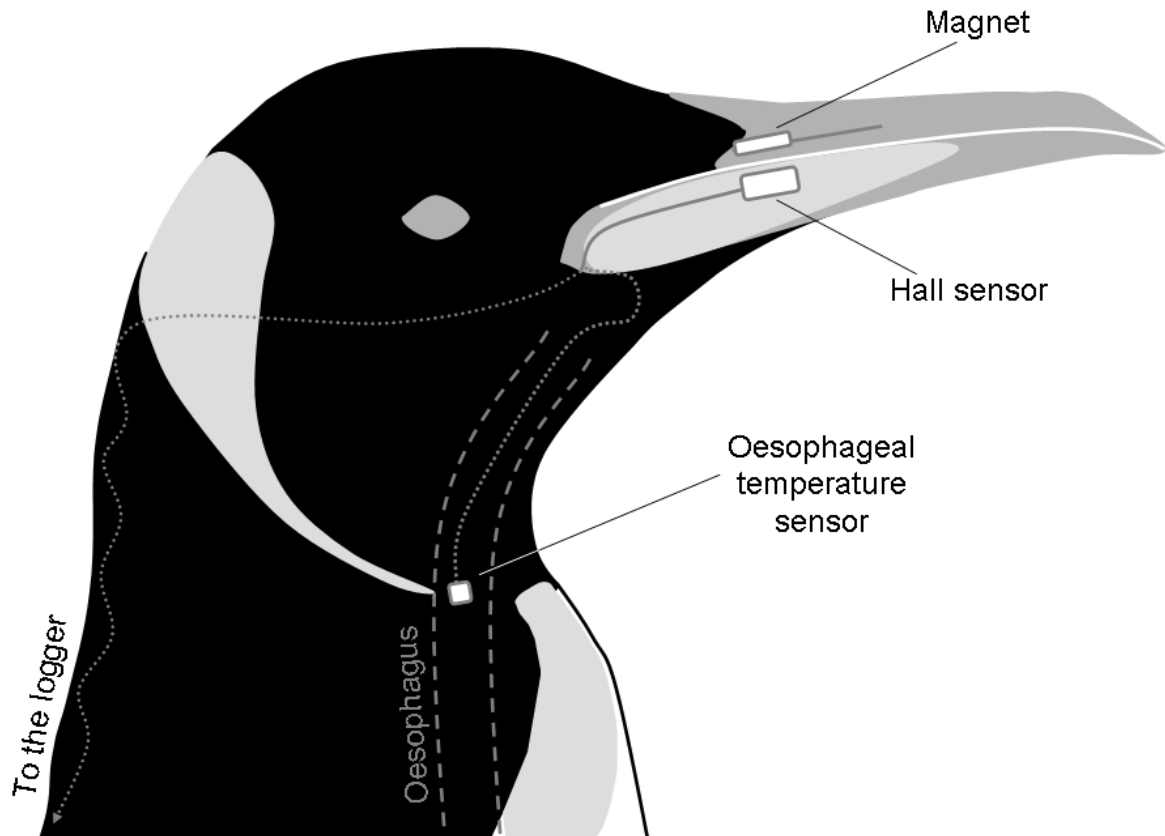


Fig. 1. Schematic diagram of the attachment of oesophageal temperature and beak-opening sensors to king penguins. For five penguins, the cable running from the beak to the logger was tunnelled under the skin, whereas, in the sixth bird (E1), it was sewn on the skin.

Data analysis

Once the loggers were recovered, the data were extracted and analysed using purpose-written computer programs in Matlab 6.0 (The MathWorks, Natick, MA, USA). Dives with maximum depths greater than 50 m ('deep' dives) were included in the analysis as they are considered to represent the majority of foraging dives of king penguins (Charrassin *et al.*, 2002). Dive analysis was conducted following the recommendations of Halsey and colleagues (Halsey *et al.*, 2007a). Wiggles are particular short-term patterns in the dive profile, with a 'zigzag' shape, and accurately defined by Halsey and colleagues (Halsey *et al.*, 2007a) as an increase in depth followed by a decrease in depth and then another increase in depth. Prey ingestions were determined from oesophageal temperature records based on criteria defined in previous work (Charrassin *et al.*, 2001). Temperature drops with a rate of decrease $\geq 0.06^{\circ}\text{C s}^{-1}$

were assumed to indicate cooling by cold prey (Charrassin *et al.*, 2001) and thus termed ‘feeding drops’, whereas drops not exceeding the threshold (95% of the total) are believed to reflect tissue cooling due to diving per se. Deviations of the Hall sensor output from the baseline, caused by the beak opening and so-called ‘Hall events’, were automatically detected.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using R 2.9 software (R Development Core Team, 2009). Statistical tests were first performed separately for each bird, and, when similar results were produced, the data were then pooled. Normally distributed data are described by the means \pm one standard deviation (s.d.), whereas skewed data are described by the median and interquartile (i.q.) range.

Results

Recorded data

The six equipped penguins left the colony after exchanging the chick with their partner. The six loggers were removed 7 to 23 days later. Two loggers failed after less than 1 day at sea. Complete data recorded by four loggers showed that two birds did not perform deep foraging dives and appeared not to have travelled far from the colony. Finally, we obtained foraging data for only two birds (E1 and H1), the former having been equipped with an external cable (bird E1). Three of the six equipped birds were successful in the subsequent chick exchange with their mate and at rearing the chick until at least the crèche stage. The presented data correspond to two foraging trips of 9 and 7 days, during which both penguins performed dives of depths and durations similar to those of birds fitted with depth recorders only (Table 1).

Beak-opening and oesophageal temperature were simultaneously recorded during a total of 96 h, during which both penguins performed a total of 496 deep dives. Totals of 1023 wiggles, 1370 feeding drops and 3047 Hall events occurred during these dives (Table 2, Fig.2).

Table 1. Characteristics of diving behaviour of two male king penguins during foraging trips away from the colony

Characteristic	Bird H1	Bird E1
Foraging trip duration (d)	9	7
Total number of dives	2070	1720
Number of deep dives	323	650
Mean \pm s.d. maximum depth (m)	136 \pm 31	117 \pm 30
Maximum depth (m)	218	184
Mean \pm s.d. dive duration (s)	275 \pm 57	295 \pm 43

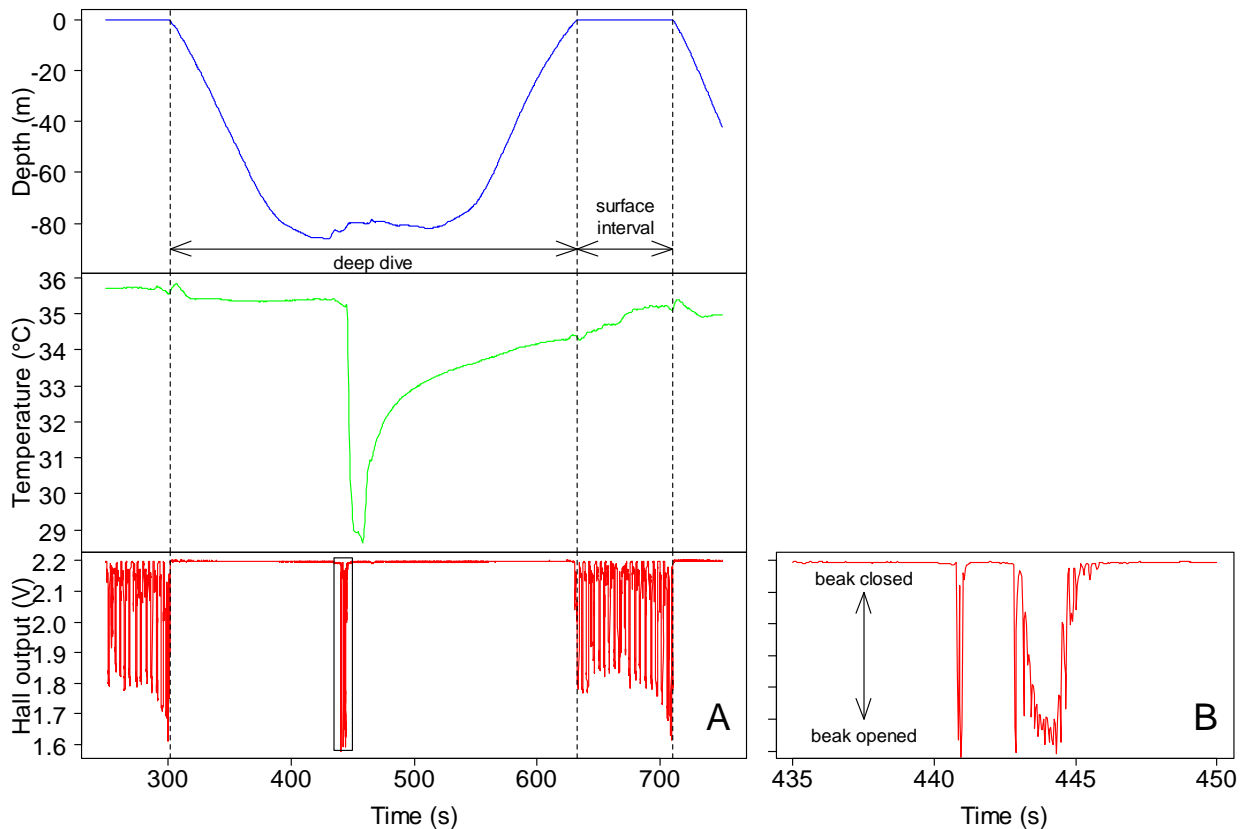


Fig. 2. (A) Data recorded during a deep dive and the subsequent surface interval of a king penguin, 'H1', showing variations of depth (top, blue), oesophageal temperature (middle, green) and Hall output signal (bottom, red) against time. (B) Detail of the Hall output signal corresponding to two Hall events that occurred during the dive. Dashed lines indicate the beginning and end of dives and the subsequent surface interval.

Table 2. Characteristics of feeding behaviour of two male king penguins at sea during periods when the Hall signal (relating to beak opening) was being recorded

Characteristic	Bird H1	Bird E1	Total
Duration of Hall sensor recording (h)	42	54	96
Number of deep dives	164	332	496
Number of Hall events recorded	1643	1404	3047
Number of feeding drops	655	715	1370

Types of Hall events

Hall events were detected both during dives and during surface intervals between dives. The following results refer to the 3047 events detected during dives as it is these that might be associated with feeding activity. The distribution of both the duration and the area under the curve of Hall events (AUC, defined as the area between the baseline and the output signal) was bimodal (Fig. 3). This enabled the distinction between short- (<1.25 s, N=640) and long-duration Hall events (median=2.3 s, i.q. range: 1.9–2.9 s, N=2407), and small (<7 V.s, N=582) and large Hall events (median=25 V.s, i.q. range: 16–44 V.s, N=2465).

We also classified Hall events into types A and B. Type A Hall events (Hall-A events) were defined by a single, quick decrease of the signal followed by a quick increase, returning to the baseline (Fig. 4A), corresponding to a quick opening–closing event, ending with complete closure of the beak. Type B Hall events (Hall-B events) were defined as demonstrating an initial decrease and increase of the signal, similar to Hall-A events – however, without a return to the baseline (phase 1) and followed by repeated waves (Fig. 4B) corresponding to a quick opening–closing event with incomplete closure of the beak, and finishing with oscillatory movements of the mandibles. In a typical Hall-B event, the second part of the signal occurred in two phases: (i) the upper values recorded during the oscillations progressively decreased to a minimal value and then increased again to reach the baseline (phase 2); (ii) thereafter the waves originated from the baseline (phase 3).

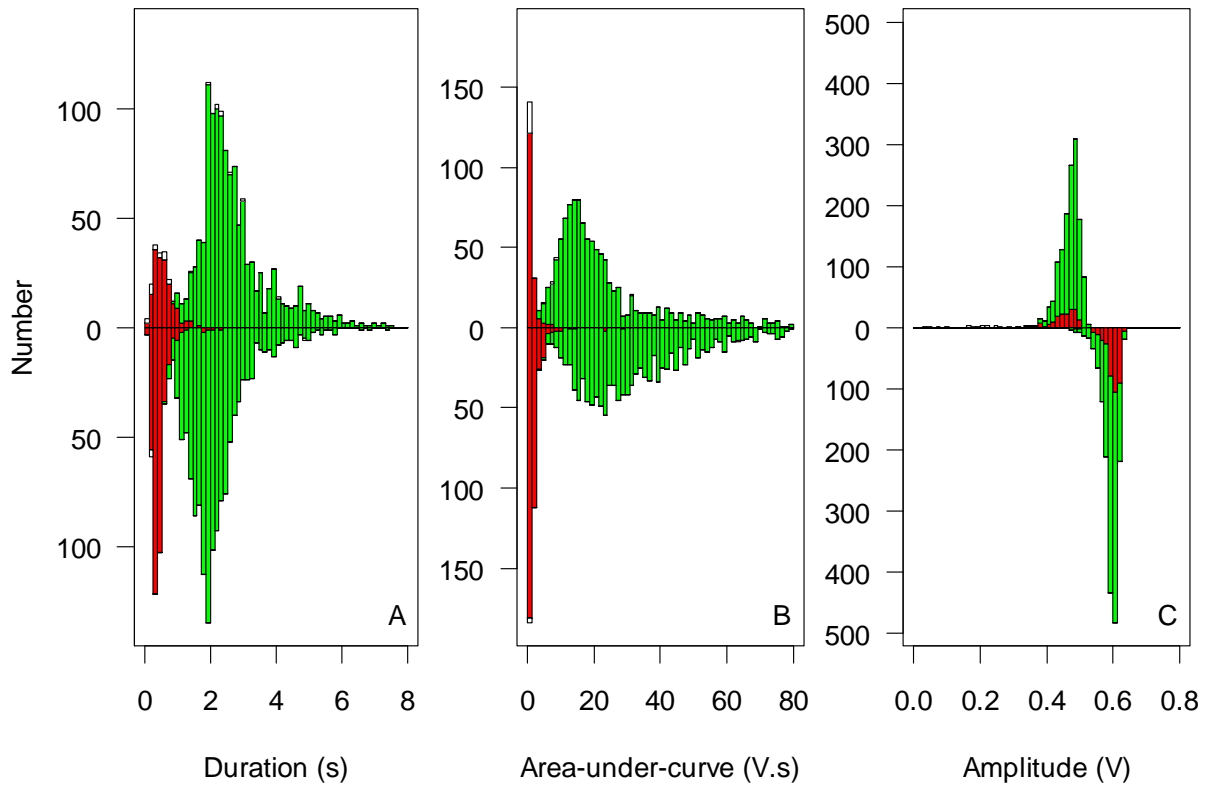


Fig. 3. Distribution of (A) durations, (B) areas under the curves and (C) amplitudes of Hall events recorded in two king penguins while diving at depth. Data are presented on both sides of a horizontal line at zero, with each side corresponding to a particular king penguin (above: E1, below: H1). Red bars indicate type A Hall events, green bars indicate type B Hall events (see Fig. 4), and white bars indicate other Hall events. To avoid compression of the graphs due to a low incidence of events of very large duration and areas-under-curve, durations greater than 8 s and areas-under-curve larger than 80 V.s are not shown.

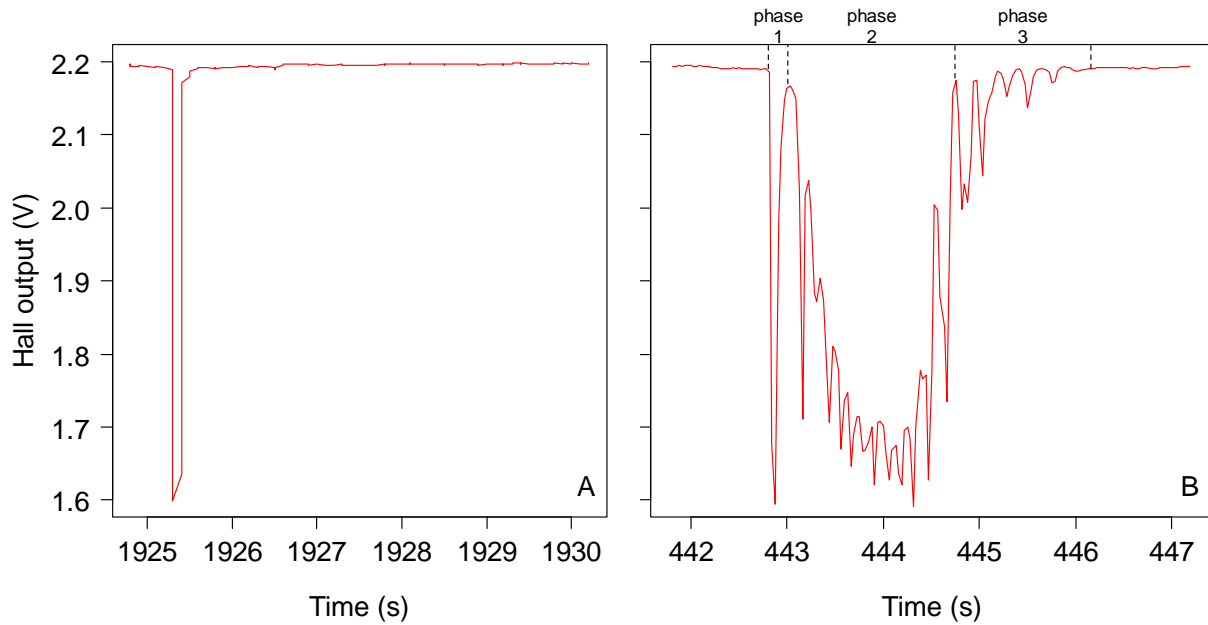


Fig. 4. Characteristic patterns in beak-opening over time for (A) type A Hall events (quick, single decrease of the signal, returning to the baseline), and (B) type B Hall events (type A-like phase without return to the baseline, followed by oscillations).

Based on this criterion, we identified 519 Hall-A and 2498 Hall-B events, and the 30 remaining events were termed as ‘others’ (Fig.3). For both birds, the duration and AUC of Hall-A events were significantly lower than that of Hall-B events (median duration: 0.44 and 2.25 s, $W=6960$, $P<0.001$; median AUC: 1.1 and 25.4 V.s, $W=5827$, $P<0.001$) (Table 3). The first and second peaks of the bimodal distributions of the duration and AUC of Hall events usually (>95%) corresponded to Hall-A and Hall-B events, respectively (Fig. 3A, B).

Comparing Hall events with oesophageal temperature drops

The number of feeding drops per dive correlated with the total number of Hall events per dive ($r=0.89$, $P<0.001$) and with the number of Hall-B events per dive (Fig. 5A, $r=0.91$, $P<0.001$). However, the number of feeding drops per dive was significantly lower than the number of Hall-B events per dive (feeding drops: 4.4 ± 3.8 , Hall-B: 8.2 ± 4.6 , $P<0.001$). There were no dives either without any Hall-B event or with only Hall-A events that showed an oesophageal temperature drop ($N=200$). Dives with a single Hall-B event had a mean of 0.97 feeding drop ($N=60$).

Table 3. Characteristics of Hall events of two male king penguins during foraging trips away from their colony (median and i.q. range)

Characteristic	Bird H1	Bird E1	Total
Number of Hall events	1643	1404	3047
Duration of Hall events (s)	1.8 (1.1 – 2.4)	2.4 (1.9 – 3.0)	2.1 (1.4 – 2.7)
Area under the curve (V.s)	25 (12 – 41)	17 (11 – 30)	21 (11 – 38)
Amplitude (mV)	598 (584 – 608)	474 (450 – 490)	554 (477 – 599)
Number of Hall-A events	354	165	519
Duration of Hall-A events (s)	0.4 (0.3 – 0.5)	0.5 (0.4 – 0.7)	0.4 (0.3 – 0.6)
Area under the curve (V.s)	1.3 (0.8 – 2.2)	0.8 (0.5 – 1.4)	1.1 (0.6 – 1.9)
Amplitude (mV)	603 (592 – 614)	462 (436 – 481)	592 (483 – 610)
Number of Hall-B events	1285	1213	2498
Duration of Hall-B events (s)	2.1 (1.6 – 2.5)	2.5 (2.1 – 3.2)	2.3 (1.8 – 2.8)
Area under the curve (V.s)	31 (21 – 48)	19 (13 – 35)	25 (16 – 43)
Amplitude (mV)	596 (582 – 606)	476 (455 – 491)	530 (478 – 597)

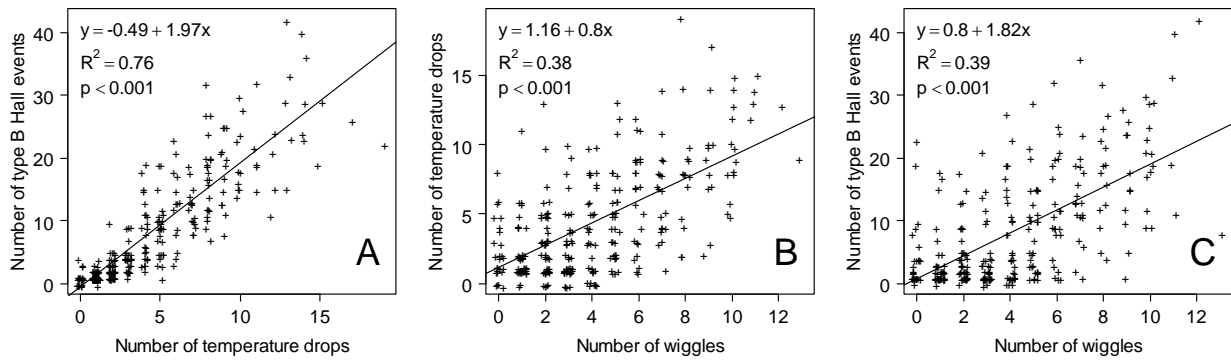


Fig. 5. Relationships between (A) the number of feeding drops per dive and the number of type B Hall events per dive, (B) the number of wiggles per dive and the number of feeding drops per dive, and (C) the number of wiggles per dive and the number of type B Hall events per dive.

The ratio of feeding drops relative to Hall-B events tended towards 1 when the duration between two successive Hall-B events increased ($r=0.65$, $P<0.001$) and reached a plateau for an interval of approximately 10 s. For dives with durations between Hall-B events longer or shorter than 10 s, the ratio of feeding drops per Hall-B event was 0.91 ($N=528$) and 0.41 ($N=577$), respectively. This is mainly because the duration of feeding drops is longer than that of Hall-B events (Fig. 6). Thus, when considering all dives within which the durations between Hall events were longer than 10s, it is possible to assess each individual Hall event in terms of whether it is temporally related to a feeding drop. In these cases, three out of 26 Hall-A events were followed by a temperature drop, two of them (7.7%) exceeding the $0.06^{\circ}\text{Cs}^{-1}$ threshold and thus being detected as feeding drops. Conversely, the 528 Hall-B events were followed by a temperature drop, 29 of them (5.5%) not exceeding the threshold and thus not being detected as feeding drops. Feeding drops following a Hall-B event had the following characteristics: starting 2.1 ± 1.6 s (mean \pm s.d.) after the beginning of the corresponding Hall event, with a duration of 8.2 ± 3.1 s, an amplitude of $3.2\pm 1.0^{\circ}\text{C}$ and a slope of $0.4\pm 0.1^{\circ}\text{Cs}^{-1}$.

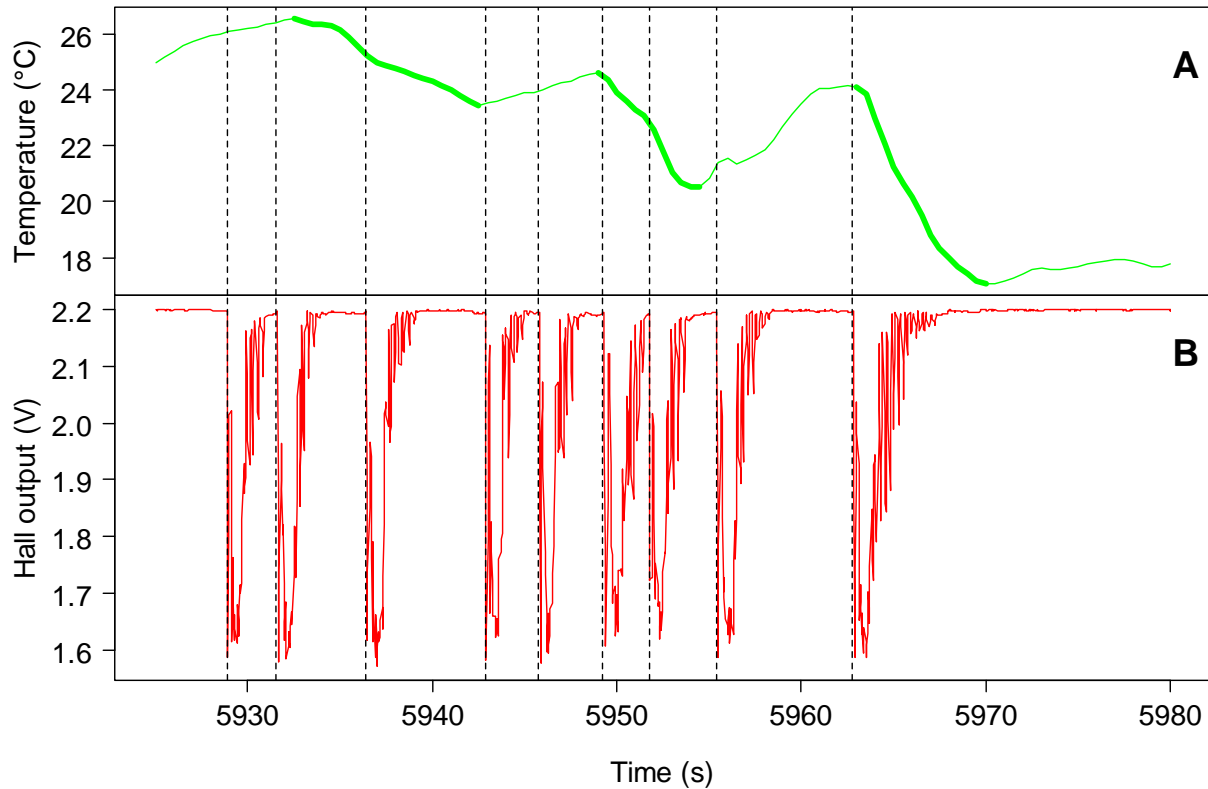


Fig. 6. Differences in the number of detected ingestions assessed with the oesophageal technique (A, three temperature drops, bold lines) compared with the Hall technique (B, nine prey captures, broken lines indicate start time of each event).

Ingestions and wiggles

The number of feeding drops and the number of Hall-B events per dive correlated with the number of wiggles per dive (Fig. 5B, C, $r=0.56$ and $r=0.57$, respectively, both $P<0.001$). The number of wiggles per dive was not significantly different from the number of feeding drops per dive (wiggles: 4.1 ± 2.9 , drops: 4.4 ± 3.8 , $P=0.19$). However, it was lower than the number of Hall-B events (Hall-B: 8.2 ± 4.6 , $P<0.001$). A total of 79.7% of all the detected feeding drops occurred within a wiggle, with a mean number of 1.42 ± 1.02 feeding drops per wiggle. The amplitude and duration of wiggles with feeding drops was not significantly different from wiggles without ingestions (2.9 m, 15.3 s vs 8.8 m, 21.1 s, both $P>0.15$).

Discussion

Here, we have presented the first simultaneous data recordings of dive profile wiggles, oesophageal temperatures and beak openings in a diving animal – three methods used to gain

detailed information on feeding activity. Furthermore, these measures have been compared to obtain some understanding of the accuracy of each as a proxy for prey capture events.

Since the first deployments of Hall sensors on the beaks of penguins (Wilson *et al.*, 2002), approximately 15 species have been studied using this technique. Marine predators whose foraging cannot be observed directly, such as turtles (Fossette *et al.*, 2008; Hochscheid *et al.*, 2005; Myers and Hays, 2006), cetaceans (Ropert-Coudert *et al.*, 2002b), pinnipeds (Liebsch *et al.*, 2007) and diving birds (Shepard *et al.*, 2010; Simeone and Wilson, 2003; Takahashi *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2002) are represented in most of these studies (but see Ropert-Coudert *et al.*, 2004), the data from which provided valuable information on prey captures. Of the two penguin species that have been fitted with Hall sensors at sea, the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* (Simeone and Wilson, 2003; Wilson *et al.*, 2002) and the chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica* (Takahashi *et al.*, 2004), both dived to moderate depths (<100 m) and remained for less than 24 h at sea each trip, in contrast with king penguins.

Recording feeding events from beak recorders

Our Hall sensor data were able to identify two clearly distinct types of beak openings considered to be related to feeding activity during deep diving, termed Hall-A and Hall-B events. Most likely, these two behaviours could either correspond to feeding events on two types of prey differing in size or to successful versus unsuccessful capture attempts. At the Crozet Islands in summer, king penguins mainly prey on two small myctophid fish species, *Electrona carlsbergi* and *Krefflichthys anderssoni* (Cherel and Ridoux, 1992). These two types of prey differ in mass and size, with the former being heavier and longer than the latter (Cherel and Ridoux, 1992). Therefore, differences in beak-opening amplitude and duration while penguins ingested these fishes of two different species should be expected. In our study, the distribution of durations and areas under the curve of the beak-opening events is clearly bimodal and, in accordance with the two identified patterns of Hall events, Hall-A and Hall-B. However, as Hall-A events were almost never followed by an oesophageal temperature drop, and as the ranges of mass of the two main species overlap, we propose that Hall-A events might mainly reflect capture attempts without ingestions rather than ingestions of small-sized prey, and that Hall-B events mainly reflect successful capture of prey of various sizes. Indeed, based on the previous work of Charrassin and colleagues (Charrassin *et al.*, 2001), ingestions of small prey of approximately 2 g should induce a feeding drop in the oesophagus. Only a very small number of isolated Hall-A events were followed by temperature drops, which

might indicate that occasional instances of Hall-A events represent feeding events on small prey.

Importantly, Hall-B events are rather similar to those described in previous studies on penguins corresponding to prey capture (Wilson *et al.*, 2002), with the following pattern: an initial wide opening of the beak while the mandibles surround the prey body, a narrowing during the initial snap at the prey, followed by an increase in the beak angle (as the widest part of the fish goes past the rictus) together with gulping behaviour, which continues as the beak angle diminishes to zero. By contrast, Hall-A events comprise simply a quick opening and then closing of the beak as the bird attempts but fails to catch hold of a prey item.

Comparison of the three methods

The present study has confirmed that the number of wiggles occurring in a dive correlates with the number of ingestions, estimated with the Hall sensor or oesophageal temperature techniques. Similar findings have been reported previously in studies comparing just wiggles and feeding drops (Bost *et al.*, 2007) or wiggles and beak-openings (Simeone and Wilson, 2003; Takahashi *et al.*, 2004). However, using wiggles to estimate feeding behaviour appears to be less accurate than either of the two other measures, probably because wiggles integrate the combined effects of prey searching and/or pursuit and/or attempted capture.

