



Ecologie des oiseaux plongeurs (*Phalacrocorax* spp.) : réponses écophysiologiques, comportementales et sexuelles aux variations de l'environnement

Timothée R. Cook

► To cite this version:

Timothée R. Cook. Ecologie des oiseaux plongeurs (*Phalacrocorax* spp.) : réponses écophysiologiques, comportementales et sexuelles aux variations de l'environnement. domain_other. Université de La Rochelle, 2008. Français. NNT : . tel-00365064

HAL Id: tel-00365064

<https://theses.hal.science/tel-00365064>

Submitted on 2 Mar 2009

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

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



THESE

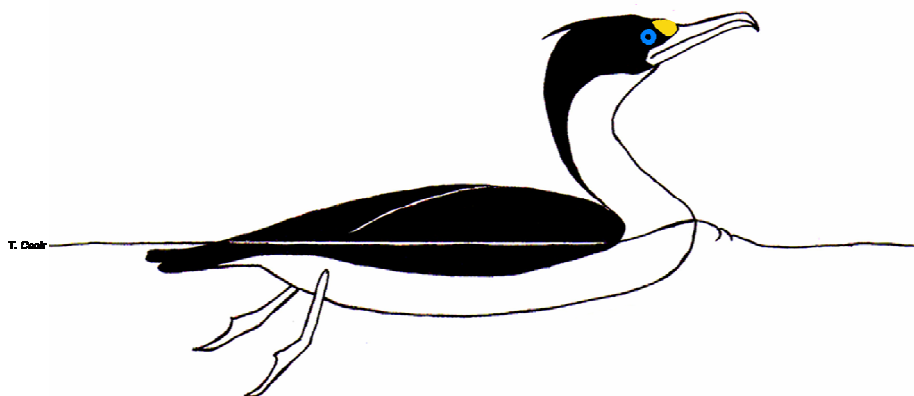
Thèse de Doctorat de l'Université de La Rochelle
Spécialité : Biologie - Ecologie

Présentée par :

Timothée Cook

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Ecologie des oiseaux plongeurs (*Phalacrocorax* spp.) : réponses écophysiologiques, comportementales et sexuelles aux variations de l'environnement.



Thèse réalisée au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC - CNRS)
Thèse soutenue publiquement le 5 juin 2008 à l'Aquarium de La Rochelle.

Jury :

Charles-André Bost	<i>Directeur de thèse</i>	CNRS, Chizé, France
Rory Wilson	<i>Rapporteur</i>	Université du Pays de Galles, Swansea, UK
Gabriele Sorci	<i>Rapporteur</i>	CNRS, Université de Bourgogne, Dijon, France
Pierrick Bocher	<i>Examineur</i>	Université de La Rochelle, La Rochelle, France
Akiko Kato	<i>Membre invité</i>	NIPR, Tokyo, Japon

A mes parents...

A Marie...

*D'abord ils sont venus pour les communistes
Et je me suis tu, car je n'étais pas communiste.*

*Ensuite ils sont venus chercher les syndicalistes
Et je me suis tu, car je n'étais pas syndicaliste.*

*Lorsqu'ils sont venus chercher les sociaux-démocrates
Je me suis tu, car je n'étais pas social-démocrate.*

*Et quand ils sont venus pour les juifs
Je me suis tu, car je n'étais pas juif.*

*Puis ils sont venus me chercher
Et il ne restait plus personne pour protester.*

Martin Niemöller

Sommaire

Remerciements	1
Avant-propos	7
Introduction générale	8

Chapitre 1 - Introduction

1. L'acquisition des ressources	11
1- 1. Une nécessité déterminante	11
1- 2. La théorie de l'approvisionnement optimal	12
2. Les variations de l'environnement	14
2- 1. Variabilité dans l'espace et dans le temps	14
2- 2. La réponse des organismes	16
3. L'influence de la taille sur le comportement de recherche alimentaire.	18
3- 1. Lien entre taille du prédateur et taille de la proie	18
3- 2. Dimorphisme sexuel et théorie de la sélection écologique	19
4. Le milieu marin	22
4- 1. Acquérir des ressources dans le milieu marin : le cas des animaux plongeurs	22
4- 2. L'apnée : l'approvisionnement optimal et la plongée	23
4- 3. Hétérogénéité du milieu marin : l'exemple des milieux côtiers	25
5. Problématique de la thèse	28

Chapitre 2 - Modèles, sites et méthodes

1. Les cormorans	33
1- 1. Diversité et modes de vie	33
1- 2. Le groupe des cormorans antarctiques	36
3. Un habitat subpolaire	39
3- 1. Les Terres Australes et Antarctique Françaises	39
3- 2. Deux archipels...	40
3- 3. ...pour deux espèces	42
4. Méthodes	45
4- 1. Colonies d'étude	45
4- 2. Protocole général	45
4- 3. Etudier le comportement	48
4- 4. Etudier le régime alimentaire	51

Chapitre 3 – Résultats et discussion

1. Adaptations éco-physiologiques et comportementales à la plongée	56
1- 1. Connaître ses limites	56
1- 2. Garder son équilibre	58
2. Modulation des stratégies de recherche alimentaire en réponse aux variations de l'environnement côtier	61
2- 1. Variation du régime alimentaire	61
2- 2. Plongée optimale et plasticité comportementale	62
2- 3. Stratégies individuelles	64
2- 4. Une réponse particulière : le polymorphisme de taille	66
3. Divergences sexuelles de niche	68
3- 1. La profondeur de plongée	68
3- 2. La taille des proies	70
3- 3. Les rythmes d'activité	72
3- 4. Variation du dimorphisme sexuel	75
4. Discussion générale et perspectives	76
2- 1. Les adaptations à la plongée	76
2- 2. Réagir aux variations de l'environnement	77
2- 3. La ségrégation sexuelle	80

Annexes - Articles de la thèse

Annexe 1 : La fable du cormoran ou comment l'Histoire construit une réputation.	95
Annexe 2 : Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags.	103
Annexe 3 : Crossing the frontier : vertical transit rates of deep diving cormorants reveal depth zone of neutral buoyancy.	123
Annexe 4 : Why is wing-spreading behaviour absent in blue-eyed shags ?	137
Annexe 5 : To breathe or not to breathe ? Optimal breathing, aerobic dive limit and oxygen stores in deep diving blue-eyed shags.	143
Annexe 6 : Behavioural adjustments to habitat heterogeneity in a coastal seabird	161
Annexe 7 : Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time.	177
Annexe 8 : Chick-rearing Crozet shags (<i>Phalacrocorax melanogenis</i>) display sex-specific foraging behaviour.	191
Annexe 9 : Can vertical distribution of resource influence sexual size dimorphism in divers?	207
Annexe 10 : Articles hors problématique, colloques, revues, vulgarisation scientifique, enseignement.	221
Références bibliographiques	231
Résumé	260

Remerciements

Je remercie les personnes dans l'ordre où elles ont surgi pour la première fois dans mon parcours, tout au long des 6 années que j'ai passées à Chizé, depuis ce soir du 5 mai 2002 où je me suis retrouvé devant la grille du laboratoire après une marche de plusieurs kilomètres depuis la gare de Prissé-la-Charrière. Ce soir là, je me disais : « Qu'est-ce que tu es venu faire dans ce trou perdu ? ». Aujourd'hui, je me dis : « Comment faisais-tu avant de connaître Chizé ? » La réponse est simple : je ne faisais pas, j'étais perdu.

Dans un ordre chronologique donc, mais pas hiérarchique, bien entendu :

Merci à **mes parents**, pour m'avoir mis au monde alors que je n'avais rien demandé. Pour m'avoir élevé et encouragé. Pour avoir été là dans les moments difficiles. Pour m'avoir transmis les valeurs de l'éducation et des études avant celles de l'argent. Pour vous remercier pour toutes ces choses, il faudrait un livre. Bref, merci pour votre amour. Enfin, merci pour avoir contribué à cette thèse, notamment en payant chaque année les droits d'inscription à l'Université, geste humble, mais ô combien important.

Merci à **Marie**, ma bien aimée, dont la rencontre m'a remis sur le droit chemin : celui de Chizé. Grâce à toi j'ai repris mes études de Biologie, malencontreusement interrompues, à défaut de motivation. Je voudrais surtout te remercier de m'avoir soutenu tout au long de ces années passées avant le laboratoire et au laboratoire et d'avoir cru en moi. Tu as cru en moi alors que toute raison aurait interdit de commencer une thèse. Tu as su écouter avec ton cœur et non pas ta tête. Aujourd'hui encore, la partie n'est pas gagnée, mais je ne doute pas que tu continueras à croire en moi, comme je crois en toi ! Merci enfin de m'avoir financé avec ton modeste salaire et à la place de l'Etat. Grâce à toi, ma thèse n'avait rien à envier à celles des autres. Comme quoi, travailler et gagner de l'argent, ça n'a vraiment rien à voir.

Merci au **Centre d'Etudes Biologiques de Chizé**, car sans toi, j'étais perdu. Un grand merci à toute l'équipe ! Que tu puisses vivre le plus longtemps possible. Tu es unique.

Merci au **Centre National de la Recherche Scientifique** d'exister. Certains pensent que tu dois disparaître car, et c'est l'argument, à l'étranger ça n'existe pas. Il est évident que des arguments comme ça, ceux qui les donnent ne sont certainement pas des scientifiques. J'espère que tu dureras malgré l'actualité et qu'à l'avenir, on pourra toujours étudier chez toi les Chevaliers-Paysans de l'an 1000 du lac de Paladru.

Merci à **Yann Tremblay**, qui m'a lancé dans l'aventure cormoran en me faisant l'honneur de me confier ses incroyables données de plongée sur les cormorans de Crozet. Ta sensibilité, ton humanité, ta pédagogie, ton enthousiasme, ton humour, feront toujours de toi quelqu'un d'à part. J'arrête les compliments, car ils vont te monter à la tête. Mais ça fait tout de même du bien de temps en temps, n'est-ce pas ? Bon vent à toi, mon Yanou, et que nos chemins continuent de se croiser.

Merci à **Yves Cherel**, qui a accepté de m'encadrer en stage, puis en Master Recherche (à l'époque, on disait DEA : Diplôme d'Etudes Approfondies). Merci pour ton enthousiasme et ta pédagogie. Merci pour m'avoir appris la rigueur. Car la Science, sans rigueur, ça ressemble plutôt à un tableau de Miro qu'à autre chose. C'est joli, mais ça ne fait pas avancer

les choses. Merci enfin de m'avoir soutenu pour que je puisse continuer. Je ne regrette pas une des minutes passées à regarder ce que les cormorans avaient dans le ventre.

Merci à **Jérôme Guillemin**, pour sa sensibilité et son humour.

Merci à l'atelier : **Guy Merlet, Gérard Leforestier, Christian Thiburce, Patrice Denis, Christophe Cailleaud**. Toujours souriants, toujours disponibles.

Merci à la grande équipe qui travaille dans l'ombre, mais sans laquelle rien ne pourrait fonctionner. Merci à **Evelyse Rouby, Simone Cousson, Martine Lacalle**.

Merci à **Christophe Coiffet**. Tes repas sont de loin l'un des moments les plus importants de mes journées.

Merci à **Micheline Delouzillière**, toujours souriante.

Merci à **André Mariani** pour tout ce que tu fais.

Merci à **Pierrick Bocher**, t'es un rigolo, tu le sais ?

Merci à **Pierre-Yves Perroi**, compagnon d'armes de la vieille école.

Merci à **Fabrice Lebouard**, pour nous en avoir fait boire de toutes les couleurs.

Merci à **Hervé Fritz** pour son humanité, à **Maryline Pellerin** pour sa gentillesse et à **Sonia Saïd** pour sa folie (allez ! un peu de folie, quoi !).

Merci à **Céline Clément**, parce qu'elle ignore la méchanceté.

Merci à **Loïc Hardouin** car tu es un doux rêveur.

Merci à **Stéphanie Jenouvrier** pour ta spontanéité.

Merci à **Laurent Dubroca, Julie, Antoine et Théodore**.

Merci à **Marion Valeix**, qui a le cœur sur la main et à **Simon Chamailé** qui est un petit garçon.

Merci à **Olivier Duriez**, qui est gentil.

Merci à **David Pinaud** pour sa gentillesse et son écoute.

Merci à **Dominique Besson**, qui est adorable.

Merci aux compagnons du DEA, toujours présents ou que j'ai toujours autant de plaisir à revoir. **Pierre Legagneux**, comment ignorer ta douce folie et ton monde poétique ? Merci de regarder avec le cœur car « l'essentiel est invisible pour les yeux » (Saint Exupéry - Le petit Prince). **Frédéric Bailleul**, tu voudrais rester sain d'esprit que tu n'y pourrais rien faire, car ton cerveau est déjà irrémédiablement perverti par des valeurs comme l'amitié, et c'est tant mieux ! **Michaël Guillon**, ta gentillesse et ta spontanéité sont autant de larmes qui ne coulent plus dans un monde où ces traits sont considérés comme une marque de faiblesse. **Marie**

Bourjade, merci pour ton rire et ton sourire. Tu es la preuve qu'amour et amitié sont deux mots ayant la même racine. **Céline Lebohec**, ta gaîté nous ravi à chaque fois. Ainsi que ta gentillesse.

Merci à **Aurélié Mélot**, pour sa douceur et à **Margot**, d'être aussi jolie.

Merci à **Odile Petit**, qui aura été, malgré elle, une des rares personnes à m'encourager. Elle m'a dit cette phrase le jour de la délibération finale de mon DEA, après les résultats : « N'en restez pas là. Continuez. ». C'était une phrase anodine lancée comme ça spontanément, mais qui aura eu une influence énorme sur moi, car c'est grâce à cela que je n'ai jamais abandonné.

Merci à **François Brischoux**, fidèle acolyte de l'aventure chizéenne. Toujours présent dans les pires comme dans les meilleurs moments. « Un seul être vous manque et tout est dépeuplé » (Lamartine - Premières méditations poétiques).

Merci à **Xavier Bonnet** parce qu'il est différent.

Merci à **Olivier Chastel**, pour avoir toujours cru en moi. J'en suis très touché.

Merci à **Charles-André Bost**, pour avoir consenti à encadrer ma thèse. Quand tu es arrivé au laboratoire, je t'ai sauté dessus. Pendant un an, nous avons essayé de monter divers projets. Echec total ! Quand j'y pense, je me dis que c'est heureux. Car j'ai pu ainsi découvrir toute la beauté de Kerguelen, qui me hante maintenant, surtout en hiver, quand le vent souffle et que la pluie se mêle aux cris des albatros fuligineux. Est-ce mon imagination ? Merci de m'avoir emmené là-bas et appris toutes ces choses. Quand repartons-nous ? Merci d'avoir accepté de diriger une thèse non financée. J'ai été heureux pendant ces 3 ans, car l'argent ne fait pas tout. Je suis heureux d'avoir pu travailler sur un sujet que j'aimais et que j'avais choisi, ce qui n'est plus souvent le cas. Tu as su me laisser donner libre cours à mon imagination. Et tu m'as fait confiance, encore merci !

Merci à **Pierrick Blanchard**, car avec toi, on ne s'ennuie pas.

Merci à **Pierre Tabel**, parce que ch't' aime bien.

Merci à **Olivier Lourdais** pour sa sensibilité.

Merci à **Frédéric Angelier** pour sa bienveillante attention.

Merci à **Dominique Pontier** pour avoir accepté de donner son nom pour que je puisse rester au laboratoire.

Merci à **Guy Claireaux**, d'avoir accepté de monter un projet de thèse avec nous. Ca n'a pas marché, mais c'est l'intention qui compte.

Merci à **Frédéric Lagarde**, naturaliste devant l'éternel. Merci pour ta pédagogie, ta bonne humeur permanente (comment fais-tu ?) et ta curiosité, qui font de toi un être exceptionnel.

Merci à **Noël Guillon**, pour tous ces moments passés à attendre la capture des oies et des canards. Ce sont des souvenirs inoubliables !

Merci à **Marie Nevoux**, pour ton sourire et le son de ta harpe.

Merci à **Léopold Denonfoux**, pour tous ces moments passés à Chizé ou à attendre les canards. Merci pour ces moments magiques à Kerguelen. Tu es un garçon discret, mais moi je sais que tu vauds bien plus que toutes les paroles du monde.

Merci à **Yoann Perrot** (dit **Chouchen**), pour sa bonhomie.

Merci à **Pascal Villard** pour son humilité.

Merci à **Véronique Befana** car elle est spontanée.

Merci à **Coraline Moreau**, pour ta douceur et ta gentillesse.

Merci à **Amélie Lescroël**, parce qu'elle est entière.

Merci à **Jean-Marie Ballouard** parce que c'est un ballou et à **Sophie Lorigoux** parce que c'est un babar.

Merci à **Colette Trouvé** pour ta gentillesse et ton aide (une aide précieuse !).

Merci à **Pablo Inchausti** car tu es toujours prêt à parler de tout et n'importe quoi et c'est un vrai plaisir !

Merci à **Sébastien Dalloyau**, fidèle compagnon de bureau. Merci pour ces 3 années de colocation. Tu es toujours à l'écoute, toujours disponible. Que demander de plus ? Tant pis si le monde est mal fait, tant que tu seras là, il ira déjà un peu mieux.

Merci à **Margot De Crignis** pour sa grâce.

Merci à l'**Ecole Doctorale de l'Université de La Rochelle** d'avoir consenti à inscrire en doctorat un thésard non financé.

Merci à **Brigitte Hudelaine** et à **Jennifer De la Corté Gomez**, les plus merveilleuses secrétaires dont une Ecole Doctorale puisse rêver.

Merci à **Patrick Duncan**, précédent directeur du laboratoire, de m'avoir soutenu en ne s'opposant pas à ce que je réalise une thèse non financée au laboratoire.

Merci à tous les fêtards. Merci à **Thomas Barreau**, **Audrey Sternalski**, **Maël Lecorre**, **Claire Loiseau**, **Lise Aubry**. Pour tous ces moments passés à faire la fête et à parler la nuit durant. A parler, à parler, à parler, à parler, à échanger...

Merci à **Jean-Baptiste Thiébot**, pour tous ces agréables moments échangés à Chizé ou sur le Marion Dufresne et pour m'avoir fait partager ton île.

Merci à **Marine Danek-Gontard** pour sa sensibilité et son goût pour les bonnes choses.

Merci à **Hervé Lelièvre** pour son innocence et sa bonté.

Merci à **Virginie Rolland** pour sa candeur.

Merci à **Pierre Emo** et **Nicolas Mignot** pour avoir partagé mon bureau et m'avoir supporté.

Merci à **Camille Fontaine** pour sa perpétuelle gentillesse.

Merci à **Cyril Eraud** pour ses conseils avisés.

Merci aux **Terres Australes et Antarctiques Françaises** d'exister.

Merci à l'**Institut Paul-Emile Victor**, car tu finances et organises la recherche polaire. Quelle chance ! Prions pour que cela dure longtemps.

Merci à tout l'équipage du **Marion Dufresne**.

Merci à **Yoann Charbonnier** pour ces instants sublimes passés à Kerguelen à crapahuter dans tous les coins, à observer et à capturer les animaux. Mon plus beau souvenir reste le tour chionis et le léopard des mers qui voulait nous manger !

Merci à **Stéphane Mortreux** pour ton monde fait de sons et d'images venus d'ailleurs. Je me rappellerai toujours ces moments passés à la cabane de Mayès à faire cuire des moules et mijoter du mouton...

Merci à **Nicolas Artiguebieille**, timonier du Marion Dufresne, pour m'avoir accordé toute ta confiance alors que nous nous connaissions à peine.

Merci à **Christophe Guinet** et **Guillaume Girard** pour ces journées ensoleillées à Pointe Suzanne. J'en garde des souvenirs dorés.

Merci à toutes les personnes de la 55^{ème} et 56^{ème} missions de Kerguelen, en particulier à **Guillaume Leblanc** (Popchat), **Yves Clémenceau** (Météo), **Christophe Brumpt** (Ecobio), **Alexandre Terreau** (Salmopop), **Guillaume Dubois** (BCR), **Thierry Dorothée** (Peintre acrobate), **Sébastien Ceresa** (Mécanicien de la Marine), **Frédéric** (Soudeur).

Merci à **Adam Lendvai** pour son humour et à **Bory** pour son âme.

Merci à **Rodolphe Bernard** pour sa douceur et son rire.

Merci à **Vincent Bretagnolle** pour tout ce qu'il a entrepris depuis qu'il est directeur du laboratoire. Bonne continuation. On t'a à l'œil !

Merci à **André Lacroix** pour son aide et sa pédagogie.

Merci à **Stéphanie Dano** pour sa gentillesse et sa participation.

Merci à **Pierre Richard**, **Gaël Guillou**, **Philippe-Jacques Hatt** et **Lucette Joassard** pour les analyses isotopiques.

Merci à **Valérie Dumenil** d'être arrivée dans la vie Frédéric.

Merci à **Hélène Gadenne**, car tu es un Soleil.

Merci à **Frédéric Fonteneau** pour toutes ces discussions (et ces dissections !). Bon vent à toi. Tu le mérites.

Merci à **Michel, Marie-Thérèse, Lilian et Chantale Gautier**, mes voisins bien-aimés.

Merci à **Akiko Kato, Yan Ropert-Coudert et les enfants** pour leur chaleureux accueil au Japon.

Un grand merci à **Benoit Gangloff, Simon Ducatez, Audrey Jaeger, Nicolas Hanuise, Olivier Fontaine, Salomon Brodier, Alexandre Villers, Mirabelle Gouat, Maxime Le Hénanff, Victor Turpaud Fizzala, Matthieu Giraudeau...** et aux autres !

Merci à tous...

Enfin, merci aux membres du jury pour leur temps consacré à cette thèse : merci à **Rory Wilson, Gabriele Sorci, Pierrick Bocher, Akiko Kato**.

Avant-propos

Ce travail de thèse correspond à la succession de différentes histoires personnelles et intellectuelles. Mon travail sur l'étude du comportement de recherche alimentaire du cormoran antarctique a débuté en DEA sous la direction d'Yves Cherel et de Yann Tremblay et s'est poursuivi en thèse, un petit peu plus tard, sous la direction de Charles-André Bost. Si la problématique avait quelque peu évoluée, les personnes avaient changé elles aussi. Les questions que l'on se pose ou la manière que l'on a d'interpréter les résultats dépend beaucoup des personnes avec qui l'on travail. Car chaque personne a une manière de travailler qui lui est propre. Si cette vérité s'est avérée très enrichissante pour moi et si j'ai énormément appris des uns et des autres, la conséquence est aussi que les chemins intellectuels parcourus durant la thèse ont été très divers. Il peut sembler difficile dans de telles conditions d'offrir au lecteur une histoire qui serait homogène.

Par ailleurs, et c'est ma faute, la curiosité m'a poussé à vouloir explorer chacune des idées que produisait mon imagination, quitte à m'écarter du chemin initial que je m'étais fixé. Il faut dire que mon modèle d'étude s'y prêtait particulièrement bien car il restait encore beaucoup de choses à découvrir sur ce groupe d'oiseaux. Le résultat, ce sont plusieurs histoires ayant trait au cormoran antarctique, mais sur des sujets variés. Comment, à partir d'autant d'histoires en raconter une seule ?

Enfin, la structure de la présente thèse est dite " sur articles ". Cette forme n'est pas un choix réel car la thèse sur articles est maintenant de plus en plus répandue en sciences de la Nature, mais aussi en sciences humaines. Cette version moderne du manuscrit de thèse de type monographique doit son existence à un bouleversement de la Recherche au niveau international, la pression de plus en plus grande sur l'effort de publication obligeant les doctorants à valoriser leur travail le plus tôt possible. Il est devenu extrêmement difficile pour le doctorant de trouver le temps pour écrire une histoire complète, relatant l'intégralité des résultats valorisés dans les articles, articles par ailleurs déjà validés au niveau international par le processus de révision inhérent à la soumission d'un article pour publication. A nouveau, comment présenter ses résultats, alors qu'ils correspondent à autant d'histoires déjà délimitées par une introduction et une conclusion ?

En réalité, je ne pense pas que cela soit un problème. A première vue, des histoires peuvent paraître très éloignées les unes des autres. Mais bien souvent, il existe des liens, des façons de rapprocher les thèmes, de manière à raconter une toute nouvelle histoire qui n'existait pas auparavant. La présente thèse est donc structurée en deux sections : la première est ce que l'on nomme désormais le " chapeau de thèse " et la deuxième correspond aux annexes et comprend les articles publiés, acceptés, ou en préparation. L'intégralité des références bibliographiques est située à la fin. Mon chapeau de thèse est une courte synthèse et discussion des principaux résultats, précédée par une introduction et par la description de la méthodologie employée. Tout au long du chapeau, j'ai essayé d'écrire une histoire cohérente, compréhensible en l'absence des annexes, même si je fais bien sûr référence à ceux-ci en permanence. J'ai voulu offrir au lecteur une histoire s'articulant autour de deux grands thèmes, portant sur l'écophysiologie du cormoran antarctique et sur son écologie.

Introduction générale

L'étude d'un comportement animal permet une lecture des contraintes qui agissent sur un individu de l'intérieur (de type physiologiques) et qui génèrent le comportement, et des contraintes externes à l'individu (de type écologiques) et qui peuvent influencer sur son comportement, car l'animal est en perpétuelle interaction avec son environnement. Dissocier la part relative de la physiologie et de l'écologie dans la détermination des comportements est extrêmement difficile. Comment faire ?

Historiquement, l'écologie utilise plutôt une approche descriptive. L'exploration et l'observation à macro-échelle permettent de déterminer l'ensemble des pressions qui vont agir sur les animaux. De son côté, la physiologie a généralement recouru à une approche expérimentale. L'approche expérimentale est souvent la plus à même d'apporter des réponses rapides et précises, avec des effectifs et des réplicats satisfaisants d'un point de vue statistique. Cependant, la captivité est un frein logistique, mais aussi éthique à bon nombre d'études. Par ailleurs, si beaucoup de résultats ont été obtenus sur des animaux captifs, les modèles construits à partir de ces résultats s'avèrent généralement inadaptés pour prévoir ce qui va se passer sur le terrain. Car on ne peut comprendre réellement une espèce qu'en la replaçant dans son contexte.

Il ne s'agit donc pas de séparer les deux approches, mais plutôt d'amener l'étude de la physiologie sur le terrain, tout en continuant à décrire l'écologie. Mais il n'est pas aisé d'étudier le comportement d'un animal dans son contexte. Comment étudier un animal farouche et sensible au dérangement, souvent très mobile et invisible à l'observateur ? C'est en fait possible grâce à la capture des animaux et la pose d'appareils de mesure qui enregistrent leurs comportements une fois qu'ils sont relâchés dans la nature. Cette méthode individu-centré permet d'étudier finement des comportements tout en gardant la possibilité de relier ces comportements à des paramètres physiologiques ou écologiques.

C'est ce que j'ai essayé de faire dans ce travail sur l'étude des stratégies de recherche alimentaire du cormoran antarctique. J'ai tenté, par l'utilisation sur le terrain d'enregistreurs électroniques miniaturisés posés sur les oiseaux, de reconstituer au mieux leur vie quotidienne dans leur milieu. Le présent travail s'articule autour de deux grands thèmes de recherche. Le premier est la description à fine échelle des comportements de recherche alimentaire et la compréhension de la manière dont la physiologie peut en déterminer une grande part (c'est l'écophysiologie). Le deuxième utilise l'écophysiologie dans la compréhension des stratégies de recherche alimentaire. Compte tenu de leurs limites, comment les animaux vont-ils répondre aux contraintes de leur environnement ? Quelles stratégies vont-ils mettre en place, sachant que l'environnement est un milieu physique contrasté (dimension spatiale) et que l'individu est inclus dans une dimension temporelle : l'histoire évolutive de l'espèce elle-même.

Le premier chapitre a pour but d'offrir des éléments conceptuels qui replacent cette étude dans un cadre théorique plus large. Ces éléments doivent permettre de comprendre le contexte de cette étude et les questions scientifiques que je me suis posées. Suivent un chapitre décrivant le modèle biologique, les sites d'études et les méthodes employées. Un dernier chapitre résume les principaux résultats, donne des éléments de discussion générale et suggère des perspectives d'étude.

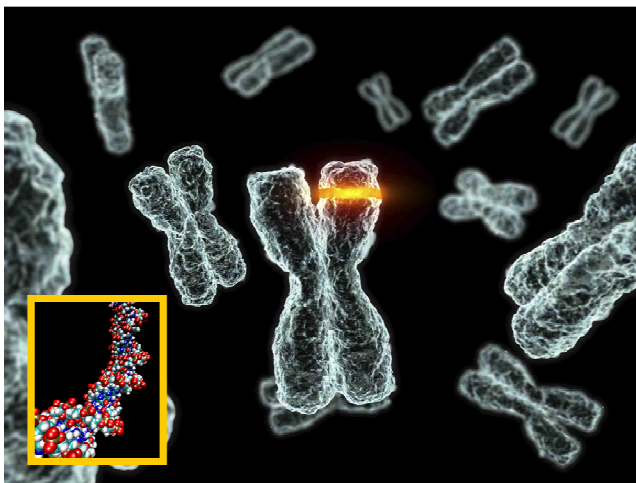
Chapitre 1

Introduction

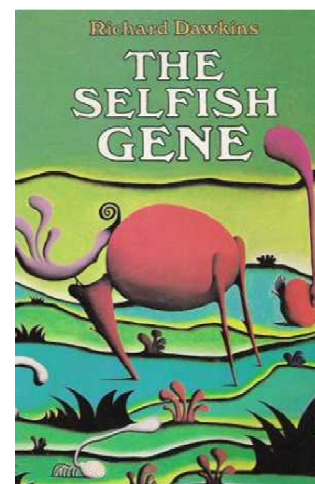
1. L'acquisition des ressources

1- 1. Une nécessité déterminante

" Qui y a-t-il de plus important dans la vie ? Le sexe ou la nourriture ? Les deux ". C'est en ces termes que pourrait se résumer l'objectif final de tout comportement animal, l'horizon vers lequel l'individu cherche à tendre à tout instant : s'alimenter afin de pouvoir se reproduire. Cette vision semble enfermer l'individu dans un monde mécanique où le pourquoi n'a d'autre justification que le comment. Et pourtant c'est un fait, car nous sommes " des êtres de chair et de sang " (Paul 57). Cette réalité n'a jamais été remise en cause depuis Darwin (1869) et son évidence n'a fait que se renforcer au cours des années. Nous serions des machines porteuses d'un patrimoine génétique dont l'objectif est de se perpétuer dans le temps (Dawkins 1976, Fig. 1). La survie de ce patrimoine dépend de notre capacité à nous reproduire. Mais pour se reproduire, la machine a besoin de carburant, et ce carburant est bien sûr la nourriture. C'est pourquoi, pour un animal, l'acquisition de la nourriture – ou acquisition de ressources – est une nécessité déterminante, un besoin de tous les instants.



a.



b.

Fig. 1. a, emplacement d'un gène sur un chromosome et structure moléculaire de l'ADN : œuvres anonymes ; b, couverture originale du livre de Richard Dawkins : œuvre du zoologiste et peintre Desmond Morris). Selon Dawkins (1976), nous ne sommes que des véhicules à gènes, les seules entités autorépliquantes qui gouvernent réellement l'évolution.

Concrètement, l'acquisition de ressources va passer par un ensemble de comportements imbriqués qu'on peut désigner sous l'appellation de comportement de recherche alimentaire. Ce comportement va être d'autant plus élaboré que les besoins de l'animal seront importants. Ainsi, le taux métabolique des vertébrés endothermes étant en moyenne 10 fois supérieur à celui des ectothermes (Pough 1980), la place que va occuper la recherche alimentaire dans leur budget d'activité quotidien sera beaucoup plus importante. Une hypothèse sur l'apparition de l'endothermie suggère que si celle-ci s'est imposée chez les oiseaux et les mammifères il y a 70 millions d'années, c'est parce que la radiation des Angiospermes - concomitante de celle des insectes - a permis une augmentation considérable de la biomasse consommable (Duncker 1991). L'endothermie confère une plus grande capacité de recherche

alimentaire parce qu'un accroissement du métabolisme augmente l'activité locomotrice. Mais cette plus grande activité de déplacement s'accompagne de besoins plus élevés. En fait, pour les vertébrés à respiration aérienne, ce que l'endothermie aura permis par rapport à l'ectothermie est la colonisation de milieux plus variés et plus distants, qui étaient restées jusque là peu accessibles, comme les milieux tempérés, voir quasiment inaccessibles, comme les milieux polaires (Randall et al. 1999).

Dans la vie d'un individu, les besoins vont varier selon l'activité journalière ou saisonnière. La migration ou l'hivernage vont certes demander de l'énergie, mais la reproduction suscitera bien souvent les dépenses les plus élevées. Une recherche active d'un partenaire sexuel, une parade nuptiale, un combat ou l'élevage des jeunes augmentent considérablement les besoins (Clutton-Brock 1991). C'est pourquoi la plupart des comportements liés à la reproduction ne sont viables qu'au cours de périodes qu'on pourrait qualifier de fastes. L'émergence de soins parentaux associés à l'endothermie (Farmer 2000) a généré l'apparition de calendriers de la reproduction calqués sur les saisons. Le nourrissage des jeunes peut être effectué par lactation comme chez les mammifères, plutôt que par apport direct comme chez les oiseaux. Mais la disponibilité des ressources étant maximale une ou plusieurs fois par an seulement, va imposer la période d'élevage. Peut-être plus qu'à tout autre instant, les animaux ont avantage à optimiser au mieux leur comportement de recherche alimentaire durant la période de reproduction, moment de vérité pour le succès reproducteur de l'individu. Ils devront être très efficaces, afin de diminuer les coûts et augmenter les bénéfices.

1- 2. La théorie de l'approvisionnement optimal

Parce que nous, machines, avons besoin de carburant pour fonctionner et nous reproduire et que les ressources disponibles ne sont pas infinies, la notion de coûts et de bénéfices gouverne nos vies. Ce n'est pas par hasard si la science de l'écologie est fondée sur une utilisation de concepts inspirés de l'économie (Lindeman 1942). Toute activité n'est viable que si les bénéfices qui en sont retirés sont équivalents ou supérieurs à son coût : c'est une question d'équilibre. Cette réalité est valable pour le fonctionnement d'une cellule, d'un individu ou d'un écosystème tout entier.

C'est pourquoi il est dans l'intérêt des animaux d'adopter des comportements d'approvisionnement en nourriture qui, lorsqu'on les étudie de manière rationnelle, offrent toutes les caractéristiques d'être les plus optimales, d'offrir le bilan le plus positif dans un domaine de possibles. La théorie de l'approvisionnement optimal (*optimal foraging theory*, Stephens & Krebs 1986) prédit que les animaux vont ajuster leur comportement de manière à maximiser le gain en énergie tout en minimisant le temps passé à rechercher la nourriture (Mac Arthur & Pianka 1966, Charnov 1976, Fig. 2).

" Lorsqu'un oiseau nourrit sa couvée, il doit décider de quitter son nid, de trouver une source de nourriture et ensuite de rapporter un nombre de proies déterminé. Comme l'oiseau capture proie après proie, à mesure qu'il récolte, il devient de plus en plus difficile de réaliser une nouvelle capture avec le bec déjà plein. De plus, la densité de proies tend à diminuer dans la source de nourriture. A un certain moment, il sera payant pour l'animal d'arrêter d'ajouter des insectes à sa récolte et de revenir à sa couvée. Le temps optimal pour quitter le

site aura pour résultat le meilleur rapport possible coût/bénéfice par expédition de récolte " (in Champan & Scapini 2002).

Ce temps optimal dépend aussi de la distance du site au nid : si la distance est grande, l'oiseau a avantage à rester le plus longtemps possible sur le site car la part de déplacement devient l'élément limitant. L'un des exemples les plus connus de ce point de vue est peut-être celui de l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*. Kacelnik (1984) a montré que les étourneaux augmentent la charge stockée dans leur bec (nombre de larves) quand la distance au nid du site d'alimentation est expérimentalement rallongée, et que cette augmentation suit celle prévue par le modèle. Ainsi, le comportement d'acquisition des ressources des étourneaux s'avère-t-il optimal. On peut comprendre que les animaux parviennent instinctivement à ajuster leur comportement de manière optimale, puisqu'un comportement peu efficace sera contre-sélectionné. Toutefois, il faut préciser que la notion d'optimalité, dans ce cas, n'est pas absolue. Si les animaux connaissent leur environnement à force de l'explorer, ils ne sont pas pour autant omniscients, et ne peuvent donc pas connaître la localisation et l'abondance de toutes les ressources. Les animaux font de leur mieux en fonction de leurs capacités et de ce qu'ils connaissent. Ils tendent vers l'optimalité par préadaptation, par apprentissage ou à force d'échantillonner le milieu (Parker & Maynard Smith 1990).

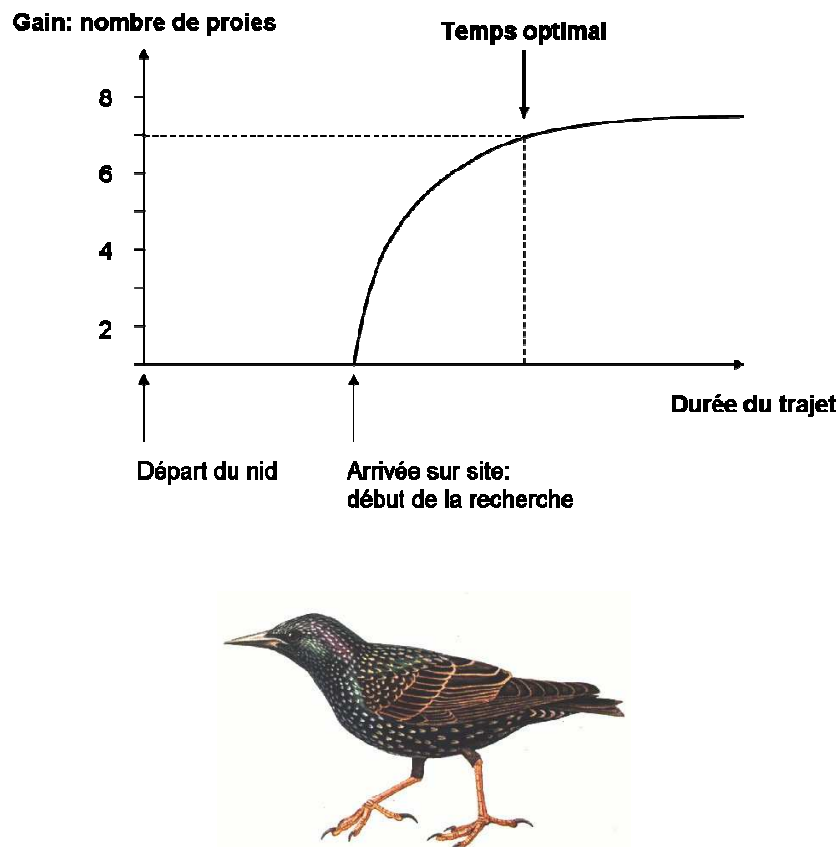


Fig. 2. Théorème de la valeur marginale (*marginal value theorem*, Charnov 1976). Les animaux optimisent le temps passé sur le site d'alimentation en fonction de ce qu'il va leur rapporter. A partir d'un moment, l'encombrement généré par les proies déjà acquises ou la difficulté croissante à trouver de nouvelles proies va rendre le gain par unité de temps défavorable (*curve of diminishing returns*). C'est à ce moment qu'un individu optimal décidera d'abandonner le site. Le moment d'abandon dépend aussi de la distance du site au nid (Kacelnik 1984).

2. Les variations de l'environnement

2- 1. Variabilité dans l'espace et dans le temps

Pour être optimaux, les animaux ont avantage à connaître au mieux leur environnement. Ils doivent, d'une part connaître la localisation des ressources les plus proches et les plus abondantes, et d'autre part évaluer le moment à partir duquel un site d'alimentation n'est plus intéressant, suite à une déplétion de la ressource via le prédateur. En fait, les animaux doivent être capables d'anticiper, c'est-à-dire de prévoir l'évolution de leur environnement, car celui-ci est en perpétuel changement.

En effet, l'environnement est structuré de manière hétérogène dans le temps (Wiens 2000). Les ressources s'épuisent, aussi bien d'elles-mêmes que sous l'effet de la prédation, et se renouvellent, parfois ailleurs, après une longue période d'attente, ou très rapidement. Ainsi, les milieux tempérés et polaires connaissent-ils une saisonnalité de la production primaire, dont la conséquence est une synchronisation de l'activité de tous les consommateurs primaires et secondaires par rapport à cette période (Begon et al. 2005). Dans ce cas, la période de renouvellement de la ressource est d'un an. En milieux tropicaux, cette saisonnalité est moins importante et repose sur l'existence d'une période sèche et d'une ou deux saisons humides. Dans les écosystèmes forestiers tropicaux, la fructification d'essences d'arbres différentes, va entraîner des pics d'abondance de la ressource plusieurs fois par an. Il est alors de l'intérêt d'un frugivore généraliste d'anticiper ces moments, qui correspondent à autant de dates fixes dans l'année (Van Schaik et al. 1993).

Dans l'espace, les ressources ne sont pas distribuées de façon homogène (Stewart et al. 2000). Une quelconque micro variation dans la topographie, par exemple, créera, par l'intermédiaire des paramètres physiques comme le vent et les précipitations, tantôt des zones de sol pauvre, tantôt des zones de sol plus riche (Wiens 2000). A petite échelle, les ressources sont contenues dans un *patch* (parcelle unitaire correspondant à un amas de proies, Charnov 1976), qui correspond à l'unité de concentration en proies la plus élevée. Si l'on se place à une échelle supérieure, les *patches* sont eux-mêmes agrégés et forment des *patches* de densité de proies moindre. A l'échelle régionale, les *patches* de taille intermédiaire sont rassemblés pour former des unités de plus grande taille. La ressource est structurée hiérarchiquement dans l'espace selon une logique fractale : l'élément de base d'un quelconque niveau est constitué par un assemblage des unités qui définissent le niveau inférieur (Fauchald 1999). A cause de cette hétérogénéité dans l'espace à grande comme à petite échelle, les populations animales vont être structurées spatialement. A macro-échelle, elles vont se concentrer autour de grandes zones de production primaire, à proximité d'un front ou d'un courant océanique par exemple (Fauchald et al. 2000). A plus petite échelle, les animaux vont se rassembler autour des *patches* les plus riches (Brown 2000).

L'environnement est donc variable dans l'espace et le temps (Fig. 3). Pour le prédateur, interagir avec la dynamique des ressources est une question d'échelle. Sa capacité à apprécier au mieux la structuration de son environnement lui permettra de sélectionner le meilleur habitat. La périodicité d'une ressource rendra celle-ci prévisible si la période est relativement courte, comme c'est le cas de la période annuelle. La prévisibilité d'un phénomène qui a une action négative sur l'abondance des ressources marines, tel El Niño (voir page 27), et dont la période quasi cyclique est de 2 à 7 ans (Caviedes 2001), paraît plus difficile. Le facteur

limitant sera la longévité de l'espèce et le rapport de sa durée de vie à la période du phénomène envisagé. Si la vie de l'animal est trop courte, la sélection par préadaptation ou apprentissage d'un comportement ajusté au phénomène sera difficile. Concernant la dimension spatiale, la structure d'un paysage restera stable, donc prévisible, car elle dépend de processus physiques qui sont eux-mêmes stables. Ainsi, un front océanique restera un élément dont la position à large échelle sera toujours connue (Fauchald et al. 2000). Mais un front est aussi sujet à des variations de structure, des tourbillons se créant de façon inattendue, car il existe une composante stochastique à sa dynamique (Lukjeharms 2006, Mann & Lazier 2006). Même un animal très mobile aura des difficultés à s'adapter à tous ses changements.

Enfin, il existe des phénomènes qui sont eux totalement imprévisibles par définition (Wiens 2000), comme une éruption volcanique ou un phénomène El Niño de grande ampleur. Ainsi donc, si l'environnement est toujours changeant, souvent l'est-il de façon imprévisible. Dans ce cas, les animaux n'ont d'autre choix que celui d'ajuster leur comportement de recherche alimentaire, au mieux de leurs capacités, ou d'interrompre leur activité de reproduction.

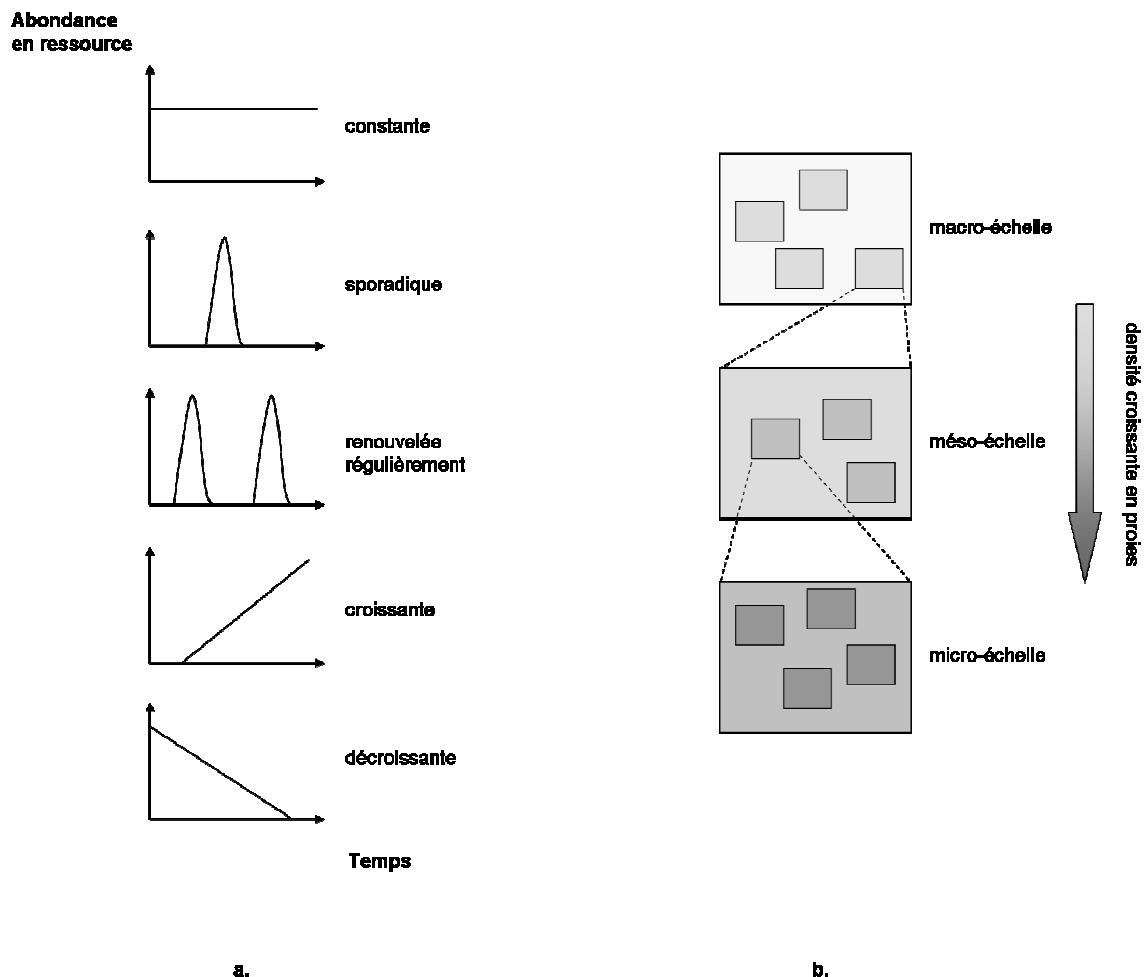


Fig. 3. Schématisation de l'hétérogénéité de la ressource. Les animaux sont confrontés simultanément à un problème d'hétérogénéité de la ressource dans le temps, celle-ci étant rarement constante, mais plutôt sujette à des variations, prévisibles ou non (a, d'après Price et al. 1984), et dans l'espace, les proies s'agrégeant en amas ou *patches*. La notion d'abondance dépendant alors de l'échelle spatiale considérée et répondant à un logique hiérarchisée de type fractale (b, d'après Fauchald 1999 et Pinaud 2005).

2- 2. La réponse des organismes

Les animaux doivent ainsi s'adapter en permanence à leur environnement qui est en perpétuel bouleversement (d'où l'impossibilité d'être réellement optimal). Ils sont donc contraints d'y répondre en fonction des traits d'histoire de vie (*life history traits*, Stearns 1992) qui les caractérisent. Les traits d'histoire de vie d'un individu sont représentés par des paramètres phénotypiques (paramètres visibles) tels que la taille à la naissance, la taille à l'âge adulte, l'âge de première reproduction, le nombre d'œufs pondus ou la longévité. Ces caractères sont l'expression de compromis adaptatifs (*trade-offs*) accumulés au cours de l'évolution entre les pressions de l'environnement et les contraintes internes à l'individu, tels que la phylogénie, le génotype (patrimoine génétique), ou la physiologie, par le processus de la sélection naturelle (sélection de certains génotypes dans la population par sélection des phénotypes les plus adaptés). Ils vont donc orienter la manière dont un organisme allouera ses ressources aux différentes voies concurrentielles que sont la croissance, la maintenance (la survie) ou la reproduction. Les traits d'histoire de vie de chaque individu résument son aptitude phénotypique (ou *fitness*), c'est-à-dire sa probabilité à maximiser sa valeur sélective (succès reproducteur) sur l'ensemble de sa vie, dans un environnement donné (Stearns 1992). Il faut souligner que les traits comportementaux peuvent aussi être classés au rang de traits d'histoire de vie, notamment la stratégie de recherche alimentaire. En effet, celle-ci influence directement la survie adulte et celle des jeunes. Plus la stratégie sera efficace, plus elle aura une chance d'être sélectionnée (Bolnick et al. 2003).

On distingue quatre réponses, qui résument la réaction des organismes à l'hétérogénéité environnementale, selon l'échelle à laquelle on se place. Ces réponses correspondent à autant de niveaux temporels différents. En partant d'une fenêtre large (au niveau de l'évolution) et en allant vers une fenêtre plus petite (au niveau de la vie de l'individu), en passant par une fenêtre intermédiaire (à l'échelle de deux générations), on trouve la spéciation sympatrique, la sélection directionnelle, la plasticité phénotypique et la plasticité comportementale.

La première réponse est la **spéciation sympatrique** (Mayr 1963, Maynard Smith 1966). Une telle spéciation (émergence locale d'une nouvelle espèce à partir d'une espèce ancêtre sous l'effet de la sélection naturelle) peut avoir lieu lorsqu'une population, composée de généralistes et de spécialistes, vit dans un habitat hétérogène. Au sein de cet habitat, un spécialiste va sélectionner préférentiellement un certain sous-habitat, au détriment des autres sous-habitats. Un généraliste se comportera de façon plus opportuniste. Spécialisation dans la sélection de l'habitat, sélectivité comportementale et reproduction avec les partenaires les plus proches géographiquement sont des éléments qui peuvent être à l'origine d'une spéciation sympatrique (Brown 2000). Ainsi, l'hétérogénéité de l'habitat promeut la biodiversité, car aucune espèce ne peut être adaptée à tous les environnements (MacArthur 1958).

La deuxième réponse est la **sélection directionnelle** (Pianka 1983), qui se situe en dessous de la spéciation, au niveau populationnel. Reposant sur le polymorphisme, elle permet à une population de répondre à des variations de l'environnement en l'espace de deux générations, par le biais de la sélection naturelle (voir page 18).

La troisième réponse est la **plasticité phénotypique** (Dewitt & Scheiner 2004). Elle se trouve avant qu'il y ait sélection naturelle et suggère que l'une des clés de la survie dans un environnement variable peut être d'exprimer, à partir d'un même génotype, plusieurs phénotypes différents. On définit par norme de réaction (Sarkar 2004) l'ensemble des

phénotypes qui vont s'exprimer à partir d'un même génotype, selon l'environnement dans lequel on se situe (Fig. 4). S'il existe plusieurs catégories de plasticité phénotypique (Piersma & Drent 2003), celle qui permet de faire face le mieux à des conditions environnementales totalement imprévisibles est peut-être la plasticité ontogénique (*developmental plasticity*, West-Eberhard 2003). Celle-ci correspond à la mise en place de traits irréversible, ou non, sous la pression de l'environnement au cours du développement de l'individu. Si un individu souffre de malnutrition durant sa croissance ou de conditions thermiques défavorables, il allouera moins d'énergie à sa croissance plutôt que de mourir, ce qui résultera en une diminution de la taille maximale atteinte à l'âge adulte. Chez un ectotherme vertébré ou invertébré, l'influence des conditions environnementales est cruciale. Il existe à ce sujet un nombre important d'exemples dans la littérature (références dans West-Eberhard 2003). Il est malheureusement beaucoup plus difficile d'étudier la plasticité ontogénique chez un endotherme. En effet, chez un endotherme, la norme de réaction est plus réduite que chez un ectotherme, donc moins visible, car le régime métabolique impose un plus grand déterminisme (Ruben 1995).

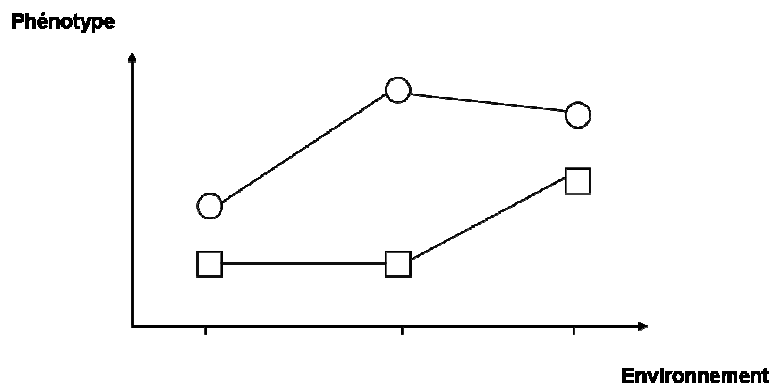


Fig. 4. Schématisation de la norme de réaction. Un même génotype exposé à différents environnements va exprimer différents phénotypes. L'ensemble des phénotypes constitue la norme de réaction. Ici, deux génotypes (rond et carré) sont exposés à trois environnements différents (d'après Dewitt & Scheiner 2004 et Lescroël 2005).

La quatrième réponse est la **plasticité comportementale** (*behavioural plasticity*, Komers 1997). Si le comportement est un trait phénotypique, la plasticité comportementale mérite une mention à part, car elle fait appel à des mécanismes complexes et flexibles. Ceux-ci permettent à l'individu de s'adapter non seulement à un, mais à plusieurs environnements (pour simplifier, on peut dire que la plasticité ontogénique est une réponse à un environnement et un seul). La plasticité comportementale correspond à une réponse immédiate à toute une variété de conditions environnementales changeantes, grâce à un ensemble de comportements réversibles (Komers 1997). Par exemple, des guppies (*Poecilia reticulata*) qui sont soumis à une intense pression de prédation vont montrer une plus faible plasticité dans leur comportement sexuel qu'en présence d'une faible pression de prédation, parce que l'activité sexuelle peut influencer la détectabilité pour les prédateurs (Rodd & Sokolowski 1995). L'intensité de la flexibilité d'un comportement sera fonction de ses coûts et de ses bénéfices. La flexibilité comportementale peut être d'ordre sexuel, social, alimentaire ou lié à la survie. Des réponses flexibles dans le comportement de recherche alimentaire sont naturellement très profitables, car elles vont permettre à l'individu de faire face à des changements de l'environnement (Brown 2000). Malheureusement, à ce jour il existe encore très peu d'études faisant le lien entre l'intensité de la variabilité environnementale et l'intensité de la réponse comportementale des organismes (Komers 1997).

3. L'influence de la taille sur le comportement de recherche alimentaire

3- 1. Lien entre taille du prédateur et taille de la proie

Ainsi, la sélection directionnelle permet aux organismes de répondre à des variations de l'environnement, parfois à l'échelle de deux générations, sans avoir recours à la spéciation. Cette sélection repose sur le polymorphisme. Le polymorphisme est l'expression dans une population de plusieurs formes d'un même caractère dont le déterminisme contient une part génétique (Pianka 1983). Par exemple, la longueur du bec varie d'un individu à un autre au sein d'une même population d'oiseaux. Les variations de l'environnement peuvent favoriser certaines formes, qui vont se retrouver plus fréquemment dans cette population à la génération suivante : c'est la **sélection directionnelle**.

Concrètement, un appareil trophique (tel un bec) d'une taille donnée permettra uniquement la manipulation ou l'ingestion de proies qui sont comprises dans une gamme de tailles donnée. C'est la raison pour laquelle une réduction des ressources en proies dans cette gamme de tailles favorisera les individus dont le bec peut manipuler des proies qui sont, par exemple, plus grosses. En conséquence, le mode de la distribution des tailles de bec dans la population à la génération suivante va se déplacer vers des becs de plus grande taille. L'exemple le mieux étudié est celui de *Geospiza fortis*, un pinson des Galapagos (Grant 1986, Fig. 5).

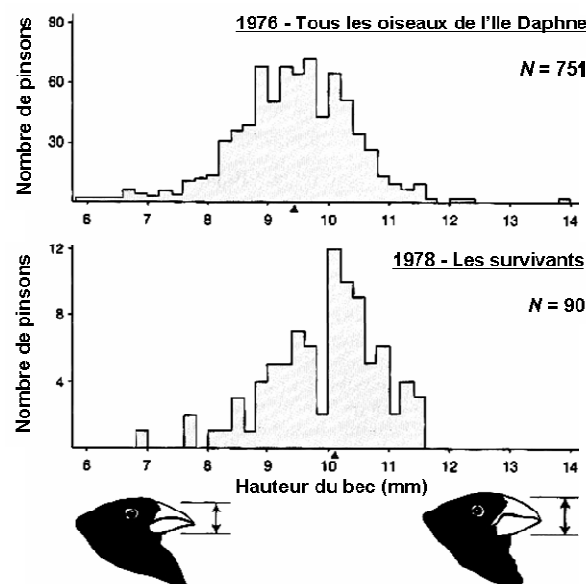


Fig. 5. Sélection directionnelle chez *Geospiza fortis* (in Grant 1986). En 1976, la population de pinsons de l'île de Daphné a subitement baissé. Une sécheresse a fait chuter le stock de graines disponibles pour les pinsons, provoquant une famine. Des grosses graines dures qui étaient normalement ignorées par les pinsons les années normales sont devenues la seule ressource disponible. Seuls les individus possédant des becs puissants (plus hauts) pouvaient briser les graines qui étaient restées disponibles. La mortalité chez ces individus a été plus faible que chez ceux avec des becs moins puissants. Ils ont donc pu se reproduire. Puisque la hauteur de bec est fortement héritable, la hauteur de bec moyenne dans la population a augmenté en 1978. On peut facilement relier l'écologie à l'évolution dans ce cas, car le renouvellement des générations est rapide.

3- 2. Dimorphisme sexuel et théorie de la sélection écologique

Sous l'effet de la sélection écologique il existe une réponse particulière qui est le développement au sein d'une même espèce de caractères morphologiques ou comportementaux sexuellement dimorphiques (c'est-à-dire qui n'ont pas la même forme pour chaque sexe). On distingue trois grands groupes de sélections pouvant aboutir à un dimorphisme sexuel : la sélection sexuelle, la sélection de la fécondité et la sélection écologique.

La **sélection sexuelle** est la plus connue. Initialement avancée par Darwin (1871), la théorie de la sélection sexuelle stipule que les femelles ont sélectionné au cours de l'évolution des formes importantes ou exubérantes chez les mâles (mâles plus gros, plumes colorées, bois très développés). La théorie se base sur un investissement reproducteur différent selon le sexe. Ainsi, les femelles ont un coût à se reproduire (production d'œufs, grossesse) et ne peuvent donc pas se reproduire un grand nombre de fois (*Bateman's principle*, 1948). À l'inverse, les mâles, dont la participation se limite à la production de spermatozoïdes, ont intérêt à se reproduire avec le plus grand nombre de femelles. En conséquence, les femelles ont intérêt à choisir les mâles porteurs des meilleurs gènes (*good gene theory*, Fischer 1930). La sélection des mâles les plus gros et les plus combatifs ou de ceux arborant les caractères révélateurs d'une bonne condition (signaux plus colorés que la normale par exemple) doit permettre de retenir ceux pour lesquels le coût qu'engendre les combats ou la production d'un caractère visuel intense n'est pas un handicap. En d'autres termes, de sélectionner ceux qui peuvent réellement se permettre un fardeau supplémentaire, car ils sont porteurs de bons gènes (*handicap principle*, Zahavi 1975). Les études et les théories se rapportant à la sélection sexuelle sont nombreuses (Andersson 1994). Aujourd'hui on sait que les mâles peuvent aussi avoir un rôle décisif dans le choix du partenaire.

La **sélection de la fécondité** est moins connue que la sélection sexuelle. Pourtant, elle est peut-être responsable du plus grand nombre de dimorphismes sexuels dans la nature. Elle correspond à la sélection des femelles les plus grosses par sélection naturelle (Darwin 1871). La fécondité est proportionnelle au nombre d'œufs, dont le nombre peut augmenter avec la taille de la femelle. On comprend comment les femelles les plus grosses sont sélectionnées : elles sont souvent les plus fécondes. Cette sélection est vraisemblablement l'un des moteurs les plus puissants du dimorphisme sexuel de taille chez les invertébrés et les vertébrés ectothermes, chez qui la production d'œufs est abondante. Pourtant, elle est moins bien étudiée que la sélection sexuelle (Reeve & Fairbairn 1999). Les effets sont moins flagrants chez les oiseaux ou chez les mammifères par exemple, car une augmentation de la fécondité est vite contre-sélectionnée par le coût élevé de la production de ne serait-ce qu'un seul jeune supplémentaire.

La **sélection écologique** correspond à une réponse directe des organismes à des facteurs environnementaux, aboutissant à un dimorphisme sexuel par sélection naturelle (Darwin 1871). Par exemple, des facteurs écologiques d'ordre trophique peuvent être reliés à la morphologie des appareils trophiques des animaux par des mécanismes classiques de sélection directionnelle (voir précédemment le cas de *Geospiza fortis*), sous l'effet d'une compétition inter-sexuelle. Historiquement, on considère que le premier exemple réellement étudié est celui de Selander (1966) sur deux espèces de pics. Cet auteur est parvenu à relier le dimorphisme sexuel morphologique à une divergence sexuelle au niveau du comportement de recherche alimentaire. Le principe est simple : parce que le mâle et la femelle n'ont pas la même taille ou forme de bec, ils ont accès à des proies différentes (Fig. 6). Les niches

alimentaires sont donc différentes. On comprend mieux si l'on s'intéresse à l'un des exemples les plus extrêmes et les mieux étudiés, celui du colibri madère (Temeles et al. 2000 et Temeles & John 2003, Fig. 7).



Fig. 6. Huia dimorphe (*Heteralocha acutirostris*) (peinture : John Keulemans). Cette espèce éteinte de Nouvelle Zélande est le symbole emblématique de la relation entre des caractères morphologiques sexuellement dimorphiques et des facteurs écologiques. Le mâle est au premier plan. Son bec court et solide lui servait à extraire ses proies de l'écorce des arbres. La femelle possédait un bec long, fin et incurvé, dont la forme lui permettait de dénicher des insectes logés dans le bois, au fond de leurs terriers.

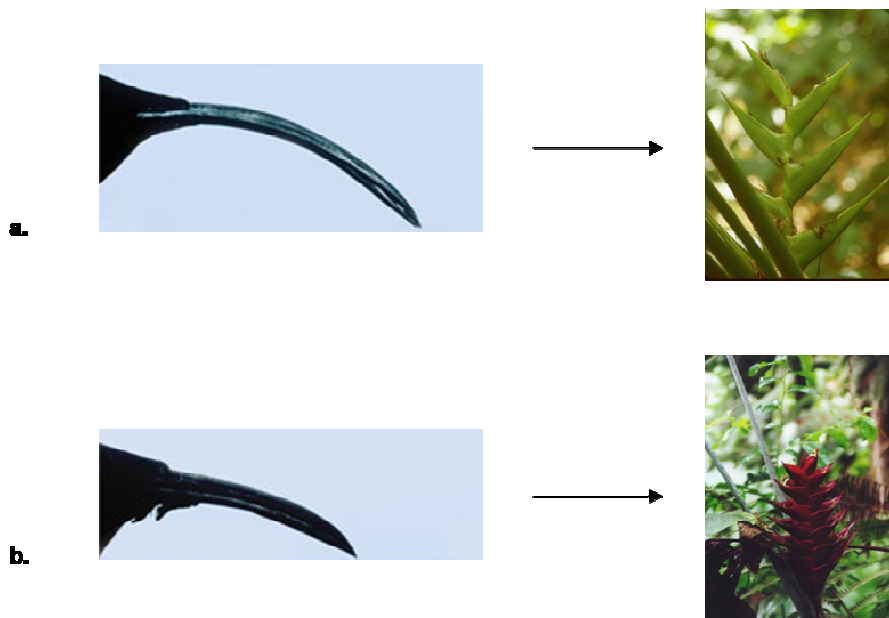


Fig. 7. Sélection écologique chez le colibri madère (*Eulampis jugularis*). Chez cet oiseau de l'Île de Santa Lucia (Caraïbes), chaque sexe butine 1) toujours la même espèce de fleur et 2) cette espèce est différente selon le sexe. Il existe pour chaque sexe une relation étroite entre la forme du bec et celle de la corolle de l'espèce de fleur butinée. Cet exemple est l'un des mieux étudiés du lien dynamique pouvant exister entre le dimorphisme sexuel et les facteurs écologiques, tels que la ressource (*in* Temeles et al. 2000 et Temeles & John 2003).

Si les relations morpho-fonctionnelles entre l'animal et sa ressource sont faciles à montrer, retracer l'histoire évolutive ayant abouti à cette spécialisation l'est beaucoup moins. Ainsi, pour toute espèce étudiée, il n'est pas du tout évident qu'il y ait eu compétition inter-sexuelle et que la divergence de niche observée soit une adaptation. Des différences écologiques entre les sexes peuvent être aussi les conséquences passives d'un dimorphisme de taille pré-existant, lui-même résultat d'une sélection sexuelle ou d'une sélection de la fécondité. Quelle part attribuer dans le comportement ou le dimorphisme observé à l'une ou l'autre sélection ? C'est toute la difficulté. Par ailleurs, si la formule de "compétition inter-sexuelle" est souvent citée, la théorie du partage des tâches permet également d'expliquer la divergence de niche parce qu'elle augmente l'efficacité du couple lors de l'élevage des jeunes (Sunde et al. 2003). Pendant longtemps, l'étude de la sélection sexuelle a été la plus populaire. Depuis quelques années, les études tentent d'intégrer les trois sélections possibles dans l'histoire du dimorphisme des espèces (Shine 1989, Hedrick & Temeles 1989, Badyaev 2002, Blanckenhorn 2005) (Fig. 8). Enfin, depuis peu, deux livres synthétiques ont été consacrés à la question (Ruckstuhl & Neuhaus 2005, Fairbairn et al. 2007).

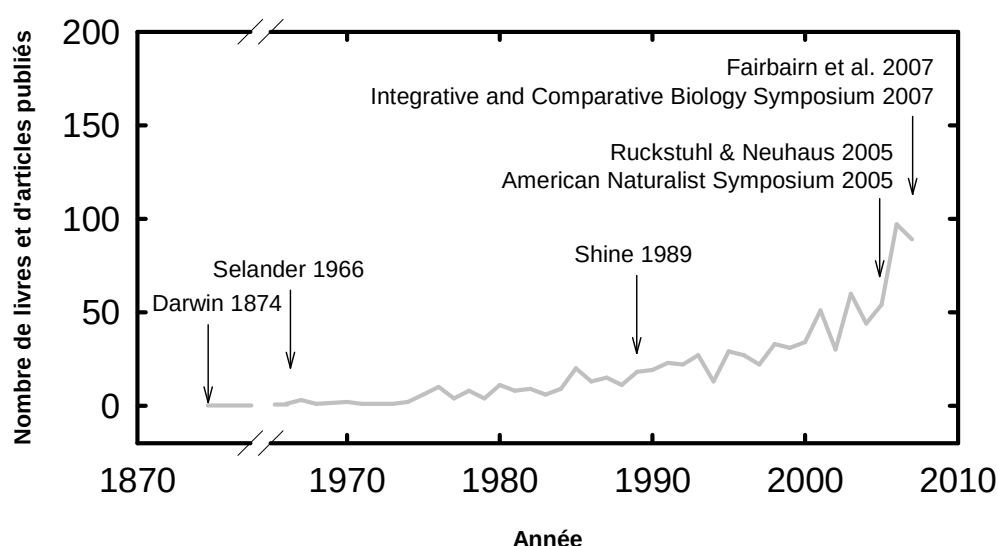


Fig. 8. Nombre d'articles publiés par an dans le monde sur le dimorphisme sexuel. Cette figure résume une recherche effectuée sur la base de données PubMed (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/>) avec comme mots clés *sexual size dimorphism* (sans guillemets) et ayant abouti à un résultat total de 869 références d'articles. Ce nombre n'est bien sûr pas exhaustif. Si cette relation n'a pas été corrigée par le nombre absolu d'articles publiés par an (susceptible d'avoir augmenté récemment), la tendance est néanmoins à l'explosion des études depuis les années 1970. Sont figurées quelques dates majeures dans l'étude du dimorphisme sexuel, celles qui correspondent en particulier aux études ne s'intéressant pas uniquement à la sélection sexuelle. Après l'article fondateur de Darwin (1871) et celui de Selander (1966), l'une des premières synthèses sur le sujet est publiée (Shine 1989). Plus récemment, on trouve les actes de deux symposiums sur le dimorphisme sexuel : le *American Naturalist Symposium* (2005) et le *Integrative and Comparative Biology Symposium* (2007). Finalement la publication de deux livres (Ruckstuhl & Neuhaus 2005, Fairbairn et al. 2007) permet d'avoir une vision synthétique sur la dynamique du dimorphisme sexuel au sein du règne animal.

4. Le milieu marin

4- 1. Acquérir des ressources dans le milieu marin : le cas des animaux plongeurs

Pour avoir une idée de la productivité de l'océan, il faut s'imaginer que le tonnage annuel mondial en poissons qui est annuellement débarqué dans les ports de pêche est évalué à près de 80 millions de tonnes. Les oiseaux marins profitent également de cette manne, puisqu'ils pêchent annuellement l'équivalent en biomasse de ce que consomment les hommes (Brooke 2004). Les oiseaux, mais aussi les mammifères marins, représentent donc un nombre considérable d'individus (oiseaux : 700 millions d'individus, Brooke 2004), dont la survie dépend d'adaptations leur permettant une acquisition efficace de ces ressources marines (Schreiber & Burger 2002b, Shealer 2002).

Les vertébrés plongeurs à respiration aérienne sont représentés par un groupe hétérogène d'animaux de taxons divers. Leurs ancêtres, à l'origine terrestre, ont adopté des caractères permettant la vie sous-marine. Il est plus que probable que le moteur de cette transition évolutive ait été la colonisation de riches niches trophiques marines jusque là vacantes (il y a une soixantaine de millions d'années pour les premiers oiseaux et mammifères plongeurs et plus de 200 millions d'années pour les premiers reptiles plongeurs, Benton 2004). Le nombre d'espèces de reptiles, d'oiseaux et de mammifères plongeurs est respectivement d'environ 500, 200 et 150. Le nombre n'est pas fixe pour les oiseaux et les reptiles car la définition de " vertébré plongeur " est en fait très large. Si l'on rajoute par exemple les canards de surface qui immergent la tête pour s'alimenter, les martins-pêcheurs, les sternes, les tortues ou les serpents d'eau douce partiellement aquatiques, on augmente le nombre d'espèces de vertébrés plongeurs. Si l'on ne retient que les espèces qui s'immergent totalement pour se nourrir, on diminue ce nombre. Chez les reptiles, on trouve 8 espèces de tortues marines, un lézard marin (un iguane), 23 espèces de crocodiliens et une soixantaine de serpents marins. Le reste est constitué par les tortues d'eau douce réellement aquatiques. Chez les mammifères, on trouve 78 espèces de cétacés, 5 espèces de siréniens, 36 espèces de pinnipèdes et 13 espèces de mustélidés. La diversité taxonomique des oiseaux plongeurs est très importante et comprend, entre autres, les manchots, les fous, les cormorans, les guillemots, les pétrels plongeurs, les puffins, les grèbes, les plongeurs et les canards (Brooke 2002, Warheit 2002).

Les contraintes du milieu marin ont agi sur la morphologie et la physiologie des différentes lignées de vertébrés plongeurs pour aboutir à des adaptations complexes (Kooyman 1989, Butler and Jones 1997, Butler 2001). Chez les reptiles plongeurs, ces adaptations concernent surtout la mobilité (formes hydrodynamiques), car l'ectothermie, avec ses taux métaboliques réduits, pré-adapte à l'apnée (plus faible consommation d'oxygène). En revanche, chez les endothermes plongeurs, les adaptations sont nombreuses. Sachant que la déperdition thermique est 25 fois supérieure dans l'eau que dans l'air, l'endothermie, avec ses taux métaboliques élevés, ne peut être efficace que si le corps est bien isolé. Plumages, fourrures épaisses, couches de graisses et vasoconstriction périphérique ont permis la réduction des pertes calorifiques et la colonisation des eaux polaires. Le fort métabolisme des endothermes rend la consommation d'oxygène importante. Pour cette raison, les endothermes plongeurs ont développé des adaptations physiologiques à l'apnée, comme la bradycardie réflexe, l'augmentation des concentrations en hémoglobine sanguin ou en myoglobine musculaire, la

résistance à l'anaérobiose ou encore l'hypothermie régionale (un hypométabolisme généré par une baisse de température au niveau périphérique et abdominal), permettant d'abaisser cette consommation et ainsi d'accroître le temps passé sous l'eau (Butler & Jones 1997). D'autres adaptations incluent une modification de la vision par une augmentation du pouvoir d'accommodation et de la sensibilité à des longueurs d'onde proches du bleu et une résistance accrue à la pression par divers mécanismes physiologiques ou comportementaux (notamment l'expiration de tout volume d'air excédentaire). Enfin, ces animaux possèdent des modes de propulsion sous-marine efficaces et des formes hydrodynamiques, permettant des accélérations foudroyantes.

Chez les oiseaux et mammifères plongeurs (cétacés non compris), les individus doivent impérativement revenir à terre s'ils veulent se reproduire. Cette contrainte impose que les endothermes plongeurs soient en réalité amphibiens, et que leurs adaptations à la vie sous-marine ne soient pas trop limitantes, leur permettant une partie de vie terrestre. Durant l'élevage, ces animaux vont devoir acquérir des ressources en mer pour revenir ensuite à terre nourrir les jeunes. Ce comportement se nomme le *central place foraging* (Orians & Pearson 1979), c'est-à-dire l'approvisionnement à partir d'un point central auquel on revient toujours. Pour maximiser leur succès reproducteur, il est dans l'intérêt de ces animaux de réaliser ce comportement avec une certaine efficacité.

4- 2. L'apnée : l'approvisionnement optimal et la plongée

Pour un *central place forager*, comme un oiseau ou un mammifère plongeur, avoir un comportement d'approvisionnement optimal signifie passer le moins de temps possible en mer, tout en ramenant le maximum de proies. La logique de l'approvisionnement optimal, telle qu'elle a été décrite page 12 ne suffit plus à expliquer les contraintes auxquelles sont confrontés ces animaux, car il ne s'agit pas seulement d'aller sur un site d'alimentation et d'en revenir, mais aussi de plonger. Il ne faut donc pas raisonner en 2 dimensions, mais en 3 dimensions.

La dimension verticale de la plongée correspond en fait à ce que l'on pourrait nommer une dimension oxygène (O_2). Lorsque les animaux sont sur un site d'alimentation, ils vont plonger pendant une certaine durée, puis récupérer en surface (restockage en O_2), avant de replonger à nouveau (Fig. 9). Ils s'arrêteront de plonger lorsqu'ils estimeront qu'il n'y a pas ou plus assez de proies, ou lorsqu'ils auront acquis une charge en nourriture suffisante.

C'est Kramer (1988) qui a adapté le premier le théorème de la valeur marginale de Charnov (1976) à la plongée (Fig. 10). Il faut considérer que l'intérêt de l'animal est de passer le plus de temps sous l'eau, temps théoriquement utile à l'acquisition de nourriture, et le moins de temps en surface (*optimal breathing theory*, Kramer 1988). Le temps en surface est une perte de temps pour l'acquisition de nourriture, mais il est incontournable, car l'animal doit refaire le plein en O_2 et évacuer les déchets, comme le CO_2 ou l'acide lactique. D'après le modèle de Kramer (1988), il apparaît que les durées de plongée les plus optimales sont des durées relativement courtes. Les plongées profondes, donc longues, ne pourront être effectuées qu'avec des larges réserves en O_2 . Pour cela, les temps de récupération devront permettre de remplir les réserves en O_2 au maximum. Mais en raison de la forme de la courbe des gains en O_2 (Fig. 10), les plongées longues augmenteront le temps passé en surface relatif au temps passé en plongée. Elles ne seront donc pas optimales.

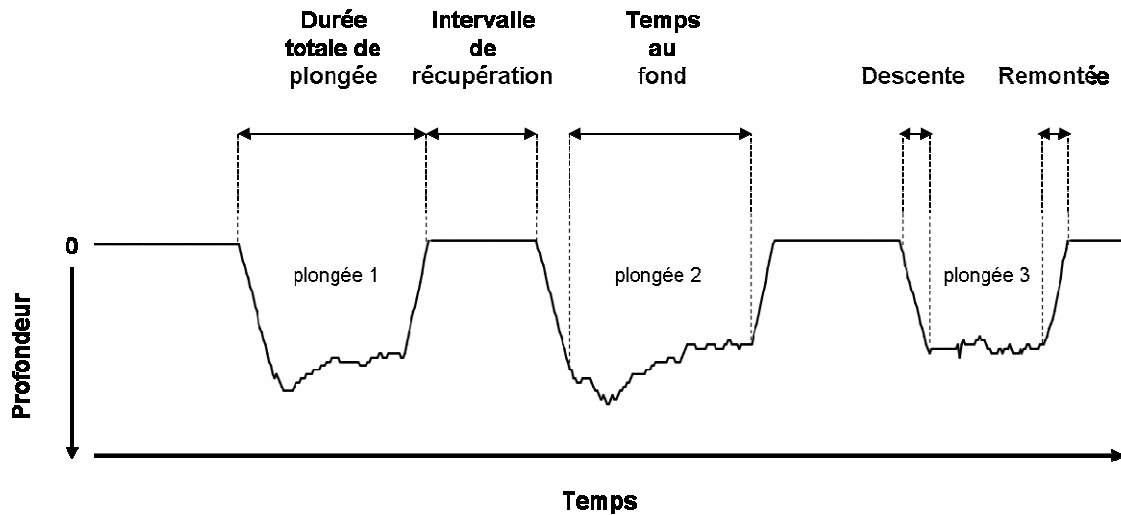


Fig. 9. Illustration du cycle de plongée. Une plongée peut se résumer en une succession de valeurs de profondeur au cours du temps. Sur son site d'alimentation, l'animal va enchaîner des plongées successives, intercalées de périodes de récupération en surface. Le cycle de plongée correspond à une plongée, suivie de son intervalle de récupération. On peut décomposer la plongée en trois parties : la descente, le fond, et la remontée. La partie durant laquelle se fait la capture des proies dépend de l'écologie du plongeur. La durée de plongée augmentera avec la profondeur de plongée, car le temps de transit (descente et remontée) augmente avec la profondeur.

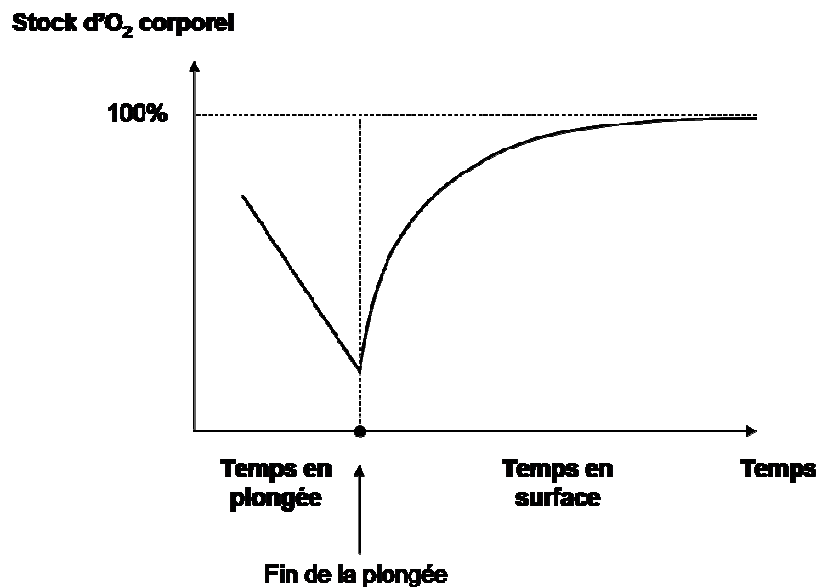


Fig. 10. Théorème de la valeur marginale (Charnov 1976) appliquée à la plongée (d'après Kramer 1988). Dans le modèle de Kramer (1988), le gain est représenté par le stock en O_2 corporel. Lorsque les animaux reviennent en surface pour respirer après chaque plongée, la vitesse de restockage corporel en O_2 est d'abord rapide. Puis, lorsque les réserves corporelles augmentent, la différence en pression partielle en O_2 entre les différents compartiments (poumons, sang, muscles) diminue, entraînant une baisse des taux de diffusion et donc de la vitesse de gain en O_2 . Ceci produit une courbe de gains qui augmente de façon logarithmique, comme dans le modèle de Charnov (1976).

Il est évident que la notion d'optimalité dans ce modèle est toute relative et ne concerne que les contraintes internes à l'animal (sa physiologie). Elle ne tient pas compte de l'écologie ou du comportement. Par exemple, si l'abondance en proies augmente avec la profondeur, les animaux perdront beaucoup de temps en transit ou en surface, mais le bilan énergétique global de leur voyage alimentaire sera meilleur. Aussi, les animaux ont la possibilité de moduler le temps passé en surface s'ils le jugent nécessaire (s'ils se trouvent au dessus d'un *patch* riche en proies par exemple). Plutôt que d'attendre un restockage complet de leurs réserves en O₂, ils pourront replonger avec des réserves incomplètes et ainsi maximiser le temps passé en apnée (notion d'ajustement par apprentissage et expérience).

4- 3. Hétérogénéité du milieu marin : l'exemple des milieux côtiers

C'est un défi pour les animaux plongeurs de trouver des proies dans un univers en trois dimensions. De notre point de vue, l'océan est un vaste milieu en apparence homogène, où rien ne semble indiquer par avance où peuvent se situer les ressources. De plus, les proies ne sont visibles par le plongeur que lorsque celui-ci s'immerge, sachant par ailleurs que le champ visuel (donc la perception de la quantité des ressources disponibles) reste très limité sous l'eau.

Pourtant, l'océan est tout sauf homogène et les écosystèmes marins concentrent les ressources dans l'espace et le temps, parfois de manière prévisible, parfois de manière imprévisible. D'un côté, les ressources varient quotidiennement (courants, lumière du jour), ou de façon saisonnière, notamment dans les milieux tempérés et polaires. De l'autre, l'océan est marqué par de vastes zones très pauvres, qui alternent avec des larges régions (unité : 1000 km) qui regorgent de vie (Haury 1978, Fig. 11). De telles masses d'eau sont associées à des structures physiques relativement constantes, tels que des fronts ou des courants (Park & Gambéroni 1995). A méso-échelle (unité : 100 km), des eaux productives peuvent être générées par concentration, sous l'effet de tourbillons. Mais de telles structures, même si elles sont formées régulièrement, sont parfois difficiles à prévoir temporellement et géographiquement (Rhines 2001, Fig. 12). Par ailleurs, à cause du décalage causé par le temps d'intégration de l'énergie stockée dans le phytoplancton vers l'aval dans le réseau trophique, en direction des consommateurs secondaires, la localisation des organismes les plus gros est souvent déconnectée spatialement et temporellement des zones de production primaire (Levin 1992, Guinet et al. 2001). Enfin, à plus petite échelle (unité : 10 km), la prévisibilité des ressources devient quasiment impossible lorsque l'on s'appuie sur l'étude des paramètres physiques (Hunt et al. 1999).

Les écosystèmes côtiers sont des zones qui concentrent une forte production primaire (Planck 1977, Tréguer 1987). Cette productivité est assurée par la présence d'un fond marin (zone photique du plateau continental : entre 0 et 200 m) permettant l'implantation d'organismes sessiles ou faiblement mobiles, et par l'apport constant de nutriments d'origine terrestres. Par ailleurs, cette richesse est parfois amplifiée par les propriétés hydrodynamiques des milieux côtiers, qui favorisent l'importation de nutriments provenant du large, comme dans le cas des *upwellings*, des courants de marée ou des vents côtiers (Allanson et al. 1985, Atkinson & Peck 1990, Hunt et al. 1999).

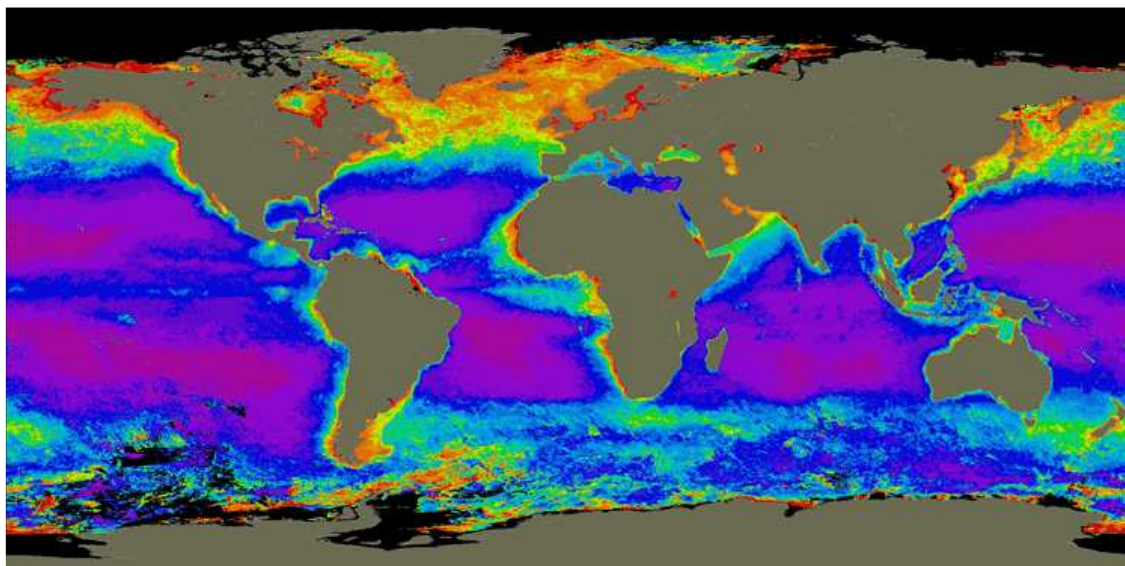


Fig. 11. Première photo de la distribution de la productivité primaire océanique mondiale. Les plus fortes concentrations sont du côté rouge du spectre et les plus faibles du côté violet. Cette photo a été réalisée par l'analyse de la concentration en chlorophylle par le *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS) du satellite Nimbus-7 entre 1978 et 1986 (NASA®).

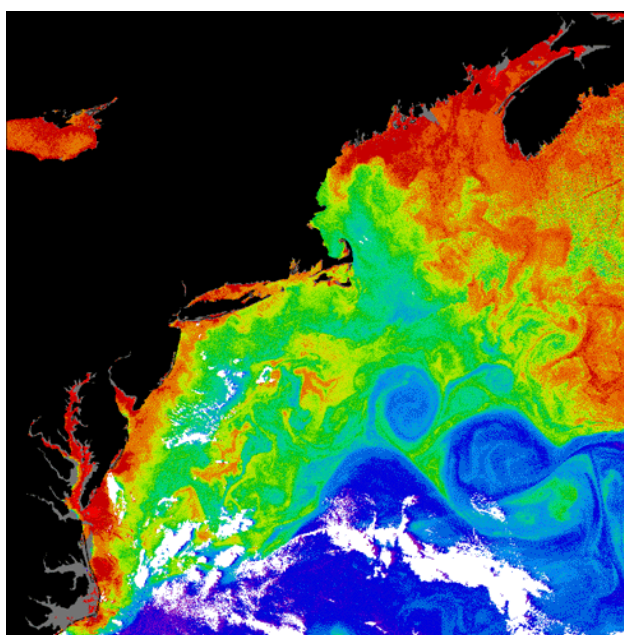


Fig. 12. Production primaire au large de New York. A méso-échelle, le courant du Gulf Stream, qui quitte la côte nord-américaine pour sa traversée de l'Atlantique nord, révèle une structure tourbillonnaire, qui engendre une grande hétérogénéité dans la distribution spatiale et temporelle des ressources (photo du CZCS, NASA®).

Les *central place foragers* qui sont spécialisés dans l'exploitation des ressources côtières devraient donc profiter de proies abondantes (Hunt et al. 1999). Toutefois, à l'échelle de l'animal, le milieu côtier est en perpétuel changement. En particulier, des variations d'année en année des paramètres océanographiques, comme la température de l'eau, ont un impact très fort sur la productivité primaire et donc sur le recrutement en proies. Ils peuvent

influencer le succès reproducteur des animaux (Ashmole 1971, Glynn 1988, Barbraud & Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2005). Les meilleurs exemples connus concernent les effets d'El Niño sur les populations côtières. Les années de très forte température de l'eau, les populations d'iguanes marins, de manchots de Humboldt et de cormorans aptères des Galapagos subissent une forte mortalité et un faible succès reproducteur (Valle & Coulter 1987, Boersma 1998, Wikelski & Wrege 2000). Un effet différé s'observe sur les populations de cormorans pélagiques, de cormorans à aigrettes, de cormorans de Brandt, de guillemots à miroir et de guillemot de Troil des côtes de l'Amérique du nord-est (Hodder & Greybill 1985, Wilson 1991).

Face à ces contraintes, les animaux plongeurs côtiers vont devoir déployer des stratégies leur permettant une détection et une exploitation optimale des *patches* alimentaires. Puisqu'ils ont une forte sensibilité à la variabilité environnementale, il est dans leur intérêt d'avoir des comportements de recherche alimentaires très plastiques. Ils doivent faire preuve d'opportunisme et développer des capacités à trouver rapidement des nouveaux *patches*.

5. Problématique de la thèse

Les milieux côtiers imposent des contraintes aux vertébrés plongeurs, qui vont devoir présenter des stratégies leur permettant une exploitation des ressources marines proche de l'optimalité. Pour comprendre les réponses de ces organismes, il faut pouvoir les étudier dans un contexte où va s'exprimer de la variabilité.

Les exemples ayant intégré la part de la variabilité environnementale (études longitudinales) dans la compréhension des stratégies de ces animaux sont peu nombreux. En effet, de telles études sont complexes, car elles demandent soit un suivi à long terme, soit un suivi transversal, comparant une localité à une autre. Dans les deux cas, un effort logistique important et continu est nécessaire. Bien souvent, cela n'est pas possible pour des raisons humaines ou financières (principalement quand on travaille sur des animaux qui sont difficilement accessibles).

Les rares études qui existent montrent que certaines espèces peuvent modifier leur comportement de recherche alimentaire en fonction de différentes contraintes, physiologiques ou environnementales (Annett & Pierotti 1999). C'est le cas des otaries et des manchots entre l'été et l'hiver ou entre les localités, en réponse à la demande des jeunes, aux changements saisonniers dans la disponibilité des ressources, et en rapport avec des environnements océanographiques contrastés (e.g. Bost 1991, Charassin & Bost 2001, Tremblay & Cherel 2003, Beauplet et al. 2004, Green et al. 2005). Mais ces études concernent des espèces à forte mobilité. Peu d'études ont concerné les espèces côtières (Lescroël 2005), notamment les oiseaux volants.

Par rapport à cette problématique, le cormoran antarctique représente un bon modèle d'étude pour des raisons pratiques (cycle reproducteur court, accessibilité des colonies, relativement faible sensibilité au dérangement, bon statut de conservation). De plus, le cormoran est un oiseau côtier volant. Cela rend son étude intéressante par rapport à la majorité des travaux sur les oiseaux plongeurs, qui concernent essentiellement les manchots. Les fonctions de vol et de nage sous-marine sont antagonistes d'un point de vue évolutif, ce qui doit s'exprimer sous la forme de stratégies d'acquisition des ressources originales.

Je me suis donc intéressé à comprendre **les stratégies d'acquisition de ressources du cormoran antarctique dans un environnement variable**. Cette thèse s'articule autour de trois grands axes :

1. **Trouver des méthodes permettant de décrire le comportement de recherche alimentaire chez les endothermes plongeurs volants et leurs adaptations à la plongée en eaux froides.**

Ces méthodes doivent utiliser des techniques permettant à la fois de décrire le comportement de vol et le comportement de plongée, et permettre par ailleurs de décrire l'écophysiologie de la plongée.

2. **Découvrir par le biais de quelle plasticité (comportementale ou autre) ces animaux font face à la variabilité environnementale pouvant exister entre localités.**

Cette recherche est possible par une approche multi-sites, en comparant deux espèces de cormoran antarctique habitant deux archipels différents et en comparant, chez la même espèce, des colonies faisant face à des environnements contrastés.

3. **Explorer les liens entre le dimorphisme sexuel et l'environnement à travers les différences sexuelles dans le comportement de recherche alimentaire.**

Le cormoran antarctique possède un dimorphisme sexuel marqué. Il convient donc pour étudier les liens pouvant exister entre l'environnement et la morphologie et la mise en place de stratégies de recherche alimentaire distinctes entre les sexes.

Chapitre 2

Modèles, sites et méthodes

1. Les cormorans

1- 2. Diversité et modes de vie

Les cormorans sont des oiseaux dont la réputation est extrêmement connotée, essentiellement parce qu'ils sont peu connus (Annexe 1). La famille des cormorans est la famille des *Phalacrocoracidae*. " Le terme *Phalacrocoracidae* vient du grec *Phalacrocorax*, cité par Pline, de *korax* (corbeau) et *phalacros* (chauve), peut-être par allusion à la sous-espèce *Phalacrocorax carbo sinensis*, qui a la tête blanche en plumage nuptial. A moins que Pline n'ait voulu désigner l'ibis chauve qui nichait autrefois dans les Alpes. C'est Brisson qui, en 1760, a créé le genre *Phalacrocorax* " (in Le Garff 1998).

Placés dans l'ordre des Pélécaniformes, au côté des Frégatidés, Sulidés, Anhihidés et Pélécanidés par la systématique traditionnelle de la classe des Oiseaux (Morony et al. 1975), les *Phalacrocoracidae* sont rangés dans un nouvel ordre (les Ciconiiformes) au côté d'une quinzaine de familles dans la classification de Sibley & Monroe (1990). Cette dernière utilise des techniques d'hybridation de l'ADN et reste discutée. La taxonomie des *Phalacrocoracidae* est elle aussi sujette à débat. Siegel-Causey (1988) propose la division de la famille en deux sous-familles, mais la plupart des auteurs n'utilisent qu'un nom de famille (*Phalacrocoracidae*) et un nom de genre (*Phalacrocorax*) (Orta 1992).

Les cormorans seraient apparus il y a environ 30 millions d'années (Oligocène) en Australasie (Van Tets 1976). D'origine tropicale donc, les cormorans ont vite colonisé l'ensemble de la planète, des tropiques aux milieux polaires. Si les cormorans sont présents sur les continents, ils sont surtout inféodés au milieu marin (Fig. 13)



Fig. 13. Carte de répartition des espèces de la famille des *Phalacrocoracidae* (in Orta 1992). La répartition est mondiale. Les cormorans sont présents en eau douce et en mer, des tropiques aux eaux polaires. Certaines espèces, comme le grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*), ont une répartition très vaste (mondiale). D'autres, comme le cormoran des Galápagos, sont réduits à quelques centaines de couples.

Les cormorans sont des plongeurs benthiques (ils prospectent sur le fond), même s'ils peuvent faire preuve d'une certaine flexibilité dans leur comportement alimentaire, en capturant des proies dans la colonne d'eau (Grémillet et al. 1998b). Les cormorans sont opportunistes et vont consommer aussi bien des vers annélides, que des mollusques (céphalopodes généralement), des crustacés (crabes, écrevisses, crevettes), et parfois même des amphibiens, en eau douce. Cependant, le régime alimentaire est majoritairement piscivore.

L'immersion se fait à partir de la surface de l'eau, et non pas après un piqué aérien, comme chez les fous. La propulsion sous l'eau est réalisée par l'action unique des pieds palmés, qui sont battus simultanément d'avant en arrière à une fréquence pouvant aller jusqu'à plusieurs battements par seconde, tandis que les ailes sont repliées le long du corps, et ne servent pas à la locomotion. Pour donner plus d'impulsion au mouvement, le cou se plie et se déplie en même temps qu'ils battent les pieds. La localisation des proies est faite visuellement. Selon certains, le pouvoir d'accommodation sous-marin des cormorans serait très important (Schwab 2002), et selon d'autres, ils ne verraient leurs proies qu'au dernier moment (White et al. 2007). Quoi qu'il en soit, plusieurs études ont montré que les cormorans étaient capables de capturer des proies dans des conditions d'éclairement minimales, et de manière très efficace (Wanless et al. 1999, Grémillet et al. 2005b). Les cormorans ont une technique de recherche active, tentant de dénicher les poissons réfugiés dans des anfractuosités ou dans le sable, à l'aide de leur bec (Watanuki et al. 2008). Lorsque de petits poissons sont capturés, ils peuvent être ingérés au cours de la plongée. Lorsqu'un gros poisson est pris, le cormoran remontera à la surface avant de l'ingérer car cette prise nécessitera d'être manipulé un certain temps avant d'être avalé. Les cormorans pêchent seuls, mais on peut parfois observer des pêches collectives regroupant plusieurs centaines d'individus, qui plongent de manière synchronisée. La profondeur de plongée chez le cormoran varie entre quelques mètres et plus de 100 mètres et la durée entre quelques secondes et plus de 5 min.

Parfois, après être sortis de l'eau, les cormorans adoptent la posture dite du "séchage des ailes", qui consiste en une extension partielle (*delta-wing posture*) ou complète (*full wing-spreading posture*) des ailes de part et d'autre du corps (Fig. 14). Tous les cormorans ont ce comportement, hormis les espèces appartenant au groupe des cormorans antarctiques (voir page 35).

On compte 28 espèces fossiles et 39 espèces vivantes (Orta 1992). Les cormorans varient en forme et en taille (Fig. 15). Selon les espèces, leur masse est comprise entre 500 g et 4 kg et ils mesurent entre 45 et 100 cm de long. Il existe un dimorphisme sexuel, les mâles étant plus gros que les femelles de 15% en masse en moyenne. Les espèces marines ont tendance à nicher en bord de mer, dans des falaises ou des rochers, où elles construisent des grands nids coniques, à base d'herbes, de petites branches, de terre et de guano. Les espèces continentales nichent plus généralement dans de grands arbres où de larges nids sont solidement construits à partir d'un assemblage de grosses branches. Les mâles amènent normalement le matériel aux femelles, qui construisent le nid. La femelle pond entre 2 et 4 œufs. Les cormorans ne possédant pas de plaque incubatrice, l'incubation se fait sous le parent, par les pattes totipalmées posées à même les œufs. L'incubation, le gardiennage et le nourrissage se font en alternance entre les deux partenaires, à part égale. Le succès à l'envol correspond généralement à la moitié du nombre d'œufs pondus. Les cormorans sont souvent monogames, mais on observe toutefois un fort taux de changement de partenaire. Ils se reproduisent tous les ans. Bien que l'on possède peu de données à long terme, l'espérance de vie est estimée aux alentours de 20 ans (Orta 1992).

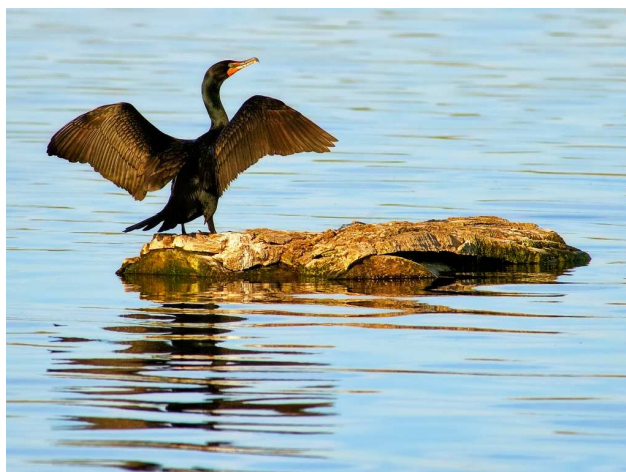


Fig. 14. Posture dite du "séchage des ailes". Initialement attribuée à un comportement de séchage des ailes (car les ailes du cormorant sont semi-perméables), cette posture pourrait servir en réalité à des fins de thermorégulation, notamment en réchauffant le bol alimentaire, ce qui facilite la digestion des proies capturées (Grémillet 1995) (photo anonyme).



Fig. 15. Quelques espèces de cormorans : **a.** *Phalacrocorax urile* (photo anonyme) ; **b.** *Phalacrocorax varius* (Meritt®) ; **c.** *Phalacrocorax pygmaeus* (photo anonyme) ; **d.** *Phalacrocorax punctatus* (photo anonyme) ; **e.** *Phalacrocorax aristotelis* (photo : Jérôme Fournier) ; **f.** *Phalacrocorax gaimardi* (photo anonyme) ; **g.** *Phalacrocorax harrisi* (photo anonyme) ; **h.** *Phalacrocorax atriceps* (photo anonyme) ; **i.** *Phalacrocorax featherstoni* (photo anonyme) ; **j.** *Phalacrocorax auritus* (photo anonyme) ; **k.** *Phalacrocorax penicillatus* (photo anonyme) ; **l.** *Phalacrocorax magellanicus* (photo anonyme).

1- 3. Le groupe des cormorans antarctiques

Il existe un groupe singulier de cormorans habitant l'Océan Austral : le groupe des cormorans antarctiques. Ces cormorans ont la particularité de se ressembler en de nombreux points, tant morphologiques qu'éthologiques (Fig. 16). Ce groupe comprend 13 espèces qui se distribuent grossièrement entre 40° et 70° de latitude Sud (Fig. 17).

La dénomination *cormoran antarctique* est une appellation personnelle, un terme générique qui réfère à n'importe laquelle de chacune de ces espèces. Ce groupe a été identifié comme un groupe homogène de 13 espèces répondant au terme générique de *blue-eyed shags* ("cormorans aux yeux bleus" ; Peters 1931, Siegel-Causey 1988, Marchant & Higgins 1990, Nelson 2006). Les espèces de ce groupe ou complexe (*blue-eyed shag complex*, Bernstein & Maxson 1982a) ont été l'objet de nombreuses autres appellations. Selon la littérature, on pourra trouver les noms de cormoran impérial (*Impérial shag*), de *King shag*, de cormoran à ventre blanc (*white-breasted cormorant*), de cormoran subantarctique (*sub-Antarctic shag*), de *Phalacrocorax atriceps*, ou encore de *Phalacrocorax albiventer* (e.g. Falla 1932, Murphy 1936, Voisin 1973, Devillers & Terschuren 1978, Bernstein & Maxson 1982a, Johnsgard 1993). Différents noms de genres pourront être trouvés, divisant le groupe de l'intérieur (e.g. Siegel-Causey 1988).

Une analyse génétique récente décrit le groupe des cormorans antarctiques comme étant monophylétique (Kennedy et al. 2000), et non pas paraphylétique, comme l'avait montré l'étude des caractères morphologiques (Siegel-Causey 1988). Cette analyse replace *Phalacrocorax bougainvillii* dans le complexe. Cette espèce en faisait partie autrefois (e.g. Voisin 1973), mais en avait été retirée par Orta (1992). Pour l'instant, *Phalacrocorax magellanicus*, autrefois inclus dans le groupe, n'y a pas été réintégré, même s'il semble être proche génétiquement. Sans évoquer la possibilité que les espèces soient en réalité des sous-espèces, la classification en un groupe monophylétique de 13 espèces (+ *Phalacrocorax bougainvillii*) a un intérêt : chacune correspond à une localité géographique précise (parfois une seule île ou archipel). Ceci donne un sens à l'idée d'espèce, sachant par ailleurs que ces espèces sont côtières, peu mobiles et que les distances qui séparent les localités atteignent parfois plusieurs milliers de kilomètres, ce qui favorise l'isolement géographique.

Historiquement et biogéographiquement, on ne sait pas précisément comment s'est opérée la radiation des cormorans antarctiques. Il existe deux hypothèses qui se basent sur les propriétés physiques de l'Océan Austral : puisque c'est un océan circumpolaire ininterrompu où dominant des vents d'ouest d'une grande intensité, la colonisation par un nouveau groupe d'oiseaux sera naturellement forcée d'ouest en est. La première hypothèse repose sur la théorie de Van Tets (1976), selon laquelle les cormorans seraient originaires d'Australasie. Les premiers cormorans auraient colonisé l'Océan Austral à partir de la Nouvelle-Zélande en direction de l'Amérique du Sud et de la Péninsule Antarctique d'abord, puis des îles du secteur Sud-Indien ensuite. La deuxième hypothèse suggère un départ de l'Amérique du Sud et une colonisation en direction de l'est. Celle-ci est de loin la plus crédible si l'on se réfère à une étude sur le séquençage de l'ADN mitochondrial des cormorans (Kennedy et al. 2000). Dans cette étude, les auteurs montrent que *Phalacrocorax olivaceus* et *Phalacrocorax auritus*, deux espèces à répartition purement américaine, voire nord-américaine, seraient les parents les plus proches des cormorans antarctiques. La colonisation de l'Océan Austral à partir de la Terre de Feu aurait débuté il y a environ un demi million d'années (Martyn Kennedy, communication personnelle).



Fig. 16. Le cormoran antarctique de Péninsule Antarctique *Phalacrocorax bransfieldensis* (photo anonyme). Le plumage est noir, sauf en face ventrale, où il est blanc. Les cormorans antarctiques possèdent des paupières bleu vif et deux petites caroncules jaunes-orangées situées sur la partie supérieure du crâne, au niveau de l'insertion du bec. Les caroncules sont réduites ou absentes chez quelques espèces et la paupière peut, dans certains cas, être violette ou orangée (Voisin 1973, Orta 1992). En début de période de reproduction, des plumes forment une huppe sur le sommet du crâne et les caroncules se gonflent, par afflux sanguin. Les pattes sont glabres et leur couleur varie du gris clair au rose très vif. Plusieurs espèces possèdent une barre alaire blanche, et celle-ci peut être tantôt présente, tantôt absente selon l'individu, chez une même espèce (Weimerskirch et al. 1988). Les espèces étudiées présentent de nombreux comportements sociaux en commun (Marchant & Higgins 1990, Green 1997), et le comportement dit de "séchage des ailes" est absent du groupe (Bernstein & Maxson 1982b).

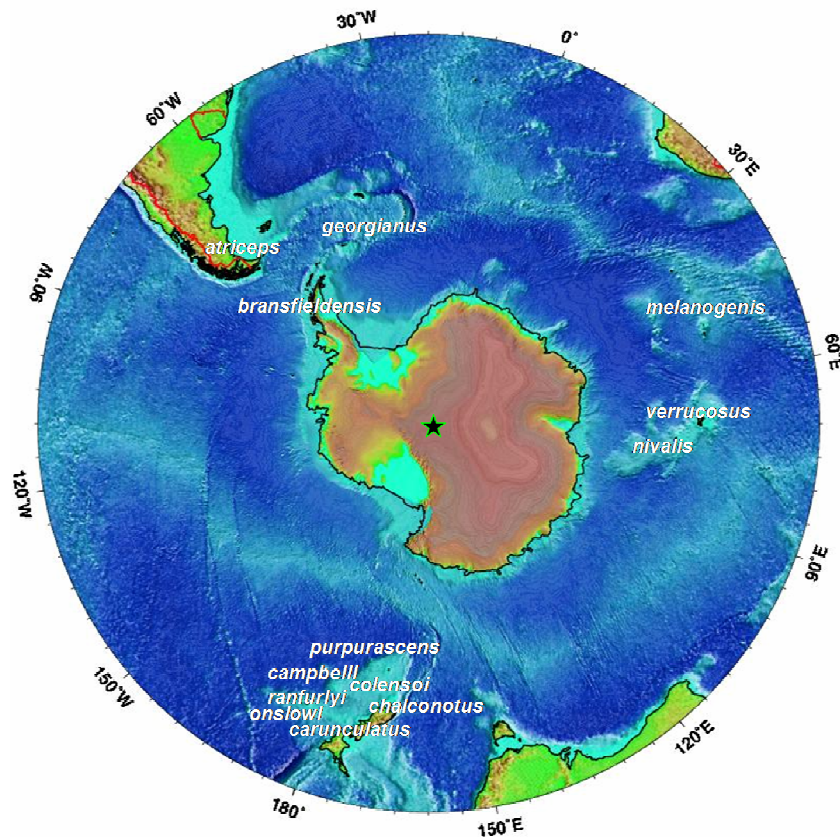


Fig. 17. Carte topographique de l'Océan Austral montrant la répartition circumpolaire des 13 espèces de cormorans antarctiques (selon Orta 1992). Les individus de *Phalacrocorax bransfieldensis* vivant en Péninsule Antarctique effectuent des migrations nord-sud, afin de profiter de conditions permettant de plonger, donc d'une mer libre de glace. Ils se reproduisent au sud en été, puis hivernent dans le nord de la péninsule.

Les espèces de cormorans antarctiques ont aussi de nombreux points communs d'un point de vue écologique, notamment au niveau de leur comportement d'acquisition des ressources. Ils sont réputés pour leurs remarquables performances de plongée, tant en termes de profondeur que de durée de plongée (Cooper 1986). On trouve de nombreuses différences sexuelles dans leurs habitudes alimentaires (Casaux & Barrera-Oro 2006). Leur place dans l'écosystème austral est au sommet des chaînes trophiques, aux côtés des autres prédateurs marins supérieurs : les cétacés, les pinnipèdes et d'autres oiseaux marins, comme les manchots. Ils se sont spécialisés presque exclusivement dans la prédation de poissons qui sont peu exploités par les autres plongeurs, les poissons du sous-ordre des Notothenioidés (Casaux & Barrera-Oro 2006, Fig. 18 et 19), un groupe qui est spécifique à l'Océan Austral (Eastman 2005). Les Notothenioidés sont des poissons à écologie majoritairement benthique.

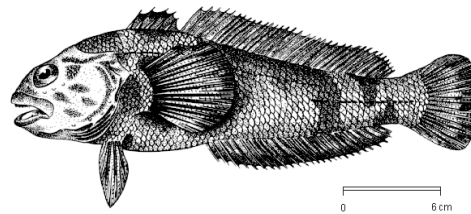


Fig. 18. La bocasse noire ou *black rock cod* (*Notothenia coriiceps*, sous-ordre des Notothenioidés, famille des Nototheniidae). Sa répartition dans l'Océan Austral est circumpolaire (dessin : Michel Lamboeuf).

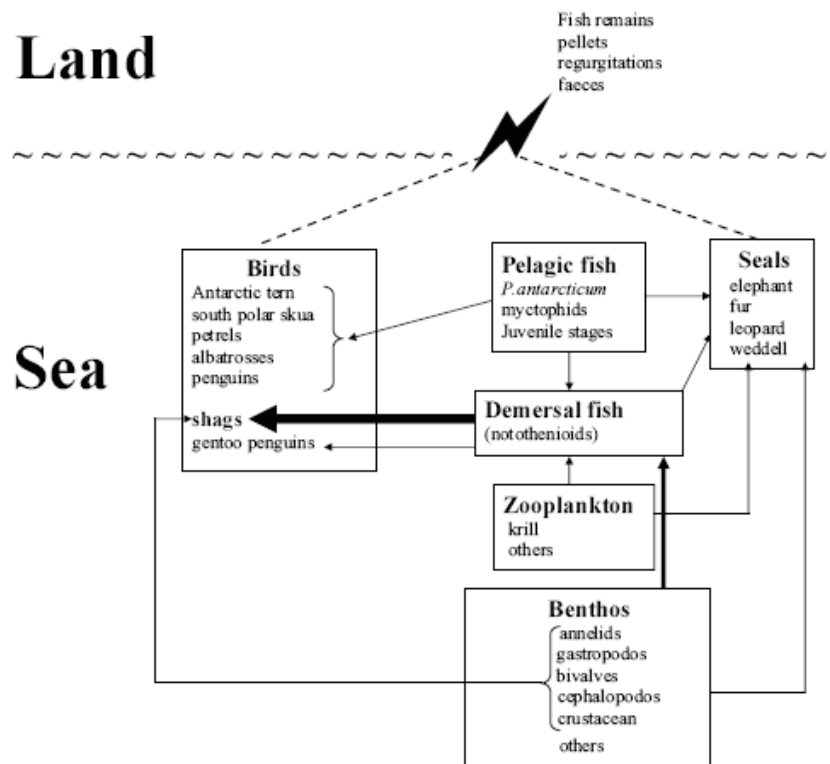


Fig. 19. Diagramme représentant la place des cormorans antarctiques et des autres prédateurs supérieurs (cétacés mis à part) dans la chaîne trophique de l'Océan Austral (*in* Casaux & Barrera-Oro 2006). *Shags* = cormorans. *Demersal fish* = poissons demersaux (poissons benthiques).

2. Un habitat subpolaire

2- 1. Les Terres Australes et Antarctique Françaises

Ce que l'on appelle Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) correspond à quatre Territoires français de l'ancienne appellation DOM-TOM (Départements d'Outre-Mer – Territoires d'Outre-Mer). Les TAAF sont représentées par les îles Saint-Paul et Amsterdam, l'archipel Crozet, l'archipel Kerguelen et la Terre Adélie (Fig. 20). Ce sont les compagnons de Ferdinand de Magellan qui découvrent l'île Amsterdam en 1522. L'archipel Crozet est découvert en 1772 par Marc-Joseph Marion-Dufresne et l'archipel Kerguelen en 1772 par Yves de Kerguelen de Trémarec. En 1840, Jules Dumont d'Urville découvre la Terre Adélie. A partir de 1792, les cétacés, ainsi que les éléphants de mer, puis les otaries, sont chassés dans ces territoires. En 30 ans, les otaries sont presque exterminées à Kerguelen. L'abattage des éléphants de mer et des cétacés cesse en 1961. Aujourd'hui, si la pêche est autorisée dans les TAAF, la chasse aux mammifères marins et aux oiseaux y est interdite. Les TAAF sont devenues réserve naturelle (la Terre Adélie est également protégée, mais dépend d'accords internationaux). L'exploitation passée aura laissé de nombreuses traces sur l'environnement. L'introduction de lapins, de rennes et de moutons aura eu, avec les espèces invasives, comme le pissenlit, un fort impact sur la végétation, éliminant des espèces endémiques de certaines zones et déclenchant de graves phénomènes d'érosion. Aussi, les rats et les chats, arrivés avec l'homme, ont détruit des populations entières d'oiseaux marins sur certains îlots.

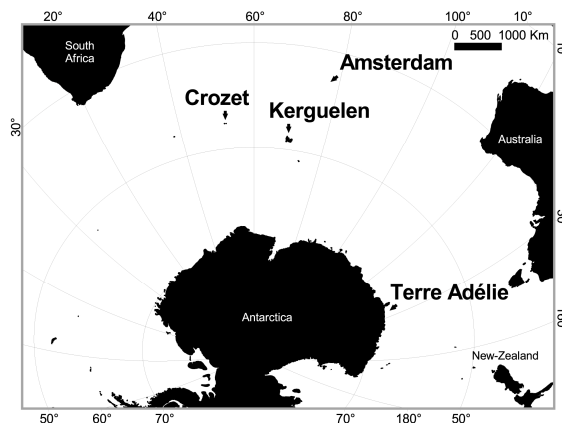


Fig. 20. Position des quatre territoires des TAAF dans l'Océan Austral.

Aujourd'hui, la présence humaine dans les TAAF est orientée vers la recherche scientifique. Quelques dizaines de personnes travaillent en permanence dans les bases scientifiques des quatre districts. Ces personnes comprennent des non-scientifiques (dont des militaires), qui font fonctionner les bases, et des scientifiques. Depuis la création de la base de Port-Aux-Français à Kerguelen en 1950, des générations de scientifiques de toutes les disciplines se sont succédées (Duchêne 1989) : physiciens, météorologues, géologues et même psychologues partent en campagne. Le domaine de la biologie animale et végétale, tant terrestre que marine, est particulièrement bien représenté. Le Centre d'Etudes Biologique de Chizé (laboratoire CNRS) travaille depuis des années sur l'écologie et la démographie des oiseaux et mammifères marins, des animaux qui habitent les TAAF en très grand nombre.

2- 2. Deux archipels...

Si l'on trouve beaucoup d'oiseaux et de mammifères marins dans les TAAF, c'est parce que les terres émergées dans ce secteur permettant la reproduction sont rares, mais aussi parce que les ressources disponibles sont localement très abondantes.

L'Océan Austral représente 20 % de la surface océanique mondiale. C'est un anneau d'eau circumpolaire continu, où aucun continent n'empêche la libre circulation des vents d'ouest. Les vents d'ouest correspondent à la convergence des systèmes de vents de la cellule de circulation atmosphérique de Hadley et de Ferrel. Ce régime de vents entraîne les eaux de surface océanique sur plusieurs centaines de mètres de profondeur en direction de l'est : c'est la grande dérive d'ouest ou courant antarctique circumpolaire (Tchernia 1978, Fig. 21). En surface, l'ensemble de cet océan peut être découpé latitudinalement par des fronts hydrologiques qui séparent des masses d'eaux aux caractéristiques physico-chimiques propres, notamment thermiques (Park & Gambéroni 1997, Fig. 22).

En profondeur, l'eau profonde circumpolaire provenant de la circulation océanique mondiale représente la plus grande masse d'eau. Vers 65°S, elle remonte à l'approche du continent Antarctique au niveau de la divergence antarctique formée par la rencontre divergente des vents de la cellule de Ferrel et de la cellule polaire. L'eau profonde, riche en nutriments, forme l'eau antarctique de surface qui remonte vers le nord, avant de plonger, au niveau du front polaire (anciennement " convergence antarctique ", 50°S), sous les eaux subantarctique de surface. Ce front n'est que l'un des trois fronts principaux qui matérialisent la zone de convergence des vents de surface des cellules de Hadley et de Ferrel. Plus au nord, on trouve le front subantarctique (45°S), puis le front subtropical (43°S), qui matérialise la limite nord de l'Océan Austral (Fig. 22). La position latitudinale exacte des différents fronts varie selon le secteur océanique et la saison (Fig. 23).

La productivité océanique augmente du nord vers le sud, des eaux oligotrophes subtropicales aux eaux riches antarctiques. Elle augmente aussi localement au niveau des différents fronts par les phénomènes de mélanges de masses d'eaux et de remontée de nutriments (Haury et al. 1978). A cause de cette abondance de ressources, les terres émergées situées à proximité de ces fronts vont donc offrir des conditions idéales pour héberger des animaux marins en grande quantité. C'est le cas de l'archipel Crozet et Kerguelen (Fig. 23)

L'archipel Crozet (46°S, 51°E) est constitué de 5 îles volcaniques (surface totale 550 km²) et culmine à 1200 m. Il correspond à un petit plateau péri-insulaire de 14950 km² (Fig. 24). La température de l'eau de mer y varie entre 6 et 8°C en été et 4 et 6°C en hiver. Le climat y est frais et humide. L'archipel profite d'une zone productive des eaux subantarctiques entre le front polaire et le front subantarctique. Avec 25 millions de couples reproducteurs d'oiseaux de mer appartenant à 34 espèces différentes (Jouventin et al. 1984), Crozet représente l'une des communautés d'oiseaux marins la plus grande et la plus diversifiée au monde.

L'archipel Kerguelen (49°S, 69°E) est formé par une terre centrale massive et plus de 300 îles et îlots (superficie totale 7000 km²). Il est entouré par l'un des plus vastes plateaux péri-insulaires de l'Océan Austral (surface 100495 km²) (Fig. 24). Le climat y est similaire à celui de Crozet, bien qu'un peu plus froid. La température de l'eau de mer est d'environ 2°C inférieure à celle de Crozet et varie entre 4 et 6°C en été et entre 2 et 4°C en hiver. Kerguelen profite d'eaux avoisinantes très productives. L'archipel baigne dans les riches eaux subantarctiques d'une part, et est situé juste à proximité du front polaire d'autre part (à 40

km environ des côtes). Les eaux côtières de l'Archipel sont enrichies par l'apport de nutriments provenant du front polaire et transportés par les courants de marée, ce qui permet au phytoplancton d'y être 3 à 8 fois plus concentré que dans les eaux du large. Cette productivité supporte des millions d'individus d'oiseaux de mer de 35 espèces différentes (Jouventin et al. 1984). La proximité du front polaire engendre des déplacements alimentaires d'otaries et de manchots à partir des côtes de Kerguelen pour aller se nourrir sur la zone du front (Koudil et al. 2000, Charassin et al. 2002a, Lescroël & Bost 2005, Guinet et al. 2001).

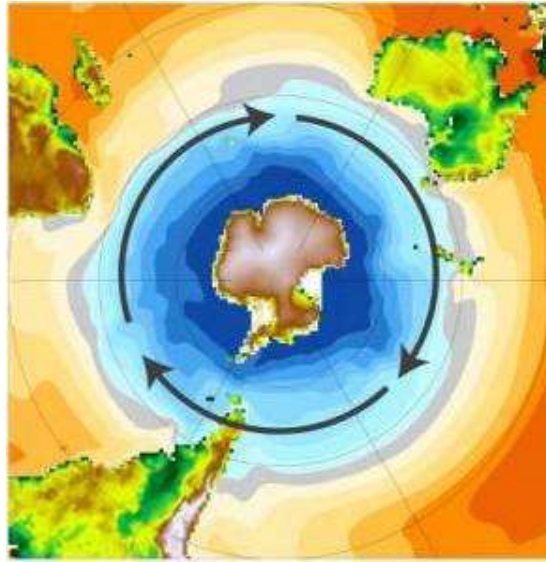


Fig. 21. Schématisation pour l'Océan Austral du régime de vents d'ouest qui entraîne 90 % des eaux océaniques en direction de l'est dans la dérive d'ouest, appelée aussi courant antarctique circumpolaire. La température des eaux de surface est proche de 0°C au bord du continent antarctique (bleu foncé) et augmente de 2°C à chaque changement de couleur en progressant vers les basses latitudes (orange foncé) (carte : Paul Goodman).

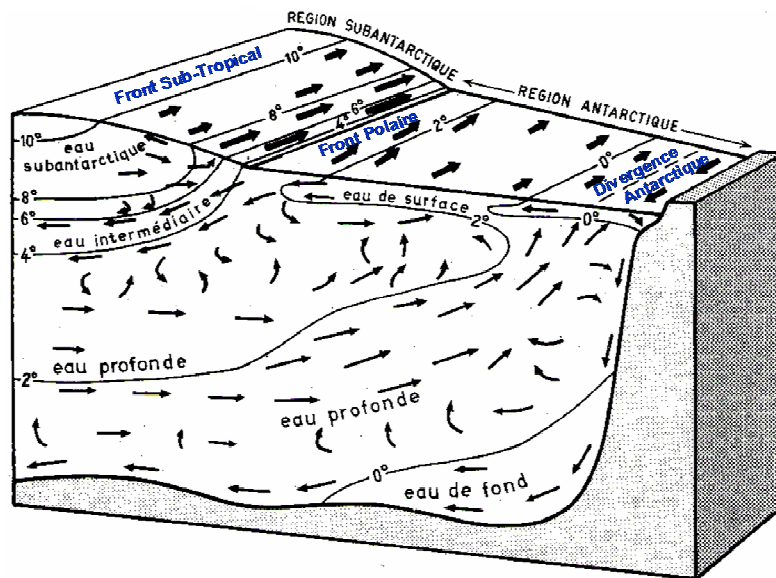


Fig. 22. Bloc diagramme de l'Océan Austral (en coupe nord-sud jusqu'au continent Antarctique) montrant les discontinuités thermiques marquant les différentes zones de fronts et de divergence hydrologiques et la direction des courants (in Tchernia 1978).

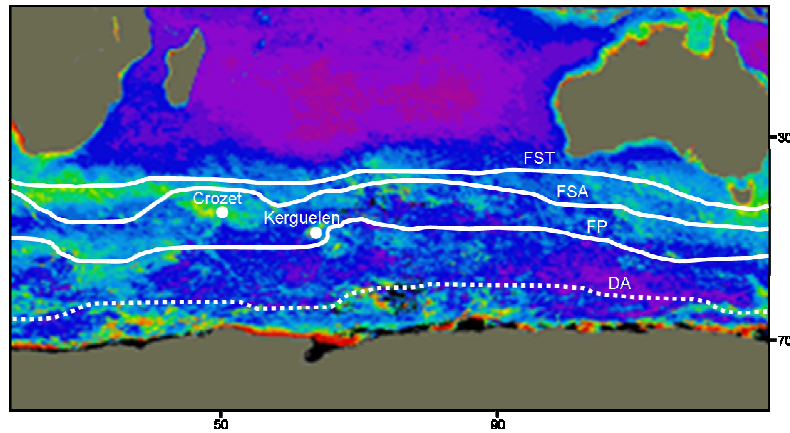


Fig. 23. Position de l'Archipel Crozet et Kerguelen en rapport avec les différentes zones de convergence et de divergence de l'Océan Austral (d'après Park et al. 1997, Tremblay 2001, Kostianoy et al. 2004 ; fond photographique du CZCS, NASA®). DA = divergence antarctique. FP = front polaire. FSA = front subantarctique. FST = front subtropical.

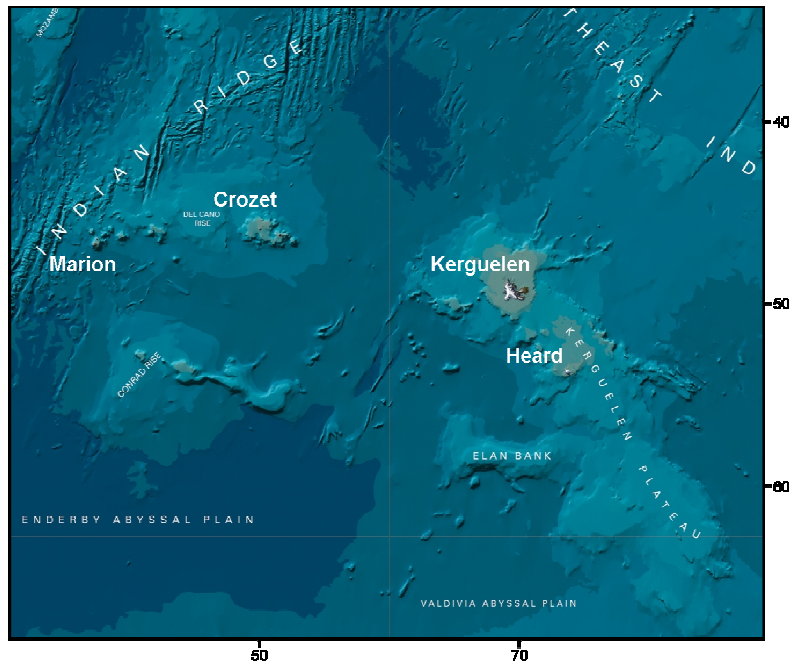


Fig. 24. Carte bathymétrique de la région Crozet - Kerguelen. La topographie sous-marine très accidentée du plateau de Kerguelen va dévier localement la position du front polaire (comme on le voit Fig. 23), qui contourne l'archipel Kerguelen du sud vers le nord-est (Park et al. 1998). On remarque l'importance de la surface du plateau péri-insulaire de l'archipel Kerguelen (d'après la GEBCO World Map, GEBCO®).

2- 3. ...pour deux espèces

Les archipels Crozet et Kerguelen hébergent chacun une espèce de cormoran antarctique, respectivement le cormoran de Crozet (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860) et le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*, Cabanis 1875).

La phénologie des deux espèces est extrêmement proche. Les cormorans reviennent sur les colonies vers septembre – octobre. Après la construction du nid et l'accouplement, un premier pic de pontes a lieu fin novembre (un deuxième pic a lieu en janvier, mais il est le fait de reproducteurs inexpérimentés et aboutit à une grande mortalité). Les dates de pontes peuvent fortement varier selon les années ou les colonies, en relation avec les facteurs océanographiques. Le nombre d'œufs pondu est généralement 2 ou 3. L'éclosion a lieu après 28 jours d'incubation et les jeunes cormorans atteignent la taille et la masse adulte au bout de 2 mois de nourrissage. L'indépendance est acquise un mois plus tard (Derenne et al. 1976, Fig. 25 et 26). Le succès reproducteur à l'envol varie de 1 à 2 jeunes par nid. Après la reproduction, les cormorans désertent la colonie et occupent la période hivernale en communautés installées dans des reposoirs, qui font aussi office de dortoirs. Le rayon de dispersion côtier et, d'une façon générale, le comportement hivernal, sont peu connus.

Les populations des deux espèces ont été très peu étudiées jusqu'à présent. Derenne et al. (1976) évaluent la population de l'archipel Crozet à 600 couples et Weimerskirch et al. (1988) estiment que Kerguelen en abrite 7000. Cependant, ces comptages sont estimatifs. Des comptages récents seraient nécessaires dans les deux localités. On connaît la biologie de la reproduction (Derenne et al. 1976), mais pas la dynamique des populations dans les deux archipels. En effet, les cormorans ne font pas partie des études démographiques dans les TAAF. D'abord, parce que toutes les espèces ne peuvent pas être suivies ; ensuite, parce que les cormorans vivent soit en colonies denses lorsqu'elles sont grandes (d'où un risque de dérangement), soit en colonies trop petites pour être étudiées (la majorité des cas). Par ailleurs, les colonies de cormorans sont parfois mobiles et se prêtent donc moins à un suivi à long terme par capture-marquage-recapture.

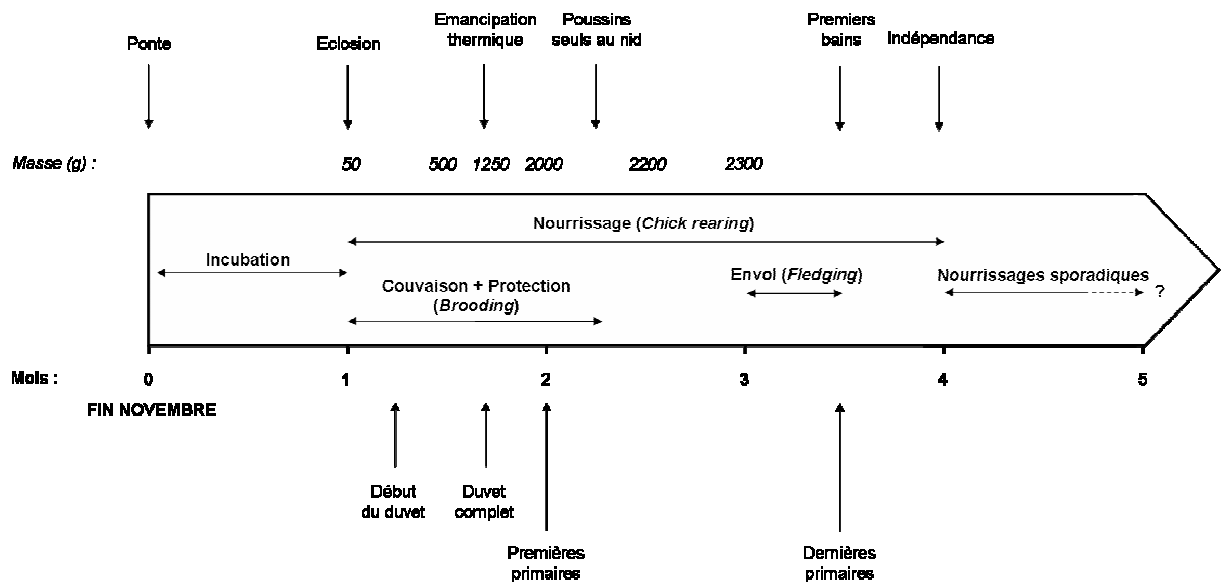


Fig. 25. Phénologie schématique du cycle reproducteur d'un cormorant de Crozet et de Kerguelen de taille moyenne (d'après Derenne et al. 1976). Sont figurés l'évolution de la masse et du plumage des poussins au cours du temps, en rapport avec les différentes phases de l'élevage. Après l'envol des jeunes, les nourrissages vont persister pendant deux mois environ, devenant progressivement de plus en plus sporadiques.



Fig. 26. Quelques phases du cycle reproducteur du cormoran de Crozet et de Kerguelen : **a**, couple sur un nid (photo : Caroline Dondelinger) ; **b**, adulte ramassant de la végétation de la strate herbacée pour construire son nid (photo : Frédéric Pawlovski) ; **c**, adulte sur son nid fraîchement achevé (le nid est surélevé, ce qui met les œufs et les poussins à l'abri de l'eau de ruissellement ; photo : Frédéric Pawlovski) ; **d**, adulte sur son nid durant l'incubation (la forme du nid est un cône tronqué ajusté à la taille de l'adulte : en écartant légèrement ses ailes le parent protège les œufs ou les jeunes poussins en forçant l'eau de pluie à ruisseler le long du bord extérieur du nid ; photo : Frédéric Pawlovski) ; **e**, jeune poussin en fin de phase de couvaison ; **f**, poussins en début de mue (photo : Frédéric Pawlovski) ; **g**, jeune après la mue, au sortir de l'un de ses premiers bains.

Pour conclure, avant ce travail, rien n'était connu sur le comportement de recherche alimentaire des cormorans de Crozet et de Kerguelen, en dehors du travail de Ridoux (1994) sur le régime alimentaire du cormoran de Crozet et du travail de Lescroël (2005), réalisé en parallèle de cette thèse, et portant sur l'ajustement des stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources du cormoran de Kerguelen en fonction de l'hétérogénéité de l'habitat.

3. Méthodes

3- 1. Colonies d'étude

Cette étude s'est effectuée sur plusieurs échelles de temps et d'espace. Chronologiquement, trois campagnes scientifiques ont été réalisées durant lesquelles les cormorans de Crozet et de Kerguelen ont pu être étudiés (durant leur période de reproduction). Elles correspondent aux campagnes de 1998-1999 (terrain mené par Yann Tremblay), 2003-2004 (terrain mené par Amélie Lescroël) et 2005-2006 (terrain mené par Timothée Cook). La période de reproduction des cormorans correspond à l'été Austral : elle est donc située à cheval entre deux années.

A Crozet (1998-1999), le site d'étude nommé **Pointe Basse** est constitué d'une petite colonie lâche de 10 nids environ (comme beaucoup des colonies à Crozet). Installés au pied d'une falaise de 30 m, les cormorans font face à une mer très profonde (100 m de fond à 2 km de la côte) (Fig. 27 et 28).

A Kerguelen, 2 sites ont été étudiés en 2003-2004. Le site de **Cap Cotter**, colonie d'environ 100 nids située sur des rochers en bord de mer, et le site de **Mayès**, colonie de 20 nids située au pied d'une falaise de 30 m. Tandis que la colonie de Cap Cotter fait face au vaste plateau péri-insulaire du nord de Kerguelen, l'île de Mayès, située dans le Golfe du Morbihan, appartient à un groupe d'îles entrecoupées de chenaux peu profonds (Fig. 27 et 28). Quelques données préliminaires ont été récoltées à Cap Cotter et Mayès en 2002-2003.

Enfin, en 2005-2006, 3 sites ont été étudiés. Le site de **Sourcil Noir**, le site de **Pointe Suzanne** et le site de Mayès, de nouveau. La colonie de Sourcil Noir, située dans la moitié inférieure d'une grande falaise de 200 m de haut, est composée d'environ 1000 nids. Elle fait face au plateau du sud-est de Kerguelen. La colonie d'étude de Pointe Suzanne est seulement constituée de 50 nids environ, mais elle appartient à un groupement de petites colonies éparpillées le long de la côte sur 2 km et dont la somme équivaut à un total de 1150 nids environ. Les nids de Pointe Suzanne sont accrochés à des petites falaises de 10 m et font face au plateau de l'est de Kerguelen (Fig. 27 et 28). La pente du plateau péri-insulaire qui fait face aux colonies est forte à Sourcil Noir, moyenne à Pointe Suzanne et faible à Cap Cotter.

3- 2. Protocole général

Réaliser l'étude durant la période de reproduction des oiseaux procure de nombreux avantages. Outre avoir accès à divers comportements sexuels ou quantifier l'investissement parental, cela permet de capturer un individu et de le recapturer après à coup sûr, car les adultes reproducteurs sont très motivés pour revenir au nid. Sur chacune des colonies, le protocole général a été similaire. Selon les années et les colonies, certaines expériences annexes ont été réalisées en parallèle, comme la mesure de la croissance des poussins par exemple.

Après capture sur le nid à l'aide d'un nœud coulant monté au bout d'une canne télescopique, chaque individu expérimental était équipé à l'aide d'un enregistreur d'activité

(étude du comportement, voir page 47), puis pesé et ensuite relâché. Après une période de 1 à 6 jours, chaque oiseau était recapturé et déséquipé (l'enregistreur pouvait être redéployé sur un autre animal) et pesé à nouveau. L'oiseau était ensuite mesuré pour différents paramètres biométriques et sexé sur la base de son comportement et de ses vocalises. En cas de doute, le sexe a été déterminé par sexage moléculaire (prise de sang dans la veine alaire). Dans la mesure du possible, le contenu stomacal de l'oiseau était récupéré par régurgitation spontanée. L'individu était alors relâché en direction de son nid.

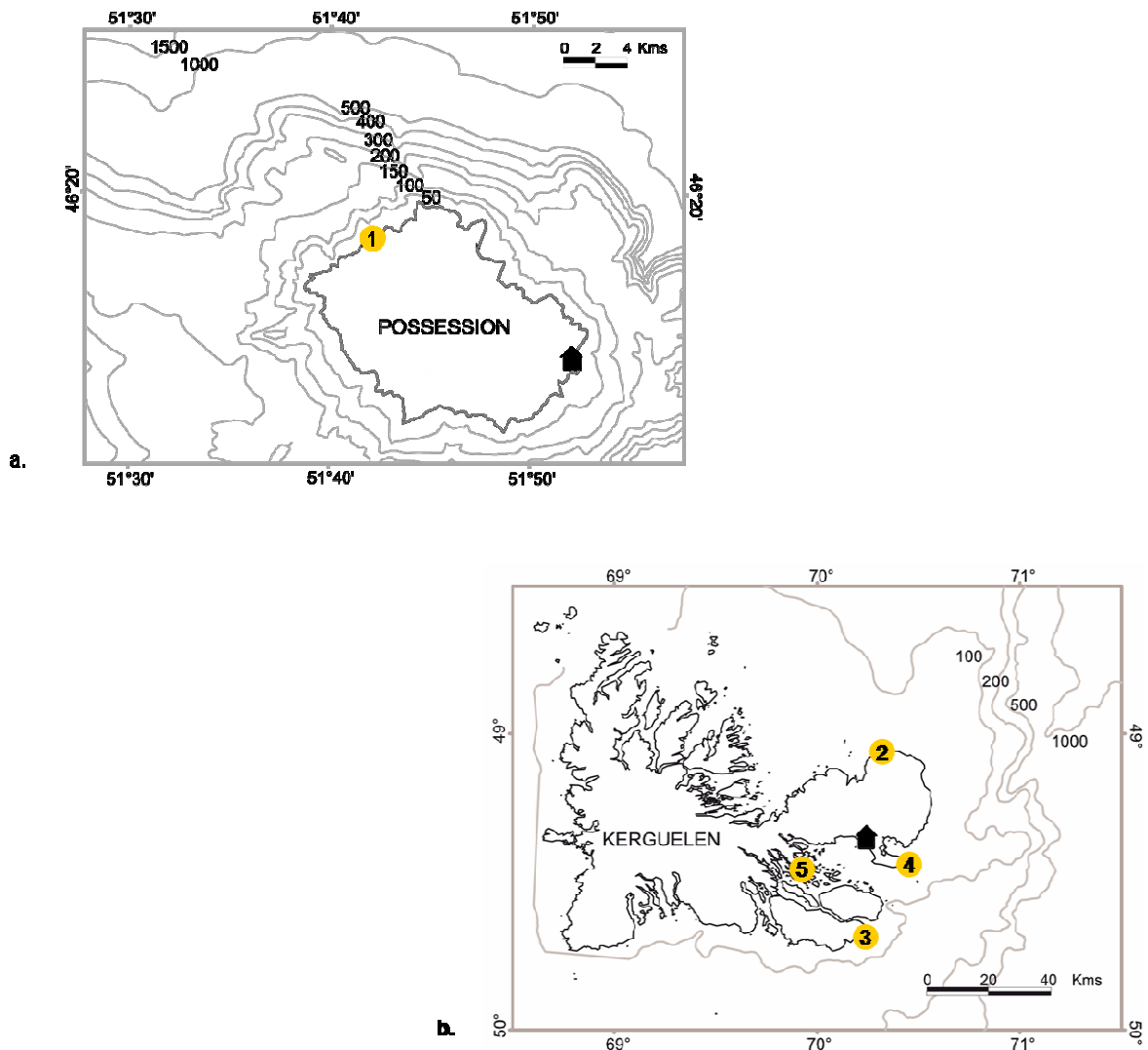


Fig. 27. Localisation des sites d'étude. A Crozet, Ile de la Possession (a), la colonie d'étude est Pointe Basse (1). La hutte représente la base Alfred Faure. A Kerguelen (b), les colonies sont Cap Cotter (2), Sourcil Noir (3), Pointe Suzanne (4) et Mayès (5). La hutte représente la base Port-Aux-Français. L'Ile de Mayès se trouve au fond d'un vaste golfe, le Golfe du Morbihan. La masse corporelle individuelle moyenne varie entre colonies, notamment à Kerguelen, où les individus habitant à l'intérieur du Golfe du Morbihan sont beaucoup plus petits que ceux habitant sur l'océan ouvert (Bost et al. 1992). Le dimorphisme sexuel (différence de masse entre les sexes divisée par la masse de la femelle) peut aussi varier entre les colonies (les mâles sont toujours plus gros que les femelles) :

	Masse (g)	Dimorphisme sexuel (%)
1. Pointe Basse :	2326 ± 250	20.3
2. Cap Cotter :	2454 ± 254	19.1
3. Sourcil Noir :	2976 ± 309	15.0
4. Pointe Suzanne :	2304 ± 402	31.1
5. Mayès :	1682 ± 181	18.6

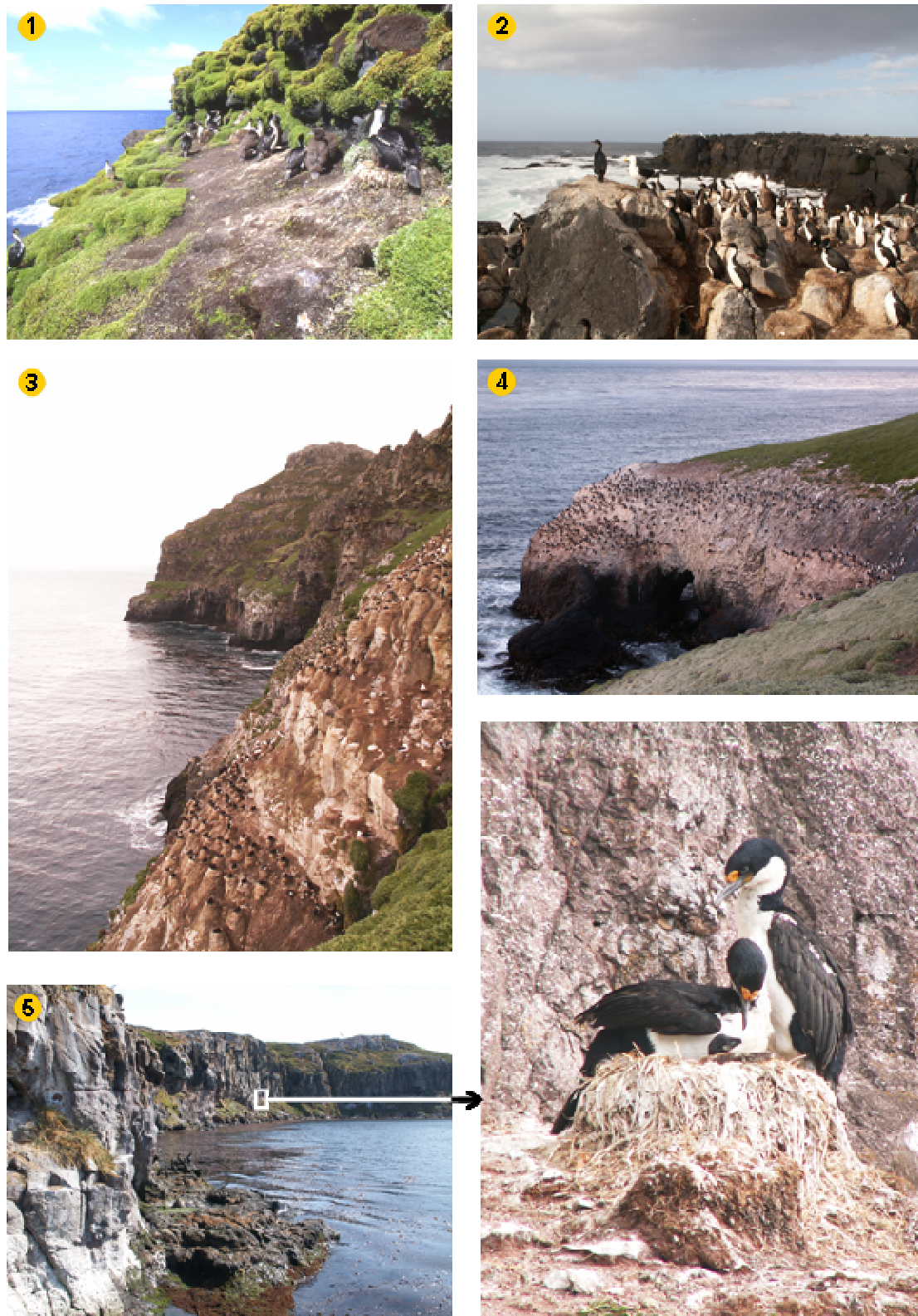


Fig. 28. Morphologie et taille des colonies d'étude : 1, colonie typique de Crozet (falaise de 30 m, 10 nids, photo : Frédéric Pawlovski) ; 2, Cap Cotter (rochers, 100 nids) ; 3, Sourcil Noir (falaise de 200 m, 1000 nids) ; 4, Pointe Suzanne (falaise de 10 m, 50 nids) ; 5, Mayès (falaise de 30 m, 20 nids).

3- 4. Étudier le comportement

La difficulté qu'impose l'étude d'un animal sauvage et en particulier celle d'un animal marin (qui disparaît de notre vue pour pénétrer dans un environnement où nous ne pouvons le suivre) a conduit, grâce à l'émergence récente de la micro-électronique, au développement d'enregistreurs électroniques d'activité (*data loggers*) permettant de suivre le comportement des animaux (*bio-logging*) : enregistreurs de profondeur, de température, de lumière, d'accélération, de vitesse, balises Argos, GPS, électrocardiogrammes, sondes stomacales, etc (Kooyman 2004, Naito 2004).

L'étude du comportement de recherche alimentaire des cormorans s'est essentiellement effectuée par l'utilisation d'enregistreurs électroniques de plongée (Fig. 29 et 30). Dans cette étude, les appareils enregistraient tous la profondeur au cours du temps, ainsi que d'autres paramètres, comme la lumière ou la température. Ces variables sont stockées dans la mémoire de l'appareil, qui peut enregistrer les données sur une période de plusieurs mois selon l'intervalle d'enregistrement qui est programmé avant le déploiement de l'appareil. Ici, la période d'enregistrement était d'une mesure toutes les secondes. La pile de l'appareil peut durer plusieurs années. L'un des buts de la présente étude a été de trouver une façon judicieuse de poser les appareils et d'analyser les données, de manière à reconstituer au mieux tous les comportements successifs des animaux (pas seulement les plongées, mais aussi les vols ou les moments passés à terre), et ceci en continu, de jour comme de nuit. Cet aspect méthodologique constitue la première étape de l'étude et le premier résultat (Fig. 31).

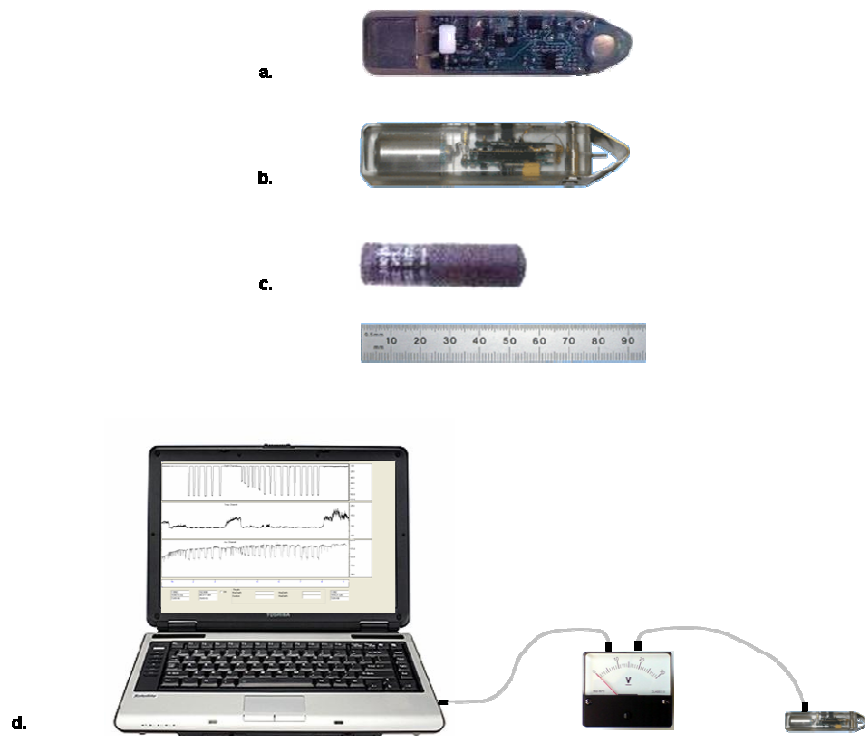


Fig. 29. Les différents enregistreurs d'activité utilisés : **a**, le MK7 (8.6 × 2.0 × 1.1 cm, 27 g, Wildlife Computers®), enregistrant la profondeur et la température avec une précision de ± 1 m et 0.1°C (enregistre aussi la lumière) ; **b**, le MK9 (6.7 × 1.7 × 1.7 cm, 30 g, Wildlife Computers®), enregistrant la profondeur et température avec une précision de ± 0.5 m et 0.05°C (enregistre aussi la lumière) ; **c**, le D2GT (6.0 × 1.6 cm, 16 g, Little Leonardo®), enregistrant la profondeur et la température avec une précision de ± 0.1 m et 0.05°C (enregistre aussi l'accélération). Sur le terrain, la programmation des enregistreurs avant déploiement, ou le téléchargement des données après récupération, se fait par raccordement simple à un ordinateur portable, via une interface (**d**).



Fig. 30. Déploiement des enregistreurs d'activité : **a**, abri type pour l'étude sur le terrain ; **b**, la densité des nids est généralement telle dans les colonies qu'on ne peut y pénétrer sans déranger les animaux : il faut donc travailler en périphérie ; **c**, pour une reconnaissance plus facile les nids sont marqués par un fanion; **d**, capture d'un cormoran avec un noeud coulant fixé au bout d'une canne télescopique ; **e**, présentation de l'animal pour une pose dorsale de l'enregistreur ; **f**, fixation de l'appareil à l'aide de bandes collantes (Tesa®) et de colle (Loctite®) ; **g** et **h**, l'animal équipé retourne à son nid : de la capture au lâché, la manipulation aura duré au maximum 10 min.

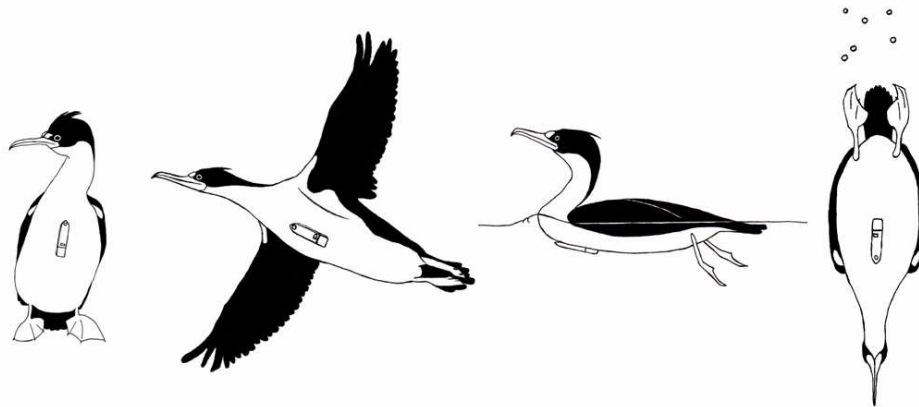
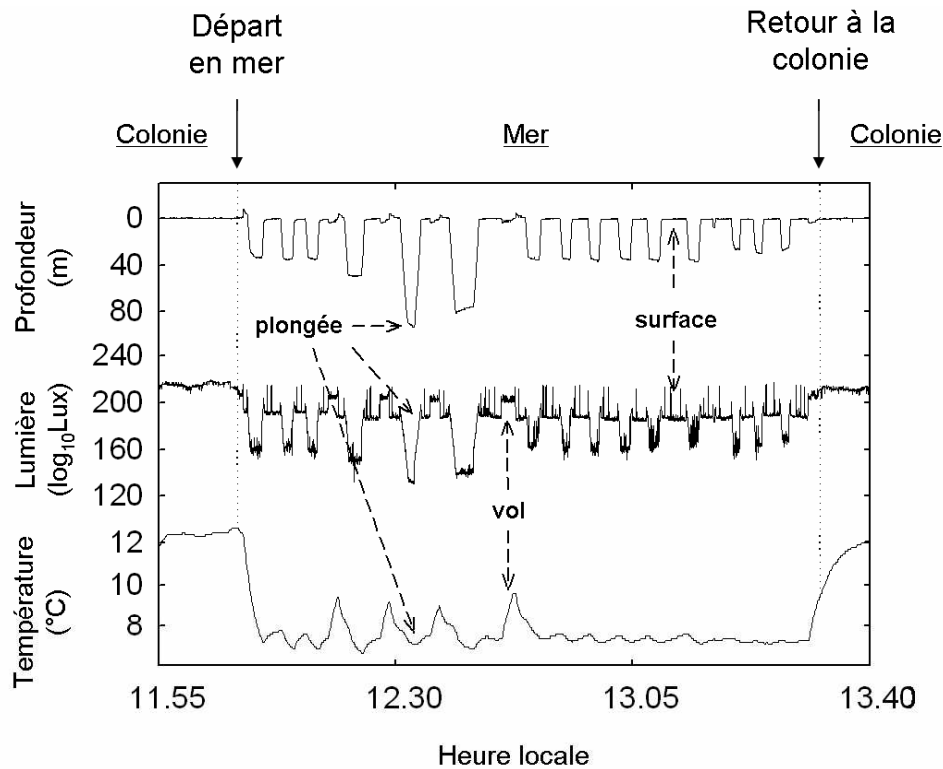


Fig. 31. Profils d'enregistrement obtenus à partir d'un enregistreur de plongée posé en position ventrale sur un cormoran de Crozet (Annexe 2). Dans le cadre de l'étude menée à Crozet, un enregistreur de plongée a été posé pour la première fois de cette façon sur un cormoran (pour la deuxième fois seulement sur un oiseau marin : Tremblay et al. 2003). Cette méthode permet une lecture fine des différents comportements du cormoran. Les départs en mer sont caractérisés par une chute rapide de la température, correspondant au refroidissement du capteur lors du vol (*windchill*). Au moment de l'amerrissage, les températures affichent une chute brutale, correspondant au passage d'un milieu doux (l'air) à un milieu à forte conductance (l'eau). Le capteur étant dans l'eau, sous l'oiseau, les périodes de surface sont caractérisées par des faibles valeurs de lumière, relativement aux valeurs en vol. Les vols effectués exclusivement en mer (départ de la surface et arrivée à la surface) peuvent être distingués par des valeurs de lumière constantes et supérieures aux valeurs de surface, et par une nette augmentation de la température, culminant à des valeurs inférieures à celles à la colonie. Lors des plongées, les trois paramètres évoluent simultanément, les valeurs de lumière chutant fortement et le capteur de température enregistrant une baisse lors des plongées profondes, indiquant une pénétration de masses d'eau plus froides. Enfin, les retours à la colonie sont définis par des moments de stabilisation des valeurs de lumière et de retour de la température à des valeurs plus élevées. Dans tous les cas, la description de l'ensemble des comportements est fondée sur une analyse simultanée des trois paramètres. Cette méthode permet à la fois d'estimer le budget d'activité du cormoran, le rayon de prospection de l'animal par la durée de ses vols, de mesurer la température de l'eau et les niveaux de lumière qui s'y trouvent quelle que soit la profondeur et de décrire le comportement de plongée.

3- 3. Étudier le régime alimentaire

Si la recapture de l'oiseau expérimental à son retour de mer s'effectue avant le nourrissage des poussins, il y a possibilité de récupérer son contenu stomacal. Souvent, le cormoran régurgite spontanément son contenu stomacal lorsqu'il est manipulé. Quand ce n'est pas le cas, un doigt placé à l'entrée de la gorge avec précaution permet le plus souvent de le faire régurgiter. Le contenu stomacal est alors congelé et analysé de retour au laboratoire.

La durée des voyages alimentaires chez les cormorans est relativement courte (quelques heures), ce qui entraîne parfois une faible digestion des proies. Certaines proies peuvent donc être pesées, mesurées et déterminées directement. Cependant, dans la majorité des cas, le contenu est partiellement digéré et constitué par une bouillie de poisson qu'il faut trier os par os, morceau de chair par morceau de chair. Le tri permet d'isoler notamment des os ou des parties (soies d'annélides ou becs de céphalopodes par exemple) qui seront utiles à la détermination des espèces de proies consommées. On trouve aussi de toutes petites pièces nommées otolithes et situées au niveau de l'oreille interne des poissons (Fig. 32). Les otolithes sont au nombre de trois pour chaque oreille et sont au poisson ce que sont les trois canaux semi-circulaires aux oiseaux ou aux mammifères : ils sont impliqués dans la perception de l'équilibre et permettent au poisson de se positionner correctement dans la colonne d'eau. Pour chaque espèce de poisson, l'otolithe possède une forme qui lui est propre, ce qui permet dans un premier temps une détermination des espèces de poissons consommées. Dans un deuxième temps, une mesure précise de la longueur de l'otolithe (au centième de millimètre à l'aide d'une vis micrométrique montée sur une loupe binoculaire) permet de reconstituer la masse ou la longueur du poisson. En effet, parce que les otolithes croissent avec le poisson, il existe des relations allométriques dans la littérature permettant de relier les deux.

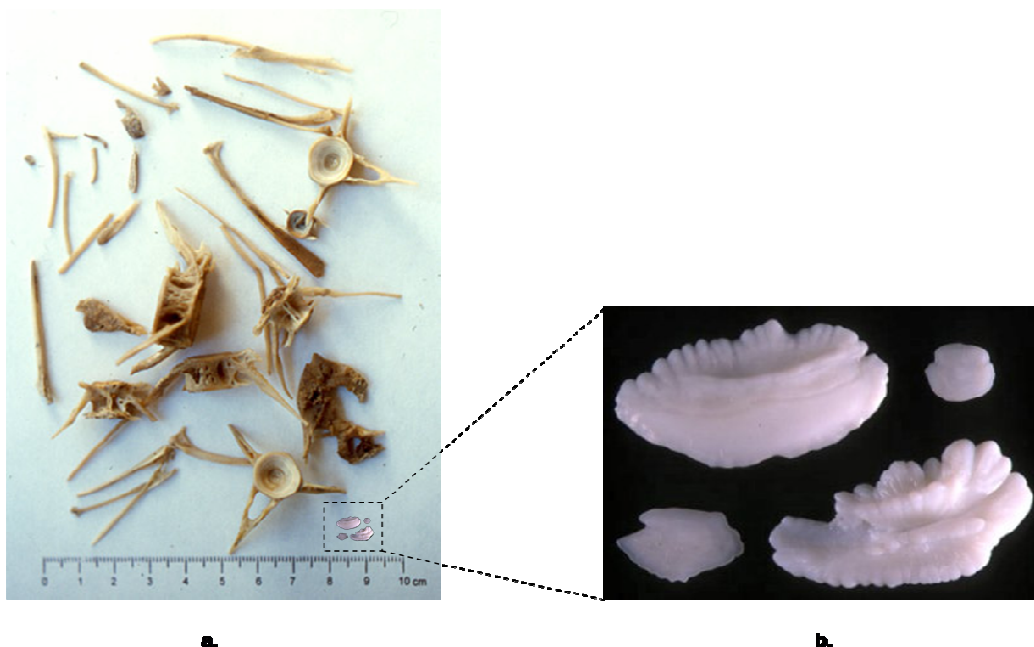


Fig. 32. Lorsque le contenu stomacal est trié (a, photo anonyme), il faut rechercher en particulier de toutes petites pièces, les otolithes (b, photo de Yves Cherel), dont la matière faite de calcite (carbonate de calcium) leur donne un aspect blanc laiteux leur permettant d'être distingués des os. La taille d'un otolithe varie de un à quelques dizaines de millimètres. Il existe trois otolithes par oreille : le sagitta, le lapillus et l'astericus. Seul le sagitta est suffisamment différencié et de suffisamment grande taille pour être utilisé à des fins de détermination d'espèce et d'estimation de taille de poisson.

Chapitre 3

Résultats et discussion

Les trois premières parties de ce chapitre regroupent de façon courte et synthétique les résultats de la thèse en trois grands thèmes cohérents (abordés dans l'introduction). Les figures et tableaux sont des résultats tirés des articles en annexe ou représentent une synthèse originale. Cette organisation permet d'offrir une trame qui rend la lecture des annexes plus aisée. Ainsi, les annexes peuvent être chacune placée dans l'une ou l'autre des parties.

La première partie sur les adaptations physiologiques et comportementales à la plongée **résume les annexes 2, 3, 4 et 5.**

La deuxième partie sur la réponse des stratégies d'acquisition des ressources des cormorans aux variations de l'environnement **résume les annexes 5, 6 et 7.**

La troisième partie sur les différences sexuelles dans les stratégies d'acquisition des ressources **résume les annexes 8 et 9.**

Certains résultats sont discutés au fur et à mesure qu'ils sont présentés. **La quatrième partie** reprend l'ensemble et offre une synthèse replaçant les résultats dans un cadre plus large.

1. Adaptations éco-physiologiques et comportementales à la plongée

Les animaux plongeurs endothermes font face à des contraintes importantes que sont l'apnée, le froid, la pression et l'obscurité. Ils doivent pouvoir faire face à ces contraintes par des adaptations physiologiques et comportementales. Cette première partie montre comment, à partir de données comportementales relativement simples mais précises (données des enregistreurs de plongée), il a été possible de caractériser certaines de ces adaptations.

1- 1. Connaître ses limites

L'analyse approfondie des profils de plongée a montré des valeurs records en terme de profondeur de plongée (respectivement 145 et 144 m maximum chez le cormoran de Crozet et de Kerguelen) et de durée de plongée (respectivement 6 min 11 s et 6 min 43 s maximum chez le cormoran de Crozet et de Kerguelen) (Annexe 2 et 9). Ces valeurs sont les plus élevées jamais rencontrées dans la famille des Cormorans.

Ces valeurs extrêmes symboliseraient les limites physiologiques de ces cormorans. En effet, si l'on étudie la relation entre la durée de plongée et la profondeur de plongée, on constate qu'à partir d'une certaine profondeur, les durées de plongée plafonnent (à partir de 100 m, Fig. 33). Les cormorans ont atteint leur limite physiologique en apnée : leurs plongées à grande profondeur s'accompagnent d'une diminution du temps passé au fond (Fig. 33), donc du temps permettant la recherche alimentaire. Ceci suggère que les ressources qui sont disponibles à grande profondeur doivent être abondantes car ces prédateurs parviennent à les acquérir plus rapidement.

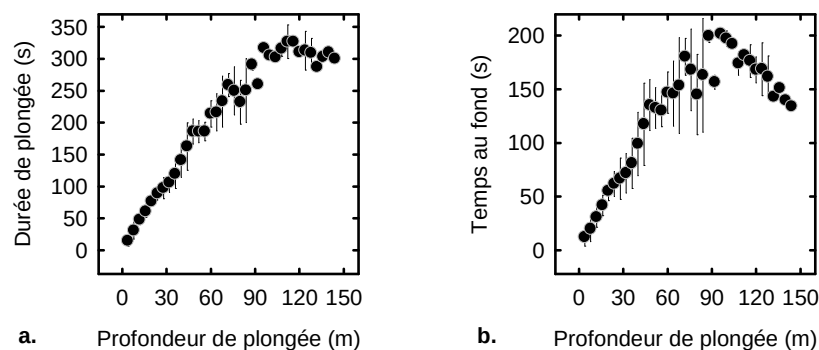


Fig. 33. La durée de plongée culmine vers 300 à 350 s à partir de 100 m (a, Annexe 2). Toute plongée plus profonde ne peut être plus longue et se fera au détriment du temps passé au fond, le temps dédié au transit vertical entre la surface et le fond s'allongeant avec la profondeur (b, Annexe 2) : les cormorans ont atteint leur limite physiologique.

Sur les zones d'alimentation en mer, l'étude des profils a mis en évidence la présence de vols entre certaines plongées. Ces vols représentent souvent des déplacements courts permettant d'atteindre des profondeurs de plongée différentes. L'identification de ces vols a été possible grâce à la technique de l'attachement ventral des enregistreurs. Les intervalles de récupération des plongées en surface ont été définis comme s'arrêtant lors du début du vol (car un vol est coûteux en énergie). Puisque ces vols n'ont pas été caractérisés dans les études antérieures sur des cormorans (avec attachement dorsal), il était possible que les intervalles de récupération aient été précédemment surestimés (Fig. 34).

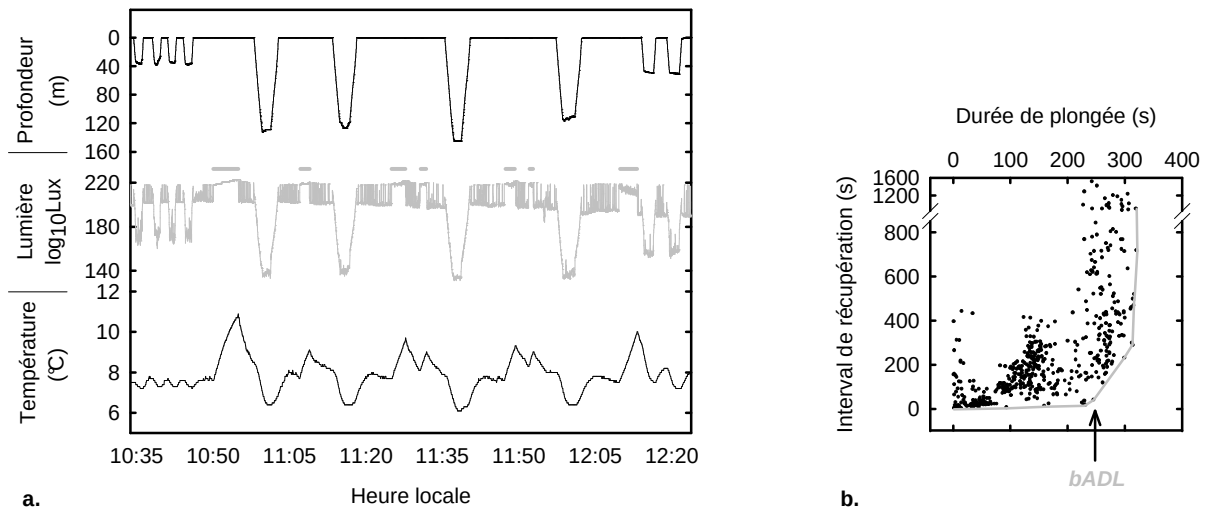


Fig. 34. Caractérisation des intervalles de récupération et relation entre la durée de plongée et la durée de l'intervalle de récupération. On trouve ici une présence quasi systématique d'un vol entre chaque plongée (a, traits horizontaux gris). Cet exemple n'est pas représentatif et a pour simple vocation d'être pédagogique. En effet, les vols effectués en mer sont généralement moins nombreux (1.5 ± 0.6 par voyage à Crozet, Annexe 7). La limite comportementale de plongée aérobique (*behavioural Aerobic Dive Limit : bADL*) a été déterminée graphiquement au point d'inflexion d'une courbe reliant les points extrêmes d'intervalles de récupération (b, Annexe 5).

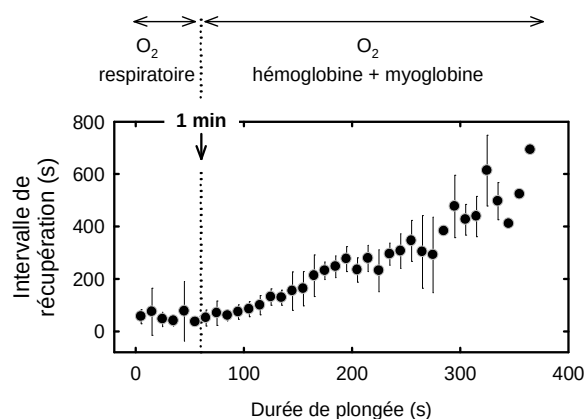


Fig. 35. Stocks d'O₂ théoriques utilisés en fonction la durée de la plongée selon un modèle d'optimalité chez le cormoran (Walton et al. 1998). S'il n'existe pas de relation évidente entre la durée de plongée et le temps de récupération pour les plongées inférieures à 1 min environ, c'est parce que les temps de récupération pour de telles plongées correspondent à peu près tous au temps (~ 30 s) qu'il faut pour un renouvellement complet de l'air compris dans le système respiratoire (poumons + sacs aériens). A 1 min de plongée, l'équivalent de tout l'O₂ du système respiratoire a été consommé. Après 1 min, les stocks de l'O₂ du sang et des muscles commencent à être consommés (Annexe 2 et 5).

En reliant la durée des plongées à la durée des intervalles de récupération, il a été possible de déterminer la limite comportementale théorique de plongée aérobie (aux alentours de 4 min de plongée), après laquelle le métabolisme pourrait devenir fortement anaérobie (Annexe 2). Cette limite est déterminée par une méthode graphique (Kooyman et al. 1980, Fig. 34). L'utilisation d'un métabolisme anaérobie permettrait d'expliquer comment les cormorans antarctiques peuvent allonger la durée de leurs plongées et donc plonger très profondément.

La théorie de l'approvisionnement optimal adaptée aux oiseaux plongeurs (Walton et al. 1998) a permis de construire un modèle théorique des réserves d'oxygène (O_2) du cormoran antarctique (Annexe 2 et 5, Fig. 35). Non seulement il a été possible de mesurer le volume de son système respiratoire à partir de ce modèle, mais encore d'estimer son taux métabolique de plongée (Annexe 5). Cependant, compte tenu de ce taux et des stocks d' O_2 estimés par unité de masse corporelle chez les autres oiseaux et mammifères déjà étudiés, le cormoran antarctique doit normalement épuiser toutes ses réserves d' O_2 après une 1 min d'apnée seulement. Considérant que le *bADL* a été estimé à 4 min d'apnée et que de nombreux organes nécessitent de l' O_2 en permanence, il est impossible au cormoran de plonger compte tenu de ce modèle unique. Soit les précédentes estimations des stocks d' O_2 faites pour les endothermes plongeurs ont été sous-estimées, soit le métabolisme anaérobie débute en réalité avant 4 min (peut-être justement aux alentours de 1 min), ce qui permettrait de conserver de l' O_2 jusqu'au bout de la plongée pour des organes comme le cœur ou le cerveau.

Une étude physiologique poussée sera nécessaire pour conclure. Pour obtenir l'énergie nécessaire à une plongée longue et active, il ne faut pas sous-estimer les voies métaboliques alternatives à la voie oxydative principale que sont justement la voie anaérobie lactique (dégradation des réserves de glycogène) ou la voie anaérobie alactique (dégradation des réserves de phosphocréatine) (Butler 2001). Par ailleurs, il a déjà été montré chez le cormoran antarctique qu'une hypothermie régionale (abdominale) pourrait entraîner un hypométabolisme (Bevan et al. 1997), donc une économie des réserves d' O_2 . Il faut souligner qu'en termes de budget-temps, la durée des voyages en mer en période de reproduction inclue des périodes de 6 à 8 heures passées dans l'eau. La température moyenne de l'eau de mer entre Crozet et Kerguelen étant autour de 5 - 6°C en été, l'impact en termes de dépense énergétique devrait être considérable pour un endotherme. L'hypothermie peut être un moyen de réduire les pertes de chaleur (Annexe 2 et 4). De plus, on n'observe pas le comportement dit du "séchage des ailes" chez les cormorans antarctiques. Ceci pourrait avoir un lien avec une stratégie de thermorégulation en milieu froid, la perte de chaleur corporelle au niveau de l'air étant réduite par l'absence de ce comportement (Annexe 4).

1- 2. Garder l'équilibre

L'étude détaillée de la phase de remontée des plongées profondes (> 80 m) a mis en évidence une inflexion dans les profils de plongée dans la zone des 60 m. Cette inflexion correspond à la profondeur d'équilibre du cormoran, là où les forces verticales de la poussée d'Archimède (vers le haut) et de la gravité (vers le bas) s'annulent (Annexe 3, Fig. 36). Sous l'effet d'un retour d'une flottabilité positive lors de la remontée, les cormorans réduiraient leur activité locomotrice à l'approche de cette zone, ce qui leur permettrait de profiter le plus tôt possible d'une remontée passive (sans battements de pieds, Sato et al. 2002), économisant ainsi de

O_2 . La poussée d'Archimède devenant de plus en plus forte à l'approche de la surface, leur vitesse de remontée ne cesse d'augmenter jusqu'à la surface (Fig. 36 et 37).

Par ailleurs, les résultats ont montré que les cormorans ajustaient vraisemblablement le volume d'air inspiré avant la plongée en fonction de la profondeur maximale à atteindre, comme les manchots (Wilson & Zimmer 2004) (Annexe 3, Fig. 37). Ceci leur permet de ne pas s'embarrasser d'un volume d'air trop important lors de plongées à faible profondeur, car dans ce cas les coûts pour lutter contre la poussée d'Archimède peuvent devenir très élevés. Pour des plongées profondes, donc longues, de plus grandes réserves d'air sont nécessaires, car cela signifie de plus larges réserves d' O_2 . Il ne faut pas oublier que plus les réserves d'air sont importantes, plus les cormorans ont à lutter lors de la descente, mais moins ils auront à le faire lors de la remontée.

C'est la première fois que la profondeur d'équilibre a été mise en évidence chez une espèce de cormoran. La meilleure stratégie à adopter pour le cormoran correspond à un compromis subtil entre les différents coûts et bénéfices de la plongée. La modulation des réserves d'air est vraisemblablement faite par les cormorans au moment de l'inspiration effectuée juste avant la plongée, ce qui suggère que les cormorans perçoivent par avance à quelle profondeur ils vont plonger. Il est vraisemblable que la part de l'expérience et du succès de chasse dans l'efficacité d'un tel comportement est plus que déterminante.

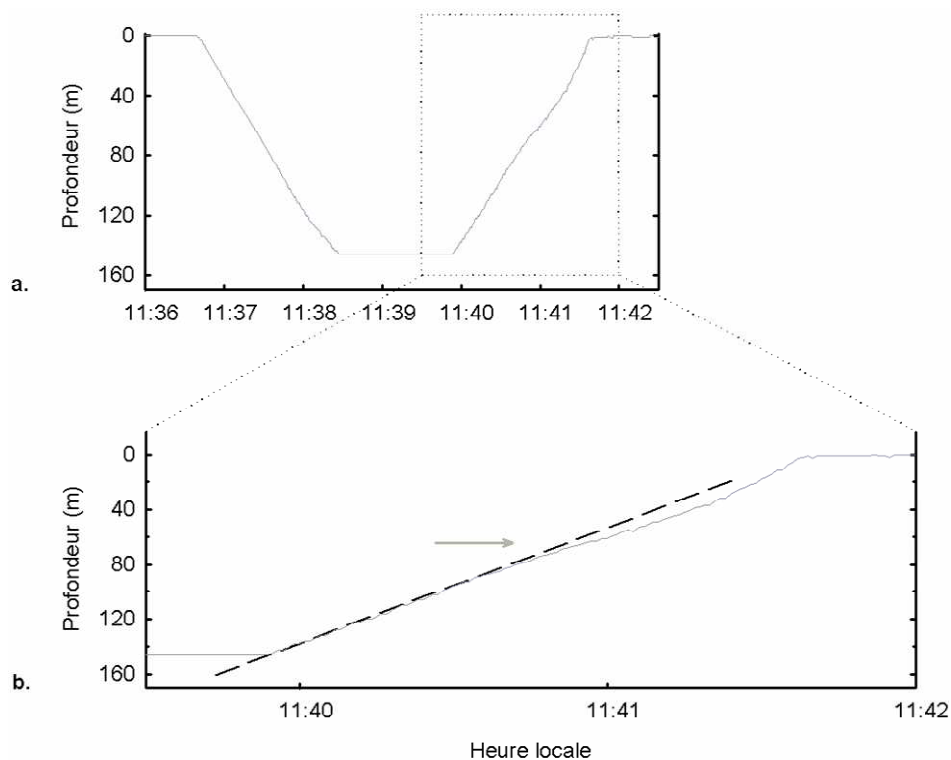


Fig. 36. Exemple d'un profil de plongée de cormoran Crozet (a). Un agrandissement de la phase de remontée montre comment le profil change au niveau d'un point qui correspond à la profondeur d'équilibre (b, flèche horizontale) (Annexe 3).

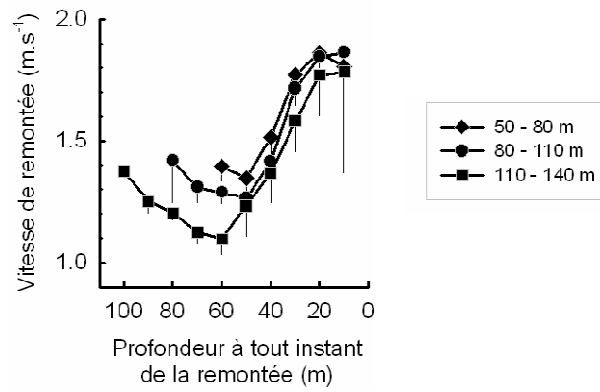


Fig. 37. Vitesse de remontée en fonction de la profondeur au cours de la remontée. La profondeur d'équilibre correspond au point où la pente change de sens. Les vitesses ont été séparées en trois grandes catégories, en fonction de la profondeur maximale visée au cours de la plongée. La profondeur d'équilibre est la même pour les plongées ayant visé une profondeur maximale comprise entre 50 et 110 m, c'est-à-dire aux alentours de 50 m. Cette profondeur passe à 60 m quand les cormorans visent des profondeurs comprises entre 110 et 140 m, car les oiseaux doivent plonger avec de plus grandes réserves d'O₂, donc d'air (Annexe 3).

2. Modulation des stratégies de recherche alimentaire en réponse aux variations de l'environnement côtier

Les archipels Crozet et Kerguelen représentent deux écosystèmes marins très différents, qui imposent des conditions écologiques contrastées aux deux espèces de cormorans. Par ailleurs, à l'échelle de l'Archipel Kerguelen même, il existe une grande variété de micro-habitats, ce qu'on ne retrouve pas à Crozet. Les cormorans à Kerguelen sont présents dans des milieux extrêmement divers, notamment du point de vue des conditions océanographiques qui existent à proximité des colonies de reproduction (bathymétrie, faune marine, température de l'eau,...). Cette deuxième partie montre comment les cormorans adaptent leurs stratégies de recherche alimentaire pour répondre à ces variations de l'environnement.

2- 1. Variation du régime alimentaire

L'analyse des contenus stomacaux a montré que les proies capturées par les cormorans de Kerguelen différaient nettement des celles capturées par les cormorans de Crozet (Tableau 1). A Crozet, les cormorans capturent essentiellement deux espèces de poissons qui sont peu consommées par les cormorans de Kerguelen. Si les cormorans de Crozet capturent essentiellement des poissons de la famille des Notothénidés, les cormorans de Kerguelen consomment par ailleurs des poissons de la famille des Harpagiferidae et des Channichthyidae. Les cormorans de Kerguelen ont aussi une plus grande consommation d'annélides et la consommation sporadique de céphalopodes. Le régime alimentaire est donc plus diversifié à Kerguelen qu'à Crozet (Annexe 2 et 6).

Les deux espèces ont ajusté leur régime alimentaire à la disponibilité des ressources, même si elles restent particulièrement spécialisées sur les poissons benthiques de l'ordre des Notothénioidés. De cette façon elles font preuve d'un opportunisme et d'une grande flexibilité. La différence en proies disponibles entre les deux localités s'explique par le fait que les ichtyofaunes démersales de Crozet et de Kerguelen sont affiliées respectivement au groupe de poissons du complexe Marion-Crozet et Kerguelen-Heard (même si les archipels Crozet et Kerguelen appartiennent à la même province biogéographique générale). La plus grande diversité à Kerguelen en proies de toutes sortes pourrait s'expliquer par une forte productivité et la grande diversité des habitats qu'on y trouve (Duchêne 1989).

A l'échelle de Kerguelen même, on trouve des variations dans la composition du régime alimentaire entre colonies. Des différences significatives ont été trouvées entre toutes les colonies étudiées : Mayès, Cap Cotter, Pointe Suzanne et Sourcil Noir (Annexe 6 et 9, Tableau 1). Si les espèces de poissons diffèrent peu en occurrence, leur fréquence varie en revanche considérablement. Notons toutefois que des proies comme les annélides, les céphalopodes ou les crustacés sont tantôt présents, tantôt totalement absents selon la colonie. Ces différences reflètent une variabilité spatiale dans la richesse spécifique et l'abondance relative des différentes espèces de proies à l'échelle de Kerguelen, hétérogénéité qui avait déjà été

mise en évidence au niveau des quelques espèces de poissons benthiques étudiées à Kerguelen par chalutage (Duhamel et al. 2005).

Tableau 1. Pourcentage d'occurrence par espèce de chaque proie dans le total de proies capturées par colonie dans différents sites. A Kerguelen, les deux exemples de sites représentent des conditions océanographiques différentes, notamment en termes de bathymétrie, le site de Cap Cotter faisant face à l'océan et le site de Mayès étant situé au fond du Golfe du Morbihan, où la profondeur de l'eau est relativement faible (Annexe 2 et 6). L'étude du régime alimentaire des colonies de Pointe Suzanne et Sourcil Noir a également montré des spécificités propres à chaque site (Annexe 9).

Espèces (%N)	CROZET	KERGUELEN	
		Océan	Golfe
	Pointe Basse	Cap Cotter	Mayès
Poissons			
<i>Gobionotothen acuta</i>		5.38	9.1
<i>Lepidonotothen mizops</i>		51.61	34.1
<i>Notothenia cyanobrancha</i>		7.53	40.9
<i>Paranotothenia magellanica</i>	73.0	2.15	
<i>Gobionotothen marionensis</i>	17.0		
<i>Lepidonotothen larseni</i>	8.5		
<i>Notothenia coriiceps</i>	0.5		
<i>Muraenolepsis sp.</i>	0.5		
<i>Harpagifer sp.</i>		18.28	9.1
<i>Channichthys rhinoceratus</i>		5.38	
Non identifié		1.08	
Annélides			
<i>Polynoidae sp.</i>	0.5	6.45	6.8
Céphalopodes			
<i>Benthoctopus thielei</i>		1.08	
Crustacés			
<i>Halicarcinus planatus</i>		1.08	

2- 2. Plongée optimale et plasticité comportementale

La théorie de l'approvisionnement optimal adaptée au cormoran antarctique stipule donc que les réserves d'O₂ du système respiratoire s'épuisent vers 1 min de plongée. La durée des intervalles de récupération, qui n'est pas reliée à la durée des plongées pour des plongées inférieures à 1 min, augmente pour des plongées supérieures à 1 min. La conséquence, c'est une relation en forme de cloche étirée entre le ratio [durée de plongée/intervalle de récupération] et la durée de plongée (Annexe 5, Fig. 38).

Il est donc théoriquement dans l'intérêt du cormoran de cibler des plongées qui dureront environ 1 min. Ceci suppose des plongées relativement peu profondes, aux alentours de 10-30 m. C'est le cas à Crozet, où les cormorans ont fait preuve d'optimalité en ce sens (Annexe 5, Fig. 39). En revanche, à Cap Cotter (Kerguelen), les cormorans ont effectué de nombreuses plongées très profondes, incompatibles avec cette théorie de l'optimalité. A Crozet, la distribution bathymétrique des proies permet aux cormorans de concilier l'optimalité d'un point de vue respiratoire avec l'exploitation de *patches* riches : distribution homogène des proies en fonction de la bathymétrie ou agrégation des proies en eau peu profonde. A Cap Cotter, cela n'est visiblement pas le cas, les *patches* intéressants étant apparemment situés en eaux distantes et profondes.

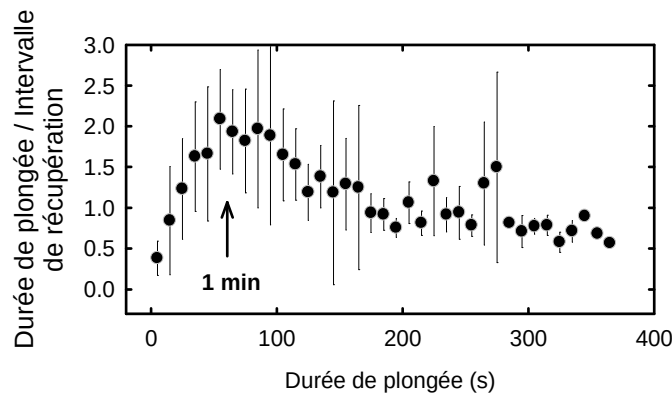


Fig. 38. Relation entre le ratio [durée de plongée/intervalle de récupération] et la durée de plongée à Crozet (Annexe 5). La courbe culmine à 1 min, car c'est la durée de plongée qui traduit la déplétion des réserves d'O₂ du système respiratoire : pour des plongées de cette durée, les intervalles de récupération correspondent au temps nécessaire pour renouveler entièrement les stocks d'O₂ respiratoire. Les plongées de 1 min apparaissent les plus optimales, car elles permettent à l'oiseau de passer le plus de temps en plongée, donc potentiellement en chasse, proportionnellement au temps passé en surface, temps perdu pour la chasse (*optimal breathing*).

La notion d'optimalité est toute relative et c'est le gain (quantité de proies) qui est important. Les cormorans font donc preuve d'une plasticité dans leur comportement de plongée. On trouve de nombreux autres exemples de plasticité à l'échelle de Kerguelen si on compare les situations dans les diverses colonies. A Sourcil Noir, tous les cormorans plongent à très grande profondeur. A Pointe Suzanne les mâles plongent à grande profondeur tandis que les femelles plongent conformément à la théorie de la plongée optimale. Enfin, tous les cormorans de la colonie de Mayès plongent conformément à cette théorie (Annexe 9). Les cormorans ajustent donc leur comportement aux conditions environnementales (distribution des proies) présentes à proximité de la colonie.

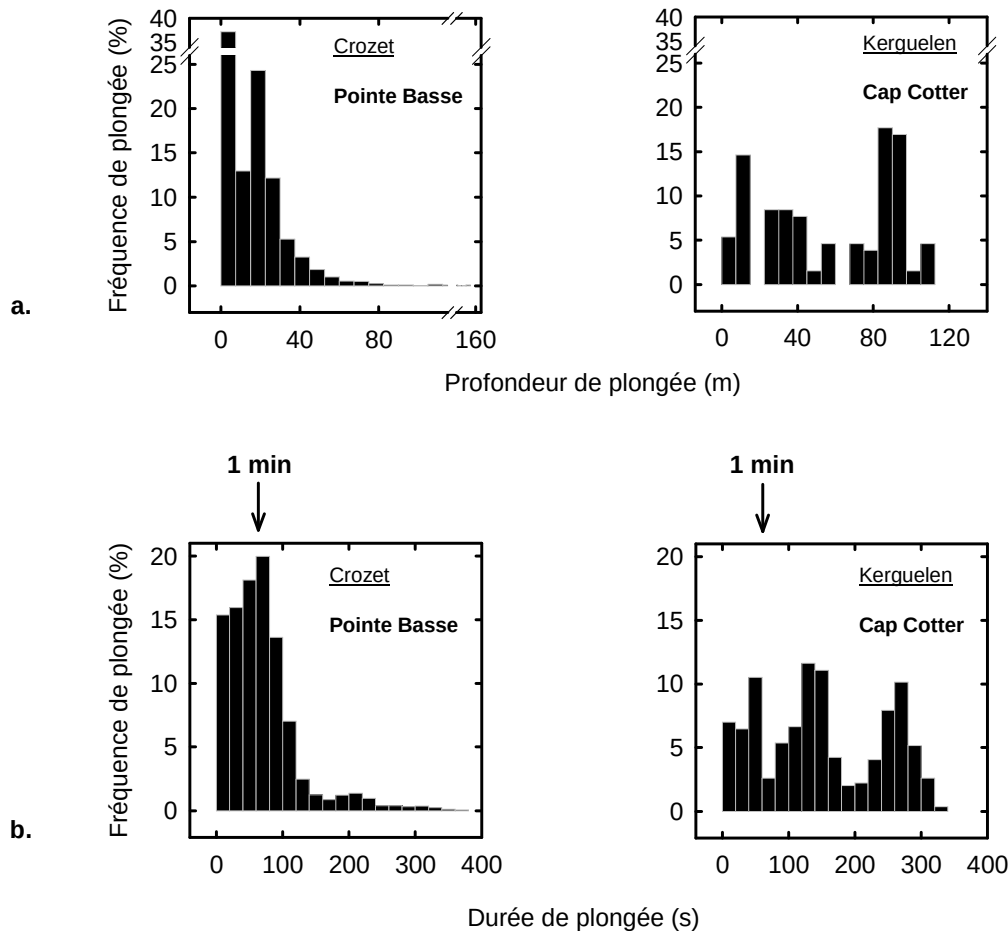


Fig. 39. Exemple de plasticité comportementale dans le comportement de plongée (Annexe 5). A Crozet, la distribution des profondeurs de plongée (a) et des durées de plongée (b) suit la forme de la relation entre le ratio [durée de plongée/intervalle de récupération] et la durée de plongée. Les cormorans de Crozet font donc preuve d'optimalité au sens prédit par le modèle (en termes du budget temps le plus favorable). Les cormorans de Kerguelen de la colonie de Cap Cotter ne sont pas optimaux en ce sens.

2- 3. Stratégies individuelles

A l'échelle de la colonie, les profondeurs de plongée enregistrées à Cap Cotter en 2002-2003 et 2003-2004 sont similaires (Annexe 5). La même situation a été observée à Mayès entre 2003-2004 et 2005-2006 (Annexe 6 et 9). Ceci suggère une relative constance à faible échelle spatiale dans les zones alimentaires prospectées et donc une certaine prévisibilité de l'environnement à l'échelle inter-annuelle pour les individus d'une même colonie.

Au niveau de l'individu, l'étude des stratégies à l'échelle inter-journalière a permis de montrer qu'il existait une grande répétabilité des comportements individuels (Annexe 7). En particulier, les zones de profondeur prospectées sont, dans l'immense majorité des cas, identiques jour après jour, suggérant que les individus sont fidèles à des *patches* alimentaires relativement précis qu'ils exploitent préférentiellement (Annexe 7, Fig. 40). En plus d'être fidèles à un *patch*, les cormorans ont montré qu'ils pouvaient l'être aussi à un deuxième *patch*, distant du premier et situé à une profondeur différente (Annexe 7, Fig. 41). Dans ce cas, l'un des deux *patches* est plus fréquenté que l'autre. Cette fidélité suggère une certaine stabilité à petite échelle temporelle (au moins de l'ordre de la semaine) dans la disponibilité des

ressources au niveau d'un même *patch*, sachant que la déplétion par les cormorans est possible à cette échelle (Birt 1987).

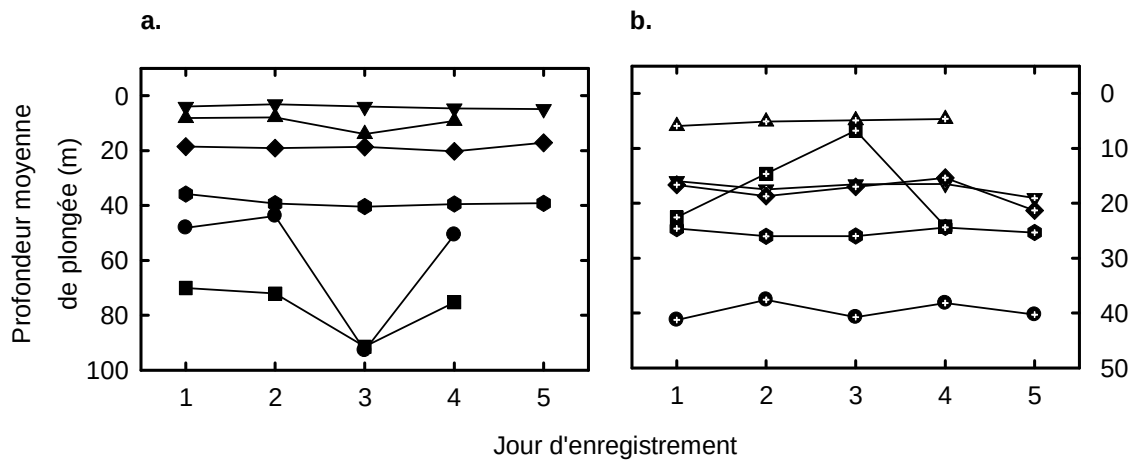


Fig. 40. Profondeur moyenne quotidienne de plongée pour un lot de mâles (a) et de femelles (b), enregistrée sur une période de 4 à 5 jours d'affilé (Annexe 7). Chaque symbole correspond à un individu différent. La fidélité inter-journalière à une même profondeur correspondrait à la fidélité à un même *patch* alimentaire.

Une dimension temporelle est souvent manquante dans les études sur le comportement de recherche alimentaire des animaux plongeurs. Elle permet pourtant d'avoir une idée sur la répétition d'un certain type de comportement et donc sur la permanence de l'accessibilité des ressources à l'échelle de la journée, de la semaine ou de l'année. Dans des cas comme celui-ci, où les ressources semblent offrir une certaine stabilité temporelle, il peut être dans l'intérêt de l'animal de garder le même mode de recherche alimentaire, tant qu'il lui rapporte un nombre suffisant de proies. Une connaissance intime de la topographie et des habitudes des proies (anfractuosités ou abris préférentiellement fréquentés par les poissons) devrait permettre d'augmenter l'efficacité de recherche alimentaire. Ce genre de stratégie renvoie à des mécanismes comportementaux faisant intervenir l'expérience (par le biais de la mémoire) et la fidélisation au site par un processus de gratification. Evolutivement, les spécialisations de ce type devraient permettre de réduire la compétition intra-spécifique, tout en augmentant le succès reproducteur (Bolnick et al. 2003).

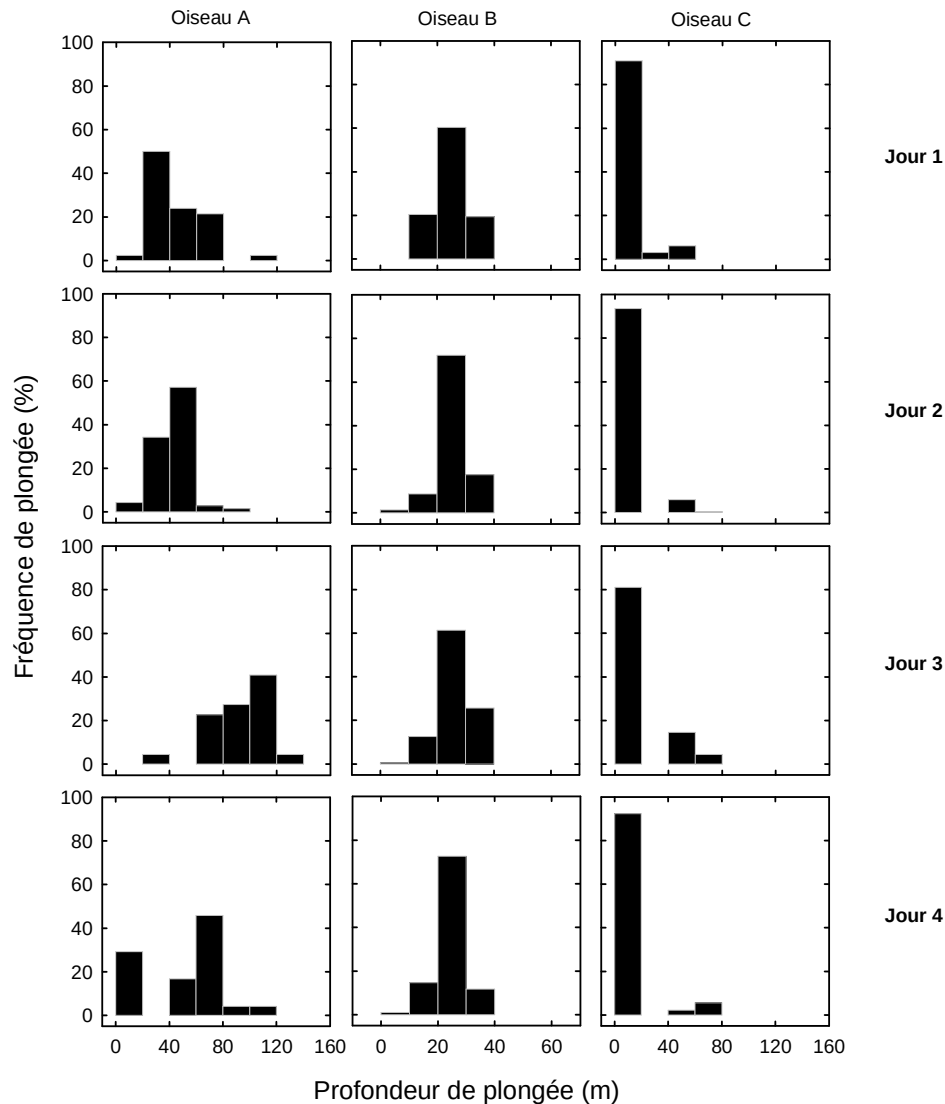


Fig. 41. Fréquence journalière des profondeurs de plongée pour trois individus durant quatre jours consécutifs (Annexe 7). Ces trois individus reflètent les différents types de comportements qu'il est possible de trouver. L'oiseau A possède un mode qui est différent chaque jour, suggérant un comportement exploratoire ou une stratégie qui n'inclut pas la fidélité à un *patch* en particulier (8 % des individus). L'oiseau B possède un mode situé à la même profondeur jour après jour, suggérant l'exploitation d'un même et unique *patch* (17 % des individus). L'oiseau C possède un mode principal et un mode secondaire bien distinct du premier, suggérant l'exploitation quotidienne de deux *patches* (75 % des individus).

2- 4. Une réponse particulière : le polymorphisme de taille

A Kerguelen, le degré du polymorphisme peut aller jusqu'à des différences en taille de l'ordre de 65 % (mesuré sur la masse) entre les individus des colonies situées sur l'océan et les individus des colonies qu'on trouve au fond du Golfe du Morbihan. Dans certains cas, 20 à 30 km à peine séparent des colonies présentant de telles différences de taille. Et pourtant, l'espèce est identique. Il paraît intéressant d'explorer les facteurs environnementaux pouvant être à l'origine du polymorphisme (Bost et al. 1992, Lescroël 2005).

La première constatation est le nombre particulièrement réduit de cormorans présents dans le golfe au regard du nombre qu'on peut trouver dans les colonies sur l'océan. On estime à

600 le nombre total de couples dans le golfe, répartis sur 43 colonies environ (C.-A. Bost, observation personnelle). En comparaison, on trouve 1000 couples à la seule colonie de Sourcil Noir, situé sur l'océan. Les cormorans du golfe sont donc très peu nombreux à exploiter une surface marine totale d'environ 500 km². Cela est surprenant, car le Golfe du Morbihan a toujours été considéré comme un milieu extrêmement productif (Razouls et al. 1996). Cependant, cette richesse concerne l'abondance en crustacés, ressource que n'exploitent pas les cormorans. Les densités en Notothénidés dans le golfe ou l'océan sont inconnues. D'un côté, il existe un lien très fort entre la taille des colonies et l'abondance des ressources disponibles chez les oiseaux marins. De l'autre, la taille moyenne des colonies du golfe est de 14 nids (*versus* 990 sur l'océan). Sachant que les zones pour nicher ne sont pas un facteur limitant dans le golfe, on peut raisonnablement avancer que la ressource en Notothénidés du golfe n'est pas aussi abondante que sur certaines zones du plateau péri-insulaire. Une limitation dans l'apport en ressources durant la croissance pourrait favoriser la production d'individus adultes plus petits (plasticité développementale, Annexe 6).

Deuxièmement, la bathymétrie du golfe est limitante (dépassant rarement les 50 m de profondeur). Durant les deux saisons d'étude à Mayès, les données de plongée ont montré que les cormorans ne s'aventuraient pas sous la zone des 40 m et plongeaient généralement aux alentours de 10 m (Annexe 6 et 9). Avoir une grande taille (conférant d'importantes capacités de plongée, voir page 66) n'est donc pas un avantage dans ce cas, alors qu'il peut l'être pour des oiseaux de certaines colonies faisant face au plateau péri-insulaire, comme à Sourcil Noir. En réalité, c'est un handicap, car cela revient à entretenir une machine coûteuse. Dans ces conditions, les individus de grande taille seraient contre-sélectionnés, ce qui placerait l'influence de la bathymétrie au niveau d'une sélection fixée génétiquement.

Si l'on ne peut pas à proprement parler employer ici le terme de stratégie (au sens comportemental en tout cas), cette forte variation du polymorphisme de taille entre les différents sites pourrait bien constituer une adaptation à des conditions physiques et biotiques contrastées.

3. Divergences sexuelles de niche

Le dimorphisme de masse séparant les deux sexes de cormorans antarctiques varie de 15 à 31 % (Annexe 9). Ces valeurs relativement élevées placent *de facto* le cormoran antarctique comme bon modèle biologique pour l'étude des relations entre les facteurs environnementaux et la morphologie. Certaines divergences sexuelles de niche ont été observées chez d'autres espèces de cormoran antarctique et un certain nombre d'hypothèses ont été avancées pour tenter de les relier à la morphologie de chacun des sexes (Casaux & Barrera-Oro 2006). C'est dans ce cadre que se place cette troisième partie, qui cherche à caractériser chez le cormoran de Crozet et de Kerguelen la niche trophique de chaque sexe. Les liens possibles entre la ségrégation sexuelle et la morphologie sont développés plus en détail dans la discussion générale.

3- 1. La profondeur de plongée

L'hypothèse selon laquelle une plus grande taille corporelle permet de plonger plus longtemps (Schreer & Kovacs 1997), donc plus profondément (plus grandes réserves d'O₂ pour un plus petit taux métabolique par unité de masse), trouve ses arguments dans le bilan des performances de plongée des mâles et des femelles des 5 colonies (Tableau 2).

Tableau 2. Résumé des valeurs des profondeurs de plongée maximales et moyennes par colonie et par sexe.

Colonie	Profondeur de plongée (m)			
	Femelles		Mâles	
	max.	moyenne	max.	moyenne
Crozet				
Pointe Basse	55	20	145	33
Kerguelen				
Cap Cotter	95	40	108	62
Mayès 2003-2004	39	16	55	17
Mayès 2005-2006	34	6	50	20
Pointe Suzanne	45	21	86	49
Sourcil Noir	117	91	144	99

Les mâles ont des valeurs de profondeur maximale de plongée qui sont toujours supérieures aux femelles. Mais c'est le lien entre la taille (et non pas le sexe) et la performance de plongée qui est important, ce qui oblige à mesurer la corrélation entre les paramètres de plongée et la masse pour tous les individus. S'il existe une relation générale positive très nette entre profondeur ou durée de plongée et masse (Fig. 42), cette corrélation n'est en rien un test de l'effet de la taille sur la profondeur de plongée. Premièrement, ces valeurs sont des performances individuelles. Elles sont extrêmes, certes, mais ponctuelles. Si l'on regarde les valeurs moyennes plutôt que maximales (Tableau 2), on constate que l'écart entre les sexes diminue nettement.

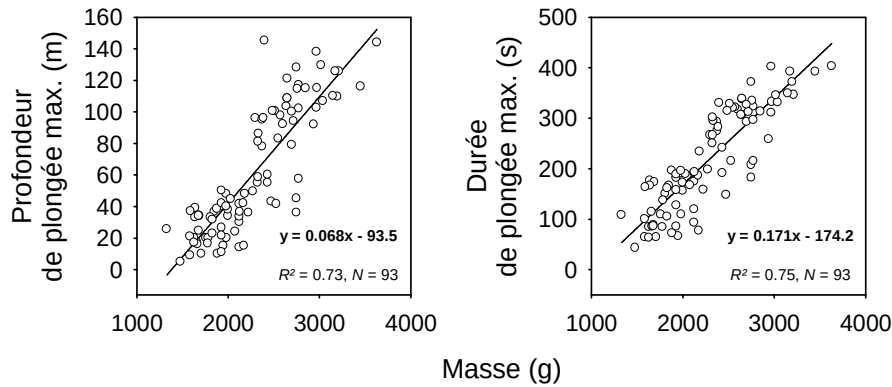


Fig. 42. Relation entre d'une part la profondeur maximale de plongée et d'autre part la durée maximale de plongée et la masse corporelle pour les 5 colonies d'étude (une valeur par individu, $N = 93$).

Deuxièmement, si l'on classe, par colonie, les masses corporelles en fonction du sexe, on obtient deux groupes quasiment non-chevauchants correspondant à chacun des sexes (Fig. 43). Dans ce cas, comment séparer l'effet potentiel du sexe (profondeurs de plongée différentes en raison de niches trophiques distinctes) de celui de la taille ? En effet, on peut formuler l'hypothèse que les femelles s'arrêtent en deçà de leurs capacités pour des raisons purement écologiques.

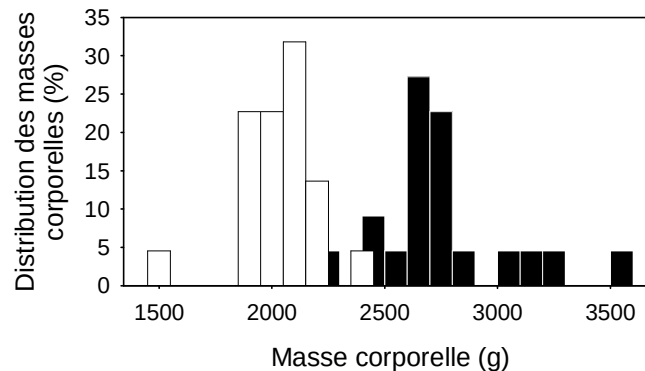


Fig. 43. Distribution des masses corporelles du cormoran de Kerguelen en fonction du sexe à la colonie de Pointe Suzanne (blanc = femelle, noir = mâles).

Un cas particulier est celui de la colonie de cormorans de Kerguelen de Sourcil Noir, où mâles et femelles plongent selon un mode commun vers 100 – 120 m de fond (Annexe 9). Dans ce cas, les femelles semblent avoir atteint leurs limites par rapport aux autres localités (excepté Cap Cotter, où quelques plongées femelles sont très profondes), montrant qu'elles étaient capables de se mesurer aux mâles sur leur propre terrain. A profondeur égale, les plongées mâles sont plus longues, ce qui suggère que les femelles ont atteint leurs limites (Fig. 44).

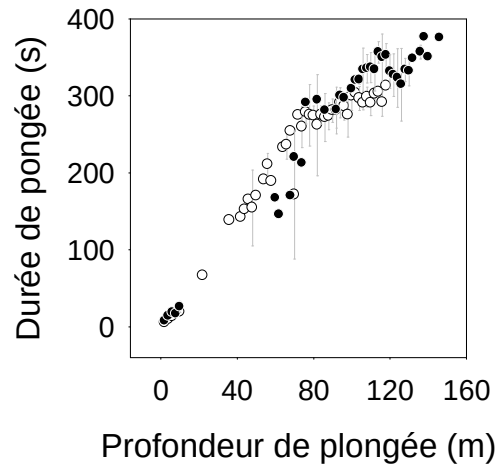


Fig. 44. Relation entre durée de plongée et profondeur de plongée chez le cormoran de Kerguelen de la colonie de Sourcil Noir (mâles en noir et femelles en blanc). A partir de 80 m, les femelles ont atteint leur limite physiologique en termes de durée d'apnée, et toute plongée plus profonde n'entraîne pas une augmentation de la durée de plongée, contrairement aux mâles. A profondeur égale, les mâles plongent plus longtemps et passent plus de temps au fond que les femelles, pour des durées de récupération qui ne sont pas plus élevées (Annexe 9).

Cette approche comparative est riche d'enseignements : les résultats sont plus parlants que toute corrélation effectuée sur des valeurs extrêmes (Fig. 42). Elle tend à suggérer que la profondeur à laquelle plonge un sexe est également motivée par la distribution des ressources. Il est vraisemblable que les femelles se sont spécialisées dans la plongée optimale (plongées peu profondes et aux alentours d'une minute) sur de nombreux sites (Annexe 5 et 9), car celle-ci est plus en adéquation avec leur physiologie. Cependant, lorsque les ressources disponibles à proximité de la côte sont moins intéressantes, les femelles sont capables d'ajuster leur comportement.

3- 2. La taille des proies

A Crozet, les femelles étudiées ont eu tendance à capturer des poissons plus petits que les mâles (pour *Paranotothenia magellanica*). Les poissons ramenés par les femelles mesuraient en moyenne 34 mm et ceux ramenés par les mâles 105 mm (Annexe 8). Malheureusement pour l'étude, le nombre total de contenus stomacaux était limité ($N = 8$).

A Kerguelen, le nombre de contenus récolté et analysé s'est avéré satisfaisant pour une comparaison non seulement entre sexes, mais encore entre sites ($N = 44$). Les poissons capturés par les mâles étaient significativement plus gros que ceux capturés par les femelles, que l'on raisonne espèce par espèce (Tableau 3), ou en mélangeant toutes les espèces (Annexe 9, Fig. 45).

Tableau 3. Longueur standard des poissons capturés par le cormoran de Kerguelen pour les espèces les plus fréquentes. En comparant site par site et espèce de proie par espèce de proie, les poissons ramenés par les mâles sont significativement plus longs que ceux ramenés par les femelles.

Poissons	Colonie Sexe	Sourcil Noir		Pointe Suzanne	
		M	F	M	F
Longueur standard		(mm)	(mm)	(mm)	(mm)
<i>Lepidonotothen mizops</i>		93 ± 17	72 ± 21	–	44 ± 0
<i>Notothenia cyanobrancha</i>		–	52 ± 14	90 ± 53	49 ± 35
<i>Harpagifer</i> sp.		66 ± 2	58 ± 6	65 ± 7	57 ± 5
<i>Gobionotothen acuta</i>		102 ± 5	93 ± 36	113 ± 0	77 ± 10

D'après les travaux de Selander (1966), il existe un lien direct entre la taille du bec et la capacité de l'oiseau à capturer et manipuler des proies de certaines formes ou taille. Concrètement, plus le bec sera long, plus l'individu pourra manipuler des grosses proies. Mais peut-être plus que la longueur, c'est la hauteur du bec (même si les deux sont corrélées) qui détermine la force de préhension (Grant 1986, Smith 1987). Par ailleurs, la vitesse de nage, qui peut être déterminante dans la capture d'un poisson (plus un poisson est grand, plus il pourra nager vite pour échapper au prédateur) était supérieure chez les cormorans mâles par rapport aux femelles (Annexe 3).

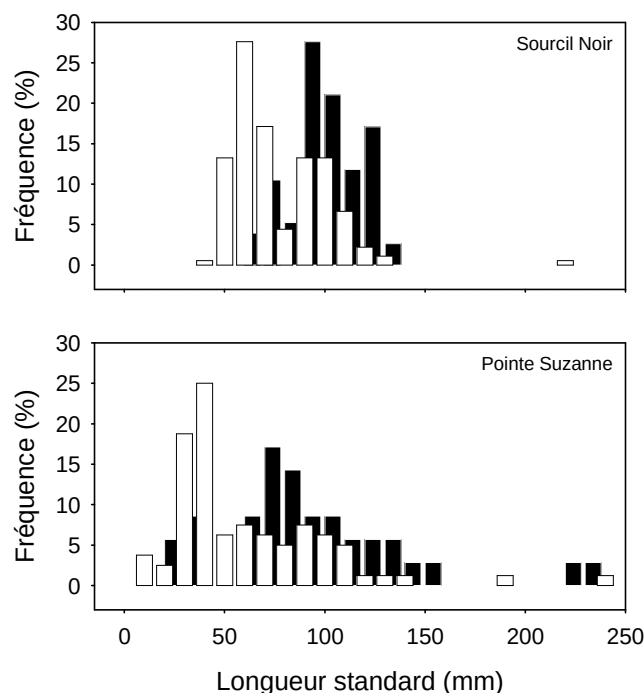


Fig. 45. Distribution des tailles des poissons capturés par les mâles (en noir) et les femelles (en blanc), toutes espèces confondues, par le cormoran de Kerguelen. Les cormorans de Sourcil Noir sont plus gros que les cormorans de Pointe Suzanne. Les poissons capturés à Sourcil Noir étaient plus gros que ceux capturés à Pointe Suzanne, mais la différence n'était pas significative.

L'effet du sexe sur la taille des poissons était très fort ici. En revanche, l'effet de la colonie sur la taille des poissons n'était pas significatif. Pourtant, les cormorans de Sourcil Noir sont plus grands que ceux de Pointe Suzanne. Selon cette même logique, les poissons capturés à Sourcil Noir devraient être plus gros que ceux capturés à Pointe Suzanne. Ceci peut s'expliquer par le fait que l'espèce dominante de poisson présente dans le régime alimentaire des cormorans n'était pas la même selon la colonie. Par ailleurs, la gamme de taille des poissons n'est pas infinie : d'une part les poissons s'organisent en cohortes, et d'autre part chaque espèce de poisson est située dans un intervalle de tailles fini.

Le seul fait de trouver un lien entre la taille des proies et la taille du prédateur (ici le sexe) est relativement compliquée, car il nécessite normalement un nombre d'échantillons élevé et la récolte et l'étude des proies représentent un travail considérable. C'est donc un résultat très intéressant, même s'il n'est que corrélatif.

3- 3. Les rythmes d'activité

Le cormoran antarctique a un comportement de recherche alimentaire diurne, dont la période est de 24 heures (pas de durée de trajet alimentaire supérieure à un jour). Il passe la journée en mer et revient à la colonie le soir. Les nuits sont passées sur le nid ou à proximité.

La durée du temps quotidien passé en mer varie selon les localités et les sexes (entre 5 – 8 heures en mer par jour environ). Tantôt ce sont les femelles qui passent le plus de temps en mer (Annexe 8), tantôt ce sont les mâles (Annexe 9). Une forte variabilité inter-individuelle suggère que des différences individuelles de condition corporelle ou d'expérience pourraient en grande partie déterminer le budget-temps des individus. Néanmoins, les mâles pourraient accroître leur effort par rapport aux femelles au fur et à mesure que les poussins grandissent, car les besoins des poussins augmentent au cours du temps (Annexe 9). Inversement, il est possible que les femelles n'augmentent pas, mais aillent jusqu'à baisser leur effort face à la demande accrue du nid et à la dégradation de leur condition corporelle au cours de la saison de reproduction (Annexe 9). Quelles que soient les différences entre les sexes, elles paraissent faibles. Les deux sexes montrent un remarquable partage temporel des tâches et une grande constance dans la durée, d'une localité ou d'une année à une autre (Fig. 46). Toutefois, si les femelles s'investissent autant que les mâles, elles pourraient subir un plus fort coût de la reproduction, qui affecterait moins les mâles du fait de leur plus grande taille.

Quelle que soit la localité ou la période de reproduction (incubation ou élevage), les deux sexes ne passent pas la même partie de la journée en recherche alimentaire. En schématisant, les femelles sont les premières à quitter la colonie, dès l'aurore. Elles regagnent le nid vers midi pour relayer les mâles en incubation ou pour nourrir les poussins. Les mâles partent alors en mer jusqu'au coucher du soleil (Fig. 47).

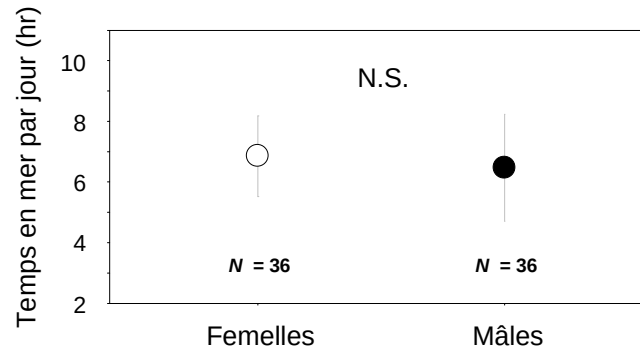


Fig. 46. Temps moyen passé en mer par jour et par individu, pour les femelles (en blanc) et les mâles (en noir). Les données proviennent du cormoran de Crozet et de Kerguelen, toutes colonies et années d'études confondues. Si le mélange d'individus provenant de colonies et d'années différentes ou situés à des stades différents (incubation ou élevage, élevage de petits ou de grands poussins, nid avec un ou deux poussins) est discutable (malgré un sex-ratio équilibré dans chaque cas), la ressemblance extrême entre le temps passé en mer par les mâles et celui passé en mer par les femelles suggère qu'il sera difficile de mettre en évidence des différences notables.

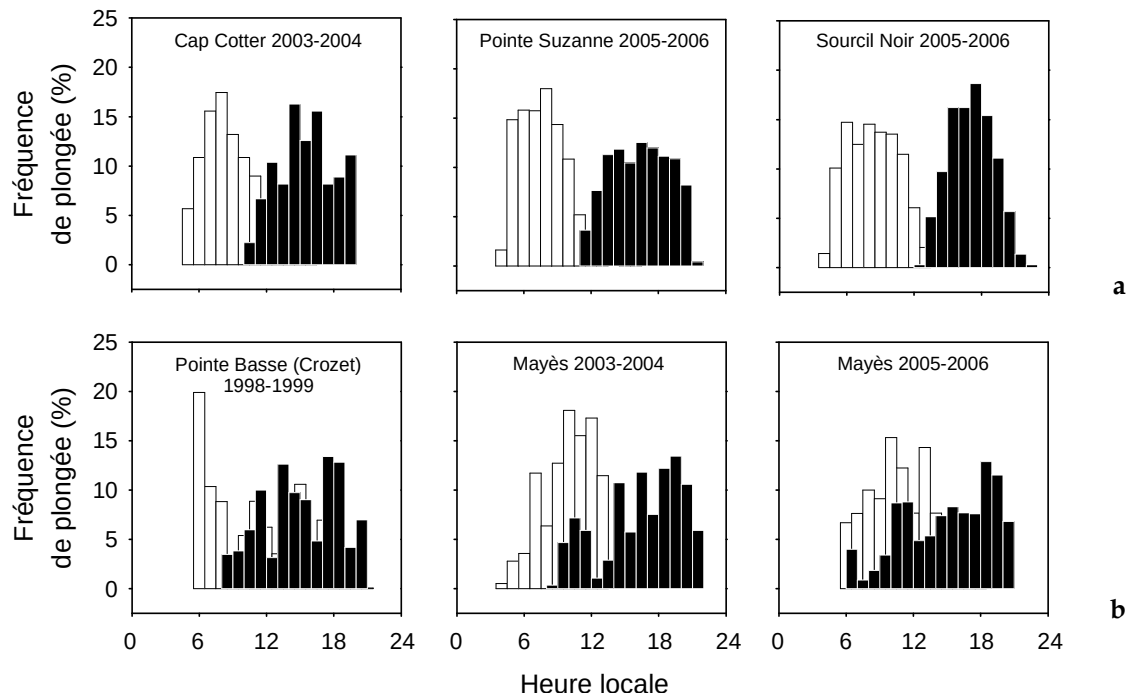


Fig. 47. Distribution des plongées selon l'heure de la journée, en fonction de la colonie et du sexe (femelles en blanc, mâles en noir). (a) Cas de ségrégation totale ou quasi-totale entre les sexes. Ici, les zones d'alimentation sont situées à 20 km, 5 - 10 km et 10 km, respectivement pour Cap Cotter, Pointe Suzanne et Sourcil Noir. (b) Cas de ségrégation avec chevauchement. Les zones d'alimentation sont situées à 0.5 - 2 km dans le cas de Pointe Basse et de Mayès. Il est proposé ici que la proximité des aires de prospection permet de multiples trajets par jour, ce que ne permettent pas des zones trop éloignées, car la durée et le coût énergétique des transits devient limitant. Dans le cas des multiples trajets journaliers les couples alternent au nid. Pour passer autant de temps en mer qu'aux autres localités, ils doivent plus étaler leurs activités sur la journée, ce qui explique le chevauchement.

L'intensité de cette ségrégation temporelle n'est toutefois pas la même selon la localité. On peut distinguer deux cas de figures : les cas de ségrégation totale ou quasi-totale et les cas de ségrégation avec chevauchement. Les cas de ségrégation totale ou quasi-totale correspondent à des situations où chaque parent n'effectue qu'un trajet par jour (deux dans de rares cas). La

femelle prendra le relais du mâle sur le nid aux alentours de midi. Les cas de ségrégation avec chevauchement correspondent à des situations où chaque sexe effectue entre 4 et 6 voyages alimentaires par jour. Les deux sexes alternent sans cesse au nid, les mâles débordant sur la matinée et les femelles sur l'après-midi (Fig. 47). Dans certains cas, il est possible que les deux sexes augmentent le nombre de voyages alimentaires quotidiens au cours de la saison (avec la masse de la nichée), mais cela doit dépendre des colonies (plus les cormorans s'alimentent loin de la côte, moins cet effet doit être visible).

Malgré les nuances, les femelles sont toujours les premières à partir le matin. Il est proposé ici deux hypothèses majeures non mutuellement exclusives permettant d'expliquer ce comportement. L'ensemble des hypothèses possibles est discuté page 78 - 89.

La première est l'hypothèse énergétique. Elle repose sur le fait que les femelles, en raison de leur plus petite taille, ont un taux métabolique par unité de masse supérieur aux mâles. Avec une condition corporelle inférieure et après une nuit passée sur le nid (avec des températures plus basses qu'en journée), les femelles pourraient être obligées de s'alimenter en priorité pour restaurer leur énergie. Pour l'heure, une telle ségrégation semble absente chez des espèces de cormorans n'habitant pas l'Océan Austral (à voir toutefois le contre-exemple d'une étude sur le grand cormoran : Platteeuw & Van Eerden 1995).

Une deuxième hypothèse concerne les facteurs écologiques propres à l'Océan Austral et porte sur la disponibilité des proies pour les femelles. Il est proposé que, puisque les femelles capturent plus généralement des petits poissons (parce que leur morphologie le leur impose), ces poissons pourraient être plus abondants ou facilement capturables le matin. Cette hypothèse ne peut pas être directement étayée par des données comportementales, car les Notothénidés sont des poissons dont l'écologie est extrêmement peu connue. Toutefois, cela n'empêche pas de proposer un scénario. Les femelles captureraient plus facilement les petits poissons durant la fenêtre temporelle de la matinée. Cette hypothèse est corroborée par l'activité de leurs propres proies. *Drepanopus pectinatus* est un copépode phytoplanctonophage qui mesure entre 1 - 2 mm et qui représente entre 73 et 99 % du nombre total de copépodes dans les eaux de Kerguelen. Son abondance fluctue entre 80 et 150 000 individus/m² entre l'hiver et l'été (Razouls & Razouls 1990a,b). C'est la ressource principale des larves de Notothénidés (l'éclosion des œufs de Notothénidés coïncide avec le début des pics de *Drepanopus pectinatus*, au début du printemps, Koubbi 1992). *Drepanopus pectinatus* est connu pour effectuer des migrations verticales nycthémérales, se redéposant sur le fond en journée (Chojnacki & Wegleńska 1984). Si les post-larves sortent le matin pour s'alimenter, elles vont s'exposer aux femelles de cormorans. Les abris des post-larves de *Notothenia cyanobranchia*, espèce très côtière, sont les herbiers de *Macrocystis pyrifera*, qui sont extrêmement abondants à Pointe Suzanne. Ces grandes laminaires poussent sur des fonds allant jusqu'à 20 - 25 m, cette limite correspondant justement aux profondeurs de plongée favorite des femelles de cormorans. Les post-larves de *Lepidonotothen mizops*, présents vers 100 m de profondeur à Sourcil Noir, n'ont d'autre choix que de se cacher sur le fond, dans des anfractuosités ou sous des pierres. Seule l'étude de l'activité des proies ou de l'activité sous-marine des cormorans pourra trancher cette question. On peut néanmoins dire que les cormorans s'alimentent principalement sur *Lepidonotothen mizops* et *Notothenia cyanobranchia* respectivement à Sourcil Noir et Pointe Suzanne. Les femelles s'alimentent de la cohorte de post-larves la plus récente, tandis que les mâles s'alimentent de la cohorte précédente, vraisemblablement âgée d'un an de plus.

3- 4. Variation du dimorphisme sexuel

Les valeurs de dimorphisme sexuel de masse trouvées chez d'autres espèces de cormoran antarctique dans des archipels éloignés de l'Océan Austral varient entre 13 et 16 %. Ces valeurs placent les taux rencontrés à Crozet ou à Kerguelen dans une gamme tout à fait classique, sauf pour la colonie de Pointe Suzanne, où le dimorphisme (31 %) est le double. Le dimorphisme mesuré sur des caractères de taille a montré des variations allant dans le même sens (Annexe 9). Cette variation est importante à l'échelle d'un archipel, surtout entre des colonies qui sont distantes de seulement quelques dizaines de kilomètres.

Les causes du dimorphisme sexuel restent encore inconnues à ce jour. Elles n'ont été étudiées pour aucune espèce de la famille des Cormorans. Chez le cormoran antarctique, il est plus que vraisemblable que la sélection sexuelle joue un rôle déterminant dans la sélection de mâles plus gros. Les combats en début de période de reproduction entre les mâles pour avoir accès aux femelles ou aux nids sont féroces et finissent souvent avec du sang versé, provenant généralement de blessures effectuées au niveau de la tête par le bec de l'adversaire (observation personnelle). Une hypothèse reliant les conditions écologiques locales à l'intensité du dimorphisme sexuel est présentée page 88.

4. Discussion générale et perspectives

4- 1. Les adaptations à la plongée

L'exploration du comportement alimentaire du cormoran antarctique a mis en évidence des remarquables performances de plongée, tant en termes de profondeur qu'en termes de durée d'immersion. L'approche modélisatrice a permis de montrer que les estimations classiques de métabolisme de plongée (même les mesures expérimentales réalisées en bassin) étaient insuffisantes pour expliquer ces performances, notamment parce qu'elles reposaient sur des mesures de consommation d'oxygène (e.g. Enstipp et al. 2006). Toutefois, si ces taux s'avèrent exacts, ils suggèrent cependant une utilisation précoce au cours de la plongée de voies métaboliques non-oxydatives, comme celle utilisant la phosphocréatine ou la voie glycolytique produisant l'acide lactique comme déchet (Butler & Jones 1997). En effet, les méthodes traditionnelles d'estimation de la limite aérobie de plongée - fondées sur le calcul théorique par estimation préalable des stocks d'oxygène (Butler 2001, 2006) en fonction de la masse corporelle ou sur une méthode graphique (étude des intervalles de récupération, Kooyman et al. 1980) - se sont avérées insuffisantes pour expliquer la séquence d'utilisation des différentes voies métaboliques.

Il est vraisemblable que la voie anaérobie se superpose très rapidement à la voie aérobie au cours de la plongée. L'utilisation d'un modèle d'optimalité adaptée à la plongée (Walton et al. 1998) s'est révélée pertinente pour explorer ces questions et encourage l'utilisation de données comportementales dans l'exploration des processus physiologiques. Par ailleurs, **il est probable que le métabolisme de plongée réel soit inférieur aux prédictions**, en raison notamment d'adaptations physiologiques remarquables, comme une forte bradycardie, ou d'une importante hypothermie abdominale (hypométabolisme régionale) (Bevan et al. 1997).

Outre approfondir l'approche modélisatrice (fondée notamment sur des modèles peu utilisés comme ceux de Yoshihisa Mori ; e.g. Mori 2002), **la compréhension future de l'écophysiologie de la plongée du cormoran antarctique devra passer par une approche expérimentale.** L'implantation chirurgicale à l'année d'enregistreurs de température abdominale et de fréquence cardiaque (Bevan et al. 1997, Handrich et al. 1997, Grémillet et al. 2005c) devrait permettre de faire rapidement avancer ce domaine. Il faut rappeler que les cormorans antarctiques passent parfois jusqu'à 10 heures par jour dans une eau de mer qui peut osciller entre 1 et 6°C, ce qui très important en comparaison à d'autres espèces de cormorans (Grémillet et al. 2001). La conception traditionnelle du cormoran - oiseau d'origine tropicale au plumage faiblement isolant (Van Tets 1976) - est à mettre à l'épreuve. Une étude approfondie de la structure du plumage participera à la compréhension des adaptations physiologiques de ce groupe de cormorans.

L'approche comparative est une clé à ce niveau. **La raison pour laquelle les cormorans antarctiques réalisent des plongées plus profondes (donc plus longues) que des espèces d'autres régions du monde n'est pas bien comprise.** Le temps quotidien passé en mer est également très important. **Tout semble indiquer que les ressources disponibles à proximité sont moins importantes que dans d'autres écosystèmes, poussant les cormorans antarctiques à réaliser un effort supplémentaire pour subvenir à leurs besoins.** Il faut aussi noter que la topographie particulière des habitats des cormorans antarctiques dans l'Océan

Austral (absence de vaste plateau continental ou péri-insulaire dans la majorité des localités) pourrait permettre aux oiseaux des plongées profondes à proximité de la côte, ce qui ne serait pas permis à d'autres espèces de cormorans rencontrant des topographies différentes. La construction de modèles énergétiques comparatifs prenant en compte l'efficacité de recherche alimentaire (valeur énergétique des proies et masse rapportée par jour), la taille des portées, la vitesse de croissance des poussins, les paramètres de budgets temps et de budgets énergétiques permettra d'apporter des éléments de réponse.

Enfin, il ne faut pas oublier de poursuivre l'exploration empirique du comportement de plongée, notamment grâce à l'utilisation de nouveaux outils tels que les accéléromètres. Ces nouveaux enregistreurs électroniques d'activité, employés de façon préliminaire dans cette étude, permettent de quantifier l'activité locomotrice, tant au niveau des vols (fréquence de battements d'ailes), qu'au niveau de la plongée (fréquence de battements de pieds) (e.g. Watanuki et al. 2003b, Wilson et al. 2006). Leur utilisation permettra notamment de montrer comment **les cormorans modulent leur activité locomotrice en fonction de leur profondeur de plongée, tant en rapport avec leur gestion de la profondeur d'équilibre qu'avec celle du volume d'air embarqué, donc des réserves d'oxygène** (Fig. 48).

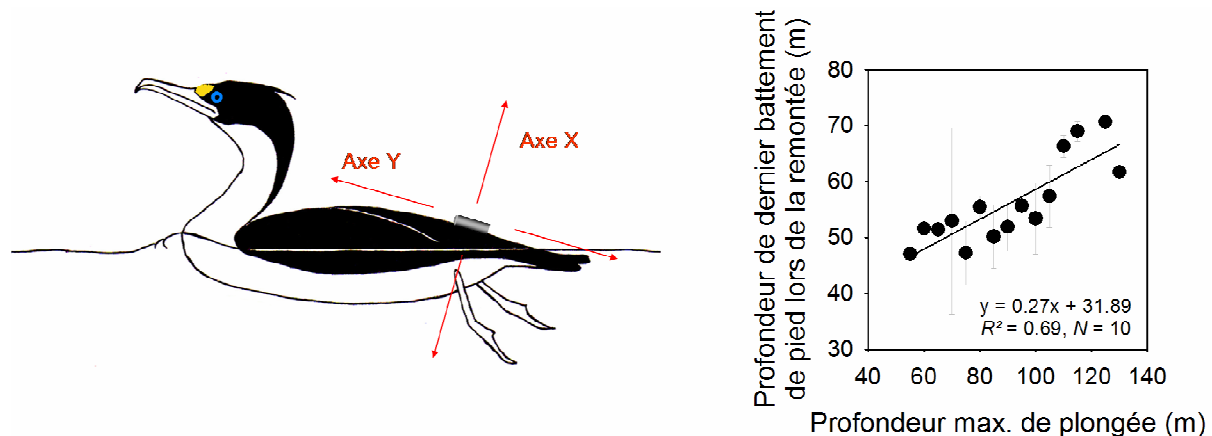


Fig. 48. Illustration d'un cormoran de Kerguelen équipé d'un accéléromètre et premiers résultats d'une étude sur 10 oiseaux équipés. Chaque impulsion donnée par le corps de l'animal dans l'un des deux axes (X ou Y) est enregistrée, ce qui permet de caractériser chaque battement de pied. L'appareil intègre également un enregistreur de pression, qui permet de relier l'activité locomotrice sous-marine à la profondeur de plongée. Pour des plongées ne dépassant pas 50 m, l'ascension lors de la remontée se fait de manière passive à partir du fond jusqu'à la surface. Pour des plongées plus profondes, la profondeur à laquelle s'effectue le dernier battement de pied à la remontée augmente avec la profondeur maximale de plongée, démontrant indirectement que les cormorans modulent les volumes d'air qu'ils embarquent avant de plonger.

4- 2. Réagir aux variations de l'environnement

La comparaison entre localités (tant entre archipels qu'entre colonies) a montré que les cormorans s'alimentaient à des distances plus ou moins proches de la côte, mais toujours en rapport avec des *patches* alimentaires clairement plus profitables. S'ils ont à voyager loin, c'est parce que les ressources sont visiblement plus abondantes qu'à proximité de la côte, même si elles sont plus profondes. La stratégie de plongée optimale (*optimal breathing*), consistant à s'immerger pendant des durées de plongée aux alentours de 1 min, est la plus efficace en termes de budget temps (le plus de temps passé sous l'eau, donc en

chasse, proportionnellement au temps passé en surface). Elle est employée dans 50 % des cas par les oiseaux. Elle n'est possible qu'en eaux relativement peu profondes. Les oiseaux peuvent néanmoins légèrement moduler leur profondeur de plongée à l'intérieur d'une gamme de profondeurs allant de 10 à 30 m. Ceci permet d'avoir accès à une surface de prospection assez large, tout en restant le plus efficace possible.

Les observations sur le terrain, les profondeurs de plongée, les durées des vols pour transiter vers les zones d'alimentation et les données GPS provenant d'études préliminaires (Fig. 49) concordent pour indiquer que les cormorans s'alimentent le plus près possible de la colonie. Si l'oiseau doit plonger à faible profondeur, il plongera devant la colonie, ou dans un rayon très proche. Les oiseaux situés dans le Golfe du Morbihan à Kerguelen n'ont pas accès à la possibilité de plonger très profond. Pour les autres en revanche, et dans le cas de ressources distribuées profondément, les oiseaux se déplacent sur des zones situées droit au large, ou selon un angle raisonnablement modéré.

Ces observations sont à mettre en rapport avec des capacités de vol relativement limitées, mais aussi en rapport avec la localisation des ressources. Les emplacements favorables à la nidification des cormorans ne sont pas une ressource limitante (zones trop exposées aux intempéries mises à part), sauf sur la Péninsule Courbet à Kerguelen, entre Cap Digby et Pointe Morne. **L'emplacement des cormorans reflèterait donc la distribution des ressources.** Ainsi, les cormorans de Pointe Suzanne s'alimentent-ils essentiellement de *Notothenia cyanobrancha* et les cormorans de Sourcil Noir, distants de seulement 30 km, s'alimentent-ils surtout de *Lepidonotothen mizops*. Cette relation étroite entre emplacement des colonies et proximité des ressources est particulièrement intéressante dans la compréhension de la distribution des Notothénidés, famille très peu connue (Duhamel 2005). Elle nous enseigne que la distribution des poissons n'est pas homogène, mais sans doute très localisée, formant des *patches* agrégés.

Le GPS est un outil puissant pour explorer les stratégies de recherche alimentaire. Correctement utilisé, il pourrait renseigner sur l'organisation des trajets en fonction de paramètres tels que le vent par exemple (Shaffer et al. 2001). Plus intéressant encore, il pourrait faciliter l'étude des stratégies individuelles. Des suivis sur plusieurs jours devraient permettre de décrire la fidélité - ou non - des individus à un ou plusieurs sites d'alimentation et de savoir si cette fidélité peut disparaître et en combien de temps. Des individus connus et rééquipés d'une année sur l'autre renseigneraient sur la pérennité des stratégies individuelles. Enfin, à partir d'un nombre suffisant d'individus équipés, et en tenant compte des différences sexuelles, un suivi à long terme permettrait d'explorer les liens entre les stratégies à l'échelle populationnelle et les variations de l'environnement (température de l'Océan par exemple), tels qu'ils peuvent être mesurés à l'échelle locale, mais aussi régionale.

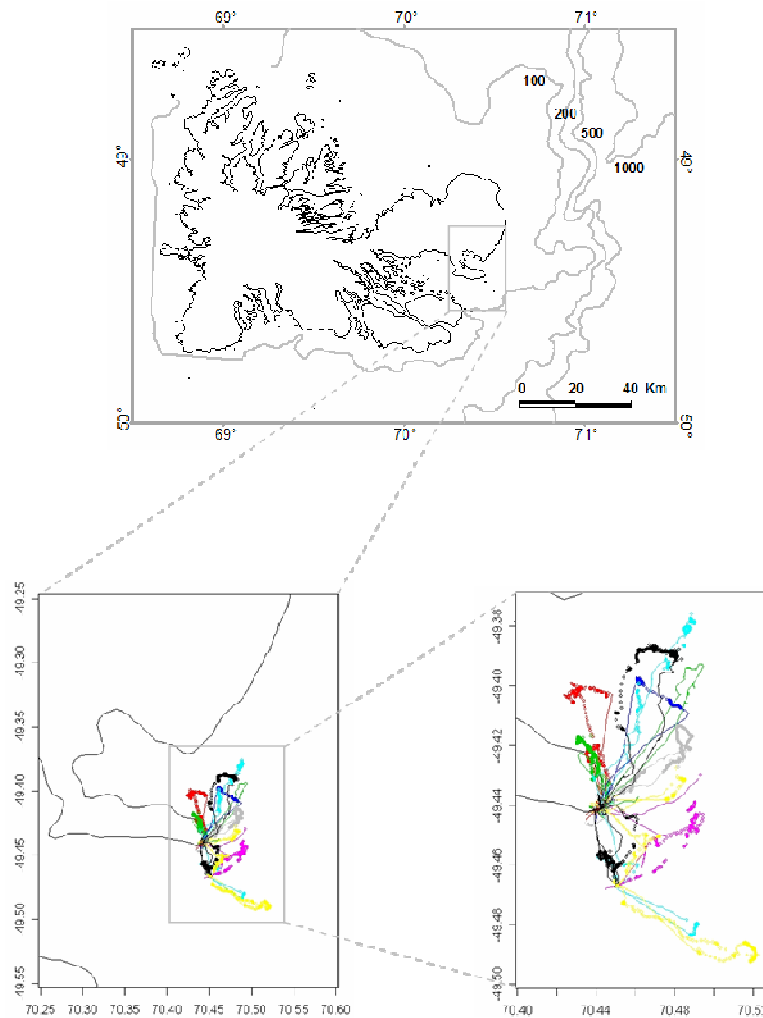


Fig. 49. Trajets en mer individuels de cormorans de Kerguelen femelles de la colonie de Pointe Suzanne durant la période de reproduction. Chaque couleur correspond à un individu ($N = 12$). Ces résultats découlent d'une étude préliminaire croisant des données GPS (*Global Positioning System*) et des données d'enregistreurs de plongée provenant des mêmes individus, à l'échelle d'une même journée (C.-A. Bost, communication personnelle). Les données GPS montrent que les oiseaux s'alimentent bien à proximité de la colonie. L'importance du nombre de cormorans dans ce secteur doit s'expliquer par une forte abondance en ressources. Une des caractéristiques de cette zone est la présence de vastes herbiers à *Macrocystis pyrifera* et la proximité de la passe permettant l'accès au Golfe du Morbihan.

Actuellement, le suivi à long terme est l'élément manquant pour une bonne compréhension de l'écologie du cormoran antarctique à tous les niveaux, que ce soit du point de vue de la compréhension des stratégies de recherche alimentaire en rapport avec les facteurs environnementaux que de la connaissance des paramètres démographiques. Les cormorans semblent garder un investissement temporel (temps quotidien passé en mer) relativement constant durant la reproduction, quel que soit leur sexe ou le stade de leur nichée. L'hypothèse de l'investissement maximal (*fixed investment hypothesis* : Saether et al. 1993, Mauck & Grub 1995), suggère que les oiseaux longévifs, lesquels ne dépassent pas une certaine limite d'investissement énergétique par effort de reproduction, préfèrent assurer leur propre survie plutôt que celle de leur progéniture immédiate. Dans ces conditions, le succès reproducteur dépend de l'expérience des parents comme de la faveur des conditions océanographiques, propices ou non à la production de ressources (Guinet et al. 1998). Cette

hypothèse demande toutefois à être testée grâce à la comparaison des succès reproducteurs individuels interannuels, croisés avec des indices d'effort de recherche alimentaire.

Si l'on s'en réfère à des individus européens vivants et bagués poussins dont l'âge dépasse maintenant 22 ans (Adobati & Guyot 2007), les cormorans auraient une espérance de vie plus longue qu'on ne le pensait initialement. Il est possible que le cormoran antarctique ait certaines stratégies d'oiseau longévif, malgré une taille de ponte relativement importante (3 oeufs). Certaines observations vont dans ce sens, comme l'âge tardif de la première reproduction (3 ans au minimum) ou encore la différence importante (50 %) entre deux années du nombre d'oiseaux nicheurs observables à la colonie de Sourcil Noir, une colonie qui a plusieurs centaines, voire plusieurs milliers d'années d'existence. Ce phénomène pourrait refléter une certaine mobilité des individus d'une année sur l'autre, des nicheurs se déplaçant vers d'autres lieux de reproduction. Cependant, la disponibilité des ressources locales, évaluées par les oiseaux au printemps, pourrait décider les cormorans à s'engager dans la reproduction ou bien d'attendre l'année suivante.

Enfin, le cormoran de Kerguelen est soumis à un fort degré de polymorphisme de taille, probablement en rapport étroit avec la variabilité environnementale à micro-échelle (Bost et al. 1992). Il a été proposé que dans le Golfe du Morbihan des grands individus seraient contre-sélectionnés, car ce n'est pas un avantage pour la plongée au regard de la bathymétrie peu profonde (Mori 2002). Aussi, une partie du polymorphisme pourrait être déterminée par une plus ou moins grande limitation dans l'apport en nourriture durant la croissance des poussins. Réaliser une estimation de l'abondance en ressources paraît difficilement envisageable tant les moyens nécessaires pour cela doivent être importants. Pour explorer la part des différentes adaptations (génétique ou plasticité développementale), il serait possible de réaliser des études expérimentales, comme le transfert d'œufs entre des nids du golfe et des nids sur l'océan, accompagné d'un suivi de la croissance des poussins (Lescroël 2005). Une étude du degré de philopatrie dans deux colonies par une campagne de baguage (actuellement en cours) permettra de mesurer la présence ou non de flux génétiques. Une étude génétique préliminaire a montré la difficulté de trouver les marqueurs génétiques pertinents du polymorphisme à cette échelle spatiale (C.-A. Bost, communication personnelle).

4- 3. La ségrégation sexuelle

Chez le cormorans antarctique, l'organisation au niveau du partage temporel des tâches se décline sur un modèle simple : les femelles pêchent le matin et les mâles l'après-midi. Ce schéma est réducteur, mais résume bien l'organisation sous-jacente. En partant les premières, les femelles ont l'avantage de pouvoir rentrer un petit peu plus tard si elles n'ont pas encore répondu à leurs besoins. Les mâles ne peuvent que subir le rythme des femelles car partir avant leur retour mettrait la nichée en péril. D'un côté ils doivent attendre le retour des femelles avant de quitter le nid, et de l'autre, ils ne peuvent se permettre de dépasser une certaine heure le soir avant de rentrer car ils sont contraints par les niveaux de lumière. Les femelles doivent laisser aux mâles la possibilité de pourvoir à leurs besoins et à ceux des poussins. Elles ne peuvent donc se permettre de rentrer trop tard. Les pressions évolutives ayant sélectionné une telle organisation des soins parentaux ont intégré les besoins énergétiques de femelles, mais aussi ceux des mâles et ceux des poussins. Elles ont abouti à un système de soins parentaux en apparence équilibré, dont le succès dépend des conditions environnementales comme de l'expérience et de la motivation des parents.

Malgré l'absence de données, on peut supposer un fort degré de monogamie chez le cormoran antarctique. L'investissement des mâles dans la reproduction est donc relativement important et motivé par la croyance en leur paternité. Il faut rappeler que l'organisation des colonies de reproduction (surnommées aussi *rookeries*) est un assemblage de grands nids tronqués disposés à 50 cm les uns des autres. Farouchement défendus par les mâles, mais aussi par les femelles, ces nids sont l'unité territoriale de base à laquelle s'identifie chacun des partenaires du couple. Une fois les nids occupés et les couples formés, tout individu atterrissant trop loin et décidant de marcher jusqu'à son nid sera systématiquement attaqué par les propriétaires de tous les nids qu'il va croiser. L'organisation de la colonie est donc un critère structurant de la fidélité au nid et au partenaire. Par ailleurs, les copulations sont réalisées sur le nid, ce qui rend l'opportunité d'une copulation hors-couple difficile. Pour se rendre compte de ce que représente une ségrégation temporelle totale ou quasi-totale, il faut s'imaginer qu'une observation de la colonie, le matin ou l'après-midi, révélera une proportion respectivement de 100 % de mâles ou de 100 % de femelles présents sur les nids. Les deux sexes n'ont donc pas l'opportunité de se mélanger en dehors de la colonie.

Il est possible d'offrir quelques perspectives d'étude pour explorer plus en avant les différences sexuelles dans l'investissement parental. **Suivre une colonie durant toute la saison de reproduction**, des parades à l'envol des jeunes en passant par les pontes et l'élevage des poussins, **permettrait de mesurer précisément l'investissement de chacun des parents** (budget-temps) en fonction de la taille et du stade de la nichée, et de savoir s'il existe une différence entre les deux sexes à ce niveau. Certaines informations qui n'ont pu être obtenues jusqu'ici, comme des mesures précises de la masse de nourriture rapportée par jour ou les valeurs énergétiques des proies en fonction de leur taille, devraient fournir des indices d'efficacité de stratégie de recherche alimentaire selon le sexe. Enfin, des outils de mesure du taux métabolique, comme la méthode de l'eau doublement marquée (Speakman 1997), ou du stress, comme le dosage des taux sanguins de corticostérone (McEwen & Wingfield 2003), devraient permettre de trancher sur la possible existence d'un investissement différentiel entre les sexes. À considérer leur condition corporelle, les femelles paraissent subir un peu plus les effets de la reproduction. Cependant, les méthodes de mesure de condition sont souvent discutées et il semblerait qu'il y ait plus un effet de la taille, que du sexe, sur la condition corporelle.

On peut se poser la question de savoir à qui va être destiné le bol alimentaire rapporté par le parent, au cas où il y a plus d'un poussin sur le nid. À Kerguelen, une nichée aboutira généralement à l'envol d'un jeune, moins fréquemment de deux. Les nichées produisant trois jeunes à l'envol sont rares. Le cas le plus intéressant est lorsqu'il y a deux poussins à nourrir. Si l'on reprend l'organisation schématique temporelle du couple de base, la nichée bénéficie de la nourriture provenant d'un seul et unique voyage alimentaire femelle le matin et de celle provenant d'un seul et unique voyage alimentaire mâle l'après-midi. Par ailleurs, certaines observations suggèrent qu'à son retour au nid, le parent va nourrir un seul poussin, ou en tout cas lui offrir la majorité de son bol alimentaire (Fig. 50). Si la femelle a nourri seulement l'un des deux poussins le matin, la survie de celui qui n'a rien mangé pourrait dépendre du mâle qui le nourrira, ou non, l'après-midi. **La probabilité que chacun des parents s'occupe de façon privilégiée de l'un des deux poussins est à envisager.**

Tester cette hypothèse serait particulièrement intéressant. Sachant par ailleurs qu'il existe un dimorphisme sexuel important, les poussins mâles seraient plus coûteux à produire que les poussins femelles. L'une des hypothèses pourrait être qu'il est dans l'intérêt du couple que le parent mâle s'occupe de nourrir le poussin mâle, parce que celui-là est capable de rapporter

des contenus stomacaux plus gros que ceux ramenés par le parent femelle. L'un des corollaires de cette expérience serait de tester le *sex allocation theory* (Trivers & Willard 1973) qui stipule que **les parents pourraient allouer plus ou moins d'énergie aux poussins selon qu'ils sont coûteux ou non à produire** (sachant que le sexe du poussin va engendrer un coût de production différentiel). Selon cette théorie, le sexe le plus coûteux à élever pourrait être produit en plus grande quantité les années où les ressources sont abondantes, d'où une variation du sexe-ratio de la cohorte des jeunes à l'envol d'une année sur l'autre. Le cormoran antarctique se prêterait particulièrement bien à ce genre d'études.



Fig. 50. Nourrissage d'un poussin. Dans le cas de nids comptant plus d'un poussin, celui qui recevra le plus de nourriture de la part d'un parent à son retour d'un voyage en mer est celui qui sera le premier à être nourri.

Malgré un régime alimentaire de composition identique, les deux sexes de cormoran antarctique ont montré qu'ils s'alimentaient de poissons de tailles différentes, les femelles capturant principalement des post-larves ou des jeunes individus et les mâles des individus plus matures. Il n'était pas évident que cette première étape descriptive dans l'étude du lien entre dimorphisme et taille des proies fut aussi concluante. En effet, il faut parfois un nombre d'échantillons particulièrement élevé avant de détecter ce genre d'effet, et la récolte et le tri des contenus stomacaux est un travail long et difficile. C'est pourquoi ce premier résultat est particulièrement intéressant. Toutefois, cette corrélation très forte ne teste en rien l'hypothèse selon laquelle la taille du cormoran lui permet de capturer des proies plus ou moins grosses. A l'avenir, il serait souhaitable de tester l'effet de la taille sur la capacité de capture et de manipulation des proies par une approche expérimentale en captivité, avec une espèce européenne par exemple, comme le grand cormoran. Si, face à un choix de poissons de longueurs variées présentes en bassin (ressource contrôlée par l'expérimentateur), les femelles de cormorans capturent essentiellement les petits poissons et les mâles les gros poissons, on pourra supposer que l'on aura testé l'effet de la taille.

C'est l'approche comparative qui est l'une des plus intéressantes. Certaines études avaient déjà constaté des différences dans la taille des proies capturées, selon le sexe, pour d'autres espèces de cormoran antarctique (*Phalacrocorax bransfieldensis* : Favero et al. 1998, Casaux et

al. 2001 ; *Phalacrocorax purpurascens* : Kato et al. 1996a). Le cormoran de Kerguelen est donc la troisième espèce pour laquelle cet effet est détecté (si l'on exclut le cormoran de Crozet en raison du nombre réduit de contenus stomacaux analysés). Mais la relation entre ces espèces empêchait de conclure, en raison de l'effet possible d'une proximité phylogénétique et écologique. Cette tendance a été trouvée chez le cormoran à aigrettes (Campo et al. 1993) et le grand cormoran (Koffijberg & Van Eerden 1995). Plus récemment, des différences convaincantes ont été découvertes chez le grand cormoran dans une étude portant sur les contenus stomacaux provenant de plus de 1200 individus (F. Fonteneau, communication personnelle). Dans ces conditions, il est donc raisonnable d'avancer qu'une raison probable de la ségrégation sexuelle fondée sur la taille des proies chez le cormoran antarctique est d'ordre structurelle.

La ségrégation verticale observée (profondeur de plongée) est claire : **les mâles plongent plus profondément que les femelles**. Mais ce constat mérite d'être nuancé. Premièrement, ce n'est pas une ségrégation au sens stricte (sauf à Pointe Suzanne), car les profondeurs de plongée se superposent dans de nombreux cas. Toutefois, les mâles réalisent parfois des plongées qui sont plus profondes que les femelles. Deuxièmement, des plongées mâles plus profondes ne démontrent pas que les mâles ont des capacités de plongée supérieures aux femelles, car les femelles pourraient très bien plonger en eaux côtières parce que les proies qu'elles convoitent y sont plus abondantes, et inversement pour les mâles. Troisièmement, les femelles plongent parfois comme les mâles à très grande profondeur, mais ne se nourrissent pas de proies de même taille (comme à Sourcil Noir) ; **la proie, autant ou plus que la capacité de plongée, est donc un élément déterminant de la profondeur de plongée. Pour conclure, il paraît évident que les mâles sont pourvus de capacités de plongée supérieures aux femelles, ne serait-ce que par leur prédisposition physique (de plus grandes réserves d'oxygène et un taux métabolique par unité de masse plus faible, du fait de leur plus grande taille)**. Cette capacité a été indirectement confirmée par la comparaison entre sexes à Sourcil Noir en eaux très profondes : à profondeur égale, les femelles plongent moins longtemps que les mâles pour des temps de récupération identiques. Dans le futur, il paraît particulièrement intéressant de se concentrer d'une part sur les proies qui sont capturées, et d'autre part sur la distribution de celles-ci dans le plan horizontal (agrégation) et vertical.

Il est probable que l'une des clés de l'étude de la ségrégation sexuelle chez le cormoran antarctique passera par la compréhension des déterminants de la ségrégation temporelle, car cette ségrégation est la plus difficile à expliquer. Adaptation aux besoins physiologiques des femelles, dont le taux métabolique normalement élevé et les coûts de la reproduction les obligent à partir les premières le matin pour rééquilibrer leur balance énergétique, ou bien réponse à l'activité des proies qu'elles exploitent préférentiellement, c'est-à-dire les poissons de plus petite taille ? Il est possible que les deux effets se superposent. Aujourd'hui, plusieurs études nous montrent que les différences sexuelles observées chez le cormoran de Crozet et de Kerguelen sont communes à d'autres espèces de cormorans antarctiques, suggérant que des facteurs écologiques communs (propres à l'Océan Austral) pourraient en être à l'origine (Tableau 4).

Tableau 4. Etudes ayant mis en évidence chez une espèce de cormoran antarctique une ségrégation temporelle (les femelles partent en mer le matin, les mâles l'après-midi), de ressource (les mâles capturent des plus gros poissons que les femelles) et spatiale (les mâles plongent plus profondément que les femelles) entre les sexes.

Ségrégation	Espèce	Localité	Etude
Temporelle	<i>P. bransfieldensis</i>	Péninsule Antarctique	Bernstein & Maxson (1984)
	<i>P. bransfieldensis</i>	South Shetland	Favero et al. (1998)
	<i>P. georgianus</i>	South Georgia	Wanless et al. (1995)
	<i>P. nivalis</i>	Heard	Green & Williams (1997)
	<i>P. purpurascens</i>	Macquarie	Kato et al. (1999)
	<i>P. melanogenis</i>	Crozet	Cook et al. (2007)
	<i>P. verrucosus</i>	Kerguelen	Cook et al. (Annexe 9)
Ressource	<i>P. bransfieldensis</i>	South Shetland	Favero et al. (1998)
	<i>P. bransfieldensis</i>	South Shetland	Casaux et al. (2001)
	<i>P. purpurascens</i>	Macquarie	Kato et al. (1996a)
	<i>P. melanogenis</i>	Crozet	Cook et al. (2007)
	<i>P. verrucosus</i>	Kerguelen	Cook et al. (Annexe 9)
Spatiale	<i>P. georgianus</i>	South Georgia	Bevan et al. (1997)
	<i>P. nivalis</i>	Heard	Green & Williams (1997)
	<i>P. purpurascens</i>	Macquarie	Kato et al. (2000)
	<i>P. melanogenis</i>	Crozet	Cook et al. (2007)
	<i>P. verrucosus</i>	Kerguelen	Cook et al. (Annexe 9)

Les hypothèses ayant été avancées pour expliquer la ségrégation sexuelle chez les quelques espèces de cormoran antarctique déjà étudiées sont les suivantes. **La ségrégation a été justifiée comme réductrice de la compétition intersexuelle, parce qu'elle séparerait les sexes temporellement** (Bernstein & Maxson 1984, Wanless et al. 1995, Favero et al. 1998), **en fonction de la taille des proies** (Bernstein & Maxson 1984, Wanless et al. 1995, Favero et al. 1998, Kato et al. 1999) **et en fonction de la profondeur** (Favero et al. 1998, Kato et al. 1999).

Concernant plus spécifiquement la spécialisation temporelle, Favero et al. (1998) ont évoqué la possibilité que **le rythme d'au moins l'un des deux sexes reflèterait celui de ses proies** (une hypothèse évoquée plus haut à propos des femelles).

Bernstein & Maxson (1984) ont proposé que tout mâle partant en mer en dehors de ses heures « habituelles » se confronte au risque de perdre son nid, face à une compétition des autres mâles. Cela pourrait correspondre à un principe d'auto-renforcement (auto-organisation : e.g. Fliel et al. 1999, Couzin et al. 2005), comme évoqué à propos de la monogamie (voir page 79). Les cormorans peuvent être perçus comme des animaux semi-sociaux (ou grégaires tout au moins, la vie coloniale ou en reposoirs entraînant de nombreuses interactions). Un équilibre serait atteint où aucun individu ne peut tricher, sinon il serait immédiatement sanctionné (théorie des jeux, Maynard Smith 1982). La vie en groupe imposerait donc les règles.

Favero et al. (1998) ont émis l'idée que **le partage temporel** (et concomitant des ressources) **pouvait être une façon d'augmenter l'efficacité du couple durant la reproduction, car chaque sexe aurait une stratégie efficace pré-établie** qui assurerait qu'au moins l'un des partenaires rapporte de la nourriture pour les poussins si l'autre venait à ne pas en trouver

(un comportement efficace serait immédiatement sélectionné au niveau du succès reproducteur).

Enfin, puisque les poussins doivent jeûner environ 16 heures entre le repas du soir apporté par le dernier partenaire et le repas du midi ramené par le premier partenaire le lendemain (en comparaison, seulement 8 heures séparent les deux nourrissages de la journée), il pourrait être dans l'intérêt de la survie du poussin (le froid de la nuit augmentant les dépenses énergétiques) de recevoir le bol alimentaire le plus gros possible en fin de journée, ce que les mâles peuvent assurer, mais non les femelles. L'hypothèse énergétique s'applique aux femelles, comme proposé page 72 : au vu de leur taux métabolique élevé et des coûts de la reproduction, les femelles pourraient avoir à s'alimenter en priorité le matin.

Ces différents scénarios sont difficiles à vérifier, en partie parce qu'ils ne sont pas antagonistes. On constate qu'ils font tantôt un lien entre un dimorphisme sexuel préexistant et les conséquences de ce dimorphisme au niveau du comportement (approche mécanistique), tantôt cherchent des pressions ayant sélectionné le comportement (approche évolutive), tantôt mélangent les deux, l'un des processus n'empêchant pas l'autre et pouvant même l'encourager (approche dynamique). **A des fins d'analyse, il est souhaitable de séparer les approches et d'explorer l'approche mécanistique en premier** (Tableau 5). Dans ce cas, tous les comportements découleraient directement de la morphologie ou de la physiologie de l'animal. Voici un exemple d'un enchaînement mécanique de comportements : les femelles partiraient le matin parce que c'est le moment où les petits poissons sont actifs. Les femelles rechercheraient les petits poissons parce qu'elles n'ont pas d'autre choix que de capturer des proies de cette taille, étant donné leur propre morphologie. En réalité, il est peu probable qu'un tel scénario soit la seule explication, mais plutôt que plusieurs facteurs de causalité soient en interaction les uns avec les autres.

Il sera difficile de rejeter toutes les hypothèses tant les moteurs possibles de l'émergence d'un dimorphisme sexuel chez le cormoran antarctique paraissent nombreux. On peut néanmoins proposer des nouveaux axes de recherche, selon qu'ils explorent les scénarios les plus parcimonieux ou qu'ils sont les plus facilement réalisables (Tableau 5). En particulier, il serait relativement facile de tester l'effet de la morphologie sur la taille des proies par une approche expérimentale (voir page 80). L'hypothèse selon laquelle les femelles partent les premières parce qu'elles sont dans le besoin pourrait être abordée par la comparaison des taux métaboliques entre les deux sexes (en chambre métabolique sur une espèce comme le grand cormoran). Une plus grande sensibilité des femelles au froid rejoint l'hypothèse précédente. La comparaison avec les rythmes d'activité d'espèces de cormorans provenant d'autres régions du monde permettra peut-être de trancher. On trouve pour l'instant une seule étude (sur le grand cormoran) montrant les femelles quittant le nid les premières le matin (voir page 72). Tester l'hypothèse du jeûne chez le poussin sera difficile.

La ségrégation sociale est un axe de recherche intéressant, pour lequel tout reste encore à faire. Des interactions agonistiques successives - les plus gros oiseaux (donc les mâles) chassant les plus petits (donc les femelles) - pourraient participer à la ségrégation (*social dominance hypothesis*, Beaugrand 1983, Van Eerden & Munsterman 1995). Certaines observations à partir de la côte, d'oiseaux situés à la surface de l'eau, suggèrent que les cormorans interagissent de façon agonistique, certains individus en pourchassant d'autres (observation personnelle). La territorialité en mer, en particulier pour les sites de nourrissage, pourrait expliquer ce comportement (González-Solís et al. 2000).

Tableau 5. Liens possibles entre le dimorphisme et la ségrégation sexuelle chez le cormoran antarctique. Les catégories utilisées pour classer la ségrégation sont toutes celles qu'il a été possible d'identifier chez les vertébrés (Conradt 2005). L'origine du dimorphisme sexuel est sans importance (sélection sexuelle ou sélection écologique). La ségrégation est ici une conséquence mécanique d'un dimorphisme sexuel préexistant en faveur des mâles.

Type de ségrégation	Sous-catégorie	Comportement observé ou supposé	Cause hypothétique	Etat
Ségrégation de l'habitat	<i>Forage selection hypothesis</i>	Les femelles partent les premières le matin Les mâles capturent des plus gros poissons	Les femelles ont un fort taux métabolique Les mâles ont de plus grands besoins journaliers	A expérimenter A expérimenter
	<i>Body size hypothesis</i>	Les mâles capturent de plus gros poissons Les mâles plongent plus profondément Les mâles ramènent plus de nourriture	Les mâles ont un bec plus puissant Les mâles possèdent de plus grandes réserves d'oxygène Les poussins doivent survivre au jeûne	A expérimenter Vérifié Difficilement vérifiable
	<i>Predation risk hypothesis</i>	Les mâles restent au nid le matin	Les mâles protègent mieux le nid contre les prédateurs	A vérifier (peu probable)
	<i>Physical conditions hypothesis</i>	Pas de comportement	Pas de besoins différents en température ou en humidité	(Chez les ectothermes)
	<i>Weather sensitivity hypothesis</i>	Les femelles partent les premières le matin Les femelles plongent moins profond	Les femelles ont un fort métabolisme par unité de masse Les femelles sont plus sensibles au froid	A expérimenter A expérimenter
Ségrégation sociale	<i>By-product hypothesis</i>	Ségrégation sociale	Ségrégation de l'habitat	Difficilement vérifiable
	<i>Social avoidance hypothesis</i>	Ségrégation de l'habitat	Interactions agonistiques	A observer
	<i>Social attraction hypothesis</i>	<i>Social attraction as a by-product</i>	<i>Social avoidance</i>	Difficilement vérifiable
	<i>Activity budget hypothesis</i>	<i>Group foraging</i>	Même besoins entre membres du même sexe	A observer

Le marquage des sexes à l'aide de repères visuellement identifiables à l'œil nu ou à la jumelle rendrait ces observations réalisables. La question qui se pose en particulier est de savoir si les assemblages présents sur les reposoirs (surnommés aussi *roosts*, Fig. 51) sont constitués de façon homogène d'individus du même sexe. Il est certain que pendant la reproduction les assemblages sont relativement homogènes, tant les sexes intervenant dans la reproduction peuvent difficilement se rencontrer en dehors de la colonie. Il faut préciser que durant la reproduction les départs de la colonie pour aller en mer se font de façon relativement synchronisée, particulièrement le matin avec les femelles. Après s'être un peu baignés et toilettés en groupe devant la colonie, les cormorans peuvent subitement former une véritable nuée, qui va s'envoler en direction des aires de nourrissage (vol de 200 oiseaux à Sourcil Noir, observation personnelle). Les retours ne se font pas en une seule fois, lors d'une arrivée massive, mais par petits paquets d'oiseaux, les uns après les autres.

Qu'en est-il en hiver ? Les femelles continuent-elles à s'alimenter le matin et les mâles l'après-midi ? Il n'existe aucune information à ce sujet. Des femelles en pré-ponte ont été observées s'alimentant exclusivement le matin (Green 1997), mais ce comportement pourrait subir un relâchement durant l'hiver.

Par ailleurs, un assemblage très particulier peut être parfois observé à partir de la côte : il s'agit du rassemblement d'individus en un groupe serré, et pratiquant la plongée synchronisée (*communal* ou *collective fishing*, Fig. 52). Les cormorans pêchent généralement en solitaire, mais la pêche collective est fréquente chez les cormorans européens lorsque les poissons forment des bancs dans la colonne d'eau. On ne sait pas encore exactement si les oiseaux s'organisent sous l'eau, certains individus poussant le banc dans une direction, tandis que d'autres captureraient les poissons. Dans les TAAF, ce comportement est parfois visible en hiver, avec des groupes formés de 30 individus en moyenne à Crozet (Derenne et al. 1976, Ridoux 1994) et parfois de plus de 100 individus à Kerguelen (Paulian 1953). Il est également observable à Crozet en été (observation personnelle). Les cormorans s'ordonnent en groupe compact ou en ligne. Les premiers plongent, puis les suivants, et ainsi de suite. Après un certain temps, le groupe réapparaît progressivement, en avant de l'endroit où il avait disparu. Ces pêches ont lieu juste en amont des herbiers à *Macrocystis pyrifera*, du côté du large. La question qui se pose est de savoir si ces groupes sont homogènes ou formés par un mélange des deux sexes. Si cette stratégie s'avérait communément adoptée par les femelles, elle pourrait être liée aux proies recherchées, présentes dans des zones associées aux herbiers. La question annexe est de savoir si ce comportement s'accroît en hiver parce que le régime alimentaire se modifie en rapport avec une plus grande présence de poissons en bancs ou si les habitudes changent avec les contraintes de la reproduction.

La ségrégation sociale paraît donc être un champ conceptuel particulièrement bien adapté à l'étude des animaux grégaires, comme les cormorans. Le *activity budget hypothesis* est un cadre séduisant, qui permet d'explorer comment la synchronisation des individus de même sexe pourrait être une stratégie efficace pour le groupe comme pour les individus (Bon et al. 2005). En effet, elle permet de répondre à des besoins physiologiques similaires (le coût d'une synchronisation des activités pour un groupe mixte serait trop élevé car le temps individuel optimal à allouer à une activité serait différent selon le sexe, Ruckstuhl & Neuhaus 2005a), tout en réduisant les tensions entre les sexes et entre les mâles (théorie des jeux : voir page 84).



Fig. 51. Reposoir à cormorans de Kerguelen (situé à proximité de la colonie de Pointe Suzanne). Les oiseaux se reposent, la tête passée vers l'arrière, entre les deux ailes, ou font leur toilette.



Fig. 52. Pêche collective chez *Phalacrocorax bransfieldensis* (photo de James Lowen).

L'approche évolutive est compliquée, car elle fait appel à un nombre important de données à long terme, et s'applique donc mal au cas d'une espèce qui n'a pas été suivie et dont le temps de génération est long. **On peut toutefois raisonnablement avancer qu'il existe une sélection sexuelle chez les cormorans** et que celle-ci est une constante phylogénétique (même si elle a été très peu étudiée : Childress & Bennun 2002, Daunt et al. 2003) en raison des observations qui peuvent être faites sur la territorialité et les combats entre mâles. D'après l'approche mécanistique, le dimorphisme issu de cette sélection serait suffisant pour que toutes les ségrégations comportementales puissent en découler (divergence de niche passive, Tableau 5).

Il est plus difficile de montrer qu'une sélection écologique, comme la sélection de sexes de taille différente sous l'effet de la compétition, se soit superposée à une sélection sexuelle. **Le terme de compétition inter-sexuelle (Selander 1966), même s'il n'est pas exact (les individus sont en compétition, non les sexes), renvoie toutefois à des mécanismes précis, qui finiraient par faire ségréger les niches des deux sexes.** Mais la divergence de niche observée ici est à la fois importante et très faible. En effet, les proies capturées par les deux sexes, même si elles appartiennent à des cohortes différentes, sont de la même espèce. Dans ces conditions, les processus écologiques qui permettraient de réduire la compétition sont difficiles à imaginer.

On peut toutefois concevoir que les mâles qui sont les plus grands peuvent augmenter la profondeur de plongée de l'espèce et donc la niche verticale de l'espèce, réduisant du même coup la compétition entre les individus, donc entre les sexes. Selon les travaux de Mori (2002), il existe une profondeur de plongée optimale pour une taille corporelle donnée. Les petits individus seraient bien adaptés à l'exploitation de ressources peu profondes. Une grande taille n'apporterait aucun avantage pour des plongées à faible profondeur. En revanche, elle serait particulièrement efficace en eaux profondes. **En développant un dimorphisme sexuel, l'espèce a considérablement augmenté sa niche alimentaire, lui permettant un accès plus facile et plus efficace à des ressources distribuées tout au long d'un gradient bathymétrique, qu'en l'absence de dimorphisme.** Dans ces conditions, le dimorphisme sexuel est à voir comme une stratégie de partage des ressources efficace, qui peut limiter la compétition intra-spécifique dans un contexte de ressources limitées.

Pour conclure, il serait possible d'aborder l'étude du dimorphisme sexuel par l'approche dynamique en explorant les raisons de la variation du taux de dimorphisme sexuel selon la localité. A Kerguelen, le contraste est frappant entre d'un côté les colonies de Sourcil Noir et Mayès, où les dimorphismes sexuels de masse sont respectivement de 15 % et 18.5 % et de l'autre la colonie de Pointe Suzanne avec 31 %. Cet état de fait contredit la loi de Rensch (1960) qui stipule que l'intensité du dimorphisme augmente avec la taille corporelle chez les espèces pour lesquelles les mâles sont les plus gros (hyperallométrie). Si les mécanismes régissant cette relation sont encore mal connus, la loi de Rensch s'applique relativement bien aux comparaisons entre espèces ou genres proches. Ici, il s'agit d'une comparaison intra-spécifique et à micro-échelle spatiale, ce qui peut expliquer pourquoi elle ne s'exprime pas.

A nouveau, les moteurs de la sélection sexuelle restent encore à explorer chez les cormorans. On peut faire l'hypothèse que plus la colonie est grande et dense, plus l'effet de la sélection sexuelle doit être important. A Sourcil Noir, la densité des nids et l'ancienneté de la colonie sont telles qu'il est raisonnable d'avancer que si cet effet se fait sentir, c'est à Sourcil Noir qu'il doit être le plus fort. Et pourtant, le dimorphisme est le moins élevé dans cette colonie.

L'étude des facteurs écologiques est peut-être la clé pour aborder la question de la variation du degré de dimorphisme sexuel selon la localité. Pour un individu donné, la profondeur moyenne de plongée décrit assez bien sa zone de plongée privilégiée (le mode est aussi un bon descripteur, mais quelques individus ont deux modes). C'est donc une profondeur qui est représentative de son écologie. Quand on relie, pour chaque colonie, le dimorphisme sexuel de masse à la différence entre les sexes de la valeur moyenne des moyennes individuelles de profondeur de plongée, on obtient une relation positive (Fig. 53). Malgré la nature purement corrélative de cette relation, le résultat est très intéressant.

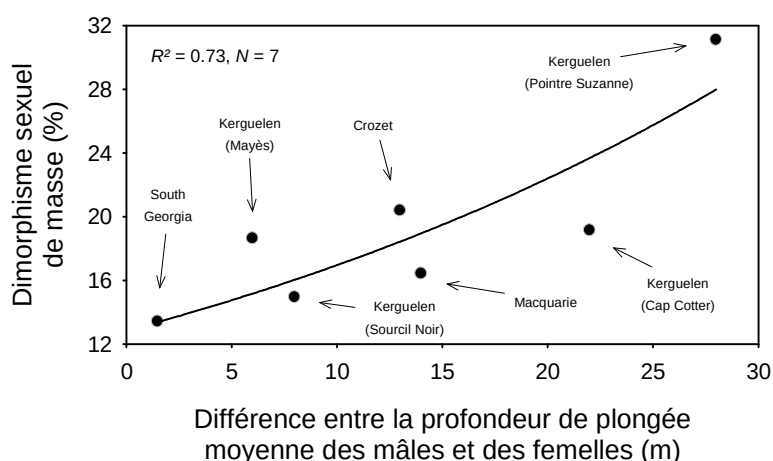


Fig. 53. Lien entre le dimorphisme sexuel de masse et la différence entre la profondeur de plongée moyenne des mâles et des femelles pour chacune des colonies où ces paramètres ont été étudiés (Crozet et Kerguelen : présente étude ; South Georgia : Bevan et al. 1997 ; Macquarie : Kato et al. 2000). Pour chaque colonie, la moyenne des moyennes individuelles des profondeurs de plongée a été calculée. C'est la différence entre les sexes de cette valeur finale qui est utilisée.

Ce résultat suggère plusieurs choses. Premièrement, selon le site, le degré du dimorphisme sexuel pourrait être en partie conditionné par le degré de la ségrégation verticale entre les sexes au site. Pour une profondeur de plongée donnée correspondrait une taille (ici exprimée par la masse) idéale sur le plan évolutif, qui permettrait une acquisition des ressources optimale (Mori 2002). Le pré-requis à ce scénario est l'absence, pour chaque site, d'un trop grand mélange génétique avec des colonies éloignées, c'est-à-dire la présence d'un fort degré de philopatrie (ce que tend à suggérer les données préliminaires du programme de baguage).

Deuxièmement, les processus évolutifs qui déterminent le degré du dimorphisme peuvent avoir lieu à des échelles de temps relativement courtes (Grant 1986), mais au minimum à l'échelle de quelques dizaines d'années dans le cas des cormorans (étant donné leur temps de génération). En conséquence, la longueur de ces processus présuppose une relative stabilité dans la distribution verticale des ressources. Cela implique par exemple qu'à Pointe Suzanne, les ressources recherchées par les femelles et par les mâles sont distribuées respectivement aux alentours de 20 et 50 m de profondeur, année après année. En cas de variations régulières de la distribution verticale des ressources, la taille des cormorans mâles et femelles serait en permanence en léger décalage par rapport à leur taille optimale. L'abondance des ressources

subit des variations interannuelles, en rapport avec les fluctuations des conditions océanographiques. Cependant, la distribution spatiale des ressources, notamment benthiques, pourrait répondre à une logique continue dans le temps, en rapport avec les courants et la topographie sous-marine, des paramètres relativement stables (Koubbi 1992). Le comportement des oiseaux semble étayer cette hypothèse, si l'on s'en réfère à la distribution des profondeurs de plongée des cormorans de Mayès, qui n'a pas changé entre la saison 2003-2004 et la saison 2005-2006. Des études océanographiques directes sur la distribution des ressources dans le temps et dans l'espace seront nécessaires pour trancher.

Ce lien dynamique pouvant exister entre le dimorphisme sexuel et la distribution des ressources a une importante conséquence. Si les optimums de taille à atteindre pour chaque sexe sont différents et soumis à une sélection sexuellement antagoniste (direction opposée selon le sexe), ils doivent résulter dans un conflit génomique s'ils sont déterminés par le même gène chez les deux sexes (Fairbairn et al. 2007). Pour l'heure, on comprend encore mal comment s'opère le lien dynamique entre le dimorphisme sexuel et le génome, car les deux sexes sont forcément corrélés génétiquement. Le cormoran antarctique serait un modèle idéal pour explorer ce champ d'étude.

Annexes

Annexe 1:

La fable du cormoran ou comment l'Histoire construit une réputation

En préparation.

En préparation

La fable du cormoran ou comment l'Histoire construit une réputation.

Cook TR

Au début des années 2000 les français découvrent dans les médias "l'arrivée d'une espèce invasive en Europe" : le grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*). Si cette expression d'espèce invasive est caricaturale, elle résume assez bien le message qui a été transmis par les médias, ou en tout cas celui qui a été perçu par l'opinion publique. Pour beaucoup de français, la découverte d'un animal "envahisseur et dévoreur de poissons" s'est superposée au premier contact avec une espèce dont ils n'avaient jamais entendu parler auparavant, laissant donc comme première impression une image extrêmement négative. Pourtant, cette espèce est une espèce endémique, qui fut naturellement présente en grands nombres autrefois. Si elle paraît nouvelle pour les jeunes, comme pour les anciennes générations, c'est parce qu'elle a été persécutée jusqu'à la quasi-extinction jusque dans les années 1970. C'est l'Histoire qui se répète.

Les causes de la persécution du grand cormoran sont à la fois simples et compliquées. On pense qu'il est persécuté en Europe depuis longtemps. On sait qu'il a été tout particulièrement pourchassé à grande échelle (au niveau européen) au XIX^e siècle, comme d'autres oiseaux piscivores, tels que les hérons, les plongeurs, ou les harles, parce qu'il était considéré comme un compétiteur par les pêcheurs. Son élimination a diminué après et les quelques milliers d'individus qui subsistaient aux Pays-Bas, en Pologne et en Allemagne, ont pu se maintenir jusqu'à la reprise des persécutions après 1930, aggravées par la détérioration des ressources en raison notamment de la pollution des eaux. En 1965, il ne restait plus qu'une seule colonie européenne de la sous-espèce continentale (*sinensis*) : en Hollande. C'est alors que les hollandais ont décidé de protéger l'espèce. La directive européenne oiseaux du 2 avril 1979 a institué sa protection totale sur le territoire européen (Marion 1997).

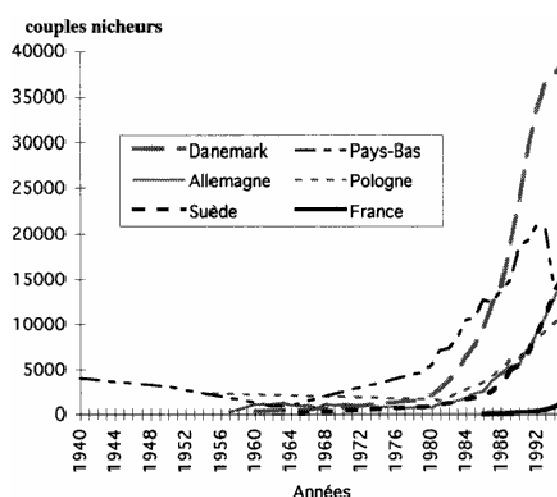


Fig. 1. Restauration des effectifs de grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*) en Europe suite à la protection de l'espèce en 1965 au Pays-Bas et en 1979 en Europe (in Marion 1997).

En raison de la croissance des effectifs européens (Fig. 1), la directive oiseaux a été modifiée et les états ont été autorisés à utiliser des mesures dérogatoires pour réguler la sous-espèce continentale du grand cormoran, d'abord sur les pêcheries extensives en 1992, puis sur les eaux libres en 1997. A titre indicatif, le quota en 2006 sur l'ensemble du territoire français représentait 37765 cormorans à tirer (chiffres du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable). Il est intéressant de noter que les rapports entre l'Homme et le cormoran à aigrettes (*Phalacrocorax auritus*) en Amérique du Nord ont suivi exactement le même chemin que le grand cormoran en Europe avec une protection de l'espèce (au bord de l'extinction) établie dans les années 1970 et, depuis, une gestion de contrôle des effectifs par tirs. La recherche qui a accompagné la protection de ces deux espèces a montré que l'impact des cormorans reste très limité (impact surtout négatif pour les piscicultures). Malheureusement, la gestion par quotas de tir des cormorans n'a parfois rien de scientifique et répond surtout à une volonté politique de satisfaire certains intérêts économiques ou, dans le meilleur des cas, d'un désir de compromis social, avec des associations de défense de la Nature d'un côté, et certains chasseurs, pêcheurs sportifs et pisciculteurs de l'autre (Fig. 2).



Fig. 2. Caricature de la politique très controversée du Ministère des Ressources Naturelles du Canada (Ministry of Natural Resources – MNR) concernant la régulation du cormoran à aigrettes (*Phalacrocorax auritus*). Dessin intitulé *Firing squad* (dessin anonyme).

Si en Occident, la persécution historique des oiseaux piscivores n'avait rien de rationnel, la persécution particulièrement bien appuyée des cormorans était elle, totalement irrationnelle. Les rapports entre l'Homme et la Nature n'ont rien de neutre. Les espèces animales incarnent des symboles pour l'Homme, symboles qui réfléchissent la vision qu'il a de l'organisation du monde selon sa culture, en particulier les notions de bien et de mal (anthropocentrisme). Ainsi, certaines espèces incarnent-elles le bien, comme la colombe, symbole de la paix en Occident depuis qu'elle a, dans La Bible, apportée un rameau d'olivier à Noé dans son arche échouée sur le Mont Ararat pour le prévenir que la terre allait sécher. Quand on s'intéresse à l'imprégnation religieuse de la société par la culture judéo-chrétienne, il est possible de comprendre réellement pourquoi le cormoran a aussi mauvaise réputation.

Dès l'origine, le cormoran est classé à l'index par la religion. Dans La Bible, Dieu parle à Moïse et lui cite les animaux qui sont impurs et qu'on ne peut donc manger. Le cormoran en fait partie. " Vous ne mangerez pas de leur chair, et vous ne toucherez pas leurs corps morts : vous

les regarderez comme impurs, vous les aurez en abomination. " (J -930). Son nom (" corbeau marin ") rapproche le cormoran des animaux noirs et maudits, comme les corbeaux, les serpents, les crapauds, les araignées, etc, animaux assimilables au malin et à la sorcellerie. Le cormoran est donc un animal de l'ombre (comme la colombe est un animal de la lumière). " Cormoran : du vieux français *corp* (corbeau) et *marenc* (de mer) ; le suffixe enc est germanique. Au XII^e siècle, c'était *cormareng* et, au XIII^e siècle, *cormaran*. Le terme est commun à toutes les langues latines (*Corvo marinho* en portugais, *corpmari* en provençal, *corvu marinu* en sarde) et en breton (*mor-van* ou corbeau de mer). La syllabe cor de cormoran correspond à un terme acoustique qui rappelle le cri du corbeau " (*in* Le Garff 1998). Dans une version romancée de La Genèse, on peut même trouver que le cormoran est une incarnation du Diable. " Satan, passant le gouffre entre l'Enfer et les Cieux et les limbes de la Vanité, pénètre dans l'orbe du Soleil (déguisé en ange) pour se renseigner sur l'emplacement de la nouvelle planète ; et, ayant obtenu l'information nécessaire, se pose sur le Mont Niphates, et va au Paradis sous la forme d'un cormoran. Se perchant sur l'Arbre de la Vie, il surprend Adam et Eve qui parlent de l'interdiction faite par Dieu, et il décide sur le champ de la nature de son attaque " (Milton 1667).



Fig. 3. Illustration de la fable *Les poissons et le cormoran* de Jean de La Fontaine par Jean-Jacques Grandville. Le cormoran y est décrit comme un manipulateur qui fait croire à l'écrevisse qu'il va sauver le peuple aquatique d'une pêche. L'écrevisse ayant convaincu les poissons d'une mort certaine, le cormoran les emmène dans sa retraite, puis les mange tous un par un. *Nul que Dieu seul et moi n'en connaît les chemins [de ma retraite] : Il n'est demeure plus secrète* (La Fontaine 1678).

Jean de La Fontaine, qui n'avait pas son pareil pour donner aux animaux un rôle de prédateur ou de proie, selon l'ordre qu'il voyait dans la Nature ou chez l'Homme, affuble le cormoran d'un rôle de prédateur malicieux dont la retraite est inaccessible (Fig. 3). Loin des hommes donc, et aussi loin de l'influence de Dieu : " Le nid du cormoran, le trou du basilic, sont les points de départ possible d'une vie [comme la tienne], errante, envolée, asservie " (Hugo 1859).

La religion, la littérature, aucun champ culturel n'épargne le cormoran. On trouve que la tradition orale, avec le répertoire des superstitions, s'intéresse aussi à lui. Par exemple : " C'est une mauvaise rencontre que de voir un cormoran, surtout s'il est immobile sur un rocher battu par la mer. Il ne peut être supporté sans malaise " (Association @lyon 2008). Le cormoran effrayait particulièrement les marins. Ainsi : " Qui entend le cormoran, bientôt voit la tempête " (Bottet 2003). C'était peut-être le sens de la phrase de Victor Hugo : " Les cormorans qui vont comme des noirs crieurs et l'onde et la marée et le vent en colère " (Hugo 1869). Ou encore : " Qui voit le cormoran fera maigre pêche, surtout si une mouette suit " (Bottet 2003). Enfin, on peut comprendre du récit du marin John Nunn sur son naufrage à Kerguelen en 1825 que les cormorans n'ont jamais fait partie de ses repas. Alors qu'il raconte pourtant avec détails avoir goûté à tous les animaux, et comment il les a capturés, préparés et ceux qu'il a préféré, jamais ne fait-il mention de la consommation de cormorans. S'il fait parfois preuve d'anthropocentrisme dans sa manière de voir les animaux, jamais ne fut-il aussi négatif que lors de sa description des cormorans. " Quand nous arrivâmes en vue des rochers noirs, les cormorans y étaient installés comme de mauvais génies ou des esprits des ténèbres annonciateurs de quelque événement affreux ou encore, comme des stèles funéraires rappelant la disparition d'un équipage dans la tempête. On imagine le vaisseau jeté sur ces rochers, bientôt réduit en pièces par les brisants. Les tombes marquent les lieux où reposent ces fils de l'océan, les tempêtes disent et redisent sans cesse leur lamentation et le sombre drap mortuaire de la froide nuit, s'étend au dessus d'eux... " (Nunn 1998).

Le cormoran hérite donc d'un lourd passé. Son image négative, nous la percevons toujours, mais de manière inconsciente, indirecte, détournée. C'est un oiseau de mauvais augure, dont la silhouette, lorsqu'il a les ailes étendues, semble être une satire de la croix, le symbole d'une messe noire vouée à l'Antéchrist. Le cormoran, avec son long bec crochu, son plumage noir et son long cou flexible, a quelque chose d'archaïque, qui rappelle ses ancêtres reptiliens. Il émet des croissements et ne sent pas bon. Il a quelque chose de monstrueux. Il fait peur. Comment faire pour changer cette image subjective ? Comment faire pour casser le mythe de l'animal nuisible ? Comment faire pour réparer toutes les erreurs de jugement qui ont été faites à son égard ? Comment faire pour l'aimer ? La réponse est simple. Pour changer sa réputation, il faut apprendre à le connaître. Et pour le connaître, il faut l'étudier.

Pour conclure, il faut mentionner que l'un des arguments qui permet d'attribuer à notre héritage culturel l'image que nous nous faisons d'une espèce est la réputation plutôt positive dont bénéficie le cormoran en Asie. Il semble que l'utilisation du cormoran à l'usage de la pêche en Chine, et dans d'autres pays d'Asie, comme au Japon, ou en Asie du Sud-est, puisse refléter un rapport moins conflictuel entre l'Homme et cet oiseau (Fig. 4). Ce rapport est lui-même le reflet de la culture orientale, culture moins manichéenne et donc moins moralisatrice que la culture occidentale.



a.



b.

Fig. 4. Pêche au cormoran dans la province chinoise du Guangxi, sur la rivière Li. A la nuit tombée, les pêcheurs embarquent sur la rivière avec une lampe et des cormorans apprivoisés. La lampe sert à attirer les poissons que les cormorans capturent sous l'eau, mais ne peuvent avaler car un collier leur entrave le cou. Les cormorans ramènent alors le poisson au pêcheur (a, photo : Gil Azouri ; b, photo : Denis Cox).

Annexe 2:

Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags.

Publié (2005) dans *Canadian Journal of Zoology*

Canadian Journal of Zoology, 2005, 83, 971-982

Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags.

¹*Tremblay Y, ²Cook TR, ²Cherel Y

¹University of California Santa Cruz, Long Marine Laboratory, 100 Shaffer road, Santa Cruz, CA 95060, USA

²Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

*Corresponding author: tremblay@biology.ucsc.edu

Abstract Blue-eyed shags are known to be capable of the deepest dives in the Cormorant family. Yet, the way these birds balance their energy and time budgets remains enigmatic. Using ventrally attached time depth recorders on chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860), we simultaneously described their time budget and diving behaviour. Crozet shags were diurnal, benthic foragers (mean foraging range 1.7 km). Birds spent 37 % of daytime at sea. While at sea, they spent 49 % of their time on the water, 44 % diving, and 7 % flying. They consumed mainly benthic Nototheniid fish. Bigger fish (> 20 g) were caught at shallower depth during shorter trips. They made on average 4.4 trips per day, each including 2.5 diving periods of 14 dives. On average, Crozet shags dived to 28 m (max 145 m) for 2 min 02 s (max 6 min 11 s). Descent and ascent rates became less variable at a depth of 40 m, possibly due to a change in bird relative buoyancy at that depth. Ten percent of dives exceeded the estimated behavioural aerobic dive limit (4 min). Birds mainly dived to < 5 m and around 18 m, during dives lasting around one minute. This dive duration corresponded to dives with higher dive duration/post-dive interval ratios. The Crozet shags managed their dive cycle to fully exploit their breathing capacities, thus optimizing foraging performance.

Résumé Dans la famille des Cormorans, les cormorans à ventre blanc sont connus pour plonger le plus profondément. Pourtant, la manière dont ces oiseaux gèrent leur budget temps et leur budget énergétique reste énigmatique. En attachant ventralement des enregistreurs de plongée sur des cormorans de Crozet (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860) élevant des poussins, nous avons déterminé leur budget temps et leur comportement de plongée. Les cormorans de Crozet sont diurnes et se nourrissent sur le benthos (à 1.7 km des côtes en moyenne). Ils ont passé 37 % de la période diurne en mer, moment pendant lequel ils ont passé 49 % du temps posés sur l'eau, 44 % en plongée et 7 % en vol. Ils ont principalement consommé des poissons Nototheniidés benthiques. Les plus gros poissons (> 20 g) ont été pêchés à de plus faibles profondeurs, pendant des voyages en mer plus courts. Ils ont fait en moyenne 4.4 trajets en mer par jour, chacun composé de 2.5 séquences de 14 plongées. En moyenne, les cormorans de Crozet ont plongé à 28 m (max 145 m), durant 2 min 02 s (max 6 min 11 s). Les taux de descente et de remontée sont devenus moins variable à partir de 40 m, ce qui pourrait être dû à un changement de flottabilité des oiseaux à cette profondeur. Dix pour cent des plongées ont

dépassé la limite comportementale de plongée aérobique (4 min). Ils ont principalement plongé à moins de 5 m et aux environs de 18 m, pendant des plongées d'une minute environ. Cette durée correspondait à des plongées pour lesquelles le rapport durée de plongée/intervalle de récupération étaient les plus grands. Les cormorans de Crozet ont géré leur cycle de plongée de façon à pleinement exploiter leurs capacités respiratoires, optimisant ainsi leur performance d'approvisionnement.

INTRODUCTION

As seabirds are major top predators in the oceans, their role and impact is crucial to understand marine ecosystem structure and dynamics (Furness and Barrett 1985; Coyle et al. 1992; Woehler 1995; Mehlum et al. 1996; Woehler et al. 2003).

Seabirds' foraging ecology has for a long time been a mystery because seabirds generally feed out of human sight. The development of telemetry in the last 15 years has changed this situation. Progressive miniaturization and improvement of animal-borne devices has enabled working on smaller and smaller species, and monitoring more and more parameters, including behavioural (Wanless et al. 1988; Jouventin and Weimerskirch 1990; Handrich et al. 1997; Benvenuti et al. 1998), physiological (Butler and Woakes 1984; Handrich et al. 1997) and environmental variables (Weimerskirch et al. 1995; Charrassin et al. 2002). Seabird activity at sea is crucial in determining animal energetics (Gremillet and Wilson 1999; Shaffer 2004) and prey abundance (Cairns 1987). As the reaction of individuals to changes in their habitat can be recorded (Bryant et al. 1999; Burger and Piatt 1990), seabirds can now be used effectively as bioindicators for monitoring ecosystems.

Among seabirds, cormorants (Phalacrocoracidae) are typical coastal, benthic, foot-propelled divers (Ashmole 1971; Cooper 1986). They are thought to be extremely efficient in finding and capturing food (Grémillet 1997). Because they have a wettable plumage, little blubber (e.g., compared to penguins) and exhibit high underwater costs of transport (Schmid et al. 1995), their field metabolic rate can be extremely high, especially in cold waters where heat loss is important (Gremillet and Wilson 1999). Among cormorants, species from the "blue-eyed shag complex" (Bernstein and Maxson 1984), i.e. a complex comprising 13 species resembling each other morphologically and living scattered around the sub-Antarctic Ocean between the 40th and 70th of latitude (Orta 1992), are known to be capable of deep diving (Kato et al. 1992; Wanless and Harris 1993). The way these birds are capable of balancing their energy budget is enigmatic and remains mostly unknown. Among the reasons for this lack of information, is the fact that the accurate time budget is difficult to obtain in birds that both fly and dive (Grémillet et al. 2003; Tremblay et al. 2003).

The Crozet shag (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860) is the most inshore seabird of one of the richest seabird communities in the world (Jouventin et al. 1984; Stahl et al. 1985), as it never forages offshore for more than a few kilometres. Yet, its foraging behaviour remains virtually unknown.

In this study, we used the ventral attachment technique (Tremblay et al. 2003) to record simultaneously the time budgets and diving behaviour of blue-eyed Crozet shags. The specific aims of the present study were: (1) to test the ventral attachment method on a shag, (2) to describe for the first time the foraging behaviour of the Crozet shag and (3) to explore the behavioural and physiological mechanisms involved in the adaptations of blue-eyed shags to diving.

METHODS

Study site, birds and general procedure

Field work was conducted between the 28th of January and the 9th of February 1999 at Pointe Basse (46°21'S, 51°42'E), Possession Island, Crozet Archipelago (Local Time = UTC + 3 h 20). Twelve blue-eyed Crozet shags from a small colony (13 nests) were studied during the chick-rearing period. The birds were captured at night by hand, between 22 h 20 and 1 h 20. At this time both parents were present at the nest and the chicks had long since been fed. This timing enabled the birds to recover from the stress of capture before they went foraging at sea the next morning. Birds were weighed (precision ± 25 g) using a spring balance, measured for sexing, and a Time-Depth Recorder (TDR) was attached ventrally for a 4 - 5 day period (total initial handling time ≈ 5 minutes). Chicks were counted, and weighed both when the TDRs were deployed on and retrieved from the adults (age of chicks between 10 and 50 days, estimated from the curve of body mass versus age in chicks on Possession Island, Derenne et al. 1976).

Loggers were retrieved immediately when birds came back from the sea. Birds were then re-weighed and food samples taken. The stomach contents were sampled (one food sample per individual) with birds regurgitating spontaneously when handled. Four contents were not retrieved because the birds would not regurgitate. An additional three contents were sampled on chick-rearing individuals from the colony that were not the study birds. Contents were frozen for later analysis at the laboratory. Fish species were determined according to Gon and Heemstra (1999), using the whole fish, when it was preserved, or the otoliths. Otoliths were measured (precision ± 0.1 mm), and were used to estimate standard length and wet mass of individual fish with the help of regressions found in the literature (Hecht and Cooper 1986; Hecht 1987; Ridoux 1994; North 1998).

All animals were cared for in accordance with the principles and guidelines of the Canadian Council on Animal Care (CCAC). This study was approved by the ethics committee of the Institut Paul Emile Victor (IPEV).

TDR and the ventral attachment technique

Time budget and diving behaviour were studied using TDR MK7 (Wildlife Computers, Woodinville, Washington, USA). These devices were attached ventrally on 12 individuals with cyanoacrylate glue (Loctite 401) and secured with plastic ties (Tremblay et al. 2003). The TDRs were $8.6 \times 2.0 \times 1.1$ cm, and weighed 27 g, corresponding to ≈ 1.1 % of the birds' mean body mass and ≈ 1 % of the chest cross-sectional area of Crozet blue-eyed shags (≈ 200 cm²). Recorder tips were streamlined to reduce drag (Bannasch et al. 1994). The pressure and light sensors used reacted immediately to changes in the environment, while the temperature sensor had a longer reaction time. Thus, TDRs were programmed to record depth and light every 1 s and external temperature every 5 s. Depth and temperature resolution were ± 1 m and ± 0.1 °C, respectively. Light (arbitrary scale) was linearly related to $\log_{10}$ lx (Wanless et al. 1999). Memory was 2.03 MB.

Time budget analysis was performed using the advantages inherent to the ventral attachment technique (Tremblay et al. 2003) - foraging trips and flights were determined visually through simultaneous readings of depth, light, and temperature in relation to time (Fig. 1). Time at the colony was characterised by higher temperatures, while departures to sea were distinguished by a drop in temperature (due to wind-chill). Upon landing on water, temperature dropped

rapidly, and the light profile shifted to low values. Flights at sea were characterised by rises in temperature and by high light values (Fig. 1). Finally, dives were recorded with the pressure sensor. The precision of the method for timing the beginning or the ending of a given behaviour was estimated to be within ± 1 s (dives) and ± 5 s (flights).

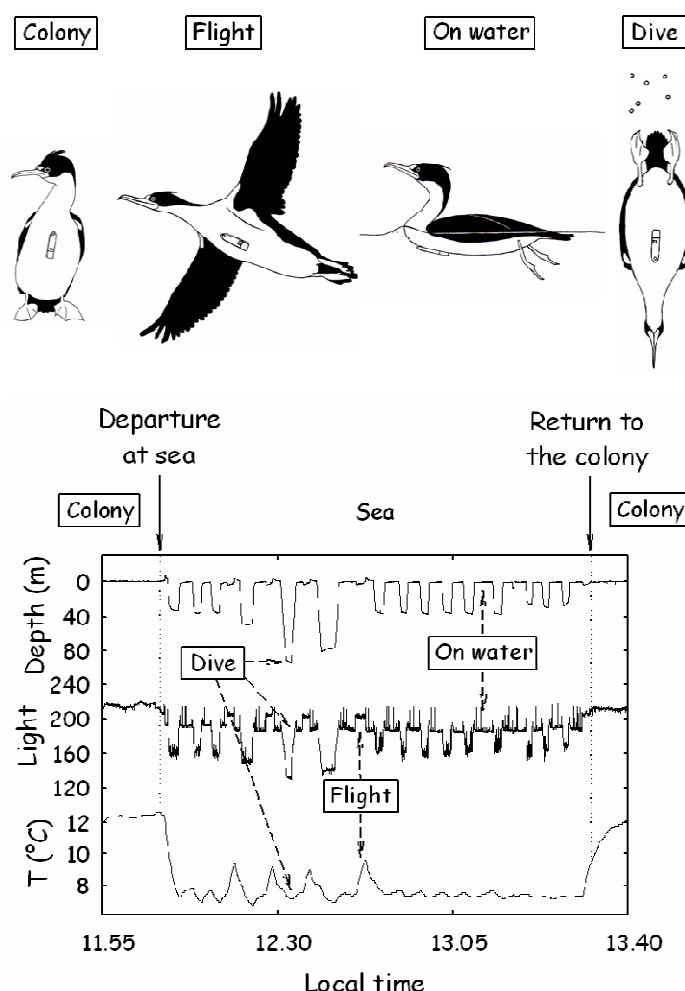


Fig. 1. Illustration of the various bird activities recorded in this study, using selected recordings of light, temperature, and depth from a recorder placed ventrally on a chick-rearing Crozet shag.

Data analysis and statistics

Daily diurnal time budgets were calculated according to civil day time (time bounded by the two moments when the Sun is 6° under the horizon).

The mean radius of the foraging area was estimated using flight durations and a flight speed of $V = 14.7 + 0.154W$ m.s⁻¹ (cormorant subjected to across winds), where W is the wind speed (Spear and Ainley 1997). The average wind speed was 10 m.s⁻¹ from a west or northwesterly direction (Tchernia 1978, and data 1999 from Topex-Poséidon satellite at website <http://www-aviso.cls.fr>). Cormorant flight speed was thus estimated as 16.2 m.s⁻¹. Birds were assumed to fly

from one point to another in a straight line, and never to cut across land (Orta 1992). All recordings indicating that the cormorants were perched on land (Fig. 1) were considered to be at the colony.

The dives were analysed using our own software (Tremblay and Logette, unpublished). Because flying necessarily ended a dive bout as the bird potentially changed foraging zone and all dives bounded by two flight events belonged to the same dive bout (no long period of floating on the water without diving), a dive bout was defined as a series of dives bounded by two flights. Because of the recorders' resolution, a dive was considered only when it was ≥ 2 m. Bottom time was defined as the time spent in the zone ≥ 80 % of maximum depth (Kato et al. 1999). Rates of descent and ascent were calculated as the ratio between the depths where the bottom times began or ended and the time it took to commute from that depth to the surface. Post Dive Intervals (periods between successive dives) that were > 13 min 20 s (estimated graphically) were excluded from calculation of dive efficiency, because they were likely to represent non-recovery periods at the sea surface (e.g. bathing, preening). Behavioural Aerobic Dive Limit (bADL - the breath-hold duration after which the organism uses anaerobic metabolism and starts producing lactate, estimated from behaviour) was estimated graphically following Kooyman and Kooyman (1995). To assess whether an animal dived serially to a similar depth, we calculated intra depth zone indexes for all dives (Tremblay and Chérel 2000). If the maximum depth of a dive was ± 10 % of the maximum depth of the preceding dive, it was considered an intra depth zone dive. A strong percentage of intra depth zone dives suggests that dives are essentially benthic.

All birds did not contribute equally to the total number of dives, and dives are typically temporally pseudo-replicated (Hurlbert 1984) leading to autocorrelation in the data and thus to increasing probability of type I errors. A simple way to deal with autocorrelation is to remove a certain number of data (i.e. "rarefaction") specified by a correlogram, i.e. the degree of autocorrelation (the lag after which autocorrelation is not statistically different from 0). In our dataset, the total number of dives was 8191, varying from 103 to 1377 dives per individual. The individual degree of autocorrelation varied between 3 and 33. By dividing the individual number of dives by the corresponding degree of autocorrelation, we obtained the number of statistically independent dives per individual. The smallest number obtained was 35. By randomly sub-sampling this number of dives for each individual, we further gave the same statistical weight to all individuals. Although the sample size was considerably reduced in the selected data sets, these were more appropriate for statistical analysis.

Dive parameters were only calculated for dives ≥ 3 m ($N = 393$) because shallow dives did not have enough data points to provide accurate measurements. We randomly sampled 10 flights for each bird (the smallest number of out/inbound flights per animal; total $N = 120$). Data were analysed statistically using STATISTICA 6.1 (Copyright© StatSoft, Inc. 1984-2004) and SIGMAPLOT 8.0 (Copyright© SPSS, Inc. 1986-2001), with an α -level of $P < 0.05$. Mean values are given $\pm$ S.D.

RESULTS

A simultaneous reading of depth, light and temperature profiles in relation to time enabled us to distinguish between the different bird activities in the same way common guillemots *Uria aalge* were previously studied using this method (Tremblay et al. 2003). Four activities were identified: presence at the colony, flights, periods on the sea surface, and dives. No bird deserted

its nest and no recorder was lost during the experiment. In all, 55 full cormorant-days were recorded, revealing a total of 243 trips at sea, 952 flights, 606 dive bouts, and 7770 dives.

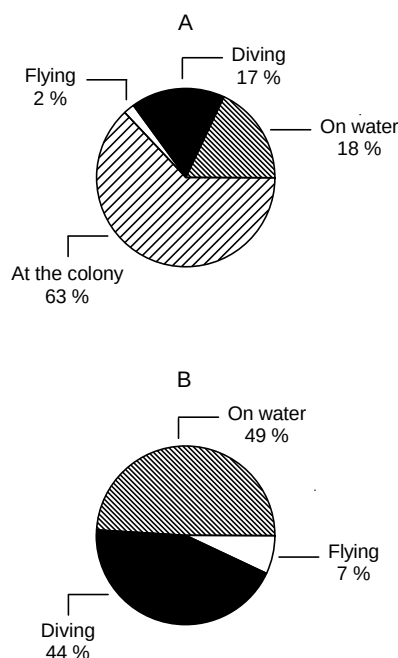


Fig. 2. Daily time budget (A) and time budget at sea (B) of chick-rearing Crozet shags. The daily time budget is calculated for the period of daylight (civil day).

Time budget and foraging range

Trips at sea were exclusively diurnal (start of earliest trip 12 min after the beginning of civil day, finish of latest trip 8 min after the end of civil day). The number of trips per bird per day averaged 4.4 ± 0.9 (range 2 to 9). Overall, 6.6 % of the 243 trips did not include any dive, and 75 % of such trips were the first one of the day, 18.8 % the second, and 6.2 % the last. Trips without a dive were short (9 ± 7 min) compared to trips (94.4 %) that included dives ($1\text{ h }25 \pm 25$ min, range 8 min to 6 h 23 min).

The mean inter-trip interval (time spent at the colony between two trips) was $1\text{ h }50 \pm 27$ min (range 2 min 31 s to 6 h 23 min). During the 15 h 50 min of day time, cormorants spent 63 % and 37 % of their time at the colony and at sea, respectively. While at sea, they spent 7 % of their time flying (23 ± 06 min), 49 % resting on the sea surface ($2\text{ h }56 \pm 37$ min), and 44 % diving ($2\text{ h }39 \pm 46$ min) (Fig. 2).

Pairs having more chicks to feed (average 1.8 ± 0.7 , range 1 to 3 chicks) did not significantly change the number of foraging trips (Spearman's Rank Correlation; $R_s = 0.80$, $P = 0.191$) but there was a trend for increasing the total time spent at sea ($R_s = 0.80$, $P = 0.054$). There was also a trend for pairs feeding a higher total mass of chicks (average $3\,313 \pm 1\,181$ g, range 675 to 6 475 g) to increase the total time they spent at sea ($R_s = 0.77$, $P = 0.072$), or to increase the total number of trips ($R_s = 0.83$, $P = 0.042$).

The 12 study birds completed a total of 260 in/outbound flight pairs (counting incomplete days of recording). The shortest flight (outbound) lasted 7 s, and the longest (inbound) lasted

11 min 27 s. Outbound flights were shorter than inbound flights in 65 % of the cases. Outbound flights lasted $1 \text{ min } 20 \text{ s} \pm 1 \text{ min } 10 \text{ s}$ on average, whereas inbound flights lasted $1 \text{ min } 46 \pm 1 \text{ min } 10 \text{ s}$ (paired t-test; $T = 3.54$, $P < 0.001$). Outbound flights of trips without dives lasted on average $32 \pm 19 \text{ s}$ ($N = 17$). The mean foraging radius was $1.7 \pm 1.1 \text{ km}$ (estimated from return flights to the colony). The foraging area was therefore $4.7 \pm 2.0 \text{ km}^2$, the equivalent of $3.5 \pm 2.3 \text{ km}$ of straight coastline.

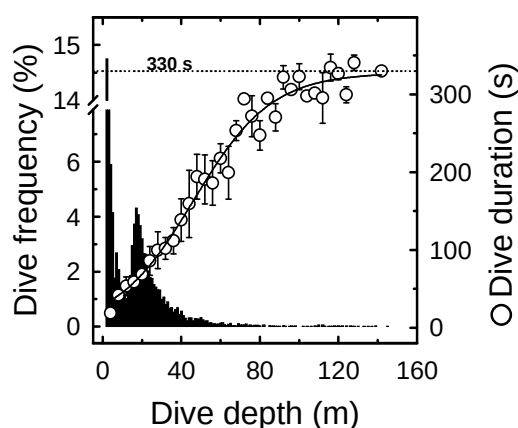


Fig. 3. Dive frequency (bars) and dive duration (white circles) in relation to dive depth in chick-rearing Crozet shags.

Diving behaviour

All dives were carried out in an 8°C water at sea surface and 6°C at absolute maximum depth. The number of diving bouts was 10.8 ± 2.9 per day per bird (4 to 31), or 2.5 ± 0.6 bouts per trip. The average number of dives was 141 ± 82 per day per bird (range 1 to 157), with a mean of 31 ± 15 dives per trip, or 14 ± 10 dives per diving bout. The number of diving bouts increased with trip duration ($R^2 = 0.24$, $N = 606$, $P < 0.0001$), as did the number of dives ($R^2 = 0.44$, $N = 7770$, $P < 0.0001$). Eighty-nine percent of the trips included less than 5 dive bouts. Diving depths showed a bimodal distribution - one peak for very shallow dives ($< 5\text{m}$), and a second peak around 18 m (Fig. 3). The maximum depth reached during any single dive was 145 m. Detailed diving parameters are shown in Table 1.

Dive duration increased with dive depth, and levelled off around 5 min 30 s (Fig. 3; $R^2 = 0.98$, $P < 0.0001$). Bottom times (periods when the bird was at $\geq 80\%$ of maximum dive depth) increased with dive depth (Fig. 4; $R^2 = 0.93$, $P < 0.0001$), levelled off around 3 min 20 s, and then decreased for dives $\geq 90 \text{ m}$ in depth. Dive efficiency (bottom time/[dive duration + post-dive interval]) decreased with dive depth (Fig. 4; $R^2 = 0.87$, $P < 0.0001$).

The vertical rate of descent was highly variable for dives between 0 and 40 m, then stabilizing around 1.5 m s^{-1} for dives reaching greater depths (Fig. 5A; $y = -0.0002x + 1.48$, $R^2 = 0.025$, $N = 111$, $P = 0.466$). The vertical ascent rate was also variable for dives between 0 and 40 m, then decreasing linearly for deeper dives (Fig. 5B; $y = -0.0072x + 2.11$, $R^2 = 0.66$, $N = 111$, $P < 0.0001$).

Post-dive intervals ($< 13 \text{ min } 20 \text{ s}$) lasted $2 \text{ min } 16 \text{ s} \pm 2 \text{ min } 29 \text{ s}$. In term of time budget, extended post-dive intervals were insignificant because of their low occurrence (10 out of 8191) and their relatively small duration ($16 \text{ min } 40 \text{ s} \pm 3 \text{ min } 20 \text{ s}$).

Behavioural ADL was estimated around 4 min (Fig. 6A; $N = 8191$), $\approx 10\%$ of dives lasting longer than that limit (Fig. 6D; $N = 420$). The dive duration/post-dive interval ratio increased rapidly for short dives, was maximum for dives lasting 1 min, and then decreased regularly to the most long-lasting dives (Fig. 6C; $R^2 = 0.60$, $N = 420$, $P < 0.0001$). A plot of the post-dive intervals in relation to dive duration for dives lasting less than 4 min (aerobic dives) was linear with slope ≈ 0 for dives < 1 min (Fig. 6B; $y = 0.09x + 19.36$, $R^2 = 0.12$, $N = 153$, $P = 0.490$), but positive and steeply inclined for dives lasting over 1 min (Fig. 6B; $y = 1.50x - 63.78$, $R^2 = 0.74$, $N = 226$, $P < 0.0001$).

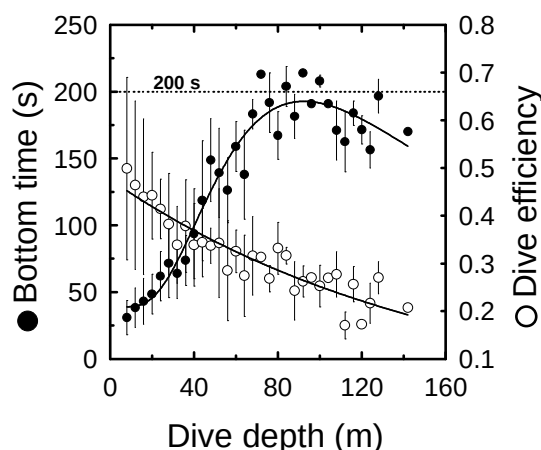


Fig. 4. Time spent at the bottom of dives (black circles) and dive efficiency (bottom time/[dive duration + post-dive interval]; white circles) in relation to dive depth in chick-rearing Crozet shags.

Dive profiles and diet

Eighty-three percent of dives were U-shaped (Fig. 1) and 12 % and 5 % were W and V shaped, respectively. The percentage of intra depth zone dives was $57 \pm 49\%$.

Stomach contents produced fresh prey items (fresh fraction) and no accumulated fraction (except in one content with the beaks of two annelid individuals - Nereidae). Apart from one annelid individual (Polynoidae), two crustacean individuals (*Nauticarid marionis* - Hippolytidae), and one individual of an undetermined species, the stomach contents were composed of 100 % of benthic Nototheniid fish (Table 2). Mean stomach content mass was 164 ± 73 g ($67 - 300$ g; $N = 11$). Mean number of fish items per content was 21 ± 20 , and mean estimated wet mass of individual fish was 10.8 ± 19.3 g ($N = 156$). We were able to associate foraging trip parameters with 7 of the stomach samples. Birds that preyed upon bigger fish tended to dive to shallower depths (mean fish wet mass = $88.42 e^{-0.097 \times \text{mean diving depth}}$, $R^2 = 0.88$, $N = 7$, $P = 0.002$) and stayed at sea for shorter durations (mean fish wet mass = $64.26 e^{-0.012 \times \text{trip duration}}$, $R^2 = 0.66$, $N = 7$, $P = 0.025$) (Fig. 7). Catch per unit time was 0.15 ± 0.11 fish min^{-1} , corresponding to 1.85 ± 1.37 g min^{-1} and to 0.6 ± 0.8 fish per dive.

Table 1. Mean $\pm$ SD values and range for the main diving parameters in the Crozet shag (N=393 see materials and methods). PDI = Post-Dive Interval. Dive efficiency = (Bottom time / [Dive duration + PDI]).

	Dive	Dive	Bottom	Dive	Vertical	Vertical	Post-dive	Dive
Mean	28 $\pm$ 27	122 $\pm$ 22	84 $\pm$ 55	0.38 $\pm$ 0.1	1.41 $\pm$ 0.36	1.65 $\pm$ 0.46	138 $\pm$ 156	1.48 $\pm$ 0.94
Range	2 - 145	2 - 371	0 - 241	0 - 0.85	0.1 - 4	0.1 - 4	0 - 800	0.08 - 9

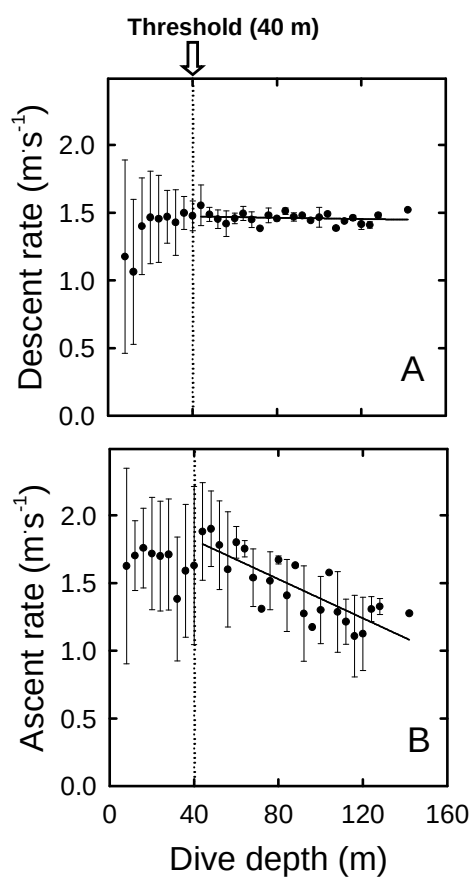


Fig. 5. Vertical descent (A) and ascent (B) rates in relation to dive depth in chick-rearing Crozet shags. The threshold at 40 m represents the depth at which the birds are hypothesized to be neutrally buoyant (see text and Fig. 8 for details).

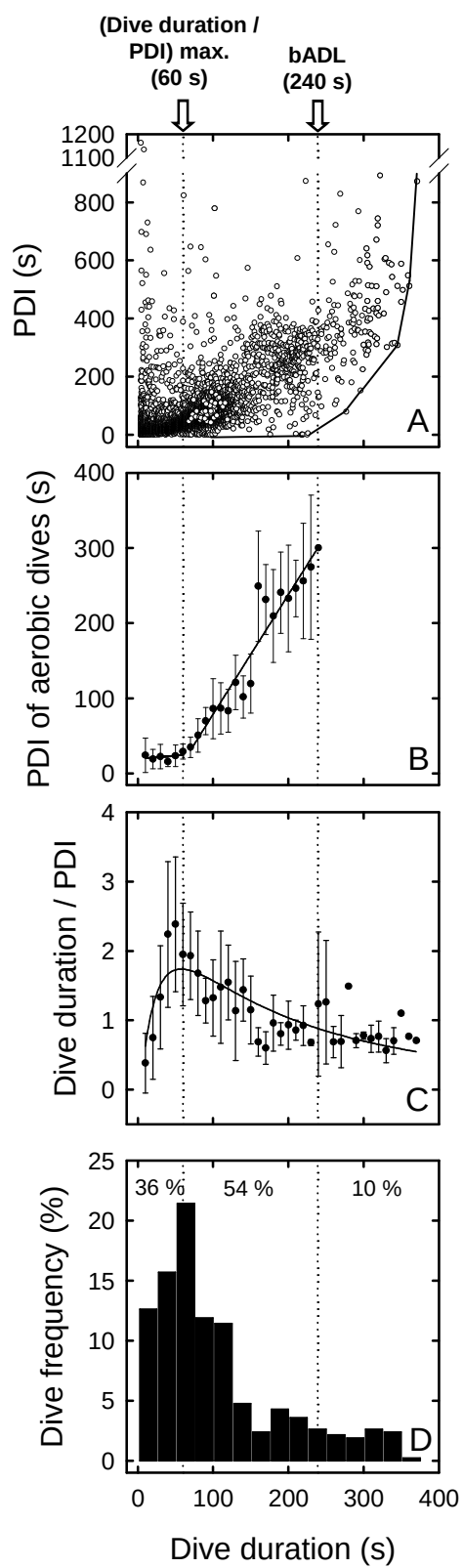


Fig. 6. Post-dive interval in relation to dive duration in chick-rearing Crozet shags (A; $N = 8191$ dives). The abrupt slope change in the line joining the lowest values of post-dive intervals theoretically defines the behavioural Aerobic Dive Limit (bADL ≈ 240 s), and splits dives between aerobic (shorter dives) and anaerobic (longer dives) dives, respectively. The highest dive duration/post-dive interval ratios occurred at around 60 s (B). The post-dive intervals of aerobic dives in relation to dive duration (C), showed a slope change at dives lasting 60 s, corresponding to the dive duration that was mostly used by the birds (D), in accordance with the optimal breathing theory (Walton et al. 1998). Dive frequencies correspond to the proportion of dives in the three duration classes defined by these two thresholds.

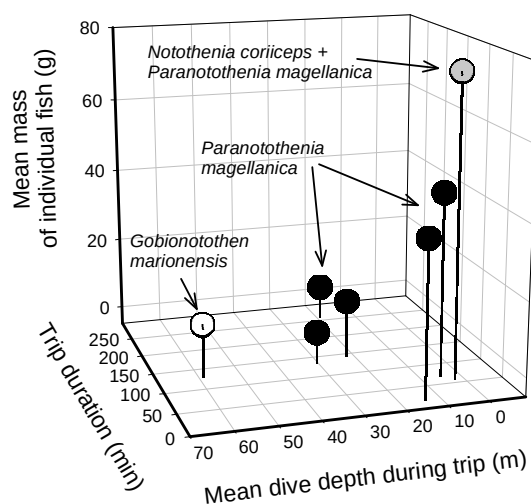


Fig. 7. Mean wet mass of individual fish in the stomach contents of chick-rearing Crozet shags in relation to trip duration and mean dive depth during the trip.

Table 2. Fish species and numbers in stomach contents of 11 Crozet shags. Mean and range are given for measured otolith length (OL), and for estimated fish standard length (SL) and fish wet mass (M). SL were estimated after calculating a regression between the measured SL of preserved fish individuals and OL (*Paranotothenia magellanica*: $SL = 64.8000 \times OL - 8.6126$, $R^2 = 0.70$, $N = 14$, $P < 0.001$; *Gobionotothen marionensis*: $SL = 35.6194 \times OL - 25.8507$, $R^2 = 0.95$, $N = 8$, $P < 0.0001$). M were estimated using the regressions calculated in Hecht and Cooper (1986) and North (1998). For *Lepidonotothen larseni*, total length and M were estimated according to Hecht (1987) and Ridoux (1994).

Fish species	Occurrence		Number		N^c	OL (mm)	SL (mm)	M (g)
	N^a	%	N^b	%				
<i>Paranotothenia magellanica</i>	8	72.7	154	73.3	115	1.1 ± 0.3 (0.6 - 2.2)	63 ± 24 (30 - 176)	8.5 ± 15.7 (0.6 - 119.4)
<i>Gobionotothen marionensis</i>	2	18.2	36	17.1	22	2.2 ± 1.1 (1.0 - 4.1)	54 ± 38 (8 - 121)	9.8 ± 12.4 (< 0.1 - 54.8)
<i>Lepidonotothen larseni</i>	1	8.3	18	8.6	18	2.8 ± 0.9 (1.8 - 4.6)	* 104 ± 29 (71 - 165)	18.9 ± 16.8 (4.5 - 61.6)
<i>Notothenia corriceps</i>	1	8.3	1	0.5	1	3.7	186	151.2
<i>Muraenolepsis</i> sp.	1	8.3	1	0.5	1	2.3	-	-

^a Number of samples

^b Number of individuals identified for each fish species

^c Number of individuals measured for each fish species

* Total length

DISCUSSION

The method

The ventral attachment technique was a successful method for studying the time budget and the diving behaviour of the Crozet shag. It allowed the recording of four different behaviours: presence at the colony, flying, at the sea surface, and diving. Only one type of behaviour was observed at the sea surface (resting), contrary to the study by Tremblay et al. (2003) on the common guillemot, where active periods were recorded, such as swimming, wing flapping or preening. As for the guillemot, the ventral attachment technique enabled the estimation of the foraging radius, using recorders that were not initially conceived for this. We also showed that 5.6 % of all dives were followed by a post-dive interval event, then a flight event, and then an at surface pre-dive event. Such post-dive flights indicate the end of a diving bout and are an energetically costly behaviour. Therefore, the intervals measured between the end of such dives and the beginning of a new dive, were not equated to recovery times, as has potentially been the case in other studies. This refinement cannot be obtained using a dorsal attachment, a method that may consequently lead to different estimations of the post-dive intervals in species that can change foraging areas between dives by flying.

Stress caused by the ventral attachment of the recorders was not measured in this study. Tremblay et al. (2003) assessed the stress related to the method in common guillemots by comparing variation in body mass and hormone levels in plasma between experimental and control birds. They detected no effects on the guillemots, a species considerably smaller than the blue-eyed shag. A carried device constituting 3 % of the animal's body mass has been suggested as the limit above which an animal is considered to be hampered (Kenward 1987), and that value was here of ≈ 1.1 %. The success of the ventral attachment technique in blue-eyed shags encourages general use of the method for investigating the foraging behaviour of diving, and/or non-diving flying seabirds.

Time budget

Birds spent 6 h 00 per day at sea, 20 min of which were spent flying, 2 h 40 min diving, and 3 h 00 at the surface. These values are similar to those found by Wanless et al. (1995) in chick-rearing shags from South Georgia. Their study was conducted using radio telemetry, and is the only pre-existing work on the time-budget of blue-eyed shags. These authors also observed 26 min per day spent on land, but not at the colony. The method used here did not allow distinguishing such behaviour, because all time spent on land was considered by default as taking place at the colony. Time at sea is also similar to the value found by Green and Williams (1997) in shags from Heard Island, though these authors did not precise at what stage were the chicks in the study. The average number of foraging trips per day was of 2.5 in both South Georgia and Heard Island, whereas it was of 4.5 at Possession Island.

There was a trend for brood size, expressed as number of chicks or as mass of chicks, to positively influence the time spent at sea, but not the number of trips, as was the case in the study by Wanless et al. (1995) on chick-rearing South Georgian shags. This suggests that parents rearing more chicks could have worked harder, keeping the same number of daily trips, but extending these in time. Also, this could suggest that brood reduction may occur when suitable feeding conditions are not met. As the relations in the present study were weak, further studies should better take into account chick brood size and age, following parental investment over a longer period of time, and with a greater number of study birds.

Periods at sea were devoted almost exclusively to foraging activity. Indeed, birds rarely stayed at the sea surface for extended post-dive intervals. In contrast, common guillemots studied with the ventral attachment technique showed periods of reduced activity at sea (Tremblay et al. 2003). This suggests that our study birds worked efficiently during this period and spent the minimum possible time in cold water.

A few short trips carried out mostly as the first trip of the day, which necessitated short commuting times and did not include dives, were assumed to be linked to bathing/preening activity. No trip or dive took place at night (outside civil day time), which confirms the high dependence of shags on daylight when foraging (Wanless et al. 1999). The use of the civil day to define the period when Crozet shags can forage seems appropriate, as the start of the earliest trip and the finish of the latest trip were just only slightly after the beginning and the end of civil day, respectively.

Mean flight time from colony to splash-down was close to values found in several other studies on the blue-eyed shag. In South Georgia, Wanless and Harris (1993) measured flights lasting 2 min 42 s on average, and Bevan et al. (1997) distinguished long flights, lasting 3 min 41 s, and short flights < 30 s on average. Flights to sea were significantly shorter than flights coming back to the colony. Thus, the birds moved progressively away from the colony while foraging. By moving away during a foraging trip, shags may have had to dive deeper and stay at sea longer, which could be associated with a change in targeted prey (Fig. 7). Conversely, targeting bigger fish (fresh mass over 20 – 30 g) might have permitted (if successful) to return sooner and to dive shallower, and thus, it may be a way of reducing energy costs at sea. We suggest that the availability of fish over 20 g is likely to be a crucial attribute in the foraging grounds used by Crozet shags.

General diving behaviour and diet

The Crozet shag is a shallow diving bird with a deep-diving capacity that is only rarely employed. Most dives (77 %) were < 40 m deep, with some dives reaching down to 145 m. To our knowledge, the deepest dive recorded previously was 125 m for the South Georgian shag (Wanless and Harris 1993).

The Crozet shag's foraging constitutes a strategy of inshore benthic feeding. The vast majority of dives were U-squared shape, the percentage of intra depth zone dives was high, prey found in the diet were benthic, the trips at sea were numerous and short, and the rate of diving was high over depths within the calculated foraging range. This strategy was earlier described in blue-eyed shags (Croxall et al. 1991), and is common to cormorants in general (Orta 1992). The prevalence of benthic Nototheniid fish, as well as the few specimens of polychaetes and crustaceans also found in the stomach contents, correspond to the diet earlier described by Ridoux (1994) for the Crozet shag. Our results also confirm that fish are the favoured prey of blue-eyed shags during the breeding season (Casaux and Barrera-Oro 1993; Coria et al. 1995; Casaux et al. 1997), and suggest that our study birds exhibited a typical behaviour for this time and place.

It is possible, because of thermoregulatory constraints and foraging effort, that birds digested some food at sea. Therefore, the fraction sampled at the colony could have been destined only to the chicks. In addition, prudence is needed when estimating the catch per unit time (calculated here as 0.15 ± 0.11 fish min⁻¹), as digestion at sea may lead to the disappearance through the gastrointestinal tract of the smaller otoliths of digested fish. Also, the accumulated fraction, which contains the bigger otoliths of digested fish that enter the gastrointestinal tract with difficulty, does not appear in the contents sampled here. This fraction is usually evacuated as pellets (regurgitated casts). Casaux et al. (1997) estimated a daily regurgitation rate of 0.7 pellets in chick-rearing *Phalacrocorax bransfieldensis* (South

Shetland), representing 255 g of fish per day. It is therefore probable the catch per unit time was somewhat underestimated in this study.

Benthic diving is generally described as a costly strategy (especially at great depth), since the distances between the surface and the prey patches are maximum (Wilson and Wilson 1988). In addition, benthic foragers are restricted to areas where the benthos is accessible given the diver's physiological capabilities, thereby potentially promoting intra-specific competition. In response to such constraints, benthic divers tend to push their physiological limits (Costa et al. 2001; Costa and Gales 2003; Tremblay and Cherel 2000; Tremblay and Cherel 2003) and to manage their dive cycle in order to maximize bottom time.

Dive cycle management

Transit rates and buoyancy

In our study, rates of descent and ascent were highly variable for dives reaching less than 40 m deep. For dives deeper than 40 m, descent rates stabilised at 1.5 m s^{-1} , and ascent rates decreased linearly with dive depth (Fig. 5). To our knowledge, this is the first observation of such behaviour among diving animals. A constant descent rate of 1.5 m s^{-1} was also found in *Phalacrocorax atriceps* but the ascent rate was also 1.5 m s^{-1} , remaining constant with increasing depth up to 70 m (Wilson and Quintana 2004). Reducing ascent rates when diving deeper may be the outcome of an oxygen saving strategy since reducing swimming speed (thus ascent rate) permits reduced oxygen consumption (Kooyman and Davis 1987). Low ascent rates could also relate to a strategy for avoiding decompression sickness (Sato et al. 2002). This would be especially true when dives become very deep. In the future, using data loggers that measure underwater swimming speed, acceleration, and dive angles may improve our understanding of the ascent phase.

The ways in which our study birds managed the descent phase are also unclear. If the up-thrust force remains positive for all dive depths, the bird must propel itself actively from the surface to the maximum depth. According to Wilson et al. (1992b), a 1 kg cormorant is neutrally buoyant at 103 m in fresh water. Re-using the same model, we recalculated the up-thrust force for a 2.3 kg cormorant in seawater (Fig. 8). According to this model, our study animals are never negatively buoyant within the depth range they use. However, this model is based on air volume in the feathers and body density calculated for two other species of cormorants exhibiting large differences in those parameters (see appendix in Wilson et al. 1992b). Assuming a different volume of air in the feathers and body density, we calculated that our study birds are negatively buoyant below 40 m if they have only 7 % less air in the feathers and if they are only 7 % denser, compared to the values given in Wilson et al. (1992b) for cormorants (Fig. 8). If 40 m were the threshold depth at which the cormorant's apparent weight becomes nil, descent could occur through passive sinking beyond that threshold. This strategy could be another way of reducing oxygen consumption during a dive.

Although blue-eyed shags are expected to have more air in the plumage as a response to cold water (Grémillet et al. 1998a), there are no data available on this point. In addition, nothing is known about the ability of the blue-eyed shag to regulate its buoyancy by altering the volumes of air in its respiratory system or plumage, or about the effect of ingested prey on buoyancy. The relationship between up-thrust force and depth (Fig. 8) implies that the depth threshold for change in buoyancy is extremely sensitive to body air volume and overall body density. It also shows that the up-thrust force is about 5 times smaller at 40 m than at the surface, and mostly $< 1 \text{ Newton}$. Thus, even with a positive (but small) up-thrust force, a combination of stroking and gliding could potentially be used for propulsion

(Williams et al. 2000, Lovvorn et al. 2004). Passive sinking has been shown to reduce energy expenditure in diving Weddell seals *Leptonychotes weddellii* (Williams et al. 2000), and has been observed in other mammals and penguins (Crocker et al. 1997; Sato et al. 2002). This strategy may also apply to Crozet shags during deep dives, although closer examination of swim speed and propelling activity is needed to confirm it (Lovvorn et al. 2004).

The time allocated to the different dive phases (descent, bottom, ascent, and recovery period) is heavily dependant on the maximum dive depth attained, but also on parameters such as the predictability and density of prey (Cornick and Horning 2003). Based on optimal foraging considerations, divers (particularly benthic divers) are expected to maximize the time they spend at the bottom of the dives (Charnov 1976; Pyke et al. 1977). Minimizing transit rates through changes in swimming speed or angles of descent and ascent (Wilson 1995; Ropert-Coudert et al. 2001; Charassin et al. 2002b; Tremblay and Cherel 2003; Tremblay et al. 2003) - as discussed here - and relying on the management of the oxygen reserves, are two common solutions to meet this demand.

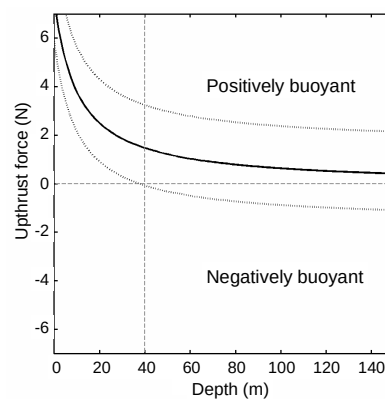


Fig. 8. Estimated up-thrust force experienced by a 2.3 kg Crozet shag in salt water in relation to depth (solid line). The upper and lower dashed lines represent the same force calculated for 7 % more or less air in the plumage and 7 % lower or higher body density, respectively. At the depth where the up-thrust force becomes zero, birds switch from being positively to negatively buoyant. The proposed threshold at 40 m represents the depth at which the relationship between vertical transit rates and depth changed in this study (see text and Fig. 5 for details).

Oxygen reserves

The longest dive lasted 6 min 11 s, a value similar to the maximum dive duration previously recorded for a blue-eyed shag (6 min 20 s for the South Georgian shag, Wanless et al. 1992). Therefore, unless new data changes radically our knowledge on the blue-eyed shag complex, it appears the physiological dive limit of this group is between 6 - 7 min.

Wanless and Harris (1993) found that dive duration reached a threshold at 3 min 45 s (for dives 50 m deep). They estimated the behavioural ADL at 2 min 54 s, with 50 % of the dives lasting longer. In our study, a threshold was reached around 5 min 30 s (for dives 140 m deep). We estimated a behavioural ADL of 4 min, with 10 % of dives including an anaerobic phase. Given differences in methodologies, more work is needed to assess this apparent difference in diving capacities between species within the blue-eyed shag complex. So far, the diving performances of the Crozet shag seem to be maximal in the family.

Similar to *Phalacrocorax atriceps* in Argentina (Wilson and Quintana 2004), our study birds increased bottom time with increasing diving depth up to about 70 m. However, for the deepest “anaerobic” dives (> 80 - 90 m), bottom time decreased with increasing dive depth. Dive efficiency (bottom time/[dive duration + post-dive interval]) decreased continuously with increasing dive depth. Burger (1991) hypothesised that the use of anaerobiosis was a

strategy for extending bottom time, therefore increasing the probability of prey capture. In our study, deep diving birds were unable to increase or even to maintain constant bottom time. Shorter bottom times and lower dive efficiencies at great depth are only desirable for birds if deep dives provide particular advantages such as a greater probability of locating rich prey patches with a high catch per unit time.

Phalacrocorax atriceps' diving behaviour in Argentina suggested that it submerged with substantial reserves of oxygen that went unused during a dive (Wilson and Quintana 2004). Because the Argentine birds did not dive deeper than 70 m (half the range in our study birds), we believe they were probably most frequently diving, as in our study, well below their maxima in terms of dive depth and duration.

The dive duration/post-dive interval ratio of Crozet shags increased for short dives, was maximum for dives lasting 1 min, then decreased for dives longer than 1 min (Fig. 6B) as described by Walton et al. (1998). The study of the post-dive intervals in relation to dive duration for aerobic dives ($< bADL = 4$ min) revealed two linear relations: a horizontal one for dives lasting under 1 min, and another, positive and steep, for dives lasting between 1 and 4 min (Fig. 6C). Those two lines may represent two phases of oxygen consumption (from the respiratory tract and from haemoglobin/myoglobin stores, respectively). The relations fit with the model proposed by Walton et al. (1998) for oxygen usage in a diving bird. As long as the respiratory oxygen is not exhausted, recovery times do not vary - it takes the same time for a bird to renew its oxygen through the turnover of the respiratory gases after a 5 s dive as after a 1 min dive. Dives lasting 1 min would thus represent an optimal choice as far as the use of oxygen reserves is concerned. The frequency of dive duration showed a strong percentage of dives lasting around 1 min: 41 % of all dives lasted between 30 s and 1 min 30 s (Fig. 6D). This suggests that this dive duration is targeted by the birds in order to optimize dive duration to post-dive interval ratios.

Thermoregulation and prey patch requirements

Compared to *Phalacrocorax carbo* in Greenland during summer, our study birds spent > 5 times longer and dived on average 8 times deeper in a water only 2°C warmer (7°C). They also caught about 15 times fewer fish (Grémillet et al. 2001). Bernstein and Maxson (1982b) suggested that the blue-eyed shag's plumage is as water repellent as any other cormorant, but according to Grémillet et al. (1998a) they have a more waterproof plumage and incorporate more air in their feathers when diving. Although *Phalacrocorax carbo* and *Phalacrocorax aristotelis* maintain a high body temperature during diving (Grémillet et al. 1998a), South Georgian shags decrease heart rate and abdominal temperature, thus minimising thermoregulatory costs (Bevan et al. 1997). Because water temperature and diving depth impact diving costs and energy requirements (Grémillet and Wilson 1999), it is likely that our study animals processed food at sea, and that our collected stomach contents did not represent the whole catch of the trip, but only the portion brought to the chick.

Finally, given the record diving performance exhibited by Crozet shags and their relatively small estimated foraging area (4.7 km²), we believe these birds are constrained to forage upon very profitable prey patches. Such dependence has been suggested as an important condition for cormorants foraging in cold water (Grémillet et al. 2001). Biogeographically, the availability of rich prey patches is likely to be a key characteristic of ecosystems hosting any species from the blue-eyed shag complex.

Acknowledgements The authors would like to thank T. Guionnet, J. Martin, S. Shaffer and A. Hoecker for their help in the field. The authors also thank, from the Centre d'Etudes

Biologiques de Chizé (CEBC), C. Trouvé for her help on stomach content analysis, and G. Beauplet and C.- A. Bost for their useful comments on the manuscript. This work was supported financially and logistically by the Institut Paul Emile Victor (IPEV, Program 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Annexe 3:

Crossing the frontier: vertical transit rates of deep diving cormorants reveal depth zone of neutral buoyancy.

Publié (2008) dans *Marine Biology*

Marine Biology, in press

Crossing the frontier: vertical transit rates of deep diving cormorants reveal depth zone of neutral buoyancy.

¹*Cook TR, ¹Bailleul F, ¹Lescroël A, ²Tremblay Y, ¹Bost C-A

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

²University of California Santa Cruz, Long Marine Laboratory, 100 Shaffer road. Santa Cruz, CA 95060. USA

*Corresponding author: cook@cebc.cnrs.fr

Abstract Knowing the depth zone of neutral buoyancy of divers is important because buoyancy can determine how animals manage their energy budget. In this study, we estimate the depth zone of neutral buoyancy of free-ranging cormorants for the first time, using time-depth recorders. We discovered that vertical ascent rates of 12 Crozet and 15 Kerguelen diving blue-eyed shags (respectively *Phalacrocorax melanogenis* and *Phalacrocorax verrucosus*) slowed down considerably at the 50 - 60 m depth zone. We suggest this was due to birds trying to reach the surface from that point upwards using reduced locomotor activity because the force of buoyancy becomes greater than the force of gravity at that depth. The results show a shift of this depth zone in relation to maximum targeted dive depth, suggesting cormorants may control buoyancy through respiratory air volume adjustment. Interestingly, 60 m is close to the maximum depth zone reached by these two species during dives lasting 4 min, their estimated behavioural aerobic dive limit. This suggests that the decision to swim deeper has a direct consequence on the energy budget, with time spent recovering at the surface (time thus lost to foraging) strongly increasing relative to the preceding time of submergence. Resources found in deeper waters must be of sufficient quantity or quality to justify crossing the frontier of physical neutral buoyancy.

INTRODUCTION

Buoyancy is the upward force exerted on an object submerged in a fluid. Marine organisms have developed a large array of morphological adaptations to counter the effects of this force and those of an opposing force - gravity. Uncontrolled, these vertical forces can lead respectively to undesired rising or sinking. Adaptations include gas-filled floats, low-density organic compounds, body fluids of unusual ionic composition and hydrofoils (Alexander 1990).

Because of their terrestrial lineage, diving air-breathing vertebrates are subject to important costs when they dive; they are limited by their capacity to store oxygen and underwater locomotion is behaviour with high-energy expenditures. This is particularly true for diving endotherms, for which heat loss to the aquatic environment may greatly increase metabolism (Butler and Jones 1997). Hence, divers must submerge with respiratory air reserves on the one hand, and must sometimes load air in their plumage or accumulate

blubber under their skin for purposes of insulation on the other. Overcoming the increase in the force of buoyancy these two factors generate can lead to important locomotor expenditures. This may occur during the descent or bottom phase of the dive if animals forage in waters shallower than their depth zone of neutral buoyancy (where the force of buoyancy and gravity cancel each other out), because they must constantly paddle to maintain depth.

Although there are morphological adaptations to reduce buoyancy, such as denser bones in penguins or partially wettable plumage in cormorants (Meister 2005, Grémillet et al. 2005a), they do not entirely eliminate its impact. Buoyancy is a crucial parameter that animals must take into account, and working against it must be solved through behavioural adjustments. Pinnipeds are known to exhale before they dive, thus partly solving problems related to pressure and deep diving, but also reducing the influence of upward force during descent (Kooyman et al. 1970). Depending on dive depth, animals can manage a trade-off between time spent underwater, maximum dive depth, energy used to overcome upward force, and gains related to passive ascent. This is demonstrated by the positive relationship between air volume intake before dives and maximum dive depths in penguins (Wilson and Zimmer 2004).

Consequently, to understand how divers incorporate buoyancy management into their decision-making processes (Wilson 2006), it is vital to estimate the depth zone in which the diver is neutrally buoyant and is a tail-, wing-, flipper- or foot-stroke away from floating up or sinking down. Such measurements are actually quite difficult to obtain. They can be done with simple experimental designs in the laboratory, followed by complex mathematical modelling (e.g. Wilson et al. 1992b), or by measuring buoyancy of carcasses (e.g. Hustler 1992). In both cases, results are not actually measured on live animals, the difficult aspect probably being the correct estimate of lung and air sac volume (for birds).

Because changes in a diver's buoyancy under the effect of increasing pressure with dive depth can affect its vertical diving transit rate (e.g. Webb et al. 1998, Lovvorn et al. 2004, Elliott et al. 2007), this variable can be used to estimate the depth zone of neutral buoyancy. For example, it can be expected that animals crossing this frontier would develop increasing descent rates because the force of gravity becomes greater than buoyancy (Sato et al. 2002). On the other hand, animals returning to the surface can be expected to use the force of buoyancy in order to decrease their expenditures. By stopping or substantially reducing all locomotor activity once they cross the frontier, they will rise, slowly at first, but increasing buoyancy will accelerate their ascent the closer they get to the surface (Sato et al. 2002).

Field measurements using data loggers provide evidence concerning buoyancy management in sea mammals (e.g. Crocker et al. 1997, Skrovan et al. 1999, Williams et al. 2000), sea turtles (e.g. Hochscheid et al. 2003, Hays et al. 2004), and seabirds (e.g. Lovvorn et al. 1999, Sato et al. 2002). However, because bio-logging remains a recent field of research (Kooyman 2004), data are still lacking for many species of divers, including avian divers. In this study, we estimate the depth zone of neutral buoyancy in free-ranging cormorants for the first time. Foot propelled benthic divers, blue-eyed shags are sexually dimorphic and constitute a group of 13 sister species of cormorants living across the Southern Ocean (Orta 1992). We analysed vertical transit rates from 12 Crozet and 15 Kerguelen blue-eyed shags equipped with time-depth recorders. Our objectives were 1) to estimate the depth zone of neutral buoyancy for these species, 2) to see if maximum depth reached during a dive has an effect on the depth of this particular zone (thus raising the possibility that cormorants may control their buoyancy through respiratory air volume adjustments), and 3) to compare the sexes in order to detect a possible influence of body size on buoyancy.

MATERIALS AND METHODS

Field work

Adult breeding Crozet and Kerguelen shags were equipped with time-depth recorders (TDRs). At Crozet, 12 Crozet shags (6 females, 6 males) were equipped during 4-5 days with Mk7 models (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) at Pointe Basse (46°21'S, 51°42'E), Possession Island, Crozet Archipelago during the 1998-1999 breeding season (Tremblay et al. 2005). At Kerguelen, 15 Kerguelen shags (6 females, 9 males) were equipped during periods varying from one foraging trip to 2 days with Mk9 models (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) at Cap Cotter (49°03'S, 70°19'E), Mainland, Kerguelen Archipelago, during the 2002-2003 and 2003-2004 breeding seasons (Cook et al. unpublished). In both localities, TDRs sampled depth every second. Depth sensor resolution was ± 1 m for Crozet shags and ± 0.5 m for Kerguelen shags.

Dive data

The total number of dives recorded with the TDRs was 8190 for Crozet shags and 541 for Kerguelen shags. Dive data represent a succession of depth values over time. A dive is characterized by a descent phase, a bottom phase, and an ascent phase (a post-dive interval, enabling recovery, separates one dive from the next). In this study, the bottom phase was defined as the time spent in the zone below 80 % of maximum dive depth (Kato et al. 1999). Descent time is the time from the beginning of the dive at the surface to the beginning of the bottom phase. Ascent time is the time from the end of the bottom phase to the end of the dive at the surface.

Estimating the Depth Zone of Neutral Buoyancy (DZ) using individual dive profiles

Visual inspection of individual dive profiles from Crozet and Kerguelen shags reveals the presence of an important feature (Fig. 1), for all deep dives (> 80 m). At one point during the ascent, dive profiles clearly show a change, with birds slowing down for several seconds before taking on speed again and ascending more and more rapidly the closer they get to the surface. This particularity may be attributable to the influence of the DZ. However, at no point during the descent is there an inflection in the dive profile. For this reason, the method for estimating the position of the DZ has focused on the ascent phase.

We considered the DZ to occur when, for any dive, the current ascent rate of an individual slowed down. The current descent or ascent rates are the vertical speeds of a bird relative to its position in the water column (current depth). Hence, a current rate was estimated step by step for each dive, starting from the surface to the beginning of the bottom phase (current descent rate) and from the end of the bottom back to the surface (current ascent rate), respectively. For every 10 m depth class, the current rate was 10 divided by the time spent inside the class. This was calculated using a program written with the software R 2.3.1 (Ihaka & Gentleman 1996). Dives of maximum depth < 13 m deep were not taken into account (80 % of 13 m $\approx$ 10 m). Results for the deepest current depth classes from Crozet and Kerguelen shags (100 - 110 m and 70 - 80 m, respectively) were not used because they contained too few data points (3 dives from only one bird for the Crozet shags, 18 dives from only two birds for the Kerguelen shags). The number of current transit rate values for all depth classes for Crozet shags totalled 6776 for females and 5529 for males, and for

Kerguelen shags, 1449 for females and 1482 for males, for both the descent and ascent phases.

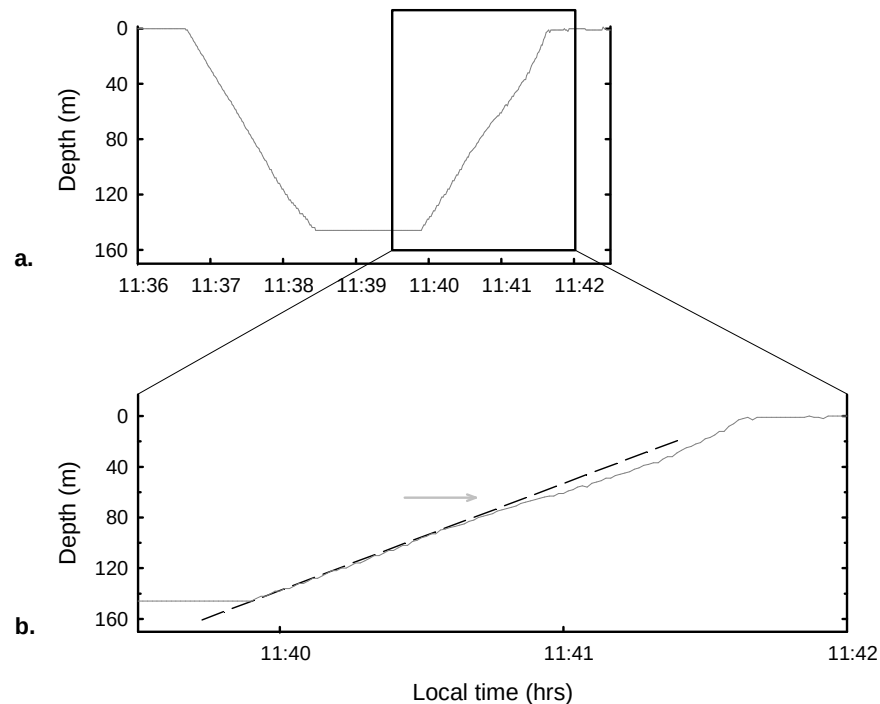


Fig. 1. Example of a dive profile from the Crozet shag (a). A close-up of the ascent phase shows how the profile changes at a certain point, corresponding to the DZ (horizontal arrow) (b). The ascent follows a regular slope (slashed black line) from the bottom to the onset of the change and then slows down, before accelerating again closer to the surface.

To determine whether the maximum depth reached during a dive has an effect on the position of the DZ, we separated dives into 3 categories of targeted depth (in parentheses: number of current rates for both the descent and the ascent phases, and number of birds, respectively): dives reaching 50 – 80 m (Crozet shags: 1025, 5; Kerguelen shags: 246, 7); 80 – 110 m (Crozet shags: 170, 3; Kerguelen shags: 871, 7); and 110 – 140 m (Crozet shags: 303, 3; Kerguelen shags: 0, 0). We then compared results from the 3 depth categories.

Finally, sex differences were studied in both species. For the Crozet shag, the 30 – 40 m female depth class was not used because it contained too few data points (17 dives from only one bird). The position of the DZ was not compared between sexes for the Crozet shags, because females did not dive deeper than 55 m (Cook et al. 2007). Both sexes of the Kerguelen shag carried out deep dives (max. female dive = 95 m, max. male dive = 108.5 m), making comparison possible.

Statistics

We studied differences between the sexes in current descent and ascent rates using an analysis of covariance. In all cases, we set the bird identity as a random factor. In order to compare the sexes independently from depth, current dive depth was set as a covariate. For the Crozet shag, sexes were only compared in the 0 - 40 m depth zone, as 55 m was the deepest female dive (80% of 55 = 43). For the Kerguelen shag, sexes were compared separately above and below the DZ. Dive parameters were log-transformed to adjust for

skewed distributions. Data were analyzed statistically using R 2.3.1 (Ihaka & Gentleman 1996), with an α -level of significance of $P < 0.05$. The mean values are given $\pm$ S.E.

RESULTS

General depth zone of neutral buoyancy

Descent rates showed a fairly stable pattern during the total descent period, fluctuating around 1.5 m.s^{-1} in both localities (Fig. 2). Descent rates were slightly higher for the Kerguelen shag than for the Crozet shag in shallow waters.

Ascent rates decreased in relation to increasing current depth, but started increasing again around 50 m for the Crozet shag and 60 m for the Kerguelen shag (Fig. 2). This threshold was considered as an estimate of the DZ.

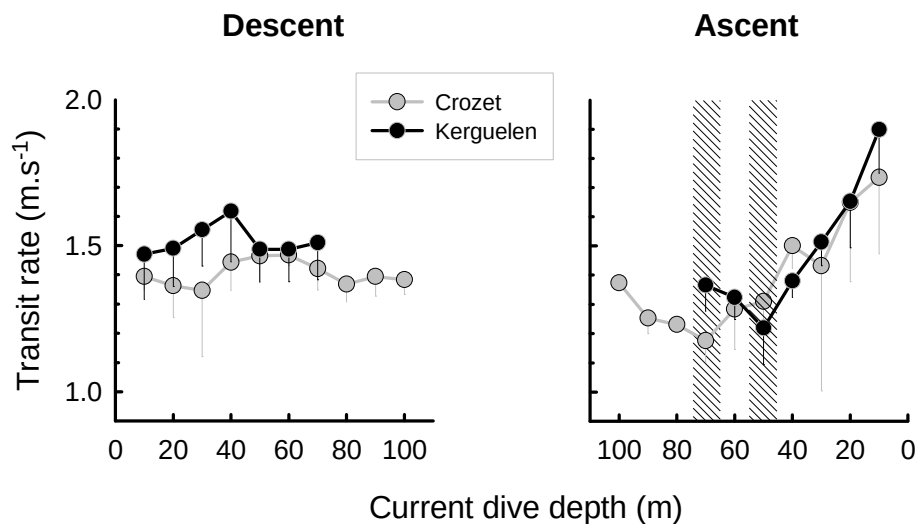


Fig. 2. Descent and ascent rates in relation to current depth in the Crozet shag ($n = 12$) (a) and the Kerguelen shag ($n = 15$) (b). Data points represent individual means averaged per depth class ($\pm$ S.D.). Shaded zones correspond to the DZ.

DZ and maximum dive depth

Different targeted maximum dive depths had an effect on the position of the DZ for the Crozet shag only (Fig. 3). Dives to a maximum depth of 50 – 80 m resulted in the same position of the DZ as dives to 80 – 110 m; around 50 m deep. But dives to a maximum depth of 110 – 140 m resulted in a shift of this value 10 m deeper, to around 60 m deep.

Sex differences

The two species of blue-eyed shag displayed sexual size dimorphism, with males larger than females ($\approx 20\%$ heavier in both localities, Table 1). We found no visible difference between male and female Kerguelen shags in the position of the DZ (Fig. 4). In both species however, there were significant sex differences in current descent and ascent rates, males transiting faster than females by up to 0.1 m.s^{-1} (Fig. 4, Table 2).

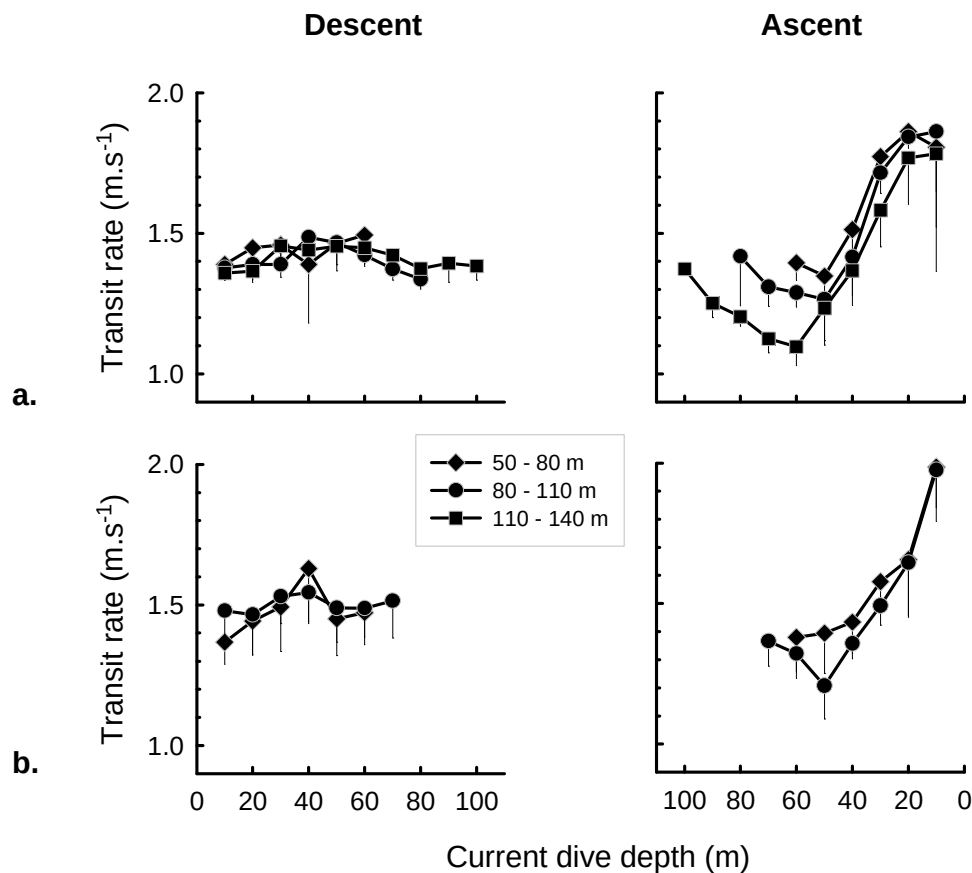


Fig. 3. Descent and ascent rates in relation to current depth in the Crozet shag (a) and the Kerguelen shag (b). Transit rates were separated into 3 categories according to the maximum depth reached during the dive (parentheses: number of Crozet and Kerguelen shags, respectively): 50 – 80 m (5, 7), 80 – 110 m (3, 7) and 110 – 140 m (3, 0). Data points represent individual means averaged per depth class (- S.D.). For the Crozet shag, DZ is close to 50 m in the first two depth classes, but switches to near 60 m in the last class (110 – 140 m).

Table 1. Mean body mass, tarsus length, wing length and body condition index (ratio of body mass to [culmen + wing length], Chastel et al. 1995) for Crozet shags (6 males, 6 females) and Kerguelen shags (9 males, 6 females). Sexual size dimorphism (SSD) is expressed as the sex difference in body mass over female body mass ($\times 100$).

Parameter	Crozet shag			Kerguelen shag		
	Females	Males	SSD	Females	Males	SSD
Body mass (g)	2112 $\pm$ 109	2542 $\pm$ 133	20.3	2212 $\pm$	2635 $\pm$	19.1
Tarsus length (mm)	65 $\pm$ 1	69 $\pm$ 1		62 $\pm$ 2	67 $\pm$ 2	
Wing length (mm)	278 $\pm$ 5	291 $\pm$ 9		276 $\pm$ 6	290 $\pm$ 4	
Body condition index	6.1 $\pm$ 0.2	7.0 $\pm$ 0.4		6.7 $\pm$ 0.4	7.4 $\pm$ 0.4	

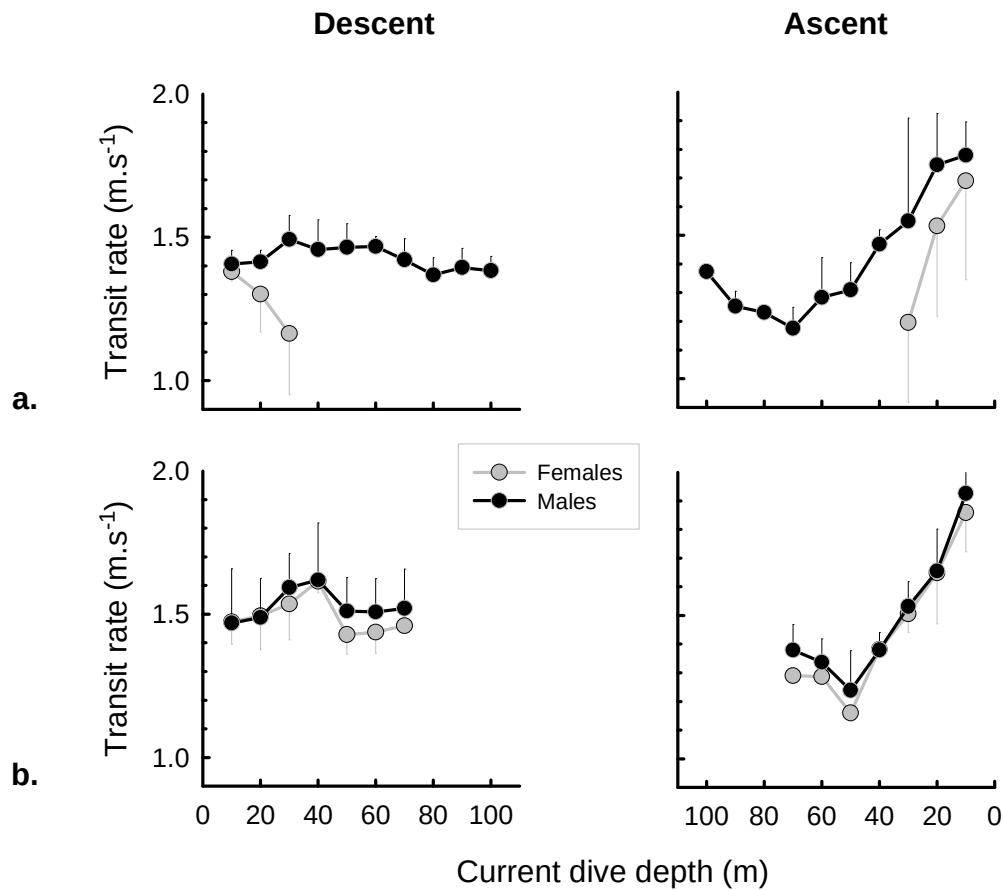


Fig. 4. Descent and ascent rates in relation to current depth, separated by sex, in the Crozet shag (6 males, 6 females) (a) and the Kerguelen shag (9 males, 6 females) (b). Data points represent individual means averaged per depth class (males: + S.D.; females: - S.D.).

Table 2. Sex differences in transit rates in the Crozet shag (6 males, 6 females) and the Kerguelen shag (9 males, 6 females) (ANCOVA). Adjusted means are presented for each depth zone.

Shag sp.	Parameter	Current	Females	Males	F	P
Crozet	Descent rate	0 - 40 m	1.36 ± 0.01	1.43 ± 0.01	44.1	< 0.0001
	Ascent rate	0 - 40 m	1.62 ± 0.01	1.80 ± 0.01	200.1	< 0.0001
Kerguelen	Descent rate	0 - 50 m	1.48 ± 0.01	1.54 ± 0.01	25.4	< 0.0001
		50 - 70 m	1.44 ± 0.02	1.54 ± 0.01	17.5	< 0.0001
	Ascent rate	0 - 50 m	1.57 ± 0.01	1.63 ± 0.01	15.8	< 0.0001
		50 - 70 m	1.22 ± 0.01	1.33 ± 0.01	25.1	< 0.0001

DISCUSSION

The method

Tremblay et al. (2005) observed a major change in mean descent and ascent rates of Crozet shags around 40 m deep, with descent rates occurring at a constant value of 1.5 m.s^{-1} below this, while shallower dives were characterized by high rate variability (while descending or ascending). This was attributed to the effect of the DZ. Forty meters is shallower than the DZ estimated in the present study because mean transit rates do not depict the variation of vertical speed in the water column, as our method does, but rather give only two average vertical speeds between the surface and 80 % of maximum dive depth, for each dive. Thus, while mean transit rates remain a convenient parameter for exploring dive data because they are easily calculated using most available software for dive analysis, mean transit rates should not be used for studying the DZ.

In the present study, the use of TDRs combined with a method for calculating a dynamic estimate of vertical transit speed proved to be important. Because buoyancy affects a diver's locomotor behaviour, time-depth data often contains information about the animal's management of this force. We therefore encourage the use of time-depth data for such analyses. Nonetheless, the method has some points which need to be discussed.

First, it is based on several assumptions that cannot be demonstrated with the present data. We cannot be certain that our birds stopped paddling or reduced this activity during the second phase of the ascent in order to benefit from passive ascent. Also, as we did not have access to body angles or swimming speed, we assumed it was not an acute change in one or both of these parameters which caused the onset of the slow-down visible on the dive profiles. Loggers recording body angles, speed or acceleration in relation to depth provide data on propulsion behaviour (e.g. Minamikawa et al. 2000, Sato et al. 2002, Watanuki et al. 2003b, Lovvorn et al. 2004, Miller et al. 2004). However, there are still too few studies using these loggers and this technology remains expensive, particularly for small species. In contrast, TDRs are now generally affordable and data sets collected with this generation of logger are available worldwide, for a large array of species. To date, studies with accelerometers on cormorants have been done on the great cormorant (*Phalacrocorax carbo*, Kato et al. 2006, Ropert-Coudert et al. 2005, Ropert-Coudert et al. 2006), the Patagonian blue-eyed shag (*Phalacrocorax atriceps*, Wilson et al. 2006), and the European shag (*Phalacrocorax aristotelis*, Watanuki et al. 2005). However, in all these studies, dives never exceeded 50 m deep. The importance of the present data is that both the Crozet and the Kerguelen shags dived to extreme depths, thus encompassing the DZ for these species.

Second, although mathematically neutral buoyancy corresponds to a precise depth of perfect equilibrium between the forces of buoyancy and gravity, from an animal's perspective it more likely corresponds to a zone of transition. Thus it is not particularly useful trying to pinpoint this value when using behavioural data. Furthermore, because of the modest resolution of the loggers (0.5 – 1 m), their low sampling frequency (1 s), and the method for calculating current transit rates (one value per 10 m depth class), precision is difficult in any case. This is why we use the term “depth zone” rather than “depth” of neutral buoyancy.

Finally, while ascending, the blue-eyed shags were slowest in the 50 – 60 m depth zone. But in fact, it is reasonable to assume they were neutrally buoyant just before entering the zone, as their behaviour probably reflects the fact their buoyancy has become strong enough to bring them to the surface with the least expenditure. This has important consequences, probably moving the DZ to a nearby, but deeper range, potentially 60 – 70 m.

Buoyancy in cormorants

The values found in this study for both species of blue-eyed shags are greater than the 5 – 6 m measured by Hustler (1992) using submerged carcasses of reed cormorants (*Phalacrocorax africanus*) and smaller than the estimate of 103 m obtained through modelling by Wilson et al. (1992b) for the great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and the Cape cormorant (*Phalacrocorax capensis*). Although 5 m seems a very shallow estimate, DZ might vary from one species to another because of different air stores in the plumage, for example. Quintana et al. (2007) suggested that blue-eyed shags may have more plumage air than other species from the Cormorant family, as an adaptation to resisting the cold of sub-Antarctic waters, but this point remains to be demonstrated.

Buoyancy and dive cycle management

Captive great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) normally prefer swimming at around 1.5 m.s⁻¹ (Schmid et al. 1995), while free-ranging ones swim optimally around 1.6 m.s⁻¹ (Ropert-Coudert et al. 2006). These values are consistent with the descent and ascent rates measured in the present study, suggesting blue-eyed shags transit with body angles close to 90° relative to the surface. Blue-eyed shags are on the water surface before they dive. They execute a pre-dive leap enabling them to penetrate the water in order to submerge their feet quickly so they can start paddling against buoyancy. Above the DZ, descent rates are variable, but on average relatively low (≈ 1.5 m.s⁻¹), since blue-eyed shags must work against the upward force of buoyancy. Descent rates in Kerguelen shags are higher during this first half of the descent phase than in Crozet shags (as are the ascent rates during the last part of the ascent), due to the influence on the data of very slow female Crozet shags (Fig. 4). Different foraging strategies, due to a different type of targeted prey (e.g. benthic *versus* shoaling fish), could explain this difference (Cook et al. 2007); however, this is not clear. At the DZ and below, descent rates remain at 1.5 m.s⁻¹. The absence of an obvious change of rhythm at this point (except for a small change in the descent rates of the Kerguelen shag) explains why the DZ was not evident on the dive profiles during the descent phase. Theory suggests shags should accelerate the deeper they go because buoyancy decreases with depth. However, because of Boyle's gas law, the greatest volume adjustments under the effect of increasing pressure occur in shallow waters (particularly in the first 10 m). Therefore, volume reductions of shag bodies might not be sufficient to provoke a clearly visible increase in descent rates. Also, below the DZ, because they benefit from a downward assisting force – gravity – shags may reduce paddling activity in order to save oxygen while maintaining swim speed. While ascending below the DZ, blue-eyed shags have the lowest vertical transit rates of the dive ($\approx 1.2 - 1.3$ m.s⁻¹). This could be explained by the lack of buoyancy and the rise against gravity. Shags actually ascend more and more slowly the closer they get to the DZ. We suggest this is because shags feel the return of positive buoyancy and they save energy by reducing their locomotor activity. Vertical ascent rates above the DZ increase steadily from 50 – 60 m all the way back up to the surface. They range from $\approx 1.2 - 1.3$ m.s⁻¹ at the depth of neutral buoyancy to $\approx 1.8 - 1.9$ m.s⁻¹ near the surface (the highest transit rates of the dive). The increasing influence of buoyancy during ascent can explain how shags accelerate the closer they get to the surface. Future studies using data-loggers measuring locomotor activity (e.g. Watanuki et al. 2003b, Wilson et al. 2006) will help clarify how paddling rhythm contributes to the transit patterns of deep diving cormorants.

The buoyancy of a diving air breathing vertebrate is subject to modification. For example, although the method used in this study is clearly not sensitive enough to detect this, prey items ingested throughout the foraging trip may decrease the force of buoyancy between the

first and last dives. Similarly, varying fat reserves will cause changes in the buoyancy of divers (Biuw et al. 2003). Consequently, because body conditions of blue-eyed shags can deteriorate between the beginning and the end of the breeding season (personal observation), the costs associated with working against the upward force of buoyancy during the descent phase can be expected to decrease over this period (at Kerguelen, we collected only one carcass in sufficiently good condition to measure its mass and volume - 2.202 kg for 2.437 L; the resulting estimated density of one Kerguelen shag carcass during summer is therefore equal to 0.90 kg.L⁻¹).

Values for the body condition index were quite similar between the Crozet and Kerguelen shags (Table 1), suggesting this parameter would be insufficient to cause differences in DZ. Furthermore, since the index was slightly higher for the Kerguelen shag, we would expect this species to have the shallowest DZ, and not the opposite, as is the present case. Pre- or intra-dive modulation of respiratory air volume is thought to be a way for divers to regulate their buoyancy according to the maximum targeted depth: too much air and the costs of working against buoyancy during the descent are high, too little and oxygen reserves do not allow for deep dives (Wilson and Zimmer 2004). Penguins vary the depth at which they cease locomotor activity during ascent as a consequence of varying air reserves in relation to maximum dive depth (Sato et al. 2002), and we postulate that blue-eyed shags do the same. This may be why the DZ in Crozet shags switched from 50 m to 60 m when targeted maximum dive depth changed from 80 - 110 m to 110 - 140 m. We suggest Crozet and Kerguelen shags have a similar body density and that the reason we detected only one DZ for the Kerguelen shag, at around 50 m, is that its dives did not exceed 108.5 m. Had it dived deeper, then the DZ would probably have switched to a deeper area, as it did for the Crozet shag.

Sex differences

No difference in the depth of neutral buoyancy was observed between the sexes for the Kerguelen shag. Females can be expected to store proportionately more air in their plumage relative to their body mass compared to males, because body surface increases less rapidly than body volume when body mass is increased. This would consequently lead to a deeper DZ in females. If body density increases with body size in blue-eyed shags, our method was not accurate enough to detect this effect on the DZ.

However, significant sex differences were observed in the descent and ascent rates, males transiting faster than females by up to 0.1 m.s⁻¹ in both localities. Divers will swim at a speed which is optimal in terms of the energy spent relative to the time taken to transit. This is a function of body size, large animals swimming faster at their optimal rate than smaller ones because they are less susceptible to friction and turbulence (Schmidt-Nielsen 1983). Individual differences in swim speed have been detected in relation to body size in great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) by Ribak et al. (2005), with larger ones swimming faster. These authors detected a difference of 0.4 m.s⁻¹ in the average swim speed between individuals with a 10 cm difference in body length. Sex differences in body sizes could be sufficient to explain slower female performance. These diverging performances have a direct consequence on dive cycle management, females being potentially unable to dive into very deep waters or to stay submerged for as long as males, since they lose more time (and therefore oxygen) transiting.

Conclusions

Estimating the DZ appears to be important, considering the implication of this physical frontier in terms of decision-making for divers. Cormorants, like penguins (Wilson and Zimmer 2004), show they may be capable of modulating the amount of air they store in relation to their dive depth, thus reducing buoyancy. The solution for making the best use of natural forces for descending or ascending, compared to the stages where the most effort is made working against these forces, becomes a complex behavioural trade-off.

Females are at a disadvantage, compared to males, if they wish to perform very deep dives. They transit more slowly than males and, because of their smaller size, they also probably have a greater mass-specific metabolism (Eckert et al. 1999) and smaller oxygen reserves, which consequently limit their diving capacities in terms of dive duration (Schreer and Kovacs 1997, Halsey et al. 2006). Female Crozet shags never dived under 55 m (Cook et al. 2007) and female Macquarie blue-eyed shags did not dive below 62 m (Kato et al. 2000), depths which are close to the DZ defined in this study. The dive duration after which post-dive intervals begin to increase exponentially due to an elevation of anaerobic metabolism (behavioural aerobic dive limit) was defined at around 4 min for the female Crozet shag (Cook et al. 2007). This limit corresponds to the duration of dives that reach a maximum depth close to the 60 m zone. Future studies should tell us whether this is the result of a coincidence - deep dives (and therefore long dives) depleting oxygen reserves - or whether the energy spent per time unit when ascending under the neutral buoyancy barrier (with negative buoyancy and against gravity) is greater than for the other parts of the descent and ascent phases. If so, this can help explain the sudden increase in recovery periods. Whatever the relationship, reasons for crossing the line are probably a direct reflection of particular ecological factors. Diving below the DZ implies that prey found there, benthic fish in this case, are sufficiently large, abundant, or nutritive to compensate for the unfavourable physiological conditions (anaerobiosis) and time-budget constraints (longer post-dive recovery periods) associated with such a strategy.

Acknowledgments We wish to thank Yoshihisa Mori for a most interesting discussion on optimal output strategy in diving animals and Pierre Legagneux for a debate on the use of statistics in ecology. Thank's also to François Brischoux for most valuable critiques of an earlier version of the manuscript, and to anonymous reviewers for their constructive recommendations during the revision process. Special thanks go to Jon Cook for his advice on English usage. Animals in this study were cared for in accordance with the guidelines of the ethics committee of the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor – IPEV). This work was supported financially and logistically by the IPEV (Program 109 and 394) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Annexe 4:

Why is wing-spreading behaviour absent in blue-eyed shags?

Publié (2007) dans *Animal Behaviour*

Animal Behaviour, 2007, **74**, 649-652

Why is wing-spreading behaviour absent in blue-eyed shags?

*Cook TR, Leblanc G

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

*Corresponding author: cook@cebc.cnrs.fr

Wing-spreading is a general behaviour in cormorants, and has been described worldwide in most species (Orta 1992). Yet, this behaviour is missing (with some exceptions, see below) in the species belonging to the so-called "blue-eyed shag complex" (Bernstein & Maxson 1981), hereafter referred to as "the complex", a group of cormorants living on the coasts and islands of the waters of the Southern Ocean between roughly 40°S and 70°S latitude (Patagonia, Antarctic Peninsula, sub-Antarctic Islands, New Zealand) and comprising thirteen species that have close morphological similarities (Siegel-Causey 1988).

The following observation is an example of what is very rarely seen in blue-eyed shags. A wing-spreading behaviour was observed in an adult Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*) on December 29th 2005. This behaviour was noticed on the coast of Stoll Island (49°26'S, 69°55'E), Morbihan Gulf, Kerguelen Island. Around 11:30 a.m., two shags were resting on a large rocky surface down near the sea, one of which began adopting a wing-spread posture. The posture lasted 2–3 minutes (estimated retrospectively), the bird unmistakably spreading its wings in a typical "full wing-spreading posture", that is bird standing on legs, body upright and wings outstretched in extension on either flank perpendicularly to body axis and protracted (wing extended at wrist and elbow joints and protracted at the shoulder). Throughout the posture, the bird remained immobile, facing the sea with the sun overhead, with no associated behaviour such as wing-flapping, wing-fanning, or preening. After wing-spreading, the shag regained a normal roosting posture – standing with wings folded – and was not seen displaying this behaviour again. The observation was then abandoned after another 5 minutes for logistical reasons. The bird was observed with binoculars (8 × 42) at a distance of about 150 meters. We have no data on whether the bird had recently come back from the sea after a foraging trip, nor on its reproductive status. Temperature at the time was mild (around 10 °C), the sky was clear and there was no wind.

This is the first time wing-spreading behaviour has been recorded for the Kerguelen shag. Moreover, in 2005–2006 we followed many hundreds of shags over several days and did not observe the wing-spreading posture. The present observation is therefore rare and intriguing. This posture has not been reported for species inside the complex from other localities where most studies have been done, in particular at Macquarie, Heard, South-Georgia, in New-Zealand, on the Antarctic Peninsula and at Crozet (see for example: respectively, Kato et al. 1996a,b; Green & Williams 1997; Bevan et al. 1997; Brown 2001; Casaux 2004; Tremblay et al. 2005). In Patagonia, Rasmussen and Humphrey (1988) noted a wing-spread posture in several individuals, associated with preening and wing-flapping. Otherwise, apart from their study and the present observation, blue-eyed shags are

notorious for not displaying the wing-spreading behaviour so common to other species of cormorants.

The situation in the complex thus appears to diverge from what is found in cormorant species elsewhere. Though the function of wing-spreading has been subject to debate for many years, there have been few articles actually dealing with it when compared to other issues on behaviour and the subject has been of interest to only a minority of specialists. The purpose of this commentary is to raise the question of why wing-spreading is generally absent from the blue-eyed shag species, using all available data in the literature, and focusing in particular on comparing the most common paradigms on the question with the situation in the complex.

Historically, wing-spreading has been documented for several orders of birds, mainly the Pelecaniformes, Ciconiiformes and Falconiformes (see for example: Clark 1969; Curry-Lindhal 1970; Kahl 1971; Houston 1980; Francis 1981; Hennemann 1982). An evolutionary affinity between some of these orders encouraged the notion that this behaviour could have phylogenetic origins (Clark 1969). This posture has also been suggested to have different functions from one order or family to another (Hennemann 1988), or to serve non exclusive multipurpose functions in a same species (Clark and Ohmart 1985). Defined as a “rather simple behavioural trait” (Clark 1969), it could thus have emerged conjointly in different taxa. The different functions hypothesized for this behaviour include feather maintenance, social display, shading of nest content, wing drying and thermoregulation (for a review, see Hennemann 1988 or Schmidt 1994).

In cormorants, the function of wing-spreading has been subject to several interpretations. According to Rijke (1968), it serves to dry feathers because cormorants are “wetable” compared to other seabirds, although other studies on feather structure have used the probably more suitable term of “partially wettable” (Elowson 1984; Mahoney 1984; Grémillet et al. 2005a). Partially wettable plumage is thought to be a way of eliminating a part of the air from the plumage in order to reduce costs related to swimming downwards against buoyancy. Conjointly, cormorants maintain the ability to fly by having partially pneumatic bones (an evolutionary pathway in diving birds not adopted by penguins for example, which have a non wettable plumage, but very dense bones, and have therefore lost the ability to fly). Studies relying on behavioural observations (relating frequency of behaviour to ambient temperatures and solar intensity for example) have also supported the “wing-drying” hypothesis (for example Hennemann 1984). Others have suggested a thermoregulatory function: heat could be gained either passively (for example Schmidt 1994), or actively through wing flapping, for example when birds use the excess heat generated to facilitate digestion of ingested cold prey (Grémillet 1995). In the latter case, wing-spreading could consequently become a social messenger as well (Jones 1978), as the behaviour would indicate foraging success. Therefore, while wing-spreading may ease the process of feather drying, this imputed function does not preclude the possibility of a thermoregulatory function.

In the case of blue-eyed shags, if their plumage appears to be rather close to that of cormorants that display wing-spreading (Bernstein & Maxson, 1982b), why is this behaviour almost never observed in the complex? At Kerguelen, blue-eyed shags do not seem to have problems drying, even though they do not spread their wings. Indeed, upon returning from the sea, they shake energetically, and are afterwards only superficially wet, as handling demonstrates, and are completely dry after 5–10 minutes (rainy or snowy weather excluded; personal observation). They also gular-flutter very readily in summer (the whole colony can be seen gular-fluttering as soon as the sun appears), indicating they can get over-heated. Contrary to our observation at Kerguelen, the blue-eyed shags from Northern Patagonia (Chile) observed wing-spreading by Rasmussen and Humphrey (1988) always combined wing-spreading with preening of breast, abdomen or flanks, and sometimes wing-flapping, a

group of behaviours that could simply have a feather-maintenance function. These authors suggested Chilean blue-eyed shags might display wing-spreading to enable heat gain since temperatures are mild at those latitudes, compared to further South where colder temperatures would discourage this behaviour (a theory advanced by Bernstein & Maxson, 1982b). If this is true, it means that wing-spreading could be observed in blue-eyed shags from lower and milder latitudes, such as those in New-Zealand for example, although such records are lacking at present.

The counterpart to the environmental conditions of the Southern Ocean exists in the Northern Hemisphere, with some differences. In Greenland, where the great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) is found, winter seawater temperatures are near -1.5°C and atmospheric temperatures may drop to -30°C (Grémillet et al. 2001). Comparatively, at Kerguelen for example, water temperatures in winter are around 1.5°C and air temperature can drop to -10°C (Duchêne 1989). Temperatures can be even colder for *Phalacrocorax bransfieldensis*, the Antarctic blue-eyed shag. In this regard, shags from the complex will spend nearly 6 hours per day at sea during chick-rearing (Wanless et al. 1995, Tremblay et al. 2005) versus 1 hour for the great cormorant in Greenland (Grémillet et al. 2001). Blue-eyed South-Georgian shags appear to experience important metabolic depression via body cooling when diving (Bevan et al. 1997), associated with bradycardia, as could be the case with most cormorant species (Enstipp et al. 2001; Grémillet et al. 2005c), and perhaps anaerobic metabolism as well. Mean minimum abdominal temperature while diving is near 31°C . In comparison, the abdominal temperature of great cormorants from Greenland does not appear to reach such low values (Grémillet et al. 2005c). When coming back from the sea, Greenland great cormorants often display wing-spreading behaviour (Kuntz 2004). Why do great cormorants in Greenland spread wings and blue-eyed shags do not? Temperatures in the Southern Ocean are cold, yet relatively constant all year round (Antarctica excluded), while in Greenland, even if cormorants spend shorter daily periods in the water, the sea is near freezing, and heat loss to the air in the winter is also potentially important. If the absence of wing-spreading in blue-eyed shags functions to reduce heat loss by reducing body surface, the absence of this behaviour should be equally or more apparent in great cormorants of Greenland.

In the Cormorant family, wing-spreading (or sometimes improperly “wing-drying”) reasonably appears to have strong phylogenetic grounds, as it is common to several families of the Pelecaniformes order. It is particularly present in the closely related Phalacrocoracidae (Cormorants) and Anhimidae (Darters). It could be that the loss of this trait was related to the history of the blue-eyed shag complex. The sporadic emergence of wing-spreading in individuals, such as in Chile (Rasmussen & Humphrey 1988), or in the present case at Kerguelen, only strengthen Clark’s hypothesis of a “rather simple behavioural trait”, perhaps resurfacing from time to time or when certain environmental conditions are favourable, particularly in a family with a phylogenetic predisposition. Yet, if this behaviour has disappeared, it is most likely because it has a cost (for muscles involved in the wing-spread posture, see Meyers 1997). One can assume that a better strategy was found in species from the complex to cope with the phylogenetic pressures (partially wettable, little blubber) of being a flying diving seabird originating in the tropics (Van Tets 1976) and living in cold regions. If birds do not assume the wing-spread posture upon returning from the water, it is likely of no benefit to them, costs outweighing other factors. Blue-eyed shags may have adjusted quite well to a cold climate, excluding wing-spreading because it promotes heat loss to the air (particularly in the winter), as suggested by Bernstein & Maxson (1982b). Whereas great cormorants from Greenland or Northern Norway (Johansen et al. 2001), may only recently have arrived in the Arctic (Ruxton & Humphries 2001), and continue living with a behavioural trait inherited from an adaptation to conditions in lower latitudes. To conclude, it appears that if wing-spreading and flapping do indeed ease digestion through heat gain

(Grémillet 1995), the cormorants in the Arctic profit from this, while blue-eyed shags do not. This raises the question of how these birds manage to cope with body temperature fluctuations and digestion processes. Recording stomach and abdominal temperatures of free-ranging individuals over a short period of time would probably help answer this. In this context, it might also be essential to reiterate the experiment conducted by Grémillet (1995), an approach which seems most promising. Also, controlling air and water temperature on a group of experimental birds might help to detect how temperature can trigger the onset of the wing-spreading behaviour or not. If an experimental design can be easily set up for great cormorants because they are abundant or readily found captive (in zoos for example), the same is less easy for blue-eyed shags because of their isolated locations that render them difficult to study and their frequent high protection conservation statuses.

At the present time, it appears essential to use an ecophysiological approach to tackle the question of wing-spreading and evolution in the blue-eyed shag complex. Yet, there are few such studies (only one has been done on blue-eyed shags: Bevan et al. 1997) and long term monitoring of physiological variables (heart rate or abdominal temperature for example) is still lacking within the complex. Eventually, although the wing drying hypothesis seems less attractive today than formerly, rigorous comparative studies on behaviour, as well as on feather and plumage structure, must be carried out among cormorant species from different habitats before final conclusions can be drawn. For example, the hypothesis that the plumage of blue-eyed shags may contain more air than species from other habitats as an adaptation to longer daily periods spent in cold water (Quintana et al. 2006) must be tested, particularly as it would contradict the results found by Bernstein & Maxson (1982b) suggesting their plumage is equally or more wettable than great cormorants. Future studies should thus focus on behaviour, but also on more proximal parameters such as plumage, body composition, physiology and energetics. Finally, observations such as the one presented in this study, although they may appear anecdotal, are important and necessary to reopen the debate.

Acknowledgements Thank you to Charles-André Bost for his helpful comments on the manuscript. We are grateful to Rory Wilson for supplying us with a recently completed manuscript that was relevant to the field. We are also grateful to an anonymous reviewer for constructive remarks during the revision process. Special thanks go to Jon Cook for his recommendations regarding the English writing. This work was supported financially and logistically by the Institut Paul Emile Victor (IPEV, Program 394) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Annexe 5:

To breathe or not to breathe? Optimal breathing, aerobic dive limit and oxygen stores in deep diving blue-eyed shags.

Publié (2008) dans *Animal Behaviour*

Animal Behaviour, in press

To breathe or not to breathe? Optimal breathing, aerobic dive limit and oxygen stores in deep diving blue-eyed shags.

¹*Cook TR, ¹Lescroël A, ²Tremblay Y, ¹Bost C-A

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

²University of California Santa Cruz, Long Marine Laboratory, 100 Shaffer road. Santa Cruz, CA 95060. USA

*Corresponding author: cook@cebc.cnrs.fr

Abstract Optimality models exist for diving endotherms, but are rarely tested with behavioural data or used to estimate oxygen reserves. In this study we use a model for avian divers to study the extreme diving performances of blue-eyed shags. Time-depth recorders were deployed on 15 breeding Kerguelen shags (*Phalacrocorax verrucosus*). The shags regularly dived deeper than 100 m and longer than their behavioural aerobic dive limit (4 min). The dive duration to post-dive interval ratio peaked for dives lasting 1 min, the dive time theoretically necessary to deplete oxygen reserves from the respiratory tract. Most dive parameters of the Kerguelen shag converged with those known for the Crozet shag (*Phalacrocorax melanogenis*). Yet, whereas the distribution of dive durations matched optimal breathing for the Crozet shag (shallow diving), this was not true for the Kerguelen shag which made mostly deep dives. Thus, regardless of how similar the physiologies of blue-eyed shag species may be, they can adapt their diving behaviour to different environmental conditions, in this case resource distribution. Using the model, the volume of body oxygen reserves for blue-eyed shags was calculated as 264 mL.kg⁻¹, a value significantly superior to values found in the literature for avian divers. The volume of the respiratory tract obtained with the model (830 mL), however, was realistic. We suggest the model overestimated body oxygen stores because blue-eyed shags have numerous means for reducing their deep diving metabolism, such as bradycardia, hypothermia or anaerobic metabolism.

INTRODUCTION

Terrestrial lineages of vertebrates have colonized soft and salt water ecosystems over millions of years of evolution. The morphological and physiological adaptations to diving in air-breathing vertebrates have been selected as a response to the constraints of moving in a liquid environment and submerging with a limited store of oxygen. These include hydrodynamic profiles and efficient propulsion systems, increased oxygen stores via augmented haemoglobin or myoglobin concentrations, reflex bradycardia or increased tolerance to anaerobiosis. In endotherms, heat loss to the surrounding water drastically increases metabolism, particularly in the Polar or sub-Polar regions. Such animals consequently display dense fur or feather coatings, or a thick blubber layer, while peripheral

vasoconstriction limits heat transfer from the body core to the aquatic environment (see Kooyman 1989, Butler and Jones 1997, Butler 2001 and associated references).

Yet, for many endotherms, none of these adaptations are sufficient to fully cancel out the high costs of diving. In avian divers, diving metabolic rates are very high and can vary between 2 and 10 times the basal metabolic rate (Enstipp et al. 2005). Mass-specific rates are higher for foot-propelled divers (cormorants, diving ducks) than for wing-propelled divers (alcids, penguins) and increase significantly with decreasing body mass, decreasing water temperature and increasing dive depth (Enstipp et al. 2006). The direct consequence for birds is that the higher the metabolic rate, the faster the oxygen reserves are depleted and the sooner the dive must be aborted.

In this context, avian divers may be expected to deploy behavioural strategies to best use their oxygen reserves in order to optimize the time spent underwater, time dedicated to foraging, *versus* time spent at the surface recovering from the dive (oxygen reloading) and thus time lost to foraging. Certain divers are known to extend the duration of their dives past their aerobic dive limit, exploiting anaerobic metabolic pathways (Kooyman et al. 1980). However, this is not true in the majority of cases (Butler & Jones 1997), where the time spent submerged is related to the amount of oxygen stored and the diving metabolic rate. *A priori*, independently of dive depth, staying underwater until oxygen reserves are entirely depleted appears to be the most efficient strategy, since it allows staying submerged longer, thus extending foraging possibilities. However, observations show that for a given species, birds will dive using a wide range of durations and that dive duration is most often positively related to dive depth.

Walton et al. (1998) proposed a model for avian divers that helps understand why birds choose not to prolong a dive when it is obvious they still have substantial oxygen stores. Based on diving models by Kramer (1988) and Houston & Carbone (1992) – inspired by Charnov's (1976) marginal value theorem – they suggested that dives lasting the time it takes to deplete just the oxygen from the respiratory tract are followed by the proportionately shortest post-dive intervals (surface recovery periods), because the time it takes to recover corresponds only to the turnover time of the respiratory gases. Consequently, one of the theoretically most efficient strategies for an avian diver is to target dives lasting as long as it takes to reach the maximum dive duration to post-dive interval ratio because it yields the greatest proportion of time submerged, and thus foraging, for the smallest proportion of time lost to surface recovery. Although Walton et al. (1998) support their model with field data on species from the Alcid and Cormorant families, no study using field data and their model has since been published for estimating physiological parameters, such as the turnover rate of respiratory tract gases or the volume of oxygen reserves. These are essential for understanding diving performance but are difficult to measure.

Cormorants are foot-propelled pursuit-divers that dive to the water bottom to feed on benthic organisms, mainly fish, but also molluscs and annelids (Orta 1992). The so-called "blue-eyed shag complex" (Van Tets 1976) is a group of closely related cormorant species living on the coasts and islands of the waters of the Southern Ocean between roughly 40°S and 70°S latitude (New Zealand, Patagonia, Antarctic Peninsula, Sub-Antarctic Islands,) and comprising 13 species (Siegel-Causey 1988). Each species is considered to be geographically isolated from the others. Blue-eyed shags represent one of the main top-predators to feed off the coastal benthic fish community (Casaux & Barrera-Oro 2006), fish from the Notothenioidei sub-order, a group which evolved specifically in the Southern Ocean (Eastman 2005). They are well-known within the Cormorant family for routinely exhibiting extreme diving performances (maximum recorded dive depth 145 m, Tremblay et al. 2005), a remarkable feat considering their body mass when compared to the other groups of avian divers. The mechanisms that enable these medium-sized birds with little blubber and partially wettable plumage (Grémillet et al. 2005a) to sustain such behaviour in the cold Sub-

Antarctic or Antarctic waters remain poorly understood (Bevan et al. 1997, Cook & Leblanc 2007, Quintana et al. 2007).

We studied the diving behaviour of the blue-eyed shag species which lives in the Kerguelen Archipelago, the Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*). By using time-depth recorders we examined firstly whether Kerguelen shags dived longer than their behavioural aerobic dive limit - using the method proposed by Kooyman et al. (1980). Secondly our objective was to determine if Kerguelen shags behaved according to the optimality model proposed by Walton et al. (1998). Among other parameters, we wished to establish the dive duration after which the respiratory tract oxygen reserves are considered to be depleted, to see if birds targeted this particular dive duration ("optimal breathing"). We compared the results with those obtained using time-depth recorders on another species of blue-eyed shag living 1400 km from the Kerguelen Archipelago, the Crozet shag (*Phalacrocorax melanogenis*) inhabiting the Crozet Archipelago (Tremblay et al. 2005) and faced to very distinct oceanographic features. At Crozet, the shelf is spatially limited. On the other hand, Kerguelen holds the largest marine shelf of the South Indian Ocean with extensive fish availability (Duhamel et al. 2005). This allowed us to test the degree to which the environment can influence optimality. To understand how these animals are able to display their extreme diving performances, we constructed a physiological model for deep diving blue-eyed shags. Using the optimality model framework and focusing in particular on the rate of oxygen consumption inferred from the dive parameters, we sought to estimate the body oxygen store volumes of blue-eyed shags. Finally, we were able to compare the resulting estimates with volumes which have been found for other diving vertebrates and to consequently examine the pertinence of the optimality model.

METHODS

Study site, procedure and data-loggers

The Kerguelen Archipelago lies in the South Indian ocean at the limit of Antarctic waters. It consists of a large mainland surrounded by 300 islets and islands (total surface 7000 km²). The study colony was located on the mainland (Fig. 1), at Cap Cotter (49° 03' S, 70° 19' E), above a rocky shore lined with kelp beds and facing the open ocean.

During the 2002 - 2003 and 2003 - 2004 summer breeding seasons, a total of 15 adult breeding Kerguelen shags were equipped with Time-Depth Recorders (TDRs). Birds were captured at their nest, using a noose at the end of a 4 m fishing pole. At a safe distance from the nest and other individuals, experimental birds were measured and weighed, and TDRs were attached on the cover feathers of the chest with Tesa® tape secured using cyanoacrylate glue (Loctite® 401). In order to reduce handling stress, the head of each bird was covered with a hood. Animals were then released towards the nest (maximum total handling time 10 min). Birds were recaptured following a variable period lasting from between one foraging trip to 2 days, and the equipment was removed.

This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor - IPEV) and all animals were cared for in accordance with its principles and guidelines. The TDRs were MK9 models (Wildlife Computers, Woodinville, Washington, USA). They measured 6.7 × 1.7 × 1.7 cm and weighed 30 g (1.1 - 1.2% of the bird's body mass). Their tips were streamlined to reduce drag. The loggers were programmed to record depth and light every 1 s and external temperature every 5 s. Depth and temperature resolution were ± 0.5 m and ± 0.05 °C. Light (relative scale) was linearly related to log₁₀lux. Logger memory was 2.03 MB.

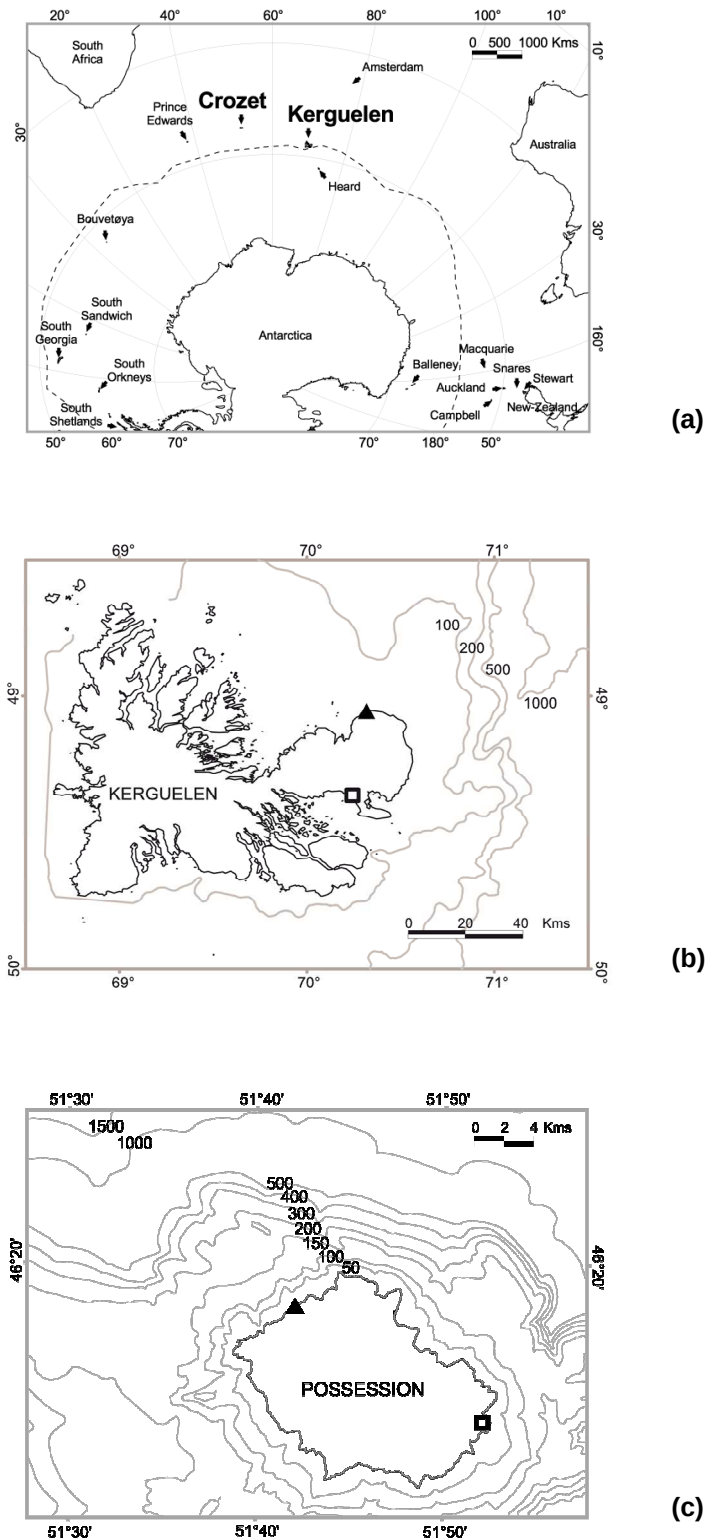


Fig. 1. (a) General location of the Kerguelen and Crozet Archipelagos in the Southern Ocean in relation to the Polar Front (dotted line). (b) Map of the Kerguelen Archipelago, with the location of the study colony of Kerguelen shags *Phalacrocorax verrucosus* (black triangle). The Port-aux-Français Station is represented by the white square. Kerguelen waters vary from 2 to 6 °C between winter and summer. (c) Map of Possession Island, Crozet Archipelago. The black triangle is the location of the study colony of Crozet shags *Phalacrocorax melanogenis* (Tremblay et al. 2005). The Alfred Faure Station is represented by the white square. Crozet waters vary between 4 and 8 °C between winter and summer.

Analysing dive data

Dive parameters were calculated using software designed by us for dive analysis (e.g. Tremblay & Cherel 2003). Dive data consist of a succession of depth values over time (Fig. 2). A dive is characterized by a descent phase, a bottom phase, and an ascent phase. We defined dive depth as the maximum depth reached during the dive. Dive duration was defined as the time difference between the moment of emergence at the sea surface and the preceding event of submergence. In accordance with the depth resolution of the TDRs, a dive was considered as taking place only when it was ≥ 1 m. Bottom time was expressed as the time spent in the zone below 80 % of maximum dive depth (Kato et al. 1999).

A surface Post-Dive Interval (PDI), enabling recovery, separates one dive from the next. In cases where blue-eyed shags flew from the sea surface to the sea surface between two successive dives, the PDI of the first dive was considered to have ended when the flight began. Flight periods were detected using techniques for describing behaviour associated with the use of ventrally attaching TDRs on flying avian divers (Tremblay et al. 2003, 2005).

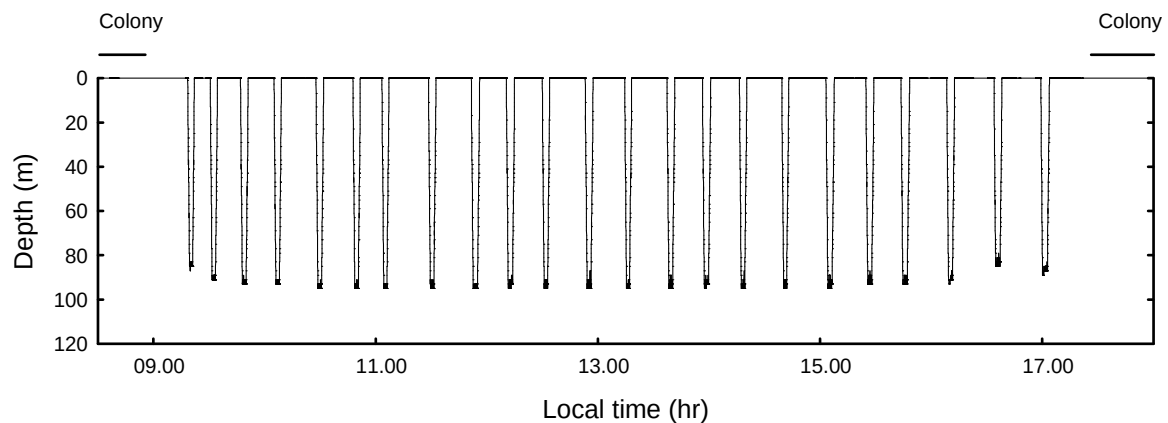


Fig. 2. Example of a complete daily sequence of dive profiles from a breeding male Kerguelen shag.

Behavioural Aerobic Dive Limit (bADL)

The aerobic dive limit is the dive duration after which there is a sudden increase in blood lactate concentration, due to an elevation in anaerobic metabolism. We estimated the bADL by plotting all data points of dive duration in relationship to PDIs according to Kooyman et al. (1980). The bADL occurs when there is an abrupt slope change in this relationship, and PDIs begin to rise exponentially with dive durations, reflecting the increase in blood lactate concentration. This change point is determined visually on a graphic bottom contour plot of the data. A bottom contour plot is used because the minimum values of PDIs corresponding to the longest values of dive durations are the most relevant physiologically (they represent the physiological limits of the species).

Optimal breathing

Walton et al. (1998) proposed that the PDI oxygen gain curve for birds has a biphasic shape caused by a change in the curve slope for dives longer than a given dive duration, generating a peak in the dive to PDI ratio. Such a dive to PDI ratio is called nonmonotonic. Walton et al. (1998) suggested this pattern was due to the unique respiratory physiology of birds, which possess both lungs and air sacs. According to these authors, because of the specific structure

of the respiratory tract of birds - a small parabronchial lung and large air sacs comprising a large proportion of the total body oxygen (O₂) storage capacity - the dive to PDI ratio peaks for dives lasting the time it takes to consume the volumes of O₂ contained in the respiratory tract of birds. Consequently, such dives have the proportionately shortest PDIs. This is because the surface recovery time corresponds only to the turnover time of the respiratory gases. Dives shorter than this duration correspond to a use of O₂ from the respiratory reserves. Longer dives correspond to a use of O₂ from the blood haemoglobin and skeletal muscle myoglobin stores. Eventually, when dive durations reach the bADL, haemoglobin and myoglobin stores are theoretically close to total depletion and metabolism switches towards anaerobiosis.

Using the Walton et al. (1998) model, we calculated the dive to PDI ratio and plotted it in relationship to dive duration. The peak value in the ratio and the corresponding dive duration were estimated graphically. To maximize foraging time spent underwater relative to the time spent on the surface recovering (time lost to foraging), divers should target dive durations with the highest dive duration to PDI ratio. We therefore examined how this prediction fit with the frequency distribution of dive durations from the data. Hereafter, by optimal dive duration, we mean the dive duration which corresponds to the peak in the dive to PDI ratio. Optimal PDI refers to the corresponding recovery period. We emphasize that our use of the word optimal refers only to the optimality which is conferred to the diver in terms of maximising its submergence period, and thus its potential foraging time

Modelling oxygen consumption and body oxygen reserves

The theoretical dive duration that achieves depletion of respiratory O₂ (optimal dive duration) is the dive duration at the peak in the dive to PDI ratio. After depletion of respiratory O₂, the additional dive duration that achieves depletion of haemoglobin + myoglobin respiratory O₂ is the bADL minus the optimal dive duration. The surface time taken to achieve complete turnover of respiratory tract gases, or respiratory O₂ replenishment time (optimal PDI), can be calculated as the optimal dive duration divided by the peak in dive to PDI ratio. Once respiratory O₂ is replenished at the surface, the time to complete haemoglobin + myoglobin O₂ replenishment is equal to the bADL divided by the dive to PDI ratio at the bADL (estimated graphically), minus the optimal dive duration.

Hence, the theoretical volume of body O₂ reserves can be calculated as the O₂ depletion times for the different body compartments multiplied by the VO₂, the theoretical O₂ consumption rate for diving. To evaluate the VO₂ (mL.min⁻¹.kg⁻¹), we estimated the Basal Metabolic Rate (BMR) of cormorants by fitting a curve on all the usable data in the literature obtained from respirometry measurements (Henneman 1983, Sato et al. 1988, Bryant & Furness 1995, Schmid et al. 1995, Grémillet et al. 2003, Enstipp et al. 2005, 2006). Measurements by Ricklefs & Matthew (1983) and Ancel et al. (2000) were not used because they represented respectively an outlying value and a measurement from birds resting on water. We obtained the following equation: $BMR = 6.33 \times M^{0.63}$ ($R^2 = 0.61$, $N = 7$, $P = 0.038$), where body mass (M) is in kg and BMR is in W.kg⁻¹. To estimate the factor ($\times BMR$) needed to calculate a deep diving metabolic rate, we used a value based on measures by Enstipp et al. (2006) on double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) diving to 10 m in varying water temperatures. We extrapolated the curve and obtained a value of deep diving metabolic rate equal to $6.2 \times BMR$ in 5 °C waters (temperatures encountered by Kerguelen shags in summer during deep dives). Since $BMR = (20.1 \times VO_2) / 60$ (Schmidt-Nielsen 1983), the VO₂ for deep diving Kerguelen shags is equal to $(6.2 \times BMR \times 60) / 20.1$.

RESULTS

Dive depth, dive duration and bottom time

We recorded 541 dives for the Kerguelen shag, occurring during a total of 25 foraging trips. Dive depths were distributed according to three main depth zones: dives around 10 m deep, dives around 40 m deep and dives around 90 m deep (Fig. 3). The maximum recorded dive depth was 108.5 m.

Maximum recorded dive duration was 321 s. Dive duration increased with maximum dive depth, then started levelling off for dives near 300 s long (Fig. 3). Concurrently, bottom times reached a peak near 200 s for dives 90 m deep before decreasing for dives reaching greater depths (Fig. 3). The maximum recorded bottom time was 241 s.

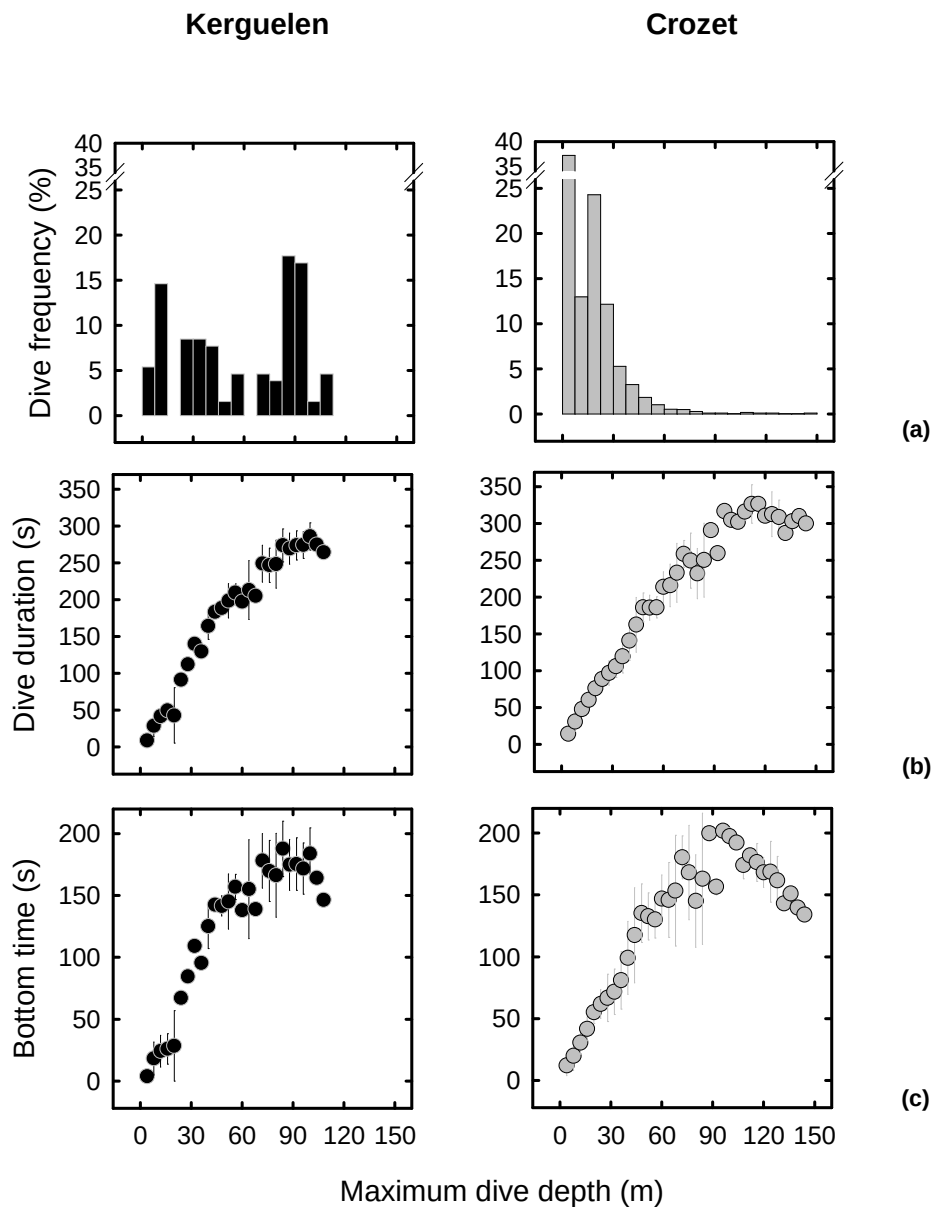


Fig. 3. (a) Dive frequency, (b) dive duration and (c) bottom time in relation to maximum dive depth in the Kerguelen shag and the Crozet shag (redrawn from Tremblay et al. 2005). Values are individual means averaged by depth class.

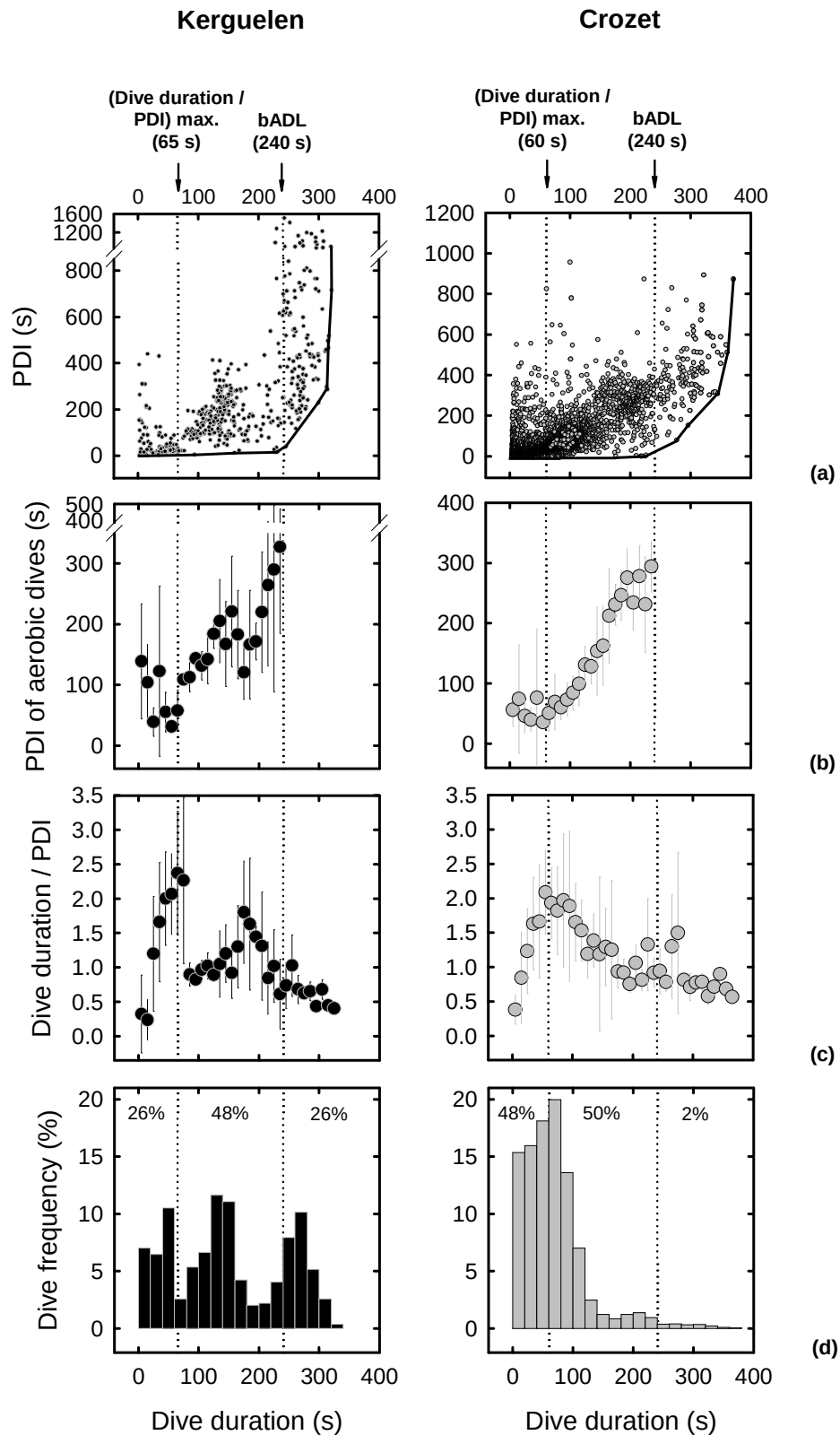


Fig. 4. Post-Dive Interval (PDI) and dive to PDI ratio in relation to dive duration in the Kerguelen shag and the Crozet shag (redrawn from Tremblay et al. 2005). **(a)** The behavioural Aerobic Dive Limit (bADL) is estimated close to 240 s in both species. **(b)** In both species, the PDI of aerobic dives increased with dive duration after the peak in dive to PDI ratio. Values are individual means averaged by dive duration class. **(c)** The peak in dive to PDI ratio is estimated around 65 s in the Kerguelen shag and 60 s in the Crozet shag. Values are individual means averaged by dive duration class. **(d)** Frequency distribution of dive durations. The percentages of dives lasting longer than the bADL were 2% and 26% in the Crozet shag and the Kerguelen shag, respectively.

PDI and dive to PDI ratio

A bottom contour plot of the relationship between PDI and dive duration for the Kerguelen shag was made and we detected a variation in the scattergram for dives lasting around 4 min (240 s) (Fig. 4). This was considered to be the bADL. Dive durations were distributed according to three modes (mode 1 near 50 s, mode 2 near 140 s, mode 3 near 280 s). Twenty-six percent of dives lasted longer than the bADL (Fig. 4).

The dive to PDI ratio peaked around 2.4 for dives lasting about 65 s (Fig. 4), before decreasing for longer dives. Dive to PDI ratio at the bADL was estimated to be 0.8.

Application of the model

From the above analysis, the optimal dive duration was found to be 65 s. Once respiratory O₂ was expended, the remaining dive duration to complete depletion of haemoglobin + myoglobin O₂ was then 175 s. The optimal PDI was 27 s. After the respiratory O₂ was replenished, the surface time to achieve haemoglobin + myoglobin O₂ replenishment was 273 s.

The BMR of a 2.45 kg Kerguelen shag was estimated at 3.6 W.kg⁻¹, or 10.7 mL O₂.min⁻¹.kg⁻¹. Deep diving metabolic rate was thus calculated as 66 mL O₂.min⁻¹.kg⁻¹. Assuming total body O₂ reserves are depleted in 4 min (bADL), we estimated the volume of body O₂ as equal to 647 mL or 264 mL.kg⁻¹. Assuming respiratory tract O₂ is depleted in 65 s, we assessed respiratory O₂ reserves as equal to 71 mL.kg⁻¹ or 174 mL. Haemoglobin + myoglobin O₂ stores could thus be calculated as 264-71 = 193 mL.kg⁻¹ or 473 mL. Finally, assuming a proportion of 20.95% of O₂ in atmospheric air, the full air volume of the respiratory tract was calculated as equal to 830 mL.

DISCUSSION

To breathe or not to breathe: optimality or plasticity?

The detailed study of Kerguelen shag dive parameters showed these were extremely close to those of the blue-eyed Crozet shag (Fig. 3, Fig. 4, Table 1, Table 2). In both species, dive durations increase with maximum dive depth before levelling off around 300 - 350 s, and bottom times reach a peak near 200 s before decreasing for deeper dives. Because the time used for vertical transit (descent and ascent) increases with dive depth, shags can only dive deeper than the depth where dive durations start levelling off, to the detriment of time spent at the bottom. In other words, shags can dive deeper than 100 m, but this does not result in increased dive durations. They have reached their physiological limits. These converging limits are also expressed by the noticeable overlap between the species for the values of bADL and the position of the peak in dive to PDI ratio.

Body size can influence diving performances, with large species capable of diving longer than smaller ones because they load greater O₂ stores and have a lower mass-specific metabolic rate (Schmidt-Nielsen 1983, Schreer & Kovacs 1997). However, in the present case, the body weight values for Kerguelen shags were close to those for the Crozet shags. Differences in sea water temperature between Crozet and Kerguelen might affect at-sea energy expenditure. However, the difference is of only 2 °C; this should not bring about a major difference in the metabolic rate (Enstipp et al. 2006). It appears these two species, living in different environments, are similarly designed and have similar constraints, with their physiologies leaving but little opportunity for difference between them.

Table 1. Mean body mass and main dive parameters for the Kerguelen shag and the Crozet shag (from Tremblay et al. 2005)

Parameter	Kerguelen shag	Crozet shag
Body mass (g)	2454 ± 254	2326 ± 250
Max. dive depth (m)	108.5	145
Max. dive duration (s)	321	371
Dive duration at dive duration plateau (s)	300*	350*
Dive depth at onset of dive duration plateau (m)	100*	120*
Max. bottom time (s)	241	241
Bottom time peak (s)	200*	200*
Dive depth at bottom time peak (m)	90*	90*

* Estimated graphically

Table 2. Dive and surface times to respectively deplete and replenish O₂ stores from the respiratory tract system and the blood haemoglobin + muscle skeletal myoglobin reserves in the Kerguelen shag and Crozet shag. These were calculated using the parameters in the bottom half of the table (PDI = Post-Dive Interval, bADL = behavioural Aerobic Dive Limit)

Parameter	Kerguelen shag	Crozet shag
Optimal dive duration (s)	65*	60*
Optimal PDI (s)	27	29
Time to deplete haemoglobin + myoglobin O ₂ (s)	175	180
Time to replenish haemoglobin + myoglobin O ₂ (s)	273	271
Peak in dive to PDI ratio	2.4*	2.1*
bADL (s)	240*	240*
Dive to PDI ratio at bADL (s)	0.8*	0.8*

* Estimated graphically

However, there was a significant divergence in foraging behaviours. These concerned the frequency distribution of dive durations (Fig. 3). At Kerguelen, dive depths were distributed according to three categories, corresponding approximately to dives 50, 140 and 280 s long. As a consequence, Kerguelen shags dived repeatedly beyond their bADL (26% of dives). Crozet shags, on the other hand, rarely dived longer than their bADL (2% of dives; reanalyzed from Tremblay et al. 2005). The majority of their dives were distributed around 60 s, thus close to the peak in dive to PDI ratio. Hence, the behavioural strategy of Crozet shags fits with optimal breathing, with birds targeting dives which bring the greatest amount of time directly dedicated to diving, and thus to foraging, *versus* surface recovery time. This corresponds to a strong mode of dive depth distribution in the 20 m depth zone (Fig. 3). Knowledge about the distribution of prey abundance is lacking in both localities, (Duhamel et al. 2005). Perhaps prey distribution at Crozet enabled shags to dive to depths compatible with breathing optimality. In a theoretical situation where benthic resources are distributed homogeneously in relation to depth, optimal breathing would certainly appear to be the most advantageous strategy. We know that the mean foraging range of Crozet shags is between 1

and 2 km (Tremblay et al. 2005). At Kerguelen, higher abundance or quality of prey from deeper waters could have motivated shags to dive in waters close to 90 m deep (Fig. 3), thus regularly exceeding the bADL and spending time and energy flying to and from distant foraging grounds (the closest 100 m isobath is 20 km from the colony, Fig. 1). This suggests that benthic resources were probably not uniformly distributed at Kerguelen, but instead were irregularly dispersed (patches). Blue-eyed shags demonstrate they are capable, regardless of the extent to which they are physiologically programmed, of adjusting their behaviour to environmental variation, an example of behavioural plasticity.

There was no clear evidence for the Kerguelen shag or the Crozet shag of a relationship between dive duration and PDI for dives less to or equal to 1 min, with such dives triggering recovery times close to optimality. According to the model by Walton et al. (1998), shags thus targeted surface periods necessary to perform complete turnover of respiratory gases, entirely replenishing the body O₂ reserves before diving again. Because the dive to PDI ratio peaked at similar values corresponding to similar dive durations in the Kerguelen and Crozet shags, we can infer that neither species had a higher level of O₂ resource depletion upon surfacing after sequential diving. In the same way, no difference between these variables was observed by Walton et al. (1998) in European shags (*Phalacrocorax aristotelis*) during three consecutive years, suggesting that different cormorant species may be alike in this respect. These authors suggested that this behaviour is suitable as an ideal strategy when a large proportion of underwater time is allocated to searching for prey. When a prey item is located, dive duration can be extended for prey manipulation or searching for other prey, because body O₂ stores have been previously filled to their maximum.

To conclude, the dive to PDI ratio of the Kerguelen shag also peaked slightly for dives lasting around 200 s (Fig. 4). These correspond roughly to dives reaching a maximum depth of 60 m. This depth zone corresponds to the zone of neutral buoyancy in blue-eyed shags (Cook et al. 2008). Diving at a depth where the buoyancy upthrust force and gravity cancel each other out might be an ideal strategy for swimming over food beds with the least expenditure of energy. In such a situation, maintaining perfect control of roll, pitch and yaw while hunting would be relatively easy, consequently leading to reduced O₂ consumption, and therefore shorter recovery periods. However, this depth zone was not particularly targeted by either the Kerguelen, or the Crozet shag.

Table 3. Optimal dive duration and optimal Post-Dive Interval (PDI) in several species of avian divers (Alcids, Cormorants, Penguins). Values of body mass come from Schreer & Kovacs (1997), blue-eyed shags excluded (present study). The respiratory tract (lung + air sacs) volume V (mL) can be estimated using the allometric equation $V = 0.126 \times M^{1.12}$ where M (g) is the body mass (Duncker & Güntert 1985). A simple theoretical diving metabolic rate can be calculated as the consumption of the total volume of O₂ contained in this volume of air (20.95%) during the optimal time of submergence. Comparison between species should be done acknowledging that different environmental conditions between the studies (dive depth, water temperature) and different propulsion systems between the species (foot-propelled *versus* wing-propelled) will influence diving metabolism.

Species	Common name	Study	Body mass	Optimal dive	Optimal	Respiratory	Diving metabolism
<i>Cepphus grylle</i>	Black guillemot	Walton et al. 1998	0.4	50	18	103	65
<i>Fratercula arctica</i>	Atlantic puffin	Wanless et al. 1988	0.5	15	2	133	223
<i>Uria aalge</i>	Common murre	Wanless et al. 1988	0.9	75	29	256	48
<i>Uria aalge</i>	Common murre	Walton et al. 1998	0.9	70	20	256	51
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	European shag	Walton et al. 1998	2.0	35	17	627	113
<i>Phalacrocorax melanogenis</i>	Crozet shag	Present study	2.3	60	29	734	67
<i>Phalacrocorax verrucosus</i>	Kerguelen shag	Present study	2.4	65	27	787	62
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Rockhopper penguin	Tremblay & Cherel 2003	2.3	90	30	734	45

Deep diving in blue-eyed shags

The Kerguelen shag upholds the reputation of blue-eyed shags for deep diving, as its performances are well within the upper limits found in the Cormorant family (Cooper 1986) and typical of those encountered in species of blue-eyed shags from other localities (Casaux & Barrera-Oro 2006).

It is important to point out that blue-eyed shags carry out dives in the cold sub-Antarctic waters during total daily sea periods that last for more than 6 hrs during the breeding season (e.g. Wanless et al. 1995, Tremblay et al. 2005). In comparison, breeding great Cormorants (*Phalacrocorax carbo*) from Greenland spend only 1 hr per day foraging at sea (Grémillet et al. 2001). The shallower dives observed in species from outside the blue-eyed shag complex may not represent the species' physiological limits, but simply reflect ecological factors, such as prey abundance. Building comparative models including foraging success (prey units and food load), clutch size, chick growth rate, time- and energy-budgets and the energetic value of prey will help answer this question.

Nevertheless, blue-eyed shags may be better adapted than their cousin species to endure the conditions of anoxia, high hydrostatic pressure and cold which prevail during deep dives in the Southern Ocean. A graphic extrapolation of bottom times in relation to dive depth (Fig. 3) suggests these shags could theoretically dive to 200 m if they spent 0 s at the bottom of the dive. Or, by considering a mean swim speed of 1.5 m.s⁻¹ (Schmid et al. 1995), a vertical descent and ascent, and 0 s spent at the bottom, these shags could theoretically dive to 290 m. Though such values are theoretical and do not take into account the fact that shags are benthic divers (a bottom period is necessary for hunting), nor the fact they might not actually be able to withstand the problems potentially arising at such depths due to the hydrostatic pressure (barotraumatism, nitrogen narcosis), they are indicative of the diving capacities of these animals and suggest potential large body O₂ stores.

There are few studies reporting how the dive to PDI ratio - or even the dive efficiency (bottom time/[dive+PDI]) - is related to dive duration in other avian divers. Values of optimal dive duration and optimal PDI for blue-eyed shags were close to those encountered in certain species of Alcids (Table 3). But they differ markedly from values for European shags (*Phalacrocorax aristotelis*), which were smaller by half. This suggests potentially greater respiratory O₂ reserves in blue-eyed shags compared to their European relatives. Unfortunately, available estimates of these volumes for cormorant species are scarce (Wilson & Quintana 2004) to non-existent.

Diving performances: using behaviour to better understand physiology.

We estimated body O₂ reserves of Kerguelen shags using a simple model. We illustrate how it is possible to use dive data to estimate O₂ depletion and replenishment rates, and estimate oxygen stores, adding to the model on avian breathing by Walton et al. (1998). Nonetheless, a certain number of reservations should be noted at the outset.

First, we are aware that because of the graphic method which is used for determining the bADL (Kooyman et al. 1980), our estimate should be set within a range of dive duration values rather than considered as a precise and absolute figure. Also, the definition of the aerobic dive limit is itself subject to debate (Butler 2001). The onset of anaerobic metabolism is certainly triggered earlier in the dive, although it would be used at a lower rate. We use the bADL to calculate total body O₂ stores, but O₂ is still present until the end of the dive as certain organs are purely aerobic. Yet, we suggest that O₂ reserves become severely depleted once dive duration passes the bADL and that the rate of consumption occurring afterwards is considerably lower than before. Hence, we may underestimate total O₂ stores. But we believe the error in overestimating by using the maximum dive duration is larger than the error in underestimating by using the bADL. Second, we use the model by Walton et al.

(1998) to estimate the turnover rate of respiratory tract air gases (and consequently all of which follows). This model has been discussed as being a reductionist mathematical model (Houston 2000, Parkes et al. 2002, Green et al. 2005, Halsey & Butler 2006) and it is true that it does not incorporate potential subtle physiological processes, such as possible unused O₂ reserves trapped in certain parts of the air sac system for example. Also, it has been argued that the presence of the particular morphological feature of birds (lungs plus air sacs) was not essential to produce a nonmonotonic dive to PDI ratio. This pattern could be generated independently, for example by the action of the aerobic and anaerobic metabolic pathways functioning simultaneously during submergence (Houston & Carbone 1996), or through behavioural adjustments, such as varying breathing frequency during surface recovery periods (Parkes et al. 2002). Yet, it predicts a peak in the dive to PDI ratio in avian divers (as found in blue-eyed shags) and proposes a physiological explanation for its presence: the end of the air tract O₂ reserve. In addition, to our knowledge this peak is observed in avian divers, but not in other taxa (Walton et al. 1998). Third, our estimation of air tract volume comes from dives that occur in the 10-30 m depth zone. Respiratory air volume adjustments in relation to dive depth can occur in cormorants to reduce the effect of buoyancy (Cook et al. in press). Thus, our estimate of air tract volumes should be valid for shallow dives, but is probably slightly smaller than what birds load for deep dives. Lastly, our estimates of the BMR and the deep diving metabolic rate come from studies on other species and under other conditions.

The aspect of our model most open to criticism, but also the most interesting feature, comes from the results themselves. On the one hand, we calculated the volume of the body O₂ reserves as equal to 264 mL.kg⁻¹. This is 3 to 6 times the value of the usable body O₂ reserves per kg estimated for seabirds or sea mammals (Butler 2001). On the other hand, the estimate of the respiratory tract air volume is quite realistic. This volume V (mL) can be predicted knowing body mass M (g) as $V = 0.126 \times M^{1.12}$ (Duncker & Güntert 1985; for lung volume see Maina & King 1984, Duncker & Güntert 1985). For a 2.45 kg Kerguelen shag, the result is equal to 787 mL, a value quite close to our own estimate of 830 mL.

These singular results have several consequences. First, we obtain the same respiratory tract volume (and thus diving metabolic rate) when we estimate this volume using our model or when we calculate it with the allometric equation. Since our estimate of the respiratory volume is the final output of our model, and is therefore based on all other estimates, our evaluation of the deep-diving metabolic rate of the Kerguelen shag appears credible. Although this agreement between methods is not an actual test of the model by Walton et al. (1998), it naturally leads to the suggestion that a theoretical diving metabolic rate for avian divers might easily be predictable. This could be done by simply using the respiratory tract volume given by the allometric equation and considering that metabolism is represented by consumption of the total proportion of O₂ (20.95%) contained in this volume of air during the optimal time of submergence. This would offer the possibility to those studying diving energetics of other species to compare their findings with these values. To date, these theoretical diving metabolic rates can be predicted for species for which data on optimal dive duration is already present in the literature (Table 3). In this case, results obtained for most species are roughly distributed between 45 - 65 mL O₂.min⁻¹.kg⁻¹, a range which is rather small (only two species show values superior to 100 mL O₂.min⁻¹.kg⁻¹). We stress the fact that these results come from studies carried out in different environmental conditions and that a species' diving metabolism is determined, among other things, by its body mass, plumage and blubber isolation capacity, dive depth, propulsion system and water temperature.

Second, either previous estimates of body oxygen stores in seabirds and sea mammals are considerably