EFFET DE L'ÂGE ET DE L'EXPÉRIENCE SUR LES STRATÉGIES DE RECHERCHE ALIMENTAIRE CHEZ UNE ESPÈCE D'OISEAU LONGÉVIVE : Le manchot royal

Discipline : Science du Vivant

Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes – Populations – Interactions

---

Maryline Le Vaillant

Soutenue publiquement le 28 Septembre 2011

devant le jury composé de :

M. Henri Weimerskirch	Directeur de recherche, CNRS, Chizé	Rapporteur externe
M. Rory P. Wilson	Professeur, Swansea University	Rapporteur externe
M. Jean-Louis Gendrault	Professeur, Université de Strasbourg	Examinateur interne
M. Yan Ropert-Coudert	Chargé de recherche, CNRS, Strasbourg	Directeur de thèse
Mlle Céline Le Bohec	Chercheur, University of Oslo	Co-encadrante de thèse
M. François Criscuolo	Chargé de recherche, CNRS, Strasbourg	Membre invité

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont rendu la réalisation de ma thèse possible et/ou plus facile, et surtout sans lesquelles je n'en serais pas arrivée là aujourd'hui.

Je tiens tout d'abord à remercier M. Gendrault, M. Weimerskirch et M. Wilson d'avoir accepté d'évaluer ce travail malgré leurs emplois du temps chargés.

Je tiens à remercier sincèrement Yan Ropert-Coudert et Céline Le Bohec pour m'avoir guidé durant ces 3 années.

Merci à Yan pour m'avoir encadré durant ces 3 années. Merci infiniment pour le soutien et pour la confiance en acceptant que je travaille sur ce projet. Merci pour l'écoute lors de nos nombreuses discussions, aussi bien personnelles que professionnelles. Merci pour m'avoir permis de réaliser la collaboration avec les canadiens. Merci pour ton enthousiasme et ta disponibilité dont tu as toujours fait preuve, pour tes conseils, les commentaires pour aller de l'avant, les petites attentions, les dépannages sous la neige ;-), et de ne "Jamais dire non" ! Et surtout merci pour m'avoir enseigné une science « honnête ».

Merci à Céline pour nos discussions, les éclaircissements, les questionnements, les très nombreuses corrections et suggestions apportées aux manuscrits. Merci pour l'encadrement malgré la distance, pour m'avoir accueillie à Oslo et pour m'avoir fait découvrir le coin malgré la neige, le froid et la nuit ! et pour les moments passés à Crozet.

Je remercie infiniment François Criscuolo pour notre collaboration et d'avoir accepté de faire partie de mon jury, pour les nombreux conseils. Merci d'être toujours prévenant.

Un grand merci à Aki pour les très nombreuses relectures des articles, son côté "maman", son soutien, toutes ses idées, et les macros sans lesquelles les données plongées ne sont pas grand chose ! ありがとう

Je remercie également Yvon pour ses conseils avisés et notre campagne à Crozet. Merci pour m'avoir intégré dans le programme 137 ECOPHY et pour m'avoir permis de travailler sur ces données ANTAVIA d'une valeur considérable.

Merci à Stéphane Blanc, René Groscolas et Jean-Patrice Robin de m'avoir accueilli au sein du Département, d'Ecologie, Physiologie et Ethologie.

Merci à mes soutiens financiers : le CNRS pour mon financement, la Fondation Albert II de Monaco *http//www.fpa2* pour l'aide financière lors de cette thèse, et particulièrement lors des campagnes réalisées à Coats Island, pour l'achat du matériel, pour avoir financé mes participations aux congrès et mes déplacements, L'IPEV et le programme 137 pour avoir financé mes campagnes à Crozet, la Zone Atelier des Recherches en Antarctique et Sub-antarctique, et enfin le Canadian Environment Service et l'Année Polaire Internationale.

Ce document a été réalisé avec l'aide financière de la Fondation Prince Albert II de Monaco. Le contenu de ce document relève de la seule responsabilité du CNRS et ne peut en aucun cas être considéré comme reflétant la position de la Fondation Prince Albert II de Monaco.

Merci à l'équipe du Canadian Environment Service.
Je tiens à adresser un immense merci à Mr. Anthony Gaston pour ses conseils précieux, pour m'avoir permis de vivre cette expérience en Arctique et pour son soutien pour la suite.
Mais également merci à Kyle Elliott, pour toutes ses idées, d'avoir mis en place la collaboration pour nos discussions franco-anglaise.
J'aimerai remercier plus particulièrement Kerry Woo et Jen Provencher pour leur gentillesse et leur accueil.
Merci également à Christine Eberl pour la logsitique et à Joe Nakoolak pour nous avoir protégés des ours. ᓇᓂᕐᒥᒃ **Nakurmik**

Je remercie Barbara Weinecke pour notre collaboration qui m'a permis d'augmenter mes données.

Merci à Hélène Gachot-Neveu pour le sexage des Pulis, à Mickaël Beaulieu, Thierry Raclot, Manuelle Cottin, Sylvie Massemin, Jean-Patrice Robin et Sophie Reichert pour leurs coups de mains dans les dosages.

Je remercie également l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé, sa directrice Catherine Florentz, et Fanny Hummel.

Merci à l'équipe Métrologie et Instrumentation pour le Vivant (MIV) de l'IPHC, et en particulièrement à Francis Crenner, pour la mise au point et les nombreux tests sur les GPS. Je tiens également à remercier Benjamin Friess pour la mise en place de la base de donénes ANTAVIA, et ses informaticiens : David Babel et Loïc Godest, pour le développement du Sphenotron.

Je remercie le CEES pour m'avoir acceuilli et permis d'avancer sur certaines analyses.

Merci aux chercheurs du DEPE, et plus particulièrement à JP Robin, Thierry Raclot, Sylvie Massemin, Yves Handrich et Jean-Yves Georges pour leur bonne humeur et les discussions. Merci également à Jacqueline, Brigitte, Yannick, Martine et Guy.

Je remercie tous les VATs du programme 137 et toutes les nombreuses autres mains qui ont participé au transpondage des Pulis depuis 1998, et plus particulièrement à Ewan, David, Thomas, Onésime, Marion, Laetitia, Christophe, Sébastien, Pierre, Florentin, Rémi et Robin. Merci à Edith et Nathanaël.

Et merci Edith pour toutes les données récoltées à Coats Island qui me permettent d'avoir du travail pendant encore quelques années !

J'aimerais adresser un remerciement particulier à Claire, Nico et Vince pour ces 3 années, la CE, la croisière à l'odeur de menthe, les manchots équipés et surveillés, les loggers retrouvés,

les coups de main statistiques, les petits repas, les leçons de ski, les balades à vélo, les 9a, les mousses chocolat et parmechoc, les concerts, et j'en passe beaucoup…
Merci infininement à Virginie, notre lutheuse, pour nos discussions, l'oreille toujours attentive et le réconfort, tes bons petits plats : sushis ou autre kouign amann.
Un immense merci à Marion pour les discussions, notre colocation, sa joie de vivre, les relectures et bons conseils ! Et les encouragements de ces derniers mois malgré la distance.

Un merci spécial à Claire pour sa gentillesse, son soutien, nos échanges, nos 'petits' coups de gueule à l'unisson... ma thèse n'aurait pas été la même sans toi ;-) !

Merci à Katia, Claire, Manue et Virginie pour la bonne humeur dans le bureau durant ses 3 années… et merci pour les discussions et votre soutien.

Merci à Poupou, pour les coups de mains statistiques, et Ju pour leur extrêmement grande gentillesse et les nombreux repas et soirées chez eux.
Merci également à Cédric et Thomas.

Je tiens à remercier les personnes que j'ai croisées à Crozet, et particulièrement le programme 131, notamment Claude Duchamp, Jean-Louis Rouanet, Damien Roussel, ainsi que Marion Le Coadic. Un merci particulier à la 44ème Mission de Crozet, et principalement Doood, Ju, Brice, Am', Seb, LN et Fab. Je souhaitais également remercier sincèrement la 46ème, particulièrement Loïc, Anaëlle, et Aurèl. Mais merci également aussi aux 43, 45 et 47 (merci jean-Luc !). À ce petit caillou, aux Manchots et nombreux oiseaux qui viennent niaquer le bout de nos bottes.

Merci également à cette petite île aux pays des Inuits, Coats Island, et aux guillemots, goélands, bélougas et autres habitants.

Merci Vince et Dzin pour l'impression et reliure.

Merci à Oni pour les 91 oiseaux équipés ensemble (!!)... Mais avant tout merci surtout pour ton soutien sans faille, tes très nombreux conseils, tes attentions, les re-re-relectures, la mise en page et l'impression, et pour ton **É**norme patience durant ces 3 années.

Merci à mes amis, biologistes et non-biologistes.

Je tiens à remercier profondément mes parents, ainsi que Nadège et Coralie pour leur soutien.

Publications

Articles présentés dans la thèse

Le Vaillant, M., Ropert-Coudert, Y., Le Maho Y. & Le Bohec, C. Experience and quality shape foraging activity patterns and strategies in breeding king penguin. (En préparation). ***Article A.***

Le Vaillant, M., Le Bohec, C., Prud'Homme, O., Wienecke, B., Le Maho Y., Kato, A. & Ropert-Coudert, Y. Effect of age, sex and experience on foraging strategies in long-lived birds. (Prêt à être soumis). ***Article B.***

Le Vaillant, M., Saraux, C., Hanuise, N., Prud'Homme, O., Kato, A., Le Maho, Y., Le Bohec, C. & Ropert-Coudert, Y. King penguins learn respiratory air load management with age. (Soumis à Journal Experimental of Biology Marine and Ecology). ***Article C.***

Le Vaillant, M., Criscuolo, F., Le Bohec, C., Le Maho, Y., Kato, A. & Ropert-Coudert, Y. Sorting out quality and experience: could telomeres be the key? (Soumis à PLoSONE). ***Article D.***

Article présenté en annexe

Le Vaillant, M., Elliott, K., Woo, K., Kato, A., Gaston, A.J. & Ropert-Coudert, Y. Is trip organization by Brünnich's guillemots according to age? (Soumis à *Canadian Journal of Zoology*). ***Article E.***

Geiger, S., **Le Vaillant, M.**, Lebard, T., Reichert, S., Stier, A., Le Maho, Y. & Criscuolo, F. 2011. Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks. *Molecular Ecology*, in press.

Articles non présenté dans la thèse

Kato A., Chiarada A., Ryan P.G., Pichegru L., **Le Vaillant M.**, Le Bohec C., Hanuise N., Yoda K. & Ropert-Coudert Y. Partial dynamic body acceleration as a proxy of prey encounter. (En préparation).

Elliott, K.H., **Le Vaillant, M.**, Kato, A., Speakman, J.R. & Ropert-Coudert, Y. Acceleration predicts field metabolic rate. (En préparation).

Galliot E., **Levaillant M.**, Beard E., Millot J.-L. & Pourié G. 2010. Enhancement of spatial learning by predator odor in mice: involvement of amygdala and hippocampus. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93: 196-202.

Communications

Communication orale

Le Vaillant M., Prud'Homme O., Saraux C., Kato A., Le Bohec C., Le Maho Y., Ropert-Coudert Y. King penguins learn air load management with age. *7th Penguin Conference*. September 2010, Boston, USA.

Communications affichées

Le Vaillant M., Prud'Homme O., Saraux C., Kato A., Le Bohec C., Le Maho Y. & Ropert-Coudert Y. King penguins learn air load management with age. *IVth Bio-logging Symposium,* Mars 2011. Hobart, Australie.

Le Vaillant M., Elliott K.H., Woo K., Kato A., Gaston A.J. & Ropert-Coupert Y. Age and forging in Thick-Billed Murres, *Uria lomvia*. *1st World Seabird Conference*. September 2010, Victoria, Canada.

Kato A., Chiaradia A., Ryan P.G., Pichegru L., **Le Vaillant M.**, Le Bohec C., Hanuise H. & Ropert-Coudert Y. Partial Dynamic Body Acceleration as a proxy of prey encounter. *IVth Bio-logging Symposium*. Mars 2011, Hobart, Australie.

Elliott K.H., Ropert-Coudert Y., **Le Vaillant M.**, Speakman J., Gaston T. Practically penguins: energy costs during flying and diving for a bird with high wing-loading, the thick-billed murre. *25th International Ornithologist Conference*. August 2010, Campos do Jordão, Brésil.

Ropert-Coudert Y., Le Maho Y., Ancel A., Beaulieu M., Chatelain N., Chiaradia A., Friess B., Geiger S., Gilbert C., Kato A., Le Bohec C., **Le vaillant M.**, Raclot T., Saraux C., Spée M., Zimmer I. PICASO: Penguins as Indicatores of Climate Anomalies in the Southern Ocean. *Xth SCAR International Biology Symposium*. Juillet 2009, Sapporo, Japon.

Communication au public

Viblanc V. & **Le Vaillant M.** Le manchot royal : la vie sur terre et en mer. Marion Dufresne, Rotation Océanographique Track2, Mars 2010, La Réunion.

Structure générale

I. Introduction 2
1. Contexte général 2
2. Stratégies de prospection alimentaire 12
3. Les oiseaux marins 17
4. Problématique et structure de la thèse 22
II. Méthodes 28
1. Modèle biologique 28
2. Méthodes 34
III. Effort de recherche alimentaire lors d'une saison de reproduction 50
1. Problématique et objectif 50
2. Résultats principaux 50
3. Discussions 51
4. Perspectives 51
5. Articles 52
IV. Effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de prospection alimentaire 80
1. Problématique et objectif 80
2. Résultats principaux 80
3. Discussion 81
4. Perspectives 81
5. Articles 82
V. L'effet de l'âge sur des paramètres biomécaniques de la plongée 104
1. Résultats principaux 104
2. Discussions 105
3. Perspectives 105
4. Articles 106
VI. Discussion générale 126
1. L'effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de recherche alimentaire 126
2. Applications à d'autres espèces 136
3. Autres facteurs influençant les stratégies de recherche alimentaire ? 140
VII. Perspectives et conclusions 160
1. Liens entre les activités de pêche et de reproduction 160
2. Limites de nos études 165
Annexes 197

Table des matières

Remerciements ..... **i**
Publications ..... **iv**
Communications ..... **v**
Structure générale ..... **vi**
Table des matières ..... **vii**

I. Introduction 2
1. Contexte général 2
1.1. Traits d'histoire de vie 2
1.2. Variabilité interindividuelle 5
1.3. Âge et Expérience 8
2. Stratégies de prospection alimentaire 12
2.1. Revue non exhaustive des facteurs influençant les stratégies alimentaires 13
2.1.1. La morphologie et la condition corporelle 13
2.1.2. Le sexe 13
2.1.3. La personnalité 14
2.1.4. L'âge et l'expérience 15
3. Les oiseaux marins 17
3.1. Contraintes environnementales 17
3.2. Cas de l'Océan Austral 20
3.3. Prédateurs à place centrale 21
4. Problématique et structure de la thèse 22
4.1. Problématique et hypothèses de travail 22
4.2. Plan de la thèse 23

II. Méthodes 28
1. Modèle biologique 28
1.1. Réseau trophique de L'Océan Austral 28
1.2. Le manchot royal 30
1.2.1. Présentation générale 30
1.2.2. Contraintes et adaptations 32
1.3. Justification du choix du modèle 33
2. Méthodes 34
2.1. Suivi à long terme 34
2.2. Indices de qualité 35
2.3. Mesure du comportement de prospection alimentaire : étude multi-échelles 36
2.3.1. A l'échelle d'une saison de reproduction 36
2.3.2. Analyse des trajets et des cycles 37
2.3.3. Bio-logging 39
2.4. Analyses des données 41
2.4.1. Analyse des plongées 41
2.4.2. Analyses et dosages des échantillons 46

2.4.3. Analyses statistiques : Modèles mixtes 47

III. Effort de recherche alimentaire lors d'une saison de reproduction 50
1. Problématique et objectif 50
2. Résultats principaux 50
3. Discussion 51
4. Perspectives 51
5. Articles 52

IV. Effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de prospection alimentaire 80
1. Problématique et objectif 80
2. Résultats principaux 80
3. Discussion 81
4. Perspectives 81
5. Articles 82

V. L'effet de l'âge sur des paramètres biomécaniques de la plongée 104
1. Résultats principaux 104
2. Discussion 105
3. Perspectives 105
4. Articles 106

VI. Discussion générale 126
1. L'effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de recherche alimentaire .. 126
1.1. Zones d'alimentation 126
1.2. Type de proies 130
1.3. Effort de recherche alimentaire 132
1.4. Capacités physiques et physiologiques liées à la plongée 134
2. Applications à d'autres espèces 136
2.1. Autres espèces à stratégies de reproduction lente 136
2.2. Espèces à stratégie de reproduction rapide 139
2.3. Espèces à croissance continue 139
3. Autres facteurs influençant les stratégies de recherche alimentaire ? 140
3.1. Le stress oxydatif 141
3.2. Les Télomères 143

VII. Perspectives et conclusions 160
1. Liens entre les activités de pêche et de reproduction 160
1.1. Succès reproducteur 160
1.2. Phénologie de la reproduction 163
1.3. Match-Mismatch 163
2. Limites de nos études 165
2.1. Limites d'une approche transversale 165
2.2. Sélection et plasticité phénotypique 166

Bibliographie 170

Introduction

"Population and evolutionary ecologists (…) highlight differences in 'individual quality' to explain variation among individuals in traits associated with survival and reproduction".

Wilson & Nussey 2010

I. Introduction

1. Contexte général

L'hétérogénéité ou la 'variabilité interindividuelle' au sein d'une population constitue un facteur essentiel à la sélection naturelle (Stearns 1992). En effet, un des points fondamentaux dans les études des caractéristiques individuelles liées à la reproduction et à la survie, ou traits d'histoire de vie, est de déterminer les différentes caractéristiques individuelles qui vont favoriser disproportionnellement la reproduction et ainsi contribuer à la génération suivante. Négliger cette variabilité entre les individus peut conduire à de mauvaises interprétations des compromis entre traits d'histoire de vie, comme par exemple celui entre reproduction et maintenance (Vaupel et Yashin 1985 ; Cam *et al.* 1998).

1.1. Traits d'histoire de vie

La 'théorie des traits d'histoire de vie' se situe au cœur de la biologie et est essentielle pour comprendre comment la sélection naturelle façonne les caractères des individus. Cette théorie, entre autres, vise à expliquer les variations observées au niveau des principales caractéristiques de vie des individus (Stearns 1992 ; Roff 1992). Parmi les 'traits d'histoire de vie' on peut trouver la taille à la naissance et à la maturité sexuelle, la longévité ou encore le nombre, la taille et le sex-ratio des descendants. Ces traits phénotypiques sont déterminés par le génotype d'un individu, mais également par les conditions environnementales dans lesquelles il grandit et se développe. Toutefois, dans un environnement changeant, un individu a la capacité d'exprimer plusieurs phénotypes à partir d'un génotype donné, afin de s'adapter le mieux possible à son milieu. Cette capacité est appelée la plasticité phénotypique (Stearns 1992). La plasticité phénotypique favorise ainsi la valeur sélective ou '*fitness*' de l'individu, c'est-à-dire son aptitude à transmettre ses gènes dans la population.

Dans le cadre de la théorie de l'évolution (Darwin 1859), les individus d'une population d'aptitudes phénotypiques diverses vont être soumis à la sélection naturelle. Ces individus vont ainsi être sélectionnés en fonction de leurs caractéristiques phénotypiques et de l'adéquation de celles-ci aux conditions environnementales. Pour que cette sélection se fasse, il est essentiel que ces variations phénotypiques se traduisent par des différences de valeur sélective, et qu'il s'agisse de traits phénotypiques héritables d'une génération à l'autre. Dans ce contexte, on pourrait s'attendre à ce qu'un individu parfaitement adapté aux contraintes environnementales auxquelles il a été soumis, avec des traits phénotypiques sélectionnés, ait

une valeur sélective proche du maximum, c'est-à-dire pouvant se reproduire *ad vitam aeternam*. Or, cet être, appelé 'démon de Darwin', n'existe pas. En effet, les contraintes évolutives (contraintes phylogénétiques, génétiques et physiologiques ; Futuyma 1998) vont amener les individus à faire des compromis. Ainsi, selon le principe d'allocation des réserves, les animaux doivent allouer l'énergie dont ils disposent entre différentes activités qui ne peuvent s'exprimer simultanément. L'un des compromis d'investissement énergique le plus connu concerne l'allocation différentielle que les individus doivent réaliser entre la croissance, la maintenance et la reproduction (Figure I.1) (Stearns 1989).

Ces compromis mènent à diverses stratégies démographiques qui peuvent être définies notamment à partir du taux reproductif d'une espèce : stratégie r-K (Pianka 1970) ou lente-rapide (Stearns 1983 ; Gaillard *et al.* 1989). Pour ne citer que 2 stratégies extrêmes, les espèces de type '*r*' ou '*rapide*', telles que la drosophile (*Drosophila sp*), sont des espèces présentant une courte durée de vie, un fort taux de reproduction et un âge précoce à la première reproduction. Inversement, les espèces '*longévives*' (ou de type '*K*' ou '*lente*') présentent un faible taux de reproduction et se reproduisent pour la première fois à un âge avancé. C'est le cas des grands mammifères comme le chevreuil (*Capreolus capreolus*), ou de certains oiseaux comme l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*). La valeur sélective des adultes chez ces espèces longévives est généralement plus forte que celle de leur descendance, ce qui implique de forts compromis entre reproduction et maintenance (Stearns 1992).

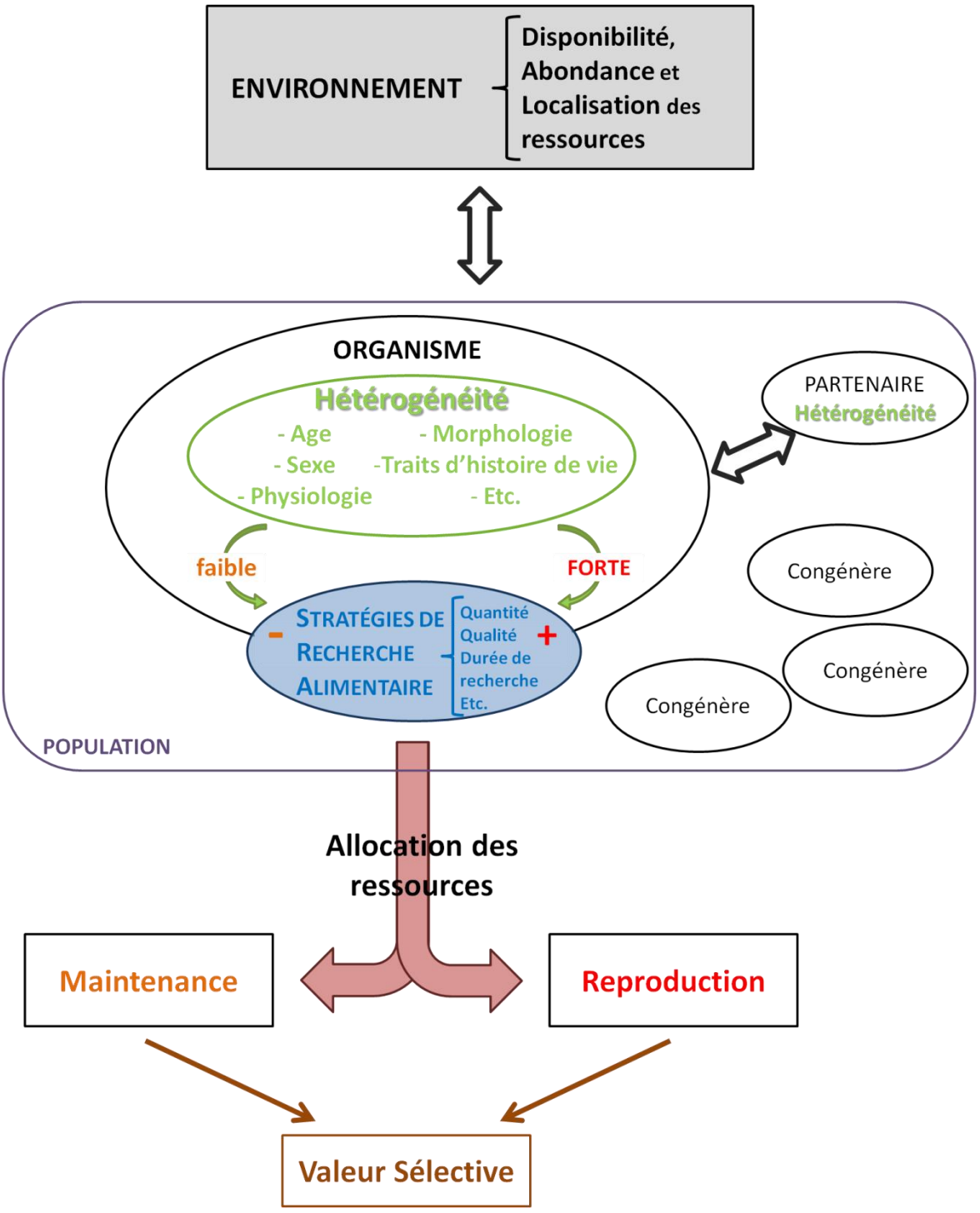


Figure I.1 : ***Schéma simplifié des compromis d'allocation des ressources. L'hétérogénéité interindividuelle d'un organisme (i.e. son âge, son sexe ou certains traits d'histoire de vie comme le nombre de tentatives de reproduction ou sa taille à la naissance) affecte le comportement de recherche alimentaire et l'allocation des ressources en faveur de la reproduction ou de la maintenance. Cet organisme sera également en interaction avec ses congénères et/ou son partenaire, ainsi qu'avec son environnement. La valeur sélective est la capacité des individus à transmettre leurs gènes aux générations futures.***

1.2. Variabilité interindividuelle

Des corrélations positives inattendues entre traits d'histoire de vie habituellement opposés peuvent parfois être observées (Clutton-Brock 1985 ; Yoccoz *et al.* 2002 ; Moyes *et al.* 2006). Par exemple, la probabilité de se reproduire est non seulement affectée par l'âge de l'individu, mais également par l'effort qu'il a engagé dans sa reproduction l'année précédente (Moyes *et al.* 2011). Ceci peut-être expliqué par le fait que la quantité d'énergie disponible varie fortement d'un individu à l'autre au sein d'une population selon leur aptitude à acquérir des informations sur leur environnement (Van Noordwijk et Dejong 1986). En effet, certains traits phénotypiques sont corrélés à la survie et/ou à la reproduction chez des individus dits de 'bonne qualité' (Cam *et al.* 2002). Ainsi, chez des individus avec un faible effort reproducteur l'année n-1, la probabilité de se reproduire avec succès l'année n diminue avec l'âge des individus. Inversement lorsque l'effort reproducteur l'année n-1 est fort, la probabilité de se reproduire avec succès augmente avec l'âge.

Récemment, Wilson et Nussey (2010) ont défini cette hétérogénéité, ou 'qualité individuelle', comme étant la représentation des différences entre individus au niveau d'un trait phénotypique. Une gamme extrêmement variée de traits phénotypiques peut être utilisée pour définir la qualité : le succès reproducteur (Moyes *et al.* 2009), des indices de condition corporelle (Blums *et al.* 2005), des traits morphologiques (couleurs de pelage ou du plumage ; Siefferman et Hill 2005) ou encore la longévité (Tuljapurkar *et al.* 2009) (Table I.1). La notion d'histoire de vie 'état-dépendante' a également été développée par des théoriciens : il s'agit des états ou conditions individuelles, qui peuvent être des caractéristiques physiologiques, comportementales, ou morphologiques, qui vont amener les organismes à adopter des stratégies d'histoire de vie spécifique (McNamara et Houston 1996 ; Wendeln et Becker 1999). Ainsi, ces caractéristiques peuvent inclure, par exemple la surface du territoire et la disponibilité des ressources de l'individu, la charge parasitaire, la capacité à trouver de la nourriture, les réserves énergétiques, les statuts hormonaux, ou l'âge (Auer *et al.* 2010 ; Descamps *et al.* 2011). Par exemple, prenons le cas d'un animal dont le risque de prédation varie avec la condition corporelle. Si un individu, dont la condition corporelle est changeante, se nourrit dans un environnement dangereux, il change sa prise de risque pour se nourrir suivant cette condition corporelle, ceci en restant plus ou moins longtemps sur un site, ou en choisissant un site différent (McElreath et Strimling 2006). L'hétérogénéité individuelle résulte ainsi de la combinaison des variations de nombreux traits génétiques ou phénotypiques

(Wilson et Nussey 2010). C'est pourquoi ‘estimer’ la qualité individuelle en milieu naturel est extrêmement difficile.

Du fait de cette hétérogénéité interindividuelle, les individus vont adopter des stratégies d’histoire de vie. Les phénotypes présents dans une population vont définir le rôle de chaque individu et leur capacité ou non à se reproduire, et seront donc sous l’influence de la sélection naturelle. En effet, certains traits phénotypiques peuvent être sélectionnés ou non au sein d’une population, et ainsi être favorisés, ou inversement défavorisés, au cours de l’évolution. Par exemple la couleur du plumage ou pelage a une grande importance notamment dans le choix du partenaire au moment de la formation des couples (rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*) : Møller 1993 ; chouette effraie (*Tyto alba*) : Roulin 1999). Les premières études sur la communication vocale chez les vertébrés (Clutton-Brock et Albon 1979 ; McComb 1987 ; Galeotti 1998) ont également montré que certaines caractéristiques de ces signaux donnent des informations sur la qualité de l’individu les émettant lors des interactions sexuelles (crapaud commun (*Bufo bufo*) : Davies et Halliday 1978 ; rousserolle turdoïde : Catchpole et Slater 1995 ; tortue d’Hermann *Testudo hermanni* : Galeotti *et al.* 2005). Lors des pariades, le choix d’un partenaire sera donc basé sur les caractéristiques acoustiques de ses chants. De même, les taux basaux hormonaux vont faire qu’un individu sera plus ou moins sensible au stress dû à un facteur présent dans son environnement (de type prédation ou anthropique). Aussi, ces taux hormonaux représentent une des composantes de la qualité individuelle (Angelier *et al.* 2010). Une augmentation ou diminution des taux d’hormones chez certains organismes (la corticostérone ou la prolactine par exemple) conduisent à des stratégies d’histoire de vie telles que l’abandon de nid chez certains oiseaux (Groscolas *et al.* 2008 ; Spée *et al.* 2010).

Enfin, certains traits d’histoire de vie (Table I.1) sont également source d’hétérogénéité entre individus, tels que l’âge à la maturité sexuelle (Côté et Festa-Bianchet 2001), les conditions environnementales lors des premières années de la vie (Nussey *et al.* 2007), le nombre de petits élevés jusqu’au sevrage (Cobley *et al.* 1998), ou la date d’entrée en reproduction (DeForest et Gaston 1996). Une autre source d’hétérogénéité au sein des populations, surtout chez les espèces longévives, est l’âge des individus, et l’expérience qu’ils peuvent acquérir au cours de leur vie dans la conduite des différentes tâches liées à l’obtention des ressources et leur allocation entre reproduction et maintenance. L'âge et l'expérience étant

Tableau I.1 : ***Mesures utilisées pour décrire la qualité. Synthèse bibliographique adaptée de Moyes et al. 2009.***

Traits de qualité	Exemples	Espèces	Références
Période de reproduction	Arrivée sur le site de reproduction	Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*)	Siitari et Huhta 2002
	Date d'éclosion	Faucon émerillon (*Falco columbarius*)	Espie *et al.* 2004
		Océanite culblanc (*Oceanodroma leucorhoa*)	Blackmer *et al.* 2005
	Date de ponte	Gravelot à collier interrompu (*Charadrius alexandrinus*)	Amat 2005
		Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*)	Ardia 2005 ; Bowlin et Winkler 2004
		Guillemot de Troïl (*Uria aalge*)	Lewis *et al.* 2006
		Fuligule milouin (*Aythya ferina*)	Blums *et al.* 2005
		Canard souchet (*Anas clypeata*)	
		Fuligule morillon (*Aythya fuligula*)	
Effort de reproduction	Succès de la reproduction	Océanite culblanc	Blackmer *et al.* 2005
	Proportion de l'effort reproducteur âge-dépendant	Cerf élaphe (*Cervus elaphus)*	Moyes *et al.* 2006
	Poussins précédemment élevés et nombre de tentatives de reproductions précédentes	Guillemot de Troïl	Lewis *et al.* 2006
		Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophrys*)	Angelier *et al.* 2010
Investissement maternel	Taille corporelle	Faucon émerillon	Espie *et al.* 2004
		Eider à duvet (*Somateria mollissima*)	Hanssen *et al.* 2006
	Volume de l'œuf	Océanite culblanc	Blackmer *et al.* 2005
		Gravelot à collier interrompu	Amat 2005
		Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*)	van de Pol et Verhulst 2006
Longévité	Survie	Faucon émerillon	Espie *et al.* 2004
Mesures du début de vie	Masse juvénile	Cheuvreuil (*Capreolus capreolus*)	Pettorelli *et al.* 2001
	Âge à la maturité	Chèvre des montagnes Rocheuses (*Oreamnos americanus*)	Côté et Festa-Bianchet 2001
Capacité d'élevage	Approvisionnement des jeunes	Merle noir (*Turdus merula*)	Preault *et al.* 2005
Conditions	Masse corporelle	Ecureil roux d'Amérique (*Tamiasciurus hudsonicus*)	Steury et Murray 2003
		Gravelot à collier interrompu	Amat 2005
	Indices de masse et des ailes	Fuligule milouin, Canard souchet, Fuligule morillon	Blums *et al.* 2005
	Indice de condition	Campagnols (*M. agrestis* and *M. rossiaemeridionalis*)	Norrdahl *et al.* 2004
Age et Expérience	Age	Epervier d'Europe (*Accipiter nisus*)	Forslund et Pärt 1995
		Lézards léopards (*Crotaphytus wislizeni* et *Masticophis taeniatus*)	Pianka et Parker 1975
		Mouton (*Ovis aries*)	Mysterud *et al.* 1997
		Otarie subantarctique (*Arctocephalus tropicalis*)	Beauplet *et al.* 2006
	Expérience	Manchot Adélie (Pygoscelis adeliae)	Lescroël *et al.* 2009 et 2010
		Spermophile de Colombie (*Spermophilus columbianus*)	Broussard *et al.* 2008

des éléments essentiels dans la théorie des traits d'histoire de vie, nous nous sommes penchés plus précisément sur ces facteurs au cours de cette thèse.

1.3. Âge et Expérience

Chez les espèces dites 'rapides', les effets de l'âge et de l'expérience sur les performances ou les comportements sont peu visibles, ou alors sur une échelle de temps extrêmement courte (Hesselberg et Lehmann 2009). Néanmoins, chez certains insectes sociaux, il a été montré que les tâches assurées par les individus évoluent au cours de leur vie, aussi courte soit-elle. C'est notamment le cas de l'abeille (*Apis mellifera*), pour laquelle les ouvrières vont assurer successivement le nettoyage de la ruche, les soins apportés au couvain, le gardiennage et le butinage au cours d'une vie de quelques semaines à quelques mois (Winston 1987).

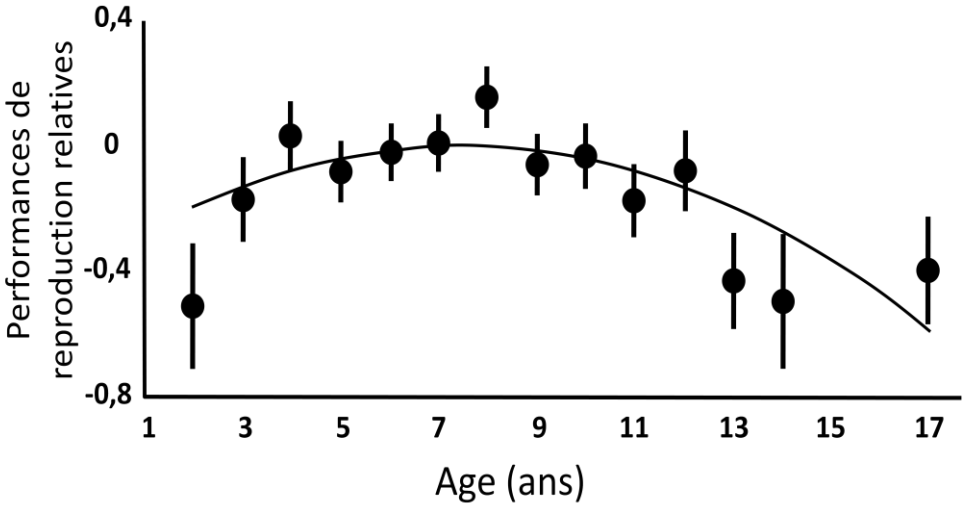


Figure I.2 : ***Relations entre les performances reproductrices (masse des petits, durée de nourrissage, succès reproducteur) et l'âge chez le manchot pygmé (Eudyptula minor)(d'après Nisbet et Dann 2009).***

Chez les espèces longévives, on peut s'attendre à ce que l'âge et l'expérience soient considérés comme linéairement corrélés, puisqu'ils sont associés (Pärt 1995). En effet, au cours de leur vie et au fil des années, les individus répètent et multiplient les différentes tâches (pariade, accouplement, soins parentaux, etc.). Ils acquièrent ainsi de l'expérience grâce à leurs succès et échecs successifs. Le conflit entre maintenance et reproduction est très fort dans les premières années de la vie (Stearns 1992). Avant la maturité sexuelle, les

juvéniles allouent l'énergie dont ils disposent entre leur propre maintenance et leur croissance. Puis, ce conflit diminue lorsque l'individu croît, prend de l'âge et acquiert peu à peu de l'expérience pour atteindre un plateau de performances optimales. Celles-ci se stabilisent avant que l'intensité du conflit entre maintenance et reproduction ne bascule à nouveau lorsque l'individu atteint le stade de 'sénescence', qui correspond généralement à la détérioration progressive des performances individuelles d'un organisme (Monaghan *et al.* 2008). On observe ainsi classiquement une courbe en cloche de la relation entre les performances reproductrices et l'âge (Figure I.2) (*e.g.* Pianka et Parker 1975 ; DeForest et Gaston 1996 ; Forslund et Pärt 1995 ; Beauplet *et al.* 2006 ; Browen *et al.* 2006, Nisbet et Dann 2009).

Plusieurs études sur les oiseaux et mammifères longévifs ont ainsi montré une nette augmentation des chances de se reproduire après la première tentative de reproduction (Wooller et Coulson 1977 ; Mougin *et al.* 1987 ; Newton 1989 ; Wooller *et al.* 1990 ; Boyd *et al.* 1995 ; Berman *et al.* 2009 ; Aubry *et al.* 2009). Une tendance similaire est observée lorsque l'on s'intéresse au succès reproducteur (estimé en terme de taille de la ponte, de succès à l'éclosion ou de succès au sevrage), avec une augmentation de celui-ci après la première tentative (Ryder 1980 ; Gaillard *et al.* 1994 ; Lunn *et al.* 1994 ; Clutton-Brock *et al.* 1996 ; Marrow *et al.* 1996 ; Limmer et Becker 2010). Plusieurs études se sont alors concentrées sur l'influence de cette première année de reproduction. Ces études ont constaté qu'il existe une faible probabilité de se reproduire avec succès cette première année (Newton 1986), une forte probabilité d'être non-reproducteur l'année suivante (Viallefont *et al.* 1995) et un taux de survie ou de retour plus faible l'année suivante par rapport aux individus expérimentés (Wooller *et al.* 1989 ; Clutton-Brock *et al.* 1996).

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette relation âge-dépendante des performances de reproduction, et notamment les « selection-restraint-constraint hypotheses » (Curio 1983).

L'hypothèse de la sélection

Selon l'hypothèse de la sélection, il existerait une sélection différentielle entre les individus suivant leur phénotype (Curio 1983 ; Forslund et Pärt 1995) (Figure I.3). Au sein d'une jeune cohorte, il existerait une grande hétérogénéité entre les individus, et on observerait un large spectre de performances, avec des individus beaucoup plus performants que d'autres. Puis, au fil du temps, on observerait progressivement la disparition des individus

moins performants. Si bien que la proportion des individus de bonne qualité, ayant de bonne performance de reproduction, augmenterait au sein d'une classe d'âge. Cela expliquerait le succès reproducteur plus élevé en moyenne dans une cohorte plus âgée par rapport à une cohorte plus jeune.

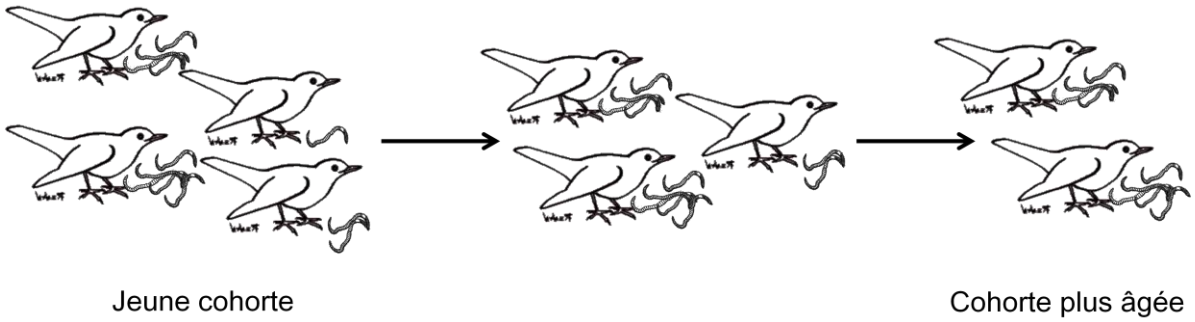


Figure I.3 : ***Hypothèse de séléction***
Survie différentielle des individus suivant leur phénotype, avec la disparition progressive des individus les moins performants.

L'hypothèse de la restriction

L'hypothèse basée sur la restriction de l'effort de reproduction prend en compte l'espérance de reproduction (Curio 1983 ; Forslund et Pärt 1995 ; Broussard *et al.* 2003) (Figure I.4). En effet, un jeune individu réduirait son effort de reproduction afin de maximiser ses chances de survie et ses reproductions futures puisque celles-ci sont nombreuses. Alors qu'un vieux reproducteur va s'investir beaucoup dans sa reproduction car ses chances de se reproduire dans le futur sont faibles. D'où une différence dans l'effort de reproduction lié à l'âge.

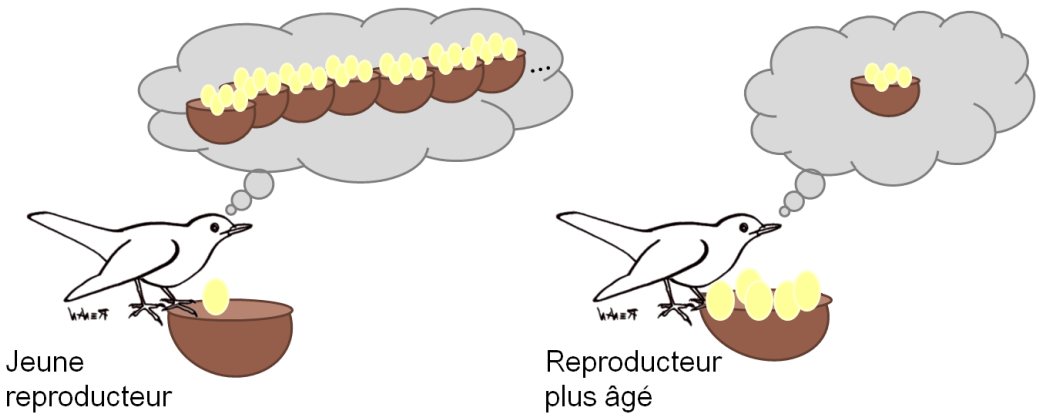


Figure I.4 : ***Hypothèse de la restriction***
Différence d'effort reproducteur observée en fonction de l'âge des individus, basé sur l'espérance de reproduction.

L'hypothèse de la contrainte

La reproduction serait limitée par l'état physiologique et les compétences acquises par un individu, et avec l'âge, les individus augmenteraient leurs compétences dans différentes tâches (Curio 1983 ; Browen *et al.* 2006). De nombreuses études émettent ainsi l'hypothèse selon laquelle cette amélioration des performances de reproduction âge-dépendante réside en l'acquisition de connaissances sur le milieu et l'optimisation dans son exploitation (Lack 1968 ; Forslund et Larson 1992 ; Lunn *et al.* 1994). Ainsi, chez de nombreuses espèces, l'augmentation du succès de reproduction avec l'âge est fortement corrélée à une amélioration des performances dans la conduite des tâches liées à la reproduction et à l'investissement parental, comme les soins apportés aux jeunes (Pärt 1995 ; Broussard *et al.* 2008), la qualité et la quantité de nourriture apportées aux jeunes (Rütz *et al.* 2006 ; Field *et al*. 2007), et la protection face à certains prédateurs (Ozoga et Verme 1986). De plus, il a été observé qu'une des principales causes du faible succès reproducteur des individus lors de leur première tentative de reproduction réside dans le fait qu'ils se reproduisent plus tardivement dans la saison que les reproducteurs plus expérimentés (DeForest et Gaston 1996 ; Ezard *et al.* 2007 ; McCleery *et al.* 2008). Ce phénomène est surtout observé les années où les conditions environnementales sont plus difficiles (Lunn *et al.* 1994).

En s'intéressant à la qualité individuelle chez des individus d'âge connu, il a été observé que certains traits phénotypiques associés à l'âge avaient une influence sur les performances de reproduction. A un âge donné, des individus dits de 'meilleure' qualité en terme de succès reproducteur (en nombre de jeunes élevés jusqu'au sevrage, par exemple), voient ainsi leurs performances reproductrices augmentées. Ce feedback positif entre succès reproducteur et performances reproductrice a notamment été démontré chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) : à un âge donné, les biches ayant élevé un plus grand nombre de faons, présentent des performances reproductrices plus importantes et des coûts de reproduction plus faibles par rapport aux biches ayant élevé peu de petits (Moyes *et al.* 2011) (Figure I.5).

Dans la cadre de ma thèse, je suis partie de cette dernière hypothèse selon laquelle avec l'âge et l'expérience que les individus peuvent acquiérirent, il y aurait une amélioration des compétences dans certaines tâches. Comme un des points centraux des compromis entre traits d'histoire de vie réside dans les stratégies de recherche alimentaire et la capacité qu'un

individu aura à allouer l'énergie acquise préférentiellement à une fonction plutôt qu'à une autre nous nous sommes concentrés sur cette fonction.

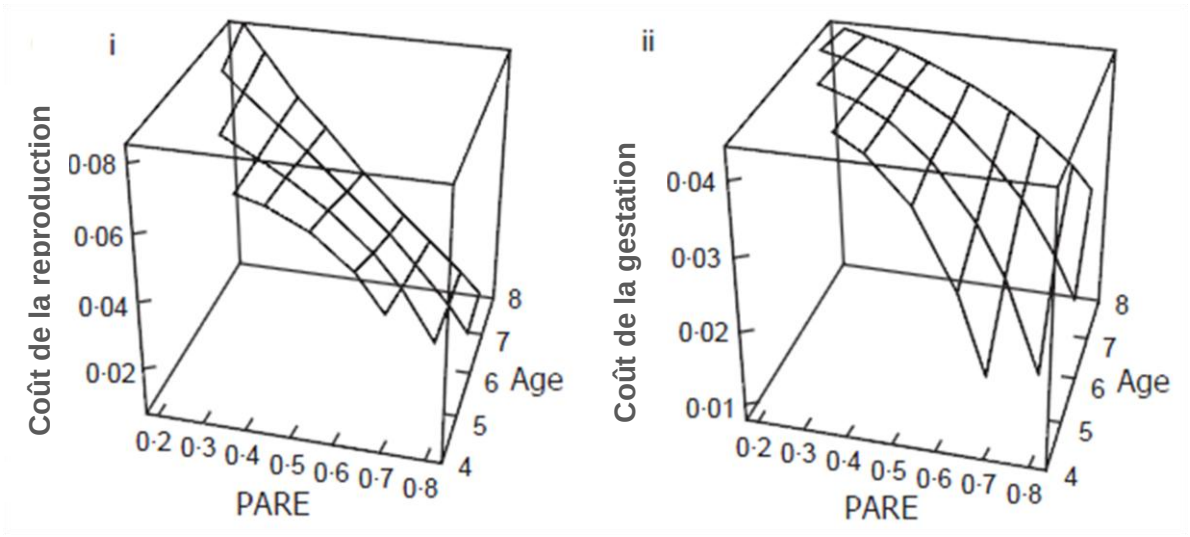


Figure I.5 : ***Performances reproductrices chez des biches (Cervus elaphus) : i) coût de la reproduction et ii) coût de la gestation en fonction de l'âge et la proportion de l'effort de reproduction par rapport à l'âge (PARE = nombre de faons total / âge-2 ; 2 correspondant aux deux premières années d'immaturité). (Source : Moyes et al. 2011).***

2. Stratégies de prospection alimentaire

Les stratégies de recherche alimentaire d'un individu, influencées par la disponibilité des ressources dans son environnement, vont déterminer la quantité et la qualité de nourriture et par conséquent l'énergie que l'organisme va acquérir et pouvoir ensuite allouer aux différentes fonctions. Ces stratégies vont donc avoir un effet sur la croissance des individus (Higginbottom 2000), mais également sur leur maintenance, particulièrement en cas de limitations extrêmes des ressources (Oro et Furness 2002 ; Oro *et al.* 2004), et/ou sur la reproduction (Williams *et al.* 1993 ; Gaston *et al.* 2006 ; Le Bohec *et al.* 2008), et donc sur les compromis entre ces fonctions (Figure I.1). Ces stratégies alimentaires peuvent être estimées soit par la quantité et/ou la qualité des repas rapportées aux petits (Lindberg et Sedinger 1998 ; Higginbottom 2000), la fréquence des nourrissages (Berrow *et al.* 2000) ou l'effort de recherche alimentaire (Cobley *et al.* 1998), soit par la condition corporelle des petits au sevrage (Berrow *et al.* 2000), leur croissance (Berrow *et al.* 2000 ; Higginbottom 2000) ou leur survie (Williams *et al.* 1993 ; Cobley *et al.* 1998).

2.1. Revue non exhaustive des facteurs influençant les stratégies alimentaires

2.1.1. La morphologie et la condition corporelle

Il a été observé, chez le manchot à jugulaire (*Pygoscelis antarctica*), que des parents de plus grande taille rapportent plus de nourriture à leurs petits (de León *et al.* 1998). En effet, les individus n'ont pas les mêmes capacités physiologiques suivant leur taille et masse corporelles. C'est notamment le cas des animaux marins plongeurs à respiration aérienne, notamment les oiseaux plongeurs, les otaries et les phoques. Au sein d'une espèce, plus un individu est gros, plus sa capacité à plonger profondement et longtemps est augmenté (Schreer et Kovacs 1997). A titre d'exemple, chez les lions de mer (*Zalophus californianus*), la taille corporelle des mâles aurait un effet positif sur l'efficacité de recherche alimentaire, avec une augmentation de la durée des plongées alimentaires et une diminution du temps passé en mer (Weise *et al.* 2010).

De plus, on peut trouver des différences de régime alimentaire suivant la taille de l'individu. En effet le territoire qu'un individu va pouvoir exploiter va dépendre de ses capacités de vol qui, sont elles-mêmes fortement influencées par la charge alaire. Ainsi, les plus grosses des petites chauves-souris brunes (*Myotis lucifuges*), ayant une charge alaire plus importante, vont exploiter des habitats moins importants et moins fournis en proies (Kalcounis et Brigham 1995). Des individus affaiblis par des blessures au niveau des membres par exemple, sont affectés lors de leurs déplacements et par conséquent lors de la recherche alimentaire. Par ailleurs, un prédateur ne va pas pouvoir s'attaquer à une proie de trop grande taille s'il est de faible corpulence. Ainsi lors de son approche vers sa proie, il va évaluer sa taille avant de l'attaquer. S'il estime que celle-ci est trop importante, le prédateur va fuir puisqu'il y a risque de devenir lui-même une proie. Ces comportements de fuite ont été observés notamment chez des espèces de lézards (*Sceloporus jarrovii* et *S. virgatus*) (Cooper et Stankowich 2010).

2.1.2. Le sexe

Chez certaines espèces, les mâles et les femelles peuvent présenter différentes stratégies de recherche alimentaire ou régime alimentaire. Dans les harems de lions (*Panthera leo*), les mâles profitent des proies chassées par les femelles, sauf lorsque les proies sont trop imposantes. En effet, lorsque celles-ci deviennent trop grosses, les mâles aident les femelles à

les chasser (Caraco et Wolf 1975). De plus, dans une population de grizzlys (*Ursus arctos*), il a été montré, grâce à des analyses isotopiques, qu'il existe une différence sexuelle de régime alimentaire et de niveau trophique (Edwards *et al.* 2011).

Au sein d'une espèce, en dehors de la période de reproduction, les mâles et les femelles peuvent exploiter des habitats différents (Clutton-Brock *et al.* 1982). Une des hypothèses pour expliquer cette observation est d'éviter la compétition intersexuelle. Une étude récente a montré que les femelles de cormorans impériaux mâles (*Phalacrocorax atriceps*) réalisent majoritairement des plongées benthiques, alors que les mâles, ont une plus grande plasticité comportementale et effectuent aussi bien des plongées pélagiques que benthiques (Quillfeldt *et al.* 2011). Une autre hypothèse serait que les stratégies alimentaires différentielles observées sont la conséquence de la différence d'investissement énergétique dans la reproduction et l'élevage des petits entre les deux partenaires (Perrigo et Bronson 1985). En effet, chez certaines espèces, les poussins sont préférentiellement nourris par l'un des deux parents. C'est le cas notamment de l'albatros hurleur qui réalise à la fois des voyages courts pour nourrir son poussin, et des voyages plus long pour restaurer ses réserves. Les mâles, qui nourrissent plus leur poussin (61% des repas des poussins par rapport à la totalité des repas) réalisent plus de voyages courts (Weimerskirch *et al.* 1997).

2.1.3. La personnalité

Chez de nombreuses espèces, que se soient chez les mammifères, les oiseaux, les reptiles ou encore les insectes, des traits comportementaux tels que l'agressivité, le niveau d'activité, la réactivité, la prise de risque ou l'audace sont considérés comme reflétant la personnalité d'un individu (Clark et Ehlinger 1987 ; Gosling 2001). Ces traits de caractères auraient un effet sur les comportements des organismes.

Dans un groupe, le statut de l'individu va notamment influer sur les comportements alimentaires, surtout lorsque les ressources sont limitées. Ainsi, des moutons (*Ovis aries*) plus 'audacieux' auront plus tendance à quitter le groupe pour brouter dans une autre zone que les moutons 'peureux' (Michelena *et al.* 2009). De la même manière, chez les bernaches nonnette (*Branta leucopsis*), la dominance a un effet positif sur le temps passé à fourrager. Les individus 'peureux' sont quant à eux plus chapardeurs et profitent des zones de nourrissage des autres individus (Kurvers *et al.* 2010). Dans le cas où la recherche alimentaire est sous le risque de la prédation, la personnalité d'un individu et son degré de prise de risque vont déterminer l'habitat dans lequel il ira se nourrir (McElreath et Strimling 2006).

2.1.4. L'âge et l'expérience

L'augmentation des performances reproductrices âge-dépendantes pourrait consister en l'amélioration des capacités des individus à trouver leur nourriture, à détecter des zones d'alimentation ou à mémoriser la localisation des zones favorables préalablement utilisées, et/ou à capturer les proies (Lack 1968 ; Daunt *et al.* 2007).

Le cas particulier des juvéniles

Du stade juvénile au stade adulte, les individus allouent préférentiellement leur énergie à leur croissance et à leur maintenance (Stearns 1989). Le sevrage correspond au moment où les jeunes doivent apprendre à assurer seuls leurs déplacements et à trouver leur nourriture par eux-mêmes. Une phase de transition est souvent observable après le sevrage des petits. Ainsi chez les certains primates, notamment chez les lémuriens et les ouistitis, après leur sevrage, les petits se voient toujours apporter de la nourriture par leurs parents ou d'autres individus (Tardif *et al.* 1993). Les petits profitent de cette phase de transition pouvant aller de quelques jours à plusieurs semaines, dans le cas des oiseaux marins, comme le guillemot de Brünnich *Uria lomvia* (Gaston et Jones 1998), pour acquérir certaines connaissances sur leur environnement et la manière de l'exploiter efficacement. Dans la nature, on observe ainsi l'apprentissage ou la transmission de certains comportements sociaux, comme par exemple, les petits chimpanzés (*Pan troglodytes*) qui apprennent à casser les noix à l'aide de pierres en observant et en imitant leurs mères. Chez le grand dauphin (*Tursiops sp.*), il existe un enseignement des différentes tactiques d'alimentation de la mère à ses descendants (Sargeant et Mann 2009). De même chez les suricates (*Suricata suricatta*) les mères enseignent à leurs petits la manipulation de proies vivantes ce qui leur permet d'acquérir plus rapidement les méthodes de chasse (Thornton et McAuliffe 2006). Pour les ours polaires immatures (*Ursus maritimus*) qui ne sont pas encore capables d'attraper efficacement des phoques (Stirling et Latour 1978), cette période d'apprentissage, nécessaire, peut atteindre jusqu'à 2 ans.

Après cette étape d'apprentissage, ou dans certains cas directement après le sevrage, les juvéniles sont livrés à eux-mêmes pour se procurer leur nourriture. Néanmoins, dans certains cas, leurs physiologie, morphologie ou anatomie font qu'ils ne présentent pas les mêmes comportements et capacités de recherche alimentaire que les adultes. De nombreuses études chez les oiseaux et les mammifères ont montré que les jeunes sont moins efficaces dans la recherche de nourriture (Burger 1980 ; Weigl et Hanson 1980 ; Gochfeld et Burger

1984). Mais, avec la répétition de certaines tâches et l'accumulation d'expérience, les jeunes deviennent capables d'améliorer leurs performances (Takechi *et al.* 2009). A un jeune âge par exemple, les ouistitis communs (*Callithrix jacchus*) sont capables d'attraper seulement des petites proies (inférieures à 2 cm), puis l'efficacité dans la capture de proies de plus grande taille augmente avec l'expérience (Schiel *et al.* 2010). Cette période d'apprentissage constitue une étape extrêmement importante pour l'organisme, puisqu'elle peut l'affecter pour le reste de sa vie. En effet, chez les espèces longévives, l'inexpérience dans certaines tâches conduisant à des comportements inadaptés, serait partiellement responsable de la forte mortalité juvénile observée (Lack 1954).

Les comparaisons entre adultes et juvéniles font partie des études les plus anciennes puisqu'il s'agit de catégories pour lesquelles les différences sont en général fortement marquées et facilement identifiables. Néanmoins, il existe des difficultés pratiques dans l'étude de ces individus puisqu'ils ne sont pas fixés à un lieu de reproduction pour ce qui est des juvéniles. Dans le cadre de cette thèse nous ne nous sommes pas intéressés à cette phase, mais nous avons considéré des individus reproducteurs.

L'âge adulte

Les études sur les performances de recherche alimentaire des premiers reproducteurs restent très peu nombreuses. En effet, l'examen des effets de l'âge nécessite la mise en place de suivis à long terme d'individus d'âge connu. Contrairement aux juvéniles, les jeunes reproducteurs ont généralement peu de caractères morphologiques distinctifs par rapport aux reproducteurs expérimentés. Chez certains oiseaux on peut voir tout de même des différences au niveau de la pigmentation du plumage (chez le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) : Nicolaus *et al.* 2007). Dans les suivis à long terme où l'âge des individus n'est pas connu, l'expérience de reproduction devient la variable prépondérante (Daunt *et al.* 2007 ; Lescroël *et al.* 2009). Les changements dans les capacités à trouver de la nourriture vont ainsi affecter l'approvisionnement des petits et le succès reproducteur (Stearns 1992). Chez des espèces d'oiseaux, il a été mis en évidence une amélioration dans la prospection alimentaire avec l'âge (Desrochers 1992 ; Zimmer *et al.* 2011a). L'efficacité de recherche alimentaire est alors estimée en termes de taux d'énergie gagnée (efficacité de recherche alimentaire) et du temps ou effort consacré à la recherche alimentaire. Néanmoins, dans de nombreux cas, cette amélioration se trouve masquée par les conditions environnementales (Galbraith *et al.* 1999 ; Reid 1998). Effectivement, il semblerait que les différences entre jeunes reproducteurs et

reproducteurs expérimentés soient plus marquées lorsque les conditions environnementales rendent l'accès aux ressources plus difficiles (Sydeman *et al.* 1991). Dans un environnement changeant où la distribution et l'abondance des proies sont hétérogènes et imprévisibles, il est indispensable que les individus trouvent le plus rapidement possible les zones d'alimentation, et surtout sachent les exploiter de manière optimale.

De l'étude des animaux qui vont se nourrir à partir de leur site de reproduction (c'est le cas de certains mammifères marins qui se reproduisent à terre, ou des oiseaux), dérive la théorie de l'approvisionnement optimal développée par de nombreux auteurs, en commençant par Mac Arthur et Pianka (1966), puis Charnov (1976) et Stephens et Krebs (1986). D'après cette théorie, un individu a tout intérêt à sélectionner au mieux sa nourriture et ses sites de nourrissage de manière à maximiser les gains d'énergie tout en minimisant les pertes, c'est-à-dire le temps et l'effort dévolus à chercher la nourriture (Charnov 1976). L'individu doit donc être capable d'estimer et de prendre en compte la quantité de nourriture de sa zone d'alimentation, la distance entre les zones d'alimentation, la quantité de nourriture qu'il peut ingérer au court du temps, le nombre d'individus de la même espèce ou appartenant à d'autres espèces exploitant la même zone, ainsi que les conditions du milieu. Ainsi, plus une zone est favorable, plus un individu a intérêt à rester sur cette zone pour s'alimenter.

3. Les oiseaux marins

Les oiseaux marins représentent environ 300 espèces réparties en 4 grands groupes : Charadriiformes, Pélécaniformes, Procellariiformes et Sphénisciformes (Gaston 2004). Beaucoup d'entre elles sont dites longévives : le manchot pygmée (*Eudyptula minor*) peut vivre plus de 20 ans (Dann *et al.* 2005), le guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*) près de 30 ans (***Article E***), alors que les records de longévité pouvent être observés chez l'albatros hurleur qui peut atteindre 45 ans (Lecomte *et al.* 2010). L'écologie des oiseaux marins pendant la saison de reproduction a beaucoup été étudiée et est très bien connue (Williams 1995 ; Gaston 2004). Du fait de leur longévité et des connaissances que nous en avons, ils constituent de parfaits modèles pour l'étude de l'effet de l'âge et de l'expérience sur les comportements.

3.1. Contraintes environnementales

Les variations des conditions océaniques, ainsi que la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires qui en résultent, figurent parmi les contraintes environnementales les plus fortes auxquelles sont soumis les animaux marins (Inchausti *et al.* 2003 ; Le Bohec *et al.* 2008). Un grand nombre d'études réalisées ces 20 dernières années ont montré que les changements climatiques affectent la survie et/ou la reproduction des oiseaux marins (Croxall *et al.* 2002 ; Barbraud et Weimerskirch 2003 ; Gaston *et al.* 2005 ; Le Bohec *et al.* 2008). Ainsi, des modèles basés sur les scénarios envisagés par les Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC, en anglais *Intergouvernmental Panel on Climate Change*, IPCC) visent à prédire les conséquences à long terme des changements climatiques attendus sur ces populations d'oiseaux (Winkler *et al.* 2002 ; Jenouvrier *et al.* 2009 ; Wolf *et al.* 2010 ; Barbraud *et al.* 2011). Les changements physiques affectant les océans, notamment l'augmentation ou la diminution anormale de la température de la surface de l'eau vont affecter le fonctionnement des écosystèmes. Des phénomènes comme *El Niño*, correspondant à un courant côtier anormalement chaud au large du Pérou, perturbent les courants des masses d'eau et les vents à l'échelle du globe. Les pluies s'intensifient dans les zones tempérées, ce qui a pour effet de diminuer la salinité des océans, et perturbent les courants océaniques, dont le Gulf Stream. Les nutriments étant entraînés vers le fond, la production primaire océanique se trouve ainsi réduite (Behrenfeld *et al.* 2006), ce qui en cascade, va perturber les différents niveaux de la chaîne alimentaire jusqu'aux prédateurs supérieurs, tels que les oiseaux et mammifères marins (Wilson 1991 ; Loeb *et al.* 1997 ; Stenseth *et al.* 2002; Forcada *et al.* 2005). A l'inverse, en temps normal, *La Niña*, courant anormalement froid se dirigent vers le nord au long des côtes chiliennes et péruviennes, permet la remontée des nutriments favorables à la chaîne alimentaire. Pour faire face à de tels changements environnementaux, les oiseaux marins vont devoir s'adapter aux modifications de la disponibilité de leurs proies en ajustant leurs stratégies comportementales de prospection alimentaire (Weimerskirch *et al.* 2005).

La grande majorité des oiseaux marins se situe à des niveaux élevés des chaînes alimentaires auxquelles ils appartiennent. En effet, les prédateurs supérieurs sont les derniers maillons des réactions en cascades des effets des facteurs environnementaux sur la chaîne alimentaire (Figure I.6). Malgré la plasticité phénotypique des individus (Grémillet et Charmantier 2010) et le fait qu'ils peuvent s'adapter à des modifications environnementales, ils sont souvent qualifiés d''espèces sentinelles'. La dynamique de ces populations et le comportement en mer des individus appartenant à ces espèces sentinelles sont considérés

comme étant le reflet de l'état des ressources océaniques (Harding *et al.* 2007 ; Durant *et al.* 2009).

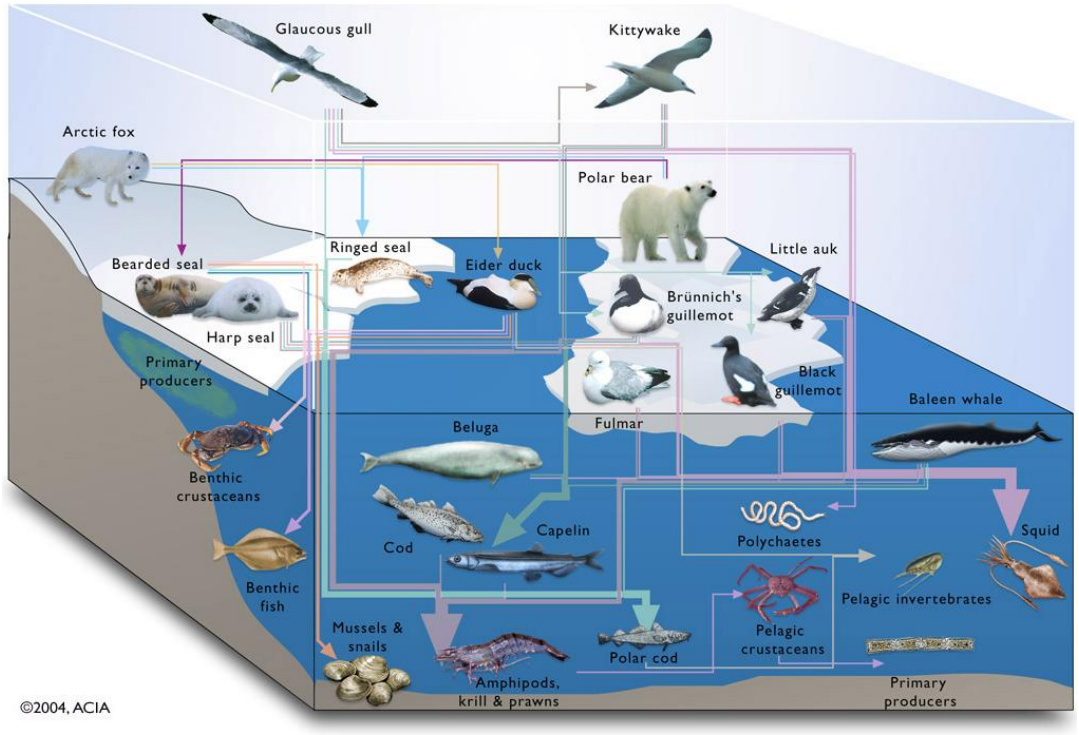


Figure I.6 : ***Exemple du réseau trophique de l'Atlantique Nord (Source Arctic Climate Impact Assessment).***

Les effets des changements climatiques étant plus intensifs aux latitudes hautes (IPCC 1995 ; Cattle & Crossley 1996), les écosystèmes polaires sont affectés (Boyd et Madsen 1997), à la fois intra- et interannuellement, et font aujourd'hui l'objet de beaucoup d'études (Gaston *et al.* 2005 ; Desrocher *et al.* 2004 ; Stirling *et al.* 1999). La présence et l'étendue de la banquise, fortement dépendantes des conditions climatiques (Parkinson *et al.* 1999), vont affecter les populations (Gaston *et al.* 2005 ; Jenouvrier *et al.* 2006), par exemple leur survie ou leur reproduction. Les prévisions les plus optimistes du GIEC prévoient un réchauffement des eaux de surface de 1,8°C en moyenne d'ici à 2100, et dans le pire des cas de plus de 6°C (source : http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report). L'état de la glace de mer et des masses d'eau qui en résultent vont conditionner les zones de productivité des océans austral et arctique (Gaston *et al.* 2003 ; Beaulieu *et al.* 2010a). Les espèces polaires exploitent donc un milieu particulièrement sensible et vont devoir adopter des comportements alimentaires en

adéquation avec cet environnement changeant, à la fois au cours d'une saison de reproduction (Charrassin *et al.* 2002 ; Clarke *et al.* 2006), mais également d'une année à l'autre (Pinaud *et al.* 2005). On peut supposer que ce comportement de recherche des zones d'alimentation dans un environnement non prévisible n'est pas inné et nécessite un apprentissage et de l'expérience. Malgré la structure des océans, avec la présence notamment des fronts, le milieu marin représente un milieu où les conditions environnementales et la disponibilité des ressources semblent difficilement prévisibles. Pourtant des auteurs émettent l'hypothèse que chez les oiseaux marins, certains individus sont capables de prédire la localisation des zones d'alimentation à partir d'indices environnementaux (Weimerskirch 2007).

3.2. Cas de l'Océan Austral

L'Océan Austral communique avec les 3 autres bassins océaniques : Pacifique, Indien et Atlantique. Les eaux froides et denses qui le composent circulent autour du continent Antarctique grâce à des vents soufflant d'ouest en est créant ainsi le Courant Antarctique Circumpolaire (ACC). Il s'étend au nord jusqu'à la Convergence ou Front Subantarctique.

L'océan Austral est divisé en masses d'eau séparées latitudinalement par des limites ou fronts hydrologiques (Figure II.1). Ces frontières varient considérablement selon les régions et les saisons, sous l'effet des vents et des courants (Park et Gambéroni 1995, Park *et al.* 1993, Moore *et al.* 1999). Ces structures hydrologiques faisant remonter une quantité importante de nutriments au niveau des thermoclines, font de cet écosystème un des plus productifs de notre planète (Tynan 1998, Smith *et al.* 1999).

Caractéristiques de certaines zones et fronts antarctique et subantarctique :

- Le Front Subantarctique est défini par une température de 8°C (Park *et al.* 1991).
- La Zone Frontale Polaire, située entre le Front Polaire au sud et le Front Subantarctique au nord. Bien que moins riches que les eaux antarctiques de surface en terme de biomasse, les eaux subantarctiques présentent une grande diversité biologique, et sont notamment riche en poissons mésopélagiques (Koubbi *et al.* 2011).
- Le Front Polaire est situé au niveau de la rencontre des eaux subantarctiques et antarctiques. Il est défini par une température de 2°C à 200 m (4 à 5°C en surface pendant l'été austral : Park *et al.* 1993).

- La Zone Antarctique au sud du Front Polaire est elle-même subdivisée en 3 zones : la zone qui n'est jamais couverte par les glaces ; la zone couverte de manière saisonnière par l'avancée de la glace ('Seasonal Ice Zone', SIZ) correspondant à la zone où la production primaire est la plus importante (principalement du krill : Siegfried et al. 1985 ; Kerry et Hempel 1990) ; et la zone en permanence couverte par la glace où la biomasse est faible au sud de la divergence Antarctique.

3.3. Prédateurs à place centrale

Les oiseaux marins passent la plus grande partie de leur vie en mer. Mais ils sont contraints de revenir à terre quelques mois durant la saison de reproduction pour incuber leur(s) œuf(s) ou élever leur(s) poussin(s). A ce stade, ils doivent réaliser des aller-retours réguliers entre leur zone d'attachement et les zones d'alimentation en mer pour chercher de la nourriture et en délivrer une partie à leur progéniture. Autrement dit, ils réalisent ces voyages alimentaires depuis une place centrale qui est leur site de reproduction, et sont appelés de ce fait prédateurs à place centrale (ou '*central place forager*' en anglais). Cette dichotomie entre activités de reproduction et recherche alimentaire (Baird 1991 ; Costa 1991) peut être très prononcée, étant donné que les zones d'alimentation de ces oiseaux peuvent se trouver à plusieurs dizaines, voire centaines de kilomètres de leur site de reproduction. De ce fait, les individus doivent généralement se relayer au sein du couple pour d'une part couver le ou les œufs, protéger la progéniture ou la nourrir (en rapportant le maximum de nourriture au(x) petit(s) et ainsi assurer leur croissance), et d'autre part pour restaurer leurs propres réserves corporelles. Certaines espèces de pétrels ou d'albatros alternent des voyages alimentaires courts, qui servent à assurer un approvisionnement rapide et régulier aux poussins, et des voyages longs afin de restaurer leurs propres réserves (Chaurand et Weimerskirch 1994 ; Baduini et Hyrenbach 2003 ; Weimerskirch *et al.* 2003). Il est ainsi possible d'établir un lien entre reproduction et recherche alimentaire du fait de cette dichotomie. En effet, toute difficulté se produisant au cours d'un voyage alimentaire, conduisant par exemple l'individu à passer plus de temps à se nourrir et ainsi à retarder son retour au nid pour échanger les soins parentaux avec son partenaire, aura un effet négatif sur le succès de la reproduction en cours.

Bien qu'il soit aisé d'observer les comportements de nourrissage à terre, il est plus difficile de suivre les comportements de prospection alimentaire en mer. Néanmoins, la simple observation de l'activité au nid permet d'obtenir un premier indice de l'effort de

recherche alimentaire à partir de la durée des voyages alimentaires en mer (Berrow *et al.* 2000). L'estimation de la qualité et de la quantité des proies rapportées aux petits peut également être déterminée, quand celles-ci ne sont pas ou peu digérées comme c'est le cas chez certains Alcidés (Woo *et al.* 2008), ou en suivant la croissance des poussins (Daunt *et al.* 2001). Toutefois, certaines espèces se nourrissent exclusivement dans des zones éloignées, et/ou à de très fortes profondeurs (jusqu'à plus de 530 m pour le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) ; Kooyman et Kooyman 1995). De ce fait, certaines informations demeurent inaccessibles. Les progrès dans le domaine de l'électronique ces 20 dernières années ont révolutionné nos connaissances sur l'écologie en mer des oiseaux marins. En effet, l'utilisation d'appareils enregistreurs miniaturisés, attachés temporairement sur les individus, permet de collecter des données sur les comportements des animaux en mer à une échelle très fine (une approche connue sous le nom de '*bio-logging*' ; Ropert-Coudert et Wilson 2005). Ainsi cette méthode nous offre, entre autres, la possibilité d'évaluer le comportement de plongée et d'estimer l'efficacité de plongée grâce à des enregistreurs de pression-température, d'étudier les déplacements des individus grâce à l'utilisation de GPS ('*Global Positioning System*') ou de balise Argos et ainsi d'évaluer le temps alloué à la recherche d'un site d'alimentation et celui consacré à se nourrir sur ce site.

4. Problématique et structure de la thèse

4.1. Problématique et hypothèses de travail

Afin que les oiseaux marins soient de bons marqueurs de l'état des écosystèmes, il est important de considérer l'ensemble des facteurs qui peuvent influencer la valeur sélective des individus, et donc leurs performances de recherche alimentaire. Ces facteurs peuvent aussi bien être extrinsèques, c'est-à-dire les variations de l'environnement (le paramètre que l'on désire mesurer à l'aide de l'indicateur), qu'intrinsèques, c'est à dire les paramètres physiologiques ou morphologiques à l'origine de la variabilité individuelle. Alors que les chances de succès reproducteur augmentent les premières années de reproduction chez les espèces longévives (Aubry *et al.* 2009), il paraît fondamental de se pencher sur la relation entre l'âge et/ou l'expérience, et les stratégies de recherche alimentaire.

La relation quadratique reliant le succès reproducteur et l'âge d'une part, et les liens étroits de cause à effet entre les stratégies de recherche alimentaire et le succès reproducteur d'autre part, nous amène à faire l'hypothèse qu'il existe également une relation quadratique

entre les performances de recherche alimentaire et l'âge et l'expérience des individus chez les espèces longévives. L'objectif général de cette thèse est de déterminer si :

« L'âge et l'expérience influencent-ils les stratégies de recherche des individus une fois le stade reproducteur atteint ? »

Pour répondre à cette question nous avons choisi d'étudier une espèce d'oiseau longévive soumise à de fortes contraintes lors de son activité de prospection alimentaire : le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*). L'amélioration des performances de recherche alimentaire peut se faire grâce à un ajustement des stratégies comportementales et/ou physiologiques. La connaissance de leur environnement et l'accumulation d'expériences (tactiques de plongée, captures de proies, etc.) devraient permettre aux individus expérimentés d'adopter des comportements plus adaptés à leur environnement par rapport aux jeunes reproducteurs. Le manchot royal parcourant de grandes distances pour trouver sa nourriture et effectuant des plongées profondes (Charrassin et Bost 2001 ; Bost *et al.* 2004 ; Pütz et Cherel 2005), nous émettons l'hypothèse que toute réponse comportementale à ces contraintes devrait être fortement marquée et donc finement décelable. Les contraintes de reproduction et de recherche alimentaire auxquelles cette espèce est soumise sont exposées plus amplement dans le chapitre 'Méthodes'.

4.2. Plan de la thèse

Ce manuscrit de thèse s'articule autour de trois axes qui nous ont permis de travailler à plusieurs échelles des stratégies de recherche alimentaire, et ainsi d'identifier les différences comportementales majeures des reproducteurs inexpérimentés et expérimentés. Nous nous sommes intéressés aux activités de recherche alimentaire à l'échelle d'une **saison de reproduction**, puis nous avons travaillé à l'échelle du **voyage alimentaire** et enfin à l'échelle de la **plongée**.

Le premier chapitre de cette thèse présente les effets de l'âge, de l'expérience (estimé en nombre de tentatives de reproduction, nombre de succès par exemple) et de certains traits d'histoires de vie (condition corporelle à l'envol, âge du retour à la colonie, etc.) sur l'effort

de recherche alimentaire et les conséquences sur la reproduction en cours chez le manchot royal. Une base de données de suivi à long terme nous a permis de réaliser cette étude sur l'ensemble d'une saison de reproduction, sur plusieurs classes d'âge et sur un grand nombre d'individus.

Le deuxième chapitre présente comment des reproducteurs jeunes et inexpérimentés organisent leurs voyages alimentaires par rapport à des reproducteurs plus âgés et plus expérimentés. Grâce à une méthode de *bio-logging* (Ropert-Coudert et Wilson 2005) le comportement en mer d'oiseaux d'âge connu a pu être enregistré sur la totalité des voyages alimentaires, permettant de mesurer leur efficacité de recherche alimentaire. Cette étude à plus fine échelle examine si les jeunes reproducteurs expriment un effort plus important à trouver leur nourriture.

Enfin le dernier chapitre de cette thèse montre à très fine échelle les différences biomécaniques lors d'une plongée alimentaire suivant l'expérience des individus, et leur capacité ou non à anticiper une plongée. Ceci a été réalisable grâce à l'utilisation d'appareils miniaturisés enregistrant les mouvements du corps suivant 2 axes.

Méthodes

II. Méthodes

1. Modèle biologique

1.1. Réseau trophique de L'Océan Austral

Lors de l'été austral, les températures et la lumière plus élevées favorisent la productivité primaire, qui à son tour vient alimenter l'ensemble du réseau trophique (Smetacek *et al.* 2004), du phyto- et zooplancton au necton. Ceci permet aux consommateurs primaires et secondaires, puis aux prédateurs supérieurs de profiter de ces conditions favorables et de se reproduire.

Les myctophidés, ou poissons-lanternes, constituent la majeure partie de la biomasse de l'Océan Austral (Koubbi *et al.* 2011). Il s'agit de poissons mésopélagiques de petite taille ayant une remarquable aptitude à la bioluminescence, et pratiquant une migration nycthémérale et verticale dans la colonne d'eau (Bost *et al.* 2002). Du début de l'été austral (octobre) à l'automne (mai), ce sont les proies préférentielles des oiseaux plongeurs, notamment du manchot royal (Cherel et Ridoux 1992 ; Ridoux 1994). Ces poissons sont notamment très abondants au niveau de la Zone Frontale Polaire (eau de surface à 4°C, et à 2°C à 200 m de profondeur ; Charrassin et Bost 2001). On retrouve préférentiellement deux espèces de myctophidés dans le régime alimentaire du manchot royal durant l'été : *Krefftichthys anderssoni* et *Electrona carlsbergi*. Les individus d'*E. carlsbergi* ingérés par les manchots royaux durant cette période sont des sub-adultes d'environ 80 mm, alors que les *K. anderssoni* ingérés sont des individus matures d'environ 54 mm (Cherel et Ridoux 1992). Durant l'hiver austral, les myctophidés migrent en profondeur, dans des eaux plus froides, et ne sont plus accessibles aux oiseaux. Sous l'effet des variations saisonnières au niveau de la température et de la salinité, l'abondance en larves de myctophidés varie (Koubbi *et al.* 2001). Du fait d'une diminution de la disponibilité des myctophidés dans cette zone (Koslov *et al.* 1991), le manchot royal diversifie alors son régime alimentaire avec notamment l'ingestion de céphalopodes (Cherel *et al.* 1996, Cherel & Weimerskirch 1999). En effet, les manchots vont jusqu'à la limite des eaux prises en glace ('*marginale ice zone'*) pour se nourrir, les poissons se retrouvent alors dans la colonne d'eau à des profondeurs entre 500 et 1000 m, au-delà des profondeurs accessibles aux manchots royaux. Une des hypothèses serait alors qu'ils se nourrissent d'espèce de krill, *Euphausia superba* notamment (Bost *et al.* 2004).

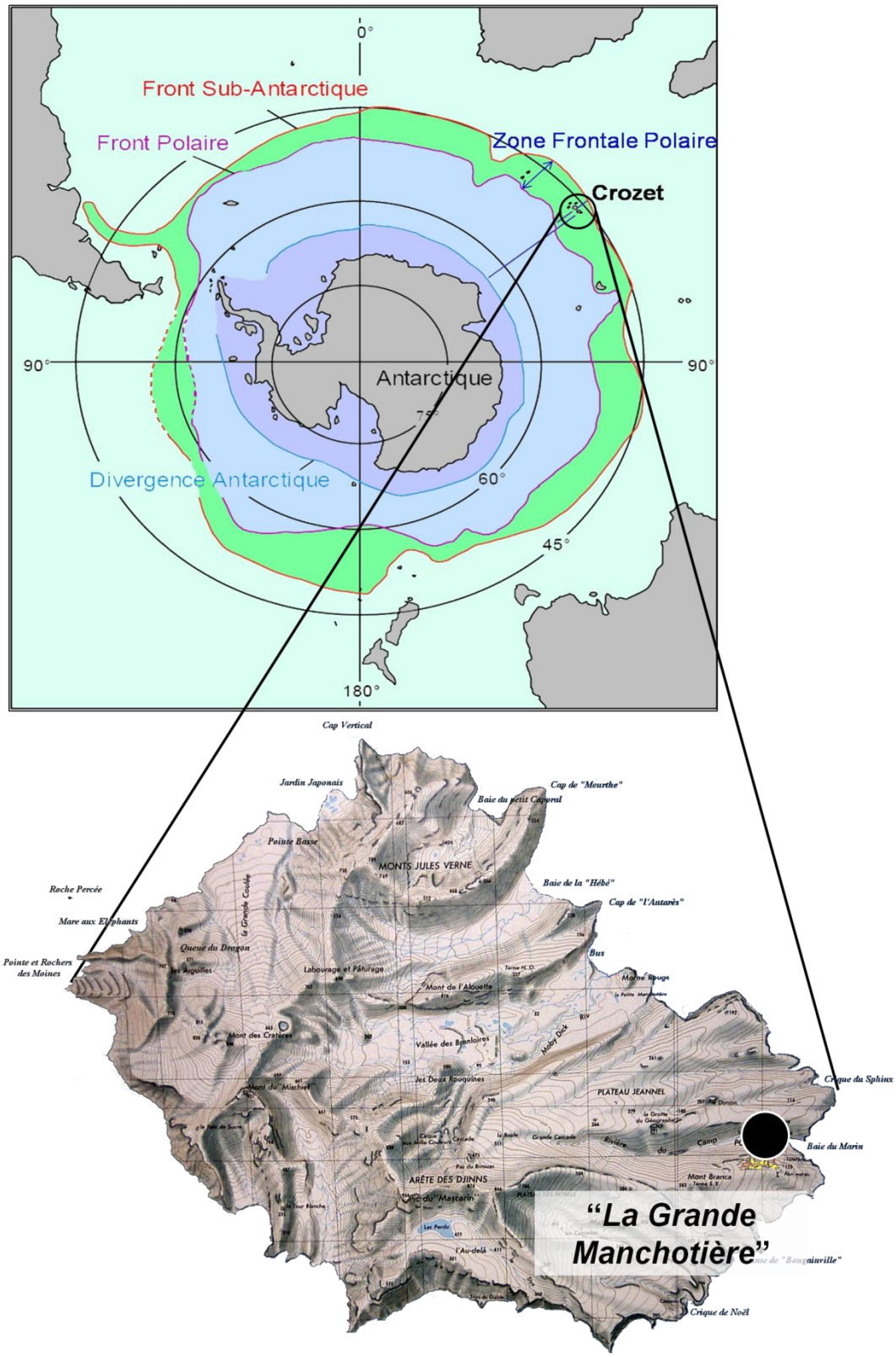


Figure II.1 : ***A gauche, carte de l'Océan Austral et des principaux fronts hydrologiques (d'après Belkin & Gordon 1996, Park & Gambéroni 1997)et localisation de l'Archipel de Crozet. A droite, l'île de le Possession et la colonie de manchots royaux de la 'Grande Manchotière'.***

1.2. Le manchot royal

1.2.1. Présentation générale

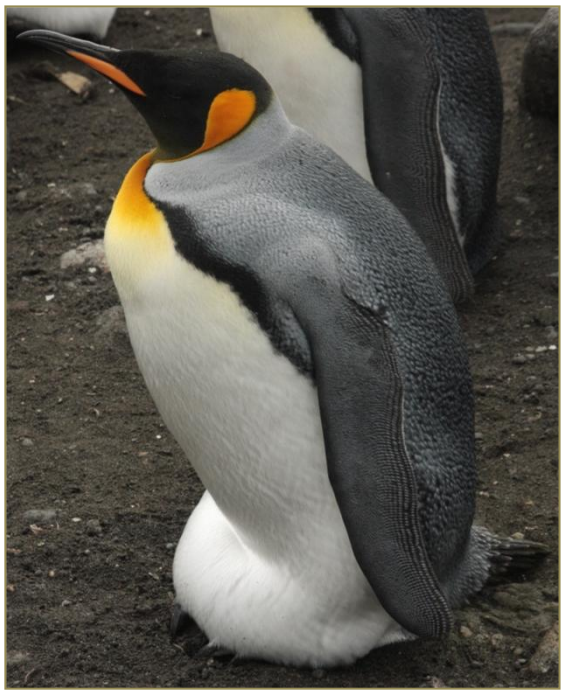


Figure II.2*: Un manchot royal (Aptenodytes patagonicus) en incubation.*

Le manchot royal fait partie de la famille de Sphéniscidés qui compte 19 espèces dont l'aire de répartition s'étend du continent Antarctique aux îles Galápagos. Après le manchot empereur, le manchot royal (Figure II. 2) est le plus grand manchot avec une taille moyenne de 90 cm et un poids variant entre 8 et 20 kg suivant la période de reproduction (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976). Bien que l'écosystème marin représente son milieu de prédilection (il passe plus 70% de son temps en mer ; Barrat 1976), le manchot royal est contraint, comme tous des oiseaux marins, de revenir à terre pour muer et se reproduire. Sa large répartition est circumpolaire. Ils se rassemblent en colonies denses pour se reproduire sur des îles entre les 40^{ièmes} et 60^{ièmes} parallèles, les principales sont : la Géorgie du Sud, les Falkland, Heard Is., les archipels de Kerguelen et de Crozet, et les îles Macquarie. Parmi les îles de Subantarctiques, l'Archipel de Crozet, constitué de 5 îles, compte près des 2/3 de la population mondiale de manchots royaux. Cette population a été estimée à 1 million de couples reproducteurs (Guinet *et al.* 1995).

L'étude a été réalisée sur l'Archipel de Crozet, sur la colonie de "*La Grande Manchotière*" dans la Baie du Marin sur l'île de la Possession (46°25'S, 51°45'E ; Figure II.1). Cette colonie située sur la côte Est de l'île compte environ 16 000 couples reproducteurs (Delord *et al.* 2004).

La majorité des manchots royaux peut se reproduire pour la première fois entre 3 et 6 ans (Weimerskirch *et al.* 1992). A l'âge de 8 ans, 88% des oiseaux se sont reproduits au moins une fois sur cette colonie. Le cycle de reproduction du manchot royal s'étendant sur plus d'une année (soit 14 mois sur Crozet ; Barrat 1976), il en résulte une importante asynchronie au sein de la population. En effet, un manchot en succès une année ne

commencera une nouvelle reproduction l'année suivante qu'une fois que son poussin aura atteint une masse suffisante pour la mue et « l'envol ». À Crozet, les pontes s'étendent de novembre à mars, avec deux principaux pics. Le premier pic se situe début décembre pour les reproducteurs précoces, constitués d'individus en échec ou non reproducteur l'année précédente. Le second pic est en moyenne autour de mi-janvier pour les reproducteurs tardifs qui sont généralement des individus qui étaient en succès le cycle précédent. Après environ 53 jours d'incubation, le poussin unique reste sous la poche incubatrice des parents (période qualifiée de 'Phase de garde' ou '*Brooding*' en anglais ; Figure II.3). Les parents se relayent jusqu'à son émancipation thermique, c'est-à-dire environ un mois et demi (Barrat 1976). A partir de cet âge, les poussins se réunissent pour former des crèches (Figure II.2). L'élevage du poussin dure alors environ 11 mois (Barrat 1976).

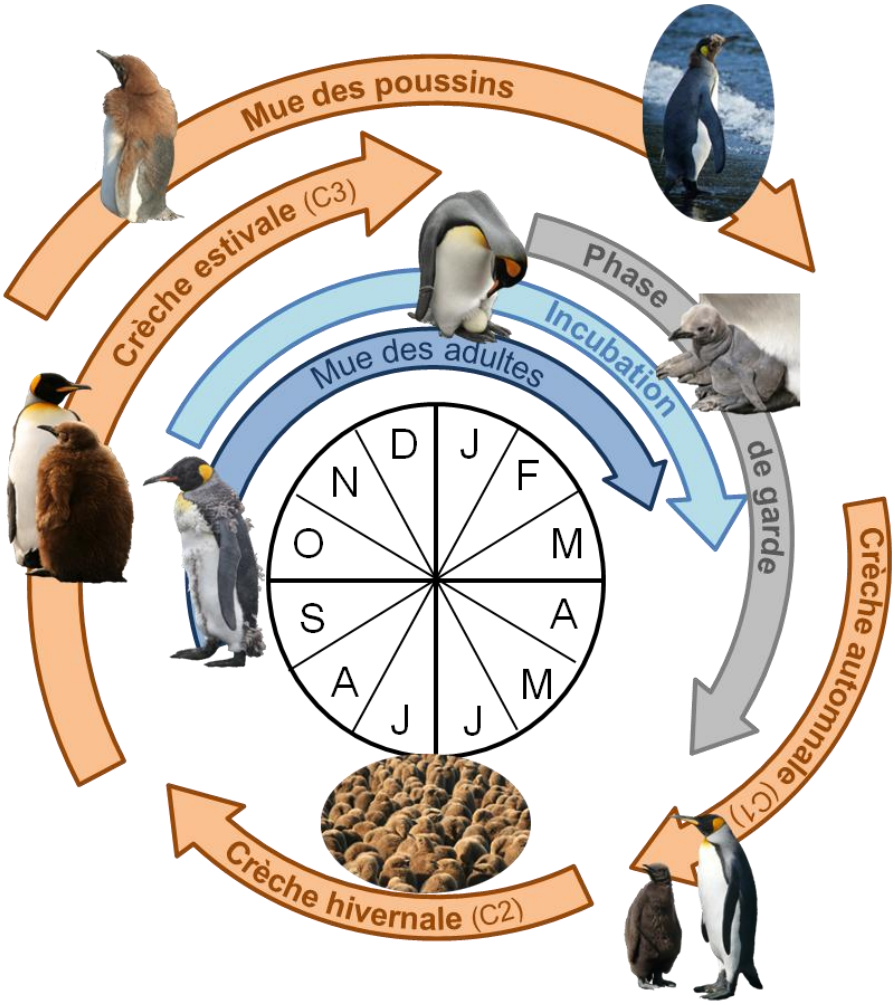


Figure II.3 : ***Cycle de reproduction du manchot royal.***

1.2.2. Contraintes et adaptations

- Les contraintes en mer

Les manchots sont capables de répéter plusieurs plongées de quelques minutes (jusqu'à 8 min) à plus de 350 m (Pütz et Cherel 2005) pour trouver leurs proies, avec simplement quelques minutes de récupération entre chacune de leurs plongées. Ces plongées extrêmement profondes et répétées dans des eaux très froides (peuvant atteindre 0 voire -1°C) impliquent une économie des dépenses énergétiques (Butler et Jones 1997). Pour cela, les manchots ont développé des adaptations morphologiques, anatomiques et physiologiques. Ils présentent par exemple une forte capacité de stockage de l'oxygène dans leur organisme avant de plonger (dans les muscles, le sang et le système respiratoire), et minimisent les coûts énergétiques en diminuant leur métabolisme lors de leurs plongées (diminution du rythme cardiaque et hyperthermie notamment ; Kooyman *et al.* 1992 ; Butler et Jones 1997 et Handrich *et al.* 1997). Leurs ailerons sont des palettes natatoires qui assurent une propulsion très efficace sous l'eau (Bannasch 1995 ; Watanuki *et al.* 2003). Ils possèdent en outre un plumage leur assurant un grand hydrodynamisme (Bannasch 1995) et une très bonne isolation thermique (Le Maho *et al.* 1976 ; Dawson *et al.* 1999). Leur ossature calcifiée (non-pneumatique), augmentant leur densité, et le faible volume d'air contenu entre leurs plumes, facilitent leur immersion (Wilson *et al.* 1992b). Enfin, la constitution des yeux des manchots fait qu'ils sont parfaitement adaptés à la vision sous-marine, notamment avec une pupille pouvant se dilater fortement lorsque la luminosité est très faible (Martin 1999 ; Williams 1995).

Leurs trajets alimentaires vont de quelques jours en phase de garde (ou crèche automnale), avant le jeûne hivernal des poussins, à plusieurs semaines pendant l'hiver austral, suivant la disponibilité des ressources océaniques. De cette disponibilité alimentaire résulte une différence inter-, mais aussi intra-annuelle du comportement de plongée. Ainsi, pendant l'hiver austral, les manchots royaux vont non seulement chercher leur nourriture dans des zones plus éloignées de la colonie, mais ils réalisent des plongées plus profondes et plus longues, en passant notamment plus de temps à la profondeur maximale de plongée, phase privilégiée pour la poursuite des proies (Charrassin *et al.* 2002). Le manchot royal doit optimiser au mieux la recherche des zones d'alimentation et le temps de pêche afin de revenir à terre avant que son poussin ait épuisé toutes ses réserves (Cherel *et al.* 1993a, Weimerskirch *et al.* 1997).

- Les contraintes à terre

Pendant sa reproduction, le manchot royal est soumis à de fortes contraintes à la fois énergétiques, temporelles et climatiques. Il doit alterner périodes de nourrissage en mer avec acquisition de réserves énergétiques, et périodes à terre durant lesquelles il est contraint de jeûner. Lorsqu'il est à terre, le manchot doit subvenir à ses propres besoins grâce aux réserves qu'il a accumulées, ainsi qu'à ceux du poussin en période de nourrissage (Cherel *et al.* 1988). Alors qu'un individu est, à terre, soumis à des conditions climatiques parfois difficiles, il est essentiel que son partenaire revienne au nid avant qu'il n'ait épuisé ses réserves et atteint le seuil critique du signal de réalimentation qui entraîne l'abandon de la reproduction (Groscolas *et al.* 2000 ; Spée *et al.* 2010). Son plumage, comme nous l'avons mentionné auparavant offre une bonne isolation aux conditions climatiques extrêmes de ces régions sub-antarctiques (vent, pluie et neige) (Le Maho et al. 1976 ; Dawson et al. 1999), tout comme la limitation de la vascularisation de certains de ses membres, tels que les pattes et les ailerons (Schmidt 2006).

1.3. Justification du choix du modèle

Les manchots sont fréquemment utilisés comme modèle dans de nombreuses études, toutes disciplines confondues (à la fois en dynamique des populations, physiologie, écophysiologie, éthologie, génétique…) car il s'agit d'oiseaux que l'on manipule et capture facilement étant donné qu'ils ne volent pas. De plus, ces oiseaux non-volants sont de grande taille ce qui permet de facilement les équiper d'appareils enregistreurs. Du fait de la dichotomie entre leur reproduction, à terre, et la recherche alimentaire, en mer, il est facile de corréler ces fonctions. Les fortes contraintes subies lors de la reproduction engendrent de fortes pressions de sélection pouvant ainsi s'exercer sur les stratégies de recherches alimentaires. L'adaptation du comportement de prospection alimentaire est alors d'autant plus marquée. De plus, comme vu précédemment, le manchot royal est soumis à de fortes contraintes lors de ses voyages alimentaires, à la fois par la distance et la profondeur auxquelles se trouvent ses proies, ce qui renforcera d'autant plus les différences interindividuelles. Enfin, grâce à un système de suivi à long terme installé à Crozet depuis 1998 (ANTAVIA, détaillé plus loin) nous avons accès à un grand nombre d'informations sur des manchots d'âge-connu entre 1 et 13 ans, représentant plus 6000 oiseaux.

2. Méthodes

Les données utilisées lors de cette thèse proviennent de données accumulées grâce à un suivi à long terme du Programme 137 ECOPHY - ANTAVIA (mis en place en 1998) de l'Institut Polaire Français Paul-Emile Victor *IPEV* et de 4 campagnes de terrain sur l'île de la Possession (Archipel de Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises *TAAF*), entre 2006 et 2010, dont 2 que j'ai même-moi réalisées en 2008-2009 et 2009-2010 (de novembre à avril).

Toutes les manipulations ont été validées par le comité d'éthique de l'IPEV (Comité d'éthique pour l'expérimentation animal du CNRS Midi-Pyrénées). Tous les oiseaux étaient manipulés avec une cagoule placée sur leur tête afin de limiter le stress des animaux. De même, lors d'implantations ou prélèvements, des aiguilles stériles étaient utilisées pour éviter toute infection.

2.1. Suivi à long terme

Le projet ANTAVIA (ANTenne AVIAire) a été développé par le Programme IPEV 137 - ECOPHY et le DEPE/IPHC - CNRS de Strasbourg. Le système a été mis en place en 1998 (Gendner *et al.* 2005), puis amélioré en 2009. Il s'agit d'un système automatique de suivi d'individus grâce à une puce électronique passive de 0,8 grammes (Figure II.4). Ce transpondeur stérile à numéro unique est implanté en sous-cutané entre la queue et la patte chez des manchots.

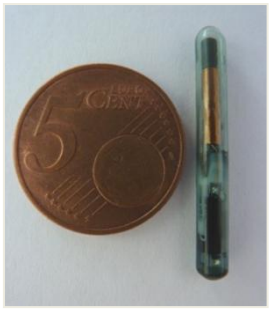


Figure II.4 ***Puce électronique, ou transpondeur.***

Un système de double antennes (une antenne côté "mer" et une autre côté "terre") enterré au niveau de 3 lieux de passage de la zone sud de la colonie de la Grande Manchotière, (Zone Antavia ; Figure II.5), permet de détecter les entrées et les sorties des oiseaux transpondés. Ces passages nous permettent de reconstituer le cycle annuel de reproduction (phénologie, issue de la reproduction, moment de l'échec, etc. ; Descamps *et al.* 2002) des oiseaux tout au long de leur vie et sans dérangement post-implantation du transpondeur (sans recapture). De plus, une caméra placée au niveau d'un des passages pour filmer les animaux pendant la saison de reproduction permet de valider cette interprétation. Le système d'acquisition est situé dans un local situé au milieu de la manchotière près de la sous-colonie Antavia. Les données d'acquisition sont transférées au laboratoire de Strasbourg tous les mois. La

maintenance quotidienne du système est assurée sur place par un Volontaire Civil à l'Aide Technique.

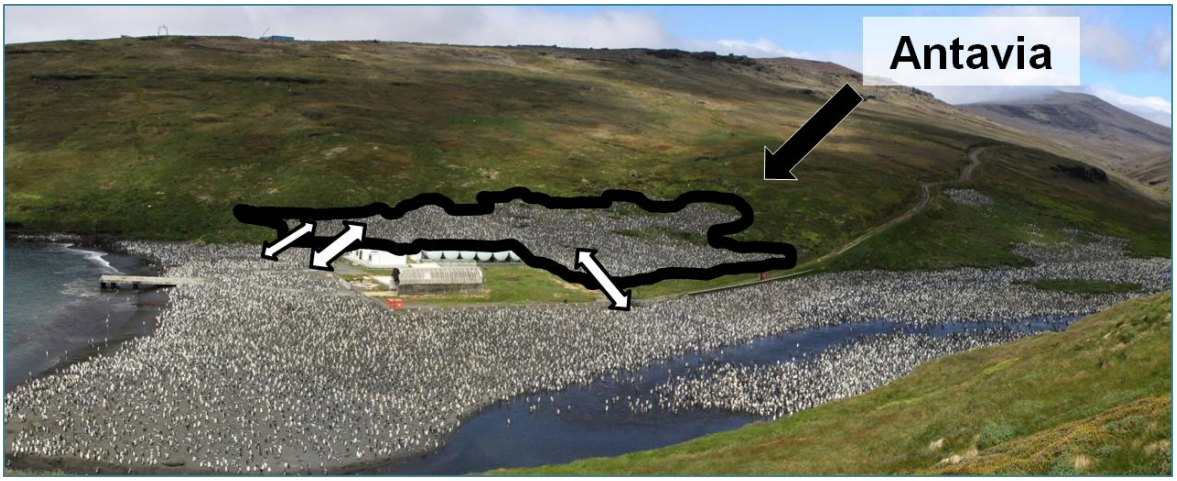


Figure II.5 : ***La Grande Manchotière et la partie de la colonie suivie à l'aide du système d'identification automatique ANTAVIA. Les doubles flèches blanches correspondent aux 3 passages, le gradient d'épaisseur indicant la fréquence des passages.***

2.2. Indices de qualité

Depuis 1998, des poussins en début de mue (10-11 mois) sont transpondés chaque année (cohortes de 100 à 450 individus) avant leur premier départ en mer (qualité d''envol' ou '*fledging*' en anglais), ce qui représente aujourd'hui près de 2500 oiseaux d'âge connu suivis répartis sur 13 cohortes présent aujourd'hui sur Antavia. Le manchot royal est une espèce très philopatrique ce qui offre l'avantage de pouvoir suivre ces individus tout au long de leur vie et notamment de leur vie de reproducteur. Leur expérience reproductrice, c'est-à-dire le nombre de tentatives de reproduction (BE) et leur nombre de succès au cours de leur vie peuvent alors être estimés (BS). De même, deux indices de qualité ou d'expérience, en termes de reproduction, sont calculés : i) le nombre de succès par rapport au nombre de tentatives de reproduction (BS/BE) ; et ii) le succès reproducteur une année donnée auquel est soustrait le succès supposé ('*Breeding Quality Indexes*', BQI, d'après Lescroël *et al.* 2009). Succès reproducteur supposécalculé en prenant en compte l'âge de l'individu et son succès reproducteur antérieur à cette date (BS/BE).

Les animaux ont de plus été pesés, aux 2 g près, et des mesures morphométriques du bec et de l'aileron, au millimètre près, ont été réalisées lors des manipulations (au transpondage et lors de la pose des *loggers*). Ces mesures nous ont permis de déterminer un

indice de taille ('*Structural Size Index*', SSI) et/ou de condition corporelle ('*Body Condition Index*' BC) (Green 2001 ; Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Nous utilisons une analyse à composante principale pour établir le SSI, en utilisant les mesures du bec et de l'aileron. Le BC est défini comme les résidus de la régression linéaire de la masse sur le SSI.

2.3. Mesure du comportement de prospection alimentaire : étude multi-échelles

Les différentes techniques et outils utilisés dans le cadre de cette thèse ont permis de réaliser une étude des stratégies alimentaires à plusieurs échelles : la saison de reproduction, le voyage alimentaire et la plongée.

2.3.1. A l'échelle d'une saison de reproduction

Les stratégies de recherche alimentaire ont pu être étudiées grâce au système ANTAVIA et à l'analyse des détections automatiques (Figure II.6). Les détections automatiques des entrées et des sorties des individus de la colonie nous ont permis d'évaluer la durée des voyages alimentaires et des séjours à terre, ainsi que le nombre de voyages alimentaires pour chacune des phases d'un cycle de reproduction.

Les voyages alimentaires de 245 manchots royaux en reproduction, pris de manière aléatoire dans la base de données mais équilibrée entre les classes (entre 4 et 11 ans), ont été étudiés en 2009 (qui était une année nous permettant de travailler sur un nombre important de classe d'âge).

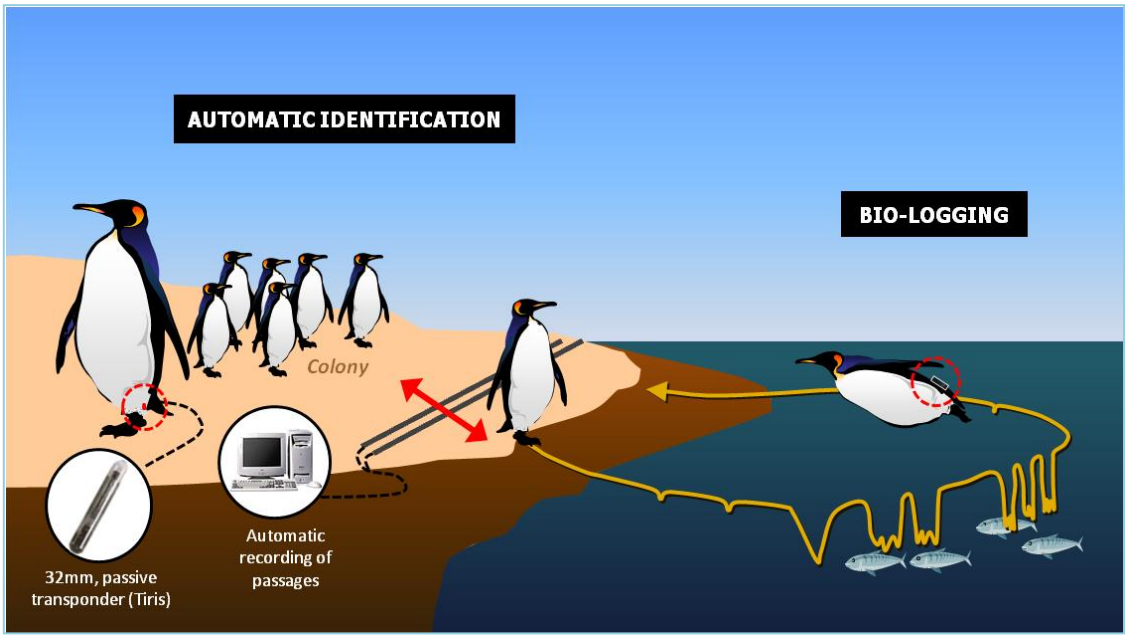


Figure II.6 : ***Le système d'identification automatique ANTAVIA des manchots implantés d'une puce électronique (ou transpondeur), et le suivi en mer de ces individus d'âge connu grâce à la pose d'appareils enregistreurs miniaturisés (ou loggers).***

2.3.2. Analyse des trajets et des cycles

Le logiciel 'Sphenotron' a été développé au DEPE/IPHC - CNRS de Strasbourg permet l'analyse les détections automatiques des animaux (Figure II.7). Les successions sortie et d'entrée dans la colonie sont interprétrées en terme de 'voyages alimentaires' en mer (en bleu dans la Figure II.7) ou de 'séjours à terre' (en jaune). Les successions de voyage en mer et séjour en terre permettent alors de déterminer le cycle de rerpoduction d'un manchot. Les voyages alimentaires et séjour à terre sont représentés graphiquement, ce qui permet de déterminer visuellement et plus rapidement le cycle reproducteur des oiseaux transpondés.

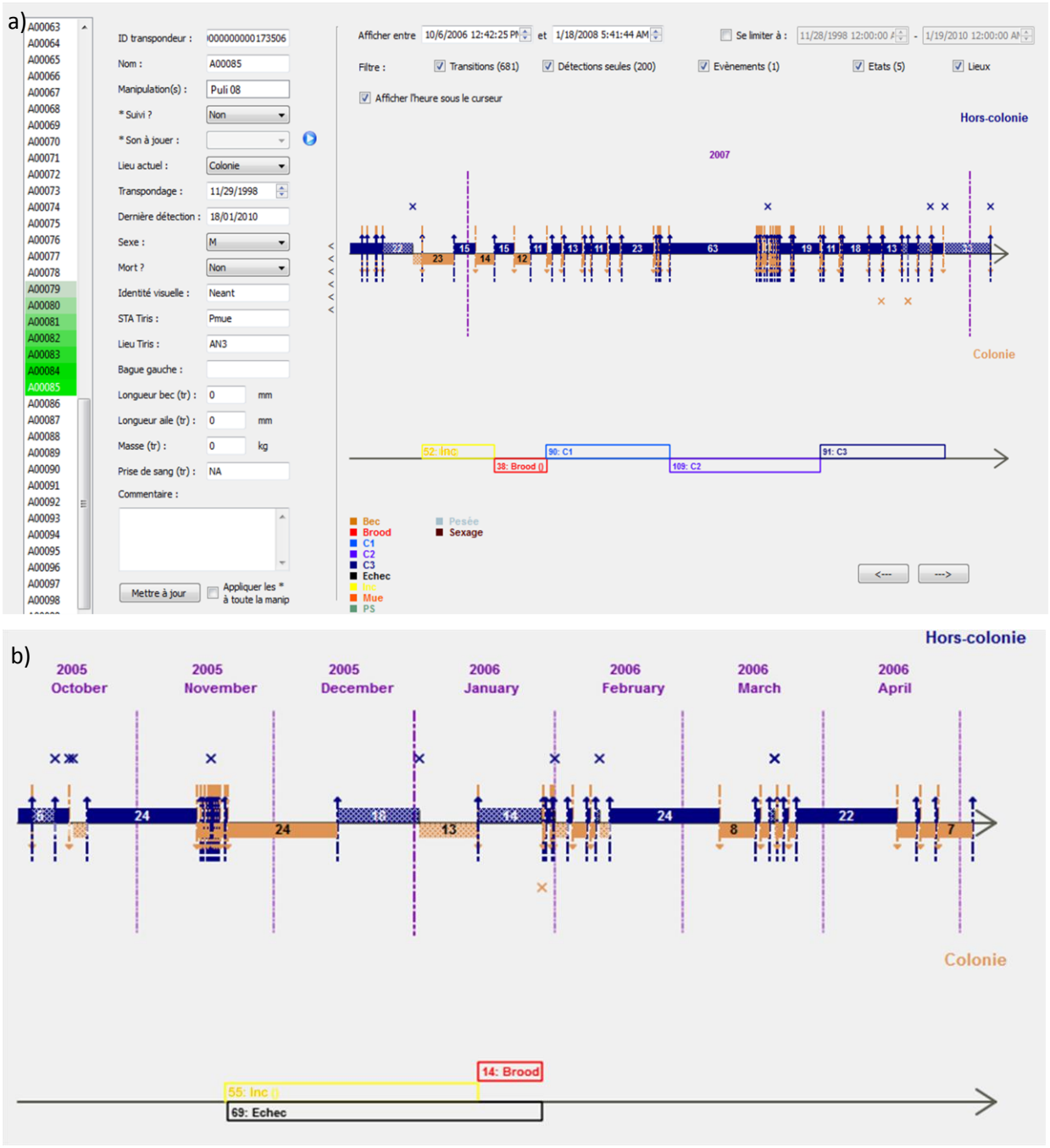


Figure II.7 : ***Extrait du Sphenotron***

a) Cycle de reproduction d'un manchot en succès lors de la saison de reproduction 2007, avec la représentation des 5 phases du cycle.

b) Cycle de reproduction d'un manchot en échec au stade d'élevage de petit poussin après un retour d'un voyage alimentaire.

Les flèches verticales correspondent à des transitions avec détections sur les 2 antennes, donc à une entrée (en orange ; antenne côté 'Terre') ou à une sortie (en bleu ; antenne côté 'Mer') de la colonie. Les segments horizontaux correspondent à des séjours à terre (en orange) ou en mer (en bleu) déterminés grâce aux transitions ; en hachuré sont les séjours supposés car une détection est manquante, et enfin les chiffres correspondent à la durée du séjour. Les croix correspondent à des détections uniques (sur une seule des deux antennes du système de double- antennes) sur l'antenne 'Terre' (orange) ou 'Mer' (bleue).

2.3.3. Bio-logging

Au cours de ce travail de thèse, l'activité de plongée d'individus d'âge connu issus d'Antavia a été étudiée par une méthode dite de *bio-logging*, c'est-à-dire grâce à l'utilisation d'appareils enregistreurs miniaturisés (Ropert-Coudert et Wilson 2005), ou loggers fixés sur les animaux (Figure II.6). Après avoir attrapé et pesé les animaux, les *loggers* sont placés dans le bas de leur dos, au niveau de la ligne médiane, afin de limiter au maximum le dérangement dû aux frottements qui diminuent l'hydrodynamisme lors de la nage (Bannasch *et al.* 1994). Ils sont fixés aux plumes à l'aide de scotch marin Tesa® (Wilson *et al.* 1997) pour la durée d'un voyage alimentaire (Figure II.8). Les manipulations des animaux n'ont pas excédé 15 minutes. Les oiseaux ont été déséquipés et pesés au retour de leur voyage alimentaire, avant leur entrée dans la colonie et avant qu'ils relèvent leur partenaire afin de minimiser le dérangement. Une fois le matériel enlevé, les oiseaux ont été relâchés et ont continué leur reproduction normalement.

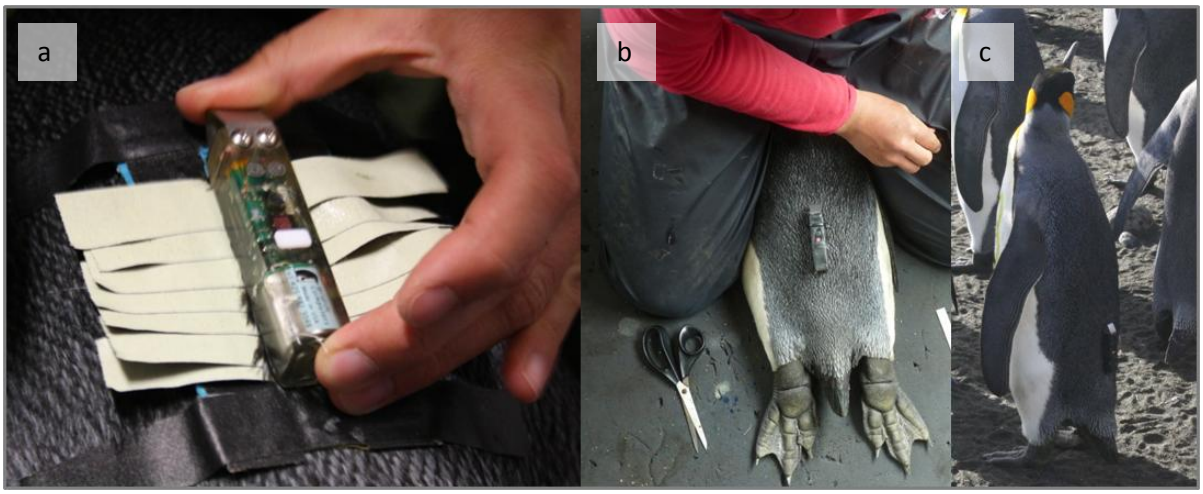


Figure II.8 : ***Equipement d'un manchot d'un Mk9, Wildlife Computers.***
a) Superposition des morceaux de Tesa® pour fixer le Mk9 ; b) Contention de l'animal lors de la pose ; c) animal équipé du Mk9 et relâché dans la colonie.

L'étude ayant commencé en février 2007, les individus d'âge connu les plus âgés avaient alors 9 ans. Les animaux que nous avons équipés de *loggers* avaient 5, 8 ou 9 ans. Avant toute capture, le stade reproducteur (incubation ou en phase de garde) d'un individu de la classe d'âge convoitée, donc potentiellement à équiper, a été déterminé à partir des données

de détections Antavia. Si cet individu répondait aux critères souhaités, il était capturé au moment de son passage au niveau d'un des 2 passages nord.

Cette méthode ne permet l'étude que de quelques individus (entre 8 et 21 manchots). En effet, il faut prendre en considération le coût élevé et conséquemment le faible nombre d'appareils à disposition (seulement 6 accéléromètres) et ainsi l'impossibilité de déployer de nouveaux loggers tant qu'un animal équipé n'est pas rentré de mer. De plus, les animaux des classes d'âge et stade de reproduction souhaités ne représentent qu'une infime partie de la sous-colonie Antavia.

Deux types de *logger* ont été utilisés (Figure II.9) :

- A l'échelle du voyage alimentaire

Enregistreurs de Pression-Température (*Temperature-Depth Recorder*, TDR) : les loggers utilisés (Mk9 *data-loggers*, Wildlife Computers®, US : rectangle de 85 x 17 mm ; 30 g dans l'air avec batterie ; Figure II.9) représentaient en moyenne 0,25% du poids de l'animal et moins de 1% de la section frontale de l'oiseau. La mémoire flash des *loggers* était de 64 Mbit et les données ont été stockées à une résolution de 12 bit. La profondeur a été enregistrée toutes les secondes avec une résolution de 0,5 m et une précision de ±1% (entre 0 et 1000 m). La température a également été enregistrée toutes les secondes avec une résolution de 0,05°C et une précision de ±0,1°C (entre et -40 et 60°C). L'utilisation de ces appareils nous a permis d'enregistrer dans leur totalité les voyages alimentaires, mais pas de connaître le comportement des animaux à très fine échelle.

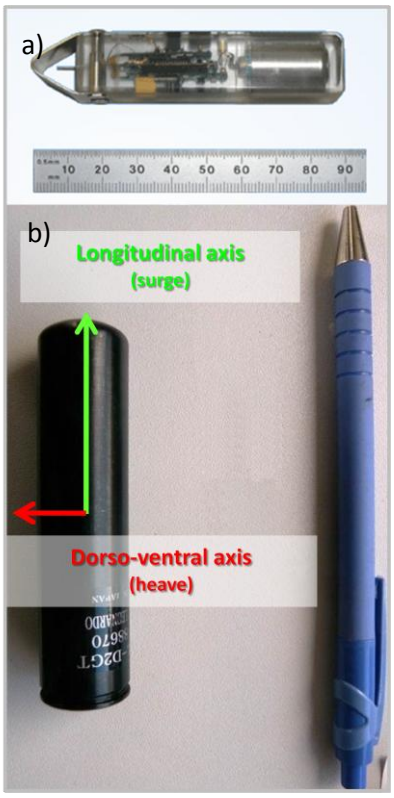


Figure II.9 : ***Loggers***
a) Un Mk9, Wildlife Computer ;
b) Un accéléromètre W380-D2GT, Little Leonardo avec la représentation des 2 axes.

- A fine échelle : la plongée

Accéléromètres : les accéléromètres utilisés (W380-D2GT *data-loggers*, Little Leonardo, Japan : cylindre de 80 x 19 mm ; 32 g dans l'air avec batteries) représentaient en moyenne 0,25% du poids de l'animal et moins de 1% de section frontale du corps d'un manchot royal (Figures II.9b et II.10). La mémoire flash des appareils était de 128 Mbit et les données ont été stockées à une résolution de 12 bit. Ces accéléromètres ont enregistré la profondeur et la température toutes les secondes (entre 0 et 380 m et entre -20 et 50°C, respectivement). L'accélération a été enregistrée selon 2 axes du corps : l'axe longitudinal ou antéropostérieur (‘*surge*’) et l'axe dorso-ventral (‘*heaving*’) à une fréquence de 16 ou 32 Hz. La mémoire nous a permis d’enregistrer entre 84 et 130 h par déploiement, suivant la fréquence d’échantillonnage. Même si ces appareils n'enregistrent qu'une petite partie du voyage alimentaire des manchots royaux, les accéléromètres nous renseignent en détail sur l'activité de plongée de ces animaux.

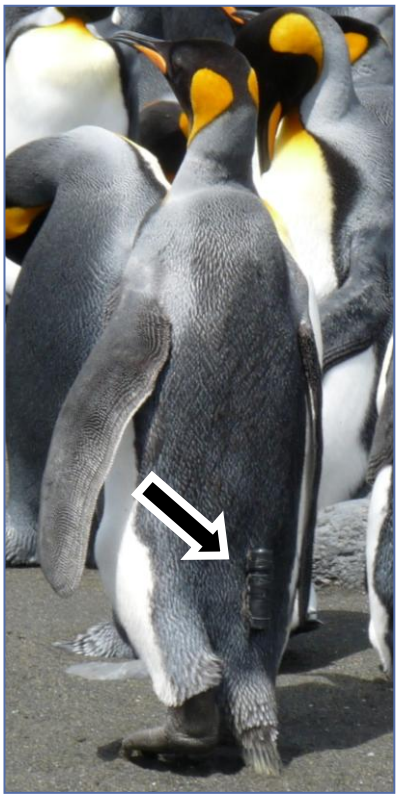


Figure II.10 : ***Un manchot royal équipé d’un accéléromètre***

2.4. Analyses des données

2.4.1. Analyse des plongées

Les données de plongée enregistrées par les *loggers* ont été déchargées dès la récupération de l'appareil à l'issu du voyage de l'oiseau. Ces données ont été analysées grâce au logiciel IGOR Pro (version 6.04, WaveMetrics, USA) et à l'aide d'algorithmes spécifiquement pour ces données au laboratoire. Une plongée commençait à partir d'une profondeur supérieure à 1 m et était divisée en 3 phases : la phase de descente (*descent phase*), la phase proche de la profondeur maximale (*bottom phase*) et la phase de remontée (*ascent phase*) (Wilson 1995). Le début et la fin de la *bottom phase* ont été définis comme étant la combinaison de 2 conditions : la profondeur devait être supérieure à 85% de la profondeur maximale de la plongée, et la valeur absolue de la vitesse verticale devait être inférieure à 0,25 m/s. Le nombre de changements soudains de profondeur (ou ondulations

verticales ou *wiggles*) au cours de la bottom phase a été déterminé et considéré comme représentant la fréquence de rencontres ou poursuites de proies (Wilson *et al.* 1992a ; Halsey *et al.* 2007 ; Hanuise *et al.* 2010). Ainsi, pour chaque plongée, les paramètres estimés ont été : la profondeur maximale de la plongée (en valeurs positives et en mètres), la durée totale de la plongée (en secondes), les durées des différentes phases de la plongée (en secondes), le nombre de *wiggles* et la durée entre deux plongées correspondant au temps de récupération). Une distribution bimodale de la fréquence de profondeur maximale classiquement observée chez le manchot royal a été obtenue (Figure II.11). Cette distribution a été utilisée pour séparer les plongées peu profondes des plongées profondes (Kooyman *et al.* 1992). Dans nos analyses, nous nous sommes concentrés sur les plongées profondes, c'est-à-dire les plongées supérieures à 50 m, afin de détecter de manière plus fine les changements dans les comportements de recherche alimentaire. En effet, les plongées inférieures à 50 m sont considérées par beaucoup d'auteurs comme des plongées de déplacement (*travelling dives*) ou de récupération, par opposition aux plongées supérieures à 50 m qui sont considérées comme des plongées alimentaires (Charrassin *et al.* 1998). De plus, nous avons travaillé sur les plongées appartenant à des séquences de plusieurs plongées (*i.e. bouts* ; Figure II.12) en considérant le point de cassure de la distribution des durées de récupération entre 2 plongées ('*Bout-Ending Criterion*', BEC), selon Mori *et al.* (2000).

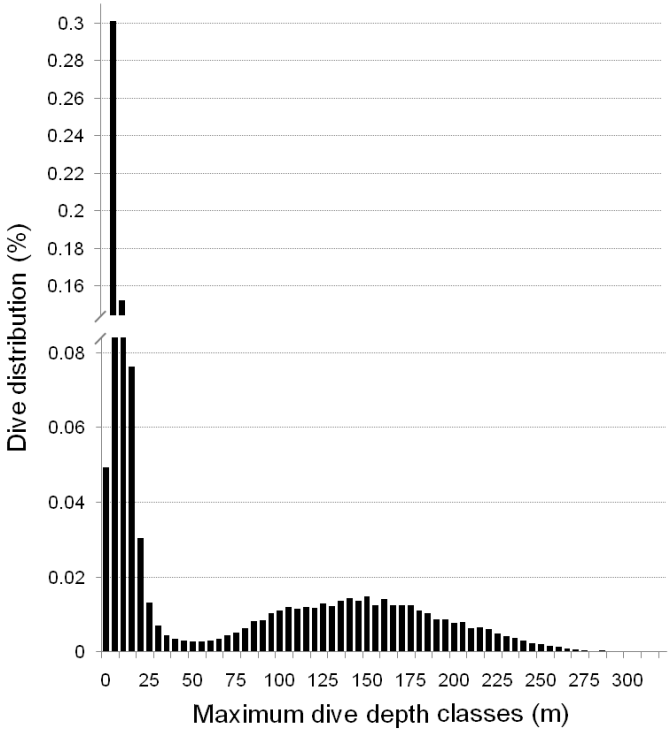


Figure II.11 : ***Distribution des plongées des manchots royaux selon leur profondeur maximale***

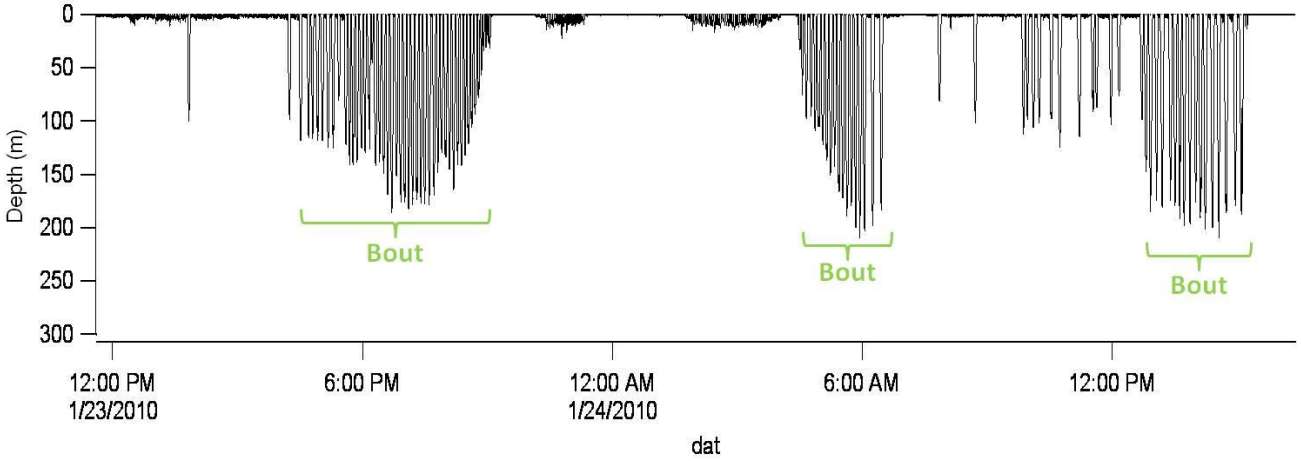


Figure II.12 : ***Représentation de séquences de plongées profondes ('bouts') lors d'une série de plongées. Les 'bouts', définis par un critère basé sur la durée de récupération inter-plongées (cf. texte ci-dessus), sont indiqués par les accolades vertes.***

Un signal d'accéléromètrie est la réunion de 2 signaux : un signal basse fréquence, qui représente la position que prend le corps au cours de la plongée, c'est-à-dire l'angle du corps, et un signal haute fréquence qui correspond aux mouvements des battements d'ailerons. Le signal d'accélérométrie est alors filtré pour séparer ces deux signaux grâce au logiciel IFDL (version 4.02, WaveMetrics, USA). L'angle du *logger* par rapport au corps de l'oiseau a été calculé lorsque l'oiseau est à la surface de l'eau et que son corps est supposé être parallèle à l'horizon. Connaissant cette valeur nous avons pu déterminer à tout instant l'angle exact du corps de l'animal et sa vitesse de nage (Figure II.13). La valeur de l'angle sera négative lorsque l'animal descend la colonne d'eau, et positive lors de la remontée. Le signal dorso-ventral a permis de détecter chaque battement d'ailerons et de déterminer leur fréquence et leur amplitude (Figure II.14). Un battement d'ailerons était défini comme un mouvement d'aileron de l'arrière vers l'avant du corps, suivi d'un mouvement du corps de l'animal vers l'avant.

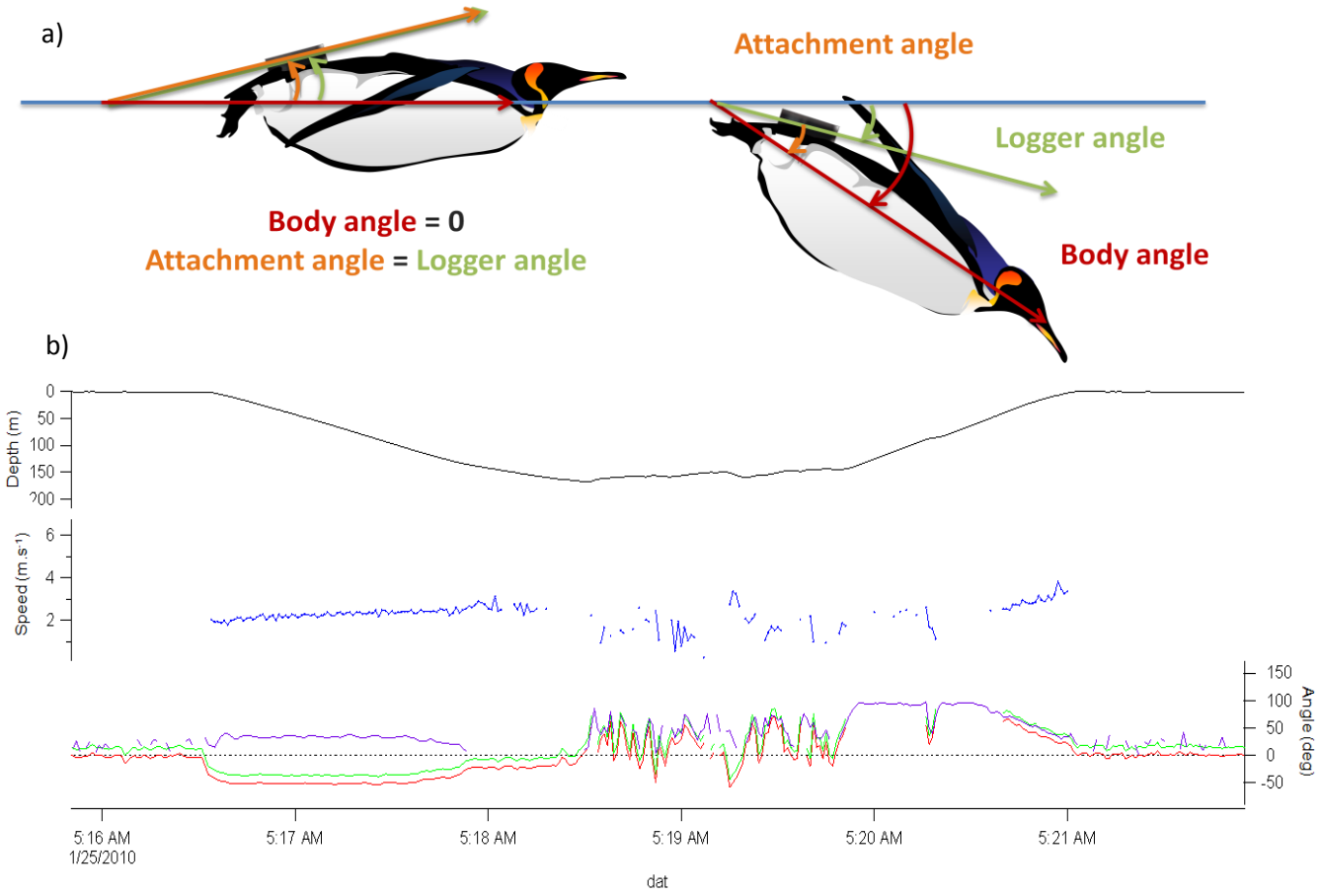


Figure II.13 : ***Détermination de l'angle du corps de l'animal lors d'une plongée.***
a) Représentation du calcul de l'angle que prend le corps de l'animal : l'angle du logger est en vert et l'angle du corps de l'animal est en rouge. Quand l'animal est à la surface de l'eau, l'angle du logger correspond à l'angle d'attachement.
b) Profil de plongée (en noir) avec représentation de la vitesse de nage (en bleu) et des angles : l'angle de l'axe X dorso-ventral du logger est en violet ; l'angle de l'axe Y antéro-postérieur du logger (en vert) et l'angle que prend le corps de l'animal (en rouge).

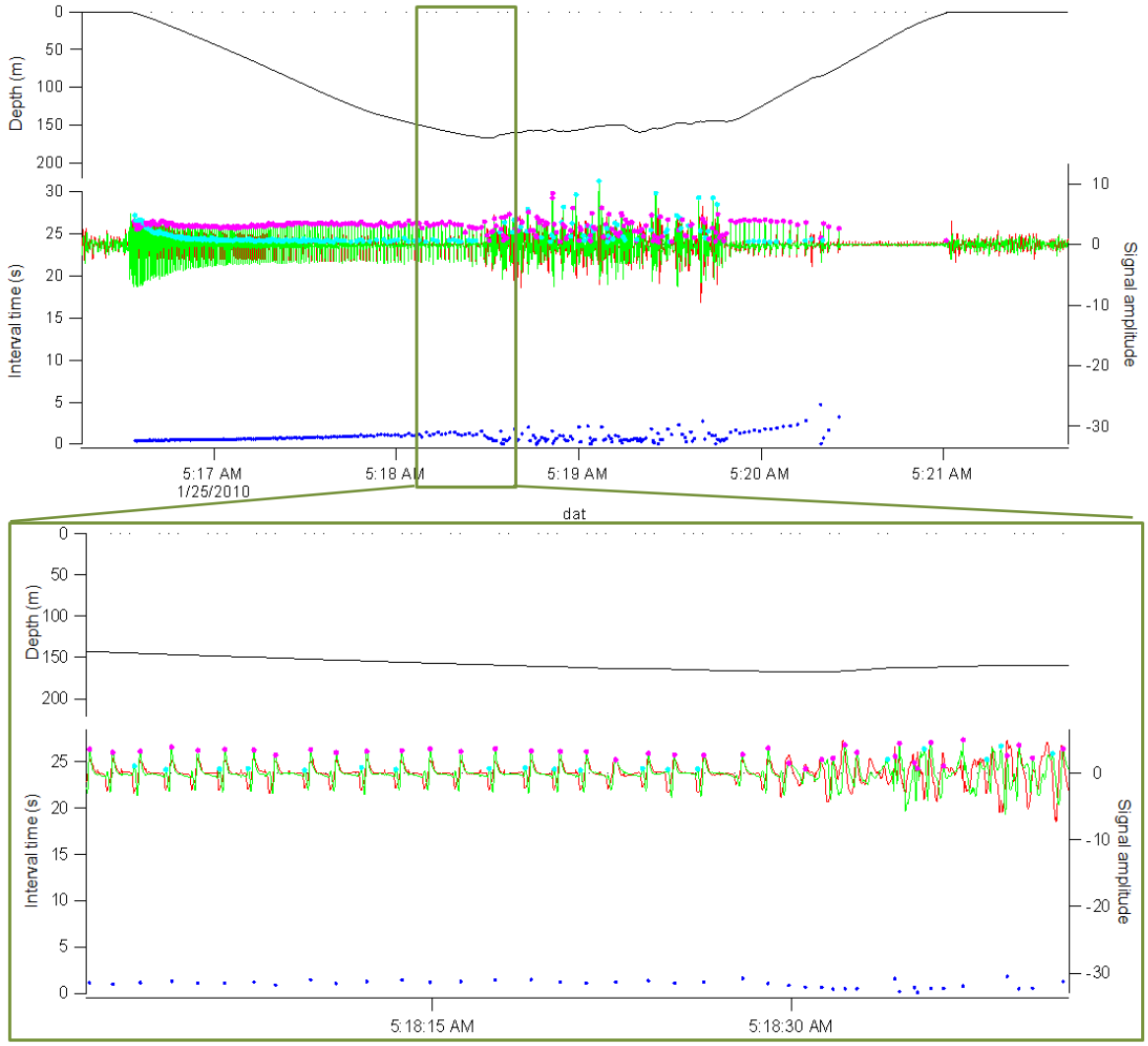


Figure II.14 : ***Profil de plongée (en noir) et d'accélérométrie (en couleur) d'un manchot royal avec les battements d'ailerons (points roses), leur amplitude et leur fréquence (points bleu). Les tracés rouge et vert correspondent respectivement aux accélérations suivant les axes dorso-ventral et antéro-postérieur.***

Enfin, un indice moyen d'activité corporelle a été calculé à partir de l'accélération selon les 2 axes du corps : l'accélération dynamique partielle du corps (*i.e. Partial Dynamic Body Acceleration*, PDBA, en $m.s^{-1}$ ou g, voir Gleiss *et al.* 2010 ; Halsey et Write 2010; Wilson *et al.* 2006). Après avoir séparé les accélérations dynamique (c'est-à-dire liée aux activités de propulsion) et statique (c'est-à-dire liée à la gravité), les valeurs absolues des dérivées de l'accélération dynamique ont été additionnées pour obtenir la valeur de PDBA (Figure II.15). Une PDBA moyenne a été donnée pour chaque plongée ainsi que pour chacune des trois phases des plongées.

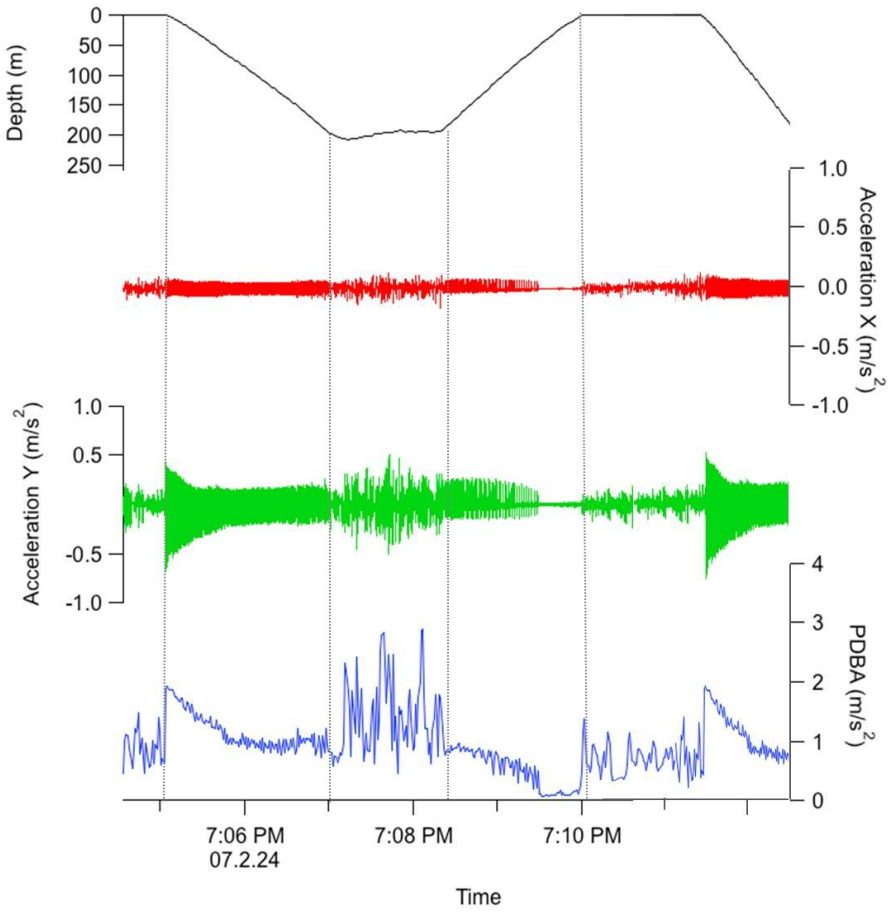


Figure II.15 : ***Profil de plongée et d'accélérométrie d'un manchot royal.***
Les tracés rouge et vert correspondent respectivement aux accélérations suivant les axes dorso-ventral et antéro-postérieur, après filtration de l'onde basse fréquence du signal.
Les valeurs absolues des dérivées de l'accélération dynamique sont additionnées pour obtenir la PDBA.

2.4.2. Analyses et dosages des échantillons

Au moment du transpondage, un prélèvement sanguin est réalisé afin de sexer les individus génétiquement (selon la méthode de Griffiths *et al.* 1998). De plus, un autre prélèvement à l'aide d'une seringue héparinée a été réalisé lors de la pose des *loggers*, et dans certains cas, également au retour de l'oiseau de son voyage en mer, pour réaliser différents dosages. Immédiatement après le prélèvement, le sang est centrifugé 5 min à 6000 RPM pour séparer les globules rouges du plasma. Les échantillons sont ensuite conservés à -20°C.

Après extraction de l'ADN à partir de 5 µl de globules rouges à l'aide d'un kit d'extraction (DNeasy Blood & Tissue kit, Qiagen), nous avons mesuré la taille relative des

télomères, qui sont des séquences nucléotidiques non codantes à l'extrémité des chromosomes (cf. VI. Discussion), par une méthode de PCR quantitative (décrite par Criscuolo *et al.* 2009). Des tests d'hématoglutination ont été réalisés à partir de 25 µl de plasma (Matson *et al.* 2005).

Les dosages de stress oxydant ont été réalisés sur le plasma en utilisant les tests d-ROM et oxy-absorbent (Diacron International). Le test d-ROM a permis de doser les hydro-peroxydes et le test oxy-absorbent a mesuré la capacité à résister à l'action oxydative de l'acide d'hydro-chlore (HCIO) (Beaulieu *et al.* 2010b).

Après délipidation de 100µl de plasma à l'aide de cyclohexane (Cherel *et al.* 2010), les dosages des isotopes stables, $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ pour l'identification du niveau trophique des proies ingérées et de la localisation géographique grossière en mer des oiseaux, ont été réalisés au laboratoire du Littoral, ENvironnement et SociétéS (LIENSS) de La Rochelle

J'ai réalisé tous ces dosages au DEPE à Strasbourg.

2.4.3. Analyses statistiques : Modèles mixtes

Les analyses statistiques ont été réalisées grâce au logiciel libre R (versions 2.11.0 et 2.12.2). Les données ont été analysées en utilisant les approches de modélisation classiques, telles que les modèles linéaires généralisés ou non (GLM ou LM), des modèles linéaires généralisés avec effet aléatoire (GLMM), ou bien encore des équations estimées généralisées (GLM-GEE). Les packages utilisés sont nlme (Pinheiro *et al.* 2010) et geepack (Højsgaard *et al.* 2005). L'individu a été considéré comme le facteur aléatoire dans nos modèles mixtes pour prendre en compte les mesures répétées, *i.e.* dans le cas des plongées ou des voyages alimentaires. Les variables explicatives prises en compte lors des analyses ont été spécifiées pour chacune des études dans les manuscrits en anglais. Les modèles ont été sélectionnés en utilisant le Critère d'Information d'Akaike (ou AIC). Dans certains cas des tests de Wilcoxon ont également été réalisés pour des comparaisons entre deux groupes. Le seuil de significativité a été fixé à 0,05.

Le package ade4 (Chessel *et al.* 2004) a été utilisé pour l'Analyse à Composante Principale (ACP ou PCA), en utilisant le critère de Kaiser pour sélectionner les axes (c'est-à-dire considérer les axes pour lesquels la valeur propre est supérieure à 1).

Première partie

III. Effort de recherche alimentaire lors d'une saison de reproduction

1. Problématique et objectif

Comme prédit par la théorie des traits d'histoire de vie, les performances de reproduction augmentent progressivement avec l'âge chez les espèces longévives (Stearns 1992). Les stratégies de recherche alimentaire étant un des points centraux des compromis entre reproduction et maintenance, une des hypothèses de cette relation entre âge et reproduction, réside en l'amélioration des performances de recherche alimentaire (Lack 1968).

Nous avons tenté de vérifier cette hypothèse en étudiant les stratégies de recherche alimentaire sur une saison de reproduction chez un oiseau marin longévif soumis à de fortes contraintes, le manchot royal *Aptenodytes patagonicus*. En effet, lors de son cycle qui dure plus d'une année (Barrat 1976), le manchot royal est contraint d'aller se nourrir dans des zones distantes de son site de reproduction (jusqu'à 500 km durant l'été Austral, Charrassin et Bost 2001). De plus, il effectue des plongées profondes de manière répétée (jusqu'à 350 m, Pütz et Cherel 2005). Il est donc essentiel que les individus optimisent au maximum leurs voyages alimentaires.

2. Résultats principaux

Tout d'abord, les jeunes individus commencent leur reproduction plus tard dans la saison par rapport aux individus plus âgés. Durant les premières phases de la reproduction, *i.e.* l'incubation et la phase de garde du petit poussin, on voit un effet de l'âge et de l'expérience sur l'effort de recherche alimentaire, avec les jeunes reproducteurs qui passent plus de temps en mer comparé aux reproducteurs plus âgés et ayant plus d'expérience. Cet effort de recherche alimentaire plus important des jeunes reproducteurs se répercute sur leur reproduction, puisque ces individus échouent rapidement, pour la plupart avant d'atteindre la phase hivernale. Ainsi, lors de la phase hivernale, seule l'expérience et la qualité reproductrice ont un effet positif sur le nombre de nourrissages effectués par les oiseaux. Enfin, les oiseaux qui ont commencé plus tard leur reproduction augmentent leur effort de recherche alimentaire pendant la dernière phase de croissance de leur poussin. De plus, les oiseaux ayant une grande

expérience reproductrice nourrissent leur poussin plus longtemps au printemps, et ainsi lui donnent plus de chance d'avoir une bonne condition pour son envol.

3. Discussion

L'effet négatif de l'âge sur l'effort de recherche alimentaire est amélioré par l'expérience des individus, que se soit chez les jeunes individus, mais également chez les reproducteurs plus âgés. On osberve ainsi que les individus plus experimentés ont un effort de recherche alimentaire inférieur à celui des individus moins expérimentés. Cette observation a été faite chez de nombreuses espèces longévives, aussi bien des oiseaux (Lewis *et al.* 2006) que des mammifères (Moyes *et al.* 2011). Ainsi cette expérience, qui peut-être prise comme un indice de qualité en terme de reproduction permet aux individus de faire face aux conditions hivernales qui sont extrêmement coûteuses chez le manchot royal (Barrat 1976).

4. Perspectives

Les approches longitudinales dans l'étude des effets de l'âge sont extrêmement importantes (Nussey *et al.* 2008). Même si aujourd'hui, notre base de données ne nous permet pas d'avoir suffisamment d'individus pour faire cette étude, il serait judicieux de regarder comment évolue l'effort de recherche alimentaire au cours de la vie d'un individu. De plus, les conditions climatiques jouant un rôle important dans la dynamique des populations, on peut se demander comment les jeunes reproducteurs font face aux variations environnementales par rapport aux reproducteurs expérimentés.

Même si cette approche a l'avantage d'étudier le comportement alimentaire d'un grand nombre d'oiseaux, elle nous a néanmoins permis seulement d'estimer les stratégies de recherche alimentaire en terme de durées de voyages alimentaires. Ainsi, on peut se demander, pourquoi les jeunes reproducteurs passent plus de temps en mer pour se nourrir ?

5. Articles

Article A

How age, experience and quality shape foraging activity patterns and strategies in breeding king penguins

Maryline Le Vaillant, Yan Ropert-Coudert, Yvon Le Maho & Céline Le Bohec

En préparation

Summary

1. Life history theory is based on the principle of optimal energy allocation between maintenance and reproduction, and different patterns of this trade-off may be expressed within a population. Reproductive success depends on the performances of tasks linked to reproduction, including parental care and foraging activities during the breeding season. Thus, individual differences in foraging ability and tactics may affect reproductive performances. This observed heterogeneity in foraging and breeding performances in a given year might be linked to age or experience-related processes, but also to differences of individual quality.

2. Colonial breeding seabirds, such as the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*), are central-place foragers, commuting long distances between their colony and their foraging grounds. Thus, these strong environmental constraints may profoundly affect their age-related foraging strategies.

3. We monitored foraging effort of known-age microtagged king penguins breeding in Crozet Archipelago during one of their breeding cycles. We investigated how foraging trip duration and number at different stages of their breeding cycle might be affected by their age (4 to 11 years old), their past breeding experience (the number of breeding attempts) and their breeding quality (the number of breeding success (*i.e.* number of fledging chicks), the rate of success (*i.e.* number of breeding success in relation to the number of attempts) and the expected breeding success).

4. We found that age and breeding quality had an effect on the annual breeding performance. Moreover, younger breeders bred later in the season than older ones. Older individuals with a better breeding quality had a greater annual breeding success and failed later.

5. During the incubating and brooding phases, both age and breeding quality affected trip durations, with younger and lower quality individuals performing longer foraging trips. However, during the austral winter, when the environmental conditions are stronger, while younger birds failed, only breeding experience and quality had a positive effect on foraging effort of older breeders. During the last feeding period, age, past breeding experience and quality did not seem to affect foraging effort. Trip durations during this last phase of the breeding cycle only depend negatively on the breeding date of the year.
7. Our study shows for the first time how foraging effort can be driven by age, experience and individual intrinsic quality in the king penguin, and ultimately affects its breeding success.

Keywords: age, experience, individual quality, foraging effort, breeding performance, seabirds

Introduction

Life history trade-off is a key concept in evolutionary theory (Stearns 1992). Long-lived animals have to allocate energy between contradictory functions, and this conflict increases when resources are limited in the environment, and becomes even stronger for younger individuals, while decreases with age and/or experience (Clutton-Brock 1988). More the individuals gain in experience, and more they increase their efficiency in tasks related to reproduction, such as parental care (Daunt *et al.* 2001; Broussard *et al.* 2008) or localisation of potential feeding territories (Pärt 2001b). With age animals learn to adjust their current investment according to resources availability, their own need and their offspring's need (Erikstad *et al.* 1997). Age-related improvement in reproductive performance could also be linked to experience acquisition through with repetition of breeding events. Breeding experience could be defined as the number of previous reproductive attempts, the number of previous successful breeding attempts (Lewis *et al.* 2006) or by quantifying the presence to or the knowledge of breeding areas (Harcourt *et al.* 2007; Lescroël *et al.* 2009).

Nevertheless, expected correlations between life-history traits are not necessary observed (Clutton-Brock 1985; Yoccoz *et al.* 2002; Moyes *et al.* 2006), highlighting the presence of variations among individuals in their energy acquisition and in phenotypic traits associated with survival and reproduction (Wilson & Nussey 2010). High-quality individuals should have greater performances than low-quality ones (Cam & Monnat 2000; Barbraud & Weimerskirch 2005; Moyes *et al.* 2009), and this difference should be more pronounced

during difficult environmental conditions. In a recent study, Lescroël *et al.* (2010) showed that during years of very harsh conditions (*i.e.* presence of a giant icebergs which impacted the summer ice condition and reduced the regional primary productivity and access to the colony), better breeders had a greater foraging efficiency in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). This concept of individual quality is however difficult to define. Numerous traits have been used to measure differences in quality between individuals (Moyes *et al.* 2009): i) reproductive or parental traits, such as laying and hatching date (Lewis *et al.* 2006; Blackmer *et al.* 2005), number of previous breeding success (Lescroël *et al.* 2010) or age at maturity (Côté & Festa-Bianchet 2001); ii) morphological traits, such as body size and condition indexes (Jensen *et al.* 2004); iii) behavioural traits, such as social rank (Hamel *et al.* 2009); but also iv) physiological traits, such as hormonal and immunological status (Angelier *et al.* 2007).

Central-place foragers, such as seabirds, which feed at sea while they have to be on land to breed, are very sensitive to changes of their environment (Le Bohec *et al.* 2008, Wolf *et al.* 2010, Barbraud *et al.* 2011, Cubaynes *et al.* 2011). In this context, it is crucial to understand the ontogeny of behavioural strategies and how environmental conditions affects these behavioural patterns, especially in polar species which depend to ecosystems that are currently subjected to strong changes (Trivelpiece *et al.* 2011). Among seabirds, king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) are subjected to very hard and changing environmental conditions during their breeding cycle that lasts until 14 months (Barrat 1976). After laying of their unique egg, members of a pair shift during the incubating and brooding phases (in average 53 days and 1 month and half, respectively). Then, chicks get together in Crèche until the following spring, and are feeded occasionally by their parents. Different foraging patterns are observed in this species according to the phase of the breeding cycle and the season, with short summer foraging trips at sea during the brooding period (few days) and longer ones (several weeks) during the crèching period when resources are limited and very far away from the colony during the austral winter (Barrat 1976, Descamps *et al.* 2002, Charrassin & Bost 2001). In Crozet Archipelago (46°25'S, 51°45'E), known-aged microtagged king penguins have been monitored since 1998 (Gendner *et al.* 2005). An automatic identification system allows us to estimate, without disturbance, the whole breeding history and time spent to forage at sea of penguins from 4 to 11 years-old, and to investigate for the first time their foraging abilities and strategies according to age, breeding experience and/or intrinsic quality that might ultimately affect the annual breeding success. We predicted that younger, less

experienced and lower quality birds should perform greater foraging efforts (*i.e.* longer or greater number of foraging trips), and should especially be more affected by harsher environment conditions characteristic of the austral winter.

Materials and methods

STUDY SITE AND MONITORING SYSTEM

Our study was conducted on king penguins breeding in the colony "*La Grande Manchotière*" at the Possession Island in Crozet Archipelago (46°25'S, 51°45'E). Since 1998, cohorts of birds have been implanted each year with passive integrated transponder (PIT) tags under the skin of their leg (see Descamps *et al.* 2002) when they were 10 month-old chicks, *i.e.* just before fledging. No adverse effects of subcutaneous PIT tags (3.85 x 32 mm; 0.8g) have been observed. For instance Nicolaus *et al.* (2009) found no negative effects of PIT tags (2.12 x 11.5 mm; 0.1 g) on fledging success, winter condition, survival and recruitment in small songbirds such as Great tits (*Parus major*). Morphological traits (bill length, flipper length and body mass) were measured at tagging to estimate individual structural size and body condition indexes at fledging (Green 2001; Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Blood sample was used to determine genetically the sex of individuals (methods adapted from Griffiths *et al.* 1998). Microtagged birds are monitored throughout their life using an automatic monitoring system in which PIT tags are read by antennae buried underground at the access pathways used by the birds to leave or enter into the colony (Gendner *et al.* 2005). This identification system does not require bird recaptures. Past breeding performances, and foraging and breeding efforts during the 2009 breeding season were determined for 262 known-aged king penguins. Breeding birds were randomly selected and homogeneously distributed in 8 age classes (*i.e.* $N_{4\ year\text{-}old}$=33, $N_{5\ year\text{-}old}$=44, $N_{6\ year\text{-}old}$=31, $N_{7\ year\text{-}old}$=28, $N_{8\ year\text{-}old}$=30, $N_{9\ year\text{-}old}$=34, $N_{10\ year\text{-}old}$=31 and $N_{11\ year\text{-}old}$=31).

BREEDING PHENOLOGY

Breeding phenology was established by interpreting the movements of the birds between their breeding area and the sea (see Descamps *et al.* 2002). The breeding cycles were confirmed using video recordings by interpretation of body and plumage conditions whenever necessary.

Timing of breeding

Since the king penguin breeding cycle lasts around 14 months on Crozet Archipelago (Barrat 1976, Descamps *et al.* 2002), the annual arrival date at the colony to start a new breeding season (Arrival_D) depends of the success and timing of breeding attempt in the previous year. The date of the beginning of the annual breeding cycle (Breed_D) was defined as the last date a male or female has been detected as entering into the sub-colony of reproduction before the laying. The referential date was the 1st October. During the breeding cycle, partners alternate on the egg and chick. Most of the incubating period includes four shifts (see Descamps *et al.* 2002), with two trips at sea for each member of the breeding pair. The unique egg hatches around 53-54 days after the laying, and the brooding period lasts around 20-30 days until shifts on land become generally less than 4 days. Then, chicks are left alone between feeding visits. During the first phase of the feeding period (called 'Crèche 1'), chicks are still growing. Parents do short trips at sea to feed regularly their chicks until the beginning of the winter, defined as June 1st. During the winter fasting period of chicks (called 'Crèche 2' defined between June 1st and August 31st), parents perform very long trips at sea until the Marginal Ice Zone near to the Antarctic continent (Bost *et al.* 2004). With the spring, resource availability increase closer to the colony allowing parents to perform shorter trips at sea and to feed more regularly their chicks. Chicks start therefore their second period of growth (called 'Crèche 3' defined after September 1st) until they fledge generally between November and January.

Breeding success

The breeding output (past breeding success and breeding success in 2009, BS2009) is defined as a success when birds which laid an egg, succeed in fledging a chick (breeding output = 1), and as a failure when breeding birds do not present a feeding activity during Crèche 3 or stopped the feeding activity at the beginning of this period (breeding output = 0). The laying period of king penguins extends over four months with two peaks of laying: a first one for 'early breeders' (prior to January 1st) and a second one for 'late breeders' (posterior to January 1st). A successful reproduction leading to a late reproduction the following year and the breeding success of these late breeders is usually lower than the earlier. To take into consideration this effect, dates of the beginning and of the end of the breeding cycle studied for each birds (Breed_D and End_D, respectively) and the output of the 2008 breeding cycle (BS2008) were thus incorporated into our models. Finally, length of the breeding cycle was also determined in 2009 for each bird (Breed_L).

Breeding experience and Breeding quality

Past Breeding Experience (PBE) was defined as the number of breeding that an individual started (with or without success) during its life until 2009. Likewise, Past Breeding Success (PBS) represented the number of successful breeding events. PBS was used to build breeding quality indexes. A first Breeding Quality Index represented the rate of success of an individual according to its past breeding experience (BQI_1 = PBS/PBE). A second Breeding Quality Index (BQI_2) was calculated as the difference between the observed breeding success in 2009 (0 or 1) and the expected breeding success (see methods adapted from Lescroël *et al.* 2009). The expected breeding success of an individual corresponded to the residuals of the linear regression between its past breeding success (PBS) and its age in 2009 (Age). The age at which an individual was seen for the first time in the colony (Age_FS) was used to assess to its knowledge of the breeding area.

FORAGING TRIPS

When a breeding failure occurred when a bird was at sea, this foraging trip was excluded of our analyses. Departure and return dates of each trip at sea were determined for each individual throughout its breeding cycle. The antennae localised at *ca* 25-30 meters from the sea, birds can stay several hours on the beach before their departure for a foraging trip (com. pers.), especially when the survival of the chick is not anymore jeopardized by few hours of delay of its feeding parent as it can be during the brooding period. Consequently, only trips more than 3 days were considered as a foraging trip at sea for crèching periods (Crèche 1, 2 and 3). Foraging trip duration, rate of time at sea / time on land, and number of trips at sea were then estimated for each breeding stage independently. Mean trip durations differ remarkably between breeding phases (Incubation, Brooding, Crèche 1 to 3) but also between shifts within a phase (Barrat 1976, Descamps *et al.* 2002), thus we standardized foraging trips per breeding phase and then pooled them all together to run ultimately a global model. Length of incubating and brooding shifts in king penguins might also be sex-specific, thus to explore the effect of this parameter on trip durations, the sex of individual was incorporated in our models.

STATISTICS

All statistics were computed using the R 2.11.0 statistical environment (R Development Core Team, 2008). Trip durations for each breeding stage were analyzed by using a maximum of likelihood mixed model approach, using generalized linear mixed models (GLMM, using the nlme; Pinheiro *et al.* 2010) or generalized estimated equation (GEE, when normality was not met, using geepack package; Højsgaard *et al.* 2005). The individual was computed as a random effect, enabling us to account for repeated measures, as birds were tracked over multiple trips. Breeding success, dates of the arrival, the beginning and the end of breeding cycle, and stage of failure were analyzed using generalized linear models (GLM). Models were fitted either with normal, Poisson, Binomial or Gamma distribution. Explanatory variables were Age, Sex, PBE, PBS, BQIs, Age First Seen (Age_FS), Breeding dates (Arrival_D, Breed_D and End_D), Breeding Success of the studied year (*i.e.* BS2009), Breeding Success of the previous year (*i.e.* BS2008), Length of Breeding (Breed_L), and Structural Size and Body Condition Indexes at fledging (SSI and BCI; no effect was found for these latter parameters, thus results will not be presented here). The most appropriate model was selected by using the Akaike's Information Criterion (AIC). In general, the model exhibiting the lowest AIC was selected, except when $\Delta AIC < 2$. Variables were considered significant for $p < 0.05$.

Results

BREEDING PHENOLOGY AND SUCCESS

Age, Past Breeding Experience (PBE) and the Breeding Quality Index (BQI_1) had a negative effect on the annual arrival date at the colony to start a new breeding season (Table III.2a; Arrival_D: GLM: t=-4.699, df=261, p<0.001; t=-4.948, df=261, p<0.001 and t=-2.851, df=261, p=0.005, respectively) and on the date of the beginning of the breeding cycle (Table III.2b; Breed_D: GLM: t=-7.561, df=261, p<0.001; t=-6.425, df=261, p<0.001 and t=-3.715, df=261, p<0.001, respectively). Younger and less experienced birds arrived later on land and reproduced later than older and more experienced ones. Moreover, the breeding success of the previous year (*i.e.* BS2008) influenced positvely both Arrival_D and Breed_D (GLM: t=8.335, df=261, p<0.001 and t=4.991, df=261, p<0.001, respectively).

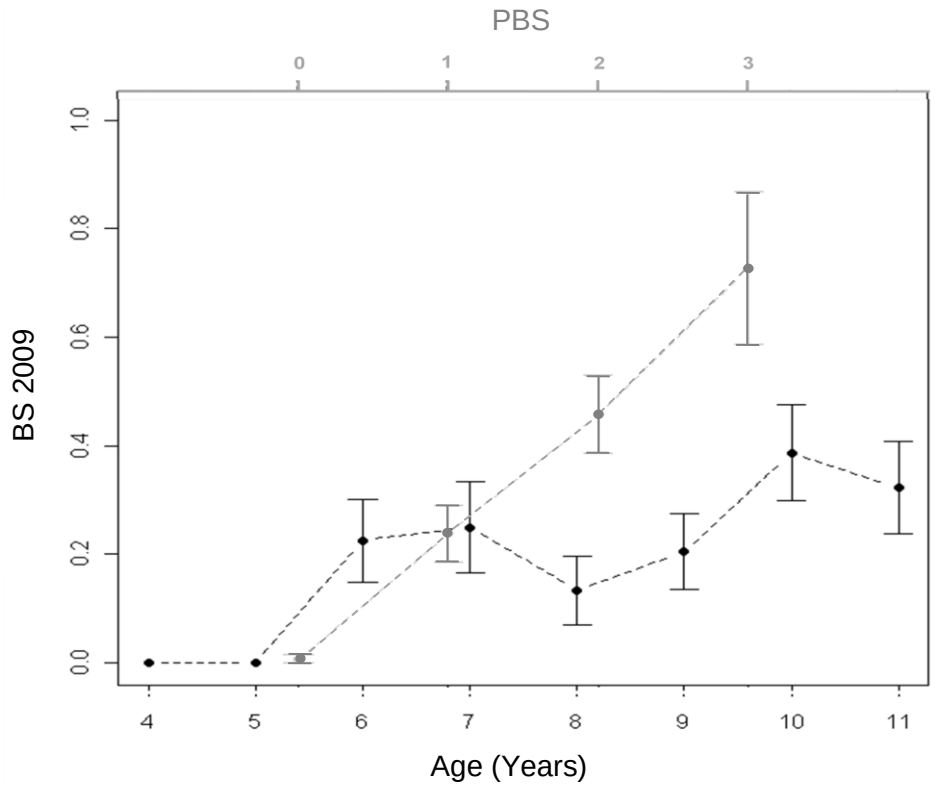


Figure III.1 : ***Mean breeding success in 2009 (BS2009 ± SE), according to Age (in black) and Past Breeding Success (PBS, in grey).***

BS 2009 was strongly linked to the date of the beginning of the breeding cycle (Breed_D): the later they started to breed the lower was the breeding success. Both Past Breeding Success (PBS) and Breeding Quality (BQI_1) had a significant positive effect on the breeding success in year 2009 (BS2009, Table III.1 and Fig. III.1). The interaction between Age and BQI_1 had a negative significant effect on BS2009, suggesting that the effect of the breeding quality BQI_1 was more important for younger age classes. The interaction between logarithmic Age and BQI_1 was positively significant, meaning that the breeding success in 2009 BS2009 reached a plateau. Moreover, 2009 breeding cycle duration (Breed_L) was also affected by BQI_1 and Breed_D (GLM: $p<0.001$ and $p=0.034$, respectively). Breeding cycle of males was shorter than females ($p=0.003$).

The stage of the breeding failure (Table III.2c and Fig. III.2) was strongly dependant on Breed_D (GLM: $p<0.001$) with late breeders more quickly in failure than early ones. Timing of failure was also positively affected by Age, PBE (GLMs: $p\leq0.001$) and negatively affected by the interaction between these two parameters (GLM: $p<0.001$), meaning that, at a given age, individuals with greater breeding experience failed later than less experienced ones. Finally, the date of the end of the breeding cycle (*i.e.* End_D), both birds in success and in

failure, was positively affected by BQI_1 and BS2008 (Table III.2d; GLM: $p<0.001$ and $p=0.031$, respectively).

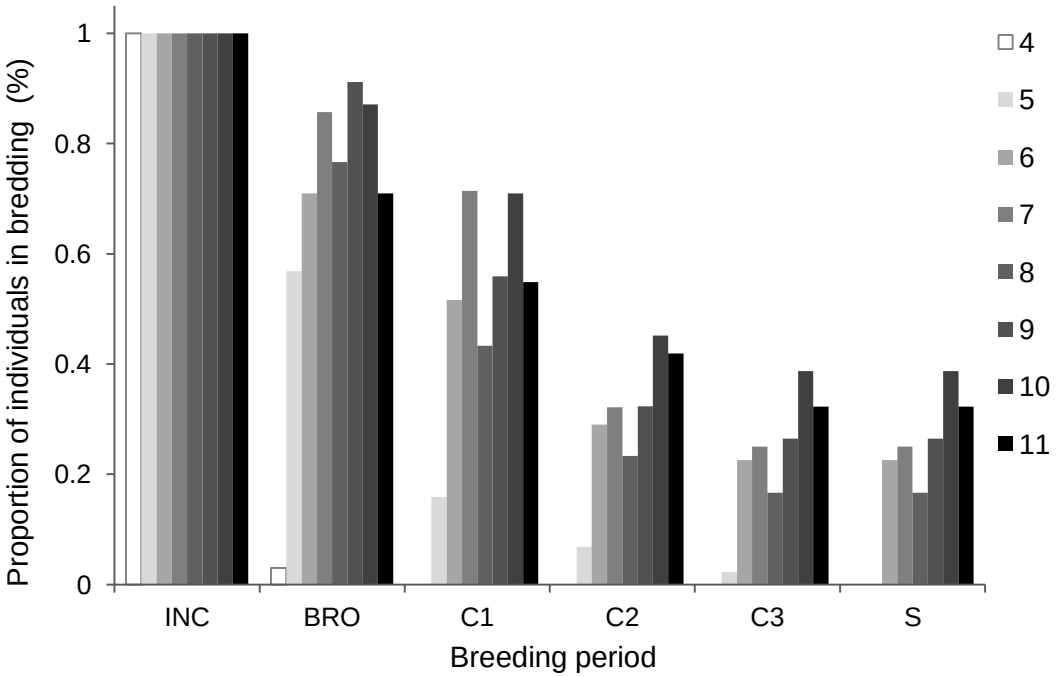


Figure III.2 : ***Proportion of birds (in %) in breeding according to age for each period of breeding, INC: Incubation, BRO: Brooding, C1: Crèche 1, C2: Crèche 2, C3: Crèche 3, and S: Success.***

FORAGING EFFORT

Incubating period

During the incubating period, males traveled longer than females (Table III.3 and Fig. III.3). Breed_D had a positive effect on trip durations with late breeders performing longer foraging trips than early breeders. This effect was probably due to younger birds, which did longer trips, bred later. Past Breeding Success (PBS), Age and Breeding Quality (BQI_2) affected negatively the trip durations. Interaction between Age and BQI_2 affected positively trip durations, suggesting that the effect of the breeding quality BQI_2 was more important for younger age classes.

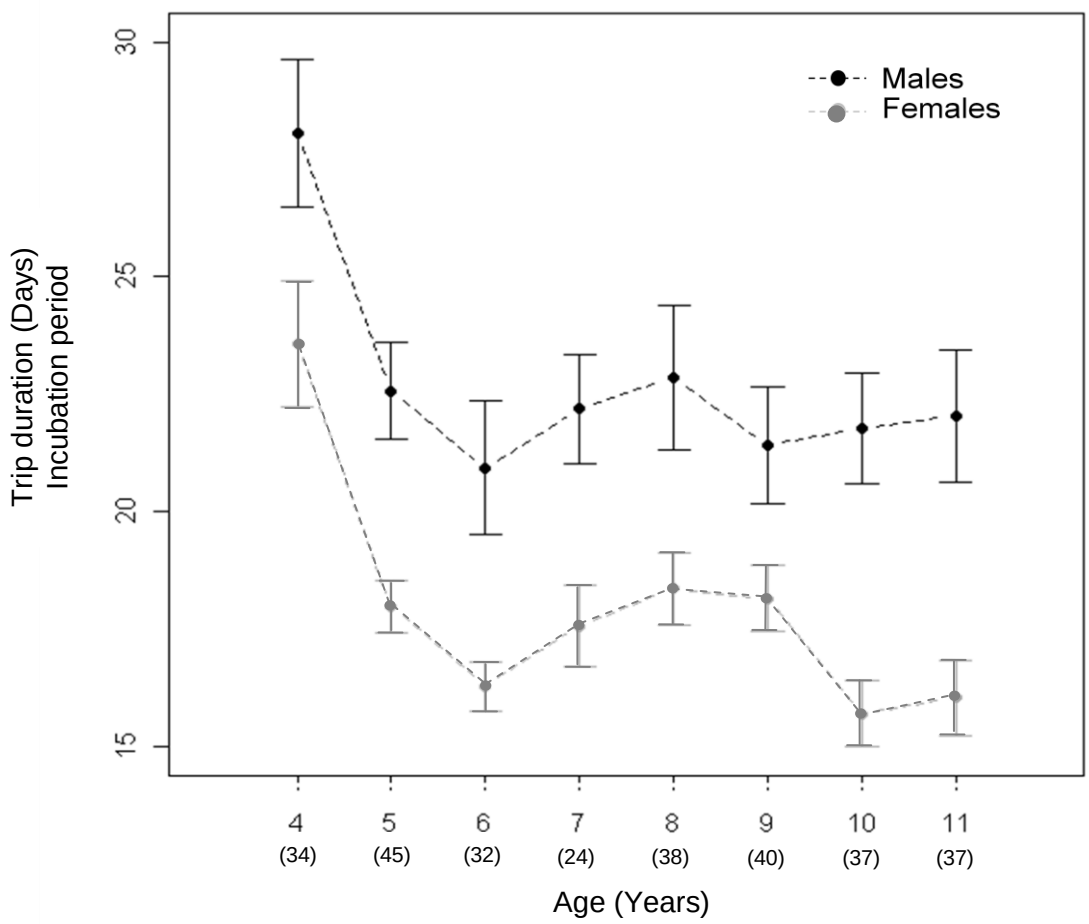


Figure III.3 : ***Mean trip duration at sea during the incubation period (in days, ±SE) according to Age and Sex (males are in black and females in grey). Numbers in brackets correspond to effectives.***

Brooding period

The sex and breeding quality of individuals influenced the trip duration (Table III.4 and Fig. III.4a). BQI_1 had a negative effects on foraging trip durations during the brooding period. Individuals with a greater BQI_1 did shorter trips at sea (Fig. III.4b). We found an interaction between Age and Sex with males performing longer trips at sea during the brooding period than females for a given age.

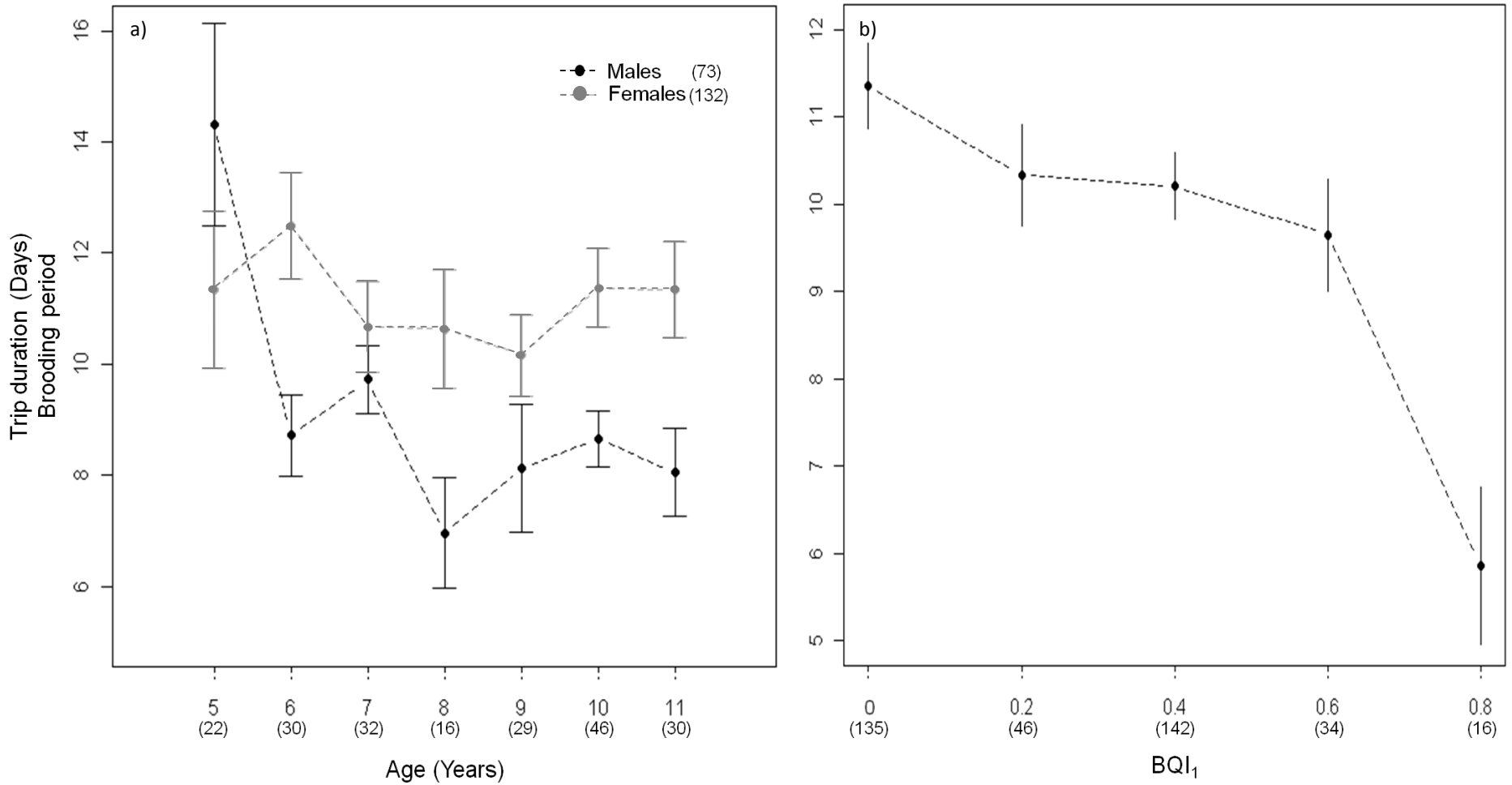


Figure III.4 : ***Mean trip duration at sea during brooding period (in days, ±SE) according to (a) Age ($N_{(5)}$=22 trips, $N_{(6)}$=30 trips, $N_{(7)}$=32 trips, $N_{(8)}$=16 trips, $N_{(9)}$=29 trips, $N_{(10)}$= 46 trips, $N_{(11)}$= 30 trips), Sex (males are in black (N=73) and females in grey(N=132)) and (b) breeding quality class (BQI_1, the number success in relation to number of breeding attempts. $N_{(BQI1=0)}$=135 trips, $N_{(BQI1=0.2)}$=46 trips, $N_{(BQI1=0.4)}$=142 trips, $N_{(BQI1=0.6)}$=34 trips and $N_{(BQI1>0.6)}$=16 trips).***

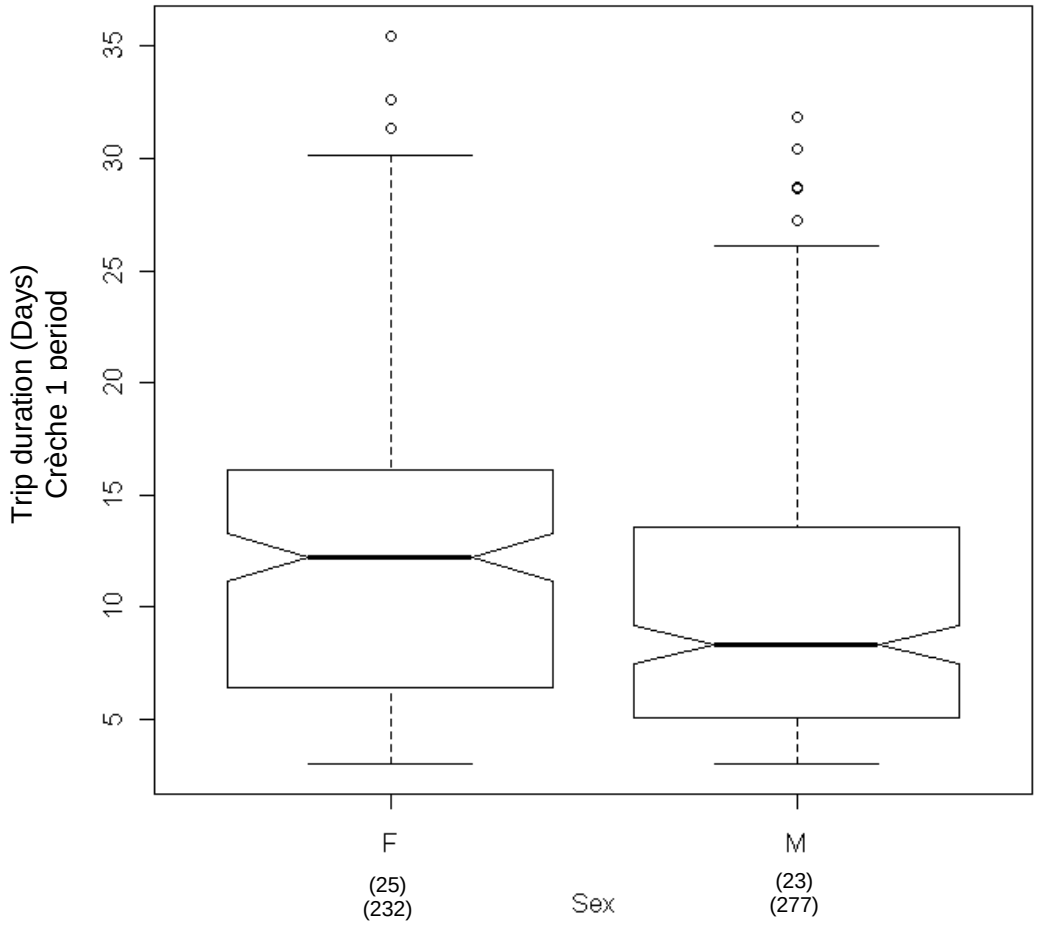


Figure III.5 : ***Mean trip duration at sea during Crèche 1 (in day, ±SD) according to Sex (F corresponds to Females and M to Males). Dots correspond to extreme values. Between brackets correspond to number of birds, at the top, and number of trips, at the bottom.***

Crèching period

Crèche 1 – Sex affected trip duration, males achieving shorter foraging trips than females (Table III.5.1 and Fig. III.5). The Breed_L had a negative effect, and more breeders bred later, more they achieved shorter foraging trips.

Crèche 2 – Sex and BQI_1 appeared to influence the number of foraging trips during the winter (Table III.5.2 and Fig. 6). Males and individuals with a higher BQI_1 performed a greater number of foraging trip during the winter period than females and lower quality breeders, respectively. Moreover, a positive effect of BQI_1 was observed on the number of trip, and we observed an increased of the number of foraging trip according to BQI_1.

Crèche 3 – During our study, only one individual of 5-year-old succeeded in rearing a chick until the last phase of the Crèche period, and this bird was therefore excluded from our analysis. Our best model predicted that the breeding date only explained trip durations during

the last part of the breeding cycle (Table III.5.3). Late breeders appeared to achieve shorter foraging trips in Crèche 3 (Fig. III.7). No difference in the number of foraging trips was however observed during Crèche 3.

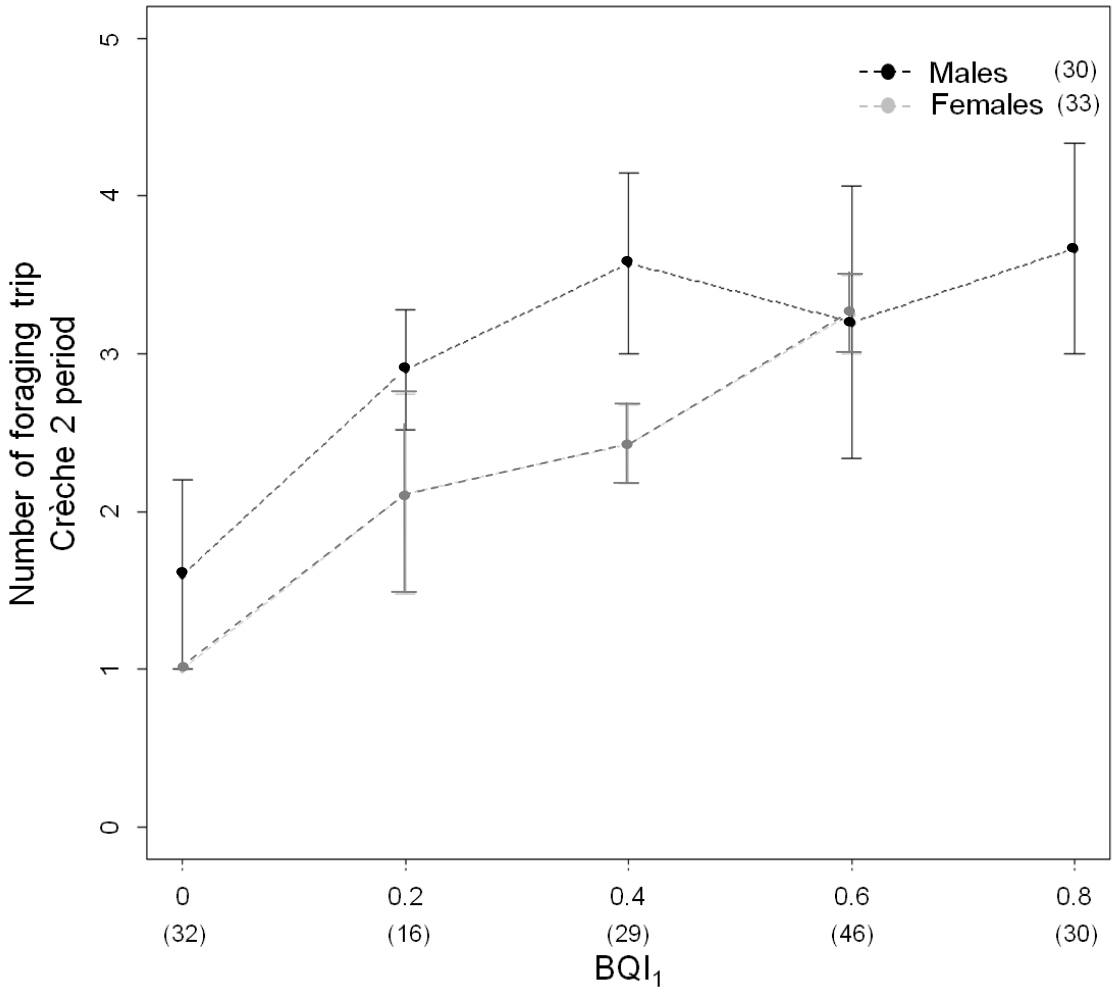


Figure III.6 : ***Mean number of trip at sea during Crèche 2 (±SE) according to Breeding Quality Index class (BQI$_1$, the number success in relation to number of breeding attempts). Between brackets correspond to number of birds for each category.***

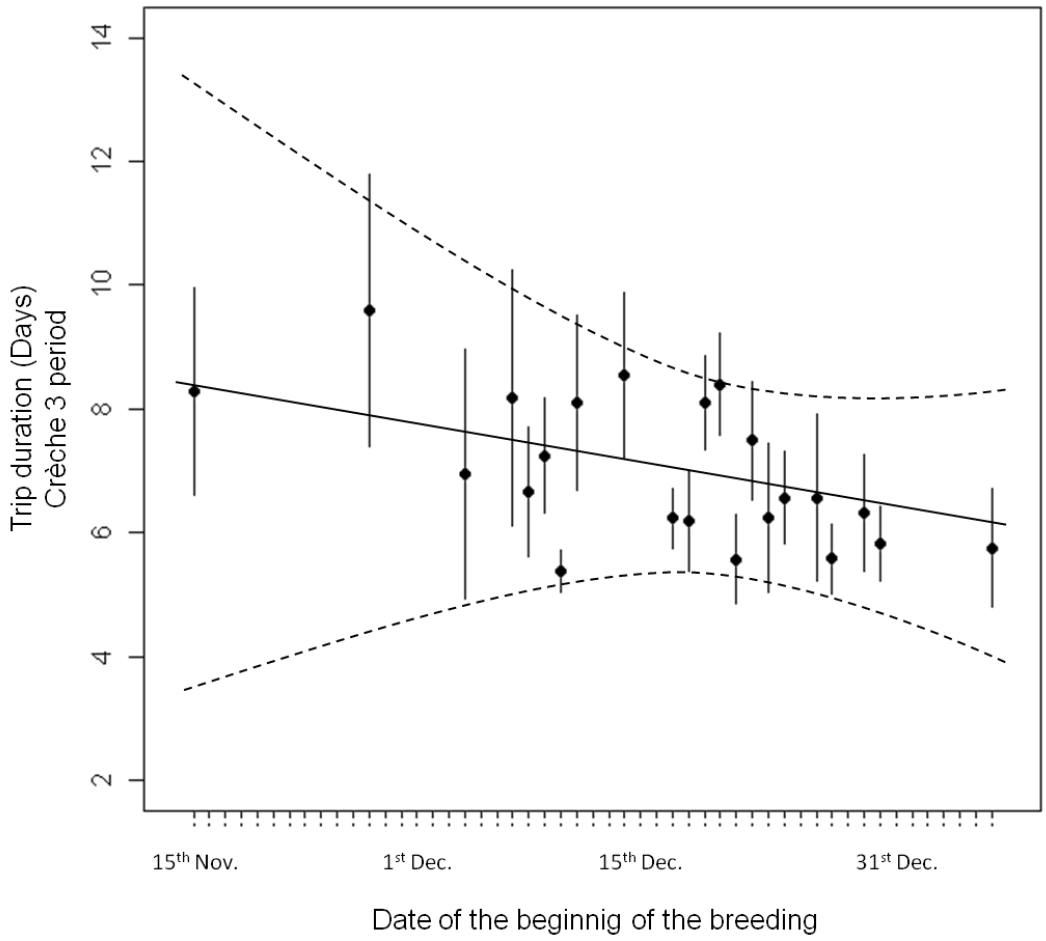


Figure III.7 : ***Mean trip duration at sea during Crèche 3 (in day, ±SE) according to the date of the beginning of the breeding cycle. Fitted linear model and confident intervals are indicated with solid line and dashed lines, respectively (y ~ -0.05x + 0.01, P = 0.001).***

Discussion

Life history theory predicts that long-lived animals should improve or modify some of phenotypic traits (morphological, physiological or behavioural) with age in order to maximize their fitness by optimizing trade-offs between these traits (Stearns 1992). Therefore, as age and/or experience increase, individuals should progressively acquire skills to be more efficient in food acquisition (Jansen 1990), and consequently they should express a lower foraging effort. This optimization should ultimately positively affect the individual breeding performance. Furthermore, the intrinsic individual quality can also influence the improvement with age as it has been shown in several mammal species, subantarctic fur seal *Arctocephalus tropicalis* or red deer *Cervus elaphus*, for instance (Beauplet *et al.* 2006; Moyes *et al.* 2011), but also in seabird, such as common guillemot, *Uria aalge* (Lewis *et al.* 2006). Age, breeding experience and individual quality might however not influence the foraging effort in the same

way (Daunt *et al.* 2007), making it of a great interest to distinguish the respective effects of each of these factors.

BREEDING PHENOLOGY AND SUCCESS

It takes over a year for a king penguin to succeed to fledge a chick (Barrat 1976). Consequently and in accordance with previous studies (*e.g.* Le Bohec *et al.* 2007), we found here that the breeding success of the previous year affected the current breeding success and the stage of failure. Moreover, individuals of lower quality stopped their breeding earlier. We could suppose because of they have interest to engage them in another breeding cycle earlier. Our result on the age-specific breeding success is also consistent with many studies on several species (Forslund & Pärt 1995; DeForest & Gaston 1996; Ezard et al. 2007), with younger breeders performing less well than older ones. The age effect can be explained by the late breeding attempts engaged by young birds during the season (DeForest & Gaston 1996; Ezard *et al.* 2007; McCleery *et al.* 2008), but also by the difference in quality between individuals as it was likewise observed in common guillemot (Lewis *et al.* 2006). The logarithmic relationship observed between the age and the annual breeding success could be observed in numerous species (Forslund & Pärt 1995; Browen *et al.* 2006; Nisbet & Dann 2009). First, no 4 and 5-year-old breeder younger succeeded in rearing a chick until the fledging in our study. Then, breeding success increased until 7-years-old suggesting a learning process in tasks related to the reproduction during the first years of breeding, and in average at 6-years-old, a bird acquired skills. Increasing in breeding experience could be linked to increasing reproductive performances (Clutton-Brock 1988). So, experienced breeders acquired experiences in incubation or protection of young from predators (Pyle *et al.* 1991; Bregnballe 2006). Many authors suggested that the age-related improvement of breeding performances result of increasing foraging abilities by learning foraging techniques to become more efficient (Jansen 1990) for instance, but we discuss about this hypothesis below.

However, the age-related of competences is not the only explanation to the increasing of breeding performances. It could also be explained by the appearance or disappearance of phenotypes (Bregnballe 2006), called the 'selection hypothesis' (Curio 1983). This hypothesis screws to explain that there is a phenotypical selection in a cohort with ageing. Individual with lower phenotypic traits have a lower survival rate at younger age (Desrochers & Magrath 1993; Brown & Ruth 2009), and only better individual are selected. Thus, this hypothesis would support that the breeding quality improved breeding performances.

Later breeders did short feeding trips during the austral spring it seems that later breeders tried to compensate the chick feeding doing, but this difference has not visible on the number of trips expressed. Moreover, breeders with a better quality rear their chick later. Individuals with higher breeding quality have a higher rate to reproduce successfully. So, they offered greater chances to their chicks to fledge in good body condition, before to beginning a new season of breeding. In fact, we know that the body condition of king penguin chicks at fledging affect their return rate to the breeding site (Saraux *et al.* 2011a).

FORAGING EFFORT

Effect of age and past breeding experience

The foraging trips of the brooding phase are only affected by quality, and less by age than during the incubating phase. During the incubating phase, king penguins forage exclusively for themselves while after hatching, they have to feed their offspring. During the brooding phase, they perform repeated deep dives during short travels of 4 to 10 days in average (Weimerskirch *et al.* 1992; Descamps *et al.* 2002) close to Crozet Archipelago, *i.e.* generally around the Polar Front (230 and 450 km during the summer according to the year; Charrassin & Bost, 2001). This second period being more costly in energy, they perform deeper and longer dives (Charrassin *et al.* 1998), so, birds have to optimize their foraging trip as better as possible. Younger breeders (*i.e.* 4 and 5-years-old) failed before the winter period, *i.e.* the most restrictive feeding period. Consequently, variations in foraging effort between individuals during this period appeared to be essentially linked to the individual breeding quality.

In our study, a higher foraging effort is expressed by younger breeders, suggesting that they are probably not using the same foraging areas than older birds. Many studies on birds found that foraging areas can differ between age-classes (Pärt 2001b, Lecomte *et al.* 2010). These feeding grounds potentially further from the colony and/or less productive, might lead to a higher foraging effort (more time to find and catch prey) achieved by young breeders. King penguin feed mainly on myctophids fishes and onychoteuthid squids (Cherel *et al.* 1993a; Cherel & Weimerskirch 1999). These prey are usually available and abundant in areas rich in primary production (*i.e.* Polar Front or around Crozet archipelago according to the season), and they are between 100 and 1000 m during the day. This air-breathing predator is thus subjected to strong constraints (*e.g.* pressure, buoyancy, energetic expenditures) during the sequences of repeated feeding dives of several minutes between 200 and 350 m (Pütz &

Cherel 2005). After fledging, juveniles have to learn how to fish in order to ensure their own maintenance, before starting their breeding life (which is in average between 5 and 6-year-old according to Weimerskirch *et al.* 1992) and dealing in addition with supplying their chick. Moreover, age-difference in foraging success and diving/swimming parameters were observed in breeding penguins (Zimmer *et al.* 2010; Le Vaillant *et al.* submitted). These higher foraging efforts expressed by younger birds (to found productive area for instance) and lower foraging efficiency support the hypothesis of a learning process in king penguin.

Here, younger birds (4 and 5-year-old) bred later than older ones, in average between 15 to 60 days later. The Match/Mismatch Hypothesis (MMH) highlights the importance of the synchrony of the timing of breeding on the peak of prey availability (Durant *et al.* 2007). Our observation suggests a potential Mismatch with the resource availability by younger birds which would then have more difficulty to find prey.

Effect of sex and individual breeding quality

Our study showed that breeding quality solely affected the foraging effort during the austral winter allowing breeders to cope with harsh environmental conditions. We also found that the majority of the younger breeders (4 and 5 year-old) failed before the winter period. Moreover, females seem to produce an extra effort as compared to males, doing longer trips, except during the incubation, and more trips.

Fall and austral winter (*i.e.* Crèches 1 and 2) are the most challenging periods of the king penguin breeding cycle (Barrat 1976). Breeders have to feed as much as possible their chick before the long fasting winter period that chicks have to face (van Heezik *et al.* 1993). Indeed, resources are low, more unpredictable and more distant from the breeding site during the austral winter (Olsson & van der Jeugd 2002), and breeders have to travel longer distances to find prey (Barrat 1976). Charrassin *et al.* (2002) showed that breeding king penguins dived deeper and spent more time at the bottom phase (*i.e.* the phase of dive during which penguins are close to their maximum depth in order to pursue and catch prey, see Ropert-Coudert *et al.* 2000c) during the winter than during the summer, supporting the idea that resources are less available and more difficult to find. Individual quality certainly has a strong influence on foraging efficiency during deep dives (*i.e.* the number of prey pursuits estimated as the number of wiggles: see Wilson *et al.* 1992a, Le Vaillant *et al.* unpublished data). A recent study in Adélie penguins showed that higher quality breeders were more efficient (*i.e.* they expressed shorter foraging trips and they need less recuperation time between two consecutive

dives) than poor quality breeders during years of very harsh environmental conditions (Lescroël *et al.* 2010). Inexperienced birds do not acquire foraging competences and cannot optimize their foraging trips. It could explain that they failed early in the season.

Males perform the first shift of incubation (Barrat 1976). Thus, combined with previous courtship activities, the first period of fasting can usually last until one month (Cherel *et al.* 1988; Robin *et al.* 2001). Therefore, the foraging trip following this long fasting period is longer than the other summer trips, explaining the sex-difference observed during the incubating phase. Males have to rebuild their reserves, because during this shift on land they lost more than 20% of their mean mass (Robin *et al.* 2001). During the other breeding periods, females appeared to produce a greater foraging effort. Females performed trips at sea of 12.8 ±5.4 days and 12.2 ±6.6 in average, and males 10.9 ±4.3 days and 10.2 ±6.2 days in average, during the brooding and Crèche 1 periods respectively. During the Crèche 2 period, females performed 2.2 ±1.3 trips, whereas males performed 3 ±1.5 trips. A slight sexual dimorphism is observed in king penguins (Barrat 1976). Smaller than males, females might have a greater foraging effort resulting to higher difficulty to catch and/or find prey, or to reach the feeding areas. This higher effort might also partly explain the lower survival probability of the females as compared to males in king penguin (Olsson et van der Jeugd 2002). According to the alternation of short trips, to feed their chick, and long trips, to stock their own reserves (Chaurand & Weimerskirch 1994) in many seabird species, we could suppose that females need longer trips. In fact, the cost of the reproduction is higher for females, mainly due to the egg conception (Williams 1995).

CONCLUSION

Our study demonstrated that age had a strong influence on foraging effort during the first periods of the breeding cycle, leading to a major breeding failure in younger breeders before the winter. By merging results on foraging activities during the whole breeding cycle and breeding success, we demonstrated that foraging effort decreased with ageing thanks to the adjustment of their foraging skills. These improvements, in unison with the accumulation of breeding experience and success, allow individual to increase years after year their breeding success until a plateau. Our results seem to be in accordance with the hypothesis of improvement of competences for explaining the age-related reproductive performances. Individual intrinsic quality plays a key role in harsh environmental conditions. Indeed, other factors such as physiological components may also influence foraging and breeding

performances. Our study consider only effort by foraging trip durations, and could be completed by automatic weighting system (Ballard *et al.* 2001), or by monitoring diving effort using bio-logging approach (Ropert-Coudert & Wilson 2005).

Acknowledgements

Thanks to B. Friess and D. Babel for their help in pre-analysing data. We are grateful to H. Gachot-Neveu for sexing birds. We thank all volunteers for their help with field work. This work was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (Programme 137), the Centre National de la Recherche Scientifique (Programme Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique), and by grants from the Fondation Albert II de Monaco (to M.L.V.) and the European Commission (Marie Curie, to C.L.B.). The study conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare.

Table III.1 : ***(a) Model selection and (b) results of the generalized linear model fitted with binomial distribution that best explained the breeding success in 2009 (BS2009).***

(a)

Modelling breeding sucess probabilities	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, Age_FS, BS2008]	14	137.73	6.66	0.571
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, Age_FS, BS2008]	12	133.95	7.33	0.570
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	11	131.95	6.22	0.562
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	10	132.17	6.24	0.553
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1]	**9**	**131.68**	**0**	**0.547**
[Age, Breed_D, PBS, BQI_1]	7	135.36	3.46	0.516
[Age, PBE, PBS, BQI_1]	8	160.22	29.88	0.423
[Age, Breed_D, PBE, BQI_1]	7	145.87	32.1	0.473

(b)

Fixed variables	Estimate	SE	z
(Intercept)	15.533	24.152	0.643
Age	6.666	4.305	1.548
Log(Age)	-34.186	28.127	-1.215
Breed_D	-0.063	0.016	-4.047***
PBE	6.491	2.587	2.509*
PBS	-55.743	18.487	-3.015**
BQI_1	236.586	69.629	3.398***
Age : PBE	-0.709	0.274	-2.586**
Log(Age) : PBS	26.226	8.434	3.110**
Log(Age) : BQI_1	-107.681	32.224	-3.342***

***: P < 0.001; **: P < 0.01; *: P < 0.05

(a) Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. (b) Best model explicating the breeding success in 2009, with estimate, SE (Standard Error) and z-value for each fixed variable.

Fixed variables were: Age, Sex, Breed_D (Breeding Date), PBE (Past Breeding Experience), PBS (Past Breeding Success), BQI_1 (Breeding Quality Index), Age_FS (age at which birds were first seen for the first time in the colony) and BS2008 (Breeding Success in 2008).

Table III.2 : ***Model selections of the generalized linear mixed model that best explained (a) the date of arrival on the breeding site, (b) the date of the beginning of the breeding, (c) the date of the end of the breeding and (d) the date of failure state, with normal, Gamma and Poisson distribution, respectively.***

(a)

Modelling date of arrival on the breeding site	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI_1, Age_FS, BS2008]	13	2454.6	6.2	0.267
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI_1, Age_FS, BS2008]	10	2448.7	0.3	0.267
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	9	2448.9	0.5	0.260
[Age, PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	**8**	**2448.4**	**0**	**0.256**
[Age, PBE, PBS, BS2008]	6	2452.7	4.3	0.232
[Age, PBE, BQI_1, BS2008]	6	2456.3	7.9	0.222
[Age, PBS, BQI_1, BS2008]	6	2470.9	22.5	0.177
[Age, PBE, PBS, BQI_1]	7	2510	61.6	0.052
[PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	4	2470.3	21.9	0.166
[Age, PBE, BQI_1, BS2008]	5	2454.7	6.3	0.220

(b)

Modelling date of the beginning of the breeding cycle	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI_1, Age_FS, BS2008]	13	2444.7	4.1	0.330
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI_1, Age_FS, BS2008]	10	2440.6	0	0.325
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	9	2440.6	0	0.320
[Age, PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	**8**	**2441.3**	**0.7**	**0.313**
[Age, PBE, PBS, BS2008]	6	2451.9	11.3	0.274
[Age, PBE, BQI_1, BS2008]	6	2455.7	15.1	0.263
[Age, PBS, BQI_1, BS2008]	6	2486.9	46.3	0.170
[Age, PBE, PBS, BQI_1]	7	2463.9	23.3	0.246
[PBE, PBS, BQI_1, BS2008]	4	2496.7	56.1	0.125

(c)

Modelling Stade of failure	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BQI_2, Age_FS, BS2008]	12	631.31	14.85	0.323
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BQI_2, Age_FS, BS2008]	9	625.76	9.3	0.319
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BQI_2, BS2008]	8	623.78	7.32	0.319
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_2, BS2008]	7	622.03	5.57	0.316
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_2]	6	620.08	3.62	0.316
[Age, Breed_D, PBE, PBS]	5	618.43	1.97	0.312
[Age, Breed_D, PBE]	**4**	**616.46**	**0**	**0.312**
[Breed_D, PBE]	2	619.78	3.32	0.239
[Age, Breed_D]	2	619.08	2.62	0.246

(d)

Modelling date of end of the breeding cycle	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BQI_2, Age_FS, BS2008]	14	375.41	12.56	0.480
[Age, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BQI_2, Age_FS, BS2008]	11	369.94	7.09	0.474
[Age, Breed_D, PBS, BQI_1, BQI_2, Age_FS, BS2008]	8	369.17	6.32	0.412
[Age, PBS, BQI_1, BQI_2, Age_FS, BS2008]	6	367.52	4.67	0.382
[Age, PBS, BQI_1, BQI_2, BS2008]	5	367.29	4.44	0.358
[Age, PBS, BQI_1, BS2008]	4	366.39	3.54	0.343
[Age, BQI_1, BS2008]	3	364.62	1.77	0.340
[BQI_1, BS2008]	**2**	**362.85**	**0**	**0.337**
[BQI_1]	1	365.89	3.04	0.262

(a) Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. (b) Best model explicating the breeding success in 2009, with estimate, SE (Standard Error) and z-value for each fixed variable.

Fixed variables were: Age, Sex, Breed_D (Breeding Date), PBE (Past Breeding Experience), PBS (Past Breeding Success), BQI_1 and BQI_2 (Breeding Quality Indexes), Age_FS (age at which birds were first seen for the first time in the colony) and BS2008 (Breeding Success in 2008).

Table III.3 : ***(a) Model selection and (b) result of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained trip durations during incubation.***

(a)

Modelling trip duration during incubation phase	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, Breed_D, PBS, PBE, BQI_2, BS2009, InvPar, BS2008, Age_FS]	12	1700.83	9.52	1
[Age, Sex, Breed_D, BQI_1, BQI_2, BS2009, InvPar, BS2008, Age_FS]	11	1696.88	5.57	1
[Age, Sex, Breed_D, PBS, PBE, BQI_2, BS2009, InvPar, Age_FS]	11	1699.88	8.57	1
[Age, Sex, Breed_D, BQI_1, BQI_2, BS2009, InvPar, Age_FS]	10	1695.73	4.42	1
[Age, Sex, Breed_D, PBS, PBE, BQI2, BS2009, BS2008]	10	1691.31	0	1
[Age, Sex, Breed_D, BQI_1, BQI_2, BS2009, InvPar]	9	1695.13	3.82	1
[Age, Sex, Breed_D, PBS, PBE, BQI_2, BS2008]	9	1692.35	1.04	1
[Age, Sex, Breed_D, BQI_2, BS2009, InvPar]	7	1705.09	13.78	1
[Age, Sex, Breed_D, PBS, BQI2, BS2008]	**7**	**1692.82**	**1.51**	**1**
[Age, Sex, Breed_D, BQI_2, BS2009]	6	1695.98	4.67	1
[Age, Sex, Breed_D, PBS, BQI_2]	6	1693.7	2.39	1
[Age, Sex, BQI_2, BS2009]	5	1697.16	5.85	1

(b)

Fixed variables	Estimate	SE	DF	t-value
(Intercept)	7.093	6.510	211	1.090
log(Age)	-1.811	1.853	211	-0.977
Sex (M-F)	3.936	0.600	211	4.896***
Breed_D	0.13	0.028	211	4.712***
PBS	-4.37	2.065	211	-2.116*
BQI_2	-27.675	11.754	211	-2.354*
BS2008	0.921	0.686	211	1.343
log(Age):BQI_2	20.955	5.904	211	3.549***

***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

(a) Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. (b) Best model explicating foraging trip during the incubation, with estimate, SE (Standard Error) and t-value for each fixed variable.

Fixed variables were: Age, Sex, Breed_D (Breeding Date), PBS (Past Breeding Success), BQI_2 (Breeding Quality Index), and BS2008 (Breeding Success in 2008).

Table III.4 : ***(a) Model selection and (b) result of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained trip durations during brooding.***

(a)

Modelling trip duration during brooding phase	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BS2009, BS2008, Breed_L, Age_FS]	15	1216.19	31.12	0.293
[Age, Sex, Breed_D, PBE, BQI_1, BQI_2, BS2009, BS2008, Breed_L, Age_FS]	15	1209.63	24.56	0.295
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI_1, BS2009, BS2008, Age_FS]	12	1206.48	21.41	0.325
[Age, Sex, Breed_D, PBE, BQI_1, BQI_2, BS2009, BS2008, Age_FS]	12	1193.74	8.67	0.312
[Age, Sex, PBE, BQI_1, BQI_2, BS2009, BS2008, Age_FS]	11	1187.12	2.05	0.321
[Age, Sex, PBE, BQI_1, BQI_2, BS2009, Age_FS]	10	1187.35	2.28	0.331
[Age, Sex, PBE, BQI_1, BQI_2, BS2009]	7	1187.35	2.28	0.296
[Age, Sex, PBE, BQI_1, BS2009]	7	1185.07	0	0.313
[Age, Sex, PBE, BQI_1, BQI_2]	6	1189.46	4.39	0.281
[Age, Sex, PBE, BQI_1]	6	1186.38	1.31	0.303
[Age, Sex, PBE, BQI_1]	5	1186.45	1.38	0.263
[Age, Sex, BQI_1]	**4**	**1185.52**	**0.45**	**0.266**

(b)

Fixed variables	Estimate	SE	DF	t-value
(Intercept)	14.303	3.418	121	4.185***
log(Age)	-0.330	1.688	121	-0.196
Sex (M-F)	11.609	5.643	121	2.057*
log(Age):Sex	-6.749	2.707	121	-2.493*
BQI_1	-4.434	1.902	121	-2.331*

***: P < 0.001; **: P < 0.01; *: P < 0.05

(a) Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. (b) Best model explicating foraging trip during the brooding, with estimate, SE (Standard Error) and t-value for each fixed variable.

Fixed variables were: Age, Sex, BQI_1 (Breeding Quality Index).

Table III.5 : ***(a) Model selections and (b) results of the generalized linear mixed models that best explained 1) trip durations during Crèche 1; 2) to the number of trips at sea during the Crèche 2; and 3) to trip durations during Crèche 3.***

1)

(a)

Modelling trip duration during Crèche 1	NP	ANOVA	ED
[Age, Sex, Date_C, PBE, PBS, BS2009, Breed_L, BS2008, Age_FS]	12	0.94	0.074
[Age, Sex, Date_C, PBE, PBS, BS2009, Breed_L, Age_FS]	10	0.95	0.074
[Age, Sex, Date_C, PBE, PBS, BS2009, Breed_L]	9	0.72	0.072
[Age, Sex, PBE, PBS, BS2009, Breed_L]	7	0.57	0.072
[Age, Sex, PBE, PBS, Breed_L]	6	0.45	0.074
[Age, Sex, PBE, Breed_L]	5	0.11	0.069
[Age, Sex, Breed_L]	3	0.22	0.065
[Sex, Breed_L]	**2**	**0.003**	**0.063**
[Sex]	1		0.012

(b)

Fixed variables	Estimate	SE	W
(Intercept)	15.577	1.323	138.70***
Sex (M-F)	-2.209	0.597	13.71***
Breed_L	-0.011	0.004	7.88**

***: P < 0.001; **: P < 0.01

2)

(a)

Modelling number of trip during Crèche 2	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI1, BQI2, Age_FS]	13	204.03	13.48	0.408
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI1, BQI2]	9	196.49	5.94	0.404
[Age, Sex, Breed_D, PBE, PBS, BQI1, BQI2]	7	195.76	5.21	0.374
[Age, Sex, Breed_D, PBS, BQI1, BQI2]	6	195.4	4.85	0.358
[Sex, Breed_D, PBS, BQI1, BQI2]	5	193.82	3.27	0.353
[Sex, Breed_D, PBS, BQI1]	4	192.15	1.6	0.350
[Sex, PBS, BQI1]	3	190.58	0.03	0.346
[Sex, BQI1]	**2**	**190.55**	**0**	**0.326**
[Sex]	1	209.41	18.86	0.074
[BQI1]	1	195.85	5.3	0.246

(b)

Fixed variables	Estimate	SE	t-value
(Intercept)	1.046	0.195	5.368***
Sex (M-F)	0.707	0.300	2.357*
BQI_1	3.998	0.759	5.268***

***: P < 0.001; **: P < 0.01; *: P < 0.05

3)

(a)

Modelling trip duration during Crèche 3	NP	ANOVA	ED
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI1, Breed_L, Breed_D, Date_E, BS2008, Age_FS]	14	0.83	0.081
[Age, Sex, PBE, PBS, BQI1, Breed_D, Date_E, BS2008, Age_FS]	12	0.12	0.078
[Age, Sex, PBS, BQI1, Breed_D, Date_E, BS2008, Age_FS]	10	0.17	0.063
[Age, Sex, PBS, BQI1, Breed_D, Date_E, BS2008]	7	0.49	0.043
[Age, Sex, PBS, BQI1, Breed_D, Date_E]	6	0.31	0.040
[Age, Sex, PBS, Breed_D, Date_E]	5	0.17	0.040
[Age, Sex, Breed_D, Date_E]	4	0.15	0.049
[Age, Breed_D, Date_E]	3	0.11	0.046
[Age, Breed_D]	2	0.13	0.046
[Breed_D]	**1**	**0.001**	**0.040**
(Intercept)	0		0.000

(b)

Fixed variable	Estimate	SE	Wald
(Intercept)	10.872	1.270	73.2***
Breed_D	-0.053	0.017	10.4**

***: P < 0.001; **: P < 0.01

(a) Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. (b) Best model explicating foraging trip during the brooding, with estimate, SE (Standard Error) and t-value or Wald for each fixed variable.

Fixed variables were: Sex, Breed_L (Length of the Breeding), BQI_1 (Breeding Quality Index) and Breed_D (Date of the beginning of the Breeding).

Deuxième Partie

IV. Effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de prospection alimentaire

Nous avons vu dans le chapitre précédent que les jeunes reproducteurs passent plus de temps en mer lors des phases d'incubation et d'élevage de petits poussins. De même, leur succès reproducteur se trouve affecté par cet effort de recherche alimentaire plus important par rapport aux reproducteurs plus expérimentés. Comment, suivant leur âge, les individus organisent-ils leur effort de prospection (*i.e.* de plongées) au cours de leur voyage alimentaire ?

1. Problématique et objectif

Avec l'âge, les animaux longévifs améliorent leurs performances, notamment leurs performances reproductrices (Forlund et Pärt 1995), ceci grâce à l'amélioration dans les tâches liées à la reproduction, telles que les stratégies de recherche alimentaire (Daunt *et al.* 2007). Le comportement de recherche alimentaire est difficile à étudier chez les oiseaux marins en milieu naturel. Plusieurs possibilités s'offrent aux comportementalistes : la simple étude des durées des voyages alimentaires, comme nous l'avons réalisé dans le chapitre précédent, la mesure de leur poids à l'aller et au retour d'un voyage alimentaire, ou encore la quantité et/ou la qualité des repas donné aux petits.

Le développement des appareils miniaturisés permet aujourd'hui d'étudier directement le comportement des oiseaux en mer. Nous avons donc équipé des oiseaux d'âge connu (de deux catégories d'âge, 5 et 9 ans) d'enregistreurs de pression-température lors d'un voyage alimentaire de la phase d'élevage de petit poussin afin d'étudier leur comportement de recherche alimentaire.

2. Résultats principaux

Les jeunes reproducteurs faisaient des voyages alimentaires plus long que les reproducteurs expérimentés, mais le gain de masse entre le départ de la colonie et le retour était identique pour nos groupes. Ainsi le gain de masse par jour est plus important dans le cas des reproducteurs expérimentés. Les reproducteurs plus âgés et ayant tenté un plus grand nombre de fois de se reproduire, sont plus efficaces dans les plongées profondes (estimé grâce au nombre d'ondulations par phase de fond d'une plongée) que les jeunes reproducteurs de plus faible expérience. En parallèle, les femelles passaient moins de temps en mer à

s'alimenter que les mâles, mais revenaient à la colonie avec un gain de masse similaire. En outre, les mâles poursuivraient plus de proies. Les femelles semblent exploiter des eaux plus froides par rapport aux mâles et se nourriraient de proies de niveau trophique supérieur.

3. Discussion

Les femelles de manchot royal, lorsqu'elles acquièrent de l'expérience, adoptent des comportements de chasse différents des mâles leur permettant d'optimiser le temps qu'elles passent en mer. Il semblerait que cette optimisation résulte du fait qu'elles capturent des proies de plus grosse taille, ceci en produisant un moindre effort (moins de poursuites observées). Ces proies plus grosses représenteraient alors un gain énergétique plus important. Elles apprendraient ainsi à compenser le coût de reproduction supérieur qu'elles subissent par rapport à celui des mâles (due essentiellement à la conception de l'œuf, Williams 1995).

4. Perspectives

Alors que cette étude a été réalisée lors de la phase de garde de petits poussins, on peut se demander si les femelles expérimentées adoptent cette stratégie dès le début de leur reproduction, c'est-à-dire pendant l'incubation, et si elle est également observable durant l'hiver austral, lorsque l'accessibilité aux resources diminue.

5. Articles

Article B

Effect of age, sex and experience on foraging strategies in long-lived birds

Maryline Le Vaillant, Céline Le Bohec, Onésime Prud'Homme, Barbara Wienecke, Yvon Le Maho, Akiko Kato & Yan Ropert-Coudert

En préparation

The life history theory predicts that, once recruited and with age, long-lived animals should be able to manage more efficiently the conflict between maintenance and reproduction, and consequently breeding performances should improve with experience before stabilizing at a certain level. In addition to potential experience-dependant changes in parental skills, another explanation of the reproductive performance enhancement could be linked to an increase in foraging performances that might however be modulated according to the intrinsic quality of individuals. We investigated how foraging effort and efficiency increase with age, experience and quality in a long-lived seabird, the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. Using Temperature-Depth Recorders (TDR) we tested how age and past breeding experience affected the foraging behaviour of birds during one trip in the chick-rearing phase. We found no age effect in total mass gained during a foraging trip, while the breeding experience affected positively the mass gained per day. We showed that king penguins expressed two different foraging strategies according to sex and age. More experienced breeders and females did shorter foraging trip, dived deeper, and during these deeper dives they performed more prey pursuits, *i.e.* wiggles, than younger breeders and males, respectively. Moreover, sea surface temperature crossed by females during their foraging trips was colder than males, suggesting that they foraged in different areas. Finally more experienced females showed different $\delta^{15}N$ than males and less experienced females, suggesting that they fed higher trophic prey, corresponding larger prey. This result suggests with experience females would compensate their reproductive extra cost. By merging bio-logging and long-term monitoring data, our results revealed that older breeders with higher breeding experience performed a more efficient foraging strategy which allowed them to have a greater individual breeding performances compared to first breeders. In addition, our study is the first to reveal the

existence of an age-related difference in fishing areas in king penguins linked to their foraging capacities.

Keywords: Foraging, Temperature-depth recorder, Long-term monitoring, Age, Breeding experience, Stable isotope

Introduction

The life history theories predict a trade-off between survival and reproduction in long-lived animals (Stearns, 1992). This conflict, of which the intensity also depends on environmental conditions, is expected to be more acutely expressed in young and inexperienced individuals than older ones. Reproductive performance increases with age and experience at the early reproductive age (Clutton-Brock 1988; Forslund & Pärt 1995; Rebke *et al.* 2010) reaches a plateau at intermediate ages, and according to the species, begins to decline at older ages (*i.e.* senescence), due to an increase of the intensity of the conflict between the two functions (Forslund & Pärt 1995; Nisbet & Dann 2009; Rebke *et al.* 2010; Martin & Festa-Bianchet 2011). The improvement at early age in breeding performance is known to result to be linked to cumulative effects of an increase in reproductive skills, such as mate choice (Lewis *et al.* 2006), parental investment (Broussard *et al.* 2008) or reproductive site choice (Harcourt *et al.* 2007).

As resource acquisition is one of the underlying mechanism that regulate the trade-off between maintenance and reproduction, an age-dependant breeding success could also be linked to the improvement in foraging performances (Daunt *et al.* 2007), such as an increase in foraging effort and efficiency, or improvement in the finding of rich feeding territories (Pärt 2001b) or in expanding the range of dietary items available (Rütz *et al.* 2006). Therefore, focusing on the relationship between foraging performances and age, we expect to observe a similar quadratic relationship that the one observed between breeding performances and age. In addition to an age effect on breeding performances, some species exhibit a sex effect (Westerdahl *et al.* 2000). Indeed, rearing and provisioning young can be preferentially assumed by one of the two parents (Saraux *et al.* 2011b). Moreover, within a species, inter-individual differences in performances might result from difference in phenotypic traits (Wilson & Nussey 2010). Yet, the intrinsic individual quality, that might be evaluated by the ability of an individual to achieve higher previous breeding success for instance, can play an important role in breeding performances (Lewis *et al.* 2006) and in resource acquisition

(Lescroël *et al.* 2010). Being better breeders and foragers, individuals with higher quality should in addition be able to handle more efficiently hard environmental conditions compared to low quality individuals.

The age-related improvement in foraging efficiency is even more critical when exploiting highly stochastic environment because individuals have to adjust their behaviour to the unpredictability of the resources availability. Central-place foragers, such as seabirds, which feed at sea and breed on land, are ideal models because any damage disruption occurring in one of these two compartments would have an impact on the other (*e.g.* difficulty to find prey may lead to a failure in the current breeding attempt). As central-place foragers are strongly dependent on oceanic conditions (Barbraud & Weimerskirch 2005; Gaston *et al.* 2005), their ability to find prey has direct consequences on their foraging and breeding performances. Among long-lived central-place foraging seabirds, king penguins *Aptenodytes patagonicus* are confronted to harsh conditions during their over year breeding cycle. They can feed at more than 500 km away from their breeding colony during the austral summer and regularly dive as deep as 350 m for several minutes (Pütz & Cherel 2005). As all air-breathing divers, king penguins have to consider both energy gain (*i.e.* prey capture) and expenditure (*i.e.* caused by travel until foraging areas and diving constraints). Using a bio-logging approach, we investigated the foraging behaviour of chick-rearing king penguins, of which the age and breeding history were know, from Crozet Archipelago, Indian Ocean. Using Temperature-Depth Recorders (TDR) on males and females penguins, we recorded diving behaviour over their foraging trip. We predict that younger and inexperienced birds would show a lower foraging efficiency than older and more experienced ones. We also expect that individual quality to influence age-related improvement in foraging performances.

Materials and methods

Study area and individuals

The study was carried out in the king penguin colony of '*La Grande Manchotière*', on Possession Island, Crozet Archipelago (46°25'S, 51°45'E). During the chick-rearing phase of the 2009-2010 breeding season, a total of 21 known-aged king penguins were equipped with data-loggers to monitor their foraging activities for a feeding trip at sea. Birds have been implanted with passive transponder tags under the skin (see Descamps *et al.* 2002) when they were 10-month-old, *i.e.* just before fledging, and they were blood sampled for subsequent sex determination (methods adapted from Griffiths *et al.* 1998). Since then, microtagged birds

have been automatically detected by antennae buried under the access pathways between the colony and the sea (Gendner *et al.* 2005). According to Weimerskirch *et al.* (1992), the mean age at first breeding attempt in king penguins is 6-year-old and almost 90% of birds are breeding at 8 years old. Two age classes were used in the present study: 5 years old (5 females and 4 males) and 9 years old birds (7 females and 5 males). Examination of trip durations during the breeding cycle allowed us to determine the reproductive status and success of these 21 birds for each year (see Descamps *et al.* 2002). For each individual two indices linked to the individual past breeding activities were defined: the breeding experience (*i.e.* the overall number of past reproductive attempts, BE), the number of successful attempts (SA) and the breeding success (*i.e.* the number of successful breeding attempts in relation to the past breeding experience, BS). BE and BS were between 3 and 6, and 0 and 0.4 for 9 years old breeders, respectively; and between 1 and 3, and 0 for all 5 years old breeders, respectively.

Birds were captured outside of the colony, when they departed for or returned from a trip at sea, in order to avoid disturbing the chick and the other breeders. For each bird, 1 ml of blood was collected into heparinised syringe before and after their foraging trip in order to evaluate isotopic signature. Blood was thus centrifuged for 5 min at 6,000 RPM to separate red blood cell from plasma and stored at -20°C. Before logger deployment, penguins were weighed and measured (flipper and bill lengths) to calculate Structural Size Index (SSI) and Body Condition (BC). All equipped birds were recaptured after one foraging trip and all data-loggers were retrieved. To evaluate their total mass gained during the foraging trip and their mass gained per day, birds were then weighed again upon their return before they entered into the colony, except for four birds which came back during the night (body mass of these birds were subsequently excluded from the analysis). To control the effect of the equipment on trip duration, we also selected 24 unequipped birds in the database to use as controls: these birds were equitably sampled between sex and age groups (5 and 9-year-old), and they performed their brooding foraging trips at the same period than equipped ones.

Data loggers

Data loggers (Mk9, Wildlife Computers®, US) measured 85 x 17 x 17 mm and weighed no more than 30 g, *i.e.* in average 0.25% of the king penguin body mass. They had a flash memory of 64 Mbit in which data were stored at 12-bit resolution. Devices were attached to the feathers on the centre of the lower back to minimize drag effect (Bannasch *et al.* 1994)

using waterproof Tesa® tape (Wilson & Wilson 1989). The cross section area of logger represented less than 1% of the cross section of the birds. Depth (from 0 to 1000 m, resolution of 0.5 m and accuracy of ±1%) and temperature (from -40 to +60°C, resolution of 0.05°C and accuracy of ±0.1°C) were measured every second.

Data analysis

Data downloaded from the loggers were analyzed using IGOR Pro (version 6.04, WaveMetrics, USA). A dive started when the depth became deeper than 1 m and were divided into three phases: the descent, bottom and ascent phases (Wilson 1995). The beginning and end of the bottom phase were defined as the combination of two conditions: i) the depth was > 85% of the maximum depth of the dive, and ii) the absolute value of the vertical transit rate became < 0.25 m/s (see Kato *et al.* 2006). The duration of each whole dive and of each dive phase and the maximum dive depth (in positive value) were determined. A bimodal distribution of maximum depth frequencies classically observed in king penguins, can be use to separate shallow and deep dives (Kooyman *et al.* 1992). Here, we concentrated the analysis only on deep dives, *i.e.* those dives > 50m, as we assumed they may represent mainly feeding dives (Charrassin *et al.* 1998). In addition, we defined a diving bout using the break point in the distribution of post-dive duration as a bout-ending criterion (see Mori *et al.* 2001). The number of vertical undulations, *i.e.* brief up-and-down changes in the dive profile (termed *wiggles* thereafter), during the bottom phase was estimated and used as a proxy for prey encounters (Wilson *et al.* 1992a; Bost et al. 2007; Hanuise *et al.* 2010). We calculated the sea surface temperature (SST) of the areas exploited by the equipped birds using the temperature recorded by the logger between 0.5 and 1.5 m under the surface (NOAA Cooperative Institute for climate & Satellites) during the night (from 10 pm to 3 am local time, www.imcce.fr/en/ephemerides/phenomenes/rts/rts.php), to avoid the influence of cooling when ascending from deep dives and of heating because of the sun at the surface of the water (Thiebot & Pinaud 2010). Despite a probable underestimation of the SST compared with the data recorded by satellites (measured in the first few centimetres of the sea surface), data were treated the same way among all individuals and are thus comparable between groups.

Laboratory analyses

According to the trip duration, 12.2 ±3.9 days, and to the turnover of plasma, we investigated isotopic signature in the plasma that should reflect the diet of birds during study period (Hobson & Clark 1993; Bearhop *et al.* 2002). Before isotopic analyses, lipid was extracted from plasma using cyclohexane (Cherel *et al.* 2010), then the plasma were lyophilized during 48h and powdered (Hobson *et al.* 1997). Stable carbon and nitrogen isotope assays were analyzed out at the laboratory of 'Littoral, Environnement et Sociétés' (LIENSS, La Rochelle, France). Stable-nitrogen-isotope measurements (^{15}N: ^{14}N, $\delta^{15}N$) indicate the trophic position of consumers (Cherel *et al.* 2010). Alternatively, stable-carbon signatures (^{13}C: ^{12}C, $\delta^{13}C$), for which the variation along the food chain is relatively low, are mainly used in the marine environment to indicate the foraging habitats of predators (Cherel *et al.* 2010).

Statistics

Statistical analyses were conducted using the R 2.11.0 statistical environment (R Development Core Team, 2008). Data were tested using a likelihood mixed regression approach (nlme and geepack packages, Pinheiro et al. 2010; Højsgaard et al. 2005). Number of wiggles and sea surface temperature were analyzed using generalized linear mixed models (GLMM) fitted with Gaussian distribution or generalized estimated equation (GEE) when normality was not met. The individual was included as a random effect to take into account for repeated measurements. To analyze trip durations, mass gain during foraging trip, maximum dive depth, number of dives and isotopic signature, we used generalized linear models (GLM) with Gaussian, Poisson, Gamma or binomial distribution. All models included the following parameters as fixed effects: age classes, breeding experience (BE and BS), sex and body condition (BC: residuals of a linear regression between body mass and flipper length, Green 2001; Schulte-Hostedde *et al.* 2005). To model the sea surface temperature recorded, we also included the date, the depth, the trip duration and the date of the foraging trip. Fixed effects were then removed one by one from the model. The most appropriate model was selected using the Akaike's Information Criterion (AIC). In general, the model exhibiting the lowest AIC was selected, except when $\Delta AIC < 2$. The threshold for significance was set at 0.05.

Ethical Note

All procedures employed during animal handling, tag implantations and data-logger deployments were approved by the Ethical Committee of the French Polar Institute (IPEV

Program ECOPHY 137: permits 01/315/AUT issued on the 4th of July 2001, 01/322/AUT issued on the 16th of August 2001, 2005-191 issued on the 21st November, 2009-57 issued on the 26th August and 2009-59 issued on the 29th August). Individuals handling was performed without anaesthetic, and lasted no more than 15 minutes.

Results

Equipped vs. Control birds

During the breeding season when birds were monitored with data loggers, two of 9-year-old equipped breeders and four of control 9-year-old birds succeed to rear a chick until fledging, while we found no successful 5-years-old breeders. We did not find any significant effect of the equipment on breeding success (z=-0.695, p=0.487). The equipment did not affect trip durations (t=-0.403, p=0.689, Table IV.1).

Table IV.1 : ***Mean foraging trip duration (in days), mean mass gained (in kg) and number of dives (±SD) performed during the foraging trip according to sex and age. Parameters estimated for equipped birds were compared to unequipped birds, i.e. control birds (in italic). Different letters indicate a significant differences (GLM, p<0.05).***

		Trip duration (days)	Mass gain (kg)	Number of dives
5 Year-old	Females (N=5)	13.2 ± 2.3[a]	2.06 ± 0.81 [a]	1208.4 ± 214.7[a]
	Females (unequipped) (N=6)	*14.3 ± 4.0[a]*		
	Males (N=4)	17.5 ± 2.4[b]	3.32 ± 0.76 [a]	1486.5 ± 260.5[a]
	Males (unequipped) (N=6)	*16.7 ± 3.3[b]*		
9 Year-old	Females (N=7)	9.3 ± 3.0[c]	2.09 ± 1.27 [a]	790.86 ± 313.7[b]
	Females (unequipped) (N=6)	*9.7 ± 3.6[c]*		
	Males (N=5)	11.2 ± 2.7[a]	3.12 ± 0.87 [a]	1101.6 ± 442.7[c]
	Males (unequipped) (N=6)	*10.3 ± 3.8[a]*		

Mass gained

No difference in total mass gained during the feeding trip was found, neither between the two age classes (2.50 ± 1.19 kg for young breeders *vs.* 2.78 ± 0.98 kg for old breeders), nor between sexes (3.10 ± 0.80 kg for males *vs.* 2.08 ± 1.08 kg for females; Tables IV.1 and IV.2). Breeding success (BS) and breeding experience (BE) had no significant effect on mass gained during the trip. However, BE had a significant positive effect on both mass gained per day (t=2.161, p=0.047, table IV.3) but also on mass gained per day in relation to the mass before the trip (t=2.553, p=0.022). Moreover, males and 5-year-old breeders had a greater SSI

than females and 9-year-old breeders, respectively (0.64 ± 1.15 *vs.* -0.69 ± 0.85, and 0.58 ± 1.29 *vs.* -0.63 ± 0.77; GLM, t=3.650, p=0.002 and t=-3.367, p=0.003).

Table IV.2 : ***Model selection of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained the mass gained during the foraging trip.***

Fixed variables	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	10	52.92	4.722	0.711
[Age, Sex, BS, BC, SSI]	7	49.868	1.670	0.657
[Sex, BS, BC, SSI]	4	48.687	0.489	0.544
[BS, BC, SSI]	3	48.198	0	0.502
[BC, SSI]	**2**	**48.585**	**0.387**	**0.427**
[SSI]	1	50.534	2.336	0.277

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: Age, Sex, BS (Breeding Success), BE (Breeding Experience), BC (Body Condition Index) and SSI (Structural Size Index).

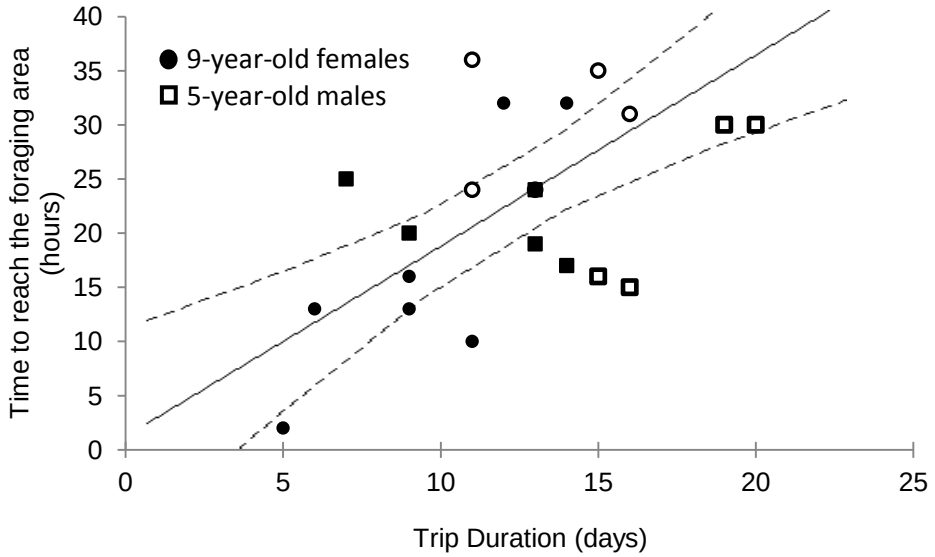


Figure IV.1 : ***Relationship between the time for an individual to reach a foraging area (time in hours between the departure from the colony and the first deep dives of the first foraging bout) and the total length of the foraging trip (in days) according to the age (5-year-old breeders are represented by open symbols and 9-year-old breeders by filled symbols) and sex (females by circles and males by squares). Fitted linear model and confidence intervals are indicated with solid line and dashed lines, respectively (y=1.69x + 4.68, R^2=0.51, P>0.001).***

Table IV.3 : ***Model selection of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained mass gained per day.***

Fixed variables	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, BQI, BC, SSI, BE]	10	-24.489	10.175	0.548
[Age, Sex, BC, SSI, BE]	9	-26.475	8.189	0.548
[Age, Sex, BC, SSI, BE]	7	-28.338	6.326	0.484
[Sex, BC, SSI, BE]	4	-32.267	2.397	0.413
[BC, SSI, BE]	3	-34.013	0.651	0.405
[SSI, BE]	2	-34.664	0	0.357
[BE]	**1**	**-33.683**	**0.981**	**0.238**
[]	0	-31.076	3.588	0

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: Age, Sex, BQI_1 (Breeding Quality Index), BE (Breeding Experience), BC (Body Condition Index) and SSI (Structural Size Index).

Table IV.4 : ***Model selection of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained trip duration.***

Fixed variables	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	10	116.21	9.51	0.680
[Age, Sex, BS, BC, SSI]	8	115.09	8.39	0.633
[Age, Sex, BS, BC]	6	112.18	5.48	0.613
[Age, Sex, BC]	5	110.35	3.65	0.610
[Age, Sex]	3	107.56	0.86	0.587
[Age, Sex]	**2**	**106.7**	**0**	**0.564**
[Age]	1	110.69	3.99	0.420
[Sex]	1	118.51	11.81	0.158

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: Age, Sex, BS (Breeding Success), BE (Breeding Experience), BC (Body Condition Index) and SSI (Structural Size Index).

Foraging behaviour

All data-loggers recorded complete trips, corresponding to a total of 23,032 deep dives from 21 individuals.

The 5-year-old breeders conducted significantly longer trip at sea than 9-year-old birds (15 ± 3 days *vs.* 10 ± 3 days, t=-4.091, p<0.001; Tables IV.1 and IV.4). Moreover, females conducted shorter trips than males (11 ± 3 days *vs.* 14 ± 4 days; t=2.437, p=0.025; Tables IV.1 and IV.4), with a greater difference for the 5-year-old breeders. BS ant BE had no effect on trip duration (Table 4). The time between colony departure and the first time a bird diving

deeper than 50 m was positively correlated to the trip duration (t=3.69, p=0.002; Fig. IV.1). The 5-years-old breeders performed a significantly higher total number of dives during the feeding trip than older ones (1332 ± 265 dives *vs.* 920 ± 388 dives: t=-2.922, p=0.009; Table IV.1). Females dived also significantly less than males (965 ± 342 dives *vs.* 1273 ± 406 dives, respectively: t=2.147, p=0.046; Table IV.1). No age difference in the number of dive per day was observed, meaning the age difference was essentially the result of the trip duration.

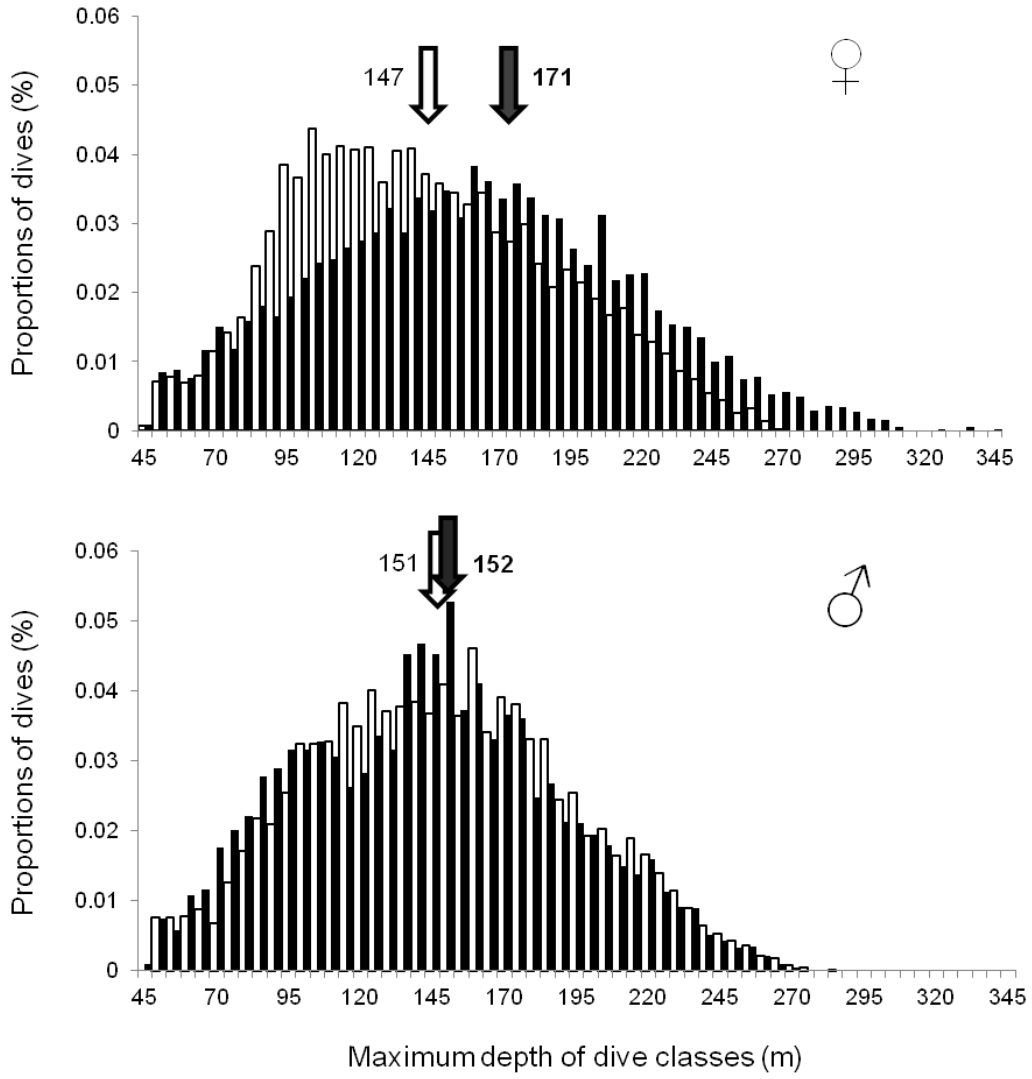


Figure IV.2 : ***Dive distribution of the maximum dive depth (dives > 50 m) according to sex (above graph depicts females, bottom graph depicts males), age (open bars depict 5-year-old breeders, filled bars depict 9-year-old breeders). Open and closed arrows indicate mean values for 5-year-old and 9-year-old breeders, respectively. Only dives superior to 50 m and belonging to diving bouts are considered.***

Considering the mean maximum dive depth values, females dived deeper than males in average (161 ± 25 m *vs.* 157 ± 22 m: t=-2.83, p=0.014; Table IV.5 and Figure IV.2). BS

influenced positively the mean maximum dive depth (t=2.59, p=0.023), whereas trip duration and SA had a negative effect (t=-4.57, p<0.001 and t=-2.57, p=0.023, respectively). The interaction between age and sex affected significantly the maximum dive depth (t=2.72, p=0.018), meaning that the age effect was greater on females than on males.

Table IV.5 : ***(a) Model selection and (b) result of the generalized estimated equation with normal distribution that best explained the mean Maximum Dive Depth.***

Fixed variables	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, BE, BS, SA, BC, SSI, TripDur]	9	175.8	2	0.792
[Age, Sex, BS, SA, BC, SSI, TripDur]	8	173.9	0.1	0.791
[Age, Sex, BS, SA, SSI, TripDur]	**7**	**173.8**	**0**	**0.771**
[Age, Sex, BS, SA, TripDur]	6	177.9	4.1	0.694

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: Age, Sex, BS (Breeding Success), SA (Number of Successful Attempts) and TripDur (the duration of trip).

The model that best explained the mean number of wiggles during the bottom phase of a dive in relation to the maximum dive depth, indicated that the number of wiggles decreased logarithmically with increasing maximum depth until reaching a plateau (t=-2.973, p<0.001; Table IV.6, and Fig. IV.3). Breeders of 5-year-old performed more wiggles than 9-year-old ones (t=2.377, p=0.045), but the negative effect of the interaction between age and the logarithmic function of maximum dive depth indicates that 9-year-old breeders reach a greater value of number of wiggles *per* dive than 5-year-old ones (t=2.998, p=0.003).

Males performed significantly more wiggles than females (t=5.603, p<0.001). The negative interaction between the function logarithmic of the maximum depth and sex on number of wiggles indicates that the value on the plateau was lower for females (t=-5.725, p<0.001). The positive interaction between the maximum depth and sex (t=5.611, p<0.001) means that the slope of decreasing of the number of wiggles with increasing the maximum dive depth was less important for males than females. Moreover, the SSI had significant negative effect (t=-6.45, p<0.001) on the number of wiggles, but the positive interaction between the function logarithmic of the maximum depth and SSI indicates that individuals with greater SSI performed more wiggle when they reach the plateau (t=6.074, p<0.001). The negative interaction between the maximum depth and SSI (t=-6.164, p<0.001) means that the slope of decreasing of the number of wiggles with increasing the maximum dive depth was less important for individuals with a lower SSI than individuals with a greater SSI. The interaction

between the BE and Age were positively significant (t=2.485, p=0.038): the BE had a greater effect on 5-years-old breeders than 9-years-old ones.

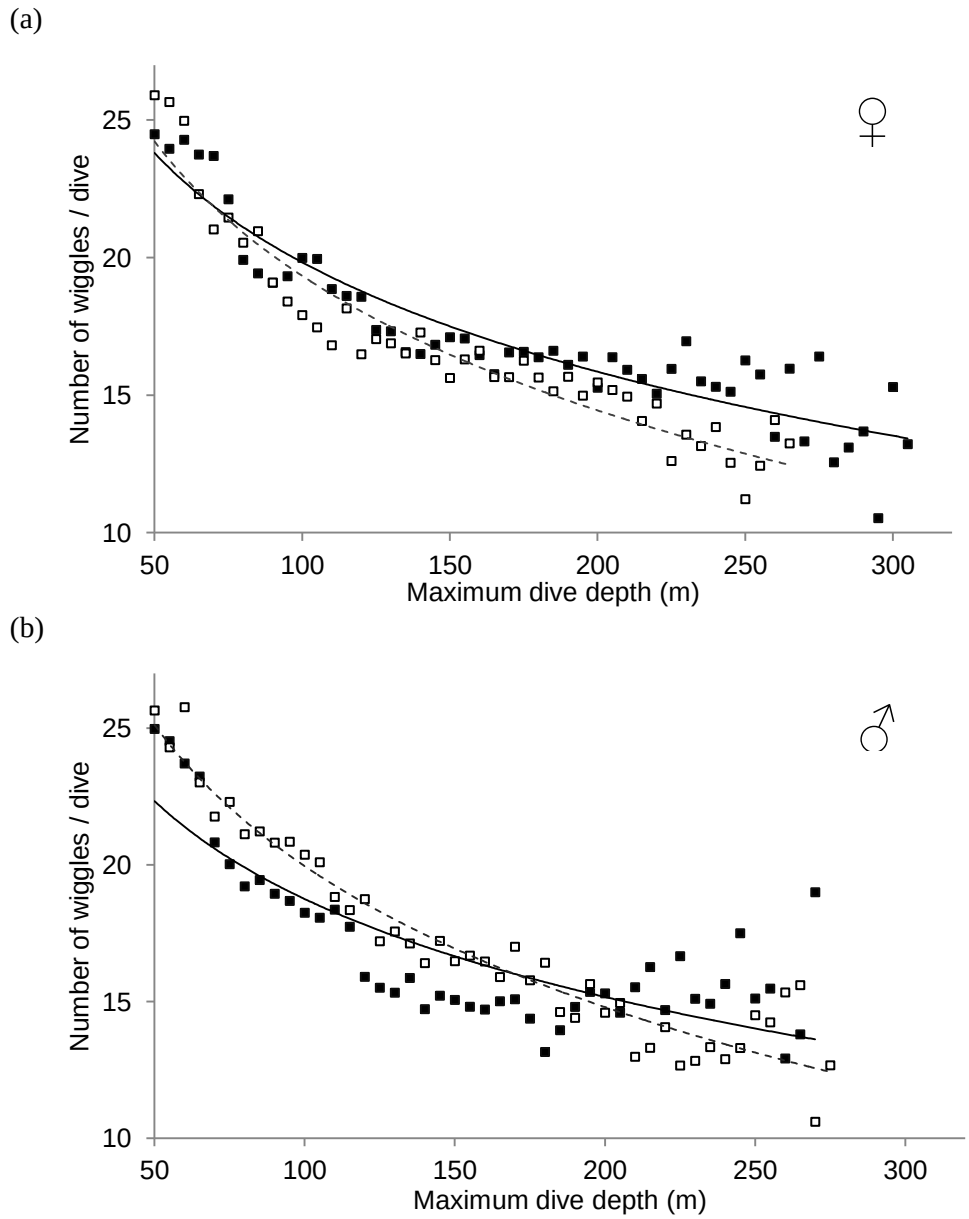


Figure IV.3 : ***Mean number of wiggles during the bottom phase of deep dives (dives > 50 m) according to the maximum depth of the dive (in meters) for (a) females and (b) males in breeders of 5-year-old (blue open symbols) and 9-year-old (red full symbols) Lines represent the logarithmic trend for each group: planed line for 9-year-old breeders, and dotted line 5-year-old.***

Table IV.6 : ***Model selection of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained the number of wiggles.***

Fixed variables	NP	AIC	ΔAIC	ED
[MD, Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	26	152713.8	1.6	0.169
[MD, Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	**24**	**152712.2**	**0**	**0.277**
[MD, Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	23	152720.7	8.5	0.295
[MD, Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	21	152717.2	5	0.315
[MD, Age, Sex, BS, BC, SSI, BE]	20	152723.4	11.2	0.317
[MD, Age, Sex, BS, SSI, BE]	18	152761.6	49.4	0.224
[MD, Age, Sex, BS, BE]	14	152752.1	39.9	0.258
[MD, Age, Sex, BS]	12	152753.7	41.5	0.176

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: MD (Maximum Dive Depth), Age, Sex, BS (Breeding Success), BE (Breeding Experience), BC (Body Condition Index) and SSI (Structural Size Index).

Sea surface temperature

The sea surface temperature recorded by loggers followed reverse quadratic function in relation to the number of day spent at sea in relation to the total trip duration (*i.e.* the rate of trip duration; t=57.2, p<0.001; Table IV.7 and Fig. IV.4). We found a negative relationship between trip duration and SST (t=-7.90, p<0.001). In addition, the SST were lower for females than for males (t=3.00, p=0.007).

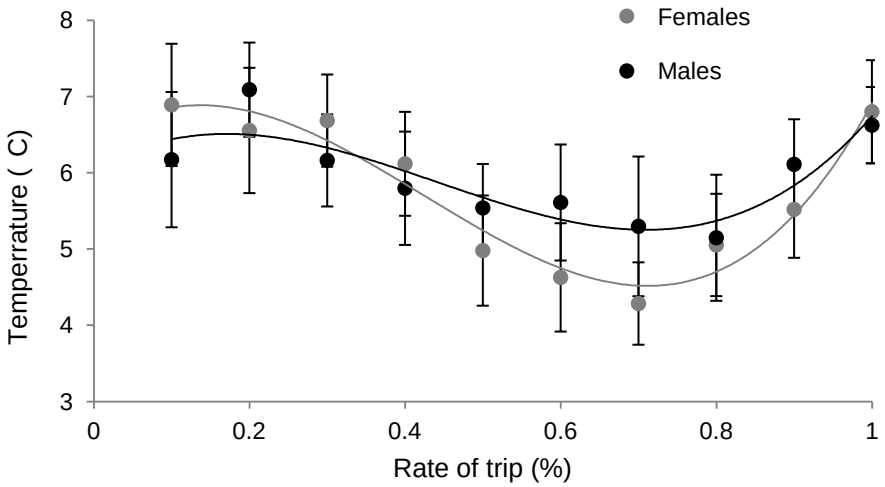


Figure IV.4 : ***Mean sea surface temperature recorded by loggers (in °C ±SD) according to rate of trip duration (days spent at sea according to total days spent at sea) and sex (females represented in grey and males in black).***

Table IV.7 : ***Model selection of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained the sea surface temperature (SST).***

Fixed variables	NP	AIC	ΔAIC	ED
[TimeRate, Age, Sex, Depth, BE, BS, BC, SSI, TripDur]	13	1359.86	41.97	0.657
[TimeRate, Age, Sex, BE, BS, BC, SSI, TripDur]	12	1354.33	36.44	0.657
[TimeRate, Age, Sex, BE, BC, SSI, TripDur]	10	1345.89	28.00	0.719
[TimeRate, Age, Sex, BC, SSI, TripDur]	9	1340.36	22.47	0.756
[TimeRate, Age, Sex, BC, TripDur]	6	1325.87	7.98	0.856
[TimeRate, Age, Sex, TripDur]	5	1327.72	9.83	0.856
[TimeRate, Sex, BC, TripDur]	5	1317.89	0	0.999
[TimeRate, Sex, TripDur]	**4**	**1319.86**	**1.97**	**0.809**
[TimeRate, TripDur]	3	1321.58	3.69	0.537

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: Age, Sex, BS (Breeding Success), BE (Breeding Experience), BC (Body Condition Index) and SSI (Structural Size Index). TimeRate (the rate of duration trip: the number of day spent at sea in relation to the total trip duration), TripDur (trip duration) and Depth (the depth of the temperature was recorded, *i.e.* between 0.5 and 1.5 m).

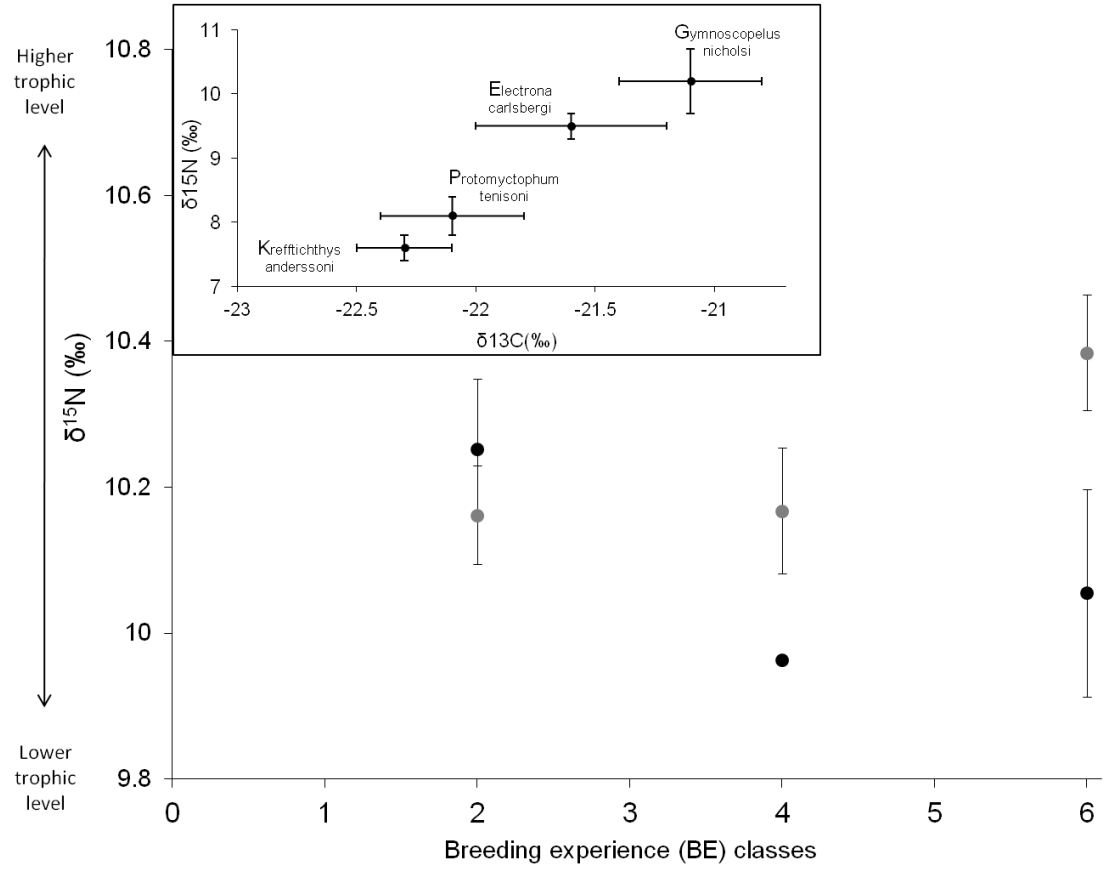


Figure IV.5 : ***Mean value of $\delta^{15}N$ (± se) according to breeding experience (BE, number of past breeding attempts) in females (in grey) and males (in black). In the box top, $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ mean values (± SD) of main prey of king penguins (from Ridoux 1994 and Cherel et al. 2010).***

Isotopic signature

We found no age, breeding experience (BE and BS) or sex on the mean value of $\delta^{13}C$ ($\delta^{13}C$=-24.4 ±0.3‰). Mean value of $\delta^{15}N$ did not appear to depend on the sex and BE of individuals (GLM, t=1.434, p=0.170 and t=1.271, p=0.221, respectively; Table IV.8 and Fig. IV.5), however the interaction between sex and BE was significant for $\delta^{15}N$ (t=-2.343, p=0.032). More experienced females had a higher mean value of $\delta^{15}N$.

Table IV.8 : ***Model selection of the generalized linear mixed model with normal distribution that best explained $\delta^{15}N$.***

Variables explic.	NP	AIC	ΔAIC	ED
[Age, Sex, BS, BC, SSI, BE, TripDur]	11	-0.797	7.003	0.531
[Age, Sex, BS, SSI, BE, TripDur]	10	-2.775	5.025	0.530
[Age, Sex, BS, BE, TripDur]	9	-4.640	3.160	0.527
[Age, Sex, BS, BE]	7	-7.4723	0.327	0.500
[Age, Sex, BE]	5	-7.4759	0.324	0.396
[Age, Sex, BE]	4	-7.7995	0	0.345
[Sex, BE]	**3**	**-7.7691**	**0.030**	**0.279**
[BE]	1	-4.9936	2.806	0.004
[Sex]	1	-5.7425	2.057	0.039

Best model is indicated in bold. NP is the number of parameters in the model. ΔAIC is the difference of AIC compared to the best model. ED stands for explained deviance and has been calculated as the ratio of the explicated deviance (null deviance – residual deviance) on the null deviance. Fixed variables were: Age, Sex, BS (Breeding Success), BE (Breeding Experience), BC (Body Condition Index) and SSI (Structural Size Index) and TripDur (trip duration).

Discussion

Our study highlighted different foraging strategies in king penguins according to the age and breeding experience of individuals, but also according to sex. Younger 5-years-old breeders displayed a greater diving effort in brooding phase (longer foraging trips, greater number of dives) than 9-year-old breeders, suggesting that 5-years-old and/or inexperienced birds have difficulty in finding profitable prey patches and/or feeding efficiently. While no difference was observed between age-classes in the total mass gained during the brooding foraging trips, breeding experience appeared to improve the mass gained per day, certainly through an enhancement of the prey hunting activity. Finally, we found sex-specific differences in the use of foraging zones during our study as males fished in areas with higher sea surface temperature (SST) and at shallower depths than females. No difference was found in $\delta^{13}C$ according to the sex or age, but at the scale of king penguin fishing areas, it is difficult to distinguish the geographical areas exploited by birds. In addition, as the maximum depth of

dive increased, females performed more prey pursuits than males. Moreover, more experienced females performed more prey pursuit during very deep dives (> 200 m), and hunted prey of higher trophic level (higher level of $\delta^{15}N$).

What changes with age and breeding experience:

Our study highlighted that king penguin optimised their foraging trip according as increasing age and experience. Our finding agrees with those observed for breeding and foraging performances in others penguin species (Nisbeth & Dann 2009; Zimmer et al. 2011a). We found that the delay between departure from the colony and the first feeding dives is linked to trip duration. It is in accordance with the hypothesis of that 5-years-old breeders made more time to find good feeding areas (Pärt 2001). However, we found no difference on SST and $\delta^{13}C$ according to age. A recent study on wandering albatrosses *Diomedea exulans* showed a clear age difference in foraging area in old male (> 30-years-old) fishing in south of Crozet Archipelago, while younger male and female breeders fished in the north (Lecomte et al. 2010). In our study, we did not find any age differences in water surface temperatures crossed by the breeders in brooding phase foraging area in king penguins. We know that there is no age-related difference in the direction of feeding trip, and they go to the south to Crozet Archipelago (unpublished data). The Southern Ocean is composed of numerous hydrologic limits or fronts where very high biological productivity is generally observed (Tynan 1998), and this structure affecting productivity (Gregg *et al.* 2003) is used as feeding grounds (Moore *et al.* 1999; Nicol *et al.* 2000). SST map show a north-south gradient in the Southern Ocean with a frontal structure (Belkin & Gordon 1996). Thus, the Polar Front, where Sub-Antarctic waters meet Antarctic ones, corresponds to SSTs around 4 to 5 °C and to the preferential feeding area of king penguins during the Austral summer (Charrassin *et al.* 2001). As age and breeding experience are linearly linked (Pärt 1995), the age differences in foraging are often attributed to differences in individual experience (Limmer & Becker 2009). We found that experienced breeders gained more mass per day revealing they were more efficient. Thus, another hypothesis explaining longer trips of 5-years-old breeders is that they compensated lower feeding success by foraging for longer periods (Wunderle 1991). Daunt *et al.* (2007) showed that, in European shags *Phalacrocorax aristotelis*, the foraging efficiency is higher in experienced breeders than naïve, calculated as the ratio of energy gained to energy expended multiplied by the assimilation efficiency. Experience seems also play a positive role in prey pursuit (*i.e.* wiggles).

What are the sex-specific strategies of king penguins:

While achieving shorter trip, females gained the same mass than male during their brooding foraging trips. However, females appeared to dive deeper and perform lower prey pursuits (*i.e.* wiggles) than males, that might be explained by the fact that females targeted different time of prey in different water mass.

Our study revealed that, according to the sea surface temperature crossed by the individuals, females and males fished in different areas. The greater amount of energy gain by females in shorter time could confirm this segregation in foraging areas between sexes. According to the structure of SST in the Southern Ocean (Belkin & Gordon 1996), females went closer to the Polar Front. They expressed less prey pursuit (*i.e.* wiggles), consequently, they should take less time to fish during their travel. Nevertheless, females explored colder water but doing shorter trip. This is in contradiction with the fact they could explore areas closer to Polar Front. A mesoscale structure of SST (*i.e.* eddies) is generally observed close to the Polar Front (Park *et al.* 2002). These physical characteristics concentrated nutrient inputs leading to enrichment of the area in zooplankton (Pakhomov & Fronemann 2000), fishes, including myctophid fishes (Pakhomov *et al.* 1996). Consequently, frontal structures and eddies are favourable foraging zones for top predators, such as king penguins (Cotté et al. 2007). King penguins feed on small fish during the austral summer, mainly two myctophids species (Cherel & Ridoux 1992): the large size, *Electrona carlsbergi* (≈ 90 mm) and the smaller *Krefftichthys anderssoni* (≈ 51 mm) (Cherel *et al.* 2010). These two species are abundant in cold water, for instance close to the Polar Front during summer (Koubbi et al. 2001). Nevertheless, others myctophids species might be part of the king penguin diet, such as *Protomyctophum tensioni* (≈ 52 mm) and *Gymnoscopelus nicholsi* (≈ 126 mm) (Ridoux 1994). In our study, isotopic signature in $\delta^{15}N$ suggests that experienced females forage on higher trophic levels compared to males and birds with lower experience. The isotopic signature of the main prey of the king penguin (see Box of the Fig. 5, from Cherel *et al.* 2010) implies that experienced females might feed on prey of greater size, *G. nicholsi*. All myctophid species has about the same calorific content (i.e. 8 kJ g^{-1} wet mass, Cherel & Ridoux 1992), however by hunting larger prey, females might be able to gain mass quicker during their foraging trip. This type of sex difference is commonly observed in seabirds (see Forero et al. 2005 for southern giant petrel *Macronectes giganteus*; and Awkerman 2007 for waved albatross *Phoebastria irrorata*), including in penguin species (Forero *et al.* 2002 for

Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*). Moreover, Forero *et al.* (2002) found that juveniles of Magellanic penguin feed on prey of lower trophic levels. We know that the reproduction is more costly for king penguin females (Williams 1995). Thus, with acquisition of experience, females learn to adopt a feeding strategy to limit energy expended.
Nevertheless, the vertical distribution of prey according to size (Collins et al. 2008) does not seem to explain why experienced females dived deeper during brooding foraging trip. Furthermore, diving capacities is predicted to increase with size, both in terms of species and individuals because of the different diving capacities (Schreer & Kovacs 1997). For instance, males of cormorants (the subantarctic cormorant *Phalacrocorax albiventer* and the Japanese cormorant *P. filamentosus*) dive deeper and longer than females (Kato *et al.* 1999). Yet, in accordance with our results, a recent study in imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* found that males do not dive deeper than females in average, with males performing both pelagic and benthic dives, whereas mostly benthic dives for females (Quillfeldt *et al.* 2011). One hypothesis of this observation could be the segregation of the foraging niche in order to reduce the intra-specific competition (Gonzàlez-Solís *et al.* 2000).

Our study reveals that accumulation of experience permits a sexual segregation in diet in king penguin. However, many physiological factors might also influence foraging behaviour, like hormones (Angelier *et al.* 2008; Cottin *et al.* 2011), and thus mitigated age and experience effect on foraging efficiency that we observed. The difference observed according to sex, age and experience in balance between foraging effort and gain is the very important in trade-off between maintenance and/or survival and reproduction (Stearns 1992). Consequently, food availability may affect different demographic parameters.

Acknowledgements
Thanks to Paul E. Viblanc for his help in pre-analysing diving data. We are grateful to B. Friess for his help on monitoring system work and H. Gachot-Neveu for sexing birds. Thanks to Thierry Raclot for his help for delipidating samples, to Jean-Patrice Robin for lyophilizing erythrocyte samples and to P. Richard and G. Guillou for measuring stable isotope ratios. We thank all volunteers for their help with field work. This work was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor, and the Centre National de la Recherche Scientifique (Programme Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique), and by grants from the Fondation Albert II de Monaco (to M.L.V.). The study conforms to the

legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare.

Troisième Partie

V. L'effet de l'âge sur des paramètres biomécaniques de la plongée

Les différences que nous avons observées au niveau de l'efficacité de recherche alimentaire entre reproducteurs inexpérimentés et plus expérimentés sont faibles. En tout cas, elles semblent être plus associées à l'histoire reproductrice des individus qu'à l'âge lui-même. Ces différences n'expliqueraient peut-être pas totalement la différence que nous avions observée dans le chapitre III au niveau de la durée des voyages alimentaires. Nous nous sommes alors demandé ce qu'il en était des capacités biomécaniques de nage en fonction de l'âge des individus : évoluent-elles dans le temps ? En effet, les manchots royaux, effectuant des plongées alimentaires extrêmement coûteuses en énergie, doivent au maximum optimiser leurs voyages, ceci en optimisant non seulement le temps de parcours jusqu'au banc de poissons, mais également le temps lors des phases de transit de la plongée, c'est-à-dire les phases ascendante et descendante. Dans ce chapitre nous nous sommes donc intéressé à ce qu'il se passe à l'échelle de la plongée et notamment lors de ces phases de transit qui correspondent aux phases où les individus peuvent ajuster des paramètres de nage afin d'optimiser leur recherche alimentaire passée au fond de la plongée, phase correspondant au temps dévolu à la chasse.

1. Résultats principaux

Grâce à l'utilisation de loggers enregsitrant l'accélération, le comportement de plongée de manchots d'âge connu a pu être enregistré à très fine échelle. Alors qu'aucune différence n'est observée au niveau des durées des plongées ou des différentes phases de la plongée, nous avons pu mettre en évidence que les jeunes reproducteurs effectuent des plongées plus coûteuses énergétiquement que les reproducteurs expérimentés. Autrement dit, ils présentent une activité globale, mesurée par l'accélération dynamique partielle du corps (PDBA), plus importante. Cette différence observée sur l'ensemble de la plongée est essentiellement due à une modification des paramètres de nage survenant au cours de la phase descendante. La PDBA résultant en grande partie des mouvements d'ailerons du manchot, nous nous sommes intéressés à la fréquence et à l'intensité des battements lors des phases de descente et de remontée.

Nous avons mis en évidence que lors de la descente les jeunes reproducteurs battent plus fréquemment, mais moins intensément, des ailerons lorsque la profondeur maximale de

plongée augmente. Leur vitesse de nage est ainsi plus rapide que celle des reproducteurs plus expérimentés. Lors de la phase de remontée, les jeunes reproducteurs battent de nouveau plus fort et fréquemment des ailerons lorsque la profondeur maximale de plongée augmente. Par contre, les reproducteurs expérimentés remontent la colonne d'eau plus rapidement que les jeunes reproducteurs.

2. Discussion

Du fait qu'ils gèrent de manière moins optimale leur flottabilité, les jeunes reproducteurs produisent un effort plus important par rapport aux reproducteurs plus expérimentés au cours d'une plongée. Cette optimisation de la plongée est vraisemblablement due au fait que les reproducteurs plus âgés sont capables d'anticiper plus efficacement leurs plongées alimentaires (Wilson 2003) que ce soit en termes de présence ou de densité de proies attendue. Cet effort excédentaire lors d'une plongée peut avoir des répercussions sur l'ensemble du voyage alimentaire, et expliquer, en partie, les différences de durée observée dans notre ***Article A***.

3. Perspectives

Une possibilité pour compléter cette étude serait de prendre en compte le nombre de proies rencontrées lors des plongées. En effet nous pourrions regarder si selon leur expérience, les individus étaient capables d'anticiper leur plongée alimentaire en fonction du nombre de proies qu'ils avaient rencontré à la plongée précédente, et voir si les individus descendent alors avec un angle plus important si ce nombre est élevé (Wilson *et al.* 2002 ; Wilson 2003).

4. Articles

Article C

King penguins learn respiratory air load management with age

Maryline Le Vaillant, Claire Saraux, Nicolas Hanuise, Onésime Prud'Homme, Akiko Kato, Yvon Le Maho, Céline Le Bohec & Yan Ropert-Coudert

Summary

1. Increasing breeding and foraging experiences in long-lived species are two fundamental components to improve breeding success and ultimately individual fitness. Diving efficiency of marine animals is primarily determined by their physiological and mechanical characteristics. This efficiency is expressed through parameters such as wing or feet beats, buoyancy, or body angle, all of which can be modulated according to resource availability, the current and maximum dive depth, and the targeted maximum depth.

2. Here we investigated how foraging and diving abilities can increase with an individual's age and experience in a long-lived seabirds. During the austral summers of 2009 and 2010, small accelerometers were deployed on young (5 year-old) and older (between 8 and 9 year-old) brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) breeding in the Crozet Archipelago, Indian Ocean. Acceleration was recorded along the longitudinal and dorso-ventral axes of birds at 16 or 32 Hz while pressure was measured every second. We used the partial dynamic body acceleration (PDBA) to quantify body movement during dive and estimate diving cost.

3. Compared to older birds, young breeders beat less intensively their flippers at the beginning of the descent, but they flapped their flippers at greater frequency below a given depth. The opposite pattern was observed during the ascent. These results suggest that older breeders loaded more air than young ones. Learning to optimally manage air loading could be a determinant factor to reduce diving cost and improve foraging performances with age. Young breeders indeed exhibited higher PDBA during the dive than older birds, suggesting that they might work harder to capture prey.

4. This study highlights for the first time differences in diving capacities and anticipation according to age in birds reveal potential learning processes of air loading management, which contribute ultimately to maximize individual fitness.

Key-words: acceleration, age, biomechanical parameters, buoyancy, diving, foraging behaviour, seabirds

Introduction

Breeders are confronted to an antagonistic situation when they should allocate energy to the two conflicting activities of reproduction and self-maintenance (Stearns, 1989). Life history theory predicts that long-lived species should firstly favour their survival at young ages since their chances to engage in future reproductive attempts is high, and then progressively favour their reproduction when growing old. This theory has received much support from experimental and field data as reproductive success often increases with age until the individual reaches senescence (McCleery et al., 2008). One explanation of age-dependent reproductive performance observed could be the increasing capacity to find, capture and process prey with age, i.e. improvement in foraging efficiency (Daunt, 2007; Desrochers, 1992; Lemon, 1991; Greig et al., 1983). Individuals are expected to be able to improve their abilities to forage in the first years of their life since they must learn rapidly to store enough energy for themselves and then to bear additional costs of reproduction (e.g. Greig et al., 1983). Breeding experience might also improve parental investment (Broussard et al., 2008; Pärt, 1995) that might act on the supplies to their young food (varying in quantity and quality (Field et al., 2007; Rutz et al., 2006)). Parental efficiency is thus expected to increase with age through increased foraging abilities of the parents (Daunt et al., 1999) and capacities to access more rapidly to favourable foraging territories (Pärt, 2001). However, evidences of improved foraging ability with ages in free-ranging individuals are scarce (but see Brandt (1984) for the brown pelicans, Pelecanus occidentalis), and mechanisms by which such improvement may occur remains unclear. It has been suggested that physiological and anatomical changes over the course of aging may affect foraging performances (Hindle et al., 2010).

In seabirds, a clear dichotomy is observed between foraging and breeding activities that takes place at sea and on land, respectively. Any deterioration in the foraging conditions at sea and/or diving activities will thus have an impact on the provisioning activity and ultimately the breeding outcome (Cotté et al., 2007). Air-breathing divers, like penguins, feed at various depths in the water column but have to return to the surface periodically to reload their oxygen stores. Individuals must optimize air loading so as to minimize surface time and

increase underwater time, while balancing energy expended during swimming, *i.e.* the cost of fighting against buoyancy, (Ponganis and Kooyman, 2000; Sato et al., 2002), with energy gains, *i.e.* prey capture underwater (Butler, 2001; Devis et al., 2007; Kooyman et al. 1992). We hypothesize that such trade-offs could be function of the growing experience accumulated by individuals while ageing. King penguins *Aptenodytes patagonicus* forage in remote areas (Charrassin et al., 2001) and dive to great depths (down to 343 meters, see Pütz et al., 2005). With such strong environmental constraints and selection pressures, we expect fine diving adjustments between experienced and inexperienced individuals to be more acute and more easily detectable than in short distance and shallower divers. In Crozet Archipelago, known-aged king penguins have been monitored since 1998 (Gendner et al., 2005) allowing us to examine the influence of age on foraging strategies and mechanisms. The originality of our study is that we examined for the first time diving mechanisms changes according to age in a penguin species. Using accelerometry, we tested strokes over the dive in 5 year-old and 8-9 year-old breeders. We hypothesize that young breeders should be less efficient divers than older ones, especially in those strategies pertaining to oxygen storage.

Materials and Methods

STUDY AREA AND DATA COLLECTION

The study was carried out in the king penguin colony of 'La Grande Manchotière', on Possession Island, Crozet Archipelago (46°25'S, 51°45'E) during the chick-rearing phase of the 2008-2009 and 2009-2010 breeding seasons. Known-aged breeding king penguins were equipped with data-loggers to monitor their foraging activities. Two age classes were studied: 8 young breeders (6 females and 2 males that were 5-year old) and 15 older (7 females and 8 males between 8 and 9-year old). According to Weimerskirch et al. (1992), the average age at first breeding is at 6-year old and almost 90% of birds have been seen attempting to breed at 8 year-old. Studied birds were implanted with passive transponder tags (see Gendner et al., 2005) when they were 10 month-old chicks, i.e. just before fledging. Microtagged birds were monitored since then using an automatic monitoring system, their transponders being detected by antennae buried under the access pathways between the colony and the sea. The durations of their stays on land and their foraging trips at sea during the year, determined using bird detections as they come and go to feed at sea, allowed us to determine their reproductive status and breeding success (Descamps et al., 2002). This also enabled us to control for a potential impact of devices on their behaviour by comparing foraging trip durations of

equipped and unequipped control birds. Birds were captured outside of the colony, when they departed for a trip at sea, in order to avoid disturbing the chick and the other breeders. Before logger deployment, penguins were weighed and measured (flipper and bill lengths) to produce an index of body condition (Green, 2001; Schulte-Hostedde et al., 2005), and blood was sampled for subsequent sex determination (Griffiths et al., 1998).

Data loggers are black, 80 x 19 mm cylinders that weighed 32 g, including batteries (W380-D2GT data-loggers, Little Leonardo, Japan) with a flash memory of 128 Mbit in which data were stored at 12-bit resolution. Devices were attached to the feathers on the centre of the lower back to minimize any drag effect (Bannasch et al., 1994) using waterproof Tesa tape (Wilson and Wilson, 1989). Animal handling did not last more than 15 minutes. Depth was measured every second between 0 and 380 m. Acceleration was recorded along the longitudinal (surge) and dorso-ventral (heaving) axes between ±3G at 16 Hz or 32 Hz. The recordings lasted between 82 and 132 hours (depending on the recording frequency). All equipped birds were recaptured after one foraging trip, before they entered the colony, and the data loggers were retrieved. After we released the birds, all individuals continued to breed normally, and all of their chicks survived up to the crèche stage (after which we stopped monitoring them).

DATA ANALYSIS

Data downloaded from the loggers were analyzed using IGOR Pro (version 6.04, WaveMetrics, USA). A dive started when the depth became > 1 m and were divided into three phases: the descent, bottom and ascent phases (Wilson, 1995). The beginning and end of the bottom phase were defined as the combination of two conditions: i) the depth was > 85% of the maximum depth of the dive, and ii) the absolute value of the vertical transit rate became < 0.25 m/s. A bimodal distribution of maximum depth frequencies is classically observed in king penguins, using to separate shallow and deep dives (Kooyman et al., 1992). Here, we analyzed only deep dives, i.e. those dives > 50 m, to expect better see mechanical adaptation. The following parameters were calculated for each dive: total dive duration, descent, bottom and ascent durations, maximum depth and post-dive duration. As a proxy of the whole body activity during a dive, we derived from the accelerations along the two axes the mean Partial Dynamic Body Acceleration (PDBA in g, (Gleiss et al., 2010; Halsey et al., 2010; Wilson et al., 2006)) from the accelerations along the two axes. The dynamic (propulsive activities) and static accelerations (gravity) were separated by a two-band, low-pass filter (IFDL, version

4.02, WaveMetrics, USA). Derived values of dynamic acceleration were converted into absolute positive values and were summed. PDBA values were then averaged for each dive and each dive phase. Each flipper beat was detected analysing accelerometry profiles, thus frequency and amplitude were determine. Swim speed and body angle were also determined, considering body angle when animal was at the surface (Watanuki et al., 2003).

STATISTICAL ANALYSES

Statistical analyses were computed using R statistical environment (version 2.11, R Development Core Team). Data were analyzed using a likelihood mixed regression approach (nlme package, Pinheiro, 2002). Generalized linear mixed models were fitted with normal distribution. Individuals were included as random effects to take into account for repeated measurements. All models include the following parameters as fixed effects: age classes, sex, year of equipment and body condition (residuals of a linear regression between body mass and flipper length (Green, 2001, Schilte-Hostedde et al., 2005)). Fixed effects were then removed one by one from the model. Model selection was based on the lowest AIC value (Akaike's Information Criterion). The breeding success, trip duration and mass gain were analyzed using Wilcoxon test. Results are presented as mean ± S.E., unless stated otherwise. The threshold for significance was set at 0.05.

Results

BREEDING SUCCESS AND FORAGING EFFORT

We found no difference in the dive depth and duration between the two age classes, as well as in the durations of the different dive phases, post-dive durations and percentage of time spent in each phase relative to total dive duration (Table V.1). We also did not find any differences between the two age classes in the mass gain during the feeding trip (Wilcoxon test, W=57, p=0.97; 2.90 ±0.85 kg vs. 2.89 ±1.06 kg for older and young birds respectively). During the two seasons, none of the young birds bred successfully, whereas four out of the 15 older birds reared a chick until fledging, and all in 2010. The difference was not significant. (GLM, p=0.118).

Table V.1 : ***Dive characteristics (average of maximum dive depth, dive duration, proportion of bottom phase in relation to the dive, descent and ascent phase duration ± SD) according to age class and sex of individuals.***

	Older breeders			**Young breeders**				
	Females (n=7)	Males (n=8)	**Mean**	Females (n=6)	Males (n=2)	**Mean**	Age	Sex
Maximum dive depth mean (m)	154.79 ±52.85	143.49 ±45.41	**149.12 ±49.57**	154.49 ±48.18	168.91 ±51.12	**158.44 ±49.42**	p=0.670	p=0.423
Dive duration mean (s)	269.43 ±62.38	261.64 ±57.37	**265.52 ±60.04**	261.40 ± 53.98	281.86 ±64.47	**267.02 ±57.77**	p=0.403	p=0.025
Dive proportion at the bottom phase	0.31 ±0.12	0.33 ±0.12	**0.32 ±0.12**	0.31 ±0.12	0.32 ±0.12	**0.31 ±0.12**	p=0.996	p=0.198
Descent duration mean (s)	91.67 ±30.38	83.95 ±26.87	**87.79 ±28.93**	86.63 ±26.60	91.55 ±30.61	**87.98 ±27.84**	p=0.815	p=0.375
Ascent duration mean (s)	95.30 ±32.38	91.07 ±29.94	**93.18 ±31.25**	94.45 ±29.40	100.52 ±32.33	**96.12 ±30.35**	p=0.070	p=0.910

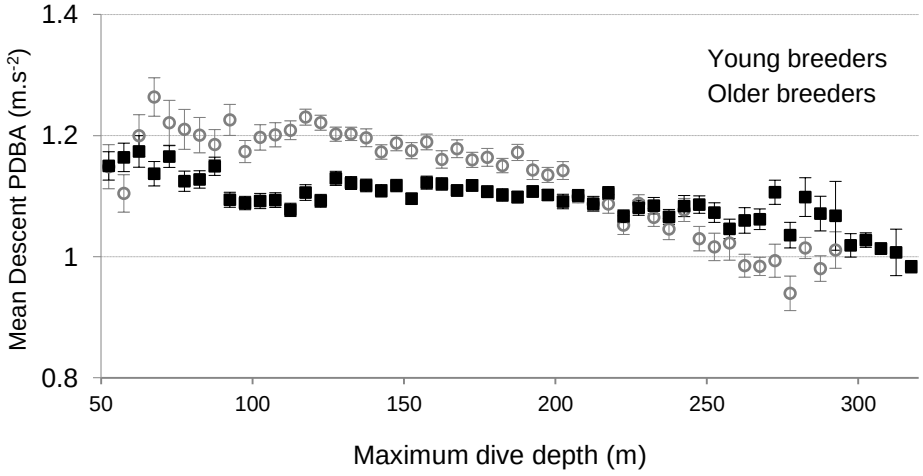
PARTIAL DYNAMIC BODY ACCELERATION

We found that age class affected the PDBA mean value during the whole dive, *i.e.* younger birds had a greater PDBA value than older ones (df=17, t=3.37, p=0.003), mainly driven by its effect during the descent and the bottom phases (Fig. V.1). Indeed, according to our best model (Table V.2a and b), the mean PDBA values during the two phases were greater for young breeders than for older breeders (p=0.006 and p=0.005), except during deep dive. Moreover, mean PDBA during the descent and the bottom phases decreased with maximum depth (p<0.001 and p<0.001, respectively) but the significant interaction between age and maximum depth indicated that the rate of decrease was greater for young breeders than for older ones (p<0.001 and p<0.001, respectively). Moreover, a quadratic of the maximum dive depth effect was observed during the bottom phase (p<0.001).

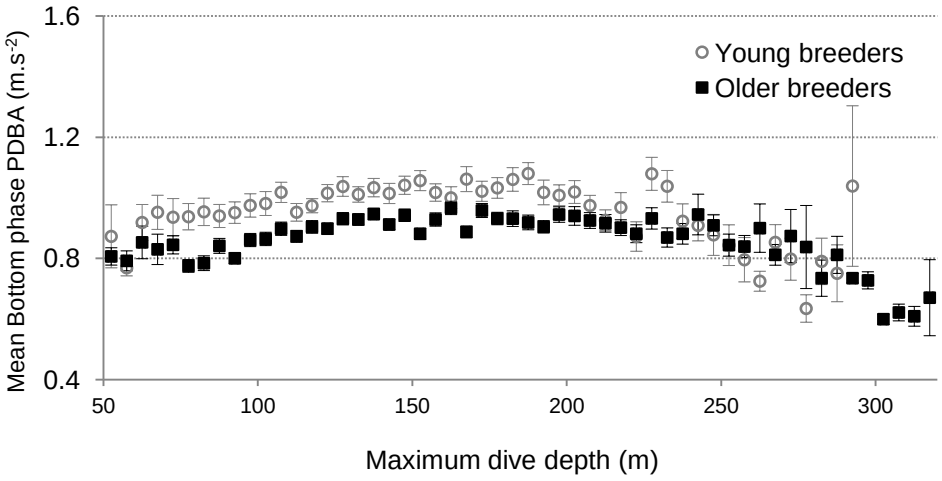
The significant effect (p=0.012) of the interaction between age class and year on the PDBA value during the descent could be explained by the sample difference between the two years studied.

No age class effect was observed on the PDBA mean values during the ascent phase (Table 2c, p=0.073).

a)



b)



c)

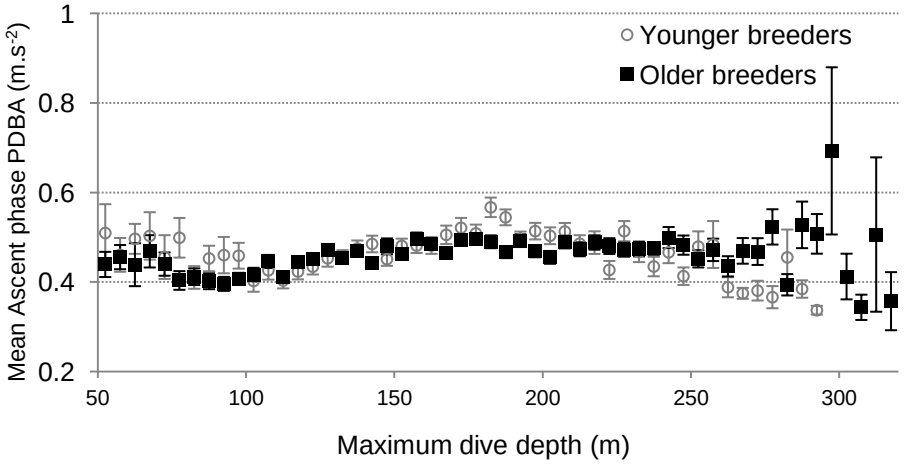


Figure V.1 : ***Mean Partial Dynamic Body Acceleration (PDBA, in m.s^{-2}) during (a) the descent (b) the bottom and (c) the ascent phases, according to maximum dive depth for young (n = 8, grey open circles) and older breeders (n = 15, dark full squares). Maximum dive depths have been categorized in 5m classes for illustration purpose. Error bars correspond to standard errors.***

BIOMECHANICAL PARAMETERS DURING THE DESCENT PHASE

The frequency of flipper beats decreased during the descent, but increased with increasing maximum dive depth (Table V.3a). However, when looking at the interaction with age class during the descent phase, older birds appeared to beat more frequently their flippers at the beginning of the dive than young breeders (Fig. V.2a). At a current depth, which varied from 20 to 90 meters according to the maximum depth targeted (determined by plotting line of fitted model), the trend reversed and young breeders beat their flippers more than older ones (Table V.3a, $p<0.001$). The amplitude of flipper beats increased with increasing maximum dive depth (Table V.3b, $p<0.001$), and decreased with the current depth during the descent ($p<0.001$). This decreasing was greater for young than older breeders ($p<0.001$). The current depth and the maximum dive depth affected respectively positively and negatively the body angle (Table V.3c, $p<0.001$ and $p<0.001$, respectively). With increasing current depth, the body angle increased, consequently became less steep, but this increasing was influenced by age ($p<0.001$) and was greater for younger birds, despite no clear trends (Fig. V.2c). The decreasing of body angle with increasing the maximum depth was influenced by year of deployment, and was greater for birds equipped in 2010 (Table V.3c, $p<0.001$). The swim speed during descent decreased as birds performed deeper dives (Table V.3d, $p<0.001$). The current depth affected positively the swim speed during the descent phase ($p<0.001$), and this increasing was affected by age ($p<0.001$), *i.e.* young breeders had a greater speed increase during the descent, and by the year, *i.e.* bird equipped in 2009 had a greater speed increase during the descent. Moreover, we observed that the swim speed was greater for birds equipped in 2010 (Table V.3d, $p=0.009$). This difference may come from our sampling.

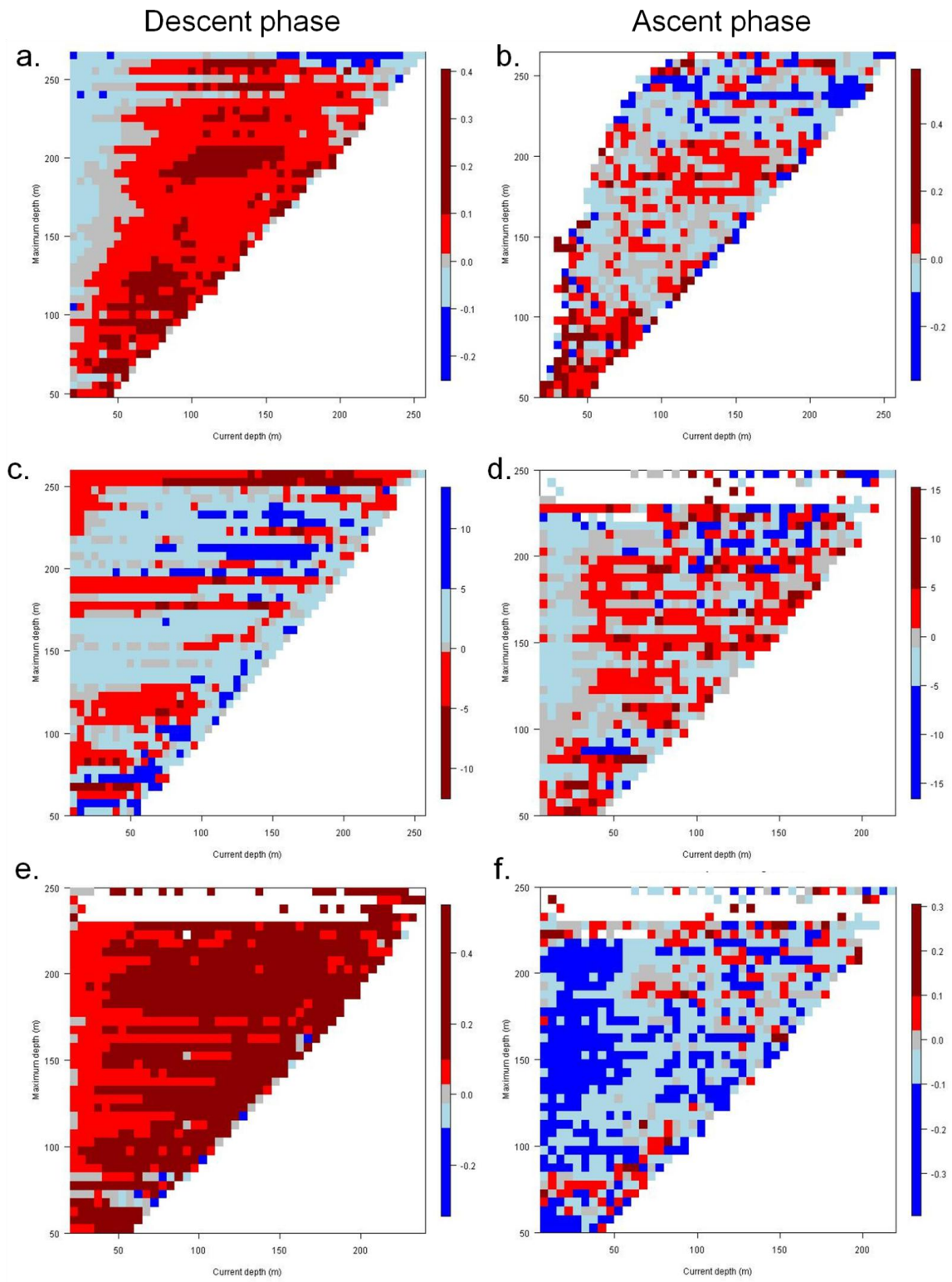


Figure V.2 : ***Mean differences between young and older breeders in a) and b) the flipper beat frequency (in Hz), c) and d) the body angle (in degrees), and f) and e) swimming speed (in m.s-1) in relation to the maximum dive depth (in meter, left axes) and the current depth (in meter, bottom axes). Results for the descent phase are on the left (a, c and e), while results for the ascent phase are on the right (b, d and f). Red indicates that young breeders display greater values than older birds; the opposite when blue.***

BIOMECHANICAL PARAMETERS DURING THE ASCENT PHASE

It is interesting to note that during the ascent phase, birds stopped to beat their flipper between 20 and 80 m following the maximum dive depth (Fig. V.4b, the white part corresponding to no data). The frequency and the amplitude of flipper beats increased with the current depth, i.e. during the ascent phase the frequency of flipper beat decreased (Table V.4a and b, $p<0.001$ and $p<0.001$). The frequency of flipper beats decreased with maximum depth ($p<0.001$), while the amplitude increased ($p=0.012$). On average no differences were observed between young and older birds' frequency and amplitude of flipper beats ($p=0.377$ and $p=0.105$, respectively). However, significant interactions between age and maximum depth for both frequency and amplitude ($p=0.030$ and $p<0.001$, respectively) indicate that the rate of decrease and increase (respectively for frequency and amplitude) were different in young and older birds. The body angle increased with the maximum dive depth (Table V.4c, $p<0.001$) during the ascent phase and this increase was positively influenced by age ($p<0.001$). The current depth positively affected the body angle ($p<0.001$). The swim speed also increased with increasing maximum dive depth (Table V.4d, $p<0.001$) but current depth affected negatively the swim speed ($p<0.001$), *i.e.* the speed increased over the ascent. Age affected the swim speed ($p=0.033$) as older breeders swam faster during the ascent.

SEX

Males flapped their flippers more frequently and with a greater amplitude than females during the descent (Tables V.3a and V.3b, $p<0.001$ and $p<0.001$, respectively). Moreover, males descended with a greater angle (Table V.3c, $p<0.001$). The opposite was observed during the ascent (Tables V.4a, V.4b and V.4c). Females ascended faster than males (Table V.4d).

Discussion

As experience accumulated, individuals should progressively acquire skills that improve their efficiency in food acquisition (Jansen 1990). While foraging behaviour is one of the main factors contributing to survival and breeding success, few studies have investigated the relation between diving strategies and age in adults of long-lived seabirds.

In our study, we observed changes in biomechanical diving parameters with age in king penguins. Young breeders produced a greater effort (as measured by the greater Partial Dynamic Body Acceleration, PDBA) during the descent than older ones, except for the first part of the descent. The opposite trend was observed during the ascent phase of dive, but not

significantly. Changes in PDBA proceed essentially from a change in the flipper beat frequency and/or amplitude. An increase in one of these parameters can be the result of i) a stronger propulsive force to overcome a greater buoyancy in the first meters of dive, and/or ii) an acceleration to pursue a prey (or eventually escape from a predator). In this context, it is difficult to separate prey pursuit from changes in diving ability between young and mature breeders during the bottom phase where most prey are encountered by king penguins (Ropert-Coudert *et al.* 2000b). In our study, only bio-mechanical parameters were considered.

Air-breathing divers, that load oxygen before a dive, are naturally buoyant during the early part of the descent until they reach the point of neutral buoyancy (Wilson *et al.* 1992b). Beyond this point, they do not need to fight hard against the upthrust. Conversely they use this buoyancy to glide effortlessly back to the surface (Sato *et al.* 2002). Here, we showed that within 3 to 4 years after starting their reproductive life, king penguins modify the biomechanical parameters of their diving activity. Once they passed a given depth that it could be assumed to be the point of neutral buoyancy, young breeders produced a greater effort to descend the water column, flapping their flippers more frequently and with greater amplitude than older ones. This difference served the young birds to descend the water column at a quicker pace than the older breeders. While we saw that birds adjusted their commuting angles, especially ascending ones (see Sato *et al.* 2002), this was not as acute as it has been observed in other penguin species (Sato *et al.* 2003; Ropert-Coudert *et al.* 2001). Although less acute than during the descent, older birds ascended quicker than younger ones during the ascent.

Age-differences in foraging ability can be easily highlighted when comparing juveniles and fully-grown adults as, in that particular case, improvements proceed from physiological and/or morphological modifications. For examples, juvenile Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) have a smaller proportional blood-oxygen and myoglobin reserves (Burns & Castellini 1996) which modify their Aerobic Dive Limit (ADL, see Kooyman & Ponganis 1998). In our study, the extra-effort produced by young birds during the descent suggests that they either i) dived with a greater amount of air trapped in their respiratory compartments, and were thus more buoyant, or ii) that they load similar or less amount of air but spent more energy to attain quickly the profitable depths than older birds. If the former is a clear indication of inexperience of the young birds, the latter could be a mark of young birds being fitter than the older ones. Nevertheless, the facts that older birds produced a greater effort during the first meters of the descent and that they ascended quicker with less effort, might

also be the result of greater air load storage before diving. Yet, we know from the bell-shaped curves that relate breeding success to age in several seabird species (*e.g.* DeForest & Gaston 1996; Forslund & Pärt 2001; Nisbet & Dann 2009) that young breeders have a lower success than older birds. This was also the case in our study as none of the young breeders succeeded to breed successfully. In this sense, we can hypothesize that one explanation of the age-specific differences observed relate more likely to a better anticipation of the effort to be devoted to find, pursue and process prey at great depths by older birds. It has indeed been demonstrated that Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* adjust the air they load according to the amount of resources they can expect to find at depths (Wilson 2003) and that quantity or quality of food patches influence the diving activity of Brünnich's guillemots *Uria lomvia* (Mori *et al.* 2002). Moreover, the quicker ascent performed by older birds might indicate that they can better manage their oxygen stores than young breeders. Indeed, they managed to keep enough air to ascend the water column at a greater pace. Such an efficient management might, for instance, come from an age-related improvement in blood red cells to bind oxygen (Pavlak *et al.* 2005).

In summary, our results show that older king penguins probably learn to anticipate both the vertical prey distribution (see similar cognition abilities in other marine top predators in Bonadonna *et al.* 2005; Nevitt *et al.* 2008), their own diving abilities and the consequences that an extra effort (*i.e.* a non necessary elevated swimming speed) would have over the long term. Penguin species cope to an increase in their hydrodynamic features. For instance, Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, feed close to inshore area (Beaulieu *et al.* 2010c), or little blue penguins, *Eudyptula minor*, increase the number of dive and time allocated to prey pursuit with increasing hydrodynamic handicap (Ropert-Coudert *et al.* 2007). Without information concerning the amount of body fat of birds, we unfortunately cannot overrule the possibility that young and older breeders have different body composition that could affect their buoyancy. However, the volume of fat is certainly much lower than the volume of air loaded thus playing certainly a less determinant role in their diving performances. In addition, the absence of differences in the body mass before and after the foraging trip between the two age classes, as well as the similarity in the body condition index (a usable proxy for the amount of fat in the body, Fahlman *et al.* 2006), suggests for air regulation processes to be the main factor explaining the biomechanical differences observed.

Males and females presented the same pattern of differences than the one we observed between young and older breeders. In some species, experience has a greater effect in

females. Thus, Pyle *et al.* (1991) suggest that the breeding experience is especially important in females of Western gull (*Larus occidentalis*) during the early stage of the breeding cycle. Moreover, common tern *Sterna hirundo* males need more years to increase their foraging skills than females before starting to reproduce (Ludwigs & Becker 2006), including foraging. Learning processes in foraging behaviour might also be foraging strategy change earlier in females than males. Nevertheless, it is not surprising that no sex-difference was observed in breeding success, because the breeding relates to the work of the two partners.

Age-specific differences in foraging abilities are important to explain breeding performances (Lescroël *et al.* 2010; Daunt *et al.* 2007). However, our results show that investigations should not only consider the extreme age classes, i.e. juveniles vs. mature adults, but should instead include age as a parameter in examination of foraging capacities (see Zimmer *et al.* 2011a). Future studies should examine change in foraging performances over a broader range of age classes, including much older birds to investigate the effects of senescence onto the physical abilities of birds to dive and hunt prey. With an extend range of age classes we could expect to improve the detection of age-related differences and maybe better explain inter-individual differences in foraging performances. Finally, it would also be interesting to explore additional parameters, such as the reproductive experience (*e.g.* Moyes *et al.* 2009), the hormonal or immune status (Angelier *et al.* 2007) and even, trying to find a genetic basis to individual performances (Le Vaillant *et al.* submitted).

Acknowledgements

Thanks to B. Friess, M. Ripoche and R. Cuvelette for their help in the field. We also thank all volunteers and H. Gachot for birds sexing. This work was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV-Prog. 137), the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), and the Fondation Albert II de Monaco. The study conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare. This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute Paul Emile Victor (Arrêtés 2008-71, 2009-57, 2009-59).

Table V.2 : ***Summaries of the best models explaining the mean PDBA value on (a) the descent (b) the bottom and (c) the ascent phases.***

(a)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	1.165	0.031	37.119	< **0.001**
MaximumDepth	$-4x10^{-4}$	$4x10^{-5}$	-2.516	< **0.001**
Age class (Young-Old)	0.109	0.035	3.093	**0.006**
Year (2010-2009)	-0.012	0.036	-0.339	0.738
MaximumDepth* Age class	$-3x10^{-4}$	$6x10^{-5}$	-5.170	< **0.001**
Age class*Year	$1x10^{-4}$	$6x10^{-5}$	2.513	**0.012**

(b)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	0.593	0.049	12.073	< **0.001**
MaximumDepth	0.003	$3x10^{-4}$	9.538	< **0.001**
Maximum Depth²	$-9x10^{-6}$	$1x10^{-6}$	-8.409	< **0.001**
Age class (Young-Old)	0.160	0.050	3.171	**0.005**
Year (2010-2009)	0.016	0.051	0.320	0.752
Maximum Depth* Age class	$-5x10^{-4}$	$1x10^{-4}$	-3.282	**0.001**
Maximum Depth*Year	$3x10^{-4}$	$1x10^{-4}$	2.058	**0.040**

(c)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	0.404	0.033	12.142	< **0.001**
MaximumDepth	$3x10^{-4}$	$6x10^{-5}$	3.947	< **0.001**
Age class (Young-Old)	0.076	0.040	1.907	0.073
Year (2010-2009)	-0.031	0.043	-0.739	0.469
Body condition	-0.007	0.026	-0.270	0.790
MaximumDepth* Age class	$-3x10^{-4}$	$8x10^{-5}$	-3.459	<**0.001**
MaximumDepth*Year	$4x10^{-4}$	$9x10^{-5}$	4.103	<**0.001**
MaximumDepth*Body condition	$-2x10^{-4}$	$5x10^{-5}$	-3.165	**0.002**
Age class*Body condition	0.096	0.045	2.136	**0.047**

Table V.3 : ***Summaries of best models explaining (a) frequency and (b) signal amplitude of flipper beats, (c) body angle and (d) swimming speed during the descent phase.***

(a)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	1.640	0.036	46.162	< **0.001**
Maximum Depth	0.001	$3x10^{-5}$	31.693	< **0.001**
Current Depth	-0.009	$7x10^{-5}$	-124.327	< **0.001**
Sex (Male-Female)	0.031	0.044	0.710	0.486
Age Class (Young-Old)	0.088	0.047	1.901	0.072
Current Depth*Sex	$2x10^{-4}$	$3x10^{-5}$	6.969	< **0.001**
Maximum Depth*Sex	$-2x10^{-4}$	$3x10^{-5}$	-4.678	< **0.001**
Maximum Depth* Age Class	$-5x10^{-4}$	$4x10^{-5}$	-14.883	< **0.001**
Current Depth* Age Class	$7x10^{-4}$	$4x10^{-5}$	20.475	< **0.001**
Maximum Depth*Current Depth	$2x10^{-5}$	$4x10^{-7}$	48.523	< **0.001**

(b)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	2.019	0.159	12.678	< **0.001**
Maximum Depth	0.005	$7x10^{-4}$	67.612	< **0.001**
Current Depth	-0.003	$2x10^{-4}$	-19.011	< **0.001**
Sex (Male-Female)	-0.009	0.199	-0.046	0.96
Age Class (Young-Old)	-0.005	0.208	-0.026	0.98
Current Depth*Sex	$8x10^{-4}$	$7x10^{-4}$	-11.235	< **0.001**
Maximum Depth* Age Class	$7x10^{-4}$	$8x10^{-4}$	-8.870	< **0.001**
Current Depth* Age Class	$4x10^{-4}$	$8x10^{-4}$	-4.638	< **0.001**
Maximum Depth*Current Depth	$2x10^{-5}$	$8c10^{-5}$	-25.996	< **0.001**

(c)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	-36.717	2.605	-14.097	<**0.001**
Maximum Depth	-0.137	0.002	49.702	<**0.001**
Current Depth	0.374	0.005	70.773	<**0.001**
Sex (Male-Female)	-2.042	2.534	-0.806	0.431
Age Class (Young-Old)	0.959	2.705	0.354	0.727
Year (2010-2009)	-3.242	2.516	-1.289	0.214
Current Depth*Sex	0.028	0.002	11.366	<**0.001**
Maximum Depth*Age Class	-0.007	0.003	-2.323	**0.020**
Current Depth*Age Class	0.017	0.003	6.113	<**0.001**
Maximum Depth*Current Depth	-0.001	$2x10^{-5}$	-38.235	<**0.001**
Maximum Depth*Year	-0.010	0.002	-4.002	<**0.001**

(d)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	2.473	0.101	24.389	<**0.001**
Maximum Depth	-0.002	$7x10^{-5}$	-26.749	<**0.001**
Current Depth	0.008	$1x10^{-4}$	69.266	<**0.001**
Sex (Male-Female)	-0.110	0.112	-0.976	0.343
Age Class (Young-Old)	0.015	0.122	0.126	0.901
Year (2010-2009)	-0.311	0.106	-2.920	**0.009**
Maximum Depth*Sex	$-4x10^{-4}$	$7x10^{-5}$	-6.656	<**0.001**
Current Depth*Sex	0.001	$6x10^{-4}$	21.318	<**0.001**
Sex*Age Class	0.649	0.277	2.345	**0.031**
Maximum Depth*Age Class	$-6x10^{-4}$	$7x10^{-5}$	-9.057	<**0.001**
Current Depth*Age Class	0.001	6.10^{-5}	20.124	<**0.001**
Maximum Depth*Current Depth	$-2x10^{-5}$	$1x10^{-7}$	-37.856	<**0.001**
Maximum Depth*Year	0.003	$6x10^{-5}$	38.038	<**0.001**
Current Depth*Year	-0.003	$6x10^{-5}$	-54.889	<**0.001**

Table V.4 : ***Summaries of best models explaining (a) frequency and (b) signal amplitude of flipper beats, (c) body angle and (d) swimming speed during the ascent phase.***

(a)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	0.619	0.033	18.833	< **0.001**
Maximum Depth	-0.002	$7x10^{-5}$	-34.712	< **0.001**
Current Depth	0.006	$1x10^{-4}$	46.970	< **0.001**
Sex (Male-Female)	-0.017	0.039	-0.435	0.668
Age Class (Young-Old)	0.037	0.041	0.904	0.377
Current Depth*Sex	$6x10^{-4}$	6.10^{-5}	10.175	< **0.001**
Maximum Depth* Age Class	$-1x10^{-4}$	$6x10^{-5}$	-2.167	**0.030**
Maximum Depth*Current Depth	$-9x10^{-6}$	$7x10^{-9}$	-12.938	< **0.001**

(b)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	1.694	0.140	12.101	< **0.001**
Maximum Depth	$4x10^{-4}$	$2x10^{-4}$	2.512	**0.012**
Current Depth	0.009	$3x10^{-4}$	30.342	< **0.001**
Age Class (Young-Old)	-0.440	0.258	-1.703	0.105
Year (2010-2009)	-0.218	0.169	-7.329	0.211
Maximum Depth*Age Class	-0.001	$1x10^{-4}$	-7.316	< **0.001**
Maximum Depth*Current Depth	$-1x10^{-5}$	$2x10^{-6}$	-6.922	< **0.001**
Age Class*Year	0.744	0.302	2.460	**0.024**

(c)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	16.591	1.836	9.039	**<0.001**
Maximum Depth	0.164	0.004	44.804	**<0.001**
Current Depth	0.029	0.007	3.865	**<0.001**
Sex (Male-Female)	2.329	2.338	0.996	0.332
Age Class (Young-Old)	2.349	2.466	0.952	0.353
Maximum Depth*Sex	-0.012	0.003	-3.272	**0.001**
Maximum Depth*Age Class	-0.012	0.004	-3.334	**<0.001**
Maximum Depth*Current Depth	$-3x10^{-4}$	$3x10^{-5}$	-7.613	**<0.001**

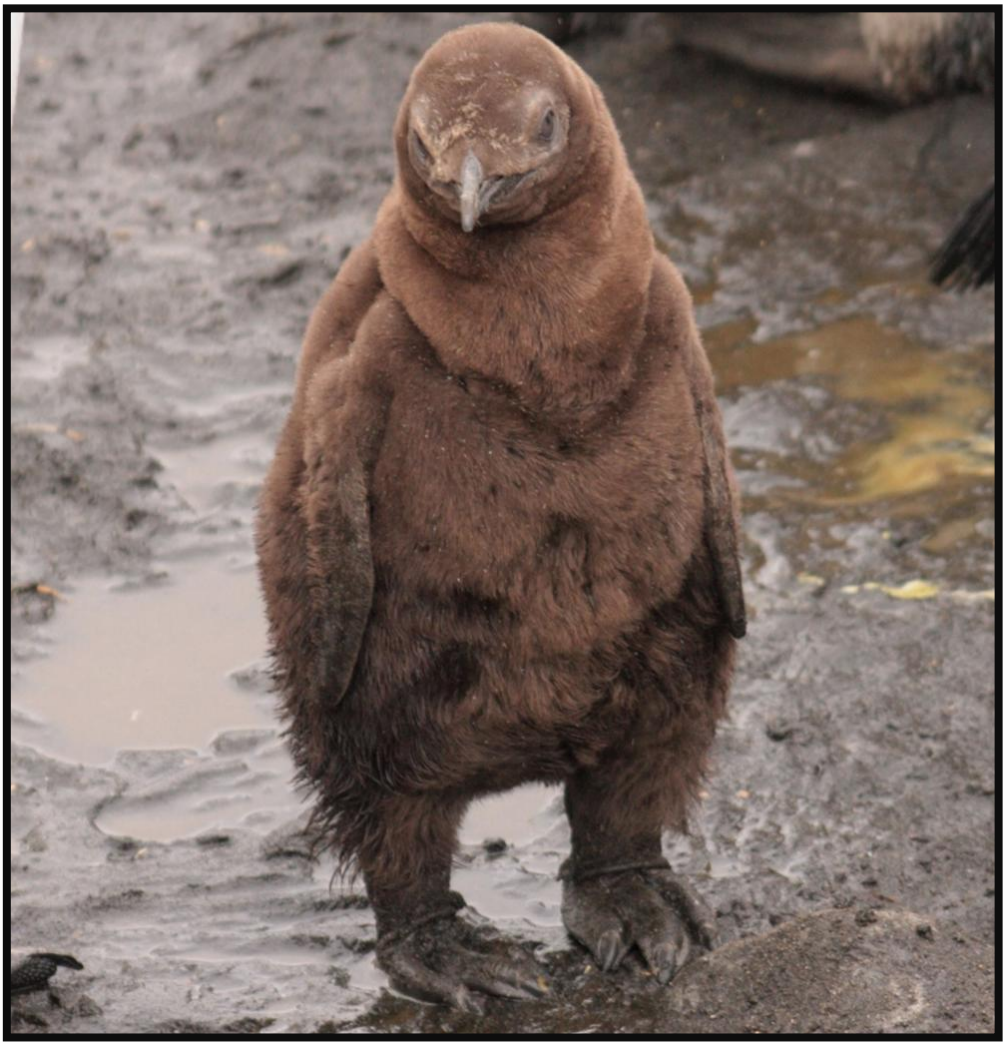
(d)

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
(Intercept)	-2.291	0.084	-27.428	**<0.001**
Maximum Depth	-0.002	$8x10^{-5}$	24.272	**<0.001**
Current Depth	0.008	$1x10^{-4}$	-42.926	**<0.001**
Sex (Male-Female)	-0.005	0.089	-0.057	0.955
Age Class (Young-Old)	-0.364	0.186	-1.956	**0.033**
Year (2010-2009)	-0.124	0.093	-1.328	0.203
Maximum Depth*Sex	$-4x10^{-4}$	$1x10^{-4}$	-4.079	**<0.001**
Current Depth*Sex	$4x10^{-4}$	$1x10^{-4}$	3.891	**<0.001**
Sex*Age Class	0.609	0.252	2.419	**0.028**
Current Depth*Age Class	$-3x10^{-4}$	$1x10^{-4}$	-2.915	**0.004**
Maximum Depth*Current Depth	$-2x10^{-5}$	$1x10^{-6}$	-20.022	**<0.001**
Age Class*Year	-0.515	0.205	-2.512	**0.023**

Discussion & Perspectives

"Here we address the question of this specific 'inferiority' of first-time breeders"

Cam & Monnat 2000



VI. Discussion générale

Les travaux de cette thèse avaient pour but d'étudier l'effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de prospection alimentaire chez un oiseau plongeur longévif, le manchot royal. Les résultats des différentes études réalisées ont été discutés dans chacune des parties précédentes. Dans cette partie, nous synthétiserons l'ensemble des résultats obtenus, développerons certaines idées et études complémentaires, puis les replacerons dans un cadre général. D'autres résultats et études complémentaires sur l'influence d'autres facteurs (tels que le sexe, certaines caractéristiques physiologiques, etc.) ainsi que les perspectives de recherche seront également abordés.

1. L'effet de l'âge et de l'expérience sur les stratégies de recherche alimentaire

Nous sommes partis de l'hypothèse que la relation âge-dépendante du succès reproducteur résulte de la modification des stratégies de recherche alimentaire (Lack 1968 ; Forslund et Pärt 1995). Nous avons montré que l'effort de recherche alimentaire est plus important chez les reproducteurs de 4 et 5 ans, en terme de durée des voyages alimentaires, lors des phases d'incubation et d'élevage du petit poussin (appelée ensuite 'phase de garde') chez le manchot royal. Plusieurs hypothèses peuvent-être émises pour expliquer ces longs voyages alimentaires en mer chez les jeunes reproducteurs : i) des capacités de nage moindre qui affecteraient leur efficacité à capturer des proies lors de leurs plongées alimentaires; ii) des difficultés à trouver des zones d'alimentation favorables, donc une durée de prospection plus longue qui pourrait de plus s'exprimer par une utilisation de zones d'alimentation différentes selon l'âge et l'expérience. Pour examiner ces hypothèses, nous allons à présent reprendre la séquence chronologique selon laquelle l'activité de prospection alimentaire se déroule chez un prédateur à place centrale, à savoir l'identification des zones d'alimentation, le choix des proies et les stratégies de pêche mises en œuvre pour les capturer. Nous rappellerons comment l'âge et l'expérience interviennent dans les processus décisionnels associés à chacune de ces étapes.

1.1. Zones d'alimentation

Des études précédentes ont montré que suivant leur âge et leur expérience, les oiseaux marins peuvent exploiter des zones d'alimentation différentes (Pärt 2001b ; Lecomte *et al.*

2010). Ainsi, chez l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*) nichant sur l'Archipel de Crozet dans l'Océan Indien, les mâles de plus de 30 ans vont se nourrir au sud du front polaire, alors que les autres individus se nourrissent au nord de l'archipel. Par contre, aucune différence n'a été observée chez les jeunes reproducteurs (Lecomte *et al.* 2010). Les vieux mâles parcourent ainsi des distances plus importantes par rapport aux femelles et aux mâles d'âge moyen et jeunes. L'Océan Austral est divisé latitudinalement par des masses d'eau suivant leur température (Figure VI.1), avec la présence de fronts caractéristiques, notamment le Front Polaire (aux environs de 50°-52°S, selon les années, Park *et al.* 1991 ; 1998) correspondant à une température de surface d'environ 4°C (Park *et al.* 1993). Durant l'été austral, les ressources sont abondantes au niveau du Front Polaire.

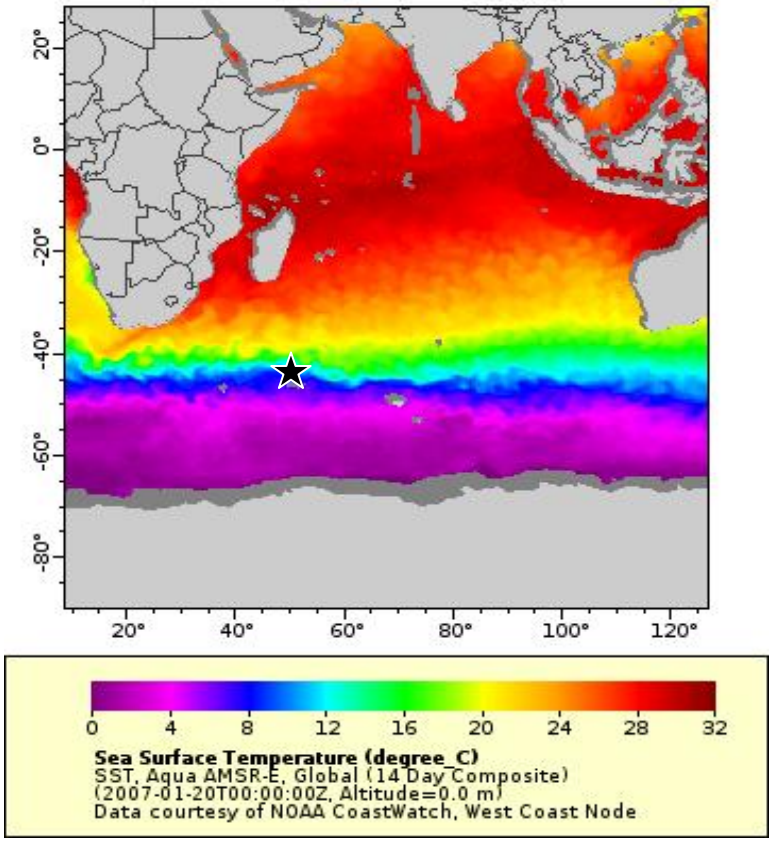


Figure VI.1 : ***Carte des températures d'eau de surface moyennes de l'Océan Indien en janvier 2007(source : NOAA). L'Archipel de Crozet est représenté par l'étoile.***

Dans le cadre de cette thèse et lors de 3 campagnes d'été réalisées entre 2007 et 2011, des poses de GPS ont été réalisées sur des manchots royaux d'âges connus nichant sur la colonie de la Baie du Marin de Crozet. Suite à de nombreux problèmes liés aux limites technologiques des appareils (autonomie en énergie et/ou mémoire, étanchéité, etc.),

l'intégralité des trajets n'a généralement pas pu être enregistrée, ce qui ne nous a pas permis d'obtenir des tracés exploitables sur plusieurs catégories d'âge simultanément. Des tests sont actuellement en cours afin de trouver les appareils qui conviendraient aux contraintes des voyages alimentaires du manchot royal (plongées profondes et longues durées des voyages alimentaires), tout en limitant la gêne hydrodynamique liée à la taille des appareils (cf. Ropert-Coudert *et al.* 2000a ; Beaulieu *et al.* 2010d).

Lorsque nous nous sommes intéressés au voyage alimentaire lors de la phase de garde de petit poussin, nous avons mis en évidence que les femelles plus expérimentées faisaient des voyages alimentaires plus courts que les mâles (***Articles A*** et ***B***). De plus, les températures de surface plus froides des zones qu'elles exploitent suggèrent des zones d'alimentation différentes selon le sexe. Néanmoins, nos résultats d'analyses des signatures isotopiques du carbone n'indiquent pas de différence au niveau de la localisation des proies ingérées lors de ces voyages courts (zones de pêche hauturières ou côtières) ni suivant l'âge et l'expérience, ni suivant le sexe (***Article B***). De la même manière, d'après les quelques trajets GPS que nous avons pu enregistrer lors des campagnes de terrain de 2007-2008 (4 voyages complets et 6 voyages à environ 70% de la totalité du voyage, dont 5 mâles et 5 femelles, 5 jeunes reproducteurs et 5 reproducteurs expérimentés ; données non publiées) et 2008-2009 (5 voyages complets, dont 2 mâles et 3 femelles, un jeune reproducteur et 4 reproducteurs expérimentés ; données non publiées), nous n'avons distingué ni de ségrégation sexuelle ni de ségrégation due à l'expérience dans la direction suivie au départ du voyage alimentaire. En effet, en partant de Crozet, tous les manchots royaux, qu'ils soient en incubation ou en phase de garde, se dirigent vers le sud de l'archipel (Péron 2011) afin de rejoindre le Front Polaire qui se trouve à une distance variable de l'archipel selon les années (entre 300 et 650 km ; Charrassin et Bost 2001). Une des hypothèses pour expliquer la durée plus courte des trajets des femelles expérimentées en phase de garde alors qu'elles semblent exploiter des zones d'alimentation plus au sud d'après les température de surface rencontrées, serait que celles-ci se dirigeraient plus rapidement vers ces zones d'alimentation aux ressources plus abondantes. En revanche, les mâles passeraient plus de temps à explorer les zones tout au long du trajet en mer (en moyenne 20 % de plus que les femelles), et peut être à descendre moins au sud par rapport aux femelles (*i.e.* températures de surface en moyenne plus élevées chez les mâles).

Néanmoins, on trouve au niveau des zones de bordure du Front Polaire des tourbillons (ou '*eddies*') avec des masses d'eau possédant de forts gradients de température (Kostianoy *et*

al. 2004). Il est connu depuis peu que l'activité d'alimentation des prédateurs supérieurs (Nel *et al.* 2001 ; Ferraroli *et al.* 2004), y compris les manchots royaux (Cotté *et al.* 2007), est souvent associée à ces flux tourbillonnaires (Figure VI.2). Les tourbillons du Front Polaire peuvent être concaves ou convexes si la température des eaux de leur centre est, respectivement, froide ou chaude. Les seconds permettent une élévation des masses d'eau, rendant les proies disponibles à de faibles profondeurs. En effet, les tourbillons permettraient au zooplancton et au micronecton de se concentrer (Pakhomov et Fronemann 2000). Ces derniers constituent la base des chaînes trophiques, les proies des poissons et notamment des myctophidés (Pakhomov *et al.* 1996), qui sont chassés par les manchots royaux (Cherel et Ridoux 1992). Les femelles seraient-elles plus efficaces dans la localisation et l'utilisation de ces tourbillons par rapport aux mâles ?

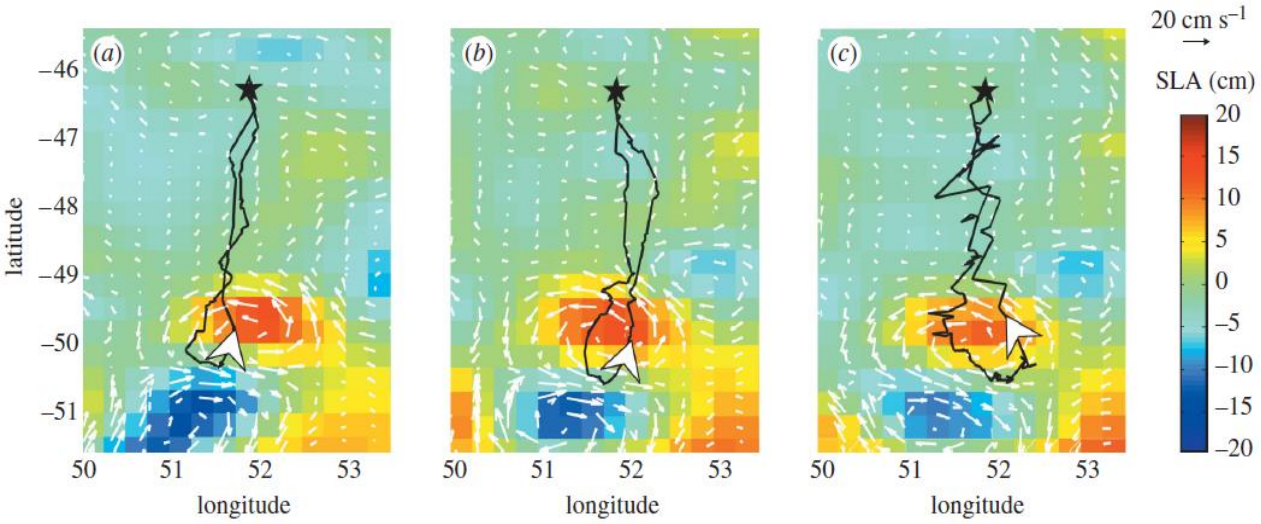


Figure VI.2 : ***Niveau d'anomalies de la mer (Sea Level Anomalies, SLA) avec l'exemple de trois tracés de manchots royaux de la colonie de la Grande Manchotière de l'Archipel de Crozet (représenté par une étoile). Les voyages ont été réalisés du a) 28 janvier au 10 février 2004 ; b) 2 février au 24 février 2004 ; et c) 11 février au 25 février 2004. La flèche blanche sur le tracé donne le sens du voyage. (Source : tiré de Cotté et al. 2007).***

Nous avons également mis en évidence que les manchots expérimentés ont des trajets plus courts que les individus moins expérimentés, ceci aussi bien lors de périodes de fortes abondances des ressources (*i.e.* en été), mais également durant l'hiver austral (***Article A***). Si la distance parcourue est proportionnelle au temps passé en mer, cela suggère que les individus expérimentés prospectent des zones moins éloignées de leur lieu de nidification. On peut supposer que l'expérience acquise d'une année sur l'autre permettrait aux individus d'obtenir rapidement des informations sur la disponibilité des ressources en mer, et ainsi de mieux

localiser les zones d'alimentation favorables. Une meilleure connaissance des différents indices présents dans leur environnement permettrait aux individus expérimentés d'ajuster leurs stratégies de recherche alimentaire. Ainsi, le grand albatros utiliserait les odeurs transportées par les vents pour trouver la localisation de leurs proies (Nevitt *et al.* 2008). Chez les Sphéniscidés, il a également été montré que les manchots du Cap (*Spheniscus demersus*) à terre sont capables de détecter le sulfure de diméthyle, produit libéré par le broutage du phytoplancton et susceptibles d'indiquer la localisation des zones de forte production primaire où se concentrent les consommateurs primaires et leurs prédateurs (Cunningham *et al.* 2008). De même, certaines espèces de Procellariiformes, par exemple les prions de la Désolation (*Pachyptila desolata*), utilisent les stimuli olfactifs présents dans l'air, notamment pour retrouver leur partenaire (Bonadonna et Nevitt 2004). On peut aussi imaginer que les prédateurs utiliseraient des indices olfactifs dans l'air tout au long de leur trajet alimentaire. Dans un premier temps, une étude expérimentale serait nécessaire afin de vérifier si les manchots royaux sont capables de détecter de tels stimuli dans l'eau (Cunningham *et al.* 2008), avec par exemple l'utilisation d'un canal de nage et des molécules odorantes des proies et/ou prédateur. On pourrait alors se demander si cette faculté augmente avec l'âge et/ou l'expérience des individus.

1.2. Type de proies

Une fois le site d'alimentation identifié, les individus vont devoir attraper les proies disponibles dans leur environnement. Chez certaines espèces, telles que l'Autour des palombes (*Accipiter gentilis*), la sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) ou la sterne caugek (*Sterna sandvicensis*), il a été montré que selon leur expérience, les reproducteurs ne s'alimentent pas sur les mêmes type de proies, en terme de taille ou de valeur énergétique (Dunn 1972 ; Limmer et Becker 2009). Chez l'Autour des palombes par exemple, les mâles expérimentés chassent plus efficacement le pigeon biset (ou pigeon domestique, *Columba livia*) par rapport aux jeunes reproducteurs (Rütz *et al.* 2006). Le pigeon biset est relativement difficile à capturer, et requiert de l'expérience que les jeunes ne possèdent pas encore. Les principales proies du manchot royal en été sont des poissons méso-pélagiques qui font partie de la famille des Myctophidés (Cherel et Ridoux 1992). Il s'agit de poissons bioluminescents qui effectuent une migration verticale journalière. Durant la journée ils se situent à des profondeurs supérieures à 100 m, alors que la nuit, ils se rapprochent de la surface (Duhamel 1998). Les travaux de Cherel et Ridoux (1992) ont montré que deux catégories de taille de

Myctophidés sont capturés par les manchots royaux de Crozet : une grande, *Electrona carlsbergi*, 79-82 mm au stade subadulte, et une plus petite, *Krefftichthys anderssoni*, 40-42 mm au stade juvénile en majorité, ou 48-56 mm au stade subadulte ou adulte. La proportion de la consommation d'une de ces deux espèces par rapport à l'autre n'est pas influencée par le sexe des individus (Cherel et Ridoux 1992). Une proportion de leur régime alimentaire comprend également des céphalopodes (Ridoux 1994) mais cela essentiellement lorsque les Myctophidés ne sont plus disponibles (*i.e.* principalement en hiver). S'il est difficile de mettre en évidence des stratégies de chasse différentes selon les espèces de proies poursuivies chez le manchot royal (Hanuise *et al.* 2010), cela a pu être démontré chez une autre espèce de manchot, le manchot Adélie (Ropert-Coudert *et al.* 2000b). Les différences de taille entre les deux types de proies chez le manchot royal pourraient signifier des différences dans la vitesse de nage nécessaire à leur capture et donc des coûts énergétiques différents (Wilson *et al.* 2002). La signature isotopique $\delta^{15}N$ obtenue chez les femelles expérimentées au retour de leur voyage alimentaire en phase de garde, nous indique qu'elles se nourrissent de proies de niveau trophique plus élevé, correspondant à des proies de plus grosse taille (***Article B***). Etant donné que les Myctophidés ont la même valeur énergétique selon les espèces (soit 8 kJ g^{-1} de masse sèche ; Cherel et Ridoux 1992), la valeur énergétique de ces proies de plus grande taille est également plus importante. Chez les manchots, le coût de la reproduction est supérieur pour les femelles par rapport aux mâles, notamment dû à l'élaboration de l'œuf (Williams 1995). Avec l'acquisition d'expérience, il ne serait pas étonnant qu'elles adoptent une stratégie leur permettant de compenser ce coût supplémentaire du début de la reproduction en sélectionnant des proies de plus grande taille et de valeur énergétique plus importante, alors que les mâles choisissent des proies certes plus petites, mais peut-être plus faciles et moins coûteuses à capturer.

Les manchots royaux femelles réalisent des voyages alimentaires plus courts que les mâles lors de l'incubation. Par contre lorsque nous avons considéré l'ensemble de la phase d'élevage du poussin (*i.e.* phase de garde et phase de crèche automnale et hivernale), ce sont les mâles qui réalisaient des voyages alimentaires plus courts ou un plus grand nombre de voyages (***Article A***). Il est intéressant de noter que les gorfous macaroni femelles (*Eudyptes chrysolophus*) ne seraient pas capables de capturer autant de nourriture au cours d'une plongée que les mâles (Green *et al.* 2007). Si ce résultat s'applique à d'autres espèces de manchots, il pourrait expliquer le fait que les manchots royaux femelles sont contraintes de passer plus de temps en mer à l'échelle de la saison. En effet, les femelles qui sont plus petites

auraient des capacités de plongées plus faibles (Schreer et Kovacs 1997), d'autant plus lorsque les ressources sont très éloingnées (plus de 1000 km du site de reproduction en hiver ; Bost *et al.* 2004). Néanmoins, la théorie de l'alternance de voyages longs et courts est observée chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins (*e.g.* Chaurand et Weimerskirch 1994 ; Baduini et Hyrenbach 2003 ; Saraux *et al.* 2011b), et s'explique par le fait que les voyages courts représenteraient un investissement dans la reproduction, progressivement remplacé par des voyages plus longs qui leur permettraient de reconstituer leurs réserves entamées en début de reproduction.

Même s'il est présent, le dimorphisme sexuel chez le manchot royal reste peu marqué (un bec de 125 mm pour les mâles *vs.* 119 mm pour les femelles, et une masse de 12.8 kg *vs.* 12.0 kg ; Barrat 1976). Il serait intéressant de voir chez une espèce où ce dimorphisme est plus fort, si l'acquisition d'expérience chez le mâle et la femelle a le même effet sur l'amélioration des performances de recherche alimentaire. C'est notamment le cas chez certaines espèces de Phalacrocoracidae où en général les mâles sont plus lourds, possèdent des tarses et ailes plus longues que les femelles (Liordos et Goutner 2008). Ainsi, les cormorans impériaux femelles (*Phalacrocorax atriceps*) sont plus efficaces à des profondeurs inférieures à 40 m, alors qu'inversement les mâles sont plus efficaces à des profondeurs supérieures à 40 m (Quintana *et al.* 2011). La taille de leurs membres de propulsion durant leurs plongées alimentaires, pourrait avoir une influence sur les ajustements des comportements de recherche alimentaire avec l'âge et l'expérience.

1.3. Effort de recherche alimentaire

L'hypothèse la plus probable serait que les reproducteurs augmentent leur efficacité de chasse avec l'âge et/ou l'expérience. En effet, les manchots royaux diminuent le temps passé en mer à la recherche de proies avec l'âge et l'expérience reproductrice qu'ils acquièrent au fil des tentatives de reproduction fructueuses ou non (***Article A*** et ***B***). De plus, l'expérience reproductrice a un effet positif sur le nombre de poursuites des proies au cours d'une plongée (notamment pour les plongées supérieures à 200 m) (***Article B***). Chez une autre espèce de manchot, Zimmer et ses collègues (2011a) ont montré que les manchots pygmées (*Eudyptula minor*) d'âge moyen (qui présentent le meilleur succès reproducteur) organisent leur temps passé sous l'eau plus efficacement par rapport aux reproducteurs inexpérimentés, sans que cela ne corresponde forcément à un succès de chasse plus important. Autrement dit, les

manchots pygmées d'âge moyen réduisent l'effort nécessaire à capturer leurs proies (en réduisant la durée de leurs plongées et en atteignant la profondeur maximale plus rapidement) plutôt qu'augmentent le nombre de proies ingérées. Dans l'***Article B***, nous avons utilisé les ondulations réalisées lors de la phase de fond pour quantifier les poursuites de proies (Wilson *et al.* 1992a ; Bost *et al.* 2007), alors que Zimmer *et al.* (2011a) ont utilisé un indice dérivé de l'accélération. Même si l'utilisation des ondulations représente un indice valable, l'accélération est un indice plus précis pour quantifier le nombre de poursuites (Hanuise *et al.* 2010).

Dans l'étude de Zimmer *et al*. (2011a) seul l'âge avait été pris en compte. De notre côté nous avons également considéré l'expérience des individus. En effet, âge et expérience seraient linéairement reliés (Pärt 1995), et les différences observées dans les stratégies de recherche alimentaire seraient liées à l'acquisition de compétences au cours des tentatives de reproduction (Curio 1983, Forslund et Pärt 1995). L'expérience représenterait une composante plus importante que l'âge (Forslund et Pärt 1995). Ainsi, nous avons pu observer que, chez le manchot royal en phase de garde, l'expérience (en terme de passé reproductif) permettrait d'augmenter les tentatives de captures de proies lorsque la profondeur des plongées augmente lors des plongées très profondes (***Article B***). Ce résultat suppose que l'acquisition des compétences reproductrices et de recherche alimentaire se feraient de façon concomitante. L'expérience joue également un rôle extrêmement important lorsque les manchots sont soumis à de fortes contraintes environnementales, notamment pendant la phase hivernale de l'élevage du poussin (***Article A***). En effet, pendant l'hiver, lorsque la disponibilité des ressources est faible près de la colonie, le manchot royal réalise des voyages de plus longue durée (Barrat 1976 ; ***Article A***) au cours desquels il réalise des plongées plus profondes (en moyenne 185 m en été *vs.* 205 m en hiver ; Charrassin *et al.* 2002). Il augmente également le temps alloué à la recherche alimentaire au niveau d'une plongée en restant plus longtemps à la profondeur maximale (environ 80 s en été *vs.* 160 s en hiver ; Charrassin *et al.* 2002).

Le système de suivi à long terme de manchots royaux d'âge connu a été mis en place en 1998, aussi n'avons nous pas pour l'instant accès à des individus très âgés ; nous nous sommes donc intéressés aux comportements de recherche alimentaire d'individus âgés de 5 ans *vs.* 8-9 ans. Les performances de reproduction chez de nombreuses espèces d'oiseaux marins longévifs suivent une courbe quadratique, avec une chute de celles-ci à la sénescence (par exemple les manchots pygmées, Nisbet et Dann 2009 ; Lecomte *et al.* 2010 ; Limmer et

Becker 2010). Aisni on peut s'attendre à une détérioration des performances de recherche alimentaire, liée notamment à une dégradation des mécanismes physiologiques. Nous espérons d'ici quelques années pouvoir tester cette hypothèse de la sénescence et, comme cela a pu être montré chez de nombreuses espèces (Lecomte *et al.* 2010 ; Zimmer *et al.* 2011a), examiner si cet ajustement des stratégies de prospection alimentaire en fin de cycle de vie existe chez le manchot royal.

1.4. Capacités physiques et physiologiques liées à la plongée

Bien que n'ayant pas accès à des individus très âgés et diminués physiquement, en étudiant plus précisément certains paramètres biomécaniques liés à la nage, nous avons mis en évidence que les manchots royaux les plus âgés semblaient capables de mieux gérer leur flottabilité que les plus jeunes (***Article C***). Lors d'une plongée, les jeunes manchots (5 ans) produisent un effort plus important lors de la descente (estimé en considérant un indice d'activité, *PDBA*), et l'effort des manchots plus âgés apparaît également plus faible à la remontée. Ainsi les jeunes manchots réaliseraient des plongées plus coûteuses en énergie par rapport aux individus plus âgés.

Plusieurs facteurs peuvent jouer un rôle dans la flottabilité des animaux plongeurs à respiration aérienne. La principale contrainte chez ces animaux est l'air stocké dans leurs poumons qui va leur permettre de réaliser leur plongée. En effet, plus le volume d'air est important en début de plongée, plus l'animal va devoir lutter contre la flottabilité lors des premiers mètres de la descente dans la colonne d'eau. Les manchots sont capables d'anticiper leur plongée, non seulement en ce qui concerne la posture, c'est-à-dire l'angle, qu'ils vont adopter pour descendre jusqu'à une profondeur donnée, mais également en terme de quantité d'air accumulé avant la plongée (Wilson 2003). Aussi, nos résultats révélant un effort moindre au cours de la plongée des individus les plus âgés, suggèrent que ces derniers sont capables, potentiellement grâce à l'expérience qu'ils ont acquis au fil des saisons, d'anticiper leur plongée et leur volume d'air, selon le nombre de proies rencontrées au fond de la colonne d'eau lors de la ou des plongées précédentes. Néanmoins, ces résultats d'adaptation à la plongée suivant l'expérience nous font nous demander si les reproducteurs sont capables d'anticiper leur plongée suivant leur expérience en prenant en compte le nombre de proies qu'ils vont rencontrer au fond de la colonne d'eau (Wilson 2003) ?

La composition du corps peut également influencer la flottabilité de l'animal. Le muscle étant plus dense que la masse graisseuse, la proportion de l'un par rapport à l'autre peut être déterminante et va varier en fonction de son activité alimentaire comme cela a été montré chez les éléphants de mer du sud (*Mirounga leonina*) (Gallon *et al.* 2007). Ces paramètres physiologiques sont cependant difficiles à estimer sur des animaux en milieu naturel et cela nécessiterait de réaliser des études expérimentales relativement invasives.

Si les causes de ce coût excédentaire au cours de la plongée chez les jeunes reproducteurs sont difficiles à identifier avec certitude, il est possible d'envisager les conséquences, notamment à l'échelle du voyage alimentaire. Les trajets alimentaires plus longs observés chez les jeunes reproducteurs (***Article A*** et ***B***). permettraient ainsi de compenser ce coût énergétique excédentaire à l'échelle de la plongée. De même, l'accumulation de ces coûts après plusieurs voyages alimentaires pourraient en partie expliquer les échecs reproducteurs, généralement prématurés dans la saison de reproduction, des jeunes manchots. De plus, nous avons mis en évidence que suivant l'année durant laquelle le déploiement a été réalisé, des différences sont observées au niveau de certains de ces paramètres biomécaniques (***Article C***). Les conditions atmosphériques et océaniques dans les régions de l'Océan Austral varient selon les années (Moore *et al.* 1999). Or ces variations des conditions océaniques ont une influence sur les comportements de recherche alimentaire des prédateurs marins (McConnell *et al.* 1992 ; Pinaud et Weimerskirch 2005 ; Biuw *et al.* 2007). Sous de plus fortes contraintes (physique et/ou trophique), nous nous attendons donc à ce que l'effet de l'âge sur l'activité de nage soit amplifié. Tout comme ces causes extrinsèques, des facteurs intrinsèques à l'individu ou à sa progéniture, telle que la condition corporelle, peuvent influencer les capacités de recherche alimentaire (Zimmer *et al.* 2011b). Les besoins en nourritre des poussins augmentant linairement avec leur croissance et leur âge (DeForest et Gaston 1996), les parents doivent par conséquent adapter leur recherche alimentaire à ceux-ci, en augmentant le nombre de voyages alimentaires par exemple.

2. Applications à d'autres espèces

2.1. Autres espèces à stratégies de reproduction lente

Chez le manchot royal, nous avons vu que l'efficacité de recherche alimentaire est faiblement liée à l'âge et à l'expérience des individus lorsqu'ils ont atteint la maturité sexuelle. Toutefois les contraintes auxquelles le manchot royal est exposé lors de sa prospection alimentaire sont liées à l'exploitation du milieu marin. On peut se demander si l'effet de l'âge serait plus marqué chez un individu devant faire face à des contraintes multiples et de natures diverses.

Dans un tel contexte, nous voudrions mettre en avant les nombreuses similitudes existant entre Sphéniscidés et Alcidés. En effet, ces deux familles sont associées à des régions sub-polaires et polaires ; leurs espèces sont toutes plongeuses et se nourrissent de proies pélagiques relativement profondes (*Annexe 1*). Toutefois, les Alcidés sont des oiseaux volants qui doivent faire face aux contraintes liées au vol lors de leurs stratégies de recherches alimentaire, comme les vents. Si nous prenons le cas du guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*), que j'ai eu la possibilité d'étudier pendant le déroulement de ma thèse, cet oiseau doit notamment apprendre à optimiser le temps qu'il va passer en vol. A l'opposé du manchot royal, le guillemot présente un cycle de reproduction beaucoup plus classique qui dure environ 2 mois et coïncide avec la période d'abondance des ressources. Autre différence par rapport au manchot royal, le guillemot de Brünnich est un prédateur dit généraliste, alors que le manchot royal est un prédateur spécialiste. En effet il se nourrit d'un grand nombre de proies différentes, proies qui peuvent être benthiques, telles que le chabot (essentiellement *Triglops sp.*) ou des espèces de crevettes (*Lebbeus sp.* ou *Pandalus sp.*), ou pélagiques, telles que la morue (*Boreogadus saida*) ou le capelan (*Mallotus villosus*) (Gaston *et al.* 2003). A ce jour, aucune relation avec l'âge des guillemots n'a pu discriminer les proies que les individus rapportent à leur poussin (Woo *et al.* 2008).

Trois classes d'âge ont pu être identifiées en terme de performances de reproduction chez les guillemots de Brünnich (DeForest et Gaston 1996). En effet, les performances augmentent jusqu'à l'âge de 10 ans pour se stabiliser jusqu'à l'âge de 20 ans, seuil à partir duquel les performances reproductrices diminuent. On s'est donc demander si les techniques de chasses des jeunes et des vieux reproducteurs ne seraient pas moins bonnes par rapport aux reproducteurs d'âge moyen. Lors d'une étude menée au cours de ma thèse, nous avons montré que les jeunes guillemots reproducteurs (< à 10 ans) n'augmentent pas significativement leur durée de voyage alimentaire comparé aux reproducteurs d'âge moyen, alors que les vieux

reproducteurs (> à 20 ans) l'augmentent. En outre, nous n'avons pas trouvé de différence au niveau de l'efficacité de pêche. D'un point de vue quantitatif, les budgets temps ne diffèrent pas non plus entre les trois classes d'âge (***Article E***) : les individus des différentes classes d'âge passent les mêmes proportions de temps en vol, en plongée pour se nourrir, qu'au repos posés sur l'eau. Toutefois, le budget temps est modifié d'un point de vue qualitatif puisque les reproducteurs d'âge moyen, censés être plus efficaces, présentent un pic supplémentaire d'activité de chasse au cours de leurs voyages alimentaires par rapport aux deux autres classes d'âges, et ceci, indépendamment de la durée du voyage (Figure VI.3).

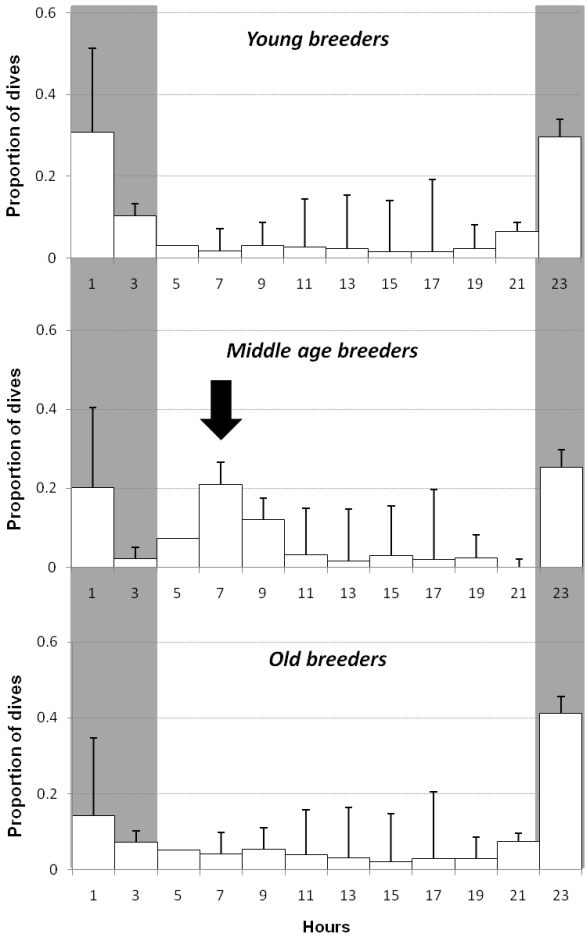


Figure VI.3 : ***Distribution moyenne des plongées (± SD) du guillemot de Brünnich à Coats Island, suivant l'heure de la journée pendant un voyage alimentaire pour les 3 catégories d'âge étudiées. La partie grisée correspond aux heures de nuit boréale (tous les déployements ont été réalisées entre le 2 et le 10 juillet 2009).La flèche noire indique le pique d'activite de plongée suplémentaire chez les rerpoducteurs d'âge moyen.***

Les stratégies de recherche alimentaire en relation avec l'âge chez le guillemot de Brünnich semblent se rapprocher de celles adoptées par le manchot pygmée (Zimmer *et al.*

2011a), lui aussi prédateur généraliste à la différence du manchot royal. Ces deux espèces d'oiseaux longévifs s'alimentant dans des zones relativement proches de leur site de nidification au cours de voyages courts. Elles présentent en outre la particularité de s'être adaptées à des changements relativement réçents au niveau de la disponibilité de leurs ressources. Toutes deux se sont orientées vers des régimes alimentaires plus généralistes suite à des baisses récentes des stocks de leur proies principales (capelans et lançons pour les guillemots de Brünnich, Gaston *et al.* 2003 ; Gaston *et al.* 2005 ; et barracudas pour les manchots pygmées, Chiaradia *et al.* 2003 ; 2010). Au contraire, le manchot royal possèderait une plasticité moindre dans ses comportements de recherche alimentaire comparé à ces 2 espèces. En effet, il se nourrit presque exclusivement de Myctophidés, et ceci à plusieurs centaines de kilomètes de son site de reproduction. Pourtant, dans le cas où les conditions environnementales sont extrêmement difficiles, les individus expérimentés de manchots Adélie (*Pygoscelis adeliae*), un prédateur specialiste, font preuve d'une plus grande plasticité et s'adaptent de manière optimale à leur environnement (Lescroël *et al.* 2010). L'effet âge et expérience sur l'efficacité de recherche alimentaire chez le manchot royal demanderait à être étudié durant la phase hivernale où les ressources sont peu disponibles.

Néanmoins, il est observé chez certains individus la mise en place d'un régime plus spécialiste avec la capture de seulement quelques proies de différentes espèces, mais aucun lien avec l'âge n'a pu être établi (Elliott *et al.* 2009). Il a été constaté qu'année après année, les individus adoptent les mêmes stratégies de chasse (Elliott *et al.* 2008a), et conservent généralement le même régime alimentaire. Selon les types de proies qu'ils poursuivent, les oiseaux adoptent des comportements de chasse différents, et organisent leurs plongées (Elliott *et al.* 2008a ; Elliott *et al.* 2008b). Il serait ainsi intéressant de voir si chez ces individus s'étant spécialisés en la capture de certaines proies, on observe un effet âge/expérience similaire à celui d'individus généralistes. De plus, durant les 20 dernières années, la diminution drastique des stocks de morues dans l'océan nord atlantique a eu des conséquences sur l'alimentation des guillemots (Gaston *et al.* 2003 ; Gaston *et al.* 2005). Les morues ont été progressivement remplacées par du capelan ou du lançon (*Ammodytes spp.*) en 1992 et 1997. Les vieux oiseaux, ayant subi ce changement, sont aussi efficaces dans la capture de morue que dans celle de ces autres proies, par rapport à des oiseaux qui ont toujours connu les mêmes proportions de proies dans leur milieu.

Autant de questions qui restent en suspens et offrent de nombreuses perspectives de recherche pour la suite de cette thèse. Sans compter que la biologie de cette espèce, et notamment la durée de ses trajets en mer nous permettrait i) d'étudier un plus grand nombre d'individus en peu de temps (voyages courts) ; ii) d'être moins limité dans l'utilisation des appareils miniaturisés (plongées moins profondes et voyages en mer moins long).

2.2. Espèces à stratégie de reproduction rapide

Chez les espèces à stratégies d'histoire de vie rapides ou 'r', les différences entre jeunes reproducteurs et reproducteurs plus expérimenté sont faibles, ou portent souvent sur des différences au niveau de l'évolution des fonctions suivant l'âge, comme par exemple chez les abeilles au sein de la caste. En effet, ces espèces augmentent rapidement leurs performances, pour avoir un taux de reproduction extrêmement élevé durant leur courte vie. Néanmoins, il est connu que certains facteurs environnementaux peuvent influer sur les compromis entre maintenance et reproduction chez ces espèces 'rapides', comme par exemple la limitation des ressources dans leur environnement, la présence de prédateurs ou compétiteurs (Roff et Fairbairn 2007). L'espérance de vie de certains céphalopodes peut varier entre 3 mois et 2 ans selon leur latitude (Arkhipkin 2004). Ainsi, des espèces de céphalopodes (*teuthida* et *sepiida*) adoptent une stratégie 'r' lorsqu'elles vivent en surface, et une stratégie 'K' lorsqu'elles se rapprochent des régions polaires ou les fonds des océans (Laptikhovskii 2002). Les espèces de céphalopodes, suivant la localisation de leur niche écologique vont avoir une croissance doublée (Bigelow 1994). De même leur régime alimentaire, composé de poissons, d'autres espèces de céphalopodes ou de crustacés, semble jouer un rôle dans la croissance et la longévité des animaux (Guerra et Rocha 1994). Alors que le manchot royal est extrêmement sensible aux variations de ses ressources, ces prédateurs présentant une très forte plasticité en réponse à leur environnement, aussi bien au niveau de la longévité, de la croissance, la maturité que de leur régime alimentaire constituent des modèles intéressants dans le cadre des études de l'effet de l'âge.

2.3. Espèces à croissance continue

Les espèces longévives sont dites à croissance continue (*i.e.* qui croient tout au long de leur vie, généralement par périodes correspondant aux mues) telles que les serpents (comme la couleuvre de l'Ouest *Thamnophis elegans* par exemple) ou les tortues (telle que la tortue peinte *Chrysemys picta* par exemple, Congdon *et al.* 2003). Même si leur croissance ralentit avec l'âge, il s'agit de modèles particulièrement intéressants dans le cadre d'études des effets de l'âge sur les compromis entre traits d'histoire de vie. Contrairement au manchot royal, ces espèces à croissance continue doivent également favoriser leur croissance en plus de leur maintenance et de leur reproduction, et cette croissance augmente les performances de reproduction. En effet, des études ont pu mettre en évidence que les performances de reproduction augmentent avec la taille des femelles chez la vipère péliade (*Vipera berus*) (Madsen et Shine 1992) ou le scinque en Australie (*Eulamprus tympanum*) (Rohr 1997). De plus, chez ces espèces, l'âge et la taille des individus, qui sont donc fortement corrélés, influencent l'efficacité de recherche alimentaire. Celle-ci sera en outre influencée par la disponibilité des ressources et le régime alimentaire ce qui va également influencer la croissance des individus (Ford et Seigel 1994 ; Boback 2003 ; Byars et al. 2010). La taille des individus va également affecter la composition du régime alimentaire (Waetherhead *et al.* 2009). Contrairement aux oiseaux qui ont atteint leur taille adulte pendant la période juvénile, ces espèces à croissance continue, qui doivent continuer leur croissance, en adoptant des stratégies de recherche alimentaire en relation avec leur taille, et augmenter leurs performances reproductrices. Elles ont ainsi un compromis non seulement entre leur maintenance et leur reproduction, mais également avec leur croissance.

3. Autres facteurs influençant les stratégies de recherche alimentaire ?

Les performances individuelles ne sont pas constantes, mais évoluent avec l'âge et l'expérience (Forslund et Pärt 1995 ; Browen *et al.* 2006 ; Zimmer *et al.* 2011a ; ***Articles A, B, C*** et ***E***). Alors que les performances reproductrices augmentent au cours des premières années de reproduction, l'amélioration des performances de recherche alimentaire n'est pas aussi nette. Des corrélations positives inattendues entre traits d'histoire de vie peuvent parfois être observées (Moyes *et al.* 2006). Ceci peut être expliqué par des différences phénotypiques (Wilson et Nussey 2010) entre individus dits de 'bonne ou mauvaise qualité'. Aussi, des

facteurs intrinsèques pourraient masquer ou mitiger l'effet de l'âge sur l'amélioration des performances de recherche alimentaire. En effet, des études ont pu mettre en évidence les effets de certains paramètres morphologiques (taille structurale ou indice de condition corporelle ; de León *et al.* 1998) ou physiologiques (taux hormonaux ; Angelier *et al.* 2008 ; Cottin *et al.* 2011) sur les stratégies de recherche alimentaire.

3.1. Le stress oxydatif

Une des hypothèses des facteurs intrinsèques responsables des processus de vieillissement est la théorie oxydative du vieillissement (Harman 1956). Le métabolisme de l'oxygène induit la formation de molécules ROS ('*Reactive Oxygen Species*') qui vont être susceptibles d'oxyder les lipides, les protéines ou les acides nucléiques (Gershman *et al.* 1954). Le stress oxydatif peut être défini comme l'état de déséquilibre entre les ROS et la capacité antioxydante de l'organisme (Finkel et Holbrook 2000). Les dommages oxydatifs au niveau des tissus biologiques de l'organisme vont alors réduire la résistance au stress oxydatif, conduisant à un processus graduel de vieillissement (Harman 1956). Etant donné son implication dans les processus de vieillissement, de nombreuses études en écologie évolutive se sont intéressées au stress oxydatif et à ses effets sur les individus au cours des dernières années (Alonso-Alvarez *et al.* 2006 ; Costantini 2008). De la sorte, il a été montré chez les flamants roses (*Phoenicopterus ruber roseus*) une meilleure résistance au stress oxydatif chez les jeunes individus (Devevey *et al.* 2010). En revanche, chez certains oiseaux marins longévifs, la relation entre le taux métabolique de l'oxygène et l'âge n'a pu être démontrée (Blackmer *et al.* 2005), ce qui suggère l'existece d'une variabilité interindividuelle dans la résistance au stress oxydatif. De plus, des auteurs ont montré que chez certaines espèces, telles que le martinet à ventre blanc (*Tachymarptis melba*), le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) et le manchot Adélie, les défenses anti-oxydantes sont liées à la survie des individus ainsi qu'aux performances et/ou aux coûts de la reproduction (Bize *et al.* 2008 ; Alonso-Alvarez *et al.* 2004 ; Beaulieu *et al.* 2011). Etant donné leur importance sur les traits d'histoire de vie et leur compromis, il semble pertinent de considérer la résistance au stress oxydant lorsqu'on étudie les effets de l'âge.

Au cours de ma thèse nous avons donc réalisé des dosages de dommages oxydatifs et de capacité anti-oxydante sur des manchots royaux d'âge connu en reproduction, en phase de garde (février-mars 2009). Malheureusement nous n'avions pas suffisamment de jeunes

reproducteurs pour établir un lien entre, d'une part stress oxydatif, dommages oxydatifs et/ou capacité anti-oxydante, et, d'autre part, l'âge et/ou l'expérience des individus. Néanmoins, nous avons pu mettre en évidence une relation entre le temps que les oiseaux passent en mer pour se nourrir et les dommages oxydatifs (p=0,017; Figures VI.4). Les individus augmentent leur effort de recherche avec leurs dommages oxydatifs. Ceci peut s'expliquer par une diminution des capacités physiologiques dans certaines fonctions, comme la nage par exemple.

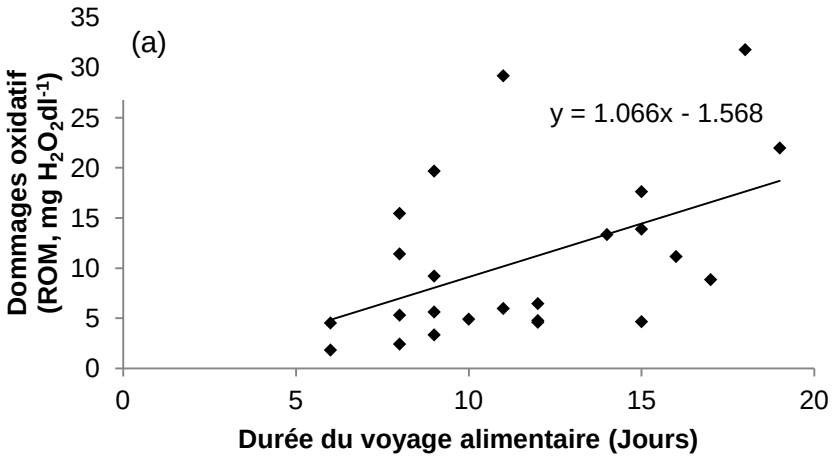


Figure VI.4 : ***Relations entre les dommages oxyadatifs et la durée du voyage alimentaire (r=0,483, p=0,017) lors de la phase de garde.***

Si nous avons trouvé des relations linéaires entre les dommages et le temps passé en mer, il nous reste encore à établir le lien entre le stress oxydatif et les performances de recherche alimentaire, une piste que nous explorerons prochainement.

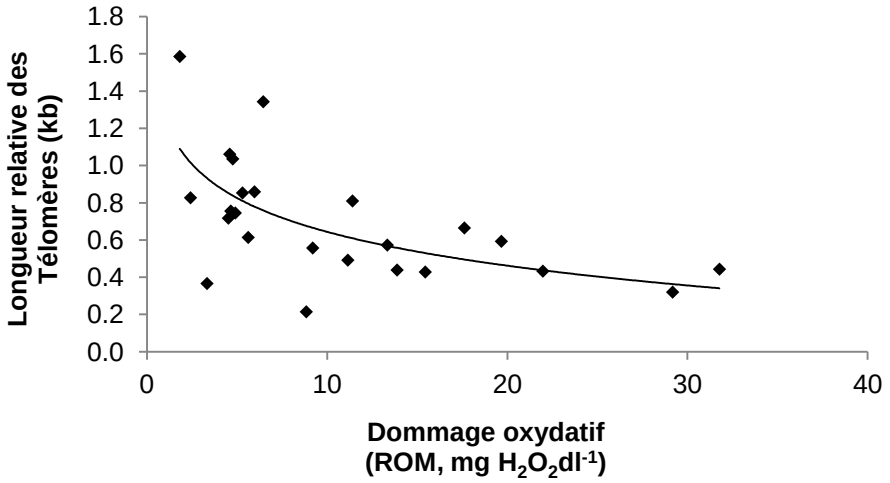


Figure VI.5 : ***Relation entre les dommages oxydatifs et la longueur relative des télomères (y = -0.264ln(x) + 1.251, R^2 = 0,393, p=0,001).***

Des analyses et résultats préliminaires nous ont également permis d'observer un effet négatif des dommages oxydatifs sur la longueur relative des télomères chez le manchot royal (Figure VI.5), un résultat qui concorde avec ceux de Monaghan et Haussmann (2006). Au cours de ma thèse, en parallèle aux études sur l'effet de l'âge, nous avons aussi cherché à savoir s'il existait une relation entre la longueur des télomères et les performances de recherche alimentaire.

3.2. Les Télomères

Récemment les études sur les télomères ont pris une grande importance en écologie évolutive. Les télomères représentent une séquence nucléotidique à l'extrémité des chromosomes qui se raccourcit lors des divisions cellulaires successives, et ce d'autant plus rapidement que l'organisme est soumis à un stress (Epel *et al.* 2004), notamment à un stress oxydatif (Monaghan et Haussmann 2006). La longueur des télomères correspond, en quelque sorte, à l'âge biologique de l'organisme, par opposition à l'âge chronologique qui est plus généralement utilisé dans les études âge-dépendantes. Contrairement aux espèces à durée de vie courte, la longueur des télomères n'est pas linéairement reliée à l'âge chez les espèces longévives (Monaghan et Haussmann 2006 ; Foote *et al.* 2011a). Comme l'âge biologique d'une cellule (ici des globules rouges) est le reflet de l'âge biologique à l'échelle de l'ensemble des cellules de l'organisme (Takubo *et al.* 2002), il renseigne sur l'âge biologique

de l'ensemble d'un organisme (Haussmann et Vleck 2002). Nous nous sommes demandé si les performances d'un individu peuvent-être reliées plutôt à la longueur des télomères qu'à l'expérience.

Ainsi dans l'étude qui suit (***Article D***) nous avons cherché à discriminer les facteurs qui pourraient expliquer de meilleures performances individuelles, ceci à l'aide d'une Analyse à Composante Principale (ACP). Parmis ces facteurs, l'expérience (en terme de nombre de tentative de reproduction), le sexe, mais aussi la longueur des télomères ont été testés. Grâce à l'association de données à long-terme sur des individus d'âge connu (suivi de population), à l'utilisation d'appareils enregistreurs miniaturisés (accéléromètres), et à l'utilisation de la biologie moléculaire (mesure des télomères), nous avons pu étudier les performances de recherche alimentaire chez des individus de qualité connue.

Article D

Telomere length better explains immediate foraging performances in a long-lived seabird

Maryline Le Vaillant, François Criscuolo, Céline Le Bohec, Yvon Le Maho, Akiko Kato, Yan Ropert-Coudert

Soumis à Plos One

Abstract

Telomere length and rate of telomere loss are susceptible to be negative affected by the environment though stress effect and have been recently associated with survival rates in wild species. Despite these recent advancements in the ecological and evolutionary meaning of telomere dynamics, how telomeres are related to fitness related traits, such as individual foraging performances, remains undefined. Using animal-attached data recorders, we reported that foraging performances of known-age and known-past history king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) are better explained by telomere length than by other explanatory variables such as age or sex. Surprisingly, telomere length did not explain a greater reproductive success whereas experience did. Moreover, telomeres are linked to some physiological parameters, such as immune defence and body condition. If telomeres are representative of the physiological condition, our results suggest that experience actually reverses the adverse impact of bad physiological quality on breeding investment of non-senescent individuals under natural conditions. Our study highlights for the first time the potential relationship between telomeres length and immediate performances in a long-lived seabird species.

Keywords: *Telomere, foraging performance, reproduction, Physiological condition, seabirds*

Introduction

The quantity of resources extracted from their environment is dependent of the foraging efficiency and strategies developed by animals. According to the amount of energy extracted, individuals will be able to allocate this energy to different and conflicting functions (Boggs 1992), like reproduction and self-maintenance (Stearns 1992). Long-lived animals should favour their survival at the expense of the reproduction when resource availability is low (Barbraud and Weimerskirch 2001; Gaston *et al.* 2005; Ashbrook *et al.* 2010). Consequently, to maximize their breeding effort, and ultimately their fitness, long-lived individuals have to optimize their foraging activity in order to sustain a high energy investment in reproduction.

In long-lived seabirds, foraging performances and several physiological parameters, such as hormonal, immunological or oxidative status, are strongly linked. Corticosterone levels, for instance, affect the foraging behaviour of Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* (Angelier et al. 2008; Cottin et al. 2011). Pre-trip levels of corticosterone are negatively related both to the time spent at sea to forage and the daily distance travelled during foraging trips. Similarly, shearwaters *Calonectris diomedea* decrease their immunity according to their chicks' needs and their own foraging capacity (Navarro and Gonzales-Solis 2007). Finally, Adélie penguins with low antioxidant capacities exploit preferentially coastal areas, this being either the consequence of i) their lower foraging capacity (linked with higher oxidative damages) that prevent them from reaching further foraging grounds, or ii) the type of prey found in coastal areas that are poorer in antioxidant elements (Beaulieu *et al.* 2007). The latter case illustrates well how the physiological status of an individual can affect its performances, potentially reducing individual survival rate as an ultimate consequence. Indeed, oxidative stress is known to directly affect the reduction in size of telomeres, a non-coding nucleotide sequence that caps eukaryotic chromosomes and which trigger cell senescence (DeLange 2006). As such telomeres were first believed to reflect the "chronological age" of whole organisms (Haussmann and Vleck 2002). Yet, if the shortening of telomeres increases with age, it rapidly appeared that telomere shortening is done at different rates among individuals (Monaghan and Haussmann 2006), depending on lifestyle (exposition to stressful situations, Epel *et al.* 2004) and of physiological parameters enabling stress resistance (such as telomere activity, Ahmed *et al.* 2008). We can thus assume that telomere length and foraging performance could be related.

Long-lived species appear as good models to investigate such a relationship as, for example in the case of seabirds, the influence of telomere length on life-history traits is visible on a long

time scale (Beaulieu *et al.* 2011). However, the observed improvement of reproductive performances with age in seabirds (Forslund and Pärt 1995; Browen *et al.* 2006) can also be explained by an accumulation of experience in the realisation of foraging activities (Lack 1968; Curio 1983; Forslund and Pärt 1995). In other words, the age of individuals could partly mask the effect of the physiological status of an individual on its foraging performances.

In the present study, we tested (i) whether telomeres are good estimators of foraging performances, and (ii) are linked to some physiological parameters, such as immunological status and body condition in a long-lived seabird, the king penguin, *Aptenodytes patagonicus*. Because telomeres are involved in cell senescence, we hypothesize that telomere length must be a better predictor than age of physiological demanding processes under harsh physical constraints, such as during deep-diving foraging activities. On the contrary, age and experience are expecting to act at much longer time scale and as such to play a greater role in explaining age-improvement in reproductive success for example.

Materials and methods

Permits and ethics statement

All procedures employed and animal manipulations were approved by the Ethical Committee of the French Polar Institute (Institut Polaire Français Paul-Emile Victor - IPEV) and conducted in accordance with its guidelines. Authorizations to enter the breeding site (permits n° 2005-191 issued on the 21st of November 2005) and handle birds (permits n° 01/315/AUT issued on the 4th of July 2001, n° 01/ 322/AUT issued on the 16th of August 2001, n° 2004-183 issued on the 14th of December 2004, and n° 2005-203 issued on the 1st December 2005, and n° 2008-71 issued on the 6th of August 2008) were delivered first by the French ‘‘Ministère de l’Aménagement du Territoire et de l’Environnement’’ and then by the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Animal handling did not last more than 15 minutes.

Biological model

The study was carried out in the king penguin colony of ‘La Grande Manchotière’, on Possession Island, Crozet Archipelago (46°24’S 51°45’E). As a deep-diving species, king penguins’ foraging activity is placed under hard ecological and physiological constraints: they feed at more than 600 km away from the colony during the breeding season (Charrassin and

Bost 2001) and regularly dive as deep as 350 m for more than 8 min (Pütz and Cherel 2005) but also need to return to breath regularly at the surface. Consequently, this species is expected to optimize their foraging behaviour if they are to be sufficiently efficient to address both their needs and that of their chicks. In Crozet Archipelago, a population of known-aged and -history king penguin population is monitored since 1998 (Gendner *et al.* 2005). During the incubating phase, 8 known-aged king penguins were equipped with data-loggers to monitor their foraging performances (Ropert-Coudert and Wilson 2005) during one of the foraging trips that punctuate their reproductive season of 2008-2009 (Table VI.1). Birds were identified by a passive transponder tags (0.8 g) implanted under the skin when they were 10 month-old. King penguins conduct their first breeding attempt between 3 and 5 years old. At 8 years old, almost 90% of birds have breed at least once (Weimerskirch *et al.* 1992) but they are still not yet affected by senescence. In fact the better survival has been estimated for cohorts which were 9-11 years (Weimerskirch *et al.* 1992). Thus, we constructed two age groups of N= 4 individuals each: a 5 years old and 8-9 years old groups. Birds with a transponder were detected by an automatic detection system when they come into and out the colony over the breeding season (Gendner *et al.* 2005). With this system, we can determine reproductive success or failure, and the reproductive performance in terms of: (i) time spend to rear a chick, and (ii) number of breeding attempts over their past reproductive life. Thus, in the present study, past breeding experience was calculated as the number of breeding attempts already undertook by each individuals. Before the foraging trip, body mass (nearest 2g), beak and flipper lengths (nearest mm) were determined to calculate a body condition index. (*i.e.* residuals of linear regression of body mass over flipper and bill length, see green 2001; Schulte-Hostedde *et al.* 2005).

Table VI.1 : ***Characteristics of each individual: Age, Sex, Telomere length, body condition and the number of dives recorded.***

Individuals	Age	Breeding experience	Sex	Telomere length	Body Condition Index	Nabs	Number of dives recorded
I3	5	2	Female	0.25	-0.16	0	749
I8	5	2	Female	0.58	0.52	1.5	288
I17	5	1	Male	0.83	0.11	4	736
I19	5	1	Male	0.59	-0.04	2	562
I6	8	4	Female	0.39	-0.58	1	544
I21	9	4	Female	0.69	0.31	3	606
I9	9	5	Male	0.39	-0.21	1	618
I15	9	5	Male	0.74	0.04	1	623

Blood sample analysis

On each bird 1 ml of blood was collected into heparinized syringe. The blood was centrifuged for 5min at 6,000 RPM, to separate red blood cells (RBC) from the plasma, and stored at -20°C. We extracted DNA from 5µl of RBC using a commercial kit (DNeasy Blood & Tissue kit, Qiagen). Birds were sexed genetically (Griffiths *et al.* 1998). We measured telomere length following the procedure of qPCR described by Criscuolo et al. (Criscuolo *et al.* 2009). Measurements have been done in one run, the repeatability being of 2.11 ± 0.25 % and 1.53 ± 0.19 % for the telomere and the control gene (*Aptenodytes patagonicus* zinc finger protein, NCBI accession number AF490194) Ct, respectively. Primers were used at a final concentration of 200 mM (telomeres) and 300 mM (control, 5'-TACATGTGCCATGGTTTTGC-3'; 5'-AAGTGCTGCTCCCAAAGAAG-3'). Amplification efficiency of the qPCR run was 105 % (telomere Ct) and 100 % (control gene). Neutralizing antibodies (Nabs) plasmatic were determined by hemagglutination test from 25µl of plasma (Matson *et al.* 2005).

Data-loggers

Accelerometers were cylindrical, 80 mm in length and 19 mm in diameter, *i.e.* 283mm² section frontal (representing less than 1% of section frontal of king penguin), 32g in the air, W380L-D2GT data-loggers (Little Leonardo, Japan). They had a flash memory of 128 Mbit in which data were stored at 12-bit resolution. Devices were attached to the feathers on the center of the lower back using water proof Tesa® tape (Wilson and Wilson 1989). Depth was measured every second between 0 and 380 m, with a resolution of 0.1 m and an accuracy of ± 1 m. Acceleration was recorded along longitudinal (surge) and dorso-ventral (heaving) axes between ± 3G at 16 Hz.

Data analysis

The data were analyzed with purpose-written software in IGOR Pro (Version 6.04, WaveMetrics, USA). Dives were defined to start and end when the depth reached below and above 1 m and were divided into the descent, bottom and ascent phases. We analysed only dives greater than 50 m (Kooyman *et al.* 1992) from a sequence of repeated dives, *i.e.* in a bout, considered to represent the majority of feeding dives (Charrassin *et al.* 2002). King

penguin performed a series of dives in quick succession separated by short surface intervals, referred to as a bout (Watanuki *et al.* 2001). The bout ending criteria (BEC) was used to determine the end of a dive bout (Gentry and Kooyman 1986). On average, for each bird 588 ± 126 dives were recorded (Table 1). The beginning of the bottom phase was defined when the vertical transit rate became less than 0.25 m/s, and the end when it returned to a rate more than 0.25 m/s, and always under the depth representing at least 85 % of the maximum depth. The abrupt changes of depth during this phase, *i.e.* hereafter termed wiggles, were used as a proxy of prey pursuit (Wilson *et al.* 1992a; Bost *et al.* 2007). In addition, a foraging performance index (*i.e.* diving efficiency, see Ydenberg and Clarck 1989) was calculated for each dive. It is defined as the time allocated to prey pursuit during a dive (duration of the bottom phase) in relation to the total dive cycle duration (diving and surface time). As a proxy of the whole body activity during a dive, we derived from the acceleration along the two axes the mean Partial Dynamic Body Acceleration (PDBA in $m.s^{-2}$, see Gleiss *et al.* 2010). The dynamic acceleration (body movements) and gravity-related acceleration (gravity) were separated by a two-band low-pass filter (IFDL, Version 4, WaveMetrics). Derived values of the dynamic acceleration were converted into absolute positive values and those from two axes were averaged to give a mean PDBA for each dive.

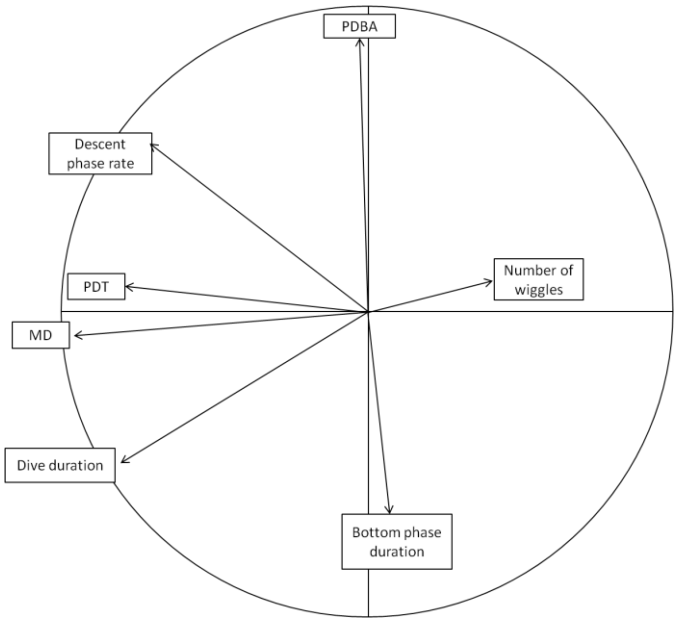


Figure VI.6 : ***Representation of parameters according to axes of the PCA. Axes are : Number of wiggles during a dive; Bottom phase duration for each dive; Dive duration; MD: Maximum dive Depth; PDT: Post-Dive Time; Descent pahse rate according dive duration; and PDBA: Mean Partial Dynamic Body Acceleration durin a dive.***

Statistics

A PCA was used to determine which factors among experience, sex or telomere length best explained differences in foraging performances. PCA is especially relevant to extract meaningful information from a sample comprising a limited number of individuals onto which a large number of repetitions (more than 588 on average in our case) of a few measured parameters (*i.e.* 7). Diving records from the 8 birds comprised a total of 4686 dives. To ease the readability of the PCA, we only represented for each individual one average point per diving class of 5 m. Diving parameters were the maximum dive depth, the dive duration, the post-dive time duration, the bottom duration, the rate of the descent phases in relation to dive duration, the number of wiggles and the body activity index, *i.e.* the PDBA (Figure VI.6).

Statistical analyses were computed using R software (version 2.11). PCAs were conducted using ade4 package (Chessel *et al.* 2004). We selected three dimensions for representation and interpretation of data (following Kaiser Criteria, *i.e.* only considering axes with an Eigenvalue > 1, see figure VI.7) which represent 88% of variation.

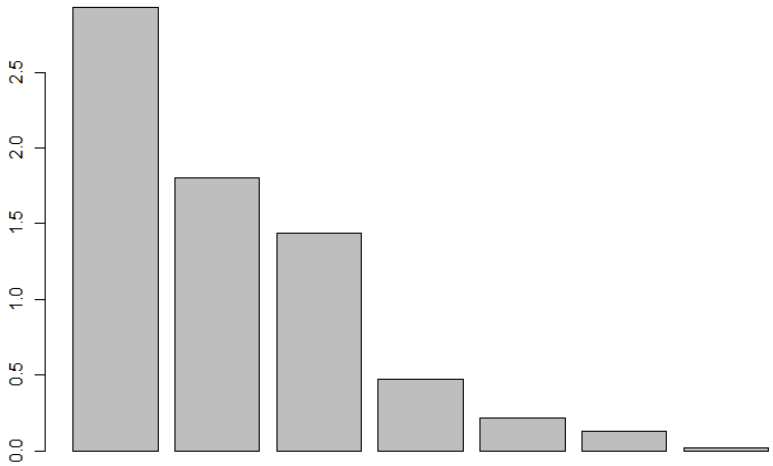


Figure VI.7 : ***Eigenvalue of different axes of the PCA.***

Foraging efficiencies were analyzed using a likelihood mixed regression approach. Generalized linear mixed models (GLMM, using nlme package, Pinheiro *et al.* 2010) were fitted with normal distribution. We included fixed effects (age classes or telomere classes, sex, body condition and maximum dive depth) and random effect (individuals) enabling us to account for repeated measures. Body conditions were included as continuous covariates.

Model selection was based on the Akaike's Information Criterion (AIC). We compared difference in telomere length and breeding performances between groups using Wilcoxon sum rank test. Correlation between two parameters for each individual was tested using Spearman's rank correlation test.

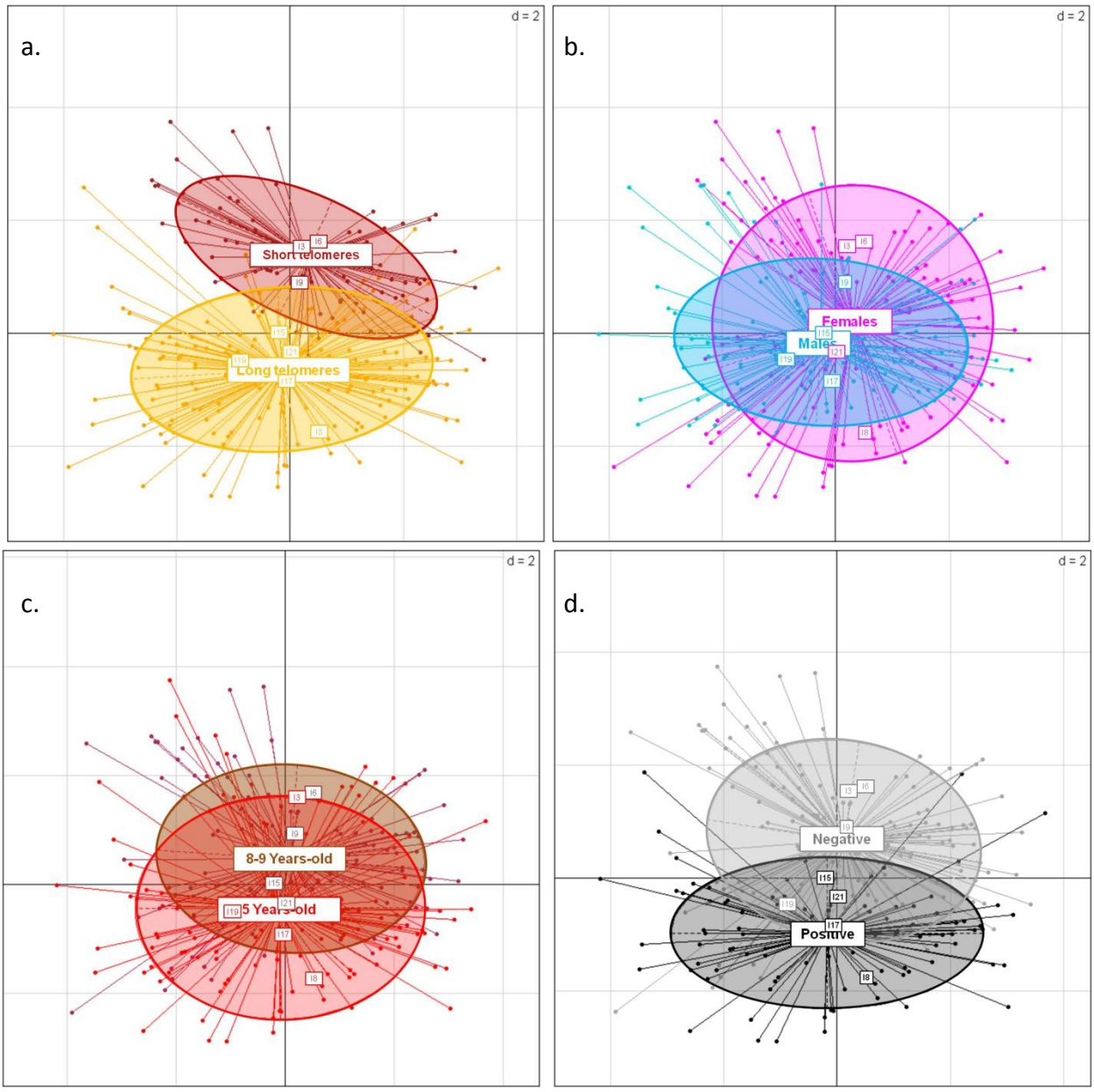


Figure VI.8 : ***Principal Component Analysis (PCA) representation on diving parameters on 3 axes and grouping individuals in relation to a) the length of the telomeres, b) the sex c) age class and d) body condition. The two axes explained 88 % of the variability.***

Results

A PCA including several diving parameters shows that foraging performances were best separated using individual telomere lengths (figure VI.8a). Segregation was done according to mean value of telomere length (*i.e.* 0.56 ±0.19), groups were defined as short (< 0.56) and long (> 0.56) telomere birds, and the two groups were significantly different (Wilcoxon sum rank test, W=0, p=0.036). On the contrary, no sex-related segregation of diving performances was found (figure VI.8b), neither did it when based on the age of the individual or boby condition (figure VI.8c and VI.8d, respectively). No difference in telomeres length was observed according to age class or sex (Wilcoxon sum rank tests, W= 8, p= 1, and W= 12.5, p= 0.245, respectively). No correlation between telomere length and breeding experience was observed (Spearman's rank correlation test, p= 0.684; Table VI.1). Moreover, the general linear mixed model explaining diving efficiency was improved when using telomere length rather than age classes (ΔAIC= 68.9) or sex (ΔAIC= 42.1) as the main factor. Individuals with longer telomeres had greater dive efficiency (t= -4.34, df= 5, p= 0.008) and this difference increased as they dived deeper (t=7.59, df=4673, p< 0.001). Similarly, penguins with high body condition had greater dive efficiency with increasing dive depth (t=3.17, df= 4673, p= 0.002). To further verify our findings, we used commonly-accepted quality proxy: telomere length was significantly and positively correlated with innate immunocompetence (plasma antibody levels, Nabs: Spearman's rank correlation test, S= 20.088, p= 0.028) and individuals with longer telomeres had a greater body condition (Wilcoxon sum rank test, W= 15, p= 0.036; figure VI.9). On the contrary, no difference in body condition (Wilcoxon sum rank test, W= 8, p= 1, table VI.1), nether in bill (Wilcoxon sum rank test, W= 12, p= 0.309) and flipper length (Wilcoxon sum rank test, W= 8, p= 1) according to sex were observed.

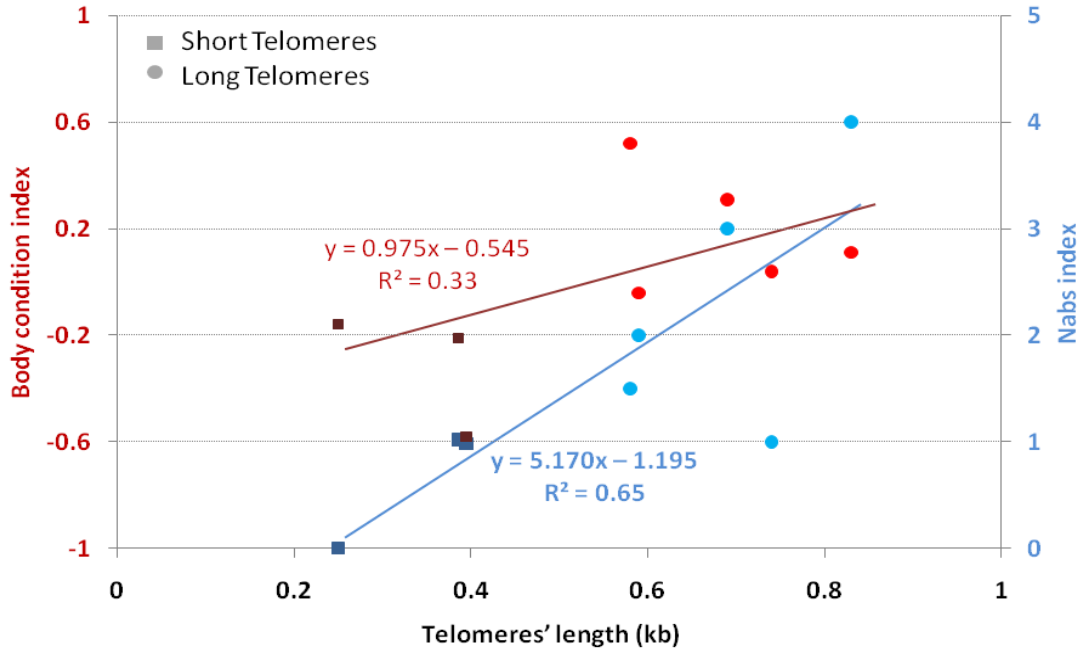


Figure VI.9 : ***Relative telomere length according to the body condition index (in red) and the innate immunologic competence (Nabs, in blue).***

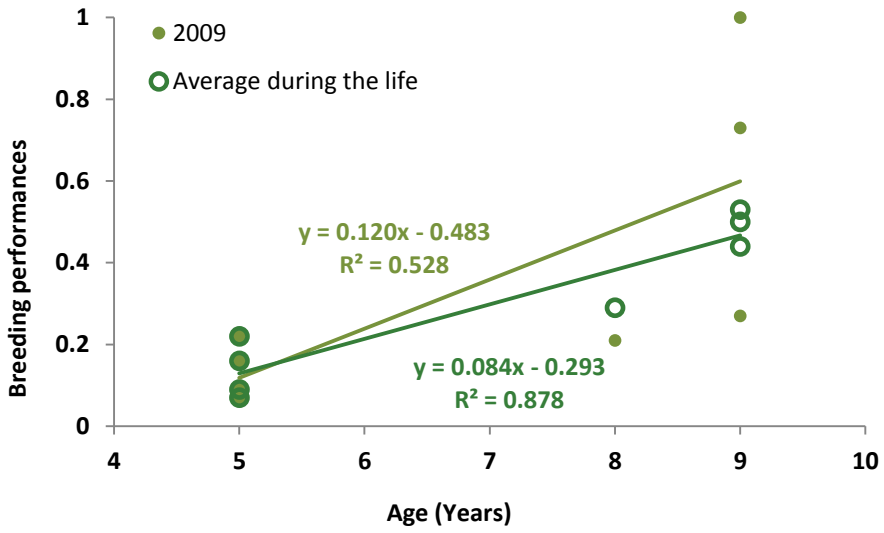


Figure VI.10 : ***Breeding success in 2009 (light green solid circles) and the average during the life of each birds (dark green open circles) according to the age.***

In contrast with foraging efficiency, telomere lengths were not related to breeding performances, either when calculated on the current (2009) or the whole past-breeding history of individuals (Wilcoxon sum rank tests, W= 0.2, p= 0.65 and W= 2.33, p= 0.13,

respectively). Breeding performances were, however, significantly and positively related to age classes in both cases (Wilcoxon sum rank tests, W= 0.5, p= 0.042 and W= 0, p= 0.029, for past and current reproductive performance, respectively; figure VI.10). Moreover, age was significantly and positively correlated with breeding experience (Spearman's rank correlation test, p= 0.003; Table 1). We did not find any sex effect on breeding performances neither in 2009 nor in the previous years (Wilcoxon sum rank test, W =0.53, p=0.39, and W=1.33, p=0.25, respectively).

Discussion

Recently, an increasing number of studies have highlighted the variability that exists among individuals of a species in their capacity to explore and use their environment (Wilson and Nussey 2010). Physiological parameters, such as the body condition (deLeón *et al.* 1998), oxydative stress (Beaulieu *et al.* 2007) or hormonal status (Angelier *et al.* 2008), among others, have been shown to affect foraging efficiency. Here, we showed that telomeres actually better discriminate an individual's immediate capacities to forage than sex or age would, while experience acquired with age acted at a longer time scale, being involved in the improvement of breeding performances.

Telomere lengths as better predictor of proximate performances

Why does telomere length better predict immediate foraging performances? Although there is no definitive answer to be brought forward at this stage we may venture a hypothesis, which derive from two facts:

i) There is a good correlation between telomere lengths measured among different tissues of a whole organism. As a consequence, telomere length measured in one tissue (in our study, the red blood cells) is likely to be representative of a whole individual (Takubo *et al.* 2002).

ii) Telomere length has been previously associated with cellular aging (*in vitro and in vivo*, see Samassekou *et al.* 2010), but also with survival rate in wild birds (Bize *et al.* 2009; Salomons *et al.* 2009; Geiger *et al.* 2011). This suggests that short telomeres affect – or are associated with – an increase in mortality rates, although no direct relationship had been experimentally demonstrated to date. Here, we found that variability in telomere lengths is associated with differences in foraging performances in wild penguins, supporting further the idea that telomere length reflects in a way the efficiency of the cellular and physiological

processes that sustained the diving capacities, as they do for cellular and organism senescence. For instance, mitochondria are the site of production of free radical, and thus stand at the front line of respiratory oxidative stress (Ahmed *et al.* 2008; Beckman and Ames 1998). Accumulation of oxidative damage may cause mitochondrial dysfunction and physiological decline (Fleming *et al.* 1982), including muscular inefficiency, which is likely to be a key parameter in case of diving activity under strong physiology constraints, such as in our case with king penguin (Kooyman and Ponganis 1998).

Short telomeres may indicate two types of individuals: the first category is those which are punctually facing an energetic dilemma because they only have a reduce access to food resources. These individuals are then short in energy and suffer harsh trade-offs when breeding such as their reproductive success is largely reduced. The second possibility is that short telomeres actually reflect chronic rates of telomere loss, which are sensitive to lifestyle and to previous levels of stress experienced by the individuals (Epel *et al.* 2004; Puterman et *al.* 2010) but more importantly to individual early life trajectory (Geuger *et al.* 2011; Tarry-Adkins *et al.* 2009). In this case, telomere length would be rather related to individual quality (*i.e.* is the individual facing expensive trade-offs?), a hypothesis which still needs further determination using long-term studies. In fact, individuals with short telomeres probably allocate more energy to those body functions in charge of repairing or limiting the actions of oxidative damages, or fighting against external aggression. Since telomeres length and immunity levels of king penguins are linked, we can postulate that individuals with short telomere and low immunity levels invest more in their maintenance and immune defences at the detriment of their investment in diving activity.

Age/experience: factor acting at ultimate scales

Opposite to the above, our results showed that reproductive performances of penguins were not well predicted by telomere length. On the contrary to foraging performances (primarily based on individual physiological capacities), behavioural interactions and experience are important for shaping the reproduction in any seabird species (Pyle *et al.* 1991). Despite the age improvement in performances in many other seabird species, sex differences in the care delivered by parents to offspring have been observed (Weimerskirch *et al.* 1997), for instance in little penguins, *Eudyptula minor*, where rearing duties are preferentially assumed by one of the two parents (Saraux *et al.* 2011b). In king penguin, reproduction is shared equally between sexes. This may contribute to explain our results, because no sex difference in diving

performances is observed. Moreover, the greater reproductive performance in older birds suggests that adults either (i) deal better with environmental factors that may reduce reproductive performance (*i.e.* extrinsic factors like predation, incubation behaviour, social stress) or (ii) are reaching a better body condition at the time of reproduction (*i.e.* intrinsic factors). Our results differ slightly from those found on another spheniscid species, the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*, for which low foraging capacities limit the reproductive output of inexperienced breeders (Angelier *et al.* 2007). Here, we showed that breeding skills are more important in explaining breeding performances. It is, however, interesting to note that – contrary to our results – telomere length was associated with reproductive performance in another long-lived, but precocial bird, the dunlin *Calidris alpina* (Pauliny *et al.* 2006). This suggests that the mode of chick development is partly modulating the relationship between telomere length, sociality and reproduction success.

Our results thus raise interesting points for future studies focusing on the influence of physiological condition on physical performances. Telomere measurements indeed enabled us to distinguish two groups of (known-age) king penguins according to their foraging performances. Although our results are based on correlative relationships, we strongly advocate for future studies to investigate the possible link between the output of immediate, physically-driven activities and telomere absolute lengths and/or rate of telomere loss. We propose that such a marker of biological age is a better indicator of proximate performances than chronological age and that telomere length could serve as a good proxy of some of the traits defining intrinsic individual quality.

Acknowledgements

We are grateful to C. Saraux and O. Prud'Homme for their help with accelerometers deployments. Thanks to N. Hanuise for his help with the statistics. Special thanks are due to M. Beaulieu for his comments on the manuscript. Thanks to S. Massemin-Challet for her help in some sample analyses, H. Gachot for sexing birds and N. Poulin, bio-statistician at the University of Strasbourg for his help with the statistics, especially the PCA. We thank all the volunteers who transponded penguins over the years. This work was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV Prog. 137), the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), and the Centre National de la Recherche Scientifique (Programme Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique) and the Fondation Prince Albert II de Monaco *www.fpa2.com*.

Conclusions de l'article D

Nous avons mis en évidence que les performances de recherche alimentaire semblent moins liées à l'âge chronologique des individus qu'à leur âge biologique. Il semblerait que l'efficacité de recherche alimentaire soit ainsi sous l'influence du vieillissement cellulaire. La longueur des télomères représenterait donc un indice de la performance de prospection alimentaire des individus. Ces résultats suscitent des questions quant à l'effet de l'âge et de l'expérience sur ces performances une fois que les animaux ont atteint la maturité sexuelle. Contrairement aux juvéniles, chez qui les stratégies de recherche alimentaire ne sont généralement pas optimales (Marchetti et Price 1989) et pour lesquels les différences sont souvent très marquées par rapport aux reproducteurs (Brandt 1984 ; Jansen 1990), les jeunes reproducteurs ont déjà développé les caractéristiques morphologiques et/ou physiologiques qui devraient leur permettre non seulement de subvenir à leur propres besoins mais également d'assurer ceux de leur progéniture. Une fois ces caractéristiques mis en place, les jeunes reproducteurs acquièrent de l'expérience (Forslund et Pärt 1995). Néanmoins, cette expérience est modulée par les caractéristiques physiologiques de l'individu. Ainsi, les traits phénotypiques d'un individu pourraient alors jouer un rôle plus important que l'expérience à ce stade, et les télomères serviraient de marqueurs moléculaires de l'histoire de l'individu. Les télomères représenteraient donc l''état' actuel de l'individu. La longueur des télomères résultant des dommages subis par l'organisme au cours de sa vie, le stress oxydatif aura donc des effets négatifs sur la taille des télomères en augmentant leur vitesse de raccourcissement (Epel *et al.* 2004). On peut aussi s'attendre à ce que les conditions de croissance des individus affectent leurs futures capacités de prospection alimenatire (Foote *et al.* 2011a), et de faàon ultime leur valeur sélective, d'autant plus chez les espèces pour lesquelles cette phase de croissance est extrêmement coûteuse comme chez le manchot royal (Geiger *et al.* 2011, *Annexe 3*).

Bien que les effectifs actuels soient relativement faibles, cette étude dévoile des potentialités extraordinaires quant à l'utilisation de cet outil moléculaire dans les processus de compromis entre traits d'histoire de vie. L'utilisation de la population de guillemot de Brünnich sur laquelle j'ai travaillé au cours de la thèse (*Annexe 1*) et pour laquelle nous avons accès à des individus qui réalisent des voyages alimentaires relativement courts (environ 12h en incubation) et dont l'âge s'échelonne sur une plus grande gamme, devrait nous permettre

d'étudier un grand nombre d'individus. D'autre part, un suivi des performances de prospection alimentaire des mêmes individus sur plusieurs années consécutives, permettra de tester l'hypothèse d'un raccourcissement des télomères couplé à une diminution potentielle des performances de recherche alimentaire.

Dans le contexte des compromis des traits d'histoire de vie, il est important de déterminer les facteurs impliqués dans la modification des performances des individus, notamment dans le cas des stratégies de recherche alimentaire qui sont au centre des compromis entre la reproduction et la maintenance. Même si la longueur des télomères n'explique pas nécessairement la longévité d'une espèce (Goyns et Lavery 2000), nous savons qu'elle est linéairement reliée à l'espérance de vie (Monaghan et Haussmann 2006 ; Dunshea et al. 2011 ; Foote *et al.* 2011b). Ainsi les individus avec de longs télomères, et dits de 'meilleure qualité', auront plus de chance de se reproduire par la suite. C'est pourquoi, dans l'optique d'utiliser les populations de prédateurs supérieurs comme indicateurs des changements (naturels ou anthropiques) des écosystèmes, il est très important de considérer les facteurs susceptibles d'influencer leur dynamique, et de pouvoir discriminer les conséquences des variations de la disponibilité des ressources, de celles liées aux facteurs intrinsèques.

VII. Perspectives et conclusions

La théorie des traits d'histoire de vie vise, entre autres, à expliquer comment les organismes établissent les compromis entre leur maintenance et leur reproduction. Une des questions fondamentales, à laquelle nous nous sommes intéressés au cours de cette thèse, est de pouvoir évaluer l'investissement dans la recherche alimentaire en fonction de l'âge et de l'expérience des individus. Nous avons clairement mis en évidence que chez le manchot royal les jeunes reproducteurs produisent un effort de recherche alimentaire supérieur à celui des reproducteurs plus âgés et plus expérimentés. Néanmoins, cet effort supplémentaire ne semble pas résulter d'une différence dans l'efficacité de prospection alimentaire. Ils sembleraient que l'efficacité des plongées alimentaires ne soit pas affectée par l'âge ou l'expérience, mais l'état physiologique des individus. Aussi le fait que les jeunes reproducteurs ou les reproducteurs inexpérimentés ne soient pas encore capables d'optimiser leur recherche alimentaire, que ce soit à l'échelle de la plongée, d'un voyage alimentaire ou d'une saison de reproduction, les limites de ces capacités en mer vont alors se répercuter sur l'issue de la reproduction en cours.

1. Liens entre les activités de pêche et de reproduction

1.1. Succès reproducteur

Comme observé chez d'autres espèces d'oiseaux marins (Nisbet et Dann 2009 ; Lecomte *et al.* 2010), le manchot royal présente une augmentation classique des performances reproductrices avec l'âge. Ainsi les jeunes reproducteurs (c'est-à-dire les individus de 4 et 5 ans) ont un succès reproducteur faible à nul, puis qui augmente les premières années pour atteindre un succès relativement stable vers l'âge de 8 ans selon les cohortes (Le Bohec *et al.* en préparation). Ce résultat est observé à la fois à l'échelle d'une année de reproduction (***Article A***), ainsi qu'à l'échelle de la cohorte (illustré sur la cohorte de 1998 en Figure IIV.1 ; Le Bohec *et al.* en préparation). Lors de leurs premières tentatives de reproduction, ces oiseaux n'ont pas encore acquis les connaissances nécessaires pour mener à terme l'élevage d'un poussin.

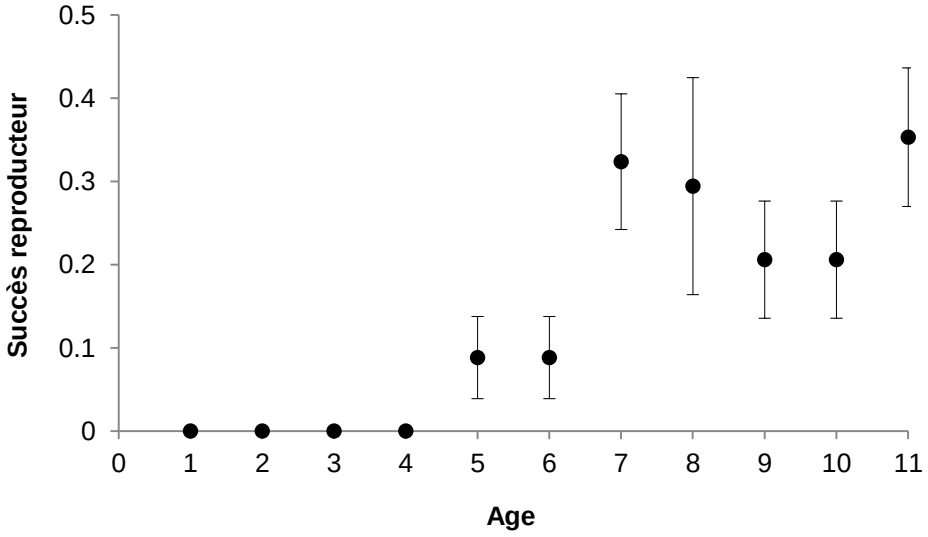


Figure VII.1*: Succès reproducteur des individus de la cohorte de 1998 (nombre moyen de poussins à l'envol), suivant leur âge. Premières tentatives de reproduction observé à 3 ans. Seuls les individus toujours présents sur le colonie Antavia en 2009 ont été pris en compte (N=34).*

Sur la population de manchot royal de Crozet, nous avons donc observé un effet positif de l'âge sur le succès reproducteurs d'une année données, mais également de l'expérience (***Article A***). Ce résultat a été fait également chez certains alcidés (Lewis *et al.* 2006). Comme nous pouvons le constater sur les graphiques de la Figure IIV.2, il existe une forte corrélation entre l'âge et l'expérience chez le manchot royal (Test de corrélation de Spearman, rho=0,91 et p<0,01, rho=0,69 et p<0,01, et rho=0,59 et p<0,01, respectivement, pour le nombre de tentatives de reproduction, le nombre de succès reproducteur, et le nombre de succès par rapport aux nombres de tentatives). Au cours de ma thèse, nous avons comparé âge et expérience, partant du fait que beaucoup d'auteurs considèrent l'expérience linéairement liée à l'âge chez les animaux longévifs et peut-être considéré comme un proxy de l'âge (Fowler 1995 ; Nisbet et Dann 2009). Pourtant, malgré cette forte relation, âge et expérience n'ont pas les mêmes effets sur les stratégies de recherche alimentaires. Il a été montré que le taux de corticostérone en réponse à un stress chez le pétrel des neiges (*Pagodroma nivea*) en relation avec l'âge suit une courbe en U. En effet, il diminue les premières années de vie des individus, se stabilise et augmente de nouveau lorsque les individus atteignent la sénescence. Or, nous savons que cette hormone de la famille des glucocorticoïdes a des effets négatifs sur les soins parentaux, et favorise l'abandon du nid chez plusieurs espèces de manchots (Groscolas *et al.* 2008 ; Spée *et al.* 2010).

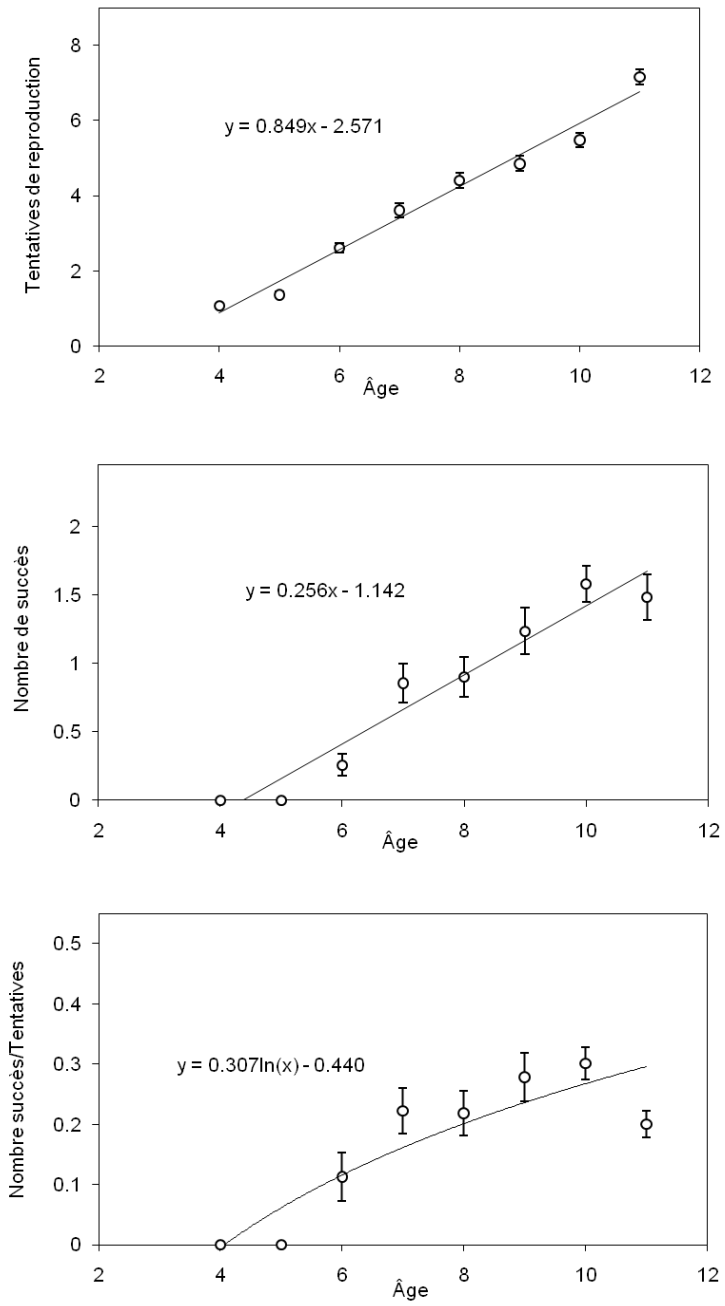


Figure VII.2 : ***Relation entre l'âge et l'expérience des individus (±SE). Expérience estimée en a) nombre moyen de tentatives de reproduction; b) nombre de poussins élevés jusqu'à l'envol (i.e. succès) ; et c) nombre de succès par rapport au nombre de tentatives.***

1.2. Phénologie de la reproduction

D'après les résultats que nous avons obtenus jusqu'à présent, l'efficacité de recherche alimentaire ne semble pas expliquer l'augmentation des performances reproductrices observées entre les premiers reproducteurs et les reproducteurs expérimentés.

Comme il a été constaté chez d'autres espèces d'oiseaux marins (DeForest et Gaston 1996 ; Ezard *et al.* 2007), nous avons mis en évidence que les reproducteurs jeunes et inexpérimentés arrivent plus tard sur la colonie en début de saison de reproduction, et par conséquent commencent leur reproduction plus tardivement et qu'ils échouent relativement tôt (en majorité avant l'hiver austral) comparés aux reproducteurs plus âgés et plus expérimentés (***Article A***). Or nous savons que les reproducteurs précoces ont plus de chance de mener à terme la reproduction en cours (c'est-à-dire élever un poussin jusqu'à l'envol) par rapport au reproducteur tardif (Le Bohec *et al.* 2007), ce qui pourrait expliquer ce plus faible succès reproducteur de ces jeunes reproducteurs.

Nous avons de plus pu constater que les manchots plus expérimentés nourrissent poussin plus longtemps, et qu'ils terminent donc plus tardivement la reproduction en cours avant de recommencer une nouvelle saison de reproduction (***Article A***). Ce résulatat suggère que les individus les plus expérimentés (qui présentent un meilleur succès reproducteur de façon global) offriraient plus de chance à leur poussin d'être en bonnes conditions pour s'envoler. La première année de vie en mer des machots royaux immatures est marqué par de forts taux de mortalités, et d'autant plus lorsque les conditions environnementales sont difficiles (Saraux *et al.* 2011). En effet, de fortes contraintes s'exercent sur les individus lors de leur première année de vie (Viallefont *et al.* 1995, Lindström 1999, Reid *et al.* 2011), aussi un poussin en bonne condition corporelle, grâce à un nourrissage plus soutenu de la part des reproducteurs plus expérimentés, permettrait d'une part de maximiser les chances de survie du poussin, mais aussi sa propre valeur sélective.

1.3. Match-Mismatch

Le plus faible succès reproducteur des jeunes reproducteurs qui débutent leur reproduction plus tardivement dans la saison pourrait s'expliquer à la lumière de la théorie du 'Match-Mismatch'. Cette théorie, développée notamment pour comprendre les effets des changements environnementaux sur les populations, vise à expliquer les variations du recrutement au sein d'une population grâce aux relations entre la phénologie d'une espèce et

celle du niveau immédiatement inférieur (Winkler *et al.* 2002 ; Stenseth et Mysterud 2002 ; Durant *et al.* 2007). Ainsi, les jeunes reproducteurs, en commençant trop tard leur reproduction par rapport au pic de disponibilité des ressources (Figure VII.3) se verraient contraints de passer plus de temps en mer à trouver de la nourriture.

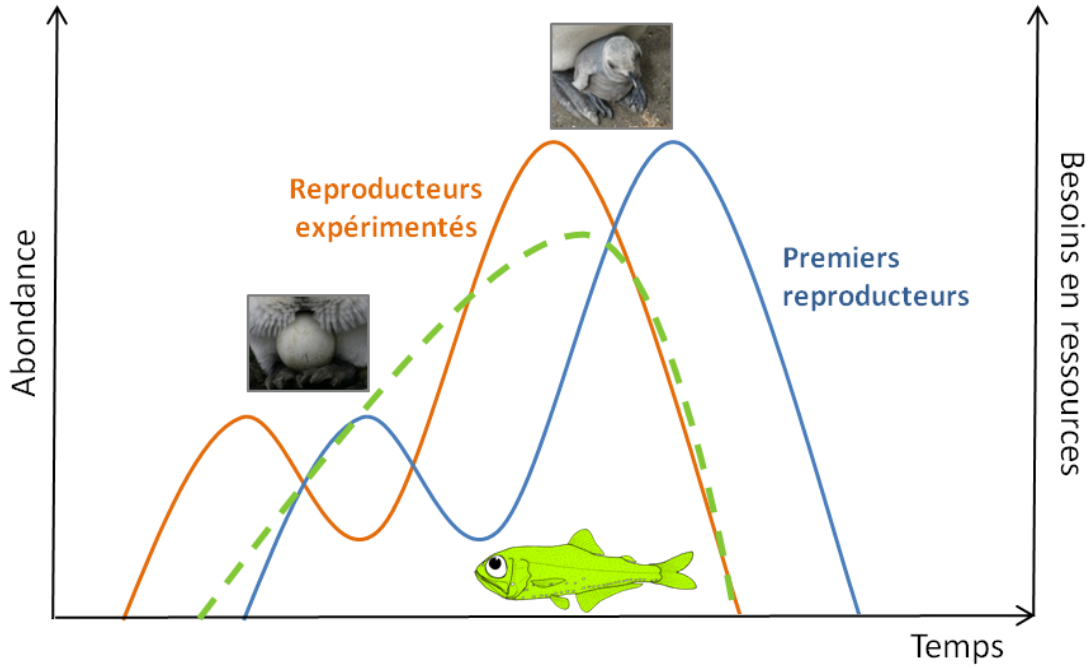


Figure VII.3 : ***Théorie du Match-Mismatch. Phénologie de la reproduction et besoins en ressources (qui augmentent en période d'élevage des petits) des prédateurs (en orange les reproducteurs expérimentés et en bleu les jeunes reproducteurs), et l'abondance des proies (en vert)(D'après Stenseth et Mysterud 2002).***

Les résultats que nous avons obtenus lors des phases d'incubation et de garde (phases pour lesquelles nous disposons d'une taille d'échantillon suffisante pour les jeunes individus encore en reproduction) semblent en accord avec cette hypothèse (***Article A***). En effet, l'effort de recherche alimentaire, estimé en temps passé en mer à rechercher la nourriture, est plus important chez les jeunes reproducteurs (4 et 5 ans) comparé aux reproducteurs plus âgés. Aucun individu de 4 ans (sur 33 individus) n'a mené sa reproduction jusqu'en phase de crèche hivernale, et seuls 5 individus de 5 ans (sur 44 individus) ont atteint cette phase du cycle de reproduction.

Lors de la phase d'élevage du poussin, les coûts de la reproduction deviennent très importants puisqu'il faut que les oiseaux subviennent non seulement à leurs propres besoins, mais également à ceux de leur progéniture. Dans un premier temps (phase de garde et crèche

1), les manchots réalisent de nombreux voyages de courte durée pour apporter une quantité suffisante de nourriture et de manière régulière (Takahashi *et al.* 2003) afin que les poussins commencent l'hiver avec suffisamment de réserves (Barrat 1976). Ces contraintes augmentent encore pendant l'hiver puisque les ressources accessibles aux manchots royaux sont alors très éloignées de leur colonie (Charrassin et Bost 2001) et les suivis télémétriques d'oiseaux en reproduction ont en effet permis de constater que ces oiseaux atteignaient les limites de la banquise Antarctique au cours de cette période hivernale (Bost *et al.* 2004). Avec l'âge et l'acquisition d'expérience, les manchots royaux apprendraient donc à anticiper les conditions hivernales et à gérer au mieux leurs propres besoins ainsi que ceux de leur poussin resté à terre.

2. Limites de nos études

2.1. Limites d'une approche transversale

Les études portant sur l'âge sont généralement transversales, par opposition aux études longitudinales. C'est-à-dire que des individus de différentes classes d'âge sont étudiés simultanément. Même si ces études transversales permettent de mettre en évidence de nombreuses différences comportementales (Rutz *et al.* 2006 ; Limmer et Becker 2009 ; Zimmer *et al.* 2011), elles se limitent cependant à la comparaison d'un groupe par rapport à un autre groupe une année donnée. De plus, les études transversales, plus faciles à mettre en place car ne nécessitant pas de suivi à long terme, ne sont pas dépendantes des conditions du milieu, ce qui selon la question posée peut présenter ou non des inconvénients. Toutefois, les approches longitudinales sont plus adaptées à l'étude de l'acquisition d'expérience (Funslund et Part 1995). Ainsi, certains auteurs estiment qu'une approche longitudinale est plus robuste lorsqu'on s'intéresse à l'effet de l'âge (Nussey et al. 2008). L'apprentissage grâce à l'acquisition d'expérience est un processus intra-individuel, et seules les études longitudinales à partir de données de suivi à long terme permettent de suivre une même série d'individus. Ces approches permettent en partie de séparer les variations intra-individuelles des variations interindividuelles en tenant compte de l'hétérogénéité interindividuelle (Nussey et al. 2008). En effet, comme nous avons pu le voir dans cette thèse, souvent l'expérience passée, et les traits d'histoire de vie, d'un individu a des effets plus important que l'âge sur les stratégies (Moyes *et al.* 2011).

Les conditions environnementales dans lesquelles les individus vont croître, vont avoir un effet sur leur valeur sélective. Par exemple, le taux de retour des juvéniles peut dépendre de son année de naissance (Reid *et al.* 2003 ; Saraux *et al.* 2011). De même, les conditions environnementales lors des premières années de vie peuvent avoir une influence sur l'âge à la première reproduction (Reid *et al.* 2003) ou le succès reproducteur annuel (Beckerman *et al.* 2003). Par conséquent, l'année de naissance aura des effets sur la dynamique des populations (Gaillard *et al.* 2003). Dans le cas d'études où les classes âge sont comparées il est donc essentiel de prendre en compte cet effet potentiel.

2.2. Sélection et plasticité phénotypique

Comme chez la plupart des espèces, le taux de mortalité des manchots royaux juvéniles de deux ans est supérieur à celui des adultes (19% *vs* 12% ; Le Bohec *et al.* en préparation). Ceci peut s'expliquer par le fait que les juvéniles n'ont pas encore acquis de l'expérience dans la conduite de différentes activités, notamment celle de la prospection alimentaire ('*constraint hypothesis*' ; Curio 1983). De plus, l'hypothèse de la sélection ('*selective hypothesis*' ; Curio 1983) suppose que chez les animaux longévifs, les phénotypes les moins adaptés à leur environnement disparaitraient à un stade précoce. Il a été observé que les conditions corporelles à l'envol ont un effet sur leur chance de retour sur leur site de reproduction (Saraux *et al.* 2011). Aussi, seuls les individus les plus adaptés aux conditions de leur milieu atteindraient l'âge adulte et seraient recrutés au sein de la population. Ces individus de 'meilleur qualité' pourraient potentiellement être plus plastiques dans leurs comportements et par conséquent, ces individus seraient capables d'ajuster leurs comportements de recherche alimentaire suivant les conditions dans lesquelles ils se trouvent, soit en fonction de la disponibilité des ressources (Ropert-Coudert *et al.* 2002b ; Lescroël *et al.* 2004), de la saison (Charrassin et Bost 2001) et/ou en fonction des facteurs environnementaux (Lescroël et Bost 2005 ; Ropert-Coudert *et al.* 2009). Ce qui expliquerait les faibles différences d'efficacité de recherche alimentaire suivant l'âge et l'expérience des individus.

Bibliographie

Bibliographie

Ahmed, S., Passos, J.F., Birket, M.J., Beckmann, T., Brings, S., Peters, H., Brich-Machin, M.A., von Zglinicki, T. & Saretzki, G. (2008). Telomerase does not counteract telomere shortening but protects mitochondrial function under oxidative stress. *Journal of Cell Science*, 121, 1046-1053.

Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, Prost, J., Faivre, B. & Sorci, G. (2004). Increased susceptibility to oxidative stress as a proximate cost of reproduction. *Ecology Letters*, 7, 363-368.

Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B., Chastel, O. & Sorci G. (2006). An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution*, 60, 1913–1924.

Altmann, J. & Alberts, S.C. (2005). Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 490-501.

Amat, J.A. (2005). Does the expression of a male plumage trait in female Kentish plovers (*Charadrius alexandrinus*) signal individual quality? *Journal of Ornithology*, 146, 287-290.

Angelier, F., Moe, B., Weimerskirch, H. & Chastel, O. (2007). Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal Animal Ecology*, 76, 1181-1191.

Angelier, F., Bost, C.-A., Giraudeau, M., Bouteloup, G., Dano, S. & Chastel, O. (2008). Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*. *General and Comparative Endocrinology*, 156, 134-144.

Angelier, A., Wingfield, J.C., Weimerskirch, H. & Chastel, O. (2010). Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the 'corticosterone-fitness hypothesis'. *Biology Letters*, 6, 846-849.

Ardia, D.R. (2005). Individual quality mediates trade-offs between reproductive effort and immune function in tree swallows. *Journal of Animal Ecology*, 74, 517–524.

Arendt, J.D. (1997). Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. The *Quaterly Review of Biology*, 72, 149-177.

Arkhipkin, A.I. (2004). Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of the suborder *Oegopsina*. *Marine and Freshwater Research*, 55, 341-355.

Ashbrook, K., Wanless, S. Harris, M.P. & Hamer, K.C. (2010). Impacts of poor food availability on positive density dependence in a highly colonial seabird. *Proceeding of Biology Sciences of The Royal Society*, 277, 3255-3260.

Aubry L.M., Cam, E. & Monnat, J.-Y. (2009). Habitat selection, age-specific recrutement and reproductive success in a long-lived seabird. *Modeling Demographic Progress in Marked Populations*, 3, 365-392.

Auer, S.K., Arendt, J.D., Chandramouli, R. & Reznick, D.N. (2010). Juvenile compensatory growth has negative consequences for reproduction in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Ecology Letters*, 13, 998-1007.

Awkerman, J.A., Hobson, K.A. & Anderson, D.J. (2007). Isotopic ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) evidence for intersexual foraging differences and temporal variation in habitat use in waved albatrosses. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 273-279.

Baduini, C.L. & Hyrenbach, K.D. (2003). Biogeography of Procellariform foraging strategies: does ocean productivity influence provisioning? *Marine Ornithology*, 31, 101-112.

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

Ballard, G., Ainley, D.G., Ribic, C.A. & Barton, K.J. (2001). Effect of instrument attachment and other factors on foraging trip duration and nestling success of Adélie Penguins. *Condor*, 103, 481-490.

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.

Bannasch, R. (1995). Hydrodynamics of penguins - an experimental approach. In *The Penguins*, pp. 141-176: Surrey Beatty & Sons.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001). Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel Pagodroma nivea. *Journal of Avian Biology*, 32, 297-302.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 270, 2111-2116.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2005). Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology*, 86(3), 682-692.

Barbraud, C., Rivalan, P., Inchausti, P., Nevoux, M., Rolland, V. & Weimerskirch, H. (2011). Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *Journal of Animal Ecology*, 80, 89-100.

Barrat, A. (1976). Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot royal *Aptenodytes patagonicus* des Iles Crozet. *Comité National Français des Recherches Antarctiques*, 40, 107–147.

Bayne, B.L. (2000). Relations between variable rates of growth, metabolic costs and growth efficiencies in individual Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251, 185-203.

Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S.C. & Furness, R.W. (2002). Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75, 451-458.

Beaulieu, M., Ropert-Coudert, Y., Le Maho, Y., Ancel, A. & Criscuolo, F. (2007). Foraging in an oxidative environment: relationship between δ13C values and oxidative status in Adélie penguins. *Proceeding of Biology Sciences of The Royal Society*, 277, 1087-1092.

Beaulieu, M., Darvaux, A., Thierry, A.-M., Lazin, D., Le Maho, Y., Ropert-Coudert, Y., Spée, M., Raclot, T. & Ancel, A. (2010a). When sea-ice clock is ahead of Adélie penguins' clock. *Functional Ecology*, 24, 93-102.

Beaulieu, M., Ropert-Coudert, Y., Le Maho, Y., Ancel, A. & Criscuolo, F. (2010b). Foraging in an oxidative environment: relationship between $\delta^{13}C$ values and oxidative status in Adélie penguins. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 277, 1087-1092.

Beaulieu, M., Spée, M., Lazin, D., Ropert-Coudert, Y., Le Maho, Y., Ancel, A. & Raclot, T. (2010c). Ecophysiological response of Adélie penguins facing an experimental increase in breeding constraints. *Journal of Experimental Biology*, 213, 33-39.

Beaulieu, M., Thierry, A.-M., Handrich, Y., Massemin, S., Le Maho, Y. & Ancel, A. (2010d). Adverse effects of instrumentation in incubating Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Polar Biology*, 33, 485-492.

Beaulieu, M., Reichert, S., Le Maho, Y., Ancel, A. & Criscuolo, F. (2011). Oxidative status and telomere length in a long-lived bird facing a costly reproductive event. *Functional Ecology*, 25, 577-585.

Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Küssener, C. & Guinet, C. (2006). Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos*, 112, 430-441.

Beckerman, A.P., Benton, T.G., Lapsley, C.T. & Koesters, N. (2003). Talkin'"bout my generation: environmental variability and cohort effects. *The American Naturalist*, 162, 754-767.

Beckman, K.B. & Ames, B.N. (1998). The free radical theory of aging matures. *Physiological Reviews*, 78, 547-581.

Behrenfeld, M.J., O'Malley, R.T., Siegel, D.A., McClain, C.R., Sarmiento, J.L., Feldman, G.C., Milligan, A.J., Falkowski, P.G., Letelier, R.M. & Boss, E.S. (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 444, 752-755.

Belkin, I.M. & Gordon, A.L. (1996). Southern ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *Journal of Geophysical Research*, 101(C2), 3675–3696.

Benvenuti, S., Dall'Antonia, L. and Falk, K. (2002). Diving behaviour differs between incubating and brooding Brunnich's guillemots, *Uria lomvia*. *Polar Biology*, 25(6), 474-478.

Berman, M., Gaillard, J.-M. & Weimerskirch, H. (2009). Contrasted petterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proceedings of the Royal Society of Biology Sciences*, 276, 375-382.

Berrow, S.D., Humpidge, R. & Croxall, J.P (2000). Influence of adult breeding experience on growth and provisioning of Wandering Albatross *Diomedea exulans* at South Georgia. *Ibis*, 142, 199-207.

Bigelow, K.A. (1994). Age and growth of the oceanic squid *Onychoteuthis-borealijaponica* in the north pacific. *Fishery Bulletin*, 92, 13-25.

Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.-B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., Tremblay, Y., McDonald, B., Park, Y.-H., Rintoul, S.R., Bindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, F. & Fedak, M.A. (2007). Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 13705-13710.

Bize, P., Criscuolo, F., Metcalfe, N.B., Nasir, L. & Monaghan, P. (2009). Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proceeding of The Royal Society Biological Sciences*, 276, 1679-1683.

Bize, P., Devevey, G., Monaghan, P., Doligez, B. & Christe, P. (2008). Fecundity and survival in relation to resistance to oxidative stress in a free living bird. *Ecology*, 89, 2584-2593.

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Dellinger, T., Delgado, C. & Martins, H.R. (2003). Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: response to a stochastic environment. *Ecology*, 84, 1237-1249.

Blackmer, A.L., Mauck, R.A., Ackerman, J.T., Huntington, C.E., Nevitt, G.A. & Williams, J.B. (2005). Exploring individual quality: basal metabolic rate and reproductive performance in storm-petrels. *Behavioral Ecology*, 16, 906-913.

Blount, J.D., Metcalfe, N.B., Arnold, K.E., Surai, P.F., Devevey, G.L. & Monaghan, P. (2003) Neonatal nutrition, adult antioxidant defences and sexual attractiveness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 270, 1691-1696.

Blums, P., Nichols, J.D., Hines, J.E., Lindberg, M.S. & Mednis, A. (2005). Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia*, 143, 365-376.

Boback, S.M. (2003). Body size evolution in snakes: Evidence from island populations. *Copeia*, 1, 81-94.

Bonadonna, F. & Nevitt, G. (2004). Partner-specific odor recognition in an antarctic seabird. *Science*, 306, 835.

Bonadonna, F., Bajzak, C., Benhamou, S., Igloi, K., Jouventin, P., Lipp, H.P. & Dell'Omo, G. (2005). *Proceeding Royal Society of The Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 489-495.

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

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 Island. *Marine Ecology Progress Series*, 227, 51-61.

Bost, C.A., Charrassin, J.B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y. and Le Maho, Y. (2004). Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter." *Marine Ecology Progress Series,* 283, 293-297.

Bost, C.-A., Handrich, Y., Butler, P., Falhman, A., Halsey, 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*, 54, 248-255.

Bowlin, M.S. & Winkler, D.W. (2004). Natural variation in flight performance is related to timing of breeding in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in New York. *Auk*, 121, 345-353.

Boyd, I.L., Croxall, J.P., Lunn, N.J. & Reid, K. (1995). Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *Journal of Animal Ecology*, 64, 505-518.

Boyd, H. & Madsen, J. (1997). Impacts of global change on arctic-breeding bird populations and migration. Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems (eds W.C. Oechel, T. Callaghan, T. Gilmanov, J.I. Holten, D. Maxwell, U. Molau & S. Sveinbjornsson), pp. 201–217. Springer, New York.

Brandt, C.A. (1984). Age and hunting success in the brown pelican - influences of skill and patch choice on foraging efficiency. *Oecologia*, 62(1), 132-137.

Bregnballe, T. (2006) Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *Journal of Avian Biology*, 37, 149-157.

Broussard, D.R., Risch, T.S., Dobson F.S. & & Murie, J.O. (2003). Senescence and age-related reproduction of female Columbian ground squirrels. *Journal of Animal Ecology*, 72(2), 212-219.

Broussard, D.R., Dobson F.S. & Murie, J.O. (2008). Previous experience and reproductive investment of female Columbian Ground squirrels. *Journal of mammalogy*, 89(1), 145-152

Browen, W.D., Iverson, S.J., McMillan, J.I. & Boness, D.J. (2006). Reproductive performance in grey seals: age-related improvement and senescence in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1340-1351.

Brown, W.P. & Roth, P.R. (2009). Age-specific reproduction and survival of individually marked Wood Thrushes, *Hylocichla mustelina*. *Ecology*, 90, 218-229.

Burger, J. (1980). Age differences in foraging Black-necked stilts in Texas. *Auk*, 97, 633-636.

Burns, J.M. & Castellini, M.A. (1996). Physiological and behavioral determinants of the aerobic dive limit in Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) Pups. J*ournal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 166, 473-483.

Butler, P.J. & Jones, D.R. (1997). Physiology of diving of birds and mammals. *Physiological Reviews*, 77(3), 837-899.

Butler, P.J. (2001). Diving beyond the limits. *News in physiological sciences*, 16, 222-227.

Byars, D.J., Ford, N.B., Sparkman, A.M. & Bronikowski, A.M. (2010). Influences of diet and family on age of maturation in brown house snakes, *Lamprophis fuliginosus*. *Herpetologica*, 66, 456-463.

Cam, E., Link, W.A., Cooch, E.G., Monnat, J.Y. & Danchin, E. (2002). Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist*, 159, 96-105.

Cam, E. & Monnat, J.Y. (2000). Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 380-394.

Cam, E., Hines, J.E., Monnat, J.-Y., Nichols, J.D. & Danchin, E. (1998). Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. *Ecology*, 79, 2917–2930.

Caraco, T. & Wolf, L.L. (1975). Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *American Naturalist*, 109, 343-352.

Carrier, D.R. & Auriemma J. (1992). A developmental constraint on the fledging time of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 47, 61-77.

Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (1995). Bird song: biological themes and variations. Cambridge University Press.

Cattle, H. & Crossley, J. (1996). Modeling Arctic climate change. The Arctic and Environmental Change (eds P. Wadhams, J.A. Dowdeswell & A.N. Schofield), pp. 1-12. Gordon and Breach, Amsterdam.

Cawthon, R.M., Smith, K.R., O'Brien, E., Sivatchenko, A. & Kerber, R.A. (2003). Association between telomere length in blood and mortality in people aged 60 years or older. *Lancet*, 361, 393-395.

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

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

Charrassin, J.-B. & Bost, C.-A. (2001). Utilization of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 285-297.

Charrassin, J.B., Le Maho, Y., Bost, C.A. (2002). Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (Aptenodytes patagonicus). *Marine Biology*, 141(3), 581-589.

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

Cherel, Y., Stahl, J.-C. & Le Maho, Y. (1987). Ecology and physiology of fasting in king penguin chicks. *The Auk*, 104, 254-262.

Cherel, Y., Robin, J.-P. & Le Maho, Y. (1988). Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology* 66, 159-166

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

Cherel, Y., Verdon, C. & Ridoux, V. (1993a). Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Island. *Polar Biology*, 13, 355-357.

Cherel, Y., Charrassin, J.-B. & Handrich, Y. (1993b) Comparison of body reserve buildup in prefasting chicks and adult penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Physiological Zoology*, 66(5), 750-770.

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 Archipelago. *Marine Biology*, 126, 559-570.

Cherel, Y. & Weimerskirch, H. (1999). Spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabird predators. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 93-104.

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

Cherel, Y., Fontaine, C., Richard, P. & Labat, J.-P. (2010). Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predator in the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography*, 55(1), 324-332.

Chessel, D., Dufour, A.B. & Thioulouse, J. (2004). The ade4 package-I- One table methods. R News 4, 5-10.

Chiaradia, A., Costalunga, A. & Kerry, K. (2003). The diet of Little Penguins (*Eudyptula minor*) at Phillip island, Victoria, in the absence of a major prey – Pilchard (*Sardinops sagax*). *Emu*, 103, 43-48.

Chiaradia, A., Forero, M.G., Hobson, K.A. & Cullen, J.M. (2010). Changes in diet and trophic position of a top predator 10 years after a mass mortality of a key prey. *ICES Journal of Marine Science*, 67(8), 1710-1720.

Choi, J., Fauce, S.R. & Effros, R.B. (2008). Reduced telomerase activity in human T lymphocytes exposed to cortisol. *Brain, Behavior, and Immunity*, 22(4), 600-605.

Clarke, J., Emmerson, L.M. & Otahal, P. (2006). Environmental condition and life history constraints determine foraging range in breeding Adelie penguins. *Marine Ecology-Progress Series*, 310, 247-261.

Clark, A. & Ehlinger, T.J. (1987). Pattern and adaptation in individual behavioral differences. *Perspectives in Ethology*, 7, 1-47.

Clutton-Brock, T.H. (1985). Reproductive success in red deer. *Scientific American*, 252, 68-74.

Clutton-Brock, T.H. (1988). Roproductive success. *Studies of Individual Variation in Constrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

Clutton-Brock, T.H. & Albon, S. D. (1979). The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69, 145–170.

Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. (1982). Red deer, behavior and ecology of two sexes. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Clutton-Brock, T.H., Stevenson, I.R., Marrow, P., MacColl, A.D., Houston, A.I. & McNamara, J.M. (1996). Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 65, 675-689.

Cobley ND, Croxall JP & Prince PA (1998). Individual quality and reproductive performance in the Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma*. *Ibis* 140(2), 315-322.

Collins, M.A., Xavier, J.C., Johnston, N.M., North, A.W., Enderlein, P., Tarling, G.A., Waluda, C.M., Hawker, E. & Cunningham, N.J. (2008). Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biology*, **G**, 837-851.

Congdon, J.D., Nagle, R.D., Kinney, O.M., van Loben Sels, R.C., Quinter, T. & Tinkle, D.W. (2003). Testing hypotheses of aging in long-lived painted turtles (*Chrysemys picta*). *Experimental Gerontology*, 38, 765-772.

Cook, T. R., Cherel, Y. & Tremblay, Y. (2005). Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. *Polar Biology*, 29(7), 562-569.

Cooper Jr, W.E. & Stankowich, T. (2010). Prey or predator? Body size of an approaching animal affects decisions to attack or escape. *Behavioral Ecology*, 21, 1278-1284.

Corbel, H. (2008) Envol chez le poussin d'oiseaux. Rôle de l'investissement parental et mécanismes proximaux. Université de Strasbourg, France, Thèse.

Corbel, H., Morlon, F., Geiger, S. & Groscolas, R. (2009). State-dependent decisions during the fledging process of king penguin chicks. *Animal Behaviour*, 78, 829-838.

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.

Costantini, D., Casagrande, S., Filippis, S., Brambilla, G., Fanfani, A., Taglilavini, J. & Dell'Omo, G. (2005). Correlates of oxidative stress in wild kestrel nestlings (Falco tinnunculus). *Journal of Comparative Physiology B,* 176(4), 329-337.

Costantini, D. (2008). Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies. *Ecology Letters*, 11, 1238-1251.

Côté, S.D. & Festa-Bianchet, M. (2001). Life-history correlates of horn asymmetry in moutain goats. *Journal of Mammalogy*, 82, 389-400.

Cotté, C., Park, Y.-H., Guinet, C. & Bost, C.-A. (2007). Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of The Royal Society B*, **30**, 2385-2391.

Cottin, M., Kato, A., Thierry, A.-M., Le Maho, Y., Raclot, T. & Ropert-Coudert, Y. (2011). Does corticosterone affect diving behavior of male Adélie Penguins? A preliminary experimental study. *Ornithological Science*, 10, 1-9.

Crespin, L., Harris, M. P., Lebreton, J.-D. & Wanless, S. (2006). Increased adult mortality and reduced breeding success with age in a population of common guillemot *Uria aalge* using marked birds of unknown age. *Journal Avian Biology,* 37(3), 273-282.

Criscuolo, F., Monaghan, P., Nasir, L. & Metcalfe, N.B. (2008). Early nutrition and phenotypic development: 'catch-up' growth leads to elevated metabolic rate in adulthood. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 275, 1565-1570.

Criscuolo F, Bize P, Nasir L, Metcalfe NB, Foote CG, Griffiths, K., Gault, E.A. & Monaghan, P. (2009). Real-time quantitative PCR assay for measurement of avian telomeres. *Journal of Avian Biology*, 40, 342-347.

Croxall, J.P., Trathan, P.N. & Murphy, E.J. (2002). Environmental change and antarctic seabirds populations. *Science*, 297, 1510-1514.

Cubaynes, S., Doherty, P.F., Schreiber, Jr E.A. & Gimenez, O. (2011). To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climate events. *Biology Letters*, 7, 303-306.

Cunningham, G.B., Strauss, V. & Ryan, P.G. (2008). African penguins (*Spheniscus demersus*) can detect dimethyl sulphide, a prey-related odour. *The Journal Experimental of Biology*, 211, 3123-3127.

Curio, E. (1983). Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, 125, 400-404.

Dann, P., Carron, M., Chambers, B., Chambers, L., Dornom, T., Mclaughlin, A., Sharp, B., Talmage, M.E., Thoday, R. & Unthank, S. (2005). Longevity in Little penguin *Eudyptula minor*. *Marine Ornithology*, 33, 71-72.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London.

Daunt, F., Wanless, S., Harris, M.P. & Monaghan, P. (1999). Experimental evidence that age-specific reproductive success is dependent of environmental effects. *Proceeding Royal Society London Biology*, 266(1427), 1489-1493.

Daunt, F., Monaghan, P., Wanless, S., Harris, M.P. & Griffiths, R. (2001). Sons and daughters: age-specific differences in parental rearing capacities. *Functional Ecology*, 15, 211-216.

Daunt, F., Wanless, S., Harris, M.P., Money, L. & Monaghan, P. (2007). Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better performance in European shags. *Functional Ecology*, 21, 561-567.

Davies, N. B. & Halliday, T. R. (1978). Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature* 274, 683–685.

Davis, D. & Weihs, R.W. (2007). Locomotion in diving elephant seals: physical and physiological constraints. *Philosophical Transactions of The Royal Society B-Biological Sciences*, 362, 2141-2150.

Davoren, G. K., Montevecchi, W. A. & Anderson, J.T. (2003). Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monograph,* 73(3), 463-481.

Dawson, C., Vincent, J.F.V., Jeronimidis, G., Rice, G. & Forshaw, P. (1999). Heat transfer through penguin feathers. *Journal of Theoretical Biology* **199**, 291-295.

De Block, M., McPeek, M.A. & Stoks, R. (2008). Stronger permanent growth in a permanent-pond *Lestes* damselfly relative to temporary-pond *Lestes*. *Oikos*, 117, 245-254.

De Block, M. & Stoks, R. (2008). Compensatory growth and oxidative stress in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 275, 781-785.

de León, A., Fargallo, J.A. & Moreno, J. (1998). Parental body size affects meal size in the chinstrap penguin (*Pygoscelis antarctica*). *Polar Biology*, 19, 358-360.

DeForest, L.N. & Gaston, A.J. (1996). The effect of age on timing of breeding and reproductive success in the thick-billed Murre. *Ecology*, 77(5), 1501-1511.

DeLange, T. (2006). *Telomeres*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.

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.

Derocher, A.E., Lunn, N.J. & Stirling, I. (2004). Polar bears in a warming climate. *Integrative Comparative Biology* 44, 163-176.

Descamps, S., Gauthier-Clerc, M., Gendner, J.-P. & Le Maho, Y. (2002). The annual breeding cycle of unbanded king penguins Aptenodytes patagonicus on Possession Island (Crozet). *Avian Science*, 2, 87-98.

Descamps, S., Bety, J., Love, O.P. & Gilchrist, H.G. (2011). Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Functional Ecology* 25, 671-681.

Desrochers, A. (1992). Age and foraging success in European blackbirds – variation between and within individuals. *Animal Behaviour*, 43, 885-894.

Desrochers, A. & Magrath, R.D. (1993). Environmental predictability and remating in european blackbirds. *Behavioral Ecology*, 4, 271-275.

Devevey, G., Bruyndonckx, N., von Houwald, F., Studer-Thiersch, A. & Christe, P. (2010). Age-specific variation of resistance to oxidative stress in the greater flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*). *Journal of Ornithology*, 151, 251-254.

Duhamel, G. (1998). The pelagic fish community of the Polar Frontal zone off Kerguelen Islands. In: Di Prisco G, Pisano E, Clarke A (eds) Fishes of Antarctica: a biological overview. Springer, Berlin, p 63-74

Dunn, E.K. (1972). Effect of age on fishing ability of sandwich terns Sterna sandvicensis. *Ibis*, 114, 360-366.

Dunshea, D., Duffield, D., Gales, N., Hindell, M., Wells, R.S. & Jarman, S.N. (2011). Telomeres as age markers in vertebrate molecular ecology. *Molecular Ecology Resources*, 11, 225-235.

Durant, J.M., Hjermann, D.O. & Ottersen, G. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33(3), 271-283.

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

Edwards M. A., Derocher, A. E., Hobson, K.A., Branigan M. & Nagy J.A. (2011). Fast carnivores and slow herbivores: differential foraging strategies among grizzly bears in the Canadian Arctic. *Oecologia*, 165, 877-889.

Elliott, K. H., Davoren, G. K. & Gaston, A.J. (2007). The influence of buoyancy and drag on the dive behaviour of an Arctic seabird, the Thick-billed Murre. *Canadian Journal of Zoology*, 85(3), 352-361.

Elliott, K.H., Woo, K., Gaston, A.J., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L. & Davoren, G.K. (2008a). Seabird foraging behavior indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series*, 354, 289-303.

Elliott, K.H., Davoren, G.K. & Gaston, A.J. (2008b). Time allocation by a deep-diving bird reflects prey type and energy gain. *Animal Behaviour*, 75, 1301-1310.

Elliott, K.H., Jacobs, S.R., Ringrose, J., Gaston, A. J. and Davoren, G.K. (2008c). Is mass loss in Brunnich's guillemots *Uria lomvia* an adaptation for improved flight performance or improved dive performance? *Journal Avian Biology*, 39, 619-628.

Elliott, K.H., Woo, K. & Gaston, A.J. (2009). Specialization in murres: the story of eight specialists. *Waterbirds*, 32(4), 491-506.

Elliott, K. H., Gaston, A. J. & Crump, D. (2010). Sex-specific behavior by a monomorphic seabird represents risk partitioning. *Behavioural Ecology*, 21, 1024-1032.

Epel, E.S. (2004). From the Cover: Accelerated telomere shortening in response to life stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(49), 17312-17315.

Epel, E.S., Blackburn, E.H., Linn J., Dhabharn F.S., Adlern N.E., Morrow, J.D. & Cawthon, R.M. (2004). Accelerated telomere shortening in response to life stress. Proceeding National Academy of Sciences USA, 101, 17312-17315.

Erikstad, K.E., Asheim, M., Fauchald, P., Dahlhaug, L. & Tveraa, T. (1997). Adjustment of parental effort in the puffin; The roles of adult body condition and chick size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(2), 95-100.

Espie, R.H.M., James, P.C., Oliphant, L.W., Warkentin, I.G. & Lieske, D.J. (2004). Influence of nest-site and individual quality on breeding performance in Merlins *Falco columbarius*. *Ibis*, 146, 623-631.

Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M.M., Tinker, M.T. and Lyon, B.E. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 72(1), 144-155.

Ezard, T.H.G. Becker, P.H. & Coulson, T. (2007). Correlations between age, phenotype, and individual contribution to population growth in common terns. *Ecology*, 88, 2496-2504.

Fahlman, A., Halsey, L.G., Butler, P.J., Jones, D.R., Schmidt, A., Durand, S., Froget, G., Bost, C.-A., Woakes, A.J., Duchamp, C. & Y. Handrich (2006). Accounting for body condition improves allometric estimates of resting metabolic rates in fasting king penguins, *Aptenodytes patagonicus. Polar Biology*, 29, 609-614.

Falk, K., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., Gilchrist, G. & Kampp K. (2002). Foraging behaviour of thick-billed murres breeding in different sectors of the North Water polynya: an inter-colony comparison. *Marine Ecology Progress Series*, 231, 293-302.

Ferraroli, S., Georges, J.Y., Gaspar, P. & Le Maho, Y. (2004). Endangered species: where leatherback turtles meet fisheries. *Nature*, 429, 521–522.

Field, I.C., Bradshaw, C.J.A., van den Hoff, J., Burton, H.R. & Hindell, M.A. (2007). Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. *Marine Biology*, 150(6), 1441-1452.

Finkel, T. & Holbrook, N.J. (2000). Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* 408, 239-247.

Fleming, J.E., Miquel, J., Cottrell, S.F., Yengoyan, L.S. & Economos, A.C. (1982). Is cell aging caused by respiration-dependent injury to the mitochondrial genome? *Gerontology*, 28, 44-53.

Foote, C.G., Gault, E.A., Nasir, L. & Monaghan, P. (2011a). Telomere dynamics in relation to early growth conditions in the wild in the lesser black-backed gull. *Journal of Zoology*, 283(3), 203-209.

Foote, C.G., Daunt, F., Gonzalez-Solis, J., Nasir, L., Phillips, R.A. & Monaghan, P. (2011b). Individual state and survival prospects: age, sex, and telomere length in a long-lived seabird. *Behavioral Ecology*, 22, 156-161.

Forcada, J., Trathan, P.N., Reid, K. & Murphy, E.J. (2005). The effects of global variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology*, 86, 2408-2417.

Ford, N.B & Seigel, R.A. (1994). An experimental-study of the trade-offs between age and size at maturity - effects of energy availability. *Functional Ecology*, 8, 91-96.

Forero, M.G., Hobson, K.A., Bortolotti, G.R., Donazar, J.A., Bertellotti, M. & Blanco, G. (2002). Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Marine Ecology Progress Series*, 234, 289-299.

Forero, M.G., González-Solís, J., Hobson, K.A., Doncazar, J.A., Bertellotti, M., Blanco, G. & Bortolotti, G.R. (2005). Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 107-113.

Forslund, P. **& Larsson, K**. (1992). Age-related reproductive success in the barnacle goose. *Journal of Animal Ecology*, 61, 195-204.

Forslund, P. & Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 374–378.

Fowler, G.S. (1995). Stage of age-related reproductive success in birds: simultaneous effects of age, pair-bond duration and reproductive experience. *Integrative and Comparative Biology*, 35, 318-328.

Futuyma, D. (1998). *Evolutionary Biology*. Third edition. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Gagliano, M. & McCormick, M.I. (2007). Compensating in the wild: is flexible growth the key to early juvenile survival? *Oikos*, 116, 111-120.

Galbraith, H., Hatch, J.J., Nisbet, I.C.T. & Kunz, T.H. (1999). Age-related changes in efficiency among breeding common terns Sterna hirundo: measurement of energy expenditure using doubly-labelled water. *Journal of Avian Biology*, 30, 85–96.

Galeotti, P. (1998). Correlates of hoot rate and structure in male tawny owls *Strix aluco*: implications for male rivalry and female choice. *Journal of Avian Biology*, 29, 25-32.

Galeotti, P., Sacchi, R., Pelliteri D.R. & Fasola, M. (2005). Female preference for fast-rate, high-pitched calls in Hermann's tortoises *Testudo hermanii*. *Behavioural Ecology*, 16, 301-308.

Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.-D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989). An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, 56, 59–76.

Gaillard, J.-M., Allainé , D., Pontier, D., Yoccoz, N.G. & Promislow, D.E.L. (1994). Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. *Evolution*, 48, 509-516.

Gaillard, J. M., Loison, A., Toigo, C., Delorme, D., Laere, G. & Crete, M. (2003). Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, 10, 312-320.

Gallon, S.L., Sparling, C.E., Georges, J.-Y., Fedak, M.A., Biuw, M. & Thompson, D. (2007). How fast does a seal swim? Variations in swimming behavior under differing foraging conditions. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 3285-3294.

Gaston, A.J. (2004). *Seabirds: a natural history*. Yale University Press, London.

Gaston, A.J. & Jones, I.L. (1998). Birds families of the world: *the auks*. Oxford University press, Oxford.

Gaston, A.J., Woo, K. & Hipfner, J.M. (2003). Trends in forage fish populations in northern Hudson Bay since 1981, as determined from the diet of nestling thick-billed murres *Uria lomvia*. *Arctic* 56, 227–233.

Gaston, A.J., Gilchrist, H. G. & Hipfner J.M. (2005). Climate change, ice conditions and reproduction in an Arctic nesting marine bird: Brunnich's guillemot (*Uria lomvia L.*). *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 832-841.

Gaston, A.J. & Hipfner J.M. (2006a). Body mass changes in Brunnich's guillemots *Uria lomvia* with age and breeding stage. *Journal of Avian Biology*, 37, 101-109.

Gaston, A.J. & Hipfner J.M. (2006b). Adult Brunnich's guillemots *Uria lomvia* balance body condition and investment in chick growth. *Ibis*, 148, 106-113.

Gaston, A., Gilchrist, H.G., Mallory, M.L. & Smith, P.A. (2009). Changes in seasonal events, peak food availability, and consequent breeding adjustment in a marine bird: case of progressive mismatching. *Condor*, 111, 111-119.

Geiger, S., Le Vaillant, M., Lebart, T., Reichert, S., Stier, A., Le Maho, Y. & Criscuolo, F. (2011). Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks. *Molecular Ecology*.

Gendner, J.-P., Gauthier-Clerc, M., Le Bohec, C., Descamps, S. & Le Maho, Y. (2005). A new application for transponders in studying penguins. *Journal of Field Ornithology*, 76, 138-142.

Gentry, R.L. & Kooyman, G.L. (1986). Methods of dive analysis. In: Gentry RL & Kooyman GL (eds) *Fur seals: maternal strategies on land and at sea.* pp. 28-40. Princeton University Press, New Jersey.

Gershman, R., Gilbert, D.L., Nye, F., Dwyer, P. & Fenw, M.V. (1954). Oxygen poisoning and X-irradiation: a mechanism in common. *Science*, 119, 623-626.

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.

Gluckman, P.D. & Hanson, M.A. (2004). Living with the past: evolution, development, and patterns of disease. *Science*, 305, 1733-1736.

Gochfeld, M. & Burger, J. (1984). Age differences in foraging behavior of American robin (*Turdus migratorius*). *Behaviour*, 88, 227-239.

Gomes, A., Pereira, J. & Bugoni, L. (2009). Age-specific diving and foraging behavior of the Great Grebe (*Podicephorus major*). *Waterbirds*, 32(1), 149-156.

González-Solís, J., Croxall, P. & Wood, A.G. (2000). Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels Macronectes halli during incubation. *Oikos*, 90, 390-398.

Gosling, S.D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127, 45-86.

Goyns, M.H. & Lavery, W.L. (2000). Telomerase and mammalian ageing: a critical appraisal. *Mechanisms of Ageing and Development*, 114, 64-77.

Green, A.J. (2001). Mass/length residuals: Measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, 82(5), 1473-1483.

Green, J.A., Boyd, I.L., Woakes, A.J., Green, C.J. & Butler, P.J. (2007). Feeding, fasting and foraging success during chick rearing in macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 346, 299-312.

Greenwood, P. J. & Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review ecology system*, 13, 1-21.

Gregg, W.W., Conkright, M.E., Ginoux, P., O'Reilly, J.E. & Casey, N.W. (2003). Ocean primary production and climate: Global decadal changes. *Geophysical Research Letter*, 30, 1809.

Greig, S.A., Coulson, J.C. & Monaghan, P. (1983). Age-Related Differences in Foraging Success in the Herring Gull (*Larus-Argentatus*). *Animal Behavour*, 31(NOV), 1237-1243.

Gremillet, D. & Charmantier, A. (2010). Shifts in phenotypic plasticity constrain the value of seabirds as ecological indicators of marine ecosystems. *Ecological Applications* 20, 1498-1503.

Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K. & Dawson, R.J.G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7(8), 1071-1075.

Groscolas, R., Decrock, F., Thil, M.A., Fayolle, C., Boissery, C. & Robin, J.-P. (2000). Refeeding signal in fasting-incubating king penguins: changes in behavior and eggs temperature. *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 279, R2104-R2112.

Groscolas, R., Lacroix, A. & Robin, J.-P. (2008). Spontaneous egg or chick abandonment in energy-depleted king penguins: A role for corticosterone and prolactin? *Hormones and Behavior*, 53, 51-60.

Guerra, A. & Rocha, F. (1994). The life-history of *loligo-vulgaris* and *laligo-forbesi* (Cephalopoda, loliginidae) in galician waters (nw spain). *Fisheries Research*, 21, 43-69.

Guinet, C., Jouventin, P. & Malacamp, J. (1995). Satellite remote sensing in monitoring change of seabirds: use of SPOT Image in King Penguin population increase at Ile aux Cochons, Crozet Archipelago. *Polar Biology*, 15, 511-515.

Halsey, L.G., Handrich, Y., Fahlman, A., Schmidt, A., Bost, C.-A., Holder, R.L., Woakes, A.J. & Butler, P.J. (2007). 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. & White, C.R. (2010). Measuring energetic and behaviour using accelerometry in Cane toads *Bufo marinus*. *PloSOne*, 5.

Hamel, S., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M. 1 Cote, S.D. (2009). Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90(7), 1981-1995.

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

Hanssen, S.A., Folstad, I. & Erikstad, K.E. (2006). White plumage reflects individual quality in female eiders. *Animal Behaviour*, 71, 337-343.

Hanuise, 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.

Harcourt, R.G., Kingston, J.J., Cameron, M.F., Waas J.R. & Hindell M.A. (2007). Paternity analysis shows experience, not age, enhances mating success in an aquatically mating pinniped, the Weddell seal (Leptonychotes weddellii). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(4), 643-652.

Harding, A.M.A., Piatt, J.F. & Schmutz, J.A. (2007). Seabird behavior as an indicator of food supplies: sensitivity across the breeding season. *Marine Ecology-Progress Series*, 352, 269-274.

Harman, D. (1956) Ageing: a theory based on free radical and radiation chemistry. *Journal of Gerontology*, 2, 298-300.

Haussmann, M. & Vleck, C. (2002). Telomere length provides a new technique for aging animals. *Oecologia*, 130, 325-328.

Haussmann, M.F., Winkler, D.W. & Vleck, C.M. (2005). Longer telomeres associated with higher survival in birds. *Biology Letters*, 1, 212-214.

Haussmann, M.F., Winkler, D.W., Huntington, C.E., Nisbet, I.C.T. & Vleck, C.M. (2007).

Telomerase activity is maintained throughout the lifespan of long-lived birds *Experimental Gerontology,* 42, 610-618.

Haussmann, M. & Marchetto, N.M. (2010). Telomeres: lilnking stress and survival, ecology and evolution. *Current Zoology,* 56(6), 714-727.

Hesselberg, T. & Lahmann, F.-O. (2009). The role of experience in flight behavior of drosophila. *Journal Experimental Biology,* 212, 3377-3386.

Higginbottom, K. (2000). Relationship between food quality and reproductive success in female red-necked wallabies *Macropus rufogriseus banksianus*. *Wildlife Biology,* 6(3), 129-139.

Hindle, A. & Horning G. M. (2010). Energetics of breath-hold hunting: modeling the effects of aging on foraging success in the Weddell seal. *Journal of Theoretical Biology,* 264(3), 673-682.

Hindle, A. G., Horning, M., Mellish, J.-A. E. & Lawler J. M. (2009). Diving into old age: muscular senescence in a large-bodied, long-lived mammal, the Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*). *The Journal of experimental biology,* 212(Pt 6), 790-796.

Hobson, K.A. & Clark, R.G. (1993). Turnover of 13C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *Auk,* 110, 638-641.

Hobson, K.A., Gibbs, H.L. & Gloutney, M.L. (1997). Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable nitrogen analysis. *Canadian Journal of Zoology,* 75, 1720-1723.

Hoffman, W., Heinemann, D. & Wiens, J.A. (1981). The ecology of seabird feeding flocks in Alaska. *Auk,* 98, 437-456

Højsgaard, S., Halekoh, U. & Yan, J. (2005). The R Package geepack for Generalized Estimating Equations. *Journal of Statistical Software,* 15(2), 1-11.

Inchausti, P., Guinet, C., Koudil, M., Durbec, J.P., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Cherel, Y. & Jouventin, P. (2003). Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology,* 34, 170-176.

Intergovernmental Panel on Climate Change (1995) Climate change 1995 − the science of climate change. Contribution of working group I to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, B.A. Callander, N. Harris, N. Kattenberg & K. Maskell). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Ito, M., Takahashi, A., Kokubun, N., Kitaysky, A. S. & Watanuki, Y. (2010). Foraging behavior of incubating and chick-rearing thick-billed murres *Uria lomvia*. *Aquatic Biology,* 8(3), 279-287.

Jansen, A. (1990). Acquisition of foraging skills by Heron Island silvereyes Zosterops lateralis chlorocephala. *Ibis,* 132, 95–101.

Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2006). Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar Biology,* 29(5), 413-423.

Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J. & Weimerskirch, H. (2009). Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America,* 106, 11425-11430.

Jensen, H., Saether, B.E., Ringsby, T.H., Tufto, J., Griffith, S.C. & Ellegren, H. (2004). Lifetime reproductive success in relation to morphology in the house sparrow Passer domesticus. *Journal of Animal Ecology,* 73(4), 599-611.

Jeschke, J.M., Wanless, S., Harris, M.P. & Kokko, H. (2007). How partnerships end in guillemots *Uria aalge*: chance events, adaptive change, or forced divorce? *Behavioural Ecology,* 18, 460-466.

Jobling, M. & Johansen, S.J.S. (1994). The lipostat, hyperphagia and catch-up growth. *Aquaculture Research,* 30, 473-478.

Johnsson, J.I. & Bohlin, T. (2005). Compensatory growth for free? A field experiment on brown

trout, *Salmo trutta*. *Oikos*, 111, 31-38.

Johnsson, J.I. & Bohlin, T. (2010). The cost of catching up: increased winter mortality following structural growth compensation in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 273, 1281-1286.

Jones, I. L., Rowe, S., Carr, S.M., Fraser, G. & Taylor, P. (2002). Different patterns of parental effort during chick-rearing by female and male Thick-Billed Murres (*Uria lomvia*) at a low-arctic colony. *Auk*, 119(4), 1064-1074.

Kalcounis, M.C. & Brigham, R.M. (1995). Intraspecific variation in wing loading affects habitat use by little brown bats (*Myotis-lucifugus*). *Canadian Journal of Zoology*, 73, 89-95.

Kato, A., Watanuki, Y., Shaughnessy, P., Le Maho, Y. & Naito, Y. (1999). Intersexual differences in the diving behaviour of foraging subantarctic cormorant (*Phalacrocorax albiventer*) and Japenese cormorant (*P. filamentosus*). *Comptes rendu de l'Académie des Sciences Serie III – Sciences de la Vie – Life Sciences*, 322(7), 557-562.

Kato, A., Watanuki, Y., Nishiumi, I., Kuroki, M., Shaughnessy, P. & Naito, Y. (2000). Variation in foraging and parental behavior of King Cormorants. *Auk*, 117(3), 718-730.

Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Gremillet, D. & Cannell, B. (2006). Locomotion and foraging strategy in foot-propelled and wing-propelled shallow-diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 293-301.

Kerry, K.R. & Hempel, G. (1990). Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg.

Kim, S.-Y., Velando, A., Torres, R. & Drummond, H. (2011). Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia* online early.

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. *Ecology Monograph*, 62(1), 143-163.

Kooyman, G.J. & Kooyman, T.G. (1995). Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman island, Antarctica. *Condor*, 97(2), 536-549.

Kooyman, G. L. & Ponganis P. J. (1998). The physiological basis of diving to depth: Birds and mammals. *Annual Review Physiology*, 60, 19-32.

Koslov, A.N., Shust, K.V. & Zemsky, A.V. (1991). Seasonal and interannual variability in the distribution of Electrona carlsbergi in the Southern Polar Front area. In: Selected scientific papers (SC–CAMLR–SSP/7), Committee Conservation Antarctic Living Resources, Hobart, 337–367.

Kostianoy, A.G., Ginzburg, A.I., Frankignoulle, M. & Dellile, B. (2004). Fronts in the Southern Indian Ocean as inferred from satellite sea surface temperature data. *Journal of Marine System*, 45, 55-73.

Kotrschal, A., Ilmonen, P. & Penn, D.J. (2007). Stress impacts telomere dynamics. *Biology Letters*, 3(2), 128-130.

Koubbi, P., Duhamel, G. & Herbert, C. (2001) Seasonal relative abundance of fish larvae inshore at Îles Kerguelen, Southern Ocean. *Antarctic Science*, 13, 385-392.

Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.-A., O'Driscoll, Ishimaru, T., Pruvost, P., Tavernier, E. & Hosie G. (2011). Ecoregionalization of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean: Results from generalized dissimilarity models. *Deep-Sea Research II*, 58, 170-180.

Kurvers, R.H.J.M., Prins, H.H.T., van Wieren, S.E., van Oers, K., Nolet, B.A. & Ydenberg, R.C. (2010) The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proceedings of the Royal Society. Series B, Biological Sciences*, 277, 601-608.

Lack, D.L. (1954) *The natural regulation of animal numbers*. Oxford, Clarendon Press.

Lack, D.L. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.

Laptikhovskii, V.V. (2002). Ecology of decapod cephalopod reproduction (*Cephalopoda*: *Teuthida*, *Sepiida*). Zoologichesky Zhurnal, 81, 1319.

Le Bohec, C., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P. & Le Maho, Y. (2007). Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1149-1160.

Le Bohec, C., Durant, J., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N.C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.-P. & Le Maho, Y. (2008). King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA*, 105, 2493-2497.

Le Maho, Y., Delclitte, P. & Chatonnet, J. (1976). Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural condition. *American Journal of Physiology*, **231 (3)**, 913-922.

Lecomte, N., Kuntz, G., Lambert, N., Gendner, J.-P., Handrich, Y., Le Maho, Y. & Bost, C.-A. (2006). Alloparental feeding in the king penguin. *Animal Behaviour*, 71, 457-462.

Lecomte, V.J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., Gaillard, M., Trouvé, C., Besson, D., Chastel, O. & Weimerskirch, H. (2010). Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 107(14), 6370-6375.

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

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

Lescroël, A., Dugger, K.M., Ballard, G. & Ainley, D.G. (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal Animal of Ecology*, 78, 798-806.

Lescroel, A., Ballard, G., Toniolo, V., Barton, K.J., Wilson, P.R., Lyver, P.O. & Ainley, D.G. (2010). Working less to gain more: when breeding quality relates to foraging efficiency. *Ecology*, 91(7), 2044-2055.

Lewis, S., Wanless, S., Elston, D.A., Schultz, M. D., Mackley, E., Du Toit, M., Underhill, J.G. & Harris, M. (2006). Determinants of quality in a long-lived colonial species. *Journal Animal of Ecology*, 75(6), 1304-1312.

Limmer, B. & Becker, P.H. (2009). Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Animal Behaviour*, 77, 1095-1101.

Lindberg M.S. et Sedinger J.S. (1998) Ecological significant of brood-site fidelity in Black Brant: Spatial, annual and age-related variation. *Auk*, 115, 436-446.

Lindström, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(9), 343-348.

Liordos, V. & Goutner, V. (2008). Sex determination of Great Cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) using morphometric measurements. *Waterbirds*, 31, 203-210.

Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W. & Trivelpiece, S. (1997). Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic foodweb. *Nature*, 387, 897-900.

Ludwigs, J.-D. & Becker, P.H. (2006). Individual quality and recruitment in the common tern, *Sterna hirundo*. *Acta Zoologica Sinica*, 52(Supplement), 96-100.

Lunn, N.J., Boyd, I.L. & Croxall, J.P. (1994). Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. *Journal of Animal Ecology*, 63, 827-840.

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

Madsen, T. & Shine R. (1992). Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera-berus*. *Oecologia*, 92, 40-47.

Mangel, M. & Munch, S.B. (2005). A life-history perspective on short- and long-term consequences of compensatory growth. *The American Naturalist*, 166, E155-E176.

Marchetti, K. & Price, T. (1989). Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biology Review*, 64, 51-70.

Marrow, P., McNamara, J.M., Houston, A., Stevenson, I.R. & Clutton-Brock, T.H. (1996). State-dependant life history evolution in soay sheep: dynamic modelling of reproductive scheduling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 351, 17-32.

Martin, G.R. (1999). Eye structure and foraging in King Penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Ibis*, 141, 444-450.

Martin, J.G.A. & Festa-Bianchet, M. (2011). Age-independent and age-dependent decreases in reproduction of females. *Ecology Letters*, 14, 576-581.

Matson, K.D., Ricklefs, R.E. & Klasing, K.C. (2005). A hemolysis-hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds. *Development and Comparative Immunology*, 29, 275-286.

McCleery, R.H., Perrins, C.M., Sheldon, BC., Charmantier, A. (2008). Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality. *Proceeding of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 963-970.

McComb, K. (1987). Roaring by red deer stags advances date of oestrous in hinds. *Nature* 330, 648–649.

McConnell, B.J., Chambers, C. & Fedak, M.A. (1992). Foraging ecology of Southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern-Ocean. *Antarctic Science*, 4, 393-398.

McElreath, R. & Strimling, P. (2006). How noisy information and individual asymmetries can make –personality- an adaptation: a simple model. *Animal Behaviour* 72, 1135-1139.

McKenzie, D.J., Martinez, R., Morales, A., Acosta, J., Morales, R., Taylor, E.W., Steffensen, J.F., Estrada, M.P. (2003). Effects of growth hormone transgenesis on metabolic rate, exercise performance and hypoxia tolerance in tilapia hybrids. *Journal of Fish Biology*, 63, 398-409.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1996). State-dependent life histories. *Nature*, 380, 215-221.

Mehlum, F., Watanuki, Y. & Takahashi, A. (2001). Diving behaviour and foraging habitats of Brunnich's guillemots (*Uria lomvia*) breeding in the High-Artic. *Journal of Zoolgy*, 255, 413-423.

Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 254-260.

Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. (2003). Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology*, 38, 935-940.

Michelena, P., Sibbald, A.M., Erhard, H.W. & McLeod, J.E. (2009). Effects of group size and personality on social foraging: the distribution of sheep across patches. *Behavioural Ecology*, 20, 145-452.

Møller A.P. (1993) Sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. III. Female tail ormements. *Evolution*, 47, 417-431.

Monaghan, P.H. & Haussmann, M.F. (2006). Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends Ecology and Evolution*, 21, 47-53.

Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D.H. & Ricklefs, R.E. (2008). The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* 22, 371-378.

Moore, J.K., Abbott, M.R. & Richman, J. (1999). Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *Geophysical Research Letters*, 104, 3059–3073.

Mori, Y., Yoda, K. & Sato, K. (2000). Defining dive bouts using a sequential differences analysis. *Behaviour*, 138, 1451-1466.

Mougin, J.-L., Jouanin, C. & Roux, F. (1987). Les années sabbatiques des puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°090 N, 15°520 W). Influence du sexe et de l'âge. *L'Oiseau et la Revue française D'ornithologie*, 57, 368-379.

Moyes, K., Coulson, T., Morgan, B.J.T., Donald, A., Morris, S.J. & Clutton-Brock, T.H. (2006). Cumulative reproduction and survival costs in female red deer. *Oikos*, 115(2), 241-252.

Moyes, K., Morgan, B., Morris, A., Morris, S.J., Clutton-Brock, T. & Coulson, T. (2009). Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology*, 78, 406-413.

Moyes, K., Morgan, B., Morris, A., Clutton-Brock, T. & Coulson, T. (2011). Individual differences in reproductive costs examined using multi-state methods. *Journal of Animal Ecology*, 80, 456-465.

Mysterud, A., Steinheim, G., Yoccoz, N.G., Holland, Ø. & Stenseth, N.C. (1997). Early onset of reproductive senescence in domestic sheep, *Ovis aries*. *Oïkos*, 97, 177-183.

Nel, D.C., Lutjeharms, J.R.E., Pakhomov, E.A., Ansorge, I.J., Ryan, P.G. & Klages, N.T.W. (2001). Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the Southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 15-26.

Nemoto, S. & Finkel, T. (2004). Ageing and the mystery at Arles. *Nature*, 429, 149-152.

Nevitt, G.A., Losekoot, M. & Weimerskirch, H. (2008). Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 4576-4581.

Newton, I. (1986). The Sparrowhawk. T. & A.D. Poyser, Calton, England.

Newton, I. (1989). Sparrowhawk. *Lifetime Reproduction in Birds* (ed. I. Newton), pp. 279-296. Academic Press, London.

Nicieza, A.G. & Metcalfe, N.B. (1997). Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology*, 78, 2385-2400.

Nicol, S., Pauly, T., Bindoff, N.L., Wright, S., Thiele, D., Hosie ,G.W., Strutton, P.G. & Woehler, E. (2000). Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea ice extent. *Nature*, 406, 504–507.

Nicolaus, M., Le Bohec, C., Nolan, P.M., Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., Komdeur, J. & Jouventin, P. (2007). Ornamental colors reveal age in the king penguin. *Polar Biology*, 31, 53-61.

Nicolaus, M., Bouwman, K.M., Dingemanse & N.J. (2009). Effect of PIT tags on the survival and recruitment of Great Tits *Parus major*. *Ardea*, 96, 286-292.

Nisbet I.C.T. & Dann, P. (2009). Reproductive performance of little penguins *Eudyptula minor* in relation to year, age, pair-bond duration, breeding date and individual quality. *Journal of Avian Biology*, 40, 296-308.

Norrdahl, K., Heinila, H., Klemola, T. & Korpimaki, E. (2004). Predatorinduced changes in population structure and individual quality of *Microtus* voles: a large-scale field experiment. *Oikos*, 105, 312-324.

Nussey, D.H., Kruuk, L.E.B. & Clutton-Brock, T.H. (2007). Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology*, 17(23), R1000-R1001.

Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M. & Clutton-Brock, T.H. (2008). Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology*, 22, 393-406.

Olsson, O. (1996). Seasonal effects of timing and reproduction in the King Penguin: a unique breeding cycle. *Journal of Avian Biology*, 27, 7-14.

Olsson, O. & van der Jeugd, H.P. (2002). Survival in king penguins *Aptenodytes patagonicus*: temporal and sex-specific effects of environmental variability. *Oecologia*, 132, 509-516.

Oro D. et Furness R.W. (2002). Influences of food availability and predation on survival of kittiwakes. *Ecology*, 83(9), 2516-2528.

Oro D, Cam E, Pradel R, Martinez-Abrain A (2004). Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 387-396.

Ozanne, S.E. & Hales, N. (2004). Catch-up growth and obesity in male mice. *Nature*, 427, 413-412.

Ozoga, J.J. and Verme, L.J. (1986). Relation of maternal age to fawn-rearing success in white-tail deer. *Journal of Wildlife Management*, 50(3), 480-486.

Pakhomov, E.A., Perissinotto, R. & McQuaid, C.D. (1996). Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 134, 1-14.

Pakhomov, E.A. & Fronemann, P.W. (2000). Composition and spatial variability of macrozooplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral summer 1997. *Polar Biology*, 23, 410-419.

Park, Y.H., Gambéroni, L. & Charriaud, E. (1991). Frontal structure and transport of the antarctic circumpolar current in the South Indian Ocean sector, 40–80°E. *Marine Chemistry*, 35, 45-62.

Park, Y.-H. & Gambéroni, L. & Charriaud, E. (1993). Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. *Journal of Geophysical Research*, 98, 12361–12385.

Park, Y.-H. & Gambéroni, L. (1995). Large-scale circulation and its variability in the south Indian Ocean from TOPEX/POSEIDON altimetry. *Journal of Geophysical Research*, 100, 911–929.

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

Park, Y.H., Charriaud, E. & Fieux, M. (1998). Thermohaline structure of the antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal Marine System*, 17, 5-23.

Park, Y. H., Pollard, R. T., Read, J. F. & Leboucher, V. 2002. A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. *Deep Sea Research II*, 49, 1823-1842.

Parkinson, C.L., Cavalieri, D.J., Gloersen, P., Zwally, H.J. & Comiso, J.C. (1999). Arctic sea ice extents, areas and trends, 1978-96. *Journal of Geophysical Research* 104, 20837-20856.

Pärt, T. (1995). Does breeding experience explain increased reproductive success with age? *Proceeding of the Royal Society of Biology*, 360, 113-117.

Pärt, T. (2001a). Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268(1482), 2267-2271.

Pärt, T. (2001b). The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the northern wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Animal Behaviour*, 62, 379-388.

Pauliny, A., Wagner, R.H., Augustin, J., Szep, T. & Blomqvist, D. (2006). Age-independent telomere length fitness in two bird species. *Molecular Ecology*, 15, 1681-1687.

Pavlak, M., Vlahovic, K., Jercic, J., Dovc, A. & Zupancic, Z. (2005). Age, sexual and seasonal differences of haematological values and antibody status to Chlamydophila sp in feral and racing pigeons (*Columbia livia forma domestica*) (Zagreb, Croatia) *European Journal of Wildlife Research*, 51(4), 271-276

Pearson, H. (2006). Freaks of nature? *Nature*, 444, 1000-1001.

Pettorelli, N., Gaillard, J.M., Duncan, P., Ouellet, J.P. & Van Laere, G. (2001). Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. Oecologia, 128, 400-405.

Péron, C. (2011). *Impact des changements climatiques et distributions spatiales des oiseaux marins de l'Océan Austral*. Université Pierre et Marie Curie. Thèse

Perrigo, G. & Bronson, F.H. (1985). Sex-differences in the energy allocation strategies of house mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17, 297-302.

Pianka, E.R. (1970). On *r*- and *K*-selection. *The American Naturalist*, 104, 592-597.

Pianka, E.R. & Parker, W.S. (1975). Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist*, 106, 453-464.

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2005). Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*, 74, 852-863.

Pinaud, D., Cherel, Y. & Weimerskirch, H. (2005). Effect of environmental variability on habitat selection diet, provioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology-Progress Series* 298, 295-304.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & Team, T.R.D.C. (2010). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effect Models.

Ponganis, P.J. & Kooyman, G.L. (2000). Diving physiology of birds: a history of studies on polar species. *Comparative Biochemical Physiological A-Mol. Integrative Physiology*, 126(2), 143-151.

Preault, M., Chastel, O., Cezilly, F. & Faivre, B. (2005). Male bill colour and age are associated with parental abilities and breeding performance in blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58, 497-505.

Puterman, E., Lin, J., Blackburn, E., O'Donovan, A., Adler, N. & Epel, E. (2010). The power of exercise: buffering the effect of chronic stress on telomere length. *PLoS ONE* 5, e10837.

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(2), 281-290.

Pyle, P., Spear, L.B., Sydeman, W.J. & Ainley, D.G. (1991). The effect of experience and age on the breeding performance of Western Gulls. *Auk*, 108, 25-33.

Quillfeldt, P., Schroff, S., van Noordwijk, H.J., Michalik, A., Ludynia, K. & Masello, J.F. (2011). Flexible foraging behavior of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Marine Ecology-Progress Series*, 428, 271-287.

Quintana, F., Wilson, R., Dell'Arciprete, P., Shepard, E. & Gomez Laich, A. (2011). Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oïkos*, 120, 350-358.

R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing [Internet]. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Available from: http://www.R-project.org.

Rebke, M., Coulson, T., Becker, P. H. & Vaupel, J. W. (2010). Reproductive improvement and senescence in a longlived bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(17), 7841-7846.

Reid, W.V. (1988). Age-specific patterns of reproduction in the glaucous-winged gull: increased effort with age? *Ecology*, 69, 1454–1465.

Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. & Monaghan, P. (2003). Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *Journal of Animal Ecology*, 72, 36-46.

Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., Bogdanova, M.I., Monaghan, P. & McCracken, D.I. (2003). Diagnosing the timing of demographic of bottlenecks: sub-adult survival in red-billed choughs. *Journal of Applied Ecology*, 48, 797-805.

Restani, M., Harmata, A. R. & Madden, E.M. (2000). Numerical and functional responses of migrant Bald Eagles exploiting a seasonally concentrated food source. *Condor*, 102(3), 561-568.

Ricklefs, R.E. (1969). Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology*, 50, 1031-1039.

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

Robin, J.-P., Fayolle, C., Decrock, F., Thill, M.A., Côté, S.D., Bernard, S. & Groscolas, R. (2001). Restoration of body mass in King Penguins after egg abandonment at a critical energy depletion stage: early vs late breeders. *Journal of Avian Biology*, 32(4), 303-310.

Roff, D.A. (1992) *The evolution of life histories*. Chapman & Hall, New York.

Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. (2007). The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 433-447.

Rohr, D.H. (1997). Demographic and life-history variation in two proximate populations of a viviparous skink separated by a steep altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology*, 66, 567-578.

Rollo, C.D., Carlson, J. & Sawada, M. (1996). Accelerated aging of giant transgenic mice is associated with elevated free radical processes. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 606-620.

Ropert-Coudert, Y., Bost, C.-A., Handrich, Y., Bevan, R.M., Butler, P.J., Woakes, A.T. & Le Maho, Y. (2000a). Impact of externally attached loggers on the diving behavior of the king penguin. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73, 438-445.

Ropert-Coudert, Y., Baudat, J., Kurita, M. Bost, C.-A., Kato, A., Le Maho Y. & Naito, Y. (2000b). Validation of oesophagus temperature recording of detection of prey ingestion on captive Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*). *Maine Biology*, 137, 1105-1110.

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

Ropert-Coudert, Y. & Wilson, R.P. (2005). Trends and perspectives in animal-attached 290 remote sensing. *Frontiers in Ecology and Environment*, 3, 437-444.

Ropert-Coudert, Y., Knott, N., Chiaradia, A. & Kato, A. (2007). How do different data logger sizes and attachment positions affect the diving behaviour of little penguins? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54, 415-423.

Ropert-Coudert, Y., Kato, A. & Chiaradia, A. (2009). Impact of small-scale environmental perturbations on local marine food resources: a case study of a predator, the little penguin. *Proceedings of the Royal Society of B-Biological Sciences*, 276, 4105-4106.

Roulin, A. (1999). Nonrandom pairing by male barn owls (*Tyto alba*) with respect to a female plumage trait. *Behavioral Ecology*, 10, 688–695.

Rütz, C., Whittingham, M.J. & Newton, I. (2006). Age-dependent diet choice in an avian top predator. *Proceeding of the Royal Society of Biology*, 273, 579-586.

Ryder, P.L. (1980). The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds. *Behavior of Marine Animals* 4, Marine Birds (eds J. Burger, B. L. Olla & H. E. Winn), pp. 153-168. Plenum Press, New York.

Saether, B.E. (1990). Age-specific variation in reproductive performance in birds. *Current Ornithology*, 7, 251-283.

Salomons, H.M., Mulder, G.A., van de Zande, L., Haussmann, M.F., Linskens, M.H.K. & Verhulst, S. (2009). Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proceeding of Biology Sciences of The Royal Society*, 276, 3157-3165.

Samassekou, O., Gadji, M., Drouin, R. & Yan, J. (2010). Sizing the ends. Normal length of human telomeres. *Annals of Anatomy*, 192, 284-291.

Saraux, C., Viblanc, V., Hanuise, N., Le Maho, Y. & Le Bohec, C. (2011a). Effects of individual pre-fledging traits and environmental conditions on return patterns in juvenile king penguins. *PlosOne*, 6, e20407.

Saraux, C., Chariadia, A., Le Maho, Y. & Ropert-Coudert, Y. (2011b). Everybody needs somebody: unequal parental effort in little penguins. *Behavioral Ecology*, 22, 837-845.

Sargeant, B.L. & Mann, J. (2009). Developmental evidence for foraging traditions in wild bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 78, 715-721.

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(9), 1189-1197.

Sato, K., Charrassin, J.-B., Bost, C.A. & Naito, Y. (2003). Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations? *The Journal of Experimental Biology*, 207, 4057-4065.

Schiel, N., Souto, A., Huber, L. & Bezerra, B.M. (2010). Hunting strategies in wild common marmosets are prey and age dependent. *American Journal of Primatology* 72, 1039-1046.

Schmidt A. (2006). *Etude de la thermorégualation en mer chez le manchot royal : mécanismes et conséquences énergétiques*. Université Louis Pasteur Strasbourg. Thèse.

Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.

Schreer, J.F. & Kovacs, K.M. (1997). Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 339-358.

Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005). Restitution of mass-size residuals: Validating body condition indices. *Ecology*, 86(1), 155-163.

Shoji, A., Elliott, K.H., Aris-Brosou, S., Crump, D. & Gaston, A.J. (2011). Incubation patterns in a central-place forager affect lifetime reproductive success: scaling of patterns from a foraging bout to a lifetime. *Plos One*, 6(3), e17760.

Siefferman, F. & Hill, G.E. (2005). Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59, 1819-1828.

Siegfried, W.R., Condy, P.R. & Laws, R.M. (1985). Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.

Siitari, H. & Huhta, E. (2002). Individual color variation and male quality in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): a role of ultraviolet reflectance. *Behavioral Ecology*, 13, 737-741.

Smetacek, V., Assmy, P. & Henjes, J. (2004). The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. *Antarctic Science*, 16(4), 541-558.

Smith, R.C., Ainley, D., Baker, K., Domack, E., Emslie, S., Fraser, B., Kenett, J. & Leventer, A. (1999). Marine Ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience*, 49, 393–404.

Spée, M., Beaulieu, M., Dervaux, A., Chastel, O., Le Maho, Y. & Raclot, T. (2010). Should I stay or should I go? Hormonal control of nest abandonment in a long-lived bird, the Adélie penguin. *Hormones and Behavior*, 58, 762-768.

Stearns, S.C. (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among lifehistory traits in the mammals. *Oikos*, 41, 173–187.

Stearns, S.C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3, 259-268.

Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories.* Oxford University Press, Oxford.

Stenseth, N.C. & Mysterud, A. (2002). Climate, changing phenology, and other life-history traits: Nonlinearity and match-mismatch to environment. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA*, 99, 13379-13381.

Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297, 1292-1296.

Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.

Steury, T.D. & Murray, D.L. (2003). Causes and consequences of individual variation in territory size in the American red squirrel. *Oikos*, 101, 147-156.

Stier, K.S., Almasi, B., Gasparini, J., Piault, R., Roulin, A. & Jenni, L. (2009). Effects of corticosterone on innate and humoral immune functions and oxidative stress in barn owl nestlings. *Journal of Experimental Biology*, 212(13), 2085-2091.

Stirling, I. & Latour, P.B. (1978). Comparative hunting abilities of polar bear cubs of different ages. *Canadian Journal of Zoology*, 56, 1768-1772.

Stirling, I., Lunn, N.J. & Iacozza, J. (1999). Long-term trends in the population ecology of Polar Bears in western Hudson Bay in relation to climatic change. *Arctic* 52, 294-306.

Stonehouse, B. (1960). The King Penguin, *Aptenodytes patagonicus*, of South Georgia. I. Breeding behaviour and development. Falkland Island Department Survey Scientific Report, 23, 1-81.

Suryan, R. M., Irons, D. B., Kaufman, M., Benson, J., Jodice, P.G.R., Roby, D.D. & Brown, E.D. (2002). Short-term fluctuations in forage fish availability and the effect on prey selection and brood-rearing in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. *Marine Ecology Progress Series*, 236, 273-287.

Suttie, J.M., Goodall, E.D., Pennie, K. & Kay, R.N.B. (1983). Winter food restriction and summer compensation in red deer stags (*Cervus elaphus*). *British Joural of Nutrition*, 50, 737-747.

Sydeman, W.J., Penniman, J.F., Penniman, T.M., Pyle, P. & Ainley, D.G. (1991) Breeding performance in the Western Gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *Journal of Animal Ecology*, 60, 135–149.

Takahashi, A., Watanuki, Y., Sato, K., Kato, A., Arai, N., Nishikawa, J. & Naito, Y. (2003). Parental foraging effort and offspring growth in Adélie Penguins: does working hard improve reproductive success? *Functional Ecology*, 17, 590-597.

Takahashi, A., Sato, K., Naito, Y., Dunn, M.J., Trathan, P.N. & Croxall J.P. (2004a). Penguin-mounted cameras glimpse underwater group behaviour. *Proceeding of the Royal Society of Biology*, 271, Suppl: S281-282.

Takahashi, A., Sato, K., Nishikawa, J., Watanuki, Y. & Naito, Y. (2004b). Synchronous diving behavior of Adélie penguins. *Journal of Ethology*, 22(1), 5-11.

Takechi, R., Tamura, N. & Hayashi, F. (2009). Improved walnut-feeding skills with experience in wood mice, *Apodemus speciosus*. *Journal of Ethology*, 27, 83-89.

Takubo, K., Izumiyama-Shimomura, N., Honma, N., Sawabe, M., Arai, T., Oshimura, M. & Nakamura, K.I. (2002). Telomere lengths are characteristic in each human individual. *Experimental Gerontology*, 37, 523-531.

Tardif, S.D., Harrison, M.L. & Simek, M.A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology and social organization. In: Rylands AB, editor. Marmosets and tamarins: systematics, behaviour, and ecology. Oxford: Oxford University Press. p. 220–234.

Tarry-Adkins, J.L., Martin-Gronert, M.S., Chen, J.H., Cripps, R.L. & Ozanne, S.E. (2008). Maternal diet influences DNA damage, aortic telomere length, oxidative stress, and antioxidant defense capacity in rats. *The FASEB Journal*, 22, 2037-2044.

Tarry-Adkins, J.L., Chen, J.H., Smith, N.S., Jones, R.H., Cherif, H. & Ozanne, S.E. (2009). Poor maternal nutrition followed by accelerated postnatal growth leads to telomere shortening and increased markers of cell senescence in rat islets. *The FASEB Journal*. 23, 1521-1528.

Thiebot, J.-B. & Pinaud, D. (2010). Quantitative method to estimate species habitat using from light-based geolocation data. *Endangered Secies Research*, 10, 341-353.

Thornton, A. & McAuliffe, K. (2006). Teaching in Wild Meerkats. *Nature*, 313, 227-229.

Tremblay, Y. & Cherel Y. (1999). Synchronous underwater foraging behavior in penguins. *Condor*, 101(1), 179-185.

Trivelpiece, W.Z., Hinke, J.T., Miller, A.K., Reiss, C.S., Trivelpiece, S.G. & Watters, G. (2011). Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 18 7625-7628.

Tuljapurkar, S., Gaillard, J.-M. & Coulson, T. (2009). From stochastic environments to life histories and back. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biology*, 364,

Tynan, C.T. (1998). Ecological importance of the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature*, 392, 708–710.

Valdes, A.M., Andrew, T., Gardner, J.P., Kimura, M., Oelsner, E., Cherkas, L.F., Aviv, A. & Spector, T.D. (2005). Obesity, cigarette smoking, and telomere length in women. *The Lancet*, 366(9486), 662-664.

Valko, M., Leibfritz, D., Moncol, J., Cronin, M.T.D., Mazur, M. & Telser, J. (2007). Free radicals and antioxidants in normal physiological functions and human disease. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 39, 44-84.

van Heeriz, Y.M., Seddon, P.J., Du Plessis, C.J. & Adams, N.J. (1993). Differential growth of King Penguin chicks in relation to date of hatching. *Colonial Waterbirds*, 16, 71-76.

Van Noordwijk, A.J. & Dejong, G. (1986). Acquisition and allocation of resources – their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist*, **128**, 137–142.

van de Pol, M. & Verhulst, S. (2006). Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *American Naturalist*, 167, 766–773.

Vaupel, J.W. & Yashin, A.I. (1985). Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. *American Statistician*, 39, 176–185.

Verrier, D. (2003). Croissance et mue chez le poussin de manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*): aspects écophysiologiques. Université Claude Bernard, Lyon I, France, Thèse.

Viallefont, A., Cooke, F. & Lebreton, J.-D. (1995). Age-specific costs of first-time breeding. *Auk*, 112, 67-76.

von Zglinicki, T. (2002). Oxidative stress shortens telomeres. *Trends in Biochemical Sciences*, 27, 339-344.

Watanuki, Y., Melhum, F. & Takahashi, A. (2001). Water temperature sampling by foraging Brünnich's Guillemots with bird-borne data loggers. *Journal Avian Biology*, 32, 189-193.

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 buyancy change with depth. *Proceeding of the Royal Society London B-Biological Sciences*, 270, 483-488.

Weatherhead, P.J., Knox, J.M., Harvey, D.S., Wynn, D., Chiucchi, J. & Gibbs, H.L. (2009). Diet of Sistrurus catenatus in Ontario and Ohio: Effects of Body Size and Habitat. *Journal of Herpetology*, 43, 693-697.

Weigl P.D. & Hanson, E.V. (1980). Observational-learning and feeding-behavior of the red squirrel *Tamiasciurus hudsonicus* – The ontogeny of optimization. *Ecology*, 61, 213-218.

Weimerskirch, H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Reasearch II*, 54, 211-223.

Weimerskirch, H., Stahl, J.C. & Jouventin, P. (1992). The breeding biology and population dynamics of King Penguin *Aptenodytes patagonicus* on the Crozet Islands. *Ibis*, 134, 107-117.

Weimerskirch, H., Cherel, Y., Cuenot-Chaillet, F. & Ridoux, V. (1997). Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatross. *Ecology*, 78, 2051-2063.

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

Weimerskirch, H., Gault, A. & Cherel, Y. (2005). Prey distribution and patchiness: Factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology*, 86, 2611-2622.

Weise, M.J., Harvey, J.T. & Costa, D.P. (2010). The role of body size in individual-based foraging strategies of a top predator. *Ecology*, 91, 1004-1015.

Welcker, J., Harding, A.M.A., Karnovsky, N.J., Steen, H., Strøm, H. & Gabrielsen, G.W. (2009). Flexibility in the bimodal foraging strategy of a high Arctic alcid, the little auk *Alle alle*. *Journal of Avian Biology*, 40(4), 388-399.

Wendeln, H. & Becker, P.H. (1999). Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *Journal of Animal Ecology* 68, 205-214.

Williams, T.D., Cooch, E.G., Jefferies, R.L. & Cooke, F. (1993). Environmental degradation, food limitation and reproductive output – Juvenile survival in lesser snow geese. *Journal of Animal Ecology*, 62, 766-777.

Williams, T.D. (1995). *The penguins*. Speniscidea. Oxford University Press, Oxford.

Wilson, A.J. & Nussey, D.H. (2010). What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecology Evolutionary*, 25(4), 207-214.

Wilson, R.P. (1995). A device for measuring seabird activity at sea. *Journal Avian Biology*, 26(2), 172-175.

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

Wilson, R.P. & Wilson, M.P.T. (1989). Tape - a Package-Attachment Technique for Penguins. *Wildlife Society bulletin*, 17(1), 77-79.

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

Wilson, R.P., Hustler, K., Ryan, P.G., Burger, A.E. & Nöldeke, E.C. (1992b). Diving birds in cold water - do Archimedes and Boyle determine energetic costs. *American Naturalist*, 140, 179-200.

Wilson, R.P., Ropert-Coudert, Y. & Kato, A. (2002). Rush and grab strategies in foraging marine endotherms: the case for haste in penguins. *Animal Behaviour* 63, 85-95.

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

Wilson, U.W. (1991). Responses of 3 seabird species to El Nino events and other warm episodes on the Washington coast, 1979-1990. *Condor*, 93, 853-858.

Winkler, D.W., Dunn, P.O. & McCulloch, C.E. (2002). Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 13595-13599.

Winston, M.L. (1987). *The biology of the Honey Bee*. Haward Univ. Press, Cambridge

Wolf, S.G., Snyder, M.A., Sydeman, W.J., Doak, D.F. & Croll, D.A. (2010). Predicting population consequences of ocean climate change for an ecosystem sentinel, the seabird Cassin's auklet. *Global Change Biology*, 16, 1923-1935.

Woo, K.J., Elliott, K.H., Davidson, M., Gaston, A.J. & Davoren, G.K. (2008). Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1082-1091.

Wooller, R.D. & Coulson, J.C. (1977). Factors affecting the age of first breeding of the kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 119, 339-349.

Wooller, R.D., Bradley, J.S., Skira, I.J. & Serventy, D.L. (1989). Short-tailed shearwater. Lifetime Reproduction in Birds (ed I. Newton), pp. 405-417. Academic Press, London.

Wooller, R.D., Bradley, J.S., Skira, I.J. & Serventy, D.L. (1990) Reproductive success of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. *Journal of Animal Ecology*, 59, 161-170.

Wolf, S.G., Snyder, M.A., Syderman, W.J., Doak, D.F. & Croll, D.A. (2010). Predicting population consequences of ocean climate change for an ecosystem sentinel, the seabird Cassin's auklet. *Global Change Biology*, 16, 1923-1935.

Ydenberg, R.C. & Clarck, C.W. (1989). Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes - An optimal foraging approach. *Journal Theorical Biology*, 139, 437-447.

Yoccoz, N.G., Erikstad, K.E., Bustnes, J.O., Hanssen, S.A. & Tveraa, T. (2002). Costs of reproduction in common eiders (*Somateria mollissima*): an assessment of relationship between reproduction effort and future survival and reproduction based on observational and experimental studies. *Journal of Applied Statistics*, 29, 57-64.

Zannolli, R., Mohn, A., Buoni, S., Pietrobelli, A., Messina, M., Chiarelli, F. & Miracco, C. (2008). Telomere length and obesity. *Acta Paediatrica*, 97(7), 952-954.

Zimmer, I., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Ancel, A. & Chiaradia, A. (2011a). Does foraging performances change with age in female little penguins (*Eudyptula minor*). *Plos One*, 6, e16098.

Zimmer, I., Ropert-Coudert, Y., Poulin, N., Kato, A. & Chiaradia, A. (2011b). Evaluating the relative importance of intrinsic and extrinsic factors on the foraging activity of top predators: a case study on female little penguins. *Marine Biology*, 158, 715-722.

Annexes

Annexe 1

Matériel & Méthodes

1. Modèle biologique : Le Guillemot de Brünnich

1.1. Généralités

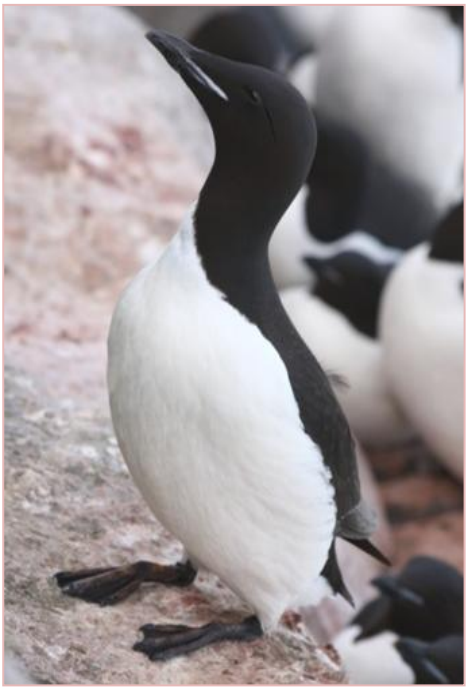


Figure 1 : Un *guillemot de Brünnich (Uria lomvia).*

Le guillemot de Brünnich *Uria lomvia* (Figure 1) fait partie de la famille des alcidés regroupant 24 espèces, toutes exclusivement marines et dont l'aire de répartition est circumpolaire (océans de l'hémisphère nord) (Figure 2). Toutes ces espèces sont des oiseaux 'plongeurs' et ont ainsi développés de nombreuses adaptations physiologiques et morphologiques leur assurant une capacité à la plongée nécessaire pour capture leurs proies : volume sanguin important, réduction de la surface alaire ou isolation du plumage. Néanmoins, ils sont contraints de revenir à terre pour se reproduire. En période estivale, les guillemots de Brünnich nichent en grande colonie sur des falaises des côtes arctiques ou subarctiques (des continents américain, européen et asiatique), alors qu'ils passent l'hiver dans les régions les plus nordiques non prises en glace. En Atlantique Nord, ils représentent l'espèce la plus importante en biomasse.

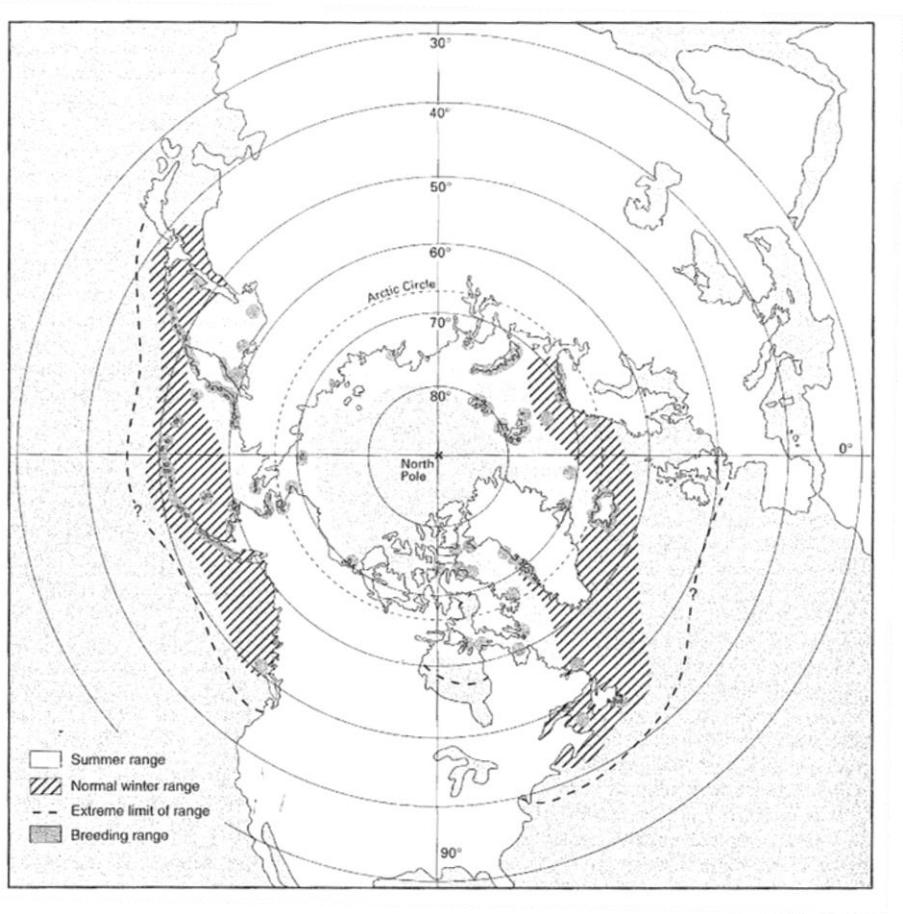


Figure 2 : ***Distribution du guillemot de Brünnich au cours des différentes saisons (source : Gaston et Jones 1998).***

Les guillemots se reproduisent à partir de juin jusqu'en septembre où les petits prennent leur envol (Figure 3). En moyenne leur première reproduction se produit à 5 ans. Le mâle et la femelle se relayent entre l'incubation de leur unique œuf (durant 33 jours) et voyages alimentaires entre 12 et 24h. Lors de la phase de garde (15-30 jours selon les colonies) alors qu'un des 2 partenaires reste au nid protéger le poussin, l'autre pêche en mer en faisant des nourrissages plus ou moins réguliers. Au moment de l'envol le poussin ne sait ni voler, ni plonger, et sera alors nourri et protégé par son père pendant encore un mois et demi en mer. Leurs plongées alimentaires atteignent jusqu'à plus de 100 m de profondeur (Mehlum *et al.* 2001) dans des eaux à moins de 8°C. Ces dernières années, du fait de la diminution des stocks de morues, un changement au niveau de leur régime alimentaire a pu être constaté. Ils se nourrissent à présent de diverses proies en été : de petits poissons (capelans, de morues ou de lançons), de calmars ou du zooplancton de grande taille (Gaston et Jones 1998).

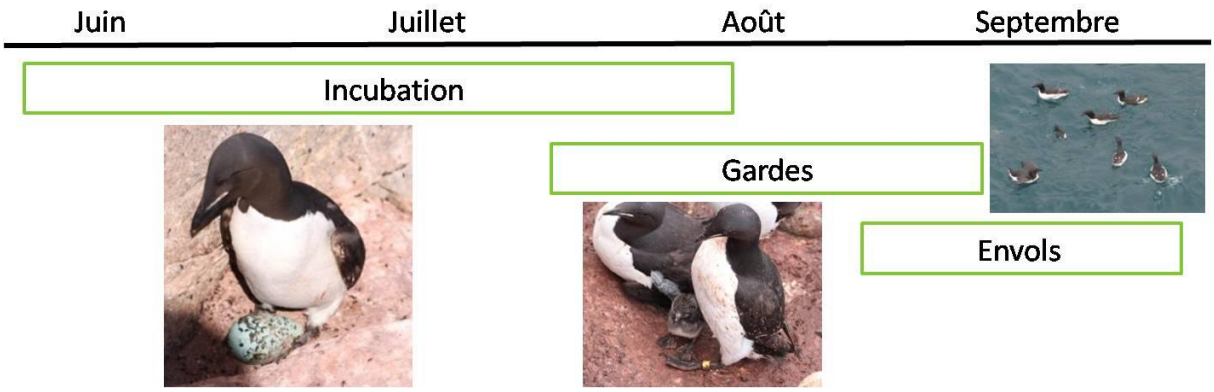


Figure 3 : ***Cycle de reproduction du guillemot de Brünnich.***

1.2. Site d'étude

L'étude a été menée sur une colonie la côte nord-ouest de Coats Island (62°57′N 82°00′O) dans l'état du Nunavut, au Canada (Figure 4). Cette colonie, suivie depuis 1981, compte 30 000 couples de guillemots de Brünnich. A Coats Island, les guillemots de Brünnich vont se nourrir jusqu'à 80 km au nord de la colonie. En général, les males font des voyages alimentaires nocturnes, alors que les femelles vont se nourrir pendant la journée.

Figure 4 : ***Localisation de Coats Island (Nunavut, Canada) et de la colonie de guillemots de Brünnich étudiée par la flèche noire.***

1.3. Justificatif du modèle

Le guillemot de Brünnich a été intégré dans ma thèse car la colonie de Coats Island (Figure 5) représente un site idéal d'étude pour étudier l'effet de l'âge. En effet, les oiseaux sont suivis et bagués depuis 1981, les oiseaux reproducteurs ont donc entre 3 et plus de 30 ans aujourd'hui, offrant aisni la possibilité d'examiner les effets de la sénescence. De plus, comme le manchot royal, il s'agit d'une espèce suffisamment grande pour être équipé d'appareils enregistreurs.

Figure 5 : ***Colonie de Coats Island étudiée comptant environ 30 000 couples de guillemots de Brünnich.***

2. Méthodes

L'étude du comportement de recherche alimentaire chez le guillemot de Brünnich a été uniquement réalisée par une méthode de '*bio-logging*', c'est-à-dire par l'utilisation d'appareils enregistreurs miniaturisés (Ropert-Coudert et Wilson 2005). Les données ont été récoltées sur le terrain lors d'une campagne que j'ai réalisée en 2009 (de juin à août).

2.1. Choix des individus

Les oiseaux en reproduction, lors de l'incubation et de l'élevage de petit poussin, d'âge connu issus de 3 classes d'âge ont été équipés d'accéléromètres. Les classes d'âge ont été déterminées suivant la relation entre âge et succès reproducteur (DeForest et Gaston 1996 ; Lewis *et al.* 2006). Ainsi, les jeunes oiseaux avaient moins de 9 ans, les oiseaux d'âge moyen avaient entre 12 et 17 ans, et les vieux oiseaux avaient plus de 20 ans. Les animaux

sélectionnés sont attrapés à l'aide d'une perche avec un nœud coulant (Figure A.6). Ils étaient pesés, équipés et marqués. L'appareil était fixé sur le dos de l'oiseau à l'aide de scotch marin Tesa® noir. La manipulation de l'oiseau durait entre 5 et 10 min.

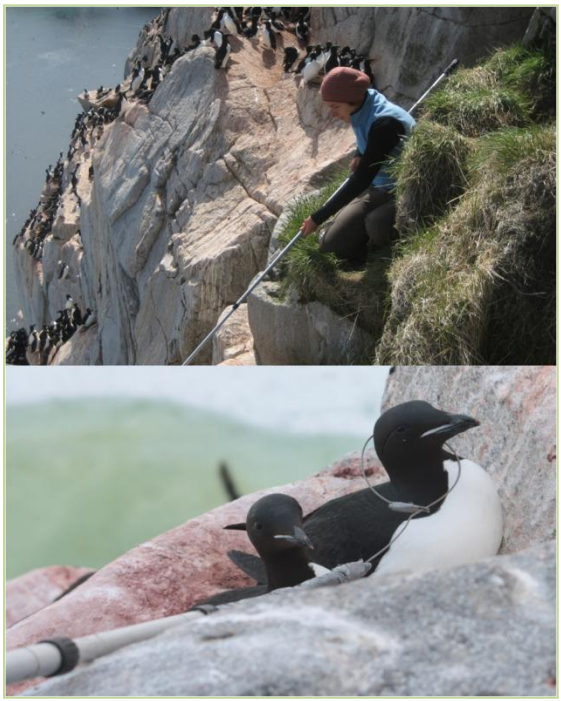


Figure 6 : ***Capture d'un guillemot de Brünnich en incubation sur son nid.***

2.2. Appareils enregistreurs utilisés

Les accéléromètres utilisés (M190-D2GT data-loggers, Little Leonardo, Japan) pesaient environ 17 g dans l'air (batteries incluses), représentait ainsi moins de 3% du poids moyen de l'oiseau (en moyenne 1 kg) et de forme cylindrique (53 x 15 mm). La mémoire flash des appareils était de 128 Mbit et les données étaient stockées avec une résolution de 12 bit. Les accéléromètres enregistraient la profondeur et la température toutes les secondes (entre 0 et 190 m et -20 et 50°C, respectivement). L'accélération a été enregistrée selon 2 axes du corps : l'axe longitudinal (‘*surge*’) et l'axe dorso-ventral (‘*heaving*’) à une fréquence de 16 Hz (une mesure toutes les 0,0625s). La mémoire nous a permis d’enregistrer l’ensemble des trajets. Néanmoins, une fréquence d'échantillonnage de 32 Hz serait plus appropriée, notamment pour étudier la fréquence de battement d’ailes lors du vol (Watanuki *et al.* 2003). La durée des trajets alimentaire du guillemot de Brünnich, entre 12 et 24h maximum, ne représentant pas une contrainte temporelle, lors de campagnes de terrain suivantes (en 2010 et 2011, réalisées par Edith Grosbellet), des données ont été récoltées à une fréquence de 32 Hz, mais elles n'ont pas été traitées dans le cadre de cette thèse.

Les données de plongées ont été analysées de la même manière que les données de plongées des manchots royaux. Au retour de l'oiseau, les données enregistrées par le *logger* ont été éléchargées. Ces données ont été analysées grâce au logiciel IGOR Pro (Version 6.04, WaveMetrics, USA) et à l'aide d'algorithmes écrits spécialement au laboratoire pour ces jeux de données. Les plongées commençaient à partir d'une profondeur supérieur à 0,5 m et étaient

divisées en 3 phases : la descente, la phase proche de la profondeur maximale (la '*bottom phase*') et la remontée. Le début et la fin de la *bottom phase* commencent lorsque la vitesse verticale devient inférieure à 0,2 m/s, et se terminent lorsqu'elle devient supérieure à 0,2 m/s. Ainsi pour chaque plongée, les paramètres de plongée déterminés étaient : la durée totale déterminée à partir de l'heure du début et de la fin de plongée, la profondeur maximale de plongée (en valeur positive), la durée de chacune des 3 phases, leur rapport par rapport à la durée totale de plongée, et le nombre de changements soudains de profondeur ou ondulations verticales. Après filtration du signal d'accélérométrie (IFDL, version 4.02, WaveMetrics, USA), les battements d'ailes lors de la nage sont déterminés (grâce à l'axe dorso-ventral), l'angle du corps (grâce à l'axe antéropostérieur, après correction de l'angle que prend le *logger* lorsqu'il est attaché par rapport au corps de l'animal, voire Figure II.10) ainsi que la vitesse de nage. Grâce à position à l'angle du corps nous avons construit à fine échelle le budget temps de l'animal durant le trajet (voir Ropert-Coudert *et al.* 2004). Les différents comportements ont été classés en 4 catégories (Figure 7) : l'oiseau était sur son site de reproduction dans la colonie, l'oiseau volait, l'oiseau était posé sur la surface, ou l'oiseau était sous l'eau (c'est à dire en plongée).

Les données obtenues ont été analysées statistiquement comme précédemment vu avec les données de plongées des manchots royaux. La méthode sera décrite dans le manuscrit ***Article E***.

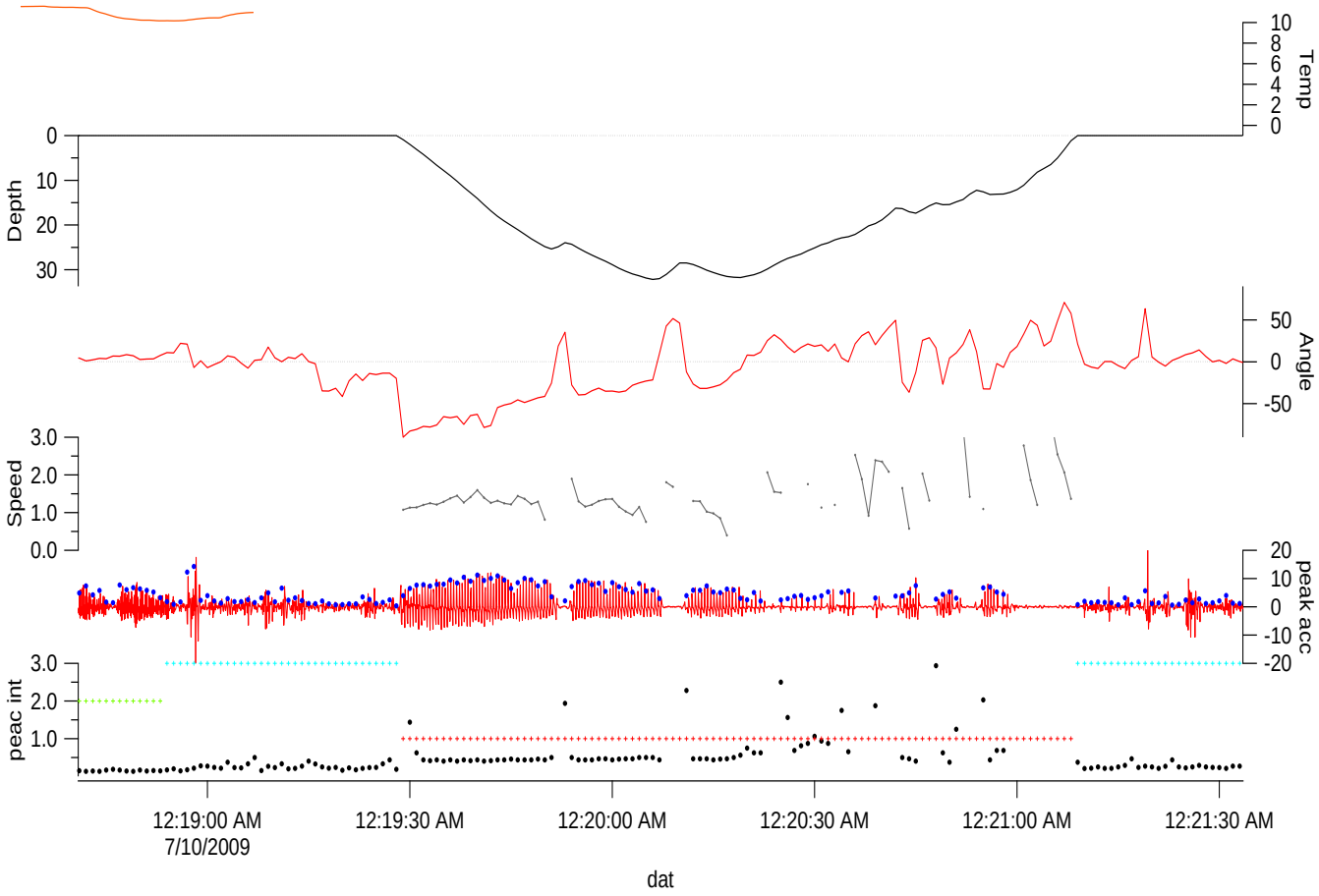


Figure 7 : ***Profil de plongée et d'accélérométrie d'un guillemot de Brünnich.***
'Temp', en orange, correspond à la température enregistrée par le logger (en °C) ; 'Depth', en noir, correspond à la profondeur (en mètre) ; 'Angle', en rouge correspond à l'angle du corps de l'animal, après correction (en degrés) ; Speed, en gris, correspond à la vitesse de nage de l'animal (en m.s^{-1}) ; 'Peak acc', en rouge, correspond à l'amplitude des mouvements selon l'axe dorso-ventral après filtration avec la détection de chaque coup d'aile représenté par les points bleus ; 'Peak int', représenté par les points noirs correspond à l'intervalle de temps entre 2 battements d'aile (en seconde) ; Les sections vertes (en vol), bleues (à la surface de l'eau) et rouges (en plongée) correspondent au budget temps.

Annexe 2

Article E

Is trip organisation by Brünnich guillemots according to age?

Le Vaillant M, Elliott KH, Woo KJ, Kato A, Gaston AJ, Ropert-Coudert Y

Soumis à Canadian Journal of Zoology

Summary

Long-lived species face a trade-off between survival and reproduction when resources are limited. Individuals favour their own maintenance when they are young, and reproduction improves with age and experience. One explanation for age-dependant reproductive success could be differences in allocation of time for foraging according to age. To examine changes in the time allocated to foraging during the incubation period, known-aged Brünnich's guillemots, *Uria lomvia*, were equipped by miniature data-loggers (accelerometers) during one feeding trip. We used three age classes: <9 yr birds (n = 7), 12 to 17 yr birds (n = 6), and >22 yr birds (n = 7). Accelerometers recorded pressure and body acceleration (along two axes), enabling dive behaviour and time budgets to be estimated. The three age classes spent similar proportions of their trip time flying, resting on the water and diving. However, young birds lost mass, whereas older birds gained mass. The oldest birds took much longer trips than younger birds, suggesting that they travelled farther. Old and young birds dived mainly during the darkest portion of the night (>50% of dives during 22:00 – 02:00), but while middle-aged birds also dived at night they showed a second peak of dives in the morning (04:00-10:00), suggesting that they took advantage of prey not used by the other age classes. We suggest that young birds are less efficient foragers than the older age classes and that the oldest birds undertake longer foraging trips and hence have access to more resources, because they undertake longer incubation shifts.

Key words: Time budget, seabird, foraging behaviour, accelerometers

Introduction

In the context of life history theories it is important to determine those characteristics of individuals that improve the overall fitness (Stearns 1989). For instance, strategies to address trade-offs between maintenance and reproduction are age-dependent in long-lived species. Individuals invest preferentially into body maintenance when they are young, and, progressively, they favour their reproduction as they grow old (Stearns 1989). As a result, breeding success improves as breeding experience progresses (Saether 1990). Reproductive success increases rapidly in early years of life until reaching a peak which corresponds to the most favourable age for reproduction, before the effects of senescence lead to a reduction in breeding success (*e.g.*, Forslund and Pärt 1995; De Forest and Gaston 1996; Browen 2006). This improvement in breeding success can lead to offspring reared by older parents to grow at faster rate than those reared by young parents (Daunt *et al.* 2001; Broussard 2008). In other words, offspring body condition, and ultimately their survival, depends on the ability of parent to find, capture and process prey efficiently (Greenwood and Harvey 1982; Restani *et al.* 2000). Therefore, we can expect foraging strategies to be modulated by age, as individuals acquire hunting skills through experience (Brandt 1984; Jansen 1990; Gomes *et al.* 2009).

Because of the dichotomy between breeding and foraging sites, seabirds commute regularly between the land to breed and the sea to feed. Any deterioration in one of the two functions impacts on the other. Thus, breeding success depends on the distribution and availability of prey, and, consequently, is sensitive to changes occurring in the marine ecosystem particularly in Polar Regions (Barbraud and Weimerskirch 2003; Gaston *et al.* 2005).

In diving seabirds, the influence of age on foraging behaviour has received comparatively less attention than the effect of breeding stage (Benvenuti *et al.* 2002; Bost *et al.* 2004), sex (Kato *et al.* 2000; Jones *et al.* 2002; Elliott *et al.* 2010), the colony size and location (Falk *et al.* 2002) or the year (Gaston *et al.* 2005) have (but see Lescroël *et al.* 2009; Zimmer et *et al.* 2011a). It appears essential to determine how breeders change their foraging behaviour with breeding experience and allocate their time in order to improve foraging skills. In this regard, Brünnich's guillemots, *Uria lomvia*, are particularly interesting models because are long-lived species (more than 22 years, DeForest and Gaston 1996) and they have shown drastic modifications in their diet in relation to environmental changes over the past 30 years. Their diet has indeed progressively shifted from ice-associated Arctic cod (*Boreogadus saida*) to fish more typical of temperate environments, such as capelin (*Mallotus villosus*) and sandlance (*Ammodytes* spp.), over a period when ice conditions declined substantially (Gaston

et al. 2003). They conduct short feeding trips that last on average only 12.6 ± 0.6 h (Elliott *et al.* 2008b; Ito *et al.* 2010), during which they have to be as efficient as possible, in terms of time spent away from the nest, time allocated to feeding (*i.e.* diving) in relation to time to spent commuting, *i.e.* in flight (Welcker *et al.* 2009) as these different activities entail different energetic costs (Mullers *et al.* 2009), as well as in finding the best fishing in areas to optimize their hunting success (Pärt 2001a).

Here, we aim at examining the age-related difference in foraging behaviour of known-age incubating Brünnich's guillemot. During incubating phase, birds provide only for themselves and are subject to weaker constraints than when they have to do repeated travel to feed the chicks. We used accelerometers to estimate time allocation during foraging trips. We predicted that middle-aged birds would be better foragers than younger and older birds, and that they would gain mass quicker while spending less time foraging than other age classes.

Methods

Study birds and equipment

The study was carried out on the Brünnich's guillemot west colony, at Coats Island, (62°57'N, 82°00'W), Nunavut, Canada, during breeding season of 2009. A large portion of this population is banded and monitored since 1981. Chicks are banded upon fledgling which means that individuals are of known-age and this offers a great opportunity to study age-related behaviours in the wild. We monitored the foraging activity of 20 known-aged adults (range 5-28 yr, see Table 1) during one feeding trip (14.1 ± 6.75 h) at the incubating stage. According to the curve depicting the reproductive success according to individual's age (DeForest and Gaston 1996), breeders were categorized into three age classes: young breeders, i.e. less than 9 years old (n = 7, 1 female and 6 males); middle-aged birds between 12 and 17 years old (n = 6, 1 female and 5 males) and old birds which are more than 22 years old (n = 7, 1 female and 6 males). Indeed, at another colony, reproductive success of the congeneric common guillemot *U aalge* increased until 10-12 years old, and started to decrease when birds were about 20 years old (Lewis *et al.* 2006). Birds were captured by noose pole at four different sites of the colony. Each bird was weighted to the nearest 10g using spring scale (Pesola®, Switzerland), the difference between the masses before and after the trip representing the mass gained during foraging. Birds were recaptured between 30 min and 3 hours (include in our analyses) of their return to the nests.

Table 1: ***Information about birds equipped. Ages of some old birds were estimated and represent the minimum age, because they were banded when they were adults and breeders (i.e. bird banded in 1985, + 28).***

Age class	Birds	Age (yrs)	Sex	Equipment date
Old	O1	+ 28	Male	7/1/2009
	O2	+ 28	Male	7/4/2009
	O3	+ 23	Male	7/8/2009
	O4	+ 22	Male	7/8/2009
	O5	+ 22	Male	7/2/2009
	O6	23	Female	7/2/2009
	O7	22	Male	7/6/2009
Middle-Aged	MA1	17	Female	7/4/2009
	MA2	17	Male	7/6/2009
	MA3	15	Male	7/9/2009
	MA4	14	Male	7/9/2009
	MA5	14	Male	7/1/2009
	MA6	12	Male	7/9/2009
Young	Y1	8	Male	7/4/2009
	Y2	8	Male	7/1/2009
	Y3	8	Male	7/9/2009
	Y4	7	Male	7/7/2009
	Y5	6	Male	7/6/2009
	Y6	6	Male	7/6/2009
	Y7	5	Female	7/2/2009

Data loggers

The foraging activity was monitored through bio-logging approach (Ropert-Coudert and Wilson 2005) using cylindrical data loggers that measured 53 mm in length and 15 mm in diameter and weighed 17 g (M190-D2GT data-loggers, Little Leonardo, Japan). Their weight thus represented less than 3% of birds' weight (Phillips *et al.* 2003). Data-loggers were

recorded into a flash memory of 128 Mbit at 12-bit resolution. Devices were attached to the feathers on the centre of the lower back to minimize drag (Bannasch *et al.* 1994) using water proof Tesa® tape (Wilson and Wilson 1989). The handling of the birds lasted <10 minutes. Accelerometers were black and cylindrical. Acceleration was recorded along longitudinal (surge) and dorso-ventral (heave) axes between ±3G at 16 Hz (every 0.0625 s); while temperature and depth were measured every second between -20 and 50°C and 0 and 190 m, respectively. A quicker sampling (32Hz) has been suggested to be more appropriate for guillemots which are able to beat their wings at a high frequency under the water (Watanuki et al., 2006) but the sampling frequency we chose is more than sufficient for time budget reconstruction.

Data analysis

The data were downloaded from the logger onto a computer and analyzed using IGOR Pro software (Version 6.04, WaveMetrics, USA). Dives were defined as the period between descent below and ascent above 0.5 m and divided into descent, bottom and ascent phases. The bottom phase was defined as the period between when the rate of depth change became less than 0.2 m/s, and when it became greater than 0.2 m/s. For each individual dive we extracted automatically start and end times, total dive duration, maximum depth, duration of each phase, descent and ascent duration rate according to dive duration and number of sudden depth changes (termed undulations, see Wilson *et al.* 1992) in the depth profiles. From the acceleration and depth data, we derived the body angle (after correction from the angle of attachment on the birds' body, following Watanuki *et al.* 2006). Acceleration profiles also allowed us to reconstruct the fine-scale activity/time budget of birds during the trip (see Ropert-Coudert *et al.* 2004 for examples). Behaviours were categorized into: on land at the colony; in flight; on the water surface; and under the water (*i.e.* during dives).

Statistical analysis

Statistical analyses were conducted using R 2.11 (R Development Core Team, 2008). To compare body mass and travel durations, we use a generalized linear model (GLM) including age classes, sex of individuals and recovery time of the logger as fixed effects. We fitted a generalized linear mixed model (GLMM) to the dive distribution data, including age classes, sex of individuals as fixed effects and birds as random factor. All factors and their interactions were initially included in the model, and were then removed one by one when they did not

have significant effect on the parameter investigated. This was done until the best model, i.e. the model with the lowest AIC (Akaike's Information Criterion) was obtain. Results are presented as means ± S.D. and the significant threshold is set at 0.05.

Results

Old breeders made longer trips than middle-aged and young breeders (GLMs, t=2.368, p=0.030 and t=2.428, p=0.027, respectively) and older birds spent more time submerged than middle-aged (t=2.785, p=0.013) and young ones (t=3.018, p=0.008). During their trips, middle-aged guillemots gained significantly more body mass than young guillemots (t=-2.198, p=0.048), but not more than old birds (t=-0.357, p=0.727) (Table 2).

Table 2: ***Mean time budget for each age class (± SD). Different letters indicate significant differences (p< 0.05).***

Age group	Trip Duration (h)	Time submerged (h)	Weight gain (g/trip)
Young	9.45 ± 5.27^{a}	2.23 ± 1.17^{a}	-19 ± 32^{a}
Middle aged	9.32 ± 6.71^{a}	2.31 ± 1.45^{a}	20 ± 40^{b}
Old	$18.25 \pm 8.07^{a,b}$	4.31 ± 0.58^{b}	$8 \pm 18^{a,b}$

Table 3: ***Mean time budget during one foraging trip according to age class. Proportion of time spent under water in diving, in fly and landed on the sea.***

Age group	Proportion of time submerged (%)	Proportion of flight time (%)	Proportion of time on water (%)
Young	24	13	63
Middle aged	24	10	66
Old	25	14	61

Contrary to what we expected, we did not observe any differences between the age groups regarding the time allocation during the trip: on average, birds from all age classes spent ca. 63% of their trip at the water surface, ca. 24% engaged into diving activity, and 12% in flight (Table 3). Although these were not statistically different, old and young birds tended to fly slightly longer (on average 14 and 13%, respectively) than middle-aged birds (10% in

average) (Wilcoxon test, p=0.138 and p=0.945, respectively), while the latter seemed to spend longer at the water surface (66% vs. 61 and 63% for old (p=0.366) and young (p=0.251) birds in average, respectively).

Differences were found in the dive distributions according to the hour of day. For each group, a peak of diving activity was found between 22:00 and 4:00 but middle-aged birds (four of middle-aged birds) showed a supplementary peak between 6:00 and 10:00 (Figure 1). We divided a day in three parts: the first part corresponding to 4:00 to 11:59, the second one corresponds to 12:00 to 21:59, and the third part corresponds to 22:00 to 3:59. A significant difference was observed between middle-aged and young birds on the proportion of dive from 4 am to 12 pm (glmm, p=0.045), but not between older birds and, middle-aged and young birds (glmm, p=0.634 and P=0.095). No difference was observed in the other time parts.

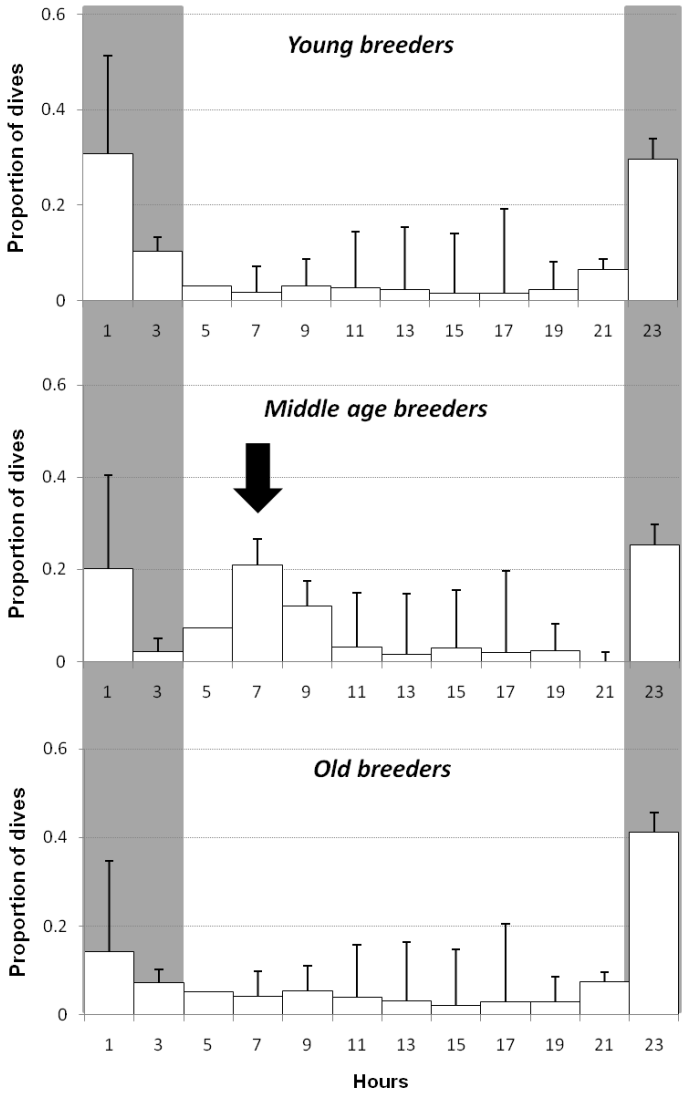


Figure 1: ***Mean dive distribution (± SD) of Brunnich's guillemots in Coats Island, according to the hour of the day, during a single incubating foraging trip, for three age classes. Hours in grey correspond to the boreal night (all deployments took place between the 2nd and the 10th of July 2009).***

Discussion

Despite shorter trips at sea, middle-aged breeders gained equivalent mass to that of old birds even though old birds spent more time submerged. In addition, young birds gained less mass than middle-aged birds, suggesting that they were less efficient in gathering food. It appears that old birds must be using a 24-h change over cycle, whereas other birds must be using a typical 12-h change-over pattern (Gaston *et al.* 2005). Young birds may be less efficient because they lack experience with the location of the best feeding areas and/or are less profficient at capturing prey. Such abilities probably can only be obtained through the accumulation of experience (Pärt 2001b; Cook *et al.* 2005; Davoren *et al.* 2003; Estes *et al.* 2003). This is especially plausible in guillemots because of their diverse diet (Elliott *et al.* 2008a), requiring a range of search and capture techniques specifically adapted to each prey. Given the high degree of foraging specialization documented for our population (Woo *et al.* 2008), we might expect that the specific capture techniques for a particular prey item take many several years to perfect.

Surprisingly, the apparent foraging superiority of middle-aged individuals did not be translated into a specific time budget, as birds from all age classes spent similar amounts of time submerged, in flight, or at the water surface. Given that most birds, on departure from the colony, head in the same direction (Elliott *et al.* 2008a), the similar flight time suggests that all age classes exploited similar foraging grounds, although this needs further confirmation. The only difference came in the timing of diving activity and we thus suggest that this difference should play a role in explaining why middle-aged birds were better foragers. Circadian rhythms in diving activity are often observed in seabirds as these coincide with the diel vertical migration of their prey (Hays 2003). The additional peak of the middle-aged birds occurs mid-morning (~three hours after sunrise) when the prey should be descending back down the water column. We can hypothesize here that middle-aged birds must have enhanced physiological or behavioural diving capacities that allow them to take advantage of the prey at that time. The peak occurs at the time of peak switch-overs, when males return to relieve females of their incubation shifts (Elliott *et al.* 2010), although our patterns were independent of sex. Given that timing of switch-overs is an important component of successful breeding strategies in auks (Shoji *et al.* 2011), perhaps middle-aged birds may have stronger pair bonds and are therefore less likely to be penalized by their partner for extending foraging shifts to include a productive mid-morning feeding bout.

Young birds are just establishing pair bonds while old birds may be fighting to maintain pair bonds in the face of reduced reproductive capabilities (Jeschke *et al.* 2007; Kim *et al.* 2011), or they have more confidence in their partner. In any case, the improvement would come through an increase in cooperative diving among the age classes, *i.e.* inexperienced birds learning from the elders. Despite that no foraging cooperation highlighted in thick-billed murres, cooperative diving has been shown to be a realistic option for diving birds (Hoffman *et al.* 1981; Tremblay and Cherel 1999; Takahashi *et al.* 2004a; 2004b).

Our results thus concur with the arguments of the Life-History Theory (Stearns, 1989): The greater diving effort of old birds despite lower food intake could indeed correspond to the first signs of senescence and the deterioration of the muscular efficiency (Hindle *et al.* 2009). If this is the case, we would expect them to stay longer at sea to catch indeed enough prey to favour their own body maintenance at the detriment of their young. In that sense, our results are in accordance with those derived from the evolution of breeding with age in some seabirds, *i.e.* that middle-aged have higher reproductive success (Nisbeth and Dann 2009), presumably partly due to better foraging efficiency. This recalls recent findings on another diving species, the little penguins *Eudyptula minor* (Zimmer *et al.* 2011b) and would also help understand the trends in breeding success in relation with age in some alcid species (DeForest and Gaston, 1996; Crespin *et al.* 2006). Such a similarity between foraging and breeding evolution according to age is particularly noteworthy when one takes into account the number of other factors that could be involved in the amelioration of breeding success with age, such as improvements in breeding site quality (Greenwood and Harvey 1982; Pärt 2001b), timing of reproduction (the Match/Mismatch hypothesis, cf. Durant *et al.* 2007; Gaston *et al.* 2009), and partner quality (Jeschke *et al.* 2007). This latter point deserves particular attention. If the success in foraging is established at the level of the individual, the success in a breeding attempt is shared between two individuals, at least in those species that share incubation (Shoji *et al.* 2011). Unequal partnership, i.e. one partner compensating for the lack of input from its partner, has recently been linked to individual traits (Lewis *et al.* 2006; Saraux *et al.* 2011b) and in the light of our findings we can wonder if obtaining an older mate would not be a relevant way for inexperienced birds to learn more rapidly.

Future studies should focus on fine-scale adjustments in dive parameters. Some biomechanical parameters related to buoyancy adjustment during a dive (Sato *et al.* 2002; Elliott *et al.* 2007) could be expected to be modulated by age and experience. Moreover, the energetic cost increases during the breeding cycle, and the cost increases gradually as the

chick grows (Gaston and Hipfner, 2006). Therefore, foraging strategies are different during chick-rearing phase (Jones *et al.* 2002; Elliott *et al.* 2008c). As climate change strongly impacts ice-associated wildlife in Hudson Bay, including guillemots (Gaston *et al.* 2005 and 2009), we can expect strategies to change with environmental conditions, so that when resources become limiting an individual would choose to preserve food for its own body maintenance rather than offspring growth (Suryan *et al.* 2002). Consequently the population size and structure would change as the effect on the different age-class individuals is the same.

Acknowledgments

We thank J. Provencher for help in the field. J. Nakoolak kept us safe from bears. R. Armstrong at the Nunavut Research Institute, M. Mallory at the Canadian Wildlife Service Northern Research Division, and C. Eberl at the Canadian Wildlife Service, in Ottawa, provided logistical support and help throughout the project. The Canadian Wildlife Service, Migratory Birds Division, 2007-08 International Polar Year, the Polar Continental Shelf Project, the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and the Fondation Albert II de Monaco also provided funds for this project and mission on field.

Annexe 3

Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks.

Sylvie Geiger, Maryline Le Vaillant, Thomas Lebard, Sophie Reichert, Antoine Stier, Yvon Le Maho and Francois Criscuolo

Abstract

One of the reasons for animals not to grow as fast as they potentially could is that fast growth has been shown to be associated with reduced lifespan. However, we are still lacking a clear description of the reality of growth-dependent modulation of ageing mechanisms in wild animals. Using the particular growth trajectory of small king penguin chicks naturally exhibiting higher-than-normal growth rate to compensate for the winter break, we tested whether oxidative stress and telomere shortening are related to growth trajectories. Plasma antioxidant defences (Oxy), oxidative damages levels (d-ROM) and telomere length (qPCR) were measured at the beginning and the end of the post-winter growth period in three groups of chicks (small chicks which either passed away or survived the growth period, and large chicks). Small chicks that died early during the growth period exhibited higher oxidative stress and lower telomere length than the two other groups. Here, we show that small chicks that exhibited catch-up growth grew faster at the detriment of body maintenance mechanisms as shown by (i) higher oxidative damage and (ii) accelerated telomere loss. Our study provides the first evidence for a mechanistic link between growth and ageing rates under natural conditions.

Introduction

Size is a key characteristic of living beings because it has major impacts on an organism's biomechanical and physiological traits, and contributes to survival through energetic or anti-predation effects (Schmidt-Nielsen 1984). Body size has thus strong effects on fitness, and the incredible size variability among organisms has attracted much attention of many studies in the context of life-history theory (Arendt 1997). Of particular interest to ecological studies is

the display of intra-specific size variability and its evolutionary consequences. For example, differences in intra-specific body size have been associated with differences in survival (Gagliano & McCormick 2007) and reproductive rates (Altmann & Alberts 2005).

The way that size impacts upon fitness is not simply a question of "eating when big or getting eaten when small" but also depends on how optimal size is reached for a given life stage. Intuitively, one would expect large size to be achieved quickly through fast growth and thus organisms would grow as fast as possible. However, it is now well-known that growth rates are slower than the maximum potential, one of the reasons (other than insufficient food availability or physiological constraints such as changes in developmental maturity of tissues, Ricklefs 1969) being that high growth rates carry fitness costs, and understanding the role of early life growth trajectories only recently became a central focus in evolutionary medicine and ecology (Metcalfe & Monaghan 2001; Gluckman & Hanson 2004).

Growth period duration and growth rate are flexible traits mainly because they depend on resource availability and parental feeding strategies (Suttie *et al.* 1983). Natural food stocks being variable in quantity, quality or even in their accessibility implies that growing organisms are subjected to alternative periods of low or high energy intake. Given the strong relationship between size and fitness, growth compensation is expected once feeding conditions turn adequate again for individuals that have had to face a bad nutritional period. Growth compensation can be reached either through delaying age at maturity and extending the growth period (De Block *et al.* 2008) or by displaying accelerated growth rates over the normal period of time growth usually occurs (Metcalfe & Monaghan 2001). Although compensatory growth is known to occur in wild conditions (Bjorndal *et al.* 2003, Johnsson & Bohlin 2005), the physiological associated-costs and the impact on reproduction have only been previously studied in laboratory conditions (Trinidadian guppies, *Poecilia reticulate*, Auer et al. 2010; zebra finch, *Taeniopygia guttata*, Criscuolo *et al.* 2008).

Despite its short-term benefit (*i.e*. reaching an adequate size at fledgling), one important long-term drawback of growth compensation has been suggested to be the associated reduction of longevity (Ozanne & Hales 2004). However, this suggestion is mainly based on experiments conducted under controlled environmental conditions and only scarce evidence of reduced longevity as a cost of accelerated growth has been described in free living species (Johnsson & Bohlin 2010).

The proximal mechanisms underlying the growth-ageing relationship remain to be defined (Metcalfe & Monaghan 2003). Among the potential candidates, oxidative stress has been suggested to play an important role (Alonzo-Alvarez *et al.* 2007, De Block & Stoks 2008). Oxidative stress is one of the main factors implicated in ageing theories (Beckman & Ames 1998) and may trigger quicker ageing notably *via* accelerated telomere erosion (von Zglinicki 2002; Terry-Adkins *et al.* 2009). Indeed, telomeres form the termini of chromosomes and their reduction with age is one of the main mechanisms explaining cell senescence (Monaghan & Haussmann 2006). Until now however, there has been no data examining whether oxidative stress and telomere erosion may be observed in young individuals which had to catch-up from a bad start in wild conditions. In the present paper, we therefore tested the hypothesis that compensatory growth naturally occurring in king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) chicks induces an oxidative stress which ultimately results in higher telomere shortening rates over the growth period.

Methods

Our study was conducted in the colony of "La Grande Manchotière" (approx. 24 000 breeding pairs), Possession island, Crozet archipelago (Terres Australes Antarctiques Françaises) located 46° 25'S; 51° 52'E. The study began at the end of the austral winter and ended the next summer when chicks started moulting (end of the main second growth period).

The growth period in king penguin

Briefly, the growth period of king penguin chicks can be divided in three phases (Fig. 1). Following hatching, a first rapid growth phase (roughly 2.5 months) occurs, which is then interrupted by the arrival of the winter period (i.e. a winter break phase of approximately 4.5 months). Indeed, following a sharp drop in marine resources in the subantarctic area in early May, parents are required to rejoin the marginal sea-ice (some 1800 km South off their colonies) to forage at sea (Bost *et al.* 2004). Winter is then most sensitive period for king penguin chicks which are left fasting in the colony over prolonged periods of time (Cherel *et al.* 1987, Descamps *et al.* 2002). A second growth period occurs in the subsequent austral summer, leading to complete maturation of the chicks (roughly 3 months, Stonehouse 1960; Descamps *et al.* 2002). Therefore, complete growth spreads out over 11-months (one of the longest growing period in birds) mainly because parental feeding and consequently growth is

interrupted during winter. The king penguin is then the only seabird species in which the chick has to face the Subantarctic winter period alone while its parents are foraging at sea. During this time roughly half of the chicks are never fed by their parents and then suffer from a high mortality (Weimerskirch *et al.* 1992). Interestingly, if chicks differ in body mass and size at the beginning of the last phase of growth (when the winter fast ends), they nevertheless all seem to reach similar values at fledging (3 months later, Verrier 2003), suggesting that different growth rates may be exhibited by chicks during the post-winter growth phase.

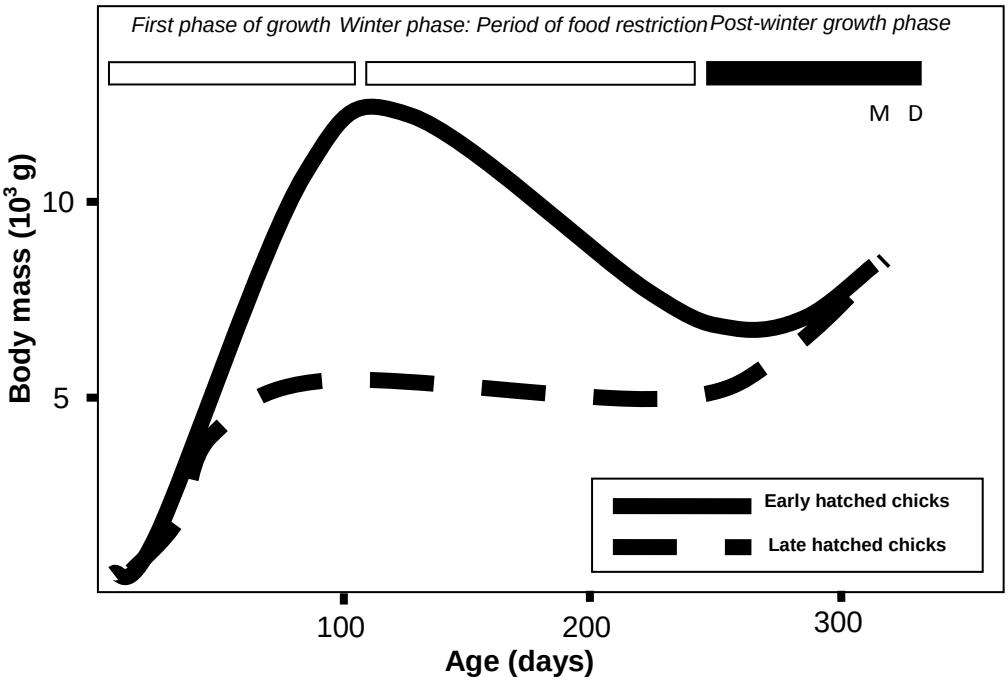


Figure 1: ***Representation of body mass dynamics of king penguin chicks followed over their three successive phases of growth. Both early hatched chicks (January-early February) and late hatched chicks (late February to early March) are represented. The whole period of development lasts around 11 months. In the present paper, we focused on the last part of development (black bar) preceding the moult (M) and departure at sea (D). Adapted from Stonehouse 1960 and Verrier 2003.***

Bird sampling

To obtain a broad range of post-winter growth trajectories, we visually chose large chicks (n = 14; BM between 6.1 and 10.35 kg) in September while small chicks (n = 44; BM between 2.6 to 5.4 kg) were branded until October 2008 to compensate for the high mortality rate of this group. Indeed, while no large chicks actually died from September until fledging, a part of the chicks of the small group were victims of predation and starvation. We have no data concerning the hatching date of these birds, but small chicks were expected to grow faster since offspring have a comparable size when leaving the colony for their first trip to sea, independently of their hatching date (Verrier 2003). Chicks were identified with a plastic band on the flipper. We ended the study with 28 birds at fledging, of which 14 were initially small chicks. After the beginning of November, no death was recorded. Whereas only values from the surviving small chicks were taken into account for analysis of changes in oxidative stress and telomere length in relation to growth rate, we nonetheless checked whether the small birds that died early in the study presented differences in initial values of these variables (n=17).

Growth measurements

Chicks were captured using a hooked pole (2m long), and were immediately immobilized by hand. Upon capture, chicks were hooded in order to reduce handling stress. They were then carried to a facility close to the colony where a blood sample was taken and where body size and mass were measured. No manipulation exceeded 20 min in total and the chicks were released at the place of capture. From the beginning of September, the chicks were weighed (± 4g) every 15 days using a platform balance (Kern IT60K2LIP) and morphometric measurements were taken: the fully extended flipper length was taken from the ventral side of the humeral head to the tip of the flipper. Plastic flipper bands were removed after the beginning of the moult. All chicks departed to sea on average 15 days (range 7-30 days) after the last manipulation.

Oxidative stress and telomere measurements

Blood samples from the flipper vein were taken both at the end of the winter (August - September), i.e. during the first morphometric measurement, and when the plastic flipper band was removed (during moult, last capture, November - January). Samples were centrifuged, plasma and red blood cells separated and frozen at -80°C until analysis was

carried out at the laboratory (Department of Ecology, Physiology and Ethology, Strasbourg, France) until analysis. Plasma concentrations of reactive oxygen metabolites (d-ROMs) and of the antioxidant barrier (OXY-ADSORBENT) were measured using Diacron tests (Diacron International, Italy) as previously described in penguins (Beaulieu *et al.* 2010; Costantini et al. 2006 for a detailed description of the methodology). Mean coefficient of intra-individual variation was of 6.91± 1.95% and 3.94 ± 1.33%, while mean inter-plate variation was of 9.73 ± 1.31% and of 10.29 ± 2.06%, for OXY-ADSORBENT and d-ROMs tests, respectively.

Telomere length was determined using DNA extracted from red blood cells following the quantitative real-time amplification (qPCR) protocol adapted for birds and described by Criscuolo *et al.* 2009. Primer sequences for telomere amplification were similar to previous studies (Criscuolo *et al.* 2009, Bize *et al.* 2009) and as a single control gene we used the *Aptenodytes patagonicus* zinc finger protein (NCBI accession number AF490194), with primer sequences defined by Primer 3 software as: (Royal1: 5'-TACATGTGCCATGGTTTTGC-3'; Royal2: 5'-AAGTGCTGCTCCCAAAGAAG-3'). Primer concentrations in the final mix were 200 mM for telomere length determination and 300 mM for the control gene. Telomere and control gene PCR conditions were 10 min. at 95°C followed by 30 cycles of 30 s at 56°C, 30 s at 72°C and 60 s at 95°C. Standard electrophoresis on a 1.5 % agarose gel run in standard TBE buffer (90 V for 10 min. and 130 V thereafter for 30 min, ethidium bromide staining) was used to determine qPCR amplicon sizes of the control gene (170 bp) and of the telomere amplification product (darker band between 50 and 100 bp). All samples were measured on one plate for telomere amplification, and another plate for the control gene amplification. Amplification efficiencies of the qPCR run were 104 and 100% (telomere and ZENK, respectively). Mean intra-individual variation was 1.56 ± 0.20% for the telomere assay, and 1.47 ± 0.17% for ZENK assay. Because of either lack of volume of plasma or of DNA quality, only 16 birds were used in the analysis of oxidative status (measurement of reactive oxidant metabolites – d-ROMs, antioxidant power of the sample - OXY) and telomere dynamics respectively. Sex determination was done on DNA extracted from red blood cells following a method adapted from Griffiths *et al.* 1998.

Data Analyses

Linear mixed models (SPSS V. 18) were used to examine the dynamics of changes in body mass, wing length d-ROM and OXY, and telomere length experienced by the chicks over the study period. To analyse these longitudinal data set, random effect of individual identity (both

intercept and slope) was accounted for, to control for non-independence of repeated measurements on the same individual. Group and sex were used as fixed factors, and the duration of the post-winter growth period which was actually investigated was included as a covariate to control for the fact that large birds took a shorter time to resume their post-winter growth (on average 50 days) than did small chicks (100 days). Normality was tested afterwards, using the residuals of the model (Kolmogorov-Smirnov test, all $P > 0.05$). A regression analysis was finally used to explicitly test the links between oxidative damage levels and telomere loss. Differences in initial values of growth, oxidative stress and telomere length (recorded at the beginning of the post-winter growth) among small chicks that resumed growth, small chicks that died early in the study and big chicks were tested using a linear model with group as a fixed factor, post-hoc comparisons being done using a Tukey test. All tests were two-tailed and $P < 0.05$ was considered significant. Values are given as means ± SE.

Results

Initial characteristics of small chicks that died early in the study

Table 1 describes the initial state of the chicks followed during the study (small chicks that died and survived until fledging, and big chicks). Chicks differed in body mass, as a result of our experimental design, but also in body size: small chicks (of both sub-groups) were lighter and smaller than big ones. Interestingly, those small chicks that did not survive the growth period exhibited lower plasma antioxidant capacities (Tukey test $P = 0.005$ vs. other surviving small chicks, $P < 0.001$ vs. big chicks), higher plasma levels of oxidative damages (Tukey test $P = 0.041$ vs. other surviving small chicks, $P = 0.08$ vs. big chicks) and lower initial telomere lengths than big chicks (Tukey test $P< 0.001$, Table 1). However, telomere length was comparable among the two surviving groups of big and small chicks at the beginning of the experiment (Tukey test, $P = 0.67$). Males and females presented similar initial body masses (6.12 ± 0.46 *vs.* 5.94 ± 0.26 kg, $F_{1, 27} = 0.11$, $P = 0.746$), structural sizes (284.8 ± 4.9 *vs.* 283.5 ± 2.7 mm, $F_{1, 27} = 0.11$, $P = 0.826$), antioxidant capacities (262.6 ± 13.8 *vs.* 295.9 ± 18.6 µmol HCLO neutralized / mL, $F_{1, 15} = 1.71$, $P = 0.208$) and oxidative damage levels (62.2 ± 26.5 *vs.* 73.6 ± 19.6 mg H_2O_2 / dL, $F_{1, 15} = 0.10$, $P = 0.756$). The body conditions calculated using the residuals between body mass and flipper length were significantly different between small chicks that naturally died and big chicks (Tukey test, $P = 0.012$), but did not differ between

sexes (0.05 ± 0.52 *vs.* -0.18 ± 0.29, $F_{1, 27} = 0.01$, $P = 0.908$).

Table 1: ***Mean (± SD) body mass, flipper length, body condition, oxidative balance indices and telomere length of king penguin chicks being either large (n = 14) or small (n = 14) at beginning of the post-winter growth. Duration of this post-winter growth period is also indicated for both groups of birds. Differences between initial size groups were tested using a Linear Model. Normality was verified in all cases using Kolmogorov-Smirnov tests (all P > 0.16). Significant P-values are reported in bold.***

	Large chicks	Small chicks that died	Small chicks that survived	*F*	*P*
Variable					
Body mass (10^3 g)	8.1 ± 1.1	3.2 ± 0.4	3.9 ± 0.8	133.4	< 0.001
Wing length (mm)	307. 9 ± 5.9	259.8 ± 3.7	260.4 ± 4.0	48.3	< 0.001
Body condition (residuals mass / size)	0.32 ± 0.35	-0.57 ± 0.31	-0.28 ± 0.44	4.7	0.015
Antioxidant capacity (µmol HCLO neutralized / mL)	309.5 ± 14.8	167.1 ± 8.8	257.1 ± 13.4	52	< 0.001
Oxidative damage (mg H_2O_2 / dL)	36.5 ± 15.8	132.6 ± 16.2	81.1 ± 13.5	4	0.029
Telomere length (T/S ratio)	1.31 ± 0.15	0.54 ± 0.10	1.48 ± 0.20	23.6	< 0.001
Recorded post-winter growth period (days)	57.3 ± 23.4	10.5 ± 4.0	100.1 ± 15.5	129.2	< 0.001

Post-winter growth rates

The growth period was longer in small than in large birds (Table 1), pointing out that those small birds took longer to resume their growth and to reach the adequate body condition or size for their departure at sea. There was an overall significant effect of chick group (i.e. initial body size) on body mass growth, small chicks accumulating body mass at a higher rate

than large chicks (slope values, small chicks: 0.078 ± 0.004, mean coefficient of variation 6.7%; large chicks: 0.049 ± 0.007 g.day^{-1}, mean coefficient of variation 24.2%, Fig. 2, Table 2a). The same effect was found in flipper length growth (small chicks: 0.504 ± 0.036 mm.day^{-1}, mean coefficient of variation 8.0%; large chicks: 0.212 ± 0.040 mm.day^{-1}, mean coefficient of variation 29.9%, Table 2b), thereby indicating growth rate differences reflected both changes in body reserves and body size. The higher growth rate exhibited by small chicks resulted in a body mass comparable with large chick when all birds left the colony (10.51 ± 0.32 (small) *vs.* 11.38 ± 0.33 kg (large chicks), $F_{1, 27} = 3.607$, $P = 0.164$), although small chicks still had smaller flippers (303.4 ± 1.8 vs. 320.9 ± 1.8 mm, $F_{1, 27} = 47.7$, $P < 0.001$). Therefore, small chicks were initially smaller in mass and size, but grew more rapidly after the winter and did compensate totally in body mass and partially in size for their initial bad start. There was no effect of sex on final mass (males, 11.74 ± 0.47 *vs.* females,10.68 ± 0.26 kg, $F_{1, 27} = 3.66$, $P = 0.067$) or body size (males, 313.8 ± 2.7 *vs.* females, 311.6 ± 1.5 mm, $F_{1, 27} = 0.45$, $P = 0.509$).

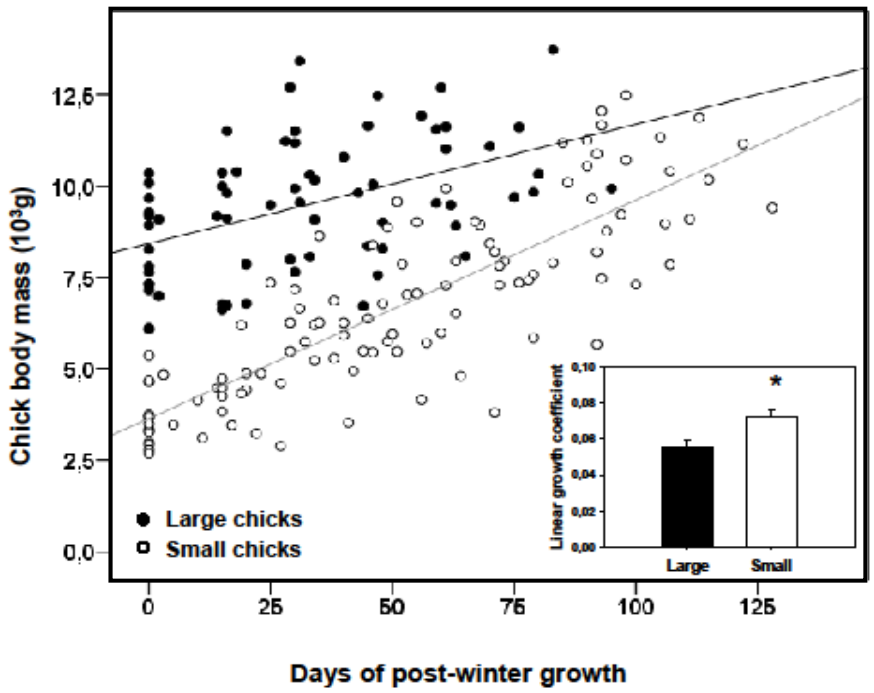


Figure 2: ***Body mass growth trajectories of two groups of small (open circles) and large (filled circles) king penguin chicks measured during the post-winter growth period (between September and December). Linear regression values: small chicks, $r^2 = 0.69$, $F_{1, 108} = 241.0$, $P < 0.001$; large chicks, $r^2 = 0.21$, $F_{1, 67} = 17.9$, $P < 0.001$. Inset: mean linear growth coefficients differ significantly between the two groups, small chicks growing at a higher rate than large chicks during the post-winter growth period ($P < 0.001$, see Table 2 for statistics). Bars represent mean ± SE.***

Table 2: ***Results of separate Linear Mixed Models analysing the differences among our two experimental groups (large and small king penguin chicks at the end of the winter) on changes over time of: (a) body mass, (b) flipper length, (c) plasma antioxidant capacity, (d) plasma levels of oxidative damages and (e) telomere length. In each case, chick gender was used as a fixed factor and post-winter growth duration (time) as a covariate to correct for the difference in the total length of the growth period observed between the two groups of chicks. Significant terms are reported in bold, and non-significant terms were dropped sequentially.***

Variable and explanatory factors or covariates	D	F	P
a. Body mass growth			
Group	1, 32.1	62.92	**<0.001**
Post-winter growth period (days)	1, 150.4	303.98	**<0.001**
Group x Post-winter growth period (days)	1, 150.4	7.83	**0.006**
Sex	2, 22.3	0.42	0.66
b. Flipper length growth			
Group	1, 28.8	116.39	**<0.001**
Post-winter growth period (days)	1, 146.6	353.73	**<0.001**
Group x Post-winter growth period (days)	1, 146.6	52.4	**<0.001**
Sex	2, 24.1	0.15	0.86
c. Modification of the antioxidant capacity			
Group	1, 31.7	8.97	**0.005**
Post-winter growth period (days)	1, 20.0	2.7	0.116
Group x Post-winter growth period (days)	1, 20.1	5.56	**0.029**
Sex	2, 18.5	0.33	0.57
d. Modification of the oxidative damage level			
Group	1, 30	0.78	0.385
Post-winter growth period (days)	1, 30	6.09	**0.021**
Group x Post-winter growth period (days)	1, 30	4.88	**0.037**
Sex	2, 30	0.07	0.8
Body mass growth	1, 30	4.21	**0.044**
e. Total telomere loss			
Group	1, 35.9	1.13	0.3
Post-winter growth period (days)	1, 18.8	4.12	0.057
Group x Post-winter growth period (days)	1, 18.8	5.41	**0.031**
Sex	2, 23.2	0.72	0.41

Post-winter oxidative stress

Small chicks presented a lower mean antioxidant capacity of the plasma over the study than large chicks (262.53 ± 9.00 *vs* 287.71 ± 10.45 µmol HCLO neutralized / mL, Fig. 3, Table 2c). The dynamic of change of plasma antioxidant capacity was also different among the two groups (small, + 1.45 ± 18.69 *vs.* large, -36.5 ± 21.6 µmol HCLO neutralized / mL). Small chicks also exhibited an increase in their oxidative damage plasma levels while it was slightly reduced in large birds (+74.7 ± 20.6 *vs.* -27.2 ± 23.9 mg H_2O_2 / mL, Fig. 3, Table 2d). Final antioxidant capacities were not different among groups (small, 270.3 ± 10.5 *vs.* large, 276.1 ± 11.59 µmol HCLO neutralized / mL), but chicks which were initially small exhibited overall higher levels of oxidative damage than large chicks (ending levels: 163.1 ± 17.8 *vs.* 83.4 ± 19.7 mg H_2O_2 / mL, Table 2d). In fact, there was a positive correlation between the final oxidative damage levels and the rates of body mass growth (residual oxidative stress, r^2 = 0,41, $F_{1, 15} = 7.57$, $P = 0.019$). Again, there was no sex effect on these parameters ($P > 0.05$).

Post-winter telomere shortening

At the end of the winter, both small and large chicks started their growth period with a similar telomere length (Table 1), with no sex differences (males, 1.42 ± 0.22 *vs.* females, 1.38 ± 0.14 T/S, $F_{1, 15} = 0.03$, $P = 0.875$). On average, telomere length was shortened during the post-winter growth (from 1.40 ± 0.10 to 1.05 ± 0.11 T/S, Table 2e). Males and females presented a comparable decrease in their telomere length and there was no impact of growth period duration on telomere loss (Table 2e). However, the total telomere loss was higher in small than in large chicks (-0.55 ± 0.17 *vs.* -0.011 ± 0.18 T/S ratio, Table 2e, Fig. 4), the duration of the growth period being non-significant (Table 2e). Small chicks ended with a mean telomere length of 0.80 ± 0.13 T/S ratio and large birds with 1.22 ± 0.14 T/S ratio, telomere length being comparable between sexes (males, 1.30 ± 0.16 *vs.* females, 1.15 ± 0.09 T/S, $F_{1, 22.9} = 0.65$, $P = 0.43$).

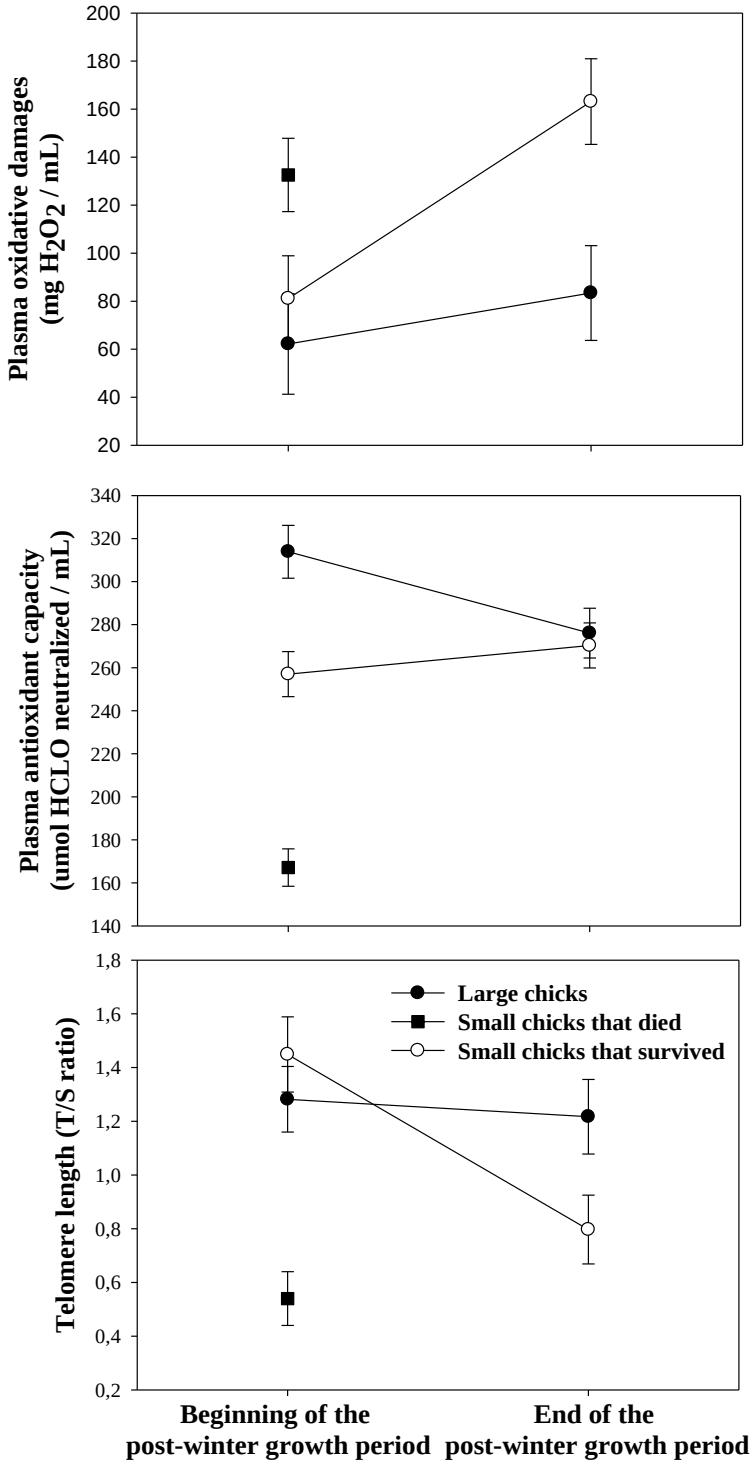


Figure 3: ***Mean (± SD) plasma oxidative damage levels (upper panel), plasma antioxidant capacity (middle panel) and telomere length (lower panel) in king penguin chicks are indicated both at the beginning and the end of the post-winter growth period. Chicks were separated in three groups at the end of the winter in relation to their size (see text for details), with two groups of small chicks that either passed away naturally at the early beginning of the longitudinal following, or that resumed growth successfully. (Letters indicate significant differences, see tables 1 and 2 for detailed statistics).***

To sum up, chicks from the small group were growing faster, and displayed higher final oxidative damage plasmatic levels than chicks from the large group. Interestingly, there was a correlation between the absolute values of total telomere loss and of plasmatic levels of final oxidative damage, i.e. the higher the damages, the larger the telomere loss throughout the post-winter growth period (regression, y = -0.006x + 0.402, r = 0.63, $F_{1,15}$ = 9.13, *P*=0.009, Fig. 4, the impact of antioxidant capacity being non significant, $F_{1,15}$ = 1.21, *P*=0.29). Additionally, those birds that resumed their growth with a better body condition were also those having lost more telomere sequences, independently of their sex ($F_{1, 15}$ = 4.84, y = -0.238x + 0.007, r^2 = 0.271, *P* = 0.047, sex effect, $F_{1, 15}$ = 4.18, *P* = 0.062).

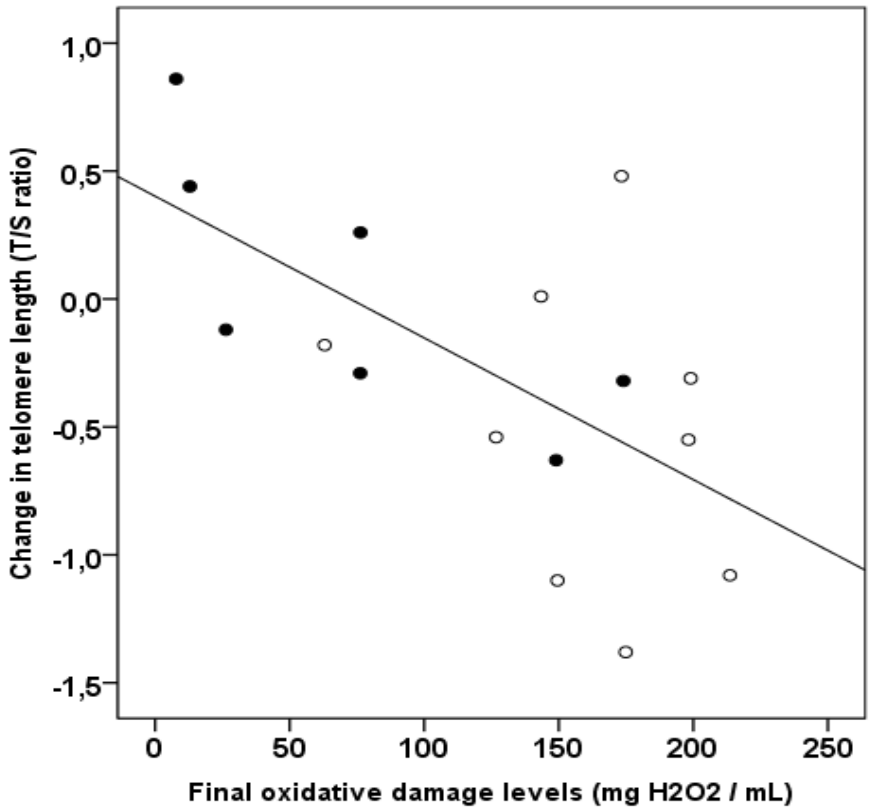


Figure 4: ***Significant linear relationship between telomere loss and oxidative damage levels at the end of the growth period of king penguin chicks, which were either small (open circles) or large (filled circles) at the beginning of the post-winter growth period. See text for details.***

Discussion

The present work gives, to our knowledge, one of the first proximal explanations about how growth can modulate ageing rate in a wild species. In addition to their implications in ageing theories (Nemoto & Finkel 2004; Monaghan & Haussmann 2006), oxidative stress and

telomere loss have been recently both negatively linked to reproductive success and survival rates in several free ranging bird species (Bize *et al.* 2008, 2009; Salomons *et al.* 2009). Therefore, our results highlight that in natural conditions, oxidative stress and telomere loss are likely to link growth to ageing.

Fast growth in king penguin chicks

King penguins are set apart from other bird's life histories by the exceptionally long chick growth pattern which is interrupted by a winter break (Stonehouse 1960, Fig. 1). In fact, parental feeding events are irregular throughout the winter, leading to a large variety of body mass dynamics, which ranges from mass stability to important loss and sometimes even death by starvation (Stonehouse 1960, Cherel *et al.* 1987, Weimerskirch *et al.* 1992, Verrier 2003). Our data confirmed that body mass and body size can be extremely different among chicks at the end of the winter phase. But, importantly, we also show that small chicks are able to grow faster than large chicks during the two months prior to fledgling, thereby catching-up for their initial delay. The fact that individuals with the lowest body mass exhibited the fastest growth rate when good conditions are restored is consistent with previous studies in the field (Johnsson & Bohlin 2005) and the laboratory (Jobling *et al.* 1994). Compensatory growth has previously been described in wild animals (Suttie *et al.* 1983; Bjorndal *et al.* 2003; Johnsson & Bohlin 2010), and our study raised some intriguing questions such as why and how might an altricial chick actually exhibit compensatory growth? The former question relates to developmental constraints such as a body condition threshold or the time schedule necessary to resume growth (Carrier & Auriemma 1992) which penguin chicks may be subject to. This is likely to be the case either before the winter period starts (to reach a sufficient size and mass to successfully survive the winter food shortage), but also after the post-winter growth when chicks have to accumulate enough energy (*i.e.* proteins) stores to resume complete feather development, a prerequisite for departure at sea (Corbel *et al.* 2009).

The second question concerns the nature of the mechanisms enabling small chicks to show a higher growth rate than large ones. If compensatory growth is likely to involve hyperphagia (Nicieza & Metcalfe 1997), we did not determine how frequently small chicks were fed by parents. This is likely to be a key point since parental feeding of king penguin chicks during the third phase of growth can be assumed either by both parents or only by one of them (for 65% of the chicks during the last month before moult, Corbel 2008). In addition, alloparental feeding has been previously observed in this species and it may allow small chicks to be fed

at a higher rate once the big chicks have started to quit the colony. However, alloparental feeding is more frequent during the winter period (Lecomte *et al.* 2006) and parents have little to gain keep feeding unrelated chicks. Hyperphagia is not the unique parameter enabling full growth catch-up and adaptations of other components of the energetic balance (*e.g.* energy expenditure) obviously appear as important modulators of growth rate. Reduction in metabolic rate has been evoked as an adaptation to accelerate growth (Bayne 2000) while, on the contrary, other data described that it carries increased metabolic costs (McKenzie *et al.* 2003). Whether king penguin chicks use physiological (local body temperature reduction, moult delay) and behavioural (social thermoregulation in crèches, reduced conspecific aggressiveness or locomotor activity) adjustments in order to decrease their overall energy expenditure and fuel faster growth rates remains to be determined.

Impact of fast growth on oxidative stress

Fast growth has been previously reported to have adverse effects on longevity (Ozanne & Hales 2004, but see Johnsson & Bohlin 2005). Chronic production of harmful molecules by aerobic metabolism is inevitable in the form of reactive oxygen species (ROS) and one simple (but not always obvious) assertion is that fast growth implies higher metabolic / oxygen consumption rates and exposition to ROS, leading, if organism defences are inadequately low, to a premature accumulation of important cell damages (Beckman & Ames 1998, Mangel & Munch 2005). Even if the core of this hypothesis can be discussed (Criscuolo *et al.* 2008), two previous studies have pointed out that decreased antioxidant defences may results from fast growth and suggested, despite presenting no data on oxidative damages, that oxidative stress may be part of the link between growth and lifespan (Alonso-Alvarez *et al.* 2007, De Block & Stoks 2008). If we sum-up our data obtained on oxidative status, we found that a high post-winter growth rate was associated with increased oxidative damages. Therefore, it seems that in our bird model, growing fast induced a higher and unbalanced ROS production and that it is hardly possible for penguin chicks to both sustain rapid development and to maintain an adequate investment in body maintenance. Few data are available about how ROS production may be modified by growth rates. Fast growth transgenic mice showed enhanced lipid peroxidation or ROS production (Rollo *et al.* 1996). On the other side, bad early nutritional conditions are known to impair in the long-term the functioning of antioxidant network (Blount *et al.* 2003). We cannot exclude that our observations only result from the bad start (during the first phase of growth) of the post-winter small chicks (*e.g.* dead

small chicks suffered higher initial oxidative stress). Therefore, without more detailed data on the ontogeny of mitochondrial and antioxidant mechanisms during chick development, we are yet in the expectative concerning the exact nature of the growth / oxidative stress relationship.

Impact of fast growth on telomere loss

Long-term impairment of antioxidant functions has been found 12 months after a growth acceleration in rats (Terry-Adkins *et al.* 2008) and chronic oxidative stress is known to be at the origin of many age-related diseases (Valko *et al.* 2007). In parallel, correlation between oxidative stress and telomere shortening is well-known from *in vitro* studies because of the extreme frailty of telomeric DNA to ROS (von Zglinicki 2002). Association between growth rate and oxidative stress or between growth rate and telomere loss have previously been described *in vivo* (see Monaghan & Haussmann 2006, Monaghan *et al.* 2009 for review), but this is the first characterization of a potential relationship between growth rate, oxidative stress and telomere loss in a wild species. The impact of fast growth in king penguin chicks on telomere loss is in accordance with previous work conducted on laboratory rats (Terry-Adkins *et al.* 2009). We also pointed out that, independently of the growth trajectories, ending with a good body condition was also associated with a higher loss of telomere sequences. This further suggests that fat accumulation (which can reach more than 20% in pre-moulting chicks, Cherel *et al.* 1993b) is balanced against telomere maintenance mechanisms in penguins, supporting previous negative relationships found between obesity and telomere length in humans (Valdes *et al.* 2005, Zannolli *et al.* 2008). Still, other factors may be responsible for the higher telomere loss encountered by small chicks. It is well known for example that telomere dynamics are related to physiological and social stress (Haussmann & Marchetto 2010, Kotrschal *et al.* 2007, Epel *et al.* 2004) which are regulated primarily by endocrine networks such as the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. Given the particular role of corticosterone in fasting physiology (*i.e.* increases when body reserves are low) and its impact on growth rate (delayed growth), small chicks may have experienced higher chronic corticosterone levels. High corticosterone induces a decrease in antioxidant capacities (Stier *et al.* 2009), which may be ultimately responsible for a sharper decrease in telomere length. One direct impact of stress on telomere length is mediated *via* the reduction of specific enzyme activities such as the telomerase (Haussmann *et al.* 2007, but see Terry-Adkins *et al.* 2009), which is also known to be decreased by cortisol in humans (Choi *et al.* 2008). Since telomerase activity is maintained throughout life in long-lived birds (Haussmann *et al.* 2007),

irreversible ability of triggering telomerase due to bad early-life programming could also lead to accelerated telomere loss after the growth period ceased, amplifying the early-growth modulation of ageing.

In the king penguin, an entire year is needed to successfully fledge a chick with the consequence that adults can only attempt to breed on time every second year (Olsson 1996). Therefore, breeding late in the season is likely to produce small chicks (both at the entrance and at the end of the winter). In our study, we did not determine the hatching date of our chicks and we can not rule out the possibility that large and small chicks are rather early and late chicks. In that case, their growth trajectories may differ because these chicks are not sampled at the same point of the growth trajectory, and instead of growth compensation we are measuring absolute growth rates, more or less high depending of growth stages. However, a previous study outlined that early and late chicks strongly differed in their pre-winter growth rates, suggesting that chicks must reach the same degree of organism maturation when the winter fast begin (van Heezik *et al.* 1993). We indeed observed in a recent field work that the first fledging chick of a 2009 cohort was a late hatching chick. In this particular species, with a unique growth pattern, the winter growth break may also synchronise all chicks before entering their last maturation phase before fledging.

Small chicks that died early in the experiment were those presenting the lower telomere length. This supports the view that telomere length may be a good predictor of future survival rate (Haussmann *et al.* 2005, Bize *et al.* 2009). Even if it deserves future experimental confirmation and long-term longitudinal studies to assess the ultimate consequences of increased telomere loss during early life in penguins (*e.g.* shortened lifespan), our study supports the view that telomere loss represents one proximal explanation of the growth-ageing trade-off (Metcalfe & Monaghan 2003). This contributes to explain why, in general, growth rates are constrained by selection to a sub-maximal level.

Acknowledgments

We are grateful to G. Le Glaunec, P. Gabriel, C. Saraux, K. Griffiths and O. Prud'Homme for help on the field and discussion on a previous draft, H. Gachot for sex-determination, and the French Polar institute (IPEV) for providing financial support for this study. All procedures were approved by an independent ethics committee commissioned by the French Polar

Institute. Entering the colony, handling chicks and sampling was allowed by a permit (n°2008-71) obtained from the Prefet of and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Crédits photos

M. Le Vaillant

O. Prud'Homme

K. Woo

Résumé

La théorie des traits d'histoire de vie est basée sur le principe d'allocation d'énergie optimale entre la maintenance et la reproduction. À un jeune âge, les espèces longévives favorisent leur maintenance, pour ensuite progressivement favoriser leur reproduction lorsqu'ils prennent de l'âge et acquièrent de l'expérience dans les tâches liées à la prospection alimentaire et la reproduction. Ils favorisent de nouveau leur maintenance lorsqu'ils atteignent un stade correspondant à la sénescence. Etant donné que les stratégies de recherche alimentaire sont le point central des compromis d'allocation d'énergie, une des hypothèses de ce succès reproducteur âge-dépendant réside en la capacité des individus à améliorer leur efficacité de prospection alimentaire. Nous nous sommes donc demandé quels sont les effets de l'âge et de l'expérience sur les comportements de recherche alimentaire chez une espèce d'oiseau marin longévive, le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*). Nous avons étudié les stratégies de recherches alimentaires chez des reproducteurs d'âge et d'histoire reproductrice connus à différentes échelles.

Nous avons mis en évidence qu'avec l'âge et l'acquisition d'expérience, le manchot royal de Crozet adopte diverses stratégies leur permettant de réduire leur effort de recherche alimentaire : optimisation de l'effort fourni durant les phases de transit de la plongée ou dans le choix des proies. L'effort excédentaire dans la recherche alimentaire produit par les jeunes reproducteurs se répercute sur leur succès reproducteur. Néanmoins, nous n'avons pas clairement mis en évidence d'effet de l'âge et/ou de l'expérience sur l'efficacité de pêche. Nos résultats suggèrent que l'efficacité de recherche alimentaire serait plus liée à des processus physiologiques une fois que les individus ont atteint le stade reproducteur, et notamment à certains processus de vieillissement cellulaire.

Mots clés : Âge, Expérience, Qualité, Stratégies de recherche alimentaire, Bio-logging, Manchot Royal, Oiseaux marins longévifs, Suivi à long terme.

Abstract

Life history theory predicts that long-lived species should firstly favour their survival at young ages since their chances to engage in future reproductive attempts is high, and then progressively favour their reproduction when growing old. This theory has received much support from experimental and field data as reproductive success often increases with age until the individual reaches senescence. One explanation of age-dependent reproductive performance could be the improvement in foraging efficiency with age and acquisition of experience. We examined age and experience effects on foraging behaviour in a long-lived seabird, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*).

We highlighted that, with increasing age and experience, king penguin in Crozet Archipelago conduct strategies that aim at reducing the foraging effort, such as diving optimization or age-specific choice of prey. The extra foraging effort of first breeders had an impact on their breeding success. Nevertheless, we found no differences in hunting efficiency according to age and/or experience. Our results suggest that foraging efficiency of breeders could be more linked to physiological processes, such as cellular ageing, than to age or experience.

Keywords: Age, Experience, Quality, Foraging strategies, Bio-logging, King penguin, Long-lived seabirds, Long-term monitoring.