Without visual verification, it is of course not possible to validate absolutely the techniques for assessing prey capture. However, the evidence suggests that beak opening is the most accurate technique and close to a 'gold standard' once the data are categorised into Hall-A and Hall-B events. In combination, these two types of beak opening account for the vast majority of all underwater beak opening events, suggesting that, bar a small number of anomalies, underwater beak opening behaviour is dichotomised by the use of a few simple criteria. Hall-A events virtually never associated with oesophageal temperature drops, strongly indicating that prey are not captured during these behaviours. By contrast, temporally distant Hall-B events were almost always associated with a large and rapid drop in oesophageal temperature, and, on the assumption that king penguins do not swallow water when they fail to capture a prey item, this strongly suggests that a prey item is, or prey are, captured during type B beak openings. However, when Hall-B events occurred within a short time-frame, they did not consistently correspond to the same number of drops in oesophageal temperature (Fig. 6), probably owing to the lag time of the oesophagus and of the temperature probe to recover from the previous temperature drop (Charrassin *et al.*, 2001), thus not

detecting the next prey capture. Furthermore, some Hall-B events are associated with subsequent drops in oesophageal temperature not exceeding the threshold and thus not counted as feeding drops. This suggests that oesophageal probes tend to underestimate prey capture rates during periods of high-frequency prey capture. The Hall sensor technique, once beak opening events have been separated into successful and failed prey capture events, has the advantage over the oesophageal temperature technique of a much higher recording resolution able to detail high-frequency events.

Effects of logger deployments on the birds

Of the six equipped penguins, we obtained data for only two of them owing both to the effects of logger instrumentation and technical problems with regards to two of the loggers. Two of the instrumented birds might not have foraged because of complications involving the cable running under the skin along the neck and the back. In a previous study using oesophageal temperature sensors, cables were tunnelled in the same manner for seven king penguins, which performed trips of normal duration at sea (Charrassin *et al.*, 2001). However, in the present study, owing to the additional presence of the Hall sensor and associated connections, the cable was larger and more rigid. We believe that the presence of a cable under the skin of the neck, without sufficient flexibility, is the major cause of adverse effects observed in this study, highlighting the importance of other methods to study prey captures. An external fixation to the neck is obviously an alternative solution, but, in the only bird (E1) equipped by this manner, the duration of the foraging trip was still long, and the neck fixations broke at sea (after the memory was full). This method thus remains a technique with a large logistical onus as it requires anaesthetisation of the subject bird, precise fixation of the magnet and the sensor on the mandibles, and fixation of cables from the sensor to the logger on or under the skin. In contrast to the Hall sensor, and, to a lesser extent, the oesophageal temperature sensor, instrumentation of a bird with only a time-depth recorder for quantifying wiggles requires far less manipulation of the subject animal and is also less invasive, in the main because it is ‘cable-free’. The main advantage of the wiggles method is its ease of use, the short duration of bird manipulation required to attach the necessary time–depth data logger, and the relatively unobtrusive cable-free nature of the logger attachment.

In summary, the three techniques have their advantages and disadvantages, resulting in a trade-off between the ease of implementation of the method and the accuracy of detecting feeding events.

Future developments

In combination with the use of criteria to dichotomise underwater beak-opening events into those that represent successful prey capture and those that do not, the Hall sensor technique is the most sensitive and accurate of the three methods presented in the current paper for quantifying feeding behaviour and estimating ingestion rate. However, it is also the most logistically demanding method. Clearly, the ideal technique will be both accurate and non-invasive.

The three proxies of feeding behaviour assessed in the present paper are those that have been widely measured in diving predators; however, the advent of miniaturised accelerometer loggers provides another and as yet relatively untested option, which is particularly exciting as it is another 'cable-free' method. Accelerometers employed to record body or limb posture and the dynamic motion of animals (Shepard *et al.*, 2009) will certainly provide more information on feeding events than can wiggles. Alternatively, accelerometers can be fixed onto the head or the jaw to detect feeding events more directly (Viviant *et al.*, 2010), but this method also requires considerable manipulation of the subject animal, and, as yet, those loggers deployed have been small enough only for use on pinnipeds. In the same manner, development of Hall sensor logging systems small enough to be put on the head of the animal would avoid use of cables and hugely enhance the study of feeding. Finally, quantification of the mass of ingested prey still remains a challenge, which could be approached through measuring the length of prey through the use of appropriate sensors.

Acknowledgements

We are indebted to the IPEV (Institut Polaire Français) for financial support of Antarctic research programs (IPEV Prog. 394, resp. C.A.B.). The Terres Australes et Antarctiques Françaises also provided logistical support. We thank Akiko Kato and two anonymous referees who have considerably improved the paper through useful criticisms and detailed comments. We are grateful to all our colleagues who have enabled this work to be undertaken through their enthusiasm and the time they gave us in the field, and to Vincent A. Viblanc for preliminary analyses.

References

References have been included in the general bibliography at the end of this thesis.

III.2. Estimation de la prise alimentaire par un indice dérivé de l'accélérométrie

Présentation de l'étude

Dans la partie précédente, nous avons montré que l'utilisation de capteurs d'ouverture de bec permettait d'obtenir une quantification précise de la prise alimentaire chez des manchots royaux en plongée. La précision de la technique nous a même permis d'identifier deux types de mouvements d'ouverture du bec que nous avons attribués respectivement aux tentatives ratées et réussies de capture d'une proie. Cependant, nous avons été confrontés aux limites expérimentales de cette méthode : il n'est en effet pas facile de fixer de façon durable l'aimant et le capteur au niveau du bec. De plus, la présence d'un câble reliant le capteur à l'enregistreur placé sur le dos est un autre élément sensible de la méthode, qui constitue probablement la cause de la gêne occasionnée aux oiseaux. La technique nous semble donc devoir être améliorée avant d'être réutilisée, et il demeure peu envisageable de l'appliquer aisément à un grand nombre d'individus. Dans cette partie, nous avons donc cherché si l'accélération pouvait être utilisée comme un indice de la prise alimentaire, et en particulier l'accélération dynamique, reflet de l'activité locomotrice d'un animal.

Méthodes

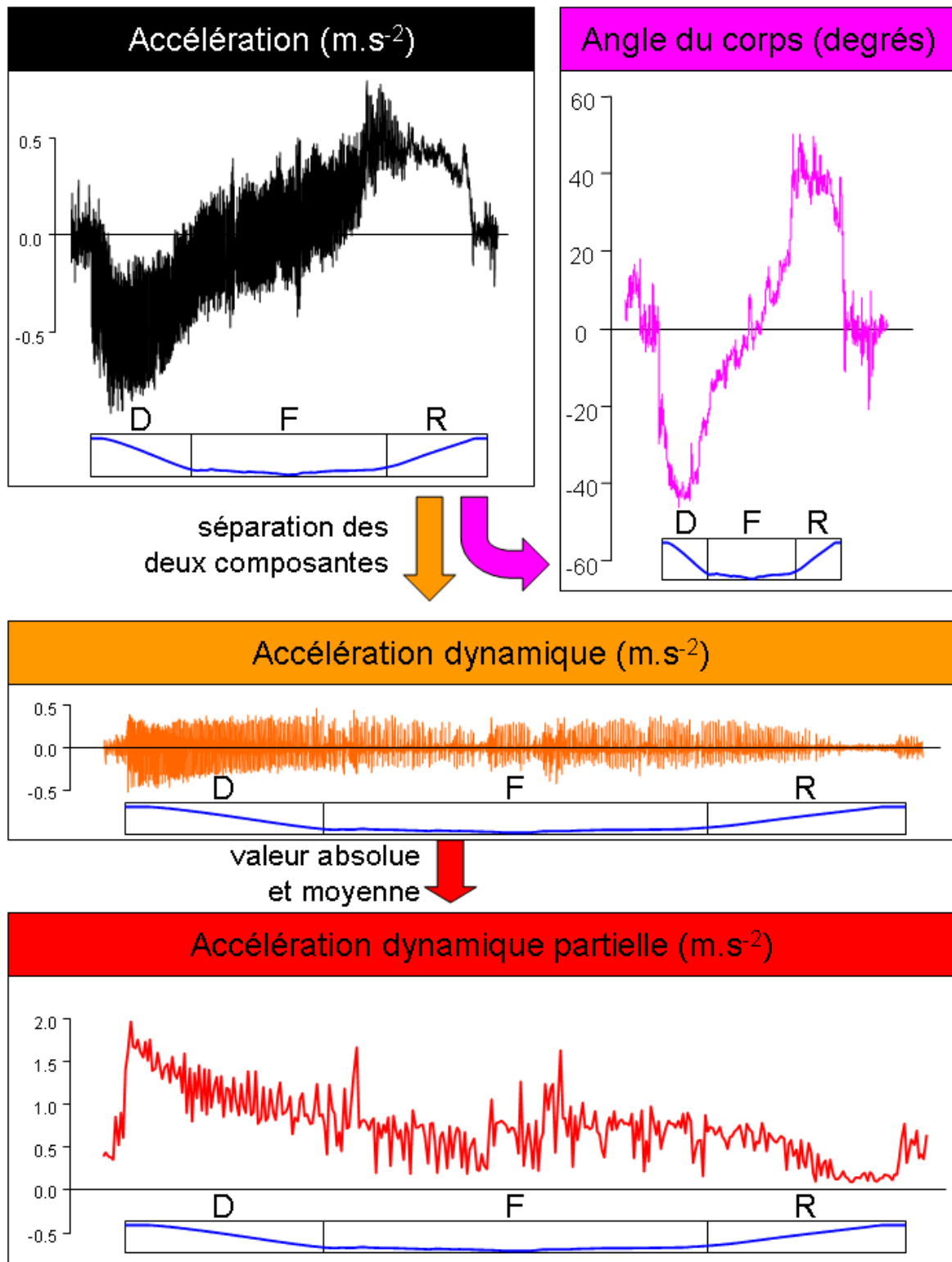
L'accélération est une grandeur physique de plus en plus utilisée dans les études comportementales actuelles, permettant d'obtenir des informations sur la posture, l'activité ou la dépense énergétique de nombreuses espèces d'animaux. L'accélération peut être enregistrée indépendamment dans un, deux ou trois axes de l'espace (**Figure III.3**, en noir). Les deux composantes statique et dynamique doivent être séparées par un traitement approprié. Chez un manchot en plongée, l'accélération statique va nous donner une information sur la posture de l'oiseau, c'est à dire l'inclinaison de son corps dans la masse d'eau (**Figure III.3**, en mauve). De son côté, l'accélération dynamique présente des variations périodiques (**Figure III.3**, en orange) qui vont permettre de calculer la fréquence à laquelle l'oiseau bat des ailerons pour se propulser. Par ailleurs, l'accélération dynamique va aussi intégrer d'autres mouvements comme ceux du cou, de la tête et du bec lors de la capture d'une proie. Ces interférences peuvent empêcher la détection correcte des battements d'ailerons au moment de la capture, et donc le calcul de la fréquence de battements autour de cette période critique.

L'analyse de la valeur absolue de l'accélération dynamique calculée à une échelle de temps compatible avec l'activité étudiée va permettre d'intégrer en une seule grandeur les mouvements du corps, des membres et de la tête (**Figure III.3**, en rouge). Si une capture s'accompagne d'une élévation de la fréquence de battement des ailerons et de mouvements de la tête et du bec, il semble donc possible de pouvoir la détecter sur un enregistrement de l'accélération dynamique. Pour cette étude, les résultats obtenus précédemment avec les capteurs d'ouverture de bec constituent notre référence pour déterminer les événements de capture de proie et les tentatives de capture. Les détails techniques de la méthode sont donnés dans la partie en anglais de cette section.

Résultats et discussion

L'analyse simultanée des profils d'ouverture du bec et d'accélération dynamique montre que la plupart des événements de capture de proie sont associés à des pics dans l'accélération dynamique. Nous avons cherché à déterminer une valeur seuil qui permette de déterminer automatiquement les événements de capture à partir du profil d'accélération. Une valeur seuil basse permettrait de détecter pratiquement l'ensemble des ingestions, mais également un grand nombre d'augmentations temporaires de l'accélération non liées à la prise alimentaire. Inversement, une valeur seuil élevée réduirait considérablement le nombre de fausses détections, mais aboutirait à manquer un certain nombre de captures de proies. La valeur seuil retenue a été celle pour laquelle la corrélation entre le nombre d'ingestions et le nombre de détections à l'échelle d'une plongée est la meilleure. Notons que la détection des ingestions n'a pas été effectuée pendant la phase de descente. En effet, les valeurs

Figure III.3. Exemple d'enregistrement de l'accélération le long de l'axe antéro-postérieur au cours d'une plongée de 5,5 minutes chez un manchot royal. La mesure de l'accéléromètre est le signal brut (en noir). L'utilisation d'un filtre fréquentiel ou d'une moyenne glissante permet de séparer les deux composantes de l'accélération : la composante basse fréquence correspond à l'accélération statique liée à la gravité, qui permet de calculer l'inclinaison du corps (en mauve) ; la composante haute fréquence correspond à l'accélération dynamique liée à l'activité locomotrice (en orange). Les pics réguliers d'accélération dynamique correspondent aux battements des ailerons. Pour calculer l'accélération dynamique partielle utilisée comme indice de l'activité locomotrice



(en rouge), l'accélération dynamique est convertie positivement et moyennée sur un pas de temps choisi. Le profil de la plongée est présenté en bleu dans les rectangles, et les phases de descente (D), de fond (F) et de remontée (R) sont indiquées.

III. Mesure de la prise alimentaire et de la dépense énergétique

d'accélération dynamique y sont élevées en raison de la fréquence et de l'amplitude des battements d'ailerons pendant cette phase où les manchots luttent activement contre leur propre flottabilité. La valeur seuil choisie n'est pas adaptée à cette phase de la plongée, pendant laquelle surviennent très peu d'ingestions. Des résultats préliminaires montrent que le choix de la valeur seuil pourrait être amélioré en faisant varier cette valeur avec la profondeur (Akiko Kato, manuscrit en préparation).

Si on classe les plongées en deux groupes selon la présence ou non d'au moins une prise alimentaire, la détection automatique des pics d'accélération dynamique s'avère être une bonne méthode. En effet, 75% des plongées alimentaires et 88% des plongées non alimentaires sont correctement détectées. La plupart des ingestions qui n'induisent pas d'élévation de l'accélération dynamique ont lieu dans la phase de remontée, qui est essentiellement une phase passive : les manchots cessent alors de battre des ailerons et utilisent la poussée d'Archimède pour remonter vers la surface. Inversement, certains pics d'accélération dynamique ne sont pas associés à des événements de capture : ils correspondent vraisemblablement à des poursuites de proies.

En conclusion, la mesure de l'accélération dynamique est un moyen simple d'obtenir un indice relativement précis de la prise alimentaire. Cependant, elle ne semble pas à même de pouvoir fournir des informations quantitatives sur le nombre de proies capturées.

Using dynamic acceleration as an alternative to beak-opening sensors to detect feeding events in diving birds

Cet article de Nicolas Hanuise, Akiko Kato, Yves Handrich & Charles-André Bost est actuellement toujours en préparation. Il sera prochainement soumis comme une *Note à Marine Biology*.

Summary

As marine predators cannot be directly observed when feeding under the surface, miniaturised data logging technology has to be used to obtain information about their foraging behaviour. Measuring the opening of mouth parts (recorded with a Hall sensor) is considered as an accurate technique, which is however difficult to implement. On the other hand, using accelerometers to measure activity associated with putative feeding events is quite easy. However, a clear demonstration of how changes in activity of marine predators are linked to feeding is still lacking. In the present study we used these two techniques to assess the validity of changes in dynamic acceleration as a proxy of feeding events in two free-ranging king penguins *Aptenodytes patagonicus*.

Introduction

Observing and quantifying predation events is essential for determining when, where, and how top predators forage. However, investigating the foraging behavior of marine predators remains challenging as these animals forage at sea and are thus not visible. Telemetry allowed data collection about diving behaviour and movement, and feeding inferences have been made from these data. First studies have focused on changes in some easily detectable proxies of prey pursuit which are believed to be associated with intensive foraging, such as higher sinuosity and lower speed of trajectories, or diving activity (proportion of time spent underwater, or at the bottom phase (Bost *et al.*, 2009; Ropert-Coudert and Wilson, 2005).

Nevertheless, modern miniaturized technology now provides several methods for estimating the number and timing of ingestions (Ropert-Coudert and Wilson, 2005). Recording of stomach (Weimerskirch and Wilson, 1992) or oesophageal (Ancel *et al.*, 1997, Charrassin *et al.*, 2001) temperatures allows detection of temperature drops when ectothermic prey are ingested by an endothermic predator. Other studies have used the consequences of

changes in body mass or body composition which induce changes in wing stroke frequency (Sato *et al.*, 2008) or in buoyancy (Biuw *et al.*, 2003). At a finer scale, measure of swimming speed or acceleration as an index of locomotor activity allows detection of pursuit events (Ropert-Coudert *et al.*, 2000).

Accelerometers, a new bio-logging device that records acceleration, are being increasingly used in a bulk of studies. As they record both static and dynamic component of acceleration, they allow derivation of body angle, stroke frequency, or energy expenditure. As prey captures are likely to be associated with particular body/head movements, they have recently been used to detect feeding events in captive pinnipeds (Suzuki *et al.*, 2009; Viviant *et al.*, 2010). Preliminary studies have also shown that beak-openings are associated with increases in dynamic acceleration in some diving seabirds (Shepard *et al.*, 2010; Wilson *et al.*, 2010).

Here, our goal was to record simultaneously beak-opening and surge acceleration on free-ranging king penguins. Beak-opening data allowed us to well identify individual prey captures (Hanuise *et al.*, 2010), and using this technique as the reference, we expected to determine if dynamic acceleration values could be used as an alternative proxy of feeding activity, at the scale of individual events or entire dives, and of easier use than the deployment of more invasive loggers.

Materials and methods

The study was carried out on Possession Island, Crozet Archipelago (46.4°S, 51.8°E), located in the South Indian Ocean, during the austral summer from February to March 2006. King penguins were instrumented with units to record surge acceleration, hydrostatic pressure, beak-opening angle and other parameters not considered here (Hanuise *et al.*, 2010).

Data loggers

SMAD data loggers (DEPE-IPHC, J.P. Gendner, Strasbourg, France; 80×25×10 mm, 54 g) were externally attached to the lower back of each animal to minimise hydrodynamic drag (Bannasch *et al.*, 1994). These loggers incorporate a hydrostatic pressure sensor measuring water depth, which is recorded at 1 Hz, and were also programmed to measure tail-to-head (surge) acceleration during two daily 1-hour sessions at a frequency of 16 Hz. The beak sensors consisted of a small magnet which thus produced a magnetic field, and a Hall sensor which detected its strength (Wilson *et al.*, 2002) and was connected to the logger via a

cable. Details concerning the set-up of the beak-sensor are given elsewhere (Hanuise *et al.*, 2010) The signal of the Hall sensor was recorded during two daily 3-h sessions at a frequency of 16 Hz, to ensure that data across the entirety of the foraging trip was recorded onto the 16 Mbyte memory card encased within the logger.

Data analysis

Data were extracted and analysed using purpose-written computer programs in Matlab 6.0 (The MathsWorks, Natick, MA, USA) and IGOR Pro 6.04 (WaveMetrics, USA). Dives with maximum depths greater than 50 m ('deep' dives) were included in analysis, as they are considered to represent the majority of foraging dives of king penguins (Charrassin *et al.*, 2002). Dive analysis was conducted following Halsey *et al.* (2007). Prey ingestions were determined from beak-opening angle following a previous study (Hanuise *et al.*, 2010). Dynamic (propulsive activities) and static (gravity) components of surge acceleration were separated using a two-band, low-pass filter. Dynamic acceleration values were converted into absolute positive values and averaged on a 1 s time scale to obtain Partial Dynamic Body Acceleration (PDBA). Statistical analyses were performed using R 2.9 software (R Development Core Team 2009).

Prey captures and increases in PDBA

Beak-opening events were attributed to successful prey captures or to prey capture attempts according to Hanuise *et al.* (2010). For each dive, the numbers of captures and attempts were determined. From acceleration data, PDBA-increases (peaks) over a threshold were counted during bottom and ascent phase of dives, as almost no capture occurred during descent and as PDBA values during descent are high. A total of 11 thresholds ranging from 1.0 to 2.0 $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ by 0.1-steps were tested. One unique threshold was selected for further analyses: the one leading to the higher coefficient of determination when calculating the correlation between the number of prey captures and the number of PDBA-increases per dive.

Dives were classified as feeding dives if at least one prey capture occurred, as non-feeding dives otherwise. True positives (TP) correspond to feeding dives with at least one PDBA-increase. True negatives (TN) correspond to non-feeding dives without PDBA-increase. False positives (FP) correspond to non-feeding dives with at least one PDBA-increase. False negatives (FN) correspond to feeding dives without PDBA-increase. These four categories were used to calculate four currencies to assess efficiency of the method: accuracy, precision, sensitivity and specificity. Accuracy is the proportion of positive and

negative events correctly identified: $(TP+TN)/(TP+TN+FP+FN)$. Precision is the proportion of actual positives (feeding dives) among all positive events (dives with PDBA-increase): $TP/(TP+FP)$. Sensitivity, or detection rate, is the proportion of feeding dives that were correctly identified: $TP/(TP+FN)$. Specificity is the proportion of non-feeding dives that were correctly identified: $TN/(TN+FP)$.

Results

Foraging data were obtained for two birds (E1 and H1), due to loggers failure ($n = 2$) and to penguins not performing foraging trip ($n = 2$). The presented data correspond to two foraging trips of 9 and 7 d. Beak opening and surge acceleration were simultaneously recorded during a total of 32 h, during which both penguins performed 202 deep dives. A total of 826 beak opening events occurred during these dives.

At the level of individual prey captures

Prey captures occurred mostly at the bottom of dives and during the ascent phase, most of them were associated with an increase in PDBA (Figure 1). The correlation between the number of beak-openings and PDBA-increases per dive was highest when taking into accounts increases in PDBA above a threshold of 1.4 m.s^{-2} , and when considering only successful prey captures without failed attempts (Table 1).

Table 1. Coefficient of determination of the regression between the number of beak-opening events and the number of PDBA-increases over a threshold of 1.4 m.s^{-2}

Bird	E1	H1
Prey captures + attempts	0.55	0.67
Prey capture attempts	0.38	0.27
Prey captures	0.54	0.75

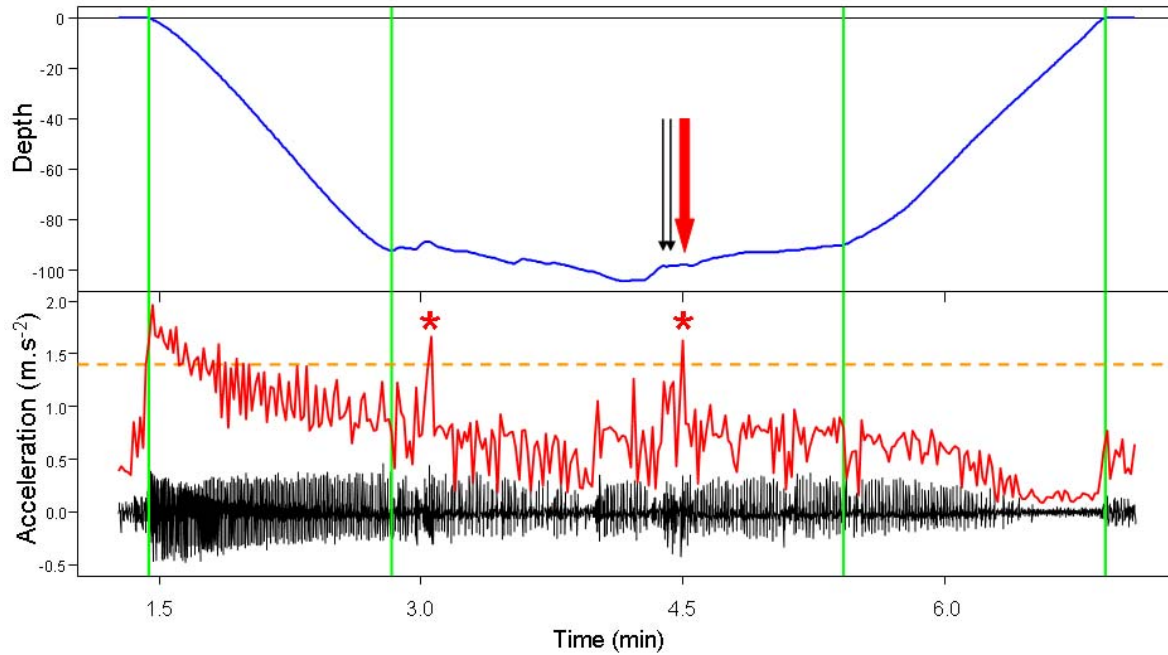


Figure 1. Top: typical dive profile (blue). The vertical green lines show start and end of the three phases of the dive (descent, bottom, ascent). The red arrow indicates one successful prey capture whereas the black arrows indicate two failed attempts (from beak-opening data). Bottom: surge dynamic acceleration (black) and PDBA (red) profiles associated to this dive. Stars (*) indicate two PDBA-increases above the 1.4 m.s^{-2} threshold (orange dashed line).

At the level of a dive

Using the previously defined threshold of 1.4 m.s^{-2} , we automatically analysed PDBA profiles of bottom and ascent phase of dives, which were categorised as dives with or without at least one PDBA-increase over the threshold. Analysis of beak-opening data allowed us to categorise dives into feeding and non-feeding dives, and we obtained a total of four dive categories (Table 2).

Table 2. The number and percentage of times that prey ingestion events were or were not detected at the scale of a dive by an increase in surge acceleration of two king penguins during 202 dives (116 with feeding events TP+FN, 86 without feeding events TN+FP)

Bird	TP	FP	TN	FN	Accuracy	Precision	Sensitivity	Specificity
E1	41	7	53	23	76%	85%	64%	88%
H1	46	3	23	6	88%	94%	88%	88%
Total	87	10	76	29	81%	90%	75%	88%

TP true positives, FP false positives, TN true negatives, FN false negatives

True positive (*i.e.* feeding dives associated with a PDBA-increase) represented 75% of feeding dives and 90% of dives with a PDBA-increase. True negative (*i.e.* non-feeding dives not associated with a PDBA-increase) represented 88% of non-feeding dives and 72% of dives without a PDBA-increase. False negatives (*i.e.* feeding dives not associated with a PDBA-increase) represented 25% of feeding dives. In 23 out of these 29 dives, capture events occurred during the ascent phase, and one occurred in descent phase. In 5 cases, captures at the bottom were associated with a decrease rather than with an increase in PDBA. Conversely, false positives (*i.e.* non-feeding dives associated with a PDBA-increase) represented 12% of non-feeding dives. These PDBA-increases were associated with wiggles (*i.e.* ondulation-like pattern during a dive).

Discussion

Our results show that body movements associated with feeding events can be accurately detected with a one-axis accelerometer placed on the back of free-ranging penguins. We show that most of the feeding events identified with beak-opening sensors were associated to an increase in dynamic acceleration. In diving king penguins, dynamic acceleration is mainly caused by flipper stroking, responsible of a periodic, forward surge of the body. Thus, increases in dynamic acceleration correspond to an increase in amplitude and/or frequency of flipper stroking. Our device does not allow us to measure the swimming speed of penguins; however increases in PDBA at the bottom are likely to be associated with an increase in swimming speed. This corroborates the suggestion that changes in a roughly constant swimming speed of king penguins are associated with prey pursuit and capture (Ropert-Coudert *et al.*, 2000).

However, our method was detecting some increases in PDBA that did not correspond with actual feeding events. In the absence of direct observations, it is difficult to assign increases in PDBA not associated with feeding events to particular behaviours. However, pursuing prey without successfully capturing them is probably a major cause of these false positive detections. Conversely, the accelerometers failed to detect some prey captures. These undetected prey captures (false negatives) occurred mainly during the ascent phases of dives while the penguins were gliding passively, using their own buoyancy to reach the surface. Captures while ascending represent up to 30% of the total number of captures, revealed by the Hall sensor (unpublished results). However, in most dives where captures occurred during ascent, captures were also observed during the bottom and thus more likely to be detected via the accelerometer technique. In a few cases, captures at the bottom were associated with a decrease in PDBA and thus not detected with our method. These observations probably correspond to a particular type of preys, with penguins approaching them while gliding.

Using a 2- or 3-axes accelerometer instead of a 1-axis accelerometer could improve the detection rate of feeding events. As surge acceleration represents the main component of dynamic acceleration in swimming penguins, it is likely that the rate of false positive detections would not change much. However, the rate of false negative detections could be lowered by taking in account the heaving and swaying acceleration axes, as in other studies on seabirds (Shepard *et al.*, 2010; Wilson *et al.*, 2010).

The accelerometer method as we employed it does not allow a precise quantification of the number of prey ingested. However, it gives an accurate indication of whether feeding events occurred during a dive. When mounted on the mouth parts of pinnipeds, accelerometers are able to detect individual feeding events (Suzuki *et al.*, 2009, Viviant *et al.*, 2009). Development of really miniaturized accelerometers that could be attached to the beak or at least to the head of diving seabirds could allow improvement of the resolution of such device.

Of the six equipped penguins, we obtained data for only two of them both due to the effects of logger instrumentation and technical problems regarding two of the loggers. Two of the instrumented birds may not have foraged because of complications involving the cable running under the skin along the neck and the back. Utilization of an accelerometer mounted on the back, which is much easier to deploy and far less disturbing for animals, is thus very attractive in order to obtain accurate data on timing and localization of feeding events. This was already the case with depth data, as prey ingestions are associated with undulations in the

dive profile (Bost *et al.*, 2007). However these undulations are a relatively weak proxy of feeding events (Hanuise *et al.*, 2010).

Beak-opening sensors remain very valuable, as they allowed obtaining more precise information regarding foraging behaviour, concurrently with a wider range of behaviours such as breathing and vocalizing. Improvements in the miniaturization of these loggers could allow attaching them directly to the head of penguins, thus avoiding the use of cables which are certainly the major weakness of the device, together with the principal cause of disturbance to the animals. Wireless technology could also be a solution to this issue, allowing direct transmission of the data from the beak-opening sensor to the unit mounted on the back.

Association between beak-opening events and an increase in Overall Dynamic Body Acceleration has already been observed in free-ranging seabirds: 3 imperial shags (Shepard *et al.*, 2010) and 4 Magellanic penguins (Wilson *et al.*, 2010). Measure of acceleration has also been related to feeding events on two species of pinnipeds in captivity: hooded seals (Suzuki *et al.*, 2009) and Steller sea lion (Viviant *et al.*, 2010). Added to our observations, these studies show that using accelerometers to gather data on foraging behaviour should be applicable to a large range of seabirds and marine mammals.

References

References have been included in the general bibliography at the end of this thesis.

III.3. Mesure de la dépense énergétique en plongée

Dans cette partie, nous souhaitons mesurer simultanément, sur des manchots royaux partant s'alimenter en mer, l'électrocardiogramme (ECG) et l'accélération dans les trois dimensions. Ces deux mesures devaient nous permettre de calculer la fréquence cardiaque et l'accélération dynamique, deux grandeurs que nous souhaitons utiliser comme indices de la dépense énergétique des manchots en mer et comparer entre elles.

Lors de la première mission de terrain effectuée à Crozet en 2007-2008, les enregistreurs miniaturisés étaient en cours de fabrication. Ils ont pu être emportés sur le terrain lors de la seconde campagne d'été en 2008-2009. En raison de retards dans le processus de fabrication, les enregistreurs n'ont pas pu être testés avant le départ. Ce n'est qu'une fois sur le terrain à Crozet qu'il a été constaté que la fonction ECG n'était pas fonctionnelle. Des manchots ont toutefois été équipés afin d'enregistrer le comportement de plongée et l'accélération dans les trois dimensions. Malheureusement, des problèmes électriques liés à une faible autonomie des batteries utilisées n'ont permis d'obtenir que quelques heures de données, correspondant le plus souvent à des périodes que les manchots passent en périphérie de la colonie avant le véritable début de leur voyage en mer.

Au cours de missions ultérieures, la nouvelle version de ces enregistreurs a été utilisée, semble-t-il avec succès. Le temps a cependant été insuffisant pour analyser ces données arrivées trop tardivement. Néanmoins, sous réserve qu'ils se révèlent être de bonne qualité, ces enregistrements permettront de répondre prochainement à certaines des questions posées, ce qui sera évoqué en discussion de ce manuscrit.

IV. Optimisation du comportement de plongée

Ajustement des transits verticaux et du temps de surface selon le nombre de proies rencontrées

Dans cette partie, nous souhaitons observer les modifications du comportement de plongée en réponse à un taux de rencontre des proies variable. Le but était de vérifier l'hypothèse selon laquelle les manchots ajusteraient leur comportement de manière à maximiser le temps de chasse dans un milieu riche en proies. Enfin, nous envisagions de quantifier le coût énergétique de tels ajustements, pour pouvoir établir un véritable bilan prenant en compte les changements dans les gains (plus grand nombre de proies capturées) et les dépenses (plus d'efforts à fournir).

Initialement, nous voulions donc mesurer simultanément la prise alimentaire et un indice de la dépense énergétique associée. Cependant, ne disposant que d'un faible nombre d'animaux avec des données d'ouverture de bec et d'accélération dynamique liées à la prise alimentaire, nous n'avons pas pu obtenir d'estimation de la dépense énergétique comme souhaité. Nous avons donc utilisé un jeu de données datant de 2004, comprenant des informations détaillées sur le comportement de plongée de cinq manchots royaux. Le nombre d'ondulations au cours de la plongée a donc été choisi comme indice du taux de rencontre avec des proies.

Présentation de l'étude

L'objectif de l'étude présentée ici est d'étudier l'ajustement du comportement de plongée de manchots royaux selon leur taux de rencontre avec des proies. Les théories d'optimisation prédisent que lorsque la ressource est abondante, les prédateurs plongeurs ont intérêt à maximiser la proportion du temps passé dans la zone profitable de leur plongée. En conséquence, ils devraient réduire le temps du cycle de plongée « perdu » du point de vue alimentaire, c'est à dire le transit vers la surface, l'épisode de surface consacré à la respiration, et le transit pour revenir à la profondeur de chasse (**Figure IV.1**). Nous avons donc cherché à voir comment certains paramètres de la nage pendant les transits (vitesse, angle, fréquence de battement des ailerons), et la durée des épisodes de surface variaient en

IV. Optimisation du comportement de plongée

fonction de l'abondance des proies, estimée par la quantification du nombre d'ondulation (*wiggles*) au cours des plongées.

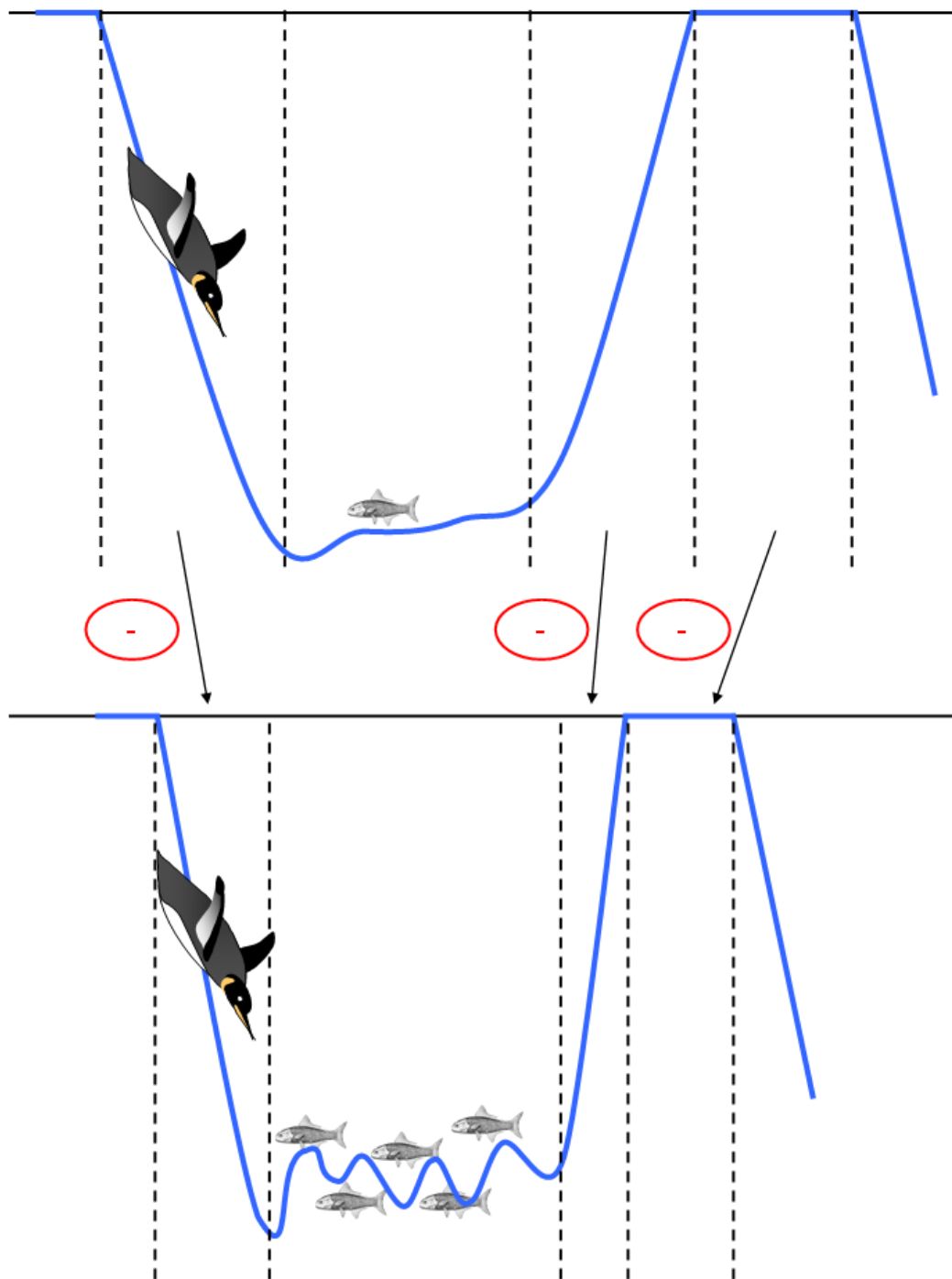


Figure IV.1. L'hypothèse que nous voulons tester est la suivante : quand les manchots royaux effectuent une plongée dans une zone riche en proies (en bas), ils auraient intérêt à réduire le temps du cycle de plongée qui est « perdu » pour la recherche alimentaire, c'est à dire la descente, la remontée, et le temps passé en surface.

Méthodes

Le jeu de données utilisé comprend pour chaque cycle de plongée les paramètres suivants : la durée et la profondeur de la plongée, la durée de l'épisode de surface suivant, les valeurs moyennes de vitesse, angle et fréquence de battement des ailerons pendant les phases de descente et de remontée, ainsi que le nombre d'ondulations dans le profil de plongée. Les détails techniques des méthodes utilisées sont donnés dans la partie en anglais de cette section.

Entre deux plongées alimentaires profondes, le manchot royal accomplit parfois une plongée courte et peu profonde, de fonction inconnue. Dans la perspective d'optimisation du temps passé à la profondeur de chasse, une telle plongée peut être perçue comme du temps perdu. Nous avons donc également calculé un deuxième temps de surface correspondant à la durée totale séparant deux plongées profondes, incluant occasionnellement une ou plusieurs plongées peu profondes.

Après l'analyse des valeurs moyennes de la vitesse, de l'angle et de la fréquence de battement des ailerons pendant les transits, nous nous sommes également intéressés à la variation de ces variables au cours de la descente et de la remontée, pour identifier des ajustements plus fins du comportement.

Enfin, comme la profondeur maximale d'une plongée est le premier facteur influençant les autres paramètres (les manchots nagent plus vite, avec un angle plus important, quand la plongée est plus profonde), nous avons utilisé des méthodes d'analyse permettant d'étudier l'effet de l'abondance de la ressource, une fois l'effet principal de la profondeur pris en compte.

Résultats et discussion

Nous avons observé que la densité de proies, estimée par la quantification du nombre d'ondulation, a un effet positif sur la vitesse de nage, l'angle du corps et la vitesse verticale aussi bien à la descente qu'à la remontée. Elle a également un effet positif sur la fréquence de battement des ailerons pendant la descente, mais un effet négatif sur la fréquence de battement à la remontée. Cela signifie qu'en présence d'un grand nombre de proies, les manchots effectuent le transit de la surface vers la profondeur de chasse en augmentant leur effort locomoteur et leur angle de plongée, ce qui se traduit par une vitesse de nage et une vitesse verticale plus élevées. En revanche, à la remontée, l'effort locomoteur semble être diminué en

IV. Optimisation du comportement de plongée

présence d'un grand nombre de proies. Cela n'empêche pas les manchots de remonter plus rapidement vers la surface grâce à une vitesse et un angle plus élevés. Une charge en air plus importante, et donc une flottabilité plus grande, pourraient expliquer cette remontée plus rapide bien que plus passive.

L'évolution des paramètres étudiés au cours de la phase de descente nous a permis de montrer que dès la première dizaine de mètres de la plongée, des différences étaient observées selon la profondeur maximale de la plongée et selon l'indice d'abondance de la ressource. Ces observations montrent donc une anticipation par les manchots de la profondeur qu'ils vont atteindre et du succès de chasse qu'ils vont rencontrer. Enfin, l'intervalle de temps entre deux plongées alimentaires est réduit lorsque le taux de rencontre avec des proies est élevé.

Nous avons donc mis en évidence des ajustements comportementaux visant à augmenter la proportion du temps passé à la profondeur de chasse lorsque la ressource est abondante. Ces ajustements passent par la diminution de l'intervalle de temps séparant deux plongées alimentaires et par des réductions de la durée des transits. Cependant, pour parler d'optimisation du comportement, il faudrait établir un bilan énergétique en termes de gain (en quantifiant le nombre et la masse des proies ingérées) et de coût (par l'estimation de la dépense énergétique).

Optimizing travel time to foraging depths: testing predictions in a deep diver, the king penguin

Cet article de Nicolas Hanuise, Charles-André Bost & Yves Handrich a été soumis pour publication dans plusieurs revues et, pour l'instant, rejeté. Une version modifiée prenant en compte les derniers commentaires des relecteurs sera prochainement élaborée pour une nouvelle soumission.

Summary

Optimal foraging theories predict that air breathing, diving foragers should maximize time spent at feeding depths and minimize time spent travelling between surface and depth (transits). This hypothesis was tested in free-ranging king penguins *Aptenodytes patagonicus* using measurements of vertical speed, swimming speed, body angle and flippers stroke frequency during transits in relation to an index of foraging success (number of wiggles), during the bottom and the ascent phases of the dive. We found that, except for flippers stroke frequency, all measured variables increased with increasing diving depth and increasing index of foraging activity. Those results suggest a shortening of transit duration in response to foraging activity. The time interval between two foraging dives increased with dive depth but decreased with index of foraging activity, indicating a reduction of post-dive recovery time, with increasing prey availability. Whereas the time spent commuting between the surface and foraging depths was reduced when prey was abundant, vertical speed was only maximized over a small part of both ascent and descent phases of the dive, suggesting that minimal achievable transit durations could be even shorter in king penguins. Within the first 10 metres of descent, vertical speed increased with maximum dive depth, showing that penguins anticipated their diving depth and foraging activity. Our results show that king penguins partially optimize their diving behaviour when foraging, and that they anticipate their diving depth. Further studies should consider ecological, physiological or mechanical constraints as factors that may limit optimization.

Introduction

The survival, growth and reproduction of animals depend on their foraging success (Boggs 1992). Thus, evolution should favour behaviours where foraging is optimized (Stephens & Krebs 1986). Optimal foraging studies mainly focused on prey selection

(MacArthur and Pianka 1966), patch choice and departure (Charnov 1976), and movements (Grunbaum 1998) of various species such as insects (Pyke 1978), herbivorous mammals (Searle *et al.*, 2005) and birds (Amano *et al.*, 2006). Air-breathing, diving aquatic predators such as pinnipeds and seabirds are central place foragers (Orians & Pearson 1979), which forage at sea but need to come back onto land for breeding duties or to moult. Moreover, when foraging at depth, they have to commute periodically from the surface, where gas exchange takes place, to the depths at which prey are found (Kooyman 1989). Therefore, they have to continuously make decisions about where, when and what to feed on in conditions especially constraining for air-breathing, endotherm foragers. Such predators thus provide excellent models for studying foraging decisions.

Theoretical models generally assume that diving predators should maximize the proportion of time spent at favourable foraging depths (Houston & Carbone 1992; Thompson & Fedak 2001; Mori *et al.*, 2002), which often corresponds to the bottom period of the dive (around the maximum dive depth). Thus, they should reduce both the duration of transit phases, during descent to bottom and ascent to the surface, and the time spent at the surface recovering from their apnoea. Reduction in surface and transit times may be particularly beneficial for predators that feed on ephemeral, elusive patches.

Behavioural adjustments during transit phases of a dive can occur through changes in swimming speed or body angle. Swimming speed is the result of propulsive force, sustained by feet or flippers stroke frequency and intensity (Sato *et al.*, 2003; Lovvorn *et al.*, 2004; Watanuki *et al.*, 2006), and limited by water drag effect. During transit phases, marine mammals and seabirds usually swim at a speed close to the values that minimize the cost of transport, and thus cruising speed is a relatively fixed variable for a given body size (Schmidt-Nielsen 1972; Culik *et al.*, 1994; Boyd *et al.*, 1997; Ropert-Coudert *et al.*, 2002a). Therefore, vertical speed of descent or ascent can be modulated in diving birds such as penguins by modifying in main the angle of the body (Ropert-Coudert *et al.*, 2001b).

Penguins provide an excellent model to study fine-scale adjustments in diving behaviour as they are efficient avian divers (Wilson 1995; Green *et al.*, 2003; Ropert-Coudert *et al.*, 2006a; Halsey *et al.*, 2007b). Over the past 20 years, continuous technological advances in biologging (Rutz & Hays 2009) have enabled an ever increasing recording accuracy of dive profiles, body angle, flippers stroke frequency, and swimming speed. Some techniques can also provide an index of prey capture in penguin species (Takahashi *et al.*, 2004, Bost *et al.*, 2007), thus allowing to link foraging success to diving behaviour. Calculation of mean diving

angle has shown that Adélie *Pygoscelis adeliae* (Ropert-Coudert *et al.*, 2001b) and little penguins *Eudyptula minor* (Ropert-Coudert *et al.*, 2006a) can adjust their diving behaviour in response to foraging success; these two species exhibit steeper mean descent angles when they have encountered prey in the previous dive.

Anticipation of the characteristics of a dive in terms of duration, depth and foraging success has also been investigated, via for example the number of breaths taken during the preceding surface episode (Wilson 2003). Studies on diving animals have described a positive relationship between mean descent vertical speed and maximum depth of a dive (Boyd *et al.*, 1995; Wilson *et al.*, 1996; Otani *et al.*, 1998 ; Charrassin *et al.*, 2002). This result could support the idea that divers predict their upcoming dive performance, but only if vertical speed is constant along descent, which seems not to be the main case (Ropert-Coudert *et al.*, 2001b; Wilson *et al.*, 2010, but see Sato *et al.*, 2004). This could, however, also result from an increase in vertical speed during the descent phase, thus not being anticipation.

In the present study, we investigated how a deep, air-breathing diver, the king penguin *Aptenodytes patagonicus*, should maximize the time spent at profitable foraging depths. The king penguin is the deepest and longest avian diver, bar the emperor penguin *Aptenodytes forsteri*, and is able to dive to depths >300 m (Kooyman *et al.*, 1992; Pütz *et al.*, 1998; Charrassin *et al.*, 2002). King penguins mainly feed on patchy, small, mesopelagic fish distributed at great depths during the day (100–500 m, Cherel & Ridoux 1992; Bost *et al.*, 2002).

Our goal was to test some optimal foraging predictions in a deep diving predator: maximization of efficient foraging time, and minimization of time spent commuting and recovering. Firstly we compared in free-ranging penguins instrumented with data-loggers the change in vertical and swimming speeds, body angle and flippers stroke frequency in relation to depth. Secondly, we investigated whether such deep divers can adjust their diving behaviour in response to the foraging success of the current/previous dive. Here, we examined the mean values of these four variables during transit. We predicted penguins would reduce transit time (*i.e.* duration of dive descent phase from the surface to the bottom, and duration of dive ascent phase from the bottom up to the surface) by increasing their vertical speed and body angle as a response to higher foraging success during the preceding and/or the current diving event (Wilson & Liebsch 2003). We also examined variations of these four variables by steps of several metres throughout the depth range experienced during transits. This

enabled us to investigate how penguins may anticipate the nature of the dive they are going to undertake in terms of transit rates and surface durations.

Methods

Study Birds and Equipment

The field study was carried out on Possession Island, Crozet Archipelago (46.4°S, 51.8°E) during the austral summer, from December 2003 to March 2004. Birds used in the study were king penguins *Aptenodytes patagonicus* (Miller, 1778) breeding at La Baie du Marin, a colony of approximately 16,000 breeding pairs (Delord *et al.*, 2004). The capture/release, surgical, and logger deployment procedures received the approval of the ethics committee of the French Polar Institute (IPEV) and of the French Ministry of the Environment. Complying with strong recommendations from the committee, the number of animals was small, and birds were used for two completely different studies. Detailed description of the general surgical and handling procedure is given in Froget *et al.*, (2004), but procedures were slightly modified as described below.

Six breeding male king penguins were captured by hand while brooding an egg, 2 days after the beginning of their incubation shift to be sure that birds were settled on the egg and motivated to continue incubating despite handling and implantation. A portable enclosure was placed in the colony in order to protect the bird's territory during the surgery, and the egg was kept at 37°C in an incubator. During handling, birds were kept in a brooding posture and birds' head was covered with a hood to reduce stress. As soon as the incubating penguin has its head inside the dark hood, it becomes quiet, and shows no behavioural signs of distress. Captured birds were transported in a surgery room built less than 15 m of the colony and immediately (less than 5 min after capture) anaesthetized with isoflurane in pure O₂ administered *via* a hood placed over their head. Induction was performed within 5-7 min with halothane concentration decreasing from 4.5% to 3%, whereafter birds were intubated and the anaesthetic gas concentration was reduced to 1.5%. An anti-inflammatory (Ketofen, Merial) and a long-acting antibiotic (Terramycin L.A., Pfizer) were injected in the pectoral muscle. Anaesthesia (period between the catching inside the colony to the releasing inside the portable enclosure) usually took 1.5-2 h, during which the penguins were fitted with data loggers (see details below). The electrocardiogram and the cloacal temperature were continuously monitored throughout the surgical procedures. After the surgery the bird, still asleep, was replaced together with a warm dummy egg within the colony at the same place in the portable

enclosure. The portable enclosure prevented the asleep bird to be prematurely awakened by disturbances from the neighbouring brooders or by some predators. After full recovery from the anaesthetic, the bird generally continued to sleep, and the enclosure was removed less than four hours after the surgery and the real egg was replaced under the bird. The penguins undertook a foraging trip at sea 15 to 18 days later, after exchanging the egg with their mate. After their return to the colony 14 to 29 days later, the birds were recaptured and anaesthetized using the same procedure, and the loggers removed.

Effects of Instrumentation

The hatching success of 100% and the normal duration (49-54 days) showed no evidence that neither the period of artificial egg incubation during the surgery, nor the brooding behaviour of the equipped bird had affected the embryonic development. The duration of the trips of 21 control male king penguins at the same breeding stage and during the same period (14.9 ± 3.8 days) of the birds in this experiment was not significantly different from that of the 5 penguins equipped in December 2003 (17 ± 2.9 days, $p=0.22$), showing no detectable impact of the loggers on trip duration. After recovery of the loggers, these 5 birds were still in breeding success. The sixth bird, equipped in February 2004, performed a long trip at sea and returned too late to find its mate still brooding the chick. As breeding failure is frequent at the end of the breeding season, these results show no detectable impact of the loggers on breeding success until crèche stage.

Data Loggers

SMAD data loggers (DEPE-IPHC, Strasbourg, France; $80 \times 25 \times 10$ mm, 54 g) were externally attached with mastic, cyanoacrylate glue and cable ties to the lower-back feathers of each animal to diminish hydrodynamic drag (Bannasch *et al.*, 1994) and recorded depth, light-level, water temperature and subcutaneous temperature. Loggers were programmed to store these measurements every 2 s. SMAD were also programmed to measure tail-to-head (surge) and ventral-to-dorsal (heave) accelerations during 2 one-hour high-frequency sessions per day when penguins performed deep dives, and stored these measurements 32 times per second. Cross-sectional area (CSA) of the external logger (2.5 cm^2) represented less than 1% of the smallest bird's CSA. Modified Mk7 data loggers (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA; $40 \times 35 \times 15$ mm, 33 g) were also implanted under the skin in the subcutaneous fat on the right flank, at the level of the thigh, *via* a 3-cm incision. These loggers were used for a study of peripheral temperatures; these results have been described previously in Schmidt (2006).

IV. Optimisation du comportement de plongée

Together, the mass of both loggers (87 g) represented less than 0.8% of the smallest bird's mass.

Data Analysis

All the loggers were recovered, of which 5 had recorded usable data. Data from these loggers were extracted, prepared and analysed using purpose-written computer programs in Matlab 6.0 (The MathsWorks, Natick, MA, USA).

Dive Analysis

Dives with maximum depths greater than 50 m, hereafter called 'deep dives' were used for analysis, as they are considered to represent the majority of the foraging dives of king penguins (Charrassin *et al.*, 1998). For each dive analyzed, the following diving parameters were calculated: maximum dive depth (m), dive duration (s), subsequent surface interval duration until the next dive of any depth (s), subsequent time interval until the next deep dive (s), rank of the dive in a bout, number of wiggles during the bottom phase, and number of wiggles during the entire dive. Wiggles are a particular, undulation-like pattern in the dive profile over time, where an increase in depth changes to a decrease and then changes back to an increase. Wiggles were characterized as described by Halsey *et al.*, (2007a).

Bottom phase was described following Halsey *et al.*, (2007a), *i.e.* from the first wiggle in the deepest 25% of the dive to the last wiggle within the same depth range. Descent and ascent phases were identified as the transit phases from the surface to the beginning of the bottom phase and from the end of the bottom phase to the surface interval, respectively.

Bouts or sequences of successive dives were determined following Halsey *et al.*, (2007a). Vertical speeds were calculated as depth differential divided by the sampling interval of depth data. Acceleration data was filtered in high- (>0.5 Hz) and low-frequency components to calculate flippers stroke frequency and body angle of the penguins, respectively, by using procedures adapted from Sato *et al.*, (2003). As the loggers were not exactly parallel to the longitudinal axes of the birds, angle between the horizontal and the direction of diving was corrected assuming that it was on average 0° while the birds were at the sea surface between dives. Descending angles and vertical speeds are represented as negative values. Swimming speed S_s was calculated using vertical speed V_s and dive angle θ with the following equation. $S_s = V_s / \sin(\theta)$, assuming that the birds moved in the direction of the head-to-tail axis (Watanuki *et al.*, 2003). In order to reduce imprecision when both V_s and $\sin(\theta)$ reached zero, swimming speed was only calculated when vertical speed was

greater than $0.9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ and when dive angle was greater than 25° . Thus, swimming speed was calculated for descent and ascent phases, but not for the bottom phase. Body angle, swimming speed and flippers stroke frequency were only available when acceleration data were recorded, *i.e.* during the 2 daily one-hour high-frequency recording sessions.

Proxies of the Feeding Success

In king penguins, the number of ingestions recorded per dive is highly, linearly related to the number of wiggles during the bottom and the ascent phases of the dive. This has been demonstrated by the simultaneous use of high resolution depth sensor data and the continuous recording of oesophageal temperature during the course of individual dives (Bost *et al.*, 2007). Consequently we used the number of wiggles during a dive as a proxy of foraging success during that dive.

Generalized Linear Mixed Models

Generalized linear mixed models (GLMMs) were performed using R 2.9 software to identify the factors influencing the parameters of the transit phases between the surface and the dive bottom. Dive number and individual identity were included in the model as random effects. Temporal autocorrelation was accounted for by incorporating a lag 1 autoregressive term (Beck *et al.*, 2003). These models examined how specific diving variables such as maximum dive depth, dive duration, surface interval duration, rank of the dive in a bout and number of wiggles affect vertical speed, swimming speed, body angle and flippers stroke frequency. The number of wiggles was counted during the entire previous dive or during the bottom phase of the current dive, in order to assess the effects of the feeding success on the descent and ascent phases, respectively.

A first step was to evaluate the effects of the diving variables on the mean characteristics of the transit. A total of eight GLMMs were built: two for each of the four parameters of the transit phases (vertical speed, swimming speed, body angle and flippers stroke frequency), for descent and ascent phases respectively. Mean values of parameters do not describe the variation of these parameters in the water column, but rather give only two average values between the surface and the bottom, for each dive. Hence, a second step was to investigate this further by considering the variation during transits of the different parameters. GLMMs analyses were thus conducted to determine the effects of depth on the parameters of transit phases during the first 100 m of the descent and during the last 100 m of the ascent. Data were then divided in 20 five-metre bins, from 0-5 m to 95-100 m, and 20 GLMMs were

IV. Optimisation du comportement de plongée

built for each transit phase variable and transit phase (one model for each bin). Maximum dive depth, dive duration, surface interval duration, rank of the dive in a bout, number of wiggles and their second-degree interaction were input to the GLMMs. Non-significant terms were then removed, one iteration at a time, by backwards elimination. Non-signification main effects were kept in the model if the variable in question was part of a statistically significant interaction (Halsey *et al.*, 2007b).

Results

Dive Characteristics

The five instrumented king penguins performed 7,631 deep dives (>50m) out of a total of 29,299 dives (Table 1). The maximum dive depth and dive duration recorded were 259 m and 400 s, respectively (bird A4).

Table 1. Behavioural time budgets of five male king penguins during entire foraging trips away from their colony

	Bird A1	Bird A2	Bird A3	Bird A4	Bird A5
Trip duration (d)	14.4	14.9	20.2	19.4	29.3
Total number of dives	5144	4066	5591	4411	10087
Deep dives	1412	1120	1570	1176	2353
Mean maximum depth (m)	95±23	120±29	108±30	109±37	135±34
Mean duration (s)	211±26	222±36	226±37	224±47	248±44
Descent vertical speed (m/s)	-1.27±0.25	-1.50±0.25	-1.27±0.22	-1.24±0.20	-1.32±0.22
Ascent vertical speed (m/s)	1.25±0.28	1.29±0.26	1.28±0.28	1.21±0.26	1.43±0.30

Swimming speed, body angle and flippers stroke frequency were calculated during a sample of 572 deep dives (Table 2), with mean dive depth for each bird ranging from 90 to 124 m, and mean dive duration for all birds ranging from 207 to 237 s. Mean vertical speed during descent to the bottom for all birds ranged from -1.23 to -1.54 m.s⁻¹ whereas mean vertical speed during ascent to the surface ranged from 1.22 to 1.37 m.s⁻¹. Penguins descended with a mean dive angle ranging from -47 to -61° and ascended with a mean angle ranging

from 31 to 41°. Mean flippers stroke frequency during descent ranged from 1.31 to 1.52 Hz. Mean flippers stroke frequency was lower during ascent, ranging from 0.32 to 0.64 Hz, and had intermediate values during the bottom phase, ranging from 1.00 to 1.30 Hz. Penguin swimming speed was higher during ascent (range: 2.09 - 2.30 m.s⁻¹) than during descent (range: 1.63 -1.86 m.s⁻¹).

Table 2. Details of the diving behaviour of five male king penguins during high-frequency recording sessions.

	Bird A1	Bird A2	Bird A3	Bird A4	Bird A5
Total number of dives	270	233	211	150	190
Deep dives	124	95	147	105	101
Mean maximum depth (m)	90±19	124±27	100±31	100±24	120±31
Mean duration (s)	207±24	229±27	220±29	214±38	237±35
Descent					
Mean vertical speed (m/s)	-1.23±0.24	-1.54±0.27	-1.23±0.24	-1.28±0.20	-1.25±0.26
Mean speed (m/s)	1.80±0.11	1.86±0.09	1.76±0.12	1.63±0.08	1.82±0.09
Mean body angle (°)	-48.3±9.2	-61.4±10.6	-48.1±11.3	-55.9±10.0	-47.5±10.4
Mean stroke frequency (Hz)	1.51±0.12	1.52±0.08	1.33±0.11	1.31±0.09	1.49±0.13
Bottom					
Mean stroke frequency (Hz)	1.05±0.33	1.30±0.18	1.00±0.24	1.08±0.18	1.08±0.21
Ascent					
Mean vertical speed (m/s)	1.28±0.28	1.25±0.22	1.22±0.32	1.33±0.26	1.37±0.37
Mean speed (m/s)	2.25±0.16	2.30±0.11	2.09±0.15	2.16±0.18	2.18±0.11
Mean body angle (°)	33.3±8.4	30.7±7.1	36.3±9.7	37.6±8.0	40.5±11.6
Mean stroke frequency (Hz)	0.32±0.25	0.59±0.20	0.39±0.19	0.38±0.18	0.64±0.17

GLMM Analysis of Mean Transit Rates

There were statistically significant differences in mean descent and ascent vertical and swimming speeds, body angle, and flippers stroke frequency when considering (i) dives of different maximum dive depth, and (ii) dives with different number of wiggles during the previous dive, or during the bottom phase of the present dive.

Changes in Mean Vertical and Swimming Speeds

Mean vertical and swimming speeds during descent increased significantly as maximum dive depth increased and as number of wiggles during the previous dive increased (Table 3, Figs 1A and 1C). Mean vertical and swimming speeds during ascent increased significantly as maximum dive depth increased and as number of wiggles during the bottom phase of the current dive increased (Table 3, Figs 1B and 1D).

Changes in Body Angle

Mean descent angle increased significantly as maximum dive depth increased and as number of wiggles during the previous dive increased (Table 3, Fig. 1E). Similarly, mean ascent angle increased significantly as maximum dive depth increased and as number of wiggles during the bottom phase of the current dive increased (Table 3, Fig. 1F).

Changes in Flippers Stroke Frequency

Mean descent flippers stroke frequency increased significantly as number of wiggles during the previous dive increased (Table 3, Fig. 1G). Mean ascent flippers stroke frequency increased significantly as maximum dive depth increased and as number of wiggles during the bottom phase of the current dive decreased (Table 3, Fig. 1H).

GLMM Analysis of Transit Rates During the First/Last 100 m

Here, we investigated the variation during transit of different parameters: vertical speed, swimming speed, dive angle and flippers stroke frequency in relation to maximum dive depth (Fig. 2) and the number of wiggles (Fig.3).

Table 3. General linear mixed models relating diving variables to vertical speed, swimming speed, body angle and flippers stroke frequency during descent (D) and ascent (A) in five king penguins. Individual identity was included in the model as a random factor. Values of main effects and interactions are given. Statistical significance at *p < 0.05, **p < 0.01 and ***p < 0.001. NS: not significant.

Factor	Vertical speed		Swimming speed		Body angle		Stroke frequency	
	D	A	D	A	D	A	D	A
Main effects								
Maximum dive depth	0.011 ***	0.014 ***	0.001 ***	0.005 ***	0.593 ***	0.390 ***	NS	0.001 *
Number of wiggles ¹	0.041 ***	0.118 ***	0.007 ***	0.024 ***	4.700 ***	4.916 ***	0.023 **	-0.029 ***
Dive duration	-0.003 ***	-0.004 ***	NS	-0.004 ***	0.109 ***	NS	-0.001 ***	NS
Surface duration	0.001 **	NS	NS	-0.003 *	0.041 *	NS	0.000 *	NS
Rank in a bout	0.001 *	-0.001 **	0.001 **	NS	0.109 ***	0.028 *	0.001 *	NS
Interactions								
Max. depth × No wiggles ¹	-0.000 *	NS	NS	NS	NS	NS	-0.000 *	NS
Max. depth × Dive duration	-0.000 ***	-0.000 ***	NS	NS	-0.002 ***	-0.001 ***	NS	NS
Max. depth × Surface duration	-0.000 ***	-0.000 ***	NS	-0.000 *	NS	NS	NS	NS
Max. depth × Rank	-0.000 ***	0.000 ***	NS	-0.000 **	NS	NS	NS	NS
No wiggles ¹ × Dive duration	NS	-0.000 ***	NS	NS	-0.017 **	-0.016 ***	NS	NS
No wiggles ¹ × Surface duration	NS	NS	NS	NS	NS	0.018 ***	NS	NS
No wiggles ¹ × Rank	-0.000 ***	0.000 **	NS	NS	-0.020 **	NS	-0.000 **	NS
Dive duration × Surface duration	0.000 ***	0.000 ***	NS	0.000 **	NS	NS	NS	NS
Dive duration × Rank	0.000 ***	0.000 ***	NS	0.000 *	NS	NS	NS	NS
Surface duration × Rank	0.000 **	0.000 ***	NS	NS	NS	NS	NS	NS

¹ The number of wiggles is measured during the previous dive, or during the bottom phase of the current dive, for descent and ascent phases, respectively.

IV. Optimisation du comportement de plongée

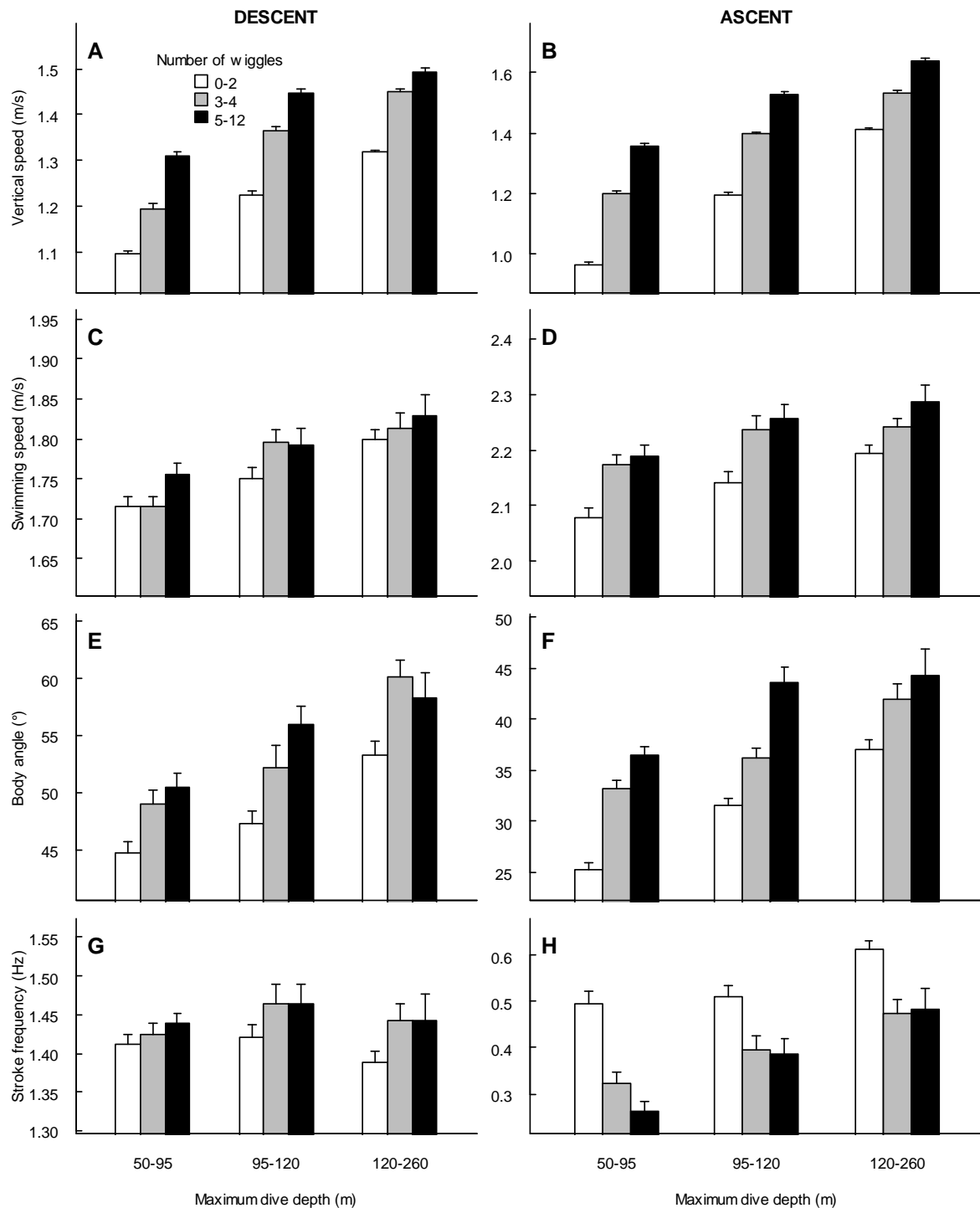


Fig. 1. Mean values of four diving variables during descent (left) and ascent (right) in relation to maximum dive depth and number of wiggles. (A, B) vertical speed, (C, D) swimming speed, (E, F) body angle and (G, H) flippers stroke frequency. The number of wiggles is measured during the previous dive, or during the bottom phase of the dive, for descent and ascent phases, respectively. Means \pm standard errors.

Descent Phase: from Surface to Dive Bottom

Vertical speed and body angle followed the same variations during descent phases. Firstly, they increased from $1.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ and 45° to a maximum (up to $1.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ and 80°) at about half of the maximum dive depth, then started to decrease as the bird approached the bottom. When considered below a 5-m depth step in the water column, birds' vertical speed and body angle were positively affected by both maximum dive depth (Figs 2A and 2E) and number of wiggles during the previous dive (Figs 3A and 3E). Swimming speed during descent to the bottom sharply increased in the first 5 m, then slightly increased before reaching a maximum value at about $2.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Fig. 2C). Flippers stroke frequency decreased during descent from around 2.0 Hz in the first 5 m to around 1.0 Hz at the beginning of the bottom phase. Flippers stroke frequency during descent was positively affected by maximum dive depth (Fig. 2G).

Ascent Phase: from Bottom to Surface

Vertical speed during ascent to the surface increased except during the last 30 m where it slightly decreased. Vertical speed during ascent was positively affected by both maximum dive depth (Fig. 2B) and number of wiggles during the bottom of the current dive (Fig. 3B). Swimming speed during ascent to the surface remained constant at about $2.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ until a depth of 30-40 m where it started to increase, reaching a maximal value of $2.5\text{-}3.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ at a depth of 15-20 m. Swimming speed during ascent was positively affected by maximum dive depth during the bottom only during the last 40 m (Fig. 2D). Body angle during ascent to the surface increased except during the last 40 m where it quickly decreased. Body angle during ascent was positively affected by both maximum dive depth (Fig. 2F) and number of wiggles during the bottom of the current dive (Fig. 3F). Flippers stroke frequency during ascent continuously decreased from around 0.9 Hz at the end of the bottom period to 0 Hz at the surface. The suppression of stroke movements appeared at a depth equal to approximately 35% of maximum dive depth. Flippers stroke frequency during ascent was negatively affected by the number of wiggles during the bottom phase of the current dive (Fig. 3H).

IV. Optimisation du comportement de plongée

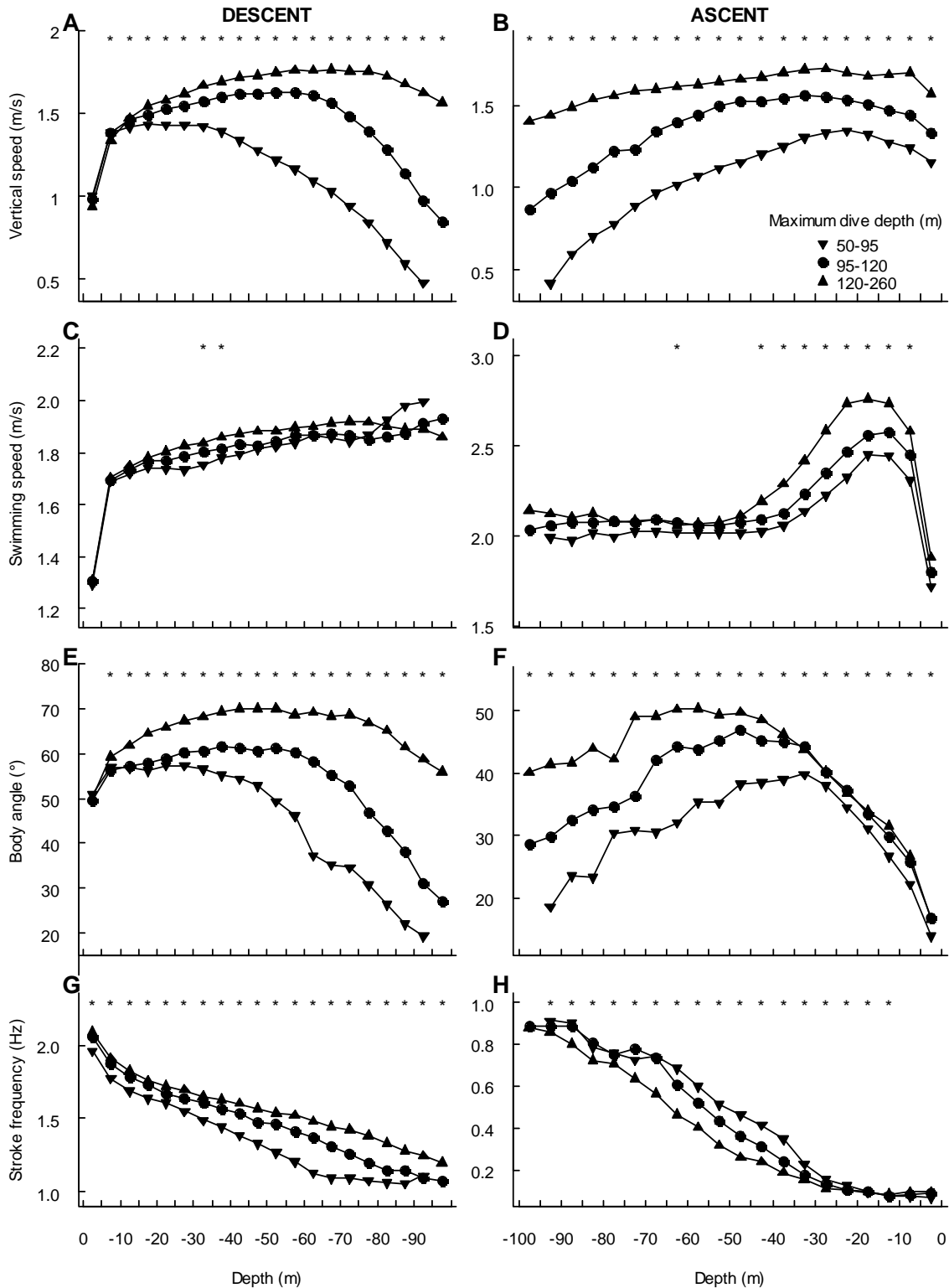


Fig. 2. Variations of four diving variables during the first 100 m of descent (left) and the last 100 m of ascent (right) in relation to maximum dive depth. (A, B) vertical speed, (C, D) swimming speed, (E, F) body angle and (G, H) flippers stroke frequency. Means are shown without standard errors for clarity. The symbols * indicate a positive significant effect of maximum dive depth at a given depth (GLMMs).

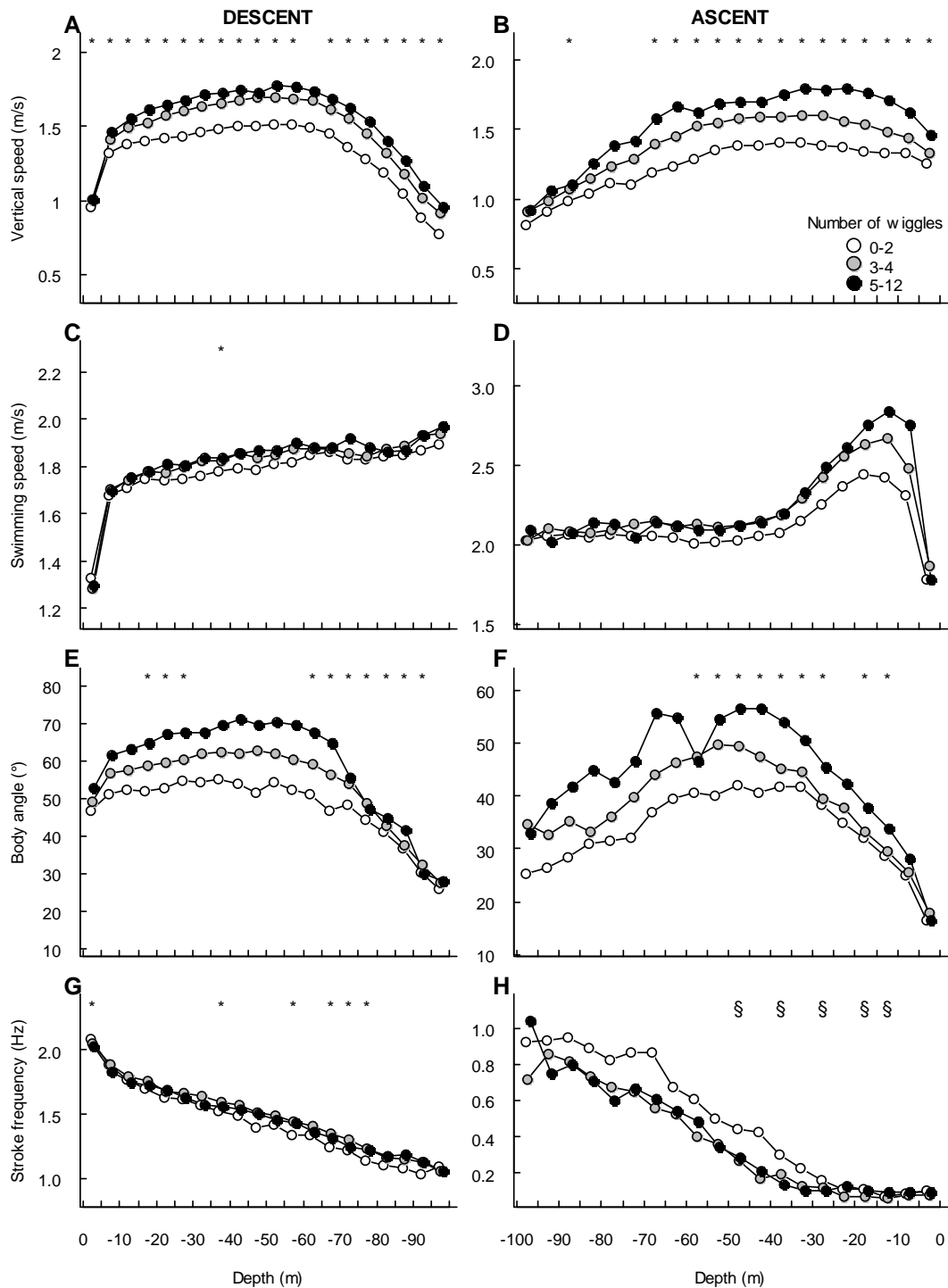


Fig. 3. Variations of four diving variables during the first 100 m of descent (left) and the last 100 m of ascent (right) in relation to the number of wiggles. (A, B) vertical speed, (C, D) swimming speed, (E, F) body angle and (G, H) flippers stroke frequency. The number of wiggles is measured during the previous dive for descent phase, and during the bottom phase of the dive for ascent phases. Means are shown without standard errors for clarity. The symbols * indicate a positive significant effect of the number of wiggles at a given depth, whereas the symbols § indicate a negative effect (GLMMs).

Surface Duration

Duration of the subsequent surface interval until the next dive of any depth was positively affected by the number of wiggles during a dive (GLMM, $t=26.293$, $p<0.001$), whereas the subsequent surface duration until the next deep dive was negatively affected by the number of wiggles during the previous dive (GLMM, $t=-17.041$, $p<0.001$) (Fig. 4).

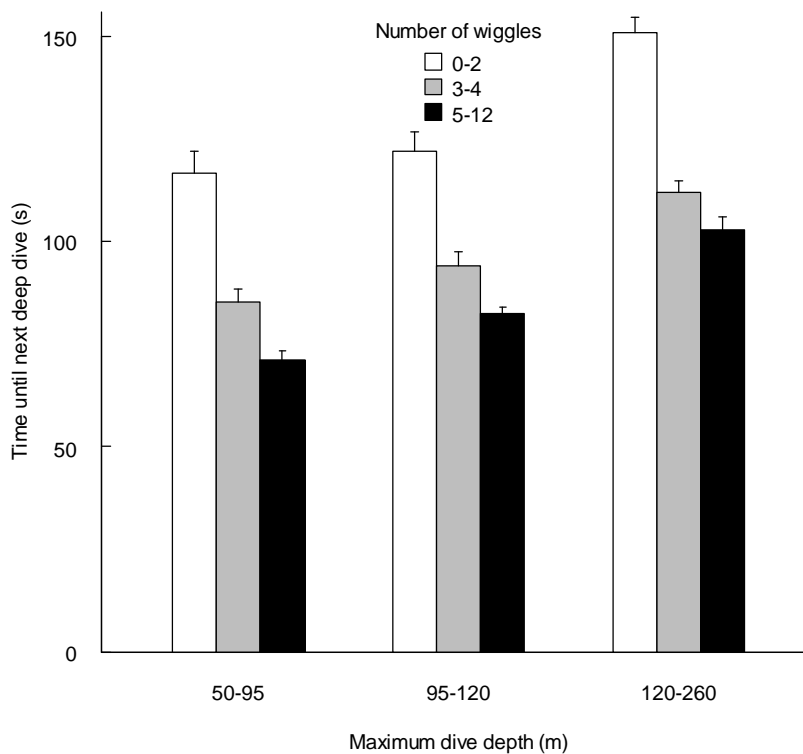


Fig. 4. Mean value of time until the next deep dive in relation to maximum dive depth and number of wiggles during a dive. Means \pm standard errors.

Bottom Phase to Dive Cycle Ratio

The ratio of bottom phase duration to dive cycle duration (*i.e.* dive duration and subsequent surface duration), used as an index of the proportion of time spent foraging, was positively affected by the number of wiggles during a dive (GLMM, $t=30.040$, $p<0.001$).

Discussion

Until now, theoretical studies of diving behaviour have proposed strategies that maximize the proportion of time spent submerged mostly based on the use/recovery of oxygen reserves (Carbone & Houston 1994). Thus divers should maximize the time spent in a

favourable patch at depth by minimizing the time spent recovering or travelling. However, the effects of patch availability and quality on the decision to ‘give up’ a foraging event, have received less attention (Thompson & Fedak 2001; Mori *et al.*, 2002). When foraging in a profitable patch, predators are expected to delay departure of the patch and thus increase their giving up time. If diving predators increase time spent foraging in a patch, *i.e.* at the bottom of a dive, they should in turn reduce the time spent commuting or recovering at the surface. The present study shows that deep divers such as king penguins can adjust their transit time from the surface to the bottom of a dive in response to the success of the previous dive, and from the bottom to the surface in response to the success of the current one. Thus, this study is the first to show anticipation and optimization of diving. In king penguins, these adjustments are made in terms of changes in swimming and vertical speeds and diving angle, and recovery time is also adjusted in response to the success of the previous dive.

Diving Parameters

The penguins performed relatively shallow and short dives, consistent with depths and durations measured in summer during the incubation stage (Charrassin *et al.*, 2002). Recorded absolute vertical speed ($1.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) and calculated swimming speed (1.8 and $2.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, for descent and ascent phases, respectively), were consistent with vertical (Charrassin *et al.*, 2002) and swimming velocities previously measured in king penguins (Ropert-Coudert *et al.*, 2000, Sato *et al.*, 2002), and agreed well with the speed at which cost of transport is minimized in this species (Culik *et al.*, 1996). Mean body angle was steeper during descent than ascent with values of approximately -50° and 35° , respectively. Interestingly, a higher swimming speed and lower body angle during ascent resulted in comparable vertical rates during both transit phases. Mean flippers stroke frequency decreased through a dive from 1.5 to 1.0 and 0.3 Hz for descent, bottom and ascent phases, respectively. Descent flippers stroke frequency is consistent with the previous value provided for king penguins (Sato *et al.*, 2007).

Transit Rates by 5 m Steps throughout Descent and Ascent

Previous studies have described mean swimming and vertical speeds, body angle or flippers stroke frequency in penguins and others diving seabirds in relation to depth. However few of them have focused on variations in these rates within descent or ascent phases (Watanuki *et al.*, 2005; Watanuki *et al.*, 2006; Cook *et al.*, 2010). Here, for the first time, we report of the progressive changes occurring with current depth in four parameters influencing the transit duration between the surface and the dive bottom in a deep diver. We also

demonstrate that changes in transit rates occur between dives at the same 5 m step according to their maximum depth or their feeding success.

During descent, instantaneous vertical speed changed with current depth. Vertical speed increased during the first part of the descent, and then progressively decreased during the second part. This pattern was mainly due to variations in body angle: penguins first increased their descent angle from the surface to the middle of the descent, up to a value of 50 to 60° and then decreased it. Swimming speed quickly reached values around 1.8 m.s⁻¹ and kept gradually increasing during descent. During these dive phases the range of speeds recorded correspond to minimal cost of transport in king penguins (Culik *et al.*, 1996). Flippers stroke frequency was maximised at the beginning of the descent, in the first metres of the water column where positive buoyancy is high, and then decreased. This initial vigorous flipper stroking suggests hard work undertaken against positive buoyancy at shallow depths (Sato *et al.*, 2002).

During ascent, instantaneous vertical speed changed with current depth, in relation to both changes in body angle and swimming speed. Body angle increased during the first part of the ascent and sharply decreased during the second part. Swimming speed remained approximately constant at around 2.0 m.s⁻¹ during the first part of ascent, and increased up to 2.5 m.s⁻¹ prior to surfacing. As a result of changes in these two parameters, vertical speed slowly increased, then stabilized and gradually decreased in the last 20-30 metres of ascent. Flippers stroke frequency was low at the beginning of ascent, and stroking decreased until ceasing just prior surfacing. An increase in swimming speed despite a decrease in flipper beat frequency argues that penguins use positive buoyancy to ascend passively over the last 40 m (Sato *et al.*, 2002). Despite large increases in swimming speed before surfacing, reduction of body angle leads to a limited increase in vertical speed. Two main hypotheses could explain such behaviour, which results in delayed surfacing: horizontal travelling and avoidance of decompression consequences (Sato *et al.*, 2002; Sato *et al.*, 2004).

It is still unclear how seabirds avoid decompression sickness; ascending slowly to the surface has been one proposed hypothesis (Sato *et al.*, 2002; Fahlman *et al.*, 2007). However, one of our studied penguins (A5) did not exhibit a reduction in body angle and regularly surfaced at vertical speeds exceeding 2.2 m.s⁻¹. The second main hypothesis explaining delaying ascent is the use of buoyancy to travel horizontally (Sato *et al.*, 2002). This would predict that penguins increase the horizontal component of ascent phase after not encountering a prey patch, in order to prospect a bigger volume of the water column.

Conversely, we could predict that penguins would minimize horizontal travelling after encountering a prey patch, in order to maximize the probability of relocating the same patch. Indeed, we observed that ascent angles were higher, and ascent flippers stroke frequency lower, after encountering prey, thus reducing horizontal travelling. However, as no data were available on the 3D structure of the dives or on the surface locations between successive dives, we cannot confirm this hypothesis of horizontal travelling in the search of a new foraging patch.

Effects of Higher Feeding Success on Transit Rates and the Diving Cycle

The present study indicates that king penguins exhibited higher vertical speed during transit times, linked with both an increase in swimming speed and steeper body angle after they had a high feeding success during the preceding dive or during the current one.

Thus, in response to higher foraging success, penguins reduced their transit duration by increasing not only the angle at which they commute between the surface and the dive bottom but also by increasing their swimming speed. Such behaviours have been reported in two smaller penguin species performing shallower dives: in Adélie penguins, mean angles of ascent and subsequent descent are steeper after bottom phases where prey ingestions occurred (Ropert-Coudert *et al.*, 2001b), and in little penguins mean descent angles were steeper after dives where prey pursuit occurred (Ropert-Coudert *et al.*, 2006a).

Together, these results show that penguins are able to optimize their diving behaviour by adjusting their transit rate in order to spend more time at the foraging depth. King penguins feed on myctophid fishes patchily distributed in dense monospecific shoals during the day (Zasel'sliy *et al.*, 1985; Perissinotto & McQuaid 1992). When the penguin has fed successfully on a favourable patch we can assume the preferred foraging option is to attempt to re-locate the same patch before its dispersion, after returning to the surface. By shortening their post-dive interval and descending faster the penguins increase their probability of encountering the same patch in the following dive.

The positive relationship between high foraging activity during a dive and the swimming speed during the following descent to depth is probably partially explained by a simultaneous increase in flippers stroke frequency. However, the fact that penguins ascended with a lower flippers stroke frequency after finding more prey during the bottom of the current dive was unexpected. Furthermore, this lower flippers stroke frequency seems not to handicap a faster ascent to the surface, which could be explained by higher buoyancy. We

might hypothesize that penguins anticipated prey encountering with increasing respiratory air volume before submergence, and thus buoyancy upthrust when ascending. Such a relationship was already found when considering the maximal depth of a dive: the deeper the dives, the higher their initial buoyancy and earlier in the ascent phase penguins cease using their flippers (Sato *et al.*, 2002). Moreover, Magellanic penguins have also previously been shown to modulate their air volume in relation to both dive depth and foraging success (Wilson 2003). Otherwise, the hypothesis of the described behaviour being primarily energy saving may also be proposed. Diminishing flippers stroke frequency could be a means of reducing locomotory costs after a successful dive where pursuing and catching prey must have been energetically costly.

Moreover, when encountering a prey patch, penguins reduced their transit time and also reduced surface time until the next foraging dive. The ratio of bottom duration on the total dive cycle increased, showing that penguins optimize their foraging behaviour in allocating more time at depths where they capture prey. We have in this context to hypothesise a full period of recovery of the cost of some successful dive(s) at a scale greater than a diving cycle, the bird re-descending to the patch before a full recovery from the preceding one.

Anticipation of Dive Depth

As shown in Fig. 5, a positive relationship between mean descent vertical speed and maximum depth of a dive is not sufficient to support the idea that divers predict their upcoming dive performance. Here, we analysed vertical transit rate by 5 m steps throughout the descent, for different maximum dive depths, and showed that as soon as after the first 5 m depth and at any given depth below, vertical speed increased with maximum dive depth. In our opinion, this observation strongly supports the suggestion that a behavioural anticipation occurred. When having to reach greater depths during a dive, penguins increased their vertical descent rate by increasing both body angle and flippers stroke frequency from the beginning of the dive. Higher flippers stroke frequency during descent at deeper depths could be related to greater work done against positive buoyancy, caused by greater air volume inhaled in prevision of longer dive durations, as has been previously suggested (Sato *et al.*, 2002).

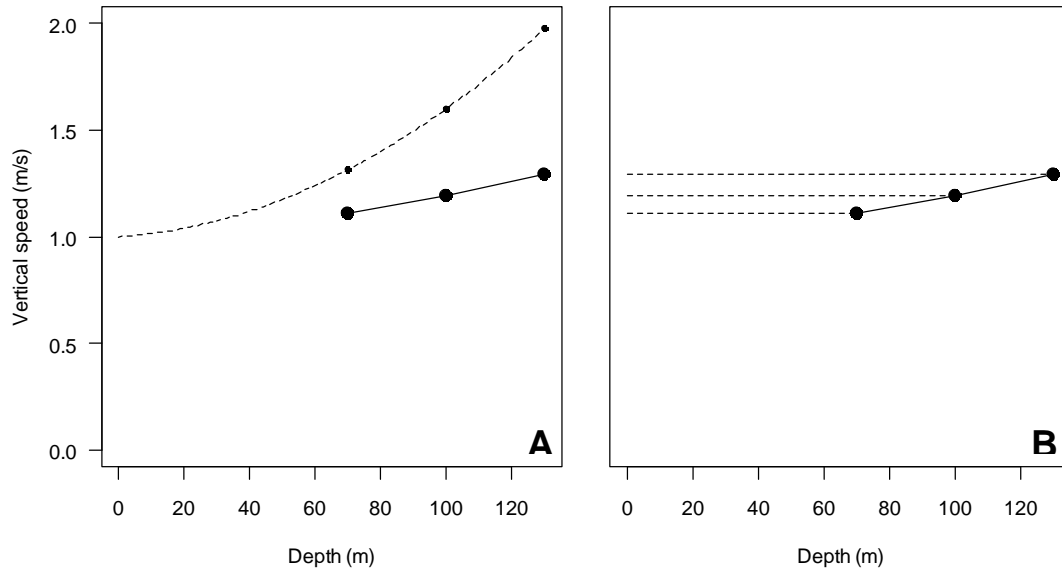


Fig. 5. Different patterns of change of vertical speed with depth can result in the same relationship between mean vertical speed and maximum depth. (A) Absence of anticipation. Increasing vertical speed with current depth (dashed line) results in a positive relationship between maximum depth and mean vertical speed (black line). (B) Anticipation. Constant vertical speed during descent (dashed lines) results in the same relationship between maximum depth and mean vertical speed (black line). Dives of 70, 100 and 130 m are shown.

Transit Rates Are Not Optimal

Several hypotheses have been developed to explain the apparent paradox of lengthening the ascent phase (Sato *et al.*, 2002). Conversely, why penguins delay descending at their maximum vertical speed has scarcely been addressed. Our main hypothesis is that when travelling within the first metres of the water column, penguins have to overcome their high buoyancy, which is supported by the high stroking frequency observed at the beginning of the descent

Penguins would have to face a trade-off between minimizing the time spent in the zone of highest buoyancy, *i.e.* shallow depth, and thus quickly increase their vertical speed, and minimize instantaneous locomotion costs in reducing vertical speed, thus prolonging time spent in this zone. Flippers stroke frequency could be limited by thermoregulatory requirements. Indeed, heat production due to muscular activity associated with a high flippers stroke frequency may not be sustainable with the regional hypothermia responsible for

metabolic depression and believed to confer a significant energetic benefit to king penguins when diving (Handrich *et al.*, 1997).

Another alternative hypothesis is linked with the observation that despite the high difference in swimming speed observed between the descent and the ascent phases, vertical speed is nearly the same, averaging $1.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, during the two transit phases. In the same manner that the avoidance of decompression sickness could constrain vertical speed during ascent, we can hypothesise mechanical constraints linked with the ability of the middle ear to quickly compensate for pressure disequilibrium through the tympana inside the middle ear or indeed in any other gaseous body compartments. It has been shown recently that the middle ear of the king penguin shows the same anatomical adaptation to variation in barometric pressure as that previously found in diving mammals, a corpus cavernosum, *i.e.* the presence of a venous cavernous sinus formation able to fill the middle ear cavity with blood during submergence at depth (Sadé *et al.*, 2008). As nothing is known so far about the rate of compression and decompression that this anatomical system is able to cope with, further studies would be required to understand how anatomical constraints could limit shortening of transit phases between the surface and foraging depths.

Conclusion

Contrary to well-studied laboratory and terrestrial systems, optimal foraging studies have rarely dealt with quantifying foraging strategies in marine systems (Hindell 2008). Here, we show that king penguins adjust their transit rate in terms of dive angle, swimming speed and time spent at the surface between dives, based on the number of feeding opportunities they are likely to have during the next dive. To the best of our knowledge, these results are the first to show both anticipation and optimization of diving in response to depth and foraging success. Such decisions increase the efficiency of foraging efforts, both in terms of prey capture success when close to a foraging patch and in terms of deciding to attempt to find a new patch. Since oxygen use at depth is highly variable (Kooyman 1989; Wilson *et al.*, 2003) and penguins ultimately depend on oxygen stocks depletion, such behaviour suggests planning of the diving strategy to be employed during the upcoming dive. Future work including the measurement of respiration activity and energy expenditure will provide fruitful insights into our understanding of animal optimal diving behaviour.

Acknowledgements

Financial support for NH was provided in the form of a studentship from the French Ministry of Research. The present work was supported financially and logistically by the Institut Polaire Français (IPEV, program n°394, resp. C.A. Bost), and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). We greatly thank A.Schmidt for contributing to fieldwork, A. Kato for helpful comments, C. Saraux and D. Babel for data of the control group, and Lewis G. Halsey and Vincent A. Viblanc for improvement of the English.

References

References have been included in the general bibliography at the end of this thesis.

V. Discussion

L'objectif de cette thèse était d'examiner l'optimisation du comportement de plongée chez le manchot royal, en particulier les ajustements réalisés en réponse à une augmentation du taux de rencontre avec des proies. Pour cela, il nous fallait disposer de méthodes permettant d'évaluer la prise alimentaire et la dépense énergétique associée.

Dans ce cinquième et dernier chapitre, nous commencerons par rappeler rapidement les principaux résultats obtenus (**section 1**), et nous détaillerons les problèmes techniques rencontrés avec l'utilisation des enregistreurs miniaturisés dans le cadre de cette thèse (**section 2**). Ensuite, nous discuterons des méthodes utilisées pour mesurer la prise alimentaire et chercherons à savoir comment essayer d'en obtenir une véritable quantification (**section 3**). Puis nous évoquerons les apports et les limites de l'accélération dynamique et de la fréquence cardiaque pour estimer la dépense énergétique en plongée, et la difficulté de définir correctement une échelle temporelle pour la notion de récupération (**section 4**). Enfin, nous reviendrons aux questions d'optimisation comportementale à l'échelle de la plongée, mais verrons que dans le cadre des théories d'optimalité il convient de les replacer en lien avec la valeur sélective des individus étudiés (**section 5**).

V.1. Rappel des principaux résultats de la thèse

Nous avons obtenu des résultats concernant la prise alimentaire chez les manchots en plongée en utilisant simultanément quatre méthodes. Deux d'entre elles avaient déjà été utilisées par le passé (*wiggles* et température œsophagienne), les deux autres étaient relativement nouvelles (ouverture du bec et accélération). La mesure de l'ouverture du bec s'est avérée être une technique offrant une résolution temporelle particulièrement précise, permettant notamment d'identifier deux types de mouvement d'ouverture du bec que nous avons attribués à des tentatives réussies ou ratées de captures de proies (**Chapitre III, section 1**). En revanche, cette méthode a été relativement difficile à mettre en place et a pu gêner les animaux équipés. De son côté, la mesure de l'accélération a permis d'élaborer un indice du succès alimentaire à l'échelle de la plongée (**Chapitre III, section 2**). Sa précision est bien sûr inférieure à celle de la mesure de l'ouverture du bec, mais elle est meilleure que celle des *wiggles* et tout aussi facile à obtenir.

Nous n'avons pas obtenu de résultats concernant la dépense énergétique des manchots en plongée en raison de la défaillance des enregistreurs qui devaient nous permettre de comparer deux méthodes : la fréquence cardiaque dérivée de l'électrocardiogramme et l'accélération tridimensionnelle (**Chapitre III, section 3**).

Nous avons étudié l'ajustement des transits verticaux et du temps de surface en réponse à une augmentation du taux de rencontre avec des proies, taux estimé par la méthode des *wiggles*. Nos résultats montrent notamment que lors des transits, l'angle du corps et la vitesse verticale des manchots étaient augmentés, et que la durée des épisodes de surface était réduite en présence d'un plus grand nombre de proies (**Chapitre IV**). Ces observations sont une validation de l'hypothèse d'optimisation émise initialement.

V.2. Problèmes liés à l'utilisation des enregistreurs miniaturisés rencontrés au cours de ce travail

Au cours de cette thèse, deux types de problèmes techniques liés à l'utilisation des enregistreurs miniaturisés ont limité ou empêché certaines des études initialement prévues. Ainsi, des difficultés liées à la fixation des capteurs d'ouverture de bec et à la gêne occasionnée aux animaux ont limité à deux individus l'étude de la prise alimentaire. Des retards de développement et des problèmes de fonctionnement ont de leur côté empêché l'étude sur l'estimation de la dépense énergétique d'être menée à bien dans le temps imparti pour cette thèse. Dans les paragraphes qui suivent, nous nous limiterons à développer ces deux aspects, sans aborder l'effet des enregistreurs sur le comportement des individus étudiés (Barron *et al.*, 2010).

Capteurs d'ouverture de bec : problèmes de fixation et de câbles

Deux campagnes de poses de capteurs d'ouvertures de bec ont été réalisées, la première avant le commencement de ce travail et la seconde au début de cette thèse. Six manchots, puis quatre, ont respectivement été équipés de ces capteurs ; seuls deux enregistrements exploitables ont finalement été obtenus. Deux problèmes principaux expliquent ces résultats : le premier tient à l'appareillage utilisé, et le deuxième à la gêne occasionnée aux animaux.

Il existe de nombreuses techniques qui permettent de fixer de manière fiable un enregistreur miniaturisé à un animal : colles, ruban adhésif, visserie... Chez les oiseaux

marins, l'utilisation de colle ou de ruban adhésif permet d'attacher assez facilement et rapidement ces appareils aux plumes du dos. En revanche, fixer un capteur et un aimant de petite taille aux structures kératinisées du bec est une manipulation plus délicate, car cette structure lisse offre une moins bonne adhérence que le plumage. Toute l'attention doit être portée sur le choix de la colle utilisée, et dans la préparation de la surface du bec à encoller.

Les enregistreurs utilisés comprenaient un câble électrique pour relier le capteur de champ magnétique au boîtier fixé sur le dos. La rupture de ce câble a été plusieurs fois la cause de défaillance de nos expérimentations. Les manchots royaux ont un cou particulièrement extensible ; de fait la distance entre le haut du dos et la tête est extrêmement variable. Deux techniques de fixation du câble ont été testées : en interne par un passage en sous-cutané ou en externe par une série de sutures sur la peau. Aucune de ces deux méthodes ne s'est avérée pleinement satisfaisante. Certains des oiseaux équipés semblent avoir été gênés par la présence du câble, comme en témoigne le comportement anormal de ceux qui ne sont pas partis se nourrir en mer. De plus, dans plusieurs cas les manchots sont revenus avec des câbles sectionnés ou arrachés, probablement sous l'effet de tensions mécaniques comme une brusque élongation du cou (par exemple pendant les épisodes de captures de proies) ou le grattage.

L'utilisation de capteurs d'ouverture de bec est une technique prometteuse, mais des progrès importants doivent y être apportés. Ils concernent d'une part l'amélioration des techniques de fixation de l'aimant et du capteur de champ magnétique sur le bec, et d'autre part l'utilisation de méthodes alternatives non gênantes pour relier le capteur à l'enregistreur. Le développement d'une liaison sans-fil entre le capteur et l'enregistreur, ou l'utilisation d'un capteur autonome (comprenant une batterie et une mémoire) sont parmi les pistes à envisager.

Enregistreurs de l'électrocardiogramme et de l'accélération : retards et défaillances du matériel

Pour évaluer le coût de l'activité de plongée, nous souhaitons mesurer simultanément deux indices de la dépense énergétique : la fréquence cardiaque issue de l'électrocardiogramme (ECG) et l'accélération dynamique. Ces deux paramètres devaient donc pouvoir être enregistrés par le même appareil miniaturisé, afin de ne pas avoir à équiper les animaux de plusieurs enregistreurs, et de conserver une synchronie parfaite entre les événements électriques (ECG) et mécaniques (accélération). En l'absence d'appareils mesurant l'ECG et l'accélération dans les trois axes, compatibles avec le manchot royal et

disponibles sur le marché, la réalisation d'un tel enregistreur était l'un des projets majeurs de l'équipe *Biologging* de l'IPHC, formée par la réunion de biologistes, d'électroniciens, informaticiens et mécaniciens.

Le projet initial prévoyait un enregistreur capable de mesurer la pression, la luminosité, la température, la conductivité, l'ECG à 250 Hz et l'accélération à 48 Hz dans les trois axes. L'autonomie de l'enregistreur (mémoire et batterie) devait être compatible avec la durée des voyages en mer du manchot royal au début de la période d'élevage du jeune (une dizaine de jours). Après plusieurs mois de développement, les premiers enregistreurs sont sortis de l'atelier quelques jours seulement avant le départ sur le terrain pour la deuxième campagne d'été à Crozet. C'est seulement une fois sur place, lors de sessions de tests réalisées avant les déploiements sur les animaux qu'il est apparu que la fonction de mesure de l'ECG était défaillante. Après section des électrodes devenues inutiles, les enregistreurs ont alors été utilisés comme de « simples » accéléromètres tri-axiaux. Plusieurs poses ont donc été réalisées sur des manchots royaux partant se nourrir en mer. Malheureusement, l'autonomie des batteries s'est avérée très inférieure à ce qui était prévu, et de nombreux problèmes de réinitialisation de l'enregistrement sont survenus, rendant pratiquement impossible toute analyse des données observées.

La prise en compte des problèmes rencontrés a permis au développement des enregistreurs de se poursuivre, et de nouvelles poses ont été réalisées au cours des missions de terrain suivantes. Il avait d'ailleurs été pensé que le prolongement de cette thèse au-delà de la troisième année réglementaire permettrait d'analyser ces données finalement obtenues avec douze mois de retard. Finalement, d'autres complications ont fait que ces analyses n'ont pas été menées à bien, comme le délai de retour des enregistreurs au laboratoire. Enfin, les fichiers de données finalement obtenus se révèlent être extrêmement volumineux : l'acquisition de centaines de points par seconde pendant plusieurs jours génère en effet une quantité d'informations considérable. De tels jeux de données se révèlent difficiles à exploiter sans l'utilisation d'outils informatiques adaptés.

Néanmoins, l'analyse dans les prochains mois des enregistrements simultanés de l'accélération tri-axiale et de l'ECG sera certainement source d'informations de valeur pour l'estimation de la prise alimentaire et de la dépense énergétique chez le manchot royal en mer.

V.3. Finalement, comment mesurer la prise alimentaire chez un prédateur plongeur ?

De nombreuses techniques permettent d'estimer la prise alimentaire chez les animaux plongeurs, comme la quantification des *wiggles*, la mesure de la température œsophagienne, celle de l'ouverture du bec ou l'utilisation de l'accélération dynamique pour ne citer que celles utilisées dans cette thèse. Une méthode idéale serait à la fois simple à mettre en œuvre, et fournirait une quantification précise des ingestions. Cependant, parmi les méthodes utilisées ici, il semble exister une relation négative entre la facilité de mise en œuvre et la précision de la mesure, qui peut aller d'un simple indice du succès de chasse jusqu'au dénombrement précis des proies capturées. Cependant, la quantification de la masse ingérée reste inaccessible et nous proposons deux modifications à des techniques existantes pour tenter d'y parvenir.

Indices du succès de chasse

Ainsi, en bas de l'échelle, la méthode des *wiggles* ne nécessite qu'un enregistreur externe facile à poser, mais l'indice de prise alimentaire fourni mélange alors les comportements de prospection, de poursuite et de capture réelle. Un accéléromètre est tout aussi simple à poser, et la précision de l'indice dérivé de l'accélération dynamique est meilleure. Des événements de poursuite sans capture peuvent cependant être pris en compte, et des captures passives ne pas être détectées. Ainsi, aucune de ces deux méthodes ne semble pouvoir permettre d'estimer précisément le nombre de proies capturées, qu'il est pourtant nécessaire de connaître pour pouvoir établir un bilan énergétique précis.

Dénombrement des proies capturées

Un dénombrement des captures peut être réalisé de façon plus précise avec la mesure de la température de l'œsophage. Cependant, lorsque la fréquence des ingestions est élevée, il devient impossible de distinguer les captures individuelles. Il semble que la mesure de l'ouverture du bec soit la meilleure technique disponible pour procéder à un dénombrement précis des proies ingérées, quelle que soit la fréquence de capture. En effet, la fréquence d'échantillonnage est suffisamment élevée pour que tout mouvement du bec soit détecté.

Quantification de la masse ingérée

Mais au-delà du dénombrement des proies capturées, il est également important de pouvoir quantifier la masse ingérée, afin de pouvoir estimer le gain énergétique qu'elles représentent. Avec la technique de la mesure de la température dans le tube digestif, des tentatives de quantification de la masse ingérée ont été réalisées à partir de l'analyse des caractéristiques de la chute et de la remontée de température et de calibrations réalisées en captivité (Wilson *et al.*, 1995 ; Ancel *et al.*, 1997). De telles extrapolations fournissent des estimations intéressantes mais doivent être considérées avec prudence en raison des limitations de la technique. Ainsi, des estimations de la quantité de poisson ingérée, réalisées chez le manchot royal, ont abouti à des évaluations apparemment très surestimées (Bost *et al.*, 1997) comparées à celles issues d'un modèle basé sur les besoins énergétiques (Halsey *et al.*, 2008a).

En captivité, le type de proie ingéré semble pouvoir être déterminé d'après les caractéristiques du signal d'ouverture du bec (Wilson *et al.*, 2002), ce qui peut fournir une première indication de sa masse. En milieu naturel, il semble plus délicat de procéder à de telles déductions. Chez le manchot royal qui se nourrit essentiellement de deux types de proies, la distribution des caractéristiques des événements de capture semble unimodale. Il n'a donc pas été possible de discriminer les captures de chacun des types. Une analyse incorporant l'utilisation de modèles de mélange pourrait éventuellement permettre d'effectuer cette discrimination. Il a néanmoins été suggéré que les caractéristiques des événements d'ouverture du bec pouvaient être utilisées pour estimer la taille ou la masse des proies ingérées (Wilson *et al.*, 2002). Si cette technique d'estimation constitue une base de travail intéressante, elle est toutefois limitée par la forme exponentielle décroissante du signal enregistré en fonction de l'angle d'ouverture du bec. Ainsi, les petits mouvements d'ouverture vont être détectés précisément, mais la différence entre une ouverture moyenne et une grande ouverture sera relativement faible. Par ailleurs, quand l'aimant et le capteur sont fixés sur la face latérale du bec, des mouvements latéraux du bec peuvent compromettre la relation entre le signal enregistré et l'angle d'ouverture. Chez le manchot royal par exemple, des mouvements d'écartement transversal de la mandibule inférieure sont observés, dans un sens perpendiculaire à l'axe de mesure du capteur de champ magnétique. Les variations observées du signal ne peuvent alors pas être reliées à un angle, ce qui interdit donc toute quantification de la taille des proies.

Propositions pour estimer la taille des proies ingérées

Si le dénombrement des ingestions peut donc être résolu en mesurant à fréquence élevée les mouvements d'ouverture du bec, réussir à quantifier la masse des proies ingérées demeure une étape nécessaire à l'établissement d'un bilan énergétique précis. De nombreux facteurs peuvent compromettre la réalisation de cette quantification à partir des variations de la température œsophagienne ou stomacale, c'est pourquoi l'estimation du diamètre des proies par la mesure de l'angle d'ouverture du bec a été tentée. Nous avons vu que cette méthode est malgré tout limitée par la difficulté d'estimer précisément un angle.

Cependant, l'idée de mesurer l'angle d'ouverture du bec pour estimer le diamètre des proies mérite d'être retenue. L'utilisation de deux enregistreurs placés de part et d'autre du bec, sur chacune des mandibules, pourrait effectivement permettre de mesurer cet angle par différence. Ces enregistreurs devraient être composés chacun d'un accéléromètre tri-axial et d'un magnétomètre tri-axial. Des accéléromètres tri-axiaux seuls ne permettraient en effet pas de reconstituer précisément l'orientation de chaque mandibule dans des phases de mouvement à haute fréquence et de rotations (Fourati *et al.*, 2011). La mesure de l'angle d'ouverture pourrait alors permettre l'estimation précise du plus grand diamètre de la proie ingérée, puis l'estimation de sa masse à partir d'abaques reliant ces deux grandeurs.

Nous proposons également une modification de la méthode de mesure de la température œsophagienne afin de permettre l'estimation de la longueur des proies ingérées. Elle nécessite d'utiliser deux sondes de température placées dans l'œsophage à une distance fixe et connue de quelques centimètres l'une de l'autre. Le décalage temporel des débuts de la chute et de la remontée de température, liées au passage de la proie sur les deux sondes, doit permettre d'estimer la vitesse de descente de la proie dans l'œsophage. De son côté, la durée entre le début de la chute et le début de remontée de la température fournit un temps, qui multiplié par la vitesse de descente fournit une estimation de la longueur de la proie. La connaissance des types de proies capturées permet ensuite d'utiliser la relation allométrique appropriée pour convertir la longueur en masse. Les premiers essais de cette technique, réalisés sur des manchots royaux en captivité au début de l'année 2011 à Crozet, semblent plutôt concluants (**Figure V.1**).

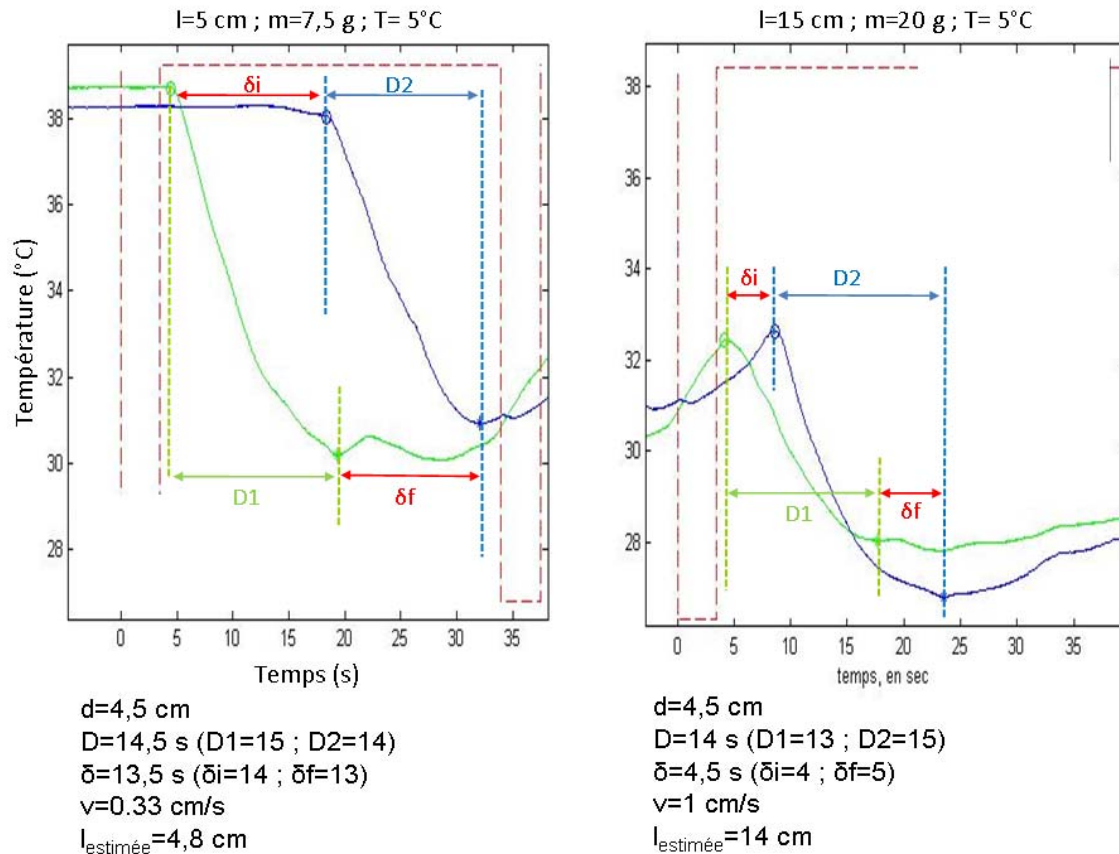


Figure V.1. Profils de chute de température dans l'œsophage d'un manchot royal équipé d'une double sonde de température lors de l'ingestion de deux proies calibrées. Le tracé en vert correspond à l'enregistrement de la sonde supérieure et celui en bleu à la sonde inférieure placée à une distance $d=4,5 \text{ cm}$ sous la première. Le début et la fin des chutes de température sont repérés par les traits verticaux pointillés. Les intervalles de temps δ_i et δ_f correspondent au décalage des points de rupture entre les deux sondes et permettent donc d'estimer la vitesse v de descente de la proie. Les durées $D1$ et $D2$ de passage de la proie au niveau des sondes, multipliées par la vitesse de descente de la proie permettent d'estimer la longueur de la proie. À gauche, l'ingestion d'une proie de longueur 5 cm aboutit à une estimation de $4,8 \text{ cm}$; à droite l'ingestion d'une proie de longueur 15 cm aboutit à une estimation de 14 cm .

Néanmoins, à l'instar des autres techniques pour lesquelles des calibrations (température œsophagienne et ouverture du bec) ont été établies en captivité, il nous semble que des validations à terre avec des proies mortes ne sont pas suffisantes. Il nous paraît important de procéder à des validations dans des conditions où les animaux seraient nourris de proies vivantes et dans l'eau. En milieu naturel, l'utilisation conjointe de caméras

miniaturisées fixées directement sur les animaux pourrait également être envisagée pour valider les nouvelles techniques proposées.

V.4. Finalement, comment mesurer la dépense énergétique en plongée ?

Nous avons voulu utiliser simultanément deux méthodes pour mesurer la dépense énergétique des manchots en plongée, et n'y sommes pas parvenus en raison des difficultés expliquées précédemment. Cependant, cette section du manuscrit nous fournit l'occasion d'une discussion théorique sur les limites de chacune de ces méthodes, basées respectivement sur la mesure de l'accélération dynamique et de la fréquence cardiaque. La théorie suppose que ces deux grandeurs reflètent le taux de consommation d'oxygène : est-ce vraiment le cas ? Par ailleurs, établir un bilan énergétique à l'échelle d'une plongée semble être un objectif difficile à atteindre. En effet, il semble que le cycle de plongée ne soit pas nécessairement l'échelle temporelle adaptée, et nous montrerons quelques résultats préliminaires à ce sujet. Nous évoquerons la recherche d'une échelle de temps à laquelle les coûts immédiat et différés de la prise alimentaire puissent être évalués.

L'accélération dynamique est-elle un bon indice de la dépense énergétique en plongée ?

La mesure de l'accélération dynamique partielle (PDBA) ou totale (ODBA) simultanément à celle du taux de consommation d'oxygène a montré que ces deux grandeurs dérivées de l'accélération donnaient un bon indice de la dépense énergétique chez une large gamme d'animaux. Des relations ont en effet été mises en évidence chez des grands cormorans *Phalacrocorax carbo* au repos ou en marche (Wilson *et al.*, 2006), chez des crapauds buffles *Bufo marinus* (Halsey & White, 2010), chez l'humain (Halsey *et al.*, 2008c) et chez un ensemble d'espèces de mammifères et d'oiseaux (Halsey *et al.*, 2009a). En raison de la difficulté à mesurer le taux de consommation d'oxygène, toutes ces relations ont toutefois été établies dans le contexte particulier de la marche sur un tapis roulant à des vitesses constantes.

Deux aspects vont être discutés ici. Le premier traitera de questions méthodologiques sur deux points techniques : la technique utilisée pour séparer les deux composantes statique et dynamique de l'accélération, et la formule utilisée pour calculer l'accélération dynamique

totale à partir des composantes de l'accélération dynamique selon un axe. Le deuxième aspect considérera si l'utilisation de l'accélération dynamique est un bon indice de la dépense énergétique en plongée, en particulier chez les endothermes.

Méthode de calcul de l'accélération dynamique (approximation de l'accélération propre)

Physiquement, l'accélération est une grandeur vectorielle égale à la modification de la vitesse par unité de temps. Le capteur utilisé pour mesurer l'accélération est un accéléromètre qui mesure la projection du vecteur accélération selon une dimension de l'espace. Les enregistreurs utilisés comportent un, deux ou trois accéléromètres placés orthogonalement qui enregistrent les composantes de l'accélération selon un, deux ou trois axes de l'espace. La grandeur mesurée par un accéléromètre est la somme de l'accélération de la gravité, liée à la force de pesanteur, et de l'accélération propre qui est celle liée aux mouvements d'un corps (un animal, par exemple). En écologie, deux méthodes ont été utilisées pour séparer ces deux composantes de l'accélération : l'utilisation d'une moyenne glissante (Wilson *et al.*, 2006) ou celle d'un filtre fréquentiel passe-bas (Sato *et al.*, 2003). Les deux composantes ont été nommées « accélération statique » pour celle liée à la gravité et « accélération dynamique » pour celle liée aux mouvements. Le choix de la valeur seuil pour le filtre fréquentiel, ou du pas de temps sur lequel la moyenne glissante est calculée, a un effet important sur l'estimation des deux composantes de l'accélération (Shepard *et al.*, 2009). En conséquence, il serait juste de dire que telles qu'elles sont calculées, l'accélération statique et l'accélération dynamique constituent des approximations de l'accélération de la gravité et de l'accélération propre, respectivement. Aucune étude s'intéressant à l'effet du choix de l'une plutôt que de l'autre de ces techniques, employées pour séparer les deux composantes, sur la relation entre l'accélération dynamique et le taux de consommation d'oxygène ne semble avoir été menée. Par ailleurs, des travaux récents effectués sur des animaux en déplacement spontané montrent que l'utilisation de ces deux méthodes aboutit à des erreurs importantes dans l'estimation de la composante statique (et donc des angles d'attitude du corps) et dans l'estimation de la composante dynamique, quand elles sont comparées à une méthode de référence basée sur les données d'une station inertielle (Fourati *et al.*, 2011). De plus, cette étude a également montré que l'allure de l'animal a un effet direct sur l'amplitude des erreurs mesurées.

Un travail s'est intéressé à la relation entre le taux de consommation d'oxygène et 22 combinaisons des mesures d'accélération chez des poulets domestiques *Gallus gallus domesticus* (Halsey *et al.*, 2009b). Ces différentes combinaisons, simples ou multiples, étaient

constituées des mesures d'accélération totale ou dynamique selon un, deux ou trois axes. Les deux meilleures relations explicatives trouvées sont une combinaison multiple des valeurs absolues des accélérations dynamiques suivant les trois axes Da_x , Da_y et Da_z , et une relation simple avec la somme algébrique de ces mêmes accélérations dynamiques suivant les trois axes. Cette dernière grandeur constitue l'ODBA telle qu'elle a été définie :

$$ODBA = Da_x + Da_y + Da_z$$

Il est intéressant de noter que cette grandeur ne représente pas réellement l'accélération dynamique totale Da , vecteur qui est la somme vectorielle des accélérations dynamiques suivant les trois axes, et dont la norme NDBA (*norm of the dynamic body acceleration*) est calculée ainsi :

$$NDBA = \|\overrightarrow{Da}\| = \sqrt{Da_x^2 + Da_y^2 + Da_z^2}$$

De manière surprenante, l'étude de Halsey *et al.*, (2009b) n'a pas testé la relation entre le taux de consommation d'oxygène et la somme vectorielle des différentes composantes de l'accélération. Pourtant, des différences entre ODBA et NDBA sont attendues, leur amplitude dépendant de l'orientation dans l'espace des accéléromètres par rapport au vecteur accélération. Ainsi dans un espace à deux dimensions, le calcul de l'accélération dynamique partielle (PDBA) comme la somme des composantes de l'accélération peut surestimer jusqu'à 1,41 fois la valeur de la projection Da_{XY} du vecteur accélération Da dans le plan concerné (**Figure V.2**). Dans un espace à trois dimensions, le calcul de l'accélération dynamique totale (ODBA) comme la somme des composantes de l'accélération peut surestimer jusqu'à 1,73 fois la valeur NDBA de la norme du vecteur accélération Da (**Figure V.3**).

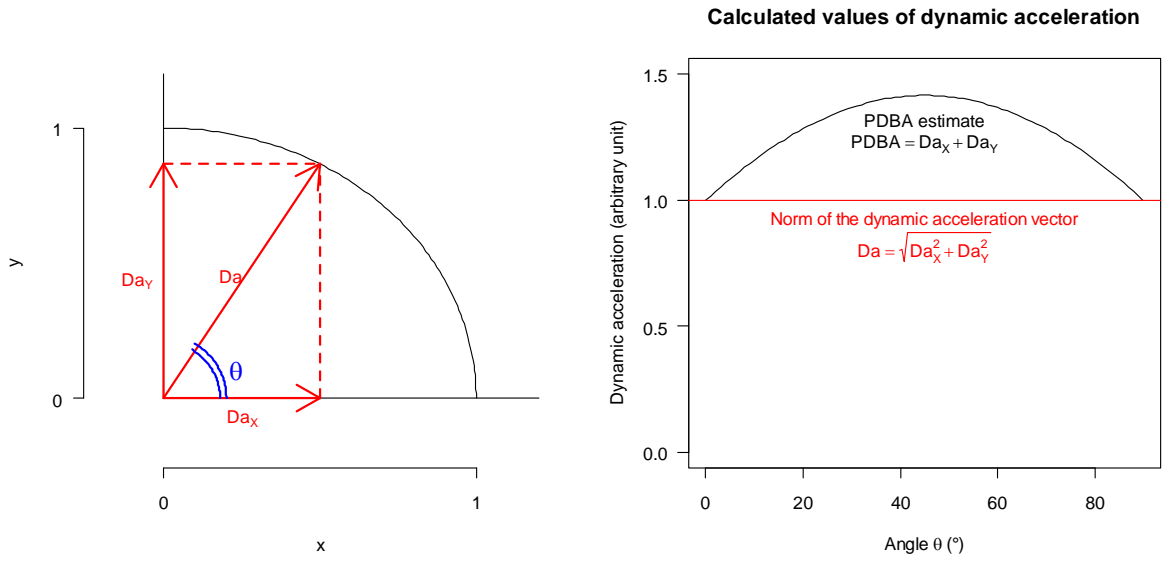


Figure V.2. Effet de l'orientation du vecteur de l'accélération dynamique Da , définie par l'angle θ , sur la somme algébrique $PDBA = Da_x + Da_y$, dans un espace à deux dimensions où deux accéléromètres mesurent les composantes Da_x et Da_y de l'accélération dynamique. De son côté, la norme $NDBA$ du vecteur Da reste inchangée.

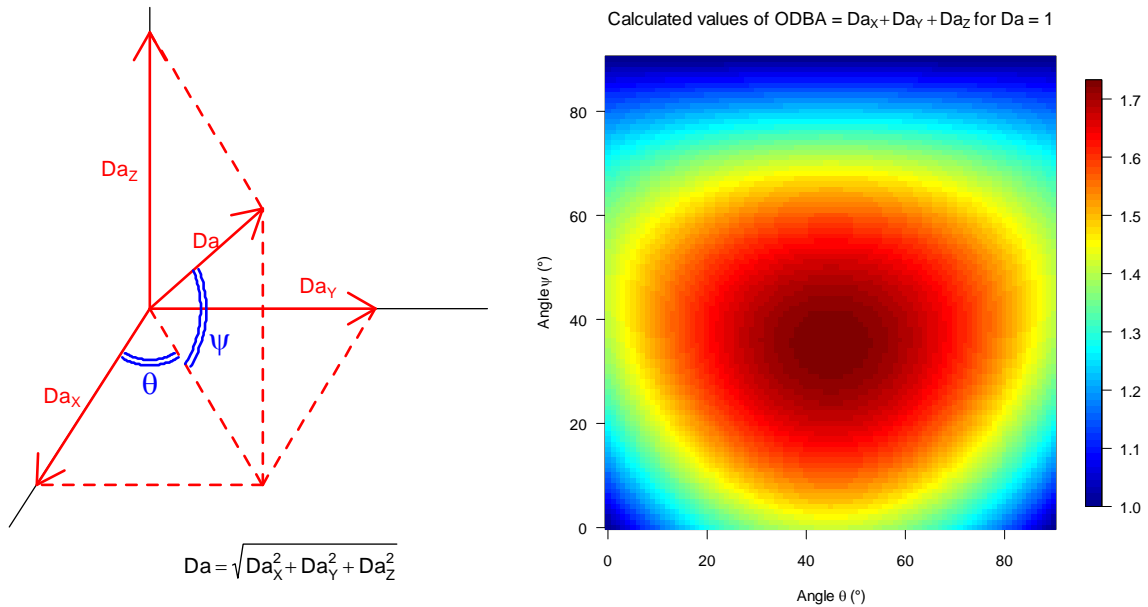


Figure V.3. Effet de l'orientation du vecteur de l'accélération dynamique Da , définie par les angles θ et φ , sur la somme algébrique $ODBA = Da_x + Da_y + Da_z$, dans un espace à trois dimensions où trois accéléromètres mesurent les composantes Da_x , Da_y et Da_z de l'accélération dynamique. De son côté, la norme $NDBA$ du vecteur Da reste inchangée.

Au cours des mouvements liés à la locomotion, l'orientation du vecteur accélération par rapport au repère formé par l'animal et les accéléromètres varie, et le rapport entre la norme $NDBA$ de l'accélération dynamique Da et l' $ODBA$ calculée n'est donc pas constant dans le temps. La somme algébrique $PDBA_{XY}$ et la norme $NDBA_{XY}$ des deux composantes de l'accélération dynamique enregistrées chez un manchot royal au début d'une plongée, en phase de descente peuvent être calculées (Akiko Kato, communication personnelle). Leurs variations, ainsi que celle du rapport de l'une sur l'autre peuvent être observées (**Figure V.4**). Au cours du temps, le rapport $PDBA_{XY} / NDBA_{XY}$ varie sur toute la gamme théorique possible, entre 1 et 1,41.

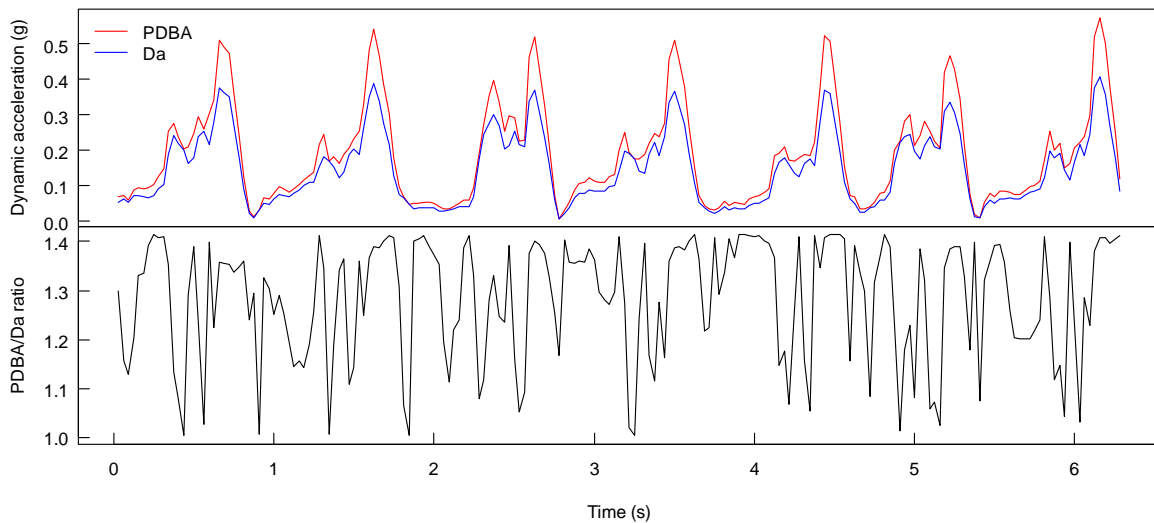


Figure V.4. Variations de la somme algébrique $PDBA$ (en rouge) et de la norme vectorielle $NDBA_{XY}$ (en bleu) des composantes de l'accélération dynamique Da suivant l'axe antéro-postérieur et l'axe dorso-ventral, enregistrées pendant une partie de la phase de descente de plongée d'un manchot royal. La courbe du bas présente la variation du rapport $PDBA_{XY} / NDBA_{XY}$ pendant cette période.

Enfin, il faut également souligner l'influence importante que revêt l'orientation des accéléromètres dans la variabilité de la mesure de la $PDBA/ODBA$. En effet, nous avons vu que pour un vecteur Da donné, la somme algébrique des composantes dépend de l'orientation de Da dans le repère formé par l'animal et les accéléromètres. Ainsi, les valeurs de $PDBA/ODBA$ calculées pour deux individus soumis à la même accélération dynamique ne seront identiques que si chez ces deux individus, les accéléromètres ont été exactement orientés de la même façon. Une différence d'orientation des accéléromètres aura un impact

sur les différentes composantes de l'accélération dynamique et sur leur somme algébrique (**Figure V.5**) alors que la norme vectorielle NDBA ne dépend pas de cette orientation.

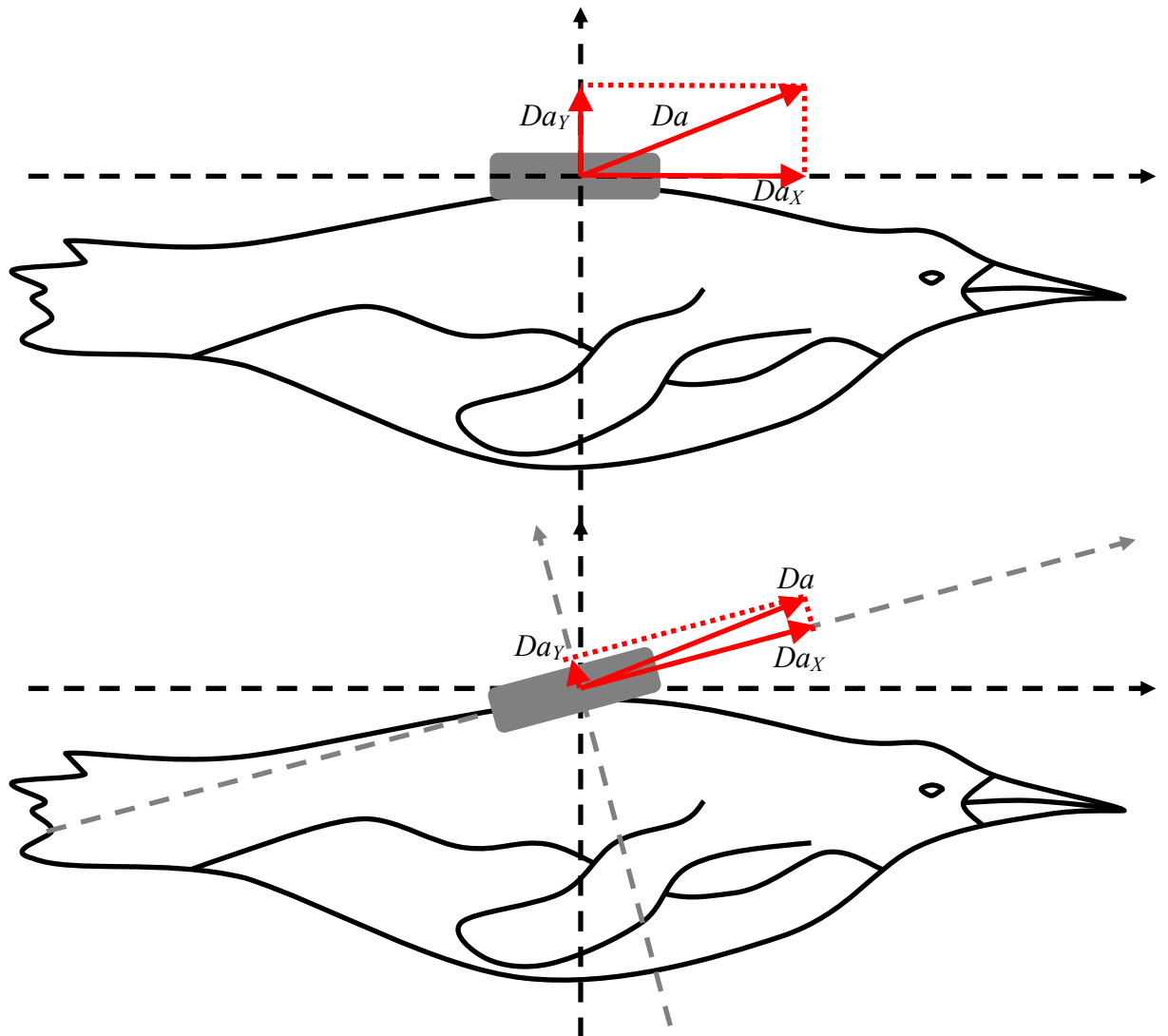


Figure V.5. Influence de l'orientation des accéléromètres sur la mesure des composantes Da_x et Da_y suivant deux axes de l'accélération dynamique Da . Dans les deux cas présentés, la norme $NDBA_{XY}$ de l'accélération dynamique Da est la même mais les composantes Da_x et Da_y ainsi que leur somme $PDBA_{XY}$ sont différentes. Notons que la composante Da_z de l'accélération dynamique est considérée comme nulle, et que l'accélération dynamique Da est donc confondue avec sa projection Da_{XY} .

Dans certaines études utilisant l'accélération dynamique, c'est la somme vectorielle des différentes composantes qui a été calculée (O'Toole *et al.*, 2010 ; Murchie *et al.*, 2011). Lorsque cette somme a été comparée au taux de consommation d'oxygène, de bonnes relations ont été trouvées chez la seiche géante *Sepia apama* avec deux composantes (Payne

et al., 2011) ou chez l'homme avec trois composantes (McGregor *et al.*, 2009). Ces auteurs n'ont cependant pas calculé la somme algébrique associée (PDBA ou ODBA), si bien qu'on ne sait pas si l'une ou l'autre méthode de calcul produit une meilleure relation. La méthode de la somme vectorielle est correcte pour calculer justement la grandeur physique qu'est l'accélération, et elle permet de plus de se débarrasser d'une source de variabilité qui tient aux différences d'orientation des accéléromètres. Il serait donc certainement intéressant que les auteurs d'études ayant mesuré simultanément le taux d'utilisation de l'oxygène et l'accélération dynamique établissent de nouvelles relations basées à présent sur la somme vectorielle de cette dernière variable. Peut-être permettront-elles d'estimer la dépense énergétique avec de meilleures précision et reproductibilité que celles basées sur la PDBA/ODBA.

D'autre part, il semble également indispensable de s'interroger sur les méthodes employées jusqu'à présent pour extraire les deux composantes de l'accélération (Sato *et al.*, 2003 ; Wilson *et al.*, 2006 ; Fourati *et al.*, 2011). Les calibrations effectuées en captivité se sont généralement intéressées à des individus au repos ou marchant à vitesse constante sur un tapis roulant (Halsey *et al.*, 2009a). Dans de telles conditions de déplacement rectiligne et de démarche stéréotypée où l'animal n'a pas le choix de sa vitesse et de son allure, les deux méthodes utilisées pour séparer les deux composantes de l'accélération sont vraisemblablement assez adaptées. Dans ces conditions, il est de plus possible que les différences entre somme algébrique et somme vectorielle de l'accélération soient insignifiantes. En revanche, en milieu naturel, et particulièrement dans des épisodes d'activité élevée où la vitesse et la direction peuvent changer brutalement, la séparation des deux composantes de l'accélération par des méthodes peu appropriées est une source d'erreur importante (Fourati *et al.*, 2011). L'utilisation de stations inertielles contenant, en plus de l'accéléromètre tri-axial, un magnétomètre tri-axial et un gyromètre tri-axial est une manière efficace pour améliorer à la fois la précision du calcul des angles de l'attitude et celle de l'accélération propre. En conditions contrôlées, elle demeure le seul moyen disponible pour étudier précisément l'effet des variations instantanées de vitesses et d'allures sur la relation entre NDBA et le taux de consommation d'oxygène.

Enfin, notons encore que la mesure de l'accélération dynamique néglige la prise en compte des dépenses associées au maintien de la posture de l'animal. En particulier, pour les animaux terrestres, il semble nécessaire de conserver l'information fournie par la composante

statique de l'accélération afin de pouvoir différencier les postures et les différents coûts qui y sont associés (Bennett, 1972 ; Vercoe, 1973).

L'accélération comme indice de la dépense énergétique en plongée ?

Des calibrations effectuées en mesurant simultanément l'accélération dynamique et le taux de consommation d'oxygène chez le requin-marteau halicorne *Sphyrna lewini* (Gleiss *et al.*, 2010) et chez la seiche géante *Sepia apama* (Payne *et al.*, 2011) semblent valider l'utilisation de l'accélération dynamique pour estimer le métabolisme d'animaux marins. À ce jour et à ma connaissance, seulement deux études publiées se sont intéressées au lien entre accélération dynamique et taux de consommation d'oxygène en plongée chez des espèces aquatiques à respiration aérienne : celle de Fahlman *et al.* (2008) chez le lion de mer de Steller *Eumetopias jubatus* et celle de Halsey *et al.* (2011) chez le cormoran à aigrettes *Phalacrocorax auritus*. Chez ces espèces, l'échelle de temps étudiée est cruciale pour l'établissement de la relation : il s'agit ici d'un cycle de plongée, c'est à dire une plongée et l'épisode de surface qui la suit. L'hypothèse sous-jacente est que l'oxygène consommé pendant une plongée est remplacé pendant l'épisode de surface suivant. Chez le lion de mer de Steller, Fahlman *et al.* (2008) ont mis en évidence une corrélation moyenne mais significative entre ODBA et taux de consommation d'oxygène. En revanche, Halsey *et al.* (2011) ont montré que cette relation n'était pas significative chez le cormoran à aigrettes ; de plus ces auteurs remettent en question la validité statistique du résultat précédemment obtenu chez le lion de mer de Steller.

Deux raisons principales sont évoquées pour expliquer cette absence de relation : d'une part la mesure du taux de consommation d'oxygène à l'échelle du cycle de plongée représente-t-elle correctement le métabolisme, et d'autre part l'ODBA à l'échelle du cycle de plongée est-t-elle reliée au métabolisme ? Nous nous intéresserons ici à la seconde question. Plusieurs facteurs peuvent en effet limiter la relation entre ODBA et le taux de consommation d'oxygène (Halsey *et al.*, 2011). Il a ainsi été évoqué que la résistance de l'eau pourrait induire un amortissement des mouvements de l'animal sous l'eau et induire une surestimation de l'activité en surface. De plus, les mouvements enregistrés en surface peuvent ne pas correspondre à une activité de l'animal, mais à la simple agitation de l'eau liée aux vagues. Pour prendre en compte cette possibilité, il serait souhaitable de diviser l'ODBA du cycle de plongée en deux parties, correspondant à l'ODBA pendant l'immersion et à l'ODBA en surface, afin de pouvoir leur donner un poids différent dans une régression multiple :

$$\dot{V}O_2 = k_1 \times ODBA_{immersion} + k_2 \times ODBA_{surface} + const.$$

Cependant, une question plus générale est de savoir si la mesure de l'activité locomotrice est un bon indice de la dépense énergétique totale chez un animal en plongée. La dépense énergétique totale peut être divisée en quatre composantes principales : le métabolisme basal, le coût de la thermorégulation, les dépenses liées à la digestion et à l'assimilation, et enfin les dépenses liées au maintien de la posture et à la locomotion. Seule cette toute dernière composante peut être prise en compte par la mesure de l'accélération dynamique. Or, les mammifères et les oiseaux plongeurs sont des animaux endothermes, et leur métabolisme au repos dans l'eau froide est multiplié par un facteur souvent supérieur à deux (Fahlman *et al.*, 2004). Il est évident que si le coût de la thermogénèse est important, la part de la locomotion dans la dépense énergétique totale s'affaiblit. On peut alors supposer que la relation entre locomotion et métabolisme est altérée de manière significative par le contexte de thermorégulation. En effet, la chaleur produite par l'activité musculaire contribue à diminuer la thermogénèse de régulation chez les endothermes confrontés au froid (Zerba & Walsberg, 1992). Les coûts énergétiques des différentes activités ne s'additionnent pas, mais ils sont transférés, parfois intégralement et toujours de manière complexe. Dans l'eau, les pertes de chaleur d'un animal augmentent avec sa vitesse, mais la contraction musculaire nécessaire à la nage produit de la chaleur en contrepartie. Ainsi, l'élévation de l'activité locomotrice au cours des phases d'activité va finalement réduire la quantité d'énergie à investir dans la thermorégulation (Hind & Gurney, 1997). Il existe donc une gamme d'activité locomotrice pour laquelle le métabolisme est constant, l'élévation du coût de la locomotion étant entièrement compensé par la diminution du coût de la thermorégulation. De plus, l'accélération dynamique mesure un mouvement, un travail mécanique dont la valeur énergétique ne représente que 25% environ de l'énergie dépensée lors de la contraction musculaire (Schmidt-Nielsen, 1972). Observer les variations de l'accélération dynamique chez un endotherme en plongée revient donc à n'observer qu'une petite partie des sources de variations du métabolisme. En revanche, on peut supposer que la relation entre l'accélération dynamique et le taux de consommation d'oxygène sera meilleure chez des ectothermes à vie entièrement marine (Gleiss *et al.*, 2010 ; Payne *et al.*, 2011), chez lesquels la respiration non pulmonée supprime le problème potentiel de l'échelle de temps à laquelle cette relation doit être recherchée. À température constante, le travail mécanique représente en effet la partie principale de la dépense énergétique chez ces espèces. L'établissement de la relation entre accélération dynamique et taux de consommation d'oxygène chez des ectothermes plongeurs

à respiration aérienne comme les tortues marines s'avérera probablement riche d'enseignements, pour séparer l'effet de l'ectothermie (où le travail musculaire représente la majorité de la dépense énergétique) de celui d'une vie complètement aquatique (supprimant la problématique de l'échelle d'équilibrage de la dette en oxygène).

Utilisation de la fréquence cardiaque pour estimer le métabolisme en plongée

Nous avons vu que la mesure de la fréquence cardiaque permet théoriquement d'estimer le taux de consommation d'oxygène à des échelles de temps courtes, donc à l'échelle d'une plongée (Butler *et al.*, 2004). Cependant, comme pour la méthode de l'accélération, la question se pose de savoir si la mesure de la fréquence cardiaque à l'échelle du cycle de plongée est un bon indice de la dépense énergétique.

Chez les oiseaux et les mammifères plongeurs, la plongée s'accompagne généralement d'une diminution de la fréquence cardiaque (Kooyman, 1989), variable en amplitude et en vitesse selon les espèces. Ces modifications importantes sont liées à une réorganisation de la circulation sanguine en submersion résultant en une diminution du flux sanguin vers la plupart des tissus à l'exception du cerveau et du myocarde (Kooyman, 1989), ce qui constitue un mécanisme d'économie d'énergie. Pour calculer le taux de consommation d'oxygène, c'est la fréquence cardiaque moyenne sur la durée du cycle de plongée qui est considérée. Son utilisation pour estimer le métabolisme nécessite d'avoir préalablement établi la relation entre fréquence cardiaque et taux de consommation d'oxygène chez l'espèce étudiée. Or, établir cette relation dans des conditions qui s'approchent de celles du milieu naturel est difficile. Ainsi, il est possible de réaliser ces calibrations avec des animaux au repos ou en activité dans l'air (Bevan *et al.*, 1995 ; Green *et al.*, 2001), ou encore au repos dans l'eau (Fahlman *et al.*, 2004), mais ces situations ne reproduisent pas l'effet de l'activité et de la plongée. Un meilleur dispositif est celui du canal de nage dans lequel les animaux sont libres de nager et d'effectuer de petites plongées en apnée contrôlée (Culik *et al.*, 1996 ; Fahlman *et al.*, 2005). Des calibrations ont été effectuées en utilisant ces dispositifs chez des mammifères aquatiques (Butler *et al.*, 1992 ; Webb *et al.*, 1998 ; Boyd *et al.*, 1999) et des oiseaux plongeurs (Bevan *et al.*, 1995). Cette dernière étude a montré que la relation entre fréquence cardiaque et taux de consommation d'oxygène chez des manchots papous *Pygoscelis papua* était identique quand les animaux marchaient sur un tapis roulant dans l'air ou nageaient dans un canal de nage. Ce dispositif ne reproduit cependant pas les conditions rencontrées en milieu naturel, en

particulier l'effet de la pression liée à la profondeur. On peut donc s'interroger sur l'utilisation des calibrations établies dans des conditions particulières pour estimer le métabolisme d'animaux dans leur milieu naturel (Hawkins *et al.*, 2000 ; Froget *et al.*, 2004). Idéalement, la relation entre fréquence cardiaque et taux de consommation d'oxygène devrait être établie dans des conditions de semi-liberté autorisant les animaux à réaliser des plongées en eau profonde. Cependant, un tel protocole demande l'utilisation d'un dispositif particulier et d'une espèce adaptée (Fahlman *et al.*, 2008).

L'équation de Fick reliant taux de consommation d'oxygène et fréquence cardiaque fait intervenir d'autres variables : le volume d'éjection systolique, et la différence de concentration en oxygène entre le sang artériel et le sang veineux. La variation du volume systolique au cours de la plongée est sujette à discussion, et des résultats contradictoires ont été obtenus suivant les espèces et les études (Kooyman, 1989). Cependant, il apparaît que la précision de l'estimation du taux de consommation d'oxygène pourrait être limitée par des variations non-systématiques du volume d'éjection (Bevan & Butler, 1992 ; Thornton *et al.*, 2005). Enfin, la concentration en oxygène dans le sang artériel et le sang veineux varie au cours d'une plongée (Ponganis *et al.*, 2007 ; Ponganis *et al.*, 2009), et la différence entre les deux est probablement également variable, ajoutant ainsi une autre source d'erreur à la relation entre taux de consommation d'oxygène et fréquence cardiaque.

Ces différentes limitations de la méthode de la fréquence cardiaque doivent être gardées à l'esprit. Néanmoins, elle demeure à ce jour la technique la plus appropriée pour estimer le coût des activités de plongée à une fine échelle de temps.

Intérêts de la mesure de l'électrocardiogramme

En plus du calcul *a posteriori* de la fréquence cardiaque, l'enregistrement de l'ECG est susceptible de nous fournir d'autres informations intéressantes. Ainsi, des analyses préliminaires de l'enregistrement ECG d'un manchot royal en plongée nous a permis de montrer qu'un signal électrique parasite probablement lié à l'activité musculaire était susceptible d'être comptabilisé à tort comme un battement cardiaque. Les valeurs de fréquence cardiaque obtenues pour cet individu sont significativement inférieures de 15% aux valeurs moyennes enregistrées sur plusieurs manchots équipés de cardiofréquencemètres calculant la fréquence cardiaque en temps réel à partir de l'ECG. La différence est plus élevée pendant la phase de plongée (25%), alors qu'elle est nulle pendant la phase de surface. Ces constatations pourraient laisser penser que les valeurs de fréquence cardiaque mesurées jusqu'à

présent chez le manchot royal avec des cardiofréquencemètres pendant des phases actives de nage ont été surestimées. Cependant, le fait que ces résultats proviennent pour l'instant d'un unique individu, peut-être particulièrement capable de profondes bradychardies en plongée, nous interdit d'en tirer la moindre généralisation. Un autre résultat observé est que l'amplitude des complexes QRS de l'ECG diminue lorsque la profondeur augmente. L'amplitude des parasites liés à la contraction musculaire semble en revanche n'être pas modifiée. La prise en compte de ces signaux indésirables par les cardiofréquencemètres pourrait donc être dépendante de la profondeur.

Par ailleurs, l'analyse du signal ECG de cet individu a permis de mettre en évidence un phénomène d'arythmie cardiaque en phase de remontée (**Figure V.6**). La durée de l'intervalle entre les complexes QRS devient en effet très variable. Cette arythmie pourrait être liée à la reprise d'un comportement ventilatoire avant l'arrivée en surface (Giardino *et al.*, 2003 ; Halsey *et al.*, 2008b). Là encore, cette observation sur un individu unique ne nous permet pas de généraliser pour le moment : peut-être s'agit-il simplement d'un individu souffrant d'un trouble du rythme cardiaque comme une extrasystolie.

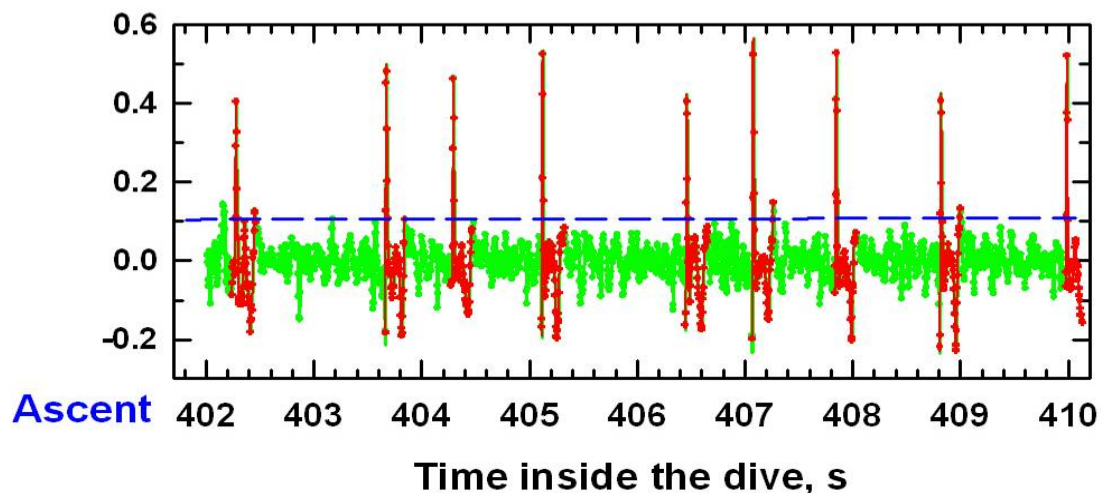


Figure V.6. Extrait de l'électrocardiogramme enregistré au cours de la phase de remontée d'une plongée d'un manchot royal. Le signal enregistré apparaît en vert, et les complexes QRS sont identifiés en rouge.

Enfin, l'analyse de l'ECG nous permet d'observer que la variabilité de l'intervalle entre deux complexes QRS est faible en dehors des situations d'arythmie ventilatoire ou de pathologie du rythme. Nous avons pu calculer la variabilité de la fréquence cardiaque sur des enregistrements obtenus avec des cardiofréquencemètres. Deux situations semblent se dessiner : des cas où cette variabilité est faible, et d'autres où des changements brutaux

peuvent apparaître. Nous considérons que selon les cas, en particulier selon le positionnement des électrodes, un cardiofréquencemètre pourra enregistrer ou non des signaux parasites liés à la nage. Dans le premier cas, le signal obtenu sera composé de deux signaux périodiques distincts (la fréquence cardiaque et les battements d'ailerons). Il ne présentera lui même pas de périodicité clairement définie et la variabilité de l'intervalle entre deux détections sera importante. Dans le second cas, le signal obtenu sera périodique et la variabilité de l'intervalle entre deux détections sera faible. Il nous semble donc que ce critère puisse servir à valider ou non les données obtenues précédemment en utilisant des cardiofréquencemètres sur des manchots en plongée (Halsey *et al.*, 2007b), et à éliminer les enregistrements dont la variabilité laisse supposer qu'ils ont comptabilisé l'activité locomotrice en plus de l'activité cardiaque.

Finalement, l'analyse de l'ECG est susceptible de valider les données de fréquence cardiaque fournies par des cardiofréquencemètres et d'affiner l'échelle de résolution temporelle des variations observées, ainsi que de donner des informations physiologiques supplémentaires. À ce titre, l'enregistrement de l'ECG des animaux plongeurs mérite d'être poursuivi.

A quelle échelle de temps mesurer la dépense énergétique en plongée ?

Récupération ou anticipation : définition du cycle de plongée

La mesure du taux de consommation d'oxygène pendant un épisode de surface est généralement utilisée pour estimer l'oxygène consommé pendant un cycle de plongée, c'est à dire la durée cumulée de l'épisode de surface et de la plongée précédente. Cette méthode suppose que la gestion des réserves d'oxygène est une récupération : la quantité d'oxygène utilisée au cours d'une plongée va être remplacée après celle-ci, lors de l'épisode de surface suivant. Or, plusieurs études ont montré que l'hypothèse d'une anticipation pouvait également être considérée (Lea *et al.*, 1996 ; Wilson 2003) : dans un tel cas, la quantité d'oxygène utilisée au cours d'une plongée a été préalablement inspirée avant celle-ci, lors de l'épisode de surface précédent. Une autre hypothèse implicite est qu'après chaque plongée, les réserves d'oxygène sont rétablies à un niveau identique, ce qui n'est pas nécessairement le cas (Parkes *et al.*, 2002).

Chez le manchot royal, une difficulté supplémentaire tient à l'existence de deux types de plongées : des plongées courtes de profondeur inférieure à 50 mètres, et des plongées longues de profondeur supérieure à 50 mètres (Charrassin *et al.*, 1998 ; Charrassin *et al.*, 2001). Au cours d'une session de plongées profondes, des plongées superficielles peuvent être réalisées entre deux plongées profondes (Pütz *et al.*, 1998). Dans un tel cas, le temps de surface suivant la première plongée profonde est généralement faible et ne semble pas être suffisant pour permettre à l'oiseau de récupérer. Les résultats d'analyses préliminaires laissent à penser que le véritable temps de récupération d'une plongée profonde devrait inclure le temps total passé en surface entre deux plongées profondes. La fonction des plongées peu profondes dans une séquence de plongées profondes demeure inconnue. Parmi les hypothèses envisagées, il pourrait s'agir de plongées destinées à assurer un déplacement horizontal vers un autre site de plongée, ou de plongées alimentaires sur des proies à faible profondeur. Cette dernière hypothèse semble pouvoir être écartée après l'analyse réalisée sur les mesures de température œsophagienne de six manchots royaux au cours de ces plongées peu profondes. Deux autres hypothèses seraient que ces plongées peu profondes auraient un rôle protecteur contre les accidents de décompression (Fahlman *et al.*, 2007), ou une fonction de récupération d'une éventuelle dette lactique (Kooyman, 1989).

L'analyse des données de fréquence cardiaque chez six manchots royaux en plongée en fonction du type de plongée, ainsi que des caractéristiques des plongées immédiatement précédente et suivante permet de préciser certains mécanismes (**Figure V.7**). En effet, il apparaît au premier abord que la fréquence cardiaque d'un cycle est plus élevée quand on considère une plongée superficielle par rapport à une plongée profonde. Parmi les plongées superficielles, on observe une gamme de la fréquence la plus élevée à la plus basse selon que la plongée est encadrée par deux plongées profondes, suivie ou précédée par une plongée profonde, ou encadrées par deux autres plongées superficielles. Cela signifie que la fréquence cardiaque du cycle d'une plongée superficielle située juste avant ou juste après une plongée profonde est plus élevée qu'en absence de plongée profonde : cette augmentation peut donc être attribuée à un double mécanisme d'anticipation et de récupération de la plongée profonde. L'élévation de la fréquence cardiaque, ainsi que l'augmentation de la ventilation (Wilson *et al.*, 2003) permettent en effet d'accélérer la reconstitution des réserves d'oxygène et l'élimination du dioxyde de carbone, juste après ou juste avant une plongée.

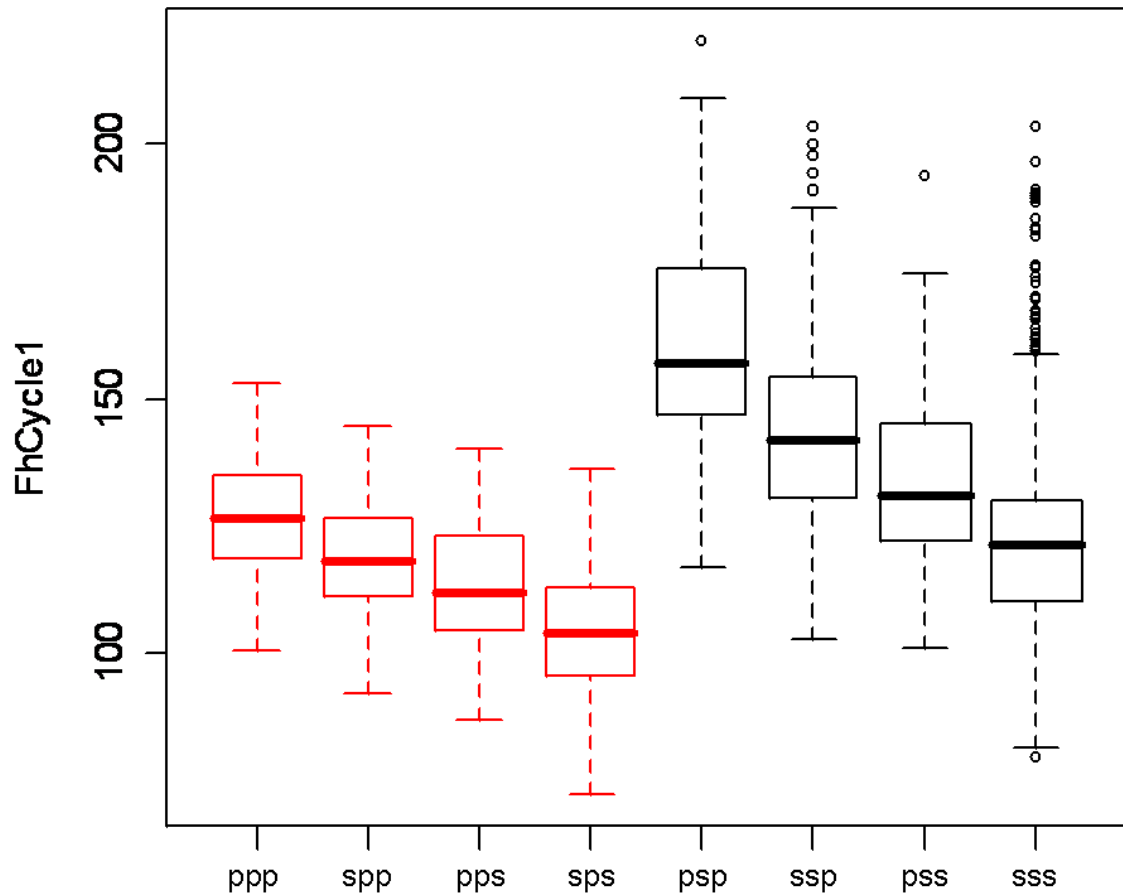


Figure V.7. Distribution des valeurs de fréquence cardiaque moyenne sur un cycle de plongée chez un manchot royal, en fonction des types de la plongée considérée, de la plongée précédente et de la plongée suivante. En rouge : plongées profondes. En noir : plongées superficielles. La première lettre de la séquence indique le type de la plongée précédente, la deuxième celui de la plongée considérée, et la troisième celui de la plongée suivante (p : plongée profonde ; s : plongée superficielle).

Récupération à l'échelle d'une séquence de plongée

La difficulté à établir l'échelle temporelle à laquelle un prédateur aquatique récupère d'une plongée en apnée est encore compliquée par la mise en place de mécanismes de régulation à long terme. Par exemple, chez le manchot royal, une hypothermie importante se met progressivement en place au cours d'une séquence de plongée, constituant vraisemblablement un moyen d'économiser l'énergie qui devrait être investie dans la thermorégulation (Handrich *et al.*, 1997 ; Schmidt *et al.*, 2006). L'élévation progressive de la pression partielle en azote au cours de plongées répétées (Fahlman *et al.*, 2007), ou l'élimination du lactate après des épisodes de métabolisme anaérobie (Kooyman & Ponganis,

1998) sont d'autres raisons possibles pour considérer la notion de récupération à une échelle de temps supérieure. Enfin, une fois les proies capturées, les coûts énergétiques de la digestion et de l'assimilation, ainsi que celui de la perfusion des tissus sous-cutanés pour constituer les réserves adipeuses, bien que reportés dans le temps, doivent néanmoins être pris en compte (Schmidt *et al.*, 2006 ; Sparling *et al.*, 2007).

La **figure V.8** illustre ainsi un exemple de régulation semblant intervenir à l'échelle de la journée : des séquences de plongée alimentaires profondes, au cours desquelles la fréquence cardiaque moyenne des cycles de plongée augmente, sont suivies de séquences de plongée superficielles, au cours desquelles cette fréquence diminue. Chez beaucoup d'espèces, un cycle de 24 heures dans la pratique des différentes activités peut être observé. Ainsi, l'activité de chasse peut être exclusivement nocturne, diurne ou crépusculaire, en alternance avec des périodes de repos. En conséquence, on peut supposer qu'à une telle échelle de temps, les animaux sont effectivement en équilibre. L'établissement d'un bilan énergétique sur une durée de 24 heures est réalisable à condition de pouvoir quantifier la prise alimentaire et la dépense énergétique sur cet intervalle de temps. Pour estimer la dépense énergétique, se placer à une échelle de temps où l'animal est en situation d'équilibre aux niveaux cardio-respiratoire, vasculaire, thermorégulateur et nutritionnel nous rapproche des situations de captivité où ont été établies les relations de calibration de la méthode de la fréquence cardiaque. À l'échelle de 24 heures, le temps total passé en apnée, la distance verticale cumulée, les fréquences cardiaques moyennes en apnée ou en surface deviennent des variables qui permettent d'expliquer des différences fiables de métabolisme.

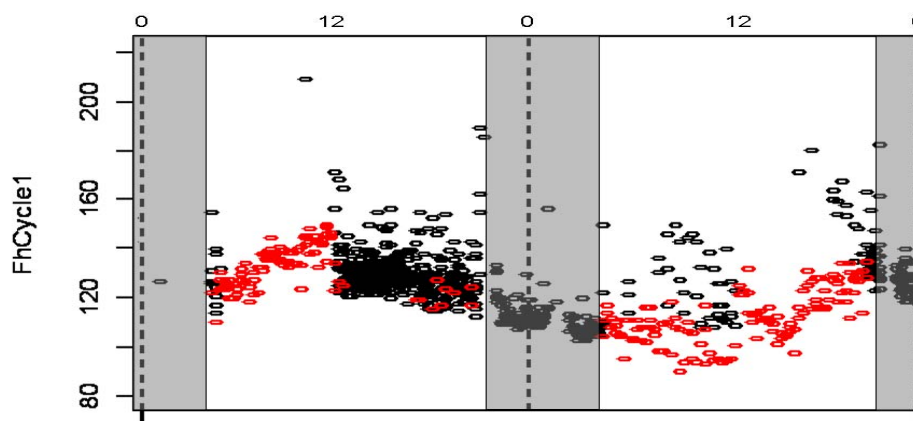


Figure V.8. Variation progressive de la fréquence cardiaque (mesurée à l'échelle d'un cycle de plongée) pendant 48 heures chez un manchot royal. En rouge figurent les cycles des plongées profondes, et en noir les cycles des plongées superficielles.

À une échelle temporelle inférieure (séquence de plongées), la comparaison des mesures du taux de consommation d'oxygène issues de la mesure de l'accélération dynamique et de la fréquence cardiaque pourrait fournir des informations intéressantes. En particulier, l'observation des périodes pendant lesquelles les deux indices sont corrélés indiquera probablement les séquences où l'activité locomotrice représente la part principale de la dépense énergétique. Inversement, les périodes où les deux indices ne sont pas corrélés correspondront probablement à des séquences où l'énergie investie dans la thermorégulation est prépondérante, et à des phases où les transferts énergétiques entre les grandes fonctions sont importants. Des mesures simultanées de la posture et des déplacements, ainsi qu'éventuellement de certains paramètres physiologiques pourront permettre de préciser l'établissement de budget-temps et du bilan énergétique associé.

V.5. Optimisation du comportement de plongée

Les théories de l'approvisionnement optimal prévoient que les prédateurs modifient leur comportement de recherche alimentaire selon le niveau d'abondance de la ressource dans leur environnement immédiat. Le comportement de respiration optimale permet aux prédateurs plongeurs à respiration aérienne de maximiser le temps passé à la profondeur de chasse, et donc de maximiser la prise alimentaire. Nos études ont mis en évidence des résultats conformes aux prédictions théoriques : lorsque la ressource, ou du moins un indice indirect du taux de rencontre avec des proies, est plus abondante, les manchots ajustent différents paramètres de leur comportement de manière à passer moins de temps en surface et moins de temps en transit entre cette dernière et la profondeur de chasse.

Nous avons également observé aussi bien à la descente qu'à la remontée que la vitesse verticale et l'angle de plongée n'atteignent pas leur maximum de manière immédiate. Ce qui peut apparaître à première vue comme une perte de temps peut tout à fait correspondre à l'optimisation de paramètres que nous n'avons pas été capables de mesurer. Ainsi, retarder l'arrivée à la vitesse maximale en descente pourrait être un moyen de minimiser le coût du transport dans cette zone où la lutte contre la flottabilité est importante. Par ailleurs, un travail musculaire trop important pourrait se traduire par une production de chaleur non compatible avec le maintien de l'hypothermie, mécanisme probable d'économie d'énergie (Handrich *et al.*, 1997).

L'ajustement constaté se produit donc dans la dimension verticale d'animaux qui se déplacent dans un environnement en trois dimensions. Il serait bien entendu intéressant de s'intéresser aux ajustements qui peuvent exister sur le plan horizontal. En effet, on peut prédire que s'ils rencontrent un succès de chasse élevé, les manchots auront intérêt à replonger au même endroit, alors que si le succès est faible, ils auront intérêt à augmenter leur déplacement horizontal en quête d'un site d'alimentation plus profitable. Un tel suivi est possible grâce à l'utilisation de GPS à acquisition rapide qui permet d'acquérir une localisation précise à chaque épisode de surface. De telles études, en plus de s'intéresser à l'optimisation du déplacement dans la composante horizontale permettrait de vérifier l'association entre le comportement de prise alimentaire et les caractéristiques des trajets associés, notamment en termes de vitesse et de sinuosité.

Cependant, enregistrer les déplacements horizontaux en surface et les déplacements verticaux ne suffit pas à reconstituer les trajets tridimensionnels des animaux sous la surface de l'eau (Davis *et al.*, 2001 ; Mitani *et al.*, 2003 ; Mitani *et al.*, 2004). La reconstitution complète des trajets nécessite de pouvoir mesurer la vitesse et de disposer d'accéléromètres et de magnétomètres tri-axiaux (Wilson *et al.*, 2008 ; Shiomi *et al.*, 2010) ainsi que d'un gyromètre tri-axial pour améliorer la précision (Fourati *et al.*, 2011). De telles études nous permettraient de mieux comprendre les stratégies utilisées par les manchots entre deux plongées successives pour retrouver un banc de proies.

N'ayant pas eu la possibilité de quantifier précisément la prise alimentaire d'une part, et la dépense énergétique associée d'autre part, il nous faut manier le terme « optimisation » avec précaution. L'optimisation du comportement de recherche alimentaire consiste à maximiser la différence (ou le rapport) entre le gain énergétique et le coût associé. Les manchots qui effectuent un nombre important de *wiggles* rencontrent vraisemblablement un nombre de proies plus important et ont un succès de chasse plus élevé (Bost *et al.*, 2007 ; Hanuise *et al.*, 2010). Mais les ajustements comportementaux observés ont également un coût. Ainsi, la réduction du temps passé en surface pourrait être associée à la création d'une dette en oxygène dont le coût ne serait payé qu'ultérieurement et passerait inaperçu. Cependant, elle pourrait être compensée par une optimisation du comportement respiratoire (Parkes *et al.*, 2002) se traduisant par une augmentation de la fréquence et/ou de l'amplitude de la respiration, deux variables qui peuvent être étudiées grâce aux capteurs d'ouverture de bec (Wilson *et al.*, 2003). Par ailleurs, la réduction du temps passé dans les transits verticaux correspond également à d'autres coûts. En descente, si le volume d'air inspiré est constant,

l'augmentation de la vitesse nécessite d'augmenter l'effort locomoteur de lutte contre la flottabilité des manchots (Sato *et al.*, 2002). En remontée, le choix d'un angle plus élevé n'est pas coûteux d'un point de vue énergétique car cette phase de la plongée est passive. En revanche, la contrepartie pourrait être un risque accru d'accident de décompression (Sato *et al.*, 2004). Les manchots fournissent donc un travail plus important pour obtenir un gain supérieur. Cet ajustement ne constitue une réelle optimisation que si le gain augmente proportionnellement au moins autant que le coût supplémentaire. Notons qu'en l'absence d'autres indices de la dépense énergétique, le nombre de battements des ailerons au cours de la plongée pourrait être utilisé comme une estimation de la dépense associée à la locomotion. Néanmoins, la mesure simultanée de l'accélération dynamique et de la fréquence cardiaque lors de prochaines études visant à tester des hypothèses d'optimisation du comportement de plongée fournira des estimations plus précises de la dépense énergétique. Enregistrer dans le même temps des températures internes permettrait d'évaluer le coût de thermorégulation associé (Schmidt *et al.*, 2006), et l'utilisation de capteurs d'ouverture de bec d'étudier à la fois l'optimisation du comportement respiratoire et la prise alimentaire (Wilson *et al.*, 2002). Sans chercher à transformer les animaux d'étude en robots suréquipés, les progrès constants en miniaturisation et fiabilité permettront certainement bientôt d'explorer avec une plus grande précision les stratégies de plongée.

Par ailleurs, pour reprendre un peu de distance et revenir à l'origine des théories d'optimalité, il serait hautement intéressant de vérifier s'il existe un lien entre le comportement d'alimentation et la valeur sélective des individus. Une telle étude ferait appel au suivi longitudinal d'individus identifiés, tant au niveau du comportement de recherche alimentaire que du succès reproducteur. Enfin, l'étude de l'ontogénie du comportement de plongée chez les juvéniles de manchot partant en mer permettrait d'observer la mise en place des stratégies de chasse chez des oiseaux qui passent rapidement du milieu terrestre au milieu marin.

Bibliographie

Amano, T., Ushiyama, K., Fujita, G. & Higuchi, H. 2006. Foraging patch selection and departure by non-omniscient foragers: a field example in white-fronted geese. *Ethology*, 112, 544-553.

Ancel, A., Horning, M. & Kooyman, G. L. 1997. Prey ingestion revealed by oesophagus and stomach temperature recordings in cormorants. *Journal of Experimental Biology*, 200, 149-154.

Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I. & Boness, D. J. 2006. Stomach temperature telemetry reveals temporal patterns of foraging success in a free-ranging marine mammal. *Journal of Animal Ecology*, 75, 408-420.

Baird, P. H. 1991. Optimal foraging and intraspecific competition in the tufted puffin. *Condor*, 93, 503-515.

Bannasch, R., Wilson, R. P. & Culik, B. 1994. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *Journal of Experimental Biology*, 194, 83-96.

Barraquand, F. & Benhamou, S. 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89, 3336-3348.

Barraquand, F., Inchausti, P. & Bretagnolle, V. 2009. Cognitive abilities of a central place forager interact with prey spatial aggregation in their effect on intake rate. *Animal Behaviour*, 78, 505-514.

Barron, D. G., Brawn, J. D. & Weatherhead, P. J. 2010. Meta analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology. 1, 180-187.

Beck, C. A., Bowen, W. D., McMillan, J. I. & Iverson, S. J. 2003. Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal. *Animal Behaviour*, 66, 777-789.

Belovsky, G. E. 1997. Optimal foraging and community structure: the allometry of herbivore food selection and competition. *Evolutionary Ecology*, 11, 641-672.

Bennett, J. W. 1972. Maximum metabolic response of sheep to cold: effects of rectal temperature, shearing, feed consumption, body posture, and body-weight. *Australian Journal of Agricultural Research*, 23, 1045-1058.

Bevan, R. M. & Butler, P. J. 1992. Cardiac-output and blood-flow distribution during swimming and voluntary diving of the tufted duck (*Aythya fuligula*). *Journal of Experimental Biology*, 168, 199-217.

Bevan, R. M., Woakes, A. J., Butler, P. J. & Croxall, J. P. 1995. Heart-rate and oxygen-consumption of exercising gentoo penguins. *Physiological Zoology*, 68, 855-877.

Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C. J. A., Burton, H. & Fedak, M. 2003. Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3405-3423.

Blanchard, P. 2005. On lactation and rumination in bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology*, 265, 107-112.

Boggs, C. L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology*, 6, 508-518.

Bost, C. A., Georges, J. Y., Guinet, C., Cherel, Y., Pütz, K., Charrassin, J. B., Handrich, Y., Zorn, T., Lage, J. & LeMaho, 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, C. A., Handrich, Y., Butler, P. J., Fahlman, A., Halsey, L. G., Woakes, A. J. & Ropert-Coudert, Y. 2007. Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 54, 248-255.

Bost, C. A., Jaeger, A., Huin, W., Koubbi, P., Halsey, L. G., Hanuise, N. & Handrich, Y. 2008. Monitoring prey availability via data loggers deployed on seabirds: advances and present limitations. In: *5th World Fisheries Congress*, pp. 121-137. Yokohama, Japan: Fisheries for Global Welfare and Environment.

Bost, C. A., Zorn, T., Le Maho, Y. & Duhamel, G. 2002. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: king penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Marine Ecology-Progress Series*, 227, 51-61.

- Bovet, P. & Benhamou, S.** 1991. Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Animal Behaviour*, 42, 57-62.
- Boyd, I. L., Bevan, R. M., Woakes, A. J. & Butler, P. J.** 1999. Heart rate and behavior of fur seals: implications for measurement of field energetics. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, 276, H844-H857.
- Boyd, I. L., McCafferty, D. J. & Walker, T. R.** 1997. Variation in foraging effort by lactating Antarctic fur seals: response to simulated increased foraging costs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40, 135-144.
- Boyd, I. L., Reid, K. & Bevan, R. M.** 1995. Swimming speed and allocation of time during the dive cycle in Antarctic fur seals. *Animal Behaviour*, 50, 769-784.
- Brooke, M. D.** 2004. The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, S246-S248.
- Butler, P. J., Green, J. A., Boyd, I. L. & Speakman, J. R.** 2004. Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional Ecology*, 18, 168-183.
- Butler, P. J., Woakes, A. J., Boyd, I. L. & Kanatous, S.** 1992. Relationship between heart-rate and oxygen-consumption during steady-state swimming in California sea lions. *Journal of Experimental Biology*, 170, 35-42.
- Caraco, T.** 1981. Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 213-217.
- Carbone, C. & Houston, A. I.** 1994. Patterns in the diving behaviour of the pochard, *Aythya ferina*: a test of an optimality model. *Animal Behaviour*, 48, 457-465.
- Carbone, C. & Houston, A. I.** 1996. The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour*, 51, 1247-1255.
- Charnov, E. L.** 1976. Optimal foraging, marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.
- Charrassin, J. B. & Bost, C. A.** 2001. Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology-Progress Series*, 221, 285-297.

Charrassin, J. B., Bost, C. A., Pütz, K., Lage, L., Dahier, T., Zorn, T. & Le Maho, Y. 1998. Foraging strategies of incubating and brooding king penguins *Aptenodytes patagonicus*. *Oecologia*, 114, 194-201.

Charrassin, J. B., Kato, A., Handrich, Y., Sato, K., Naito, Y., Ancel, A., Bost, C. A., Gauthier-Clerc, M., Ropert-Coudert, Y. & Le Maho, Y. 2001. Feeding behaviour of free-ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 151-157.

Charrassin, J. B., Le Maho, Y. & Bost, C. A. 2002. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Marine Biology*, 141, 581-589.

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., Ridoux, V. & Rodhouse, P. G. 1996. Fish and squid in the diet of king penguin chicks, *Aptenodytes patagonicus*, during winter at sub-antarctic Crozet Islands. *Marine Biology*, 126, 559-570.

Cheverton, J., Kacelnik, A. & Krebs, J. R. 1985. Optimal foraging: constraints and currencies. *Fortschritte Der Zoologie*, 31, 109-126.

Cook, T. R., Kato, A., Tanaka, H., Ropert-Coudert, Y. & Bost, C. A. 2010. Buoyancy under control: underwater locomotor performance in a deep diving seabird suggests respiratory strategies for reducing foraging effort. *PLoS One*, 5, 10.

Costa, D. P. 1991. Reproductive and foraging energetics of high-latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life-history patterns. *American Zoologist*, 31, 111-130.

Costa, D. P., Gales, N. J. & Goebel, M. E. 2001. Aerobic dive limit: how often does it occur in nature? *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology*, 129, 771-783.

Croxall, J. P. 1987. *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge.

Culik, B. M., Bannasch, R. & Wilson, R. P. 1994. External devices on penguins: how important is shape? *Marine Biology*, 118, 353-357.

Culik, B. M., Pütz, K., Wilson, R. P., Allers, D., Lage, J., Bost, C. A. & LeMaho, Y. 1996. Diving energetics in king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*, 199, 973-983.

Davis, R. W., Fuiman, L. A., Williams, T. M. & Le Boeuf, B. J. 2001. Three-dimensional movements and swimming activity of a northern elephant seal. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology*, 129, 759-770.

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.

Emlen, J. M. 1966. Role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, 100, 611-617.

Fahlman, A., Handrich, Y., Woakes, A. J., Bost, C. A., Holder, R., Duchamp, C. & Butler, P. J. 2004. Effect of fasting on the VO_2 -f(h) relationship in king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 287, R870-R877.

Fahlman, A., Schmidt, A., Handrich, Y., Woakes, A. J. & Butler, P. J. 2005. Metabolism and thermoregulation during fasting in king penguins, *Aptenodytes patagonicus*, in air and water. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 289, R670-R679.

Fahlman, A., Schmidt, A., Jones, D. R., Bostrom, B. L. & Handrich, Y. 2007. To what extent might N_2 limit dive performance in king penguins? *Journal of Experimental Biology*, 210, 3344-3355.

Fahlman, A., Wilson, R., Svard, C., Rosen, D. A. S. & Trites, A. W. 2008. Activity and diving metabolism correlate in Steller sea lion *Eumetopias jubatus*. *Aquatic Biology*, 2, 75-84.

Fauchald, P. & Tveraa, T. 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology*, 84, 282-288.

Fossette, S., Gaspar, P., Handrich, Y., Le Maho, Y. & Georges, J. Y. 2008. Dive and beak movement patterns in leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during interesting intervals in French Guiana. *Journal of Animal Ecology*, 77, 236-246.

Fourati, H., Manamanni, N., Afilal, L. & Handrich, Y. 2011. Posture and body acceleration tracking by inertial and magnetic sensing: Application in behavioral analysis of free-ranging animals. *Biomedical Signal Processing and Control*, 6, 94-104.

Froget, G., Butler, P. J., Handrich, Y. & Woakes, A. J. 2001. Heart rate as an indicator of oxygen consumption: influence of body condition in the king penguin. *Journal of Experimental Biology*, 204, 2133-2144.

Froget, G., Butler, P. J., Woakes, A. J., 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, 3917-3926.

Gales, R. & Renouf, D. 1993. Detecting and measuring food and water-intake in captive seals using temperature telemetry. *Journal of Wildlife Management*, 57, 514-519.

Giardino, N. D., Glenny, R. W., Borson, S. & Chan, L. 2003. Respiratory sinus arrhythmia is associated with efficiency of pulmonary gas exchange in healthy humans. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, 284, H1585-H1591.

Gleiss, A. C., Dale, J. J., Holland, K. N. & Wilson, R. P. 2010. Accelerating estimates of activity-specific metabolic rate in fishes: testing the applicability of acceleration data-loggers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 385, 85-91.

Green, J. A., Butler, P. J., Woakes, A. J. & Boyd, I. L. 2003. Energetics of diving in macaroni penguins. *Journal of Experimental Biology*, 206, 43-57.

Green, J. A., Butler, P. J., Woakes, A. J., Boyd, I. L. & Holder, R. L. 2001. Heart rate and rate of oxygen consumption of exercising macaroni penguins. *Journal of Experimental Biology*, 204, 673-684.

Groscolas, R., Viera, V., Guerin, N., Handrich, Y. & Cote, S. D. 2010. Heart rate as a predictor of energy expenditure in undisturbed fasting and incubating penguins. *Journal of Experimental Biology*, 213, 153-160.

Grunbaum, D. 1998. Using spatially explicit models to characterize foraging performance in heterogeneous landscapes. *American Naturalist*, 151, 97-115.

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.

Gurarie, E., Andrews, R. D. & Laidre, K. L. 2009. A novel method for identifying behavioural changes in animal movement data. *Ecology Letters*, 12, 395-408.

Halsey, L. G., Bost, C. A. & Handrich, Y. 2007a. A thorough and quantified method for classifying seabird diving behaviour. *Polar Biology*, 30, 991-1004.

Halsey, L. G., Butler, P. J., Fahlman, A., Bost, C. A., Woakes, A. J. & Handrich, Y. 2008a. Modeling the marine resources consumed in raising a king penguin chick: an energetics approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81, 856-867.

Halsey, L. G., Butler, P. J., Fahlman, A., Woakes, A. J. & Handrich, Y. 2008b. Behavioral and physiological significance of minimum resting metabolic rate in king penguins. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81, 74-86.

Halsey, L. G., Green, J. A., Wilson, R. P. & Frappell, P. B. 2009a. Accelerometry to estimate energy expenditure during activity: best practice with data loggers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82, 396-404.

Halsey, L. G., Handrich, Y., Fahlman, A., Schmidt, A., Bost, C. A., Holder, R. L., Woakes, A. J. & Butler, P. J. 2007b. Fine-scale analyses of diving energetics in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: how behaviour affects costs of a foraging dive. *Marine Ecology-Progress Series*, 344, 299-309.

Halsey, L. G., Shepard, E. L. C., Hulston, C. J., Venables, M. C., White, C. R., Jeukendrup, A. E. & Wilson, R. P. 2008c. Acceleration versus heart rate for estimating energy expenditure and speed during locomotion in animals: tests with an easy model species, *Homo sapiens*. *Zoology*, 111, 231-241.

Halsey, L. G., Shepard, E. L. C., Quintana, F., Laich, A. G., Green, J. A. & Wilson, R. P. 2009b. The relationship between oxygen consumption and body acceleration in a range of species. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology*, 152, 197-202.

Halsey, L. G. & White, C. R. 2010. Measuring energetics and behaviour using accelerometry in cane toads *Bufo marinus*. *PLoS One*, 5, 8.

Halsey, L. G., White, C. R., Enstipp, M. R., Wilson, R. P., Butler, P. J., Martin, G. R., Gremillet, D. & Jones, D. R. 2011. Assessing the validity of the accelerometry technique for estimating the energy expenditure of diving double-crested cormorants *Phalacrocorax auritus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84, 230-237.

Halsey, L. G., Woakes, A. J. & Butler, P. J. 2003. Testing optimal foraging models for air-breathing divers. *Animal Behaviour*, 65, 641-653.

Handrich, Y., Bevan, R. M., Charrassin, J. B., Butler, P. J., Pütz, K., Woakes, A. J., Lage, J. & LeMaho, Y. 1997. Hypothermia in foraging king penguins. *Nature*, 388, 64-67.

Hanuis, N., Bost, C. A., Huin, W., Auber, A., Halsey, L. G. & Handrich, Y. 2010. Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding. *Journal of Experimental Biology*, 213, 3874-3880.

Hawkins, P. A. J., Butler, P. J., Woakes, A. J. & Speakman, J. R. 2000. Estimation of the rate of oxygen consumption of the common eider duck (*Somateria mollissima*), with some measurements of heart rate during voluntary dives. *Journal of Experimental Biology*, 203, 2819-2832.

Hind, A. T. & Gurney, W. S. C. 1997. The metabolic cost of swimming in marine homeotherms. *Journal of Experimental Biology*, 200, 531-542.

Hindell, M. 2008. To breathe or not to breathe: optimal strategies for finding prey in a dark, three-dimensional environment. *Journal of Animal Ecology*, 77, 847-849.

Hochscheid, S., Maffucci, F., Bentivegna, F. & Wilson, R. P. 2005. Gulps, wheezes, and sniffs: how measurement of beak movement in sea turtles can elucidate their behaviour and ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 316, 45-53.

Horsburgh, J. M., Morrice, M., Lea, M. A. & Hindell, M. A. 2008. Determining feeding events and prey encounter rates in a southern elephant seal: a method using swim speed and stomach temperature. *Marine Mammal Science*, 24, 207-217.

Houston, A. I. & Carbone, C. 1992. The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behavioral Ecology*, 3, 255-265.

Houston, A. I. & Krakauer, D. C. 1993. Hummingbirds as net rate maximizers. *Oecologia*, 94, 135-138.

Houston, A. I. & McNamara, J. M. 1985. A general theory of central place foraging for single-prey loaders. *Theoretical Population Biology*, 28, 233-262.

- Jodice, P. G. R. & Collopy, M. W.** 1999. Diving and foraging patterns of marbled murrelets (*Brachyramphus marmoratus*): testing predictions from optimal-breathing models. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 77, 1409-1418.
- Jones, E. I.** 2010. Optimal foraging when predation risk increases with patch resources: an analysis of pollinators and ambush predators. *Oikos*, 119, 835-840.
- Jonsen, I. D., Flenning, J. M. & Myers, R. A.** 2005. Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology*, 86, 2874-2880.
- Kacelnik, A.** 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*) .1. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology*, 53, 283-299.
- Kacelnik, A., Houston, A. I. & Schmidhempel, P.** 1986. Central-place foraging in honey-bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 19-24.
- Kie, J. G.** 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. *Journal of Mammalogy*, 80, 1114-1129.
- Kooyman, G. L.** 1989. *Diverse divers: physiology and behavior*: Berlin, Springer-Verlag.
- Kooyman, G. L., Castellini, M. A., Davis, R. W. & Maue, R. A.** 1983. Aerobic diving limits of immature Weddell seals. *Journal of Comparative Physiology*, 151, 171-174.
- Kooyman, G. L., Cherel, Y., Lemaho, Y., Croxall, J. P., Thorson, P. H. & Ridoux, V.** 1992. Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecological Monographs*, 62, 143-163.
- Kooyman, G. L. & Ponganis, P. J.** 1998. The physiological basis of diving to depth: birds and mammals. *Annual Review of Physiology*, 60, 19-32.
- Kooyman, G. L., Wahrenbrock, E. A., Castellini, M. A., Davis, R. W. & Sinnett, E. E.** 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood-chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology*, 138, 335-346.
- Kramer, D. L.** 1988. The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 66, 89-94.

Kramer, D. L. & Nowell, W. 1980. Central place foraging in the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, 28, 772-778.

Krebs, J. R., Kacelnik, A. & Taylor, P. 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature*, 275, 27-31.

Krebs, J. R., Ryan, J. C. & Charnov, E. L. 1974. Hunting by expectation or optimal foraging: study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, 22, 953-964.

Kuhn, C. E. & Costa, D. P. 2006. Identifying and quantifying prey consumption using stomach temperature change in pinnipeds. *Journal of Experimental Biology*, 209, 4524-4532.

Lea, S. E. G., Daley, C., Boddington, P. J. C. & Morison, V. 1996. Diving patterns in shags and cormorants (*Phalacrocorax*): tests of an optimal breathing model. *Ibis*, 138, 391-398.

Liebsch, N., Wilson, R. P., Bornemann, H., Adelung, D. & Plötz, J. 2007. Mouthing off about fish capture: jaw movement in pinnipeds reveals the real secrets of ingestion. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 54, 256-269.

Liu, C. B. & Li, R. D. 2005. Electrocardiogram and heart rate in response to temperature acclimation in three representative vertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology*, 142, 416-421.

Lovvorn, J. R., Watanuki, Y., Kato, A., Naito, Y. & Liggins, G. A. 2004. Stroke patterns and regulation of swim speed and energy cost in free-ranging Brünnich's guillemots. *Journal of Experimental Biology*, 207, 4679-4695.

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

Madden, K. M., Fuiman, L. A., William, T. M. & Davis, R. W. 2008. Identification of foraging dives in free-ranging Weddell seals *Leptonychotes weddellii*: confirmation using video records. *Marine Ecology-Progress Series*, 365, 263-275.

Matsumura, S., Arlinghaus, R. & Dieckmann, U. 2010. Foraging on spatially distributed resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution. *Oikos*, 119, 1469-1483.

- McGregor, S. J., Busa, M. A., Yaggie, J. A. & Bollt, E. M.** 2009. High resolution MEMS accelerometers to estimate VO₂ and compare running mechanics between highly trained inter-collegiate and untrained runners. *PLoS One*, 4.
- McNair, J. N.** 1982. Optimal giving-up times and the marginal value theorem. *American Naturalist*, 119, 511-529.
- McNamara, J. & Houston, A.** 1980. The application of statistical decision-theory to animal behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 85, 673-690.
- Meir, J. U., Stockard, T. K., Williams, C. L., Ponganis, K. V. & Ponganis, P. J.** 2008. Heart rate regulation and extreme bradycardia in diving emperor penguins. *Journal of Experimental Biology*, 211, 1169-1179.
- Mickel, T. J. & Childress, J. J.** 1982. Effects of pressure and temperature on the EKG and heart rate of the hydrothermal vent crab *Bythograea thermydron* (Brachyura). *The Biological Bulletin*, 162, 70-82.
- Mitani, Y., Sato, K., Ito, S., Cameron, M. F., Siniff, D. B. & Naito, Y.** 2003. A method for reconstructing three-dimensional dive profiles of marine mammals using geomagnetic intensity data: results from two lactating Weddell seals. *Polar Biology*, 26, 311-317.
- Mitani, Y., Watanabe, Y., Sato, K., Cameron, M. F. & Naito, Y.** 2004. 3D diving behavior of Weddell seals with respect to prey accessibility and abundance. *Marine Ecology-Progress Series*, 281, 275-281.
- 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.
- Murchie, K. J., Cooke, S. J., Danylchuk, A. J. & Suski, C. D.** 2011. Estimates of field activity and metabolic rates of bonefish (*Albula vulpes*) in coastal marine habitats using acoustic tri-axial accelerometer transmitters and intermittent-flow respirometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 396, 147-155.
- Myers, A. E. & Hays, G. C.** 2006. Do leatherback turtles *Dermochelys coriacea* forage during the breeding season? A combination of data-logging devices provide new insights. *Marine Ecology-Progress Series*, 322, 259-267.

Nagy, K. A. 1983. *The doubly labelled water ($^3\text{HH}^{18}\text{O}$) method: a guide to its use.* UCLA California: UCLA publication.

Okuyama, J., Kawabata, Y., Naito, Y., Arai, N. & Kobayashi, M. 2010. Monitoring beak movements with an acceleration datalogger: a useful technique for assessing the feeding and breathing behaviors of sea turtles. *Endangered Species Research*, 10, 39-45.

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

Otani, S., Naito, Y., Kawamura, A., Kawasaki, M., Nishiwaki, S. & Kato, A. 1998. Diving behavior and performance of harbor porpoises, *Phocoena phocoena*, in Funka Bay, Hokkaido, Japan. *Marine Mammal Science*, 14, 209-220.

O'Toole, A. C., Murchie, K. J., Pullen, C., Hanson, K. C., Suski, C. D., Danylchuk, A. J. & Cooke, S. J. 2010. Locomotory activity and depth distribution of adult great barracuda (*Sphyraena barracuda*) in Bahamian coastal habitats determined using acceleration and pressure biotelemetry transmitters. *Marine and Freshwater Research*, 61, 1446-1456.

Pagani, M., Lombardi, F., Guzzetti, S., Rimoldi, O., Furlan, R., Pizzinelli, P., Sandrone, G., Malfatto, G., Dellorto, S., Piccaluga, E., Turiel, M., Baselli, G., Cerutti, S. & Malliani, A. 1986. Power spectral-analysis of heart-rate and arterial-pressure variabilities as a marker of sympathovagal interaction in man and conscious dog. *Circulation Research*, 59, 178-193.

Parkes, R., Halsey, L. G., Woakes, A. J., Holder, R. L. & Butler, P. J. 2002. Oxygen uptake during post dive recovery in a diving bird *Aythya fuligula*: implications for optimal foraging models. *Journal of Experimental Biology*, 205, 3945-3954.

Payne, N. L., Gillanders, B. M., Seymour, R. S., Webber, D. M., Snelling, E. P. & Semmens, J. M. 2011. Accelerometry estimates field metabolic rate in giant Australian cuttlefish *Sepia apama* during breeding. *Journal of Animal Ecology*, 80, 422-430.

Perissinotto, R. & McQuaid, C. D. 1992. Land-based predator impact on vertically migrating zooplankton and micronekton advected to a Southern-Ocean archipelago. *Marine Ecology-Progress Series*, 80, 15-27.

Pierce, G. J. & Ollason, J. G. 1987. 8 reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 49, 111-118.

- Plötz, J., Bornemann, H., Knust, R., Schroder, A. & Bester, M.** 2001. Foraging behaviour of Weddell seals, and its ecological implications. *Polar Biology*, 24, 901-909.
- Ponganis, P. J., Stockard, T. K., Meir, J. U., Williams, C. L., Ponganis, K. V. & Howard, R.** 2009. O₂ store management in diving emperor penguins. *Journal of Experimental Biology*, 212, 217-224.
- Ponganis, P. J., Stockard, T. K., Meir, J. U., Williams, C. L., Ponganis, K. V., van Dam, R. P. & Howard, R.** 2007. Returning on empty: extreme blood O₂ depletion underlies dive capacity of emperor penguins. *Journal of Experimental Biology*, 210, 4279-4285.
- Pütz, K. & Cherel, Y.** 2005. The diving behaviour of brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from the Falkland Islands: variation in dive profiles and synchronous underwater swimming provide new insights into their foraging strategies. *Marine Biology*, 147, 281-290.
- Pütz, K., Wilson, R. P., Charrassin, J. B., Raclot, T., Lage, J., Le Maho, Y., Kierspel, M. A. M., Culik, B. M. & Adelung, D.** 1998. Foraging strategy of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) during summer at the Crozet Islands. *Ecology*, 79, 1905-1921.
- Pyke, G. H.** 1978. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology*, 13, 72-98.
- Pyke, G. H.** 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523-575.
- R-Development-Core-Team.** 2009. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Reynolds, A. M.** 2006. Cooperative random Levy flight searches and the flight patterns of honeybees. *Physics Letters A*, 354, 384-388.
- Ritchie, M. E.** 1990. Optimal foraging and fitness in Columbian ground-squirrels. *Oecologia*, 82, 56-67.
- Robinson, P. W., Tremblay, Y., Crocker, D. E., Kappes, M. A., Kuhn, C. E., Shaffer, S. A., Simmons, S. E. & Costa, D. P.** 2007. A comparison of indirect measures of feeding behaviour based on ARGOS tracking data. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 54, 356-368.

Ropert-Coudert, Y., Beaulieu, M., Hanuise, N. & Kato, A. 2009a. Diving into the world of biologging. *Endangered Species Research*, 10, 21–27.

Ropert-Coudert, Y., Brooks, L., Yamamoto, M. & Kato, A. 2009b. ECG response of koalas to tourists proximity: a preliminary study. *PLoS One*, 4, 10.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Baudat, J., Bost, C. A., Le Maho, Y. & Naito, Y. 2001a. Feeding strategies of free-ranging Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* analysed by multiple data recording. *Polar Biology*, 24, 460-466.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Baudat, J., Bost, C. A., Le Maho, Y. & Naito, Y. 2001b. Time/depth usage of Adélie penguins: an approach based on dive angles. *Polar Biology*, 24, 467-470.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Liebsch, N., Wilson, R. P., Müller, G. & Baubet, E. 2004. Monitoring jaw movements: a cue to feeding activity. *Game and Wildlife Science*, 20, 1-19.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Sato, K., Naito, Y., Baudat, J., Bost, C. A. & Le Maho, Y. 2002a. Swim speed of free-ranging Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* and its relation to the maximum depth of dives. *Journal of Avian Biology*, 33, 94-99.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Wilson, R. P. & Cannell, B. 2006a. Foraging strategies and prey encounter rate of free-ranging little penguins. *Marine Biology*, 149, 139-148.

Ropert-Coudert, Y., Liebsch, N., Kato, A., Bedford, G., Leroy, M. & Wilson, R. P. 2002b. Mouth opening in dolphins, as revealed by magnetic sensors. *Isana*, 36, 72-74.

Ropert-Coudert, Y., Sato, K., Kato, A., Charrassin, J. B., Bost, C. A., Le Maho, Y. & Naito, Y. 2000. Preliminary investigations of prey pursuit and capture by king penguins at sea. *Polar Bioscience*, 13.

Ropert-Coudert, Y. & Wilson, R. P. 2005. Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 437-444.

Ropert-Coudert, Y., Wilson, R. P., Gremillet, D., Kato, A., Lewis, S. & Ryan, P. G. 2006b. Electrocardiogram recordings in free-ranging gannets reveal minimum difference in heart rate during flapping versus gliding flight. *Marine Ecology-Progress Series*, 328, 275-284.

Rutz, C., Bluff, L. A., Weir, A. A. S. & Kacelnik, A. 2007. Video cameras on wild birds. *Science*, 318, 765-765.

Rutz, C. & Hays, G. C. 2009. New frontiers in biologging science. *Biology Letters*, 5, 289-292.

Sadé, J., Handrich, Y., Bernheim, J. & Cohen, D. 2008. Pressure equilibration in the penguin middle ear. *Acta Oto-Laryngologica*, 128, 18-21.

Sato, K., Charrassin, J. B., Bost, C. A. & Naito, Y. 2004. Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations? *Journal of Experimental Biology*, 207, 4057-4065.

Sato, K., Daunt, F., Watanuki, Y., Takahashi, A. & Wanless, S. 2008. A new method to quantify prey acquisition in diving seabirds using wing stroke frequency. *Journal of Experimental Biology*, 211, 58-65.

Sato, K., Mitani, Y., Cameron, M. F., Siniff, D. B. & Naito, Y. 2003. Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *Journal of Experimental Biology*, 206, 1461-1470.

Sato, K., Naito, Y., Kato, A., Niizuma, Y., Watanuki, Y., Charrassin, J. B., Bost, C. A., Handrich, Y. & Le Maho, Y. 2002. Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? *Journal of Experimental Biology*, 205, 1189-1197.

Sato, K., Watanuki, Y., Takahashi, A., Miller, P. J. O., Tanaka, H., Kawabe, R., Ponganis, P. J., Handrich, Y., Akamatsu, T., Watanabe, Y., Mitani, Y., Costa, D. P., Bost, C. A., Aoki, K., Amano, M., Trathan, P., Shapiro, A. & Naito, Y. 2007. Stroke frequency, but not swimming speed, is related to body size in free-ranging seabirds, pinnipeds and cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 471-477.

Schmidt, A. 2006. Etude de la thermorégulation en mer chez le manchot royal : mécanismes et conséquences énergétiques. Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg.

Schmidt, A., Alard, F. & Handrich, Y. 2006. Changes in body temperatures in king penguins at sea: the result of fine adjustments in peripheral heat loss? *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 291, R608-R618.

Schmidt-Nielsen, K. 1972. Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running. *Science*, 177, 222-228.

Searle, K. R., Hobbs, N. T. & Shipley, L. A. 2005. Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. *Oikos*, 111, 417-424.

Sepulveda, C. A., Kohin, S., Chan, C., Vetter, R. & Graham, J. B. 2004. Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Marine Biology*, 145, 191-199.

Shepard, E. L. C., Wilson, R. P., Halsey, L. G., Quintana, F., Laich, A. G., Gleiss, A. C., Liebsch, N., Myers, A. E. & Norman, B. 2009. Derivation of body motion via appropriate smoothing of acceleration data. *Aquatic Biology*, 4, 235-241.

Shepard, E. L. C., Wilson, R. P., Laich, A. G. & Quintana, F. 2010. Buoyed up and slowed down: speed limits for diving birds in shallow water. *Aquatic Biology*, 8, 259-267.

Shiomi, K., Narazaki, T., Sato, K., Shimatani, K., Arai, N., Ponganis, P. J. & Miyazaki, N. 2010. Data-processing artefacts in three-dimensional dive path reconstruction from geomagnetic and acceleration data. *Aquatic Biology*, 8, 299-304.

Simeone, A. & Wilson, R. P. 2003. In-depth studies of Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) foraging: can we estimate prey consumption by perturbations in the dive profile? *Marine Biology*, 143, 825-831.

Sparling, C. E., Georges, J. Y., Gallon, S. L., Fedak, M. & Thompson, D. 2007. How long does a dive last? Foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment: a test of a simple model. *Animal Behaviour*, 74, 207-218.

Stearns, S. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford university Press.

Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.

Suzuki, I., Naito, Y., Folkow, L. P., Miyazaki, N. & Blix, A. S. 2009. Validation of a device for accurate timing of feeding events in marine animals. *Polar Biology*, 32, 667-671.

Takahashi, A., Dunn, M. J., Trathan, P. N., Croxall, J. P., Wilson, R. P., Sato, K. & Naito, Y. 2004. Krill-feeding behaviour in a chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica* compared with fish-eating in Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus*: a pilot study. *Marine Ornithology*, 32, 47-54.

- Templeton, J. J. & Giraldeau, L. A.** 1996. Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 105-114.
- Thompson, D. & Fedak, M. A.** 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.
- Thompson, D., Hammond, P. S., Nicholas, K. S. & Fedak, M. A.** 1991. Movements, diving and foraging behavior of gray seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology*, 224, 223-232.
- Thornton, S. J., Hochachka, P. W., Crocker, D. E., Costa, D. P., LeBoeuf, B. J., Spielman, D. M. & Pelc, N. J.** 2005. Stroke volume and cardiac output in juvenile elephant seals during forced dives. *Journal of Experimental Biology*, 208, 3637-3643.
- Tremblay, Y., Roberts, A. J. & Costa, D. P.** 2007. Fractal landscape method: an alternative approach to measuring area-restricted searching behavior. *Journal of Experimental Biology*, 210, 935-945.
- Vercoe, J. E.** 1973. Energy cost of standing and lying in adult cattle. *British Journal of Nutrition*, 30, 207-210.
- Viviant, M., Trites, A. W., Rosen, D. A. S., Monestiez, P. & Guinet, C.** 2010. Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*, 1-7.
- Walton, P., Ruxton, G. D. & Monaghan, P.** 1998. Avian diving, respiratory physiology and the marginal value theorem. *Animal Behaviour*, 56, 165-174.
- Watanuki, Y., Niizuma, Y., Gabrielsen, G. W., Sato, K. & Naito, Y.** 2003. Stroke and glide of wing-propelled divers: deep diving seabirds adjust surge frequency to buoyancy change with depth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 483-488.
- Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S., Harris, M., Sato, K. & Naito, Y.** 2005. Regulation of stroke and glide in a foot-propelled avian diver. *Journal of Experimental Biology*, 208, 2207-2216.

Watanuki, Y., Wanless, S., Harris, M., Lovvorn, J. R., Miyazaki, M., Tanaka, H. & Sato, K. 2006. Swim speeds and stroke patterns in wing-propelled divers: a comparison among alcids and a penguin. *Journal of Experimental Biology*, 209, 1217-1230.

Webb, P. M., Andrews, R. D., Costa, D. P. & Le Boeuf, B. J. 1998. Heart rate and oxygen consumption of northern elephant seals during diving in the laboratory. *Physiological Zoology*, 71, 116-125.

Weimerskirch, H. & Wilson, R. P. 1992. When do wandering albatrosses *Diomedea exulans* forage? *Marine Ecology-Progress Series*, 86, 297-300.

Wienecke, B., Robertson, G., Kirkwood, R. & Lawton, K. 2007. Extreme dives by free-ranging emperor penguins. *Polar Biology*, 30, 133-142.

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

Wilson, R. P. 1995. Foraging ecology. In: *The Penguins* (Ed. by Williams, T. D.), pp. 81-106. Oxford: Oxford University Press.

Wilson, R. P. 2003. Penguins predict their performance. *Marine Ecology-Progress Series*, 249, 305-310.

Wilson, R. P., Cooper, J. & Plötz, J. 1992. Can we determine when marine endotherms feed? A case-study with seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 167, 267-275.

Wilson, R. P., Culik, B. M., Peters, G. & Bannasch, R. 1996. Diving behaviour of gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. *Marine Biology*, 126, 153-162.

Wilson, R. P. & Liebsch, N. 2003. Up-beat motion in swinging limbs: new insights into assessing movement in free-living aquatic vertebrates. *Marine Biology*, 142, 537-547.

Wilson, R. P., Pütz, K., Gremillet, D., Culik, B. M., Kierspel, M., Regel, J., Bost, C. A., Lage, J. & Cooper, J. 1995. Reliability of stomach temperature-changes in determining feeding characteristics of seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 198, 1115-1135.

Wilson, R. P., Shepard, E. L. C., Laich, A. G., Frere, E. & Quintana, F. 2010. Pedalling downhill and freewheeling up; a penguin perspective on foraging. *Aquatic Biology*, 8, 193-202.

Wilson, R. P., Shepard, E. L. C. & Liebsch, N. 2008. Prying into the intimate details of animal lives: use of a daily diary on animals. *Endangered Species Research*, 4, 123-137.

Wilson, R. P., Simeone, A., Luna-Jorquera, G., Steinfurth, A., Jackson, S. & Fahlman, A. 2003. Patterns of respiration in diving penguins: is the last gasp an inspired tactic? *Journal of Experimental Biology*, 206, 1751-1763.

Wilson, R. P., Steinfurth, A., Ropert-Coudert, Y., Kato, A. & Kurita, M. 2002. Lip-reading in remote subjects: an attempt to quantify and separate ingestion, breathing and vocalisation in free-living animals using penguins as a model. *Marine Biology*, 140, 17-27.

Wilson, R. P., White, C. R., Quintana, F., Halsey, L. G., Liebsch, N., Martin, G. R. & Butler, P. J. 2006. Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: the case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1081-1090.

Woehler, E. J. 1995. Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. In: *The penguins: Ecology and Management* (Ed. by Dann, P., Norman, I. & Reilly, P.), pp. 266-295. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty & Sons Pty Ltd.

Yamamoto, M., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Kuwahara, M., Hayama, S. & Naito, Y. 2009. Evidence of dominant parasympathetic nervous activity of great cormorants (*Phalacrocorax carbo*). *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 195, 365-373.

Zasel'sliy, V. S., Kudrin, B. D., Poletayev, V. A. & Chechenin, S. C. 1985. Some features of the biology of *Electrona carlsbergi* (Taning)(Myctophidae) in the Atlantic sector of the Antarctic. *Journal of Ichthyology*, 25, 163-166.

Zerba, E. & Walsberg, G. E. 1992. Exercise-generated heat contributes to thermoregulation by gambel quail in the cold. *Journal of Experimental Biology*, 171, 409-422.

Table des matières

Remerciements	iii
Sommaire	v
Publications et communications.....	vii
Articles présentés dans la thèse	vii
Articles non présentés dans la thèse	vii
Articles antérieurs à la thèse.....	viii
Communications.....	viii
Liste des abréviations et mots anglais	xi
I. Introduction	1
I.1. Contexte général	2
I.2 Théories sur l’approvisionnement optimal	4
I.3. Comportement optimal des prédateurs plongeurs.....	7
I.4. Comment mesurer la prise alimentaire chez un animal plongeur ?	11
En mesurant les variations de température dans le tube digestif	12
En enregistrant des comportements liés à la prise alimentaire	13
Comportements directement associés à la recherche alimentaire	13
Anomalies du profil de plongée.....	13
Activité locomotrice	13
Ouverture des mâchoires	14
Analyse des trajectoires	14
Comportements découlant de la prise alimentaire	15
Fréquence de battement des ailes.....	15
Condition corporelle et densité.....	15
I.5. Comment mesurer la dépense énergétique en plongée ?	15
Par la méthode de la calorimétrie indirecte par respirométrie	16
Par la méthode de l’eau doublement marquée.....	16
Par la méthode de la fréquence cardiaque	17
Par la méthode de l’accélération dynamique	19
I.6. Choix du modèle animal et des méthodes utilisées.....	19
Le manchot royal	19
Choix des méthodes utilisées dans cette thèse.....	21
Méthodes choisies pour mesurer la prise alimentaire	21
Méthodes choisies pour mesurer la dépense énergétique.....	22

I.7. Objectifs de la thèse	23
II. Matériels et méthodes	25
Récolte des données, analyses et rédaction	25
Une journée à Crozet	27
III. Mesure de la prise alimentaire et de la dépense énergétique en plongée	37
III.1. Mesure de la prise alimentaire par l'utilisation de capteurs d'ouverture de bec	37
Présentation de l'étude	37
Méthodes	38
Résultats et discussion	38
Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding	41
Summary	41
Introduction	41
Materials and methods	43
Study birds and equipment	43
Data loggers	44
Data analysis	45
Statistical analysis	46
Results	46
Recorded data	46
Types of Hall events	48
Comparing Hall events with oesophageal temperature drops	50
Ingestions and wiggles	53
Discussion	53
Recording feeding events from beak recorders	54
Comparison of the three methods	55
Effects of logger deployments on the birds	56
Future developments	57
Acknowledgements	57
References	57
III.2. Estimation de la prise alimentaire par un indice dérivé de l'accélérométrie	59
Présentation de l'étude	59
Méthodes	59
Résultats et discussion	60
Using dynamic acceleration as an alternative to beak-opening sensors to detect feeding events in diving birds	63
Summary	63
Introduction	63
Materials and methods	64

Data loggers.....	64
Data analysis.....	65
Prey captures and increases in PDDBA.....	65
Results	66
At the level of individual prey captures.....	66
At the level of a dive.....	67
Discussion.....	68
References	70
III.3. Mesure de la dépense énergétique en plongée	71
IV. Optimisation du comportement de plongée	73
Ajustement des transits verticaux et du temps de surface selon le nombre de proies rencontrées	73
Présentation de l'étude.....	73
Méthodes	75
Résultats et discussion	75
Optimizing travel time to foraging depths: testing predictions in a deep diver, the king penguin	77
Summary.....	77
Introduction	77
Methods	80
Study Birds and Equipment	80
Effects of Instrumentation	81
Data Loggers	81
Data Analysis.....	82
Dive Analysis	82
Proxies of the Feeding Success.....	83
Generalized Linear Mixed Models	83
Results	84
Dive Characteristics.....	84
GLMM Analysis of Mean Transit Rates.....	86
Changes in Mean Vertical and Swimming Speeds	86
Changes in Body Angle.....	86
Changes in Flippers Stroke Frequency	86
GLMM Analysis of Transit Rates During the First/Last 100 m	86
Descent Phase: from Surface to Dive Bottom.....	89
Ascent Phase: from Bottom to Surface	89
Surface Duration.....	92
Bottom Phase to Dive Cycle Ratio	92
Discussion.....	92
Diving Parameters	93
Transit Rates by 5 m Steps throughout Descent and Ascent.....	93
Effects of Higher Feeding Success on Transit Rates and the Diving Cycle.....	95

Table des matières

Anticipation of Dive Depth.....	96
Transit Rates Are Not Optimal	97
Conclusion.....	98
Acknowledgements.....	99
References	99
V. Discussion.....	101
V.1. Rappel des principaux résultats de la thèse	101
V.2. Problèmes liés à l'utilisation des enregistreurs miniaturisés rencontrés au cours de ce travail.....	102
Capteurs d'ouverture de bec : problèmes de fixation et de câbles.....	102
Enregistreurs de l'électrocardiogramme et de l'accélération : retards et défaillances du matériel	103
V.3. Finalement, comment mesurer la prise alimentaire chez un prédateur plongeur ?	105
Indices du succès de chasse	105
Dénombrement des proies capturées	105
Quantification de la masse ingérée	106
Propositions pour estimer la taille des proies ingérées	107
V.4. Finalement, comment mesurer la dépense énergétique en plongée ?.....	109
L'accélération dynamique est-elle un bon indice de la dépense énergétique en plongée ?	109
Méthode de calcul de l'accélération dynamique (ou accélération propre).....	110
L'accélération comme indice de la dépense énergétique en plongée ?	116
Utilisation de la fréquence cardiaque pour estimer le métabolisme en plongée	118
Intérêts de la mesure de l'électrocardiogramme	119
A quelle échelle de temps mesurer la dépense énergétique en plongée ?.....	121
Récupération ou anticipation : définition du cycle de plongée	121
Récupération à l'échelle d'une séquence de plongée.....	123
V.5. Optimisation du comportement de plongée.....	125
Bibliographie.....	129
Table des matières.....	149

Stratégies de chasse chez le manchot royal : prise alimentaire et optimisation du comportement de plongée

Les stratégies de recherche alimentaire sont des comportements qui déterminent la quantité d'énergie qu'un individu peut extraire de son environnement et allouer à sa survie et à sa reproduction. L'évolution favorise donc les stratégies d'approvisionnement optimales, c'est à dire celles qui maximisent la quantité d'énergie extraite par rapport à l'énergie investie par unité de temps. Chez les prédateurs marins à respiration aérienne, l'optimisation consiste à ajuster le comportement respiratoire en surface afin de maximiser la proportion du temps qui peut être passée à se nourrir en apnée. Pour tester les prédictions d'optimalité en milieu naturel, il est nécessaire de pouvoir quantifier d'une part la prise alimentaire et d'autre part la dépense énergétique. Avec le manchot royal comme modèle, nous avons cherché à dénombrer le nombre de proies capturées en utilisant simultanément plusieurs méthodes, dont la mesure de l'angle d'ouverture du bec et un indice associé à la locomotion : l'accélération dynamique. La mesure de l'ouverture du bec nous a fourni des informations détaillées sur le comportement de prise alimentaire, et deux types d'ouvertures attribuées aux tentatives et aux captures ont été mis en évidence. L'accélération dynamique s'est révélée être un indice plus facile à obtenir, mais de qualité inférieure ne permettant pas de réaliser un dénombrement des ingestions. Par ailleurs, nous avons tenté d'estimer la dépense énergétique des manchots en plongée par la mesure de l'accélération dynamique et de la fréquence cardiaque, mais des problèmes techniques nous ont empêchés d'y parvenir. L'étude du comportement de plongée selon le taux de rencontre avec des proies montre que, conformément aux prédictions, les manchots royaux réduisent le temps passé en surface et le temps perdu en transit lorsque la ressource est plus abondante, afin d'augmenter la proportion du temps passé à chasser. Cependant, un véritable bilan ne peut être établi que si le gain et les dépenses sont mesurées précisément. L'échelle temporelle à prendre en compte n'est peut-être pas celle d'une plongée unique car la physiologie de la plongée et de la prise alimentaire impliquent des mécanismes complexes (échanges gazeux, thermorégulation, digestion) auxquels il n'est pas aisé d'avoir accès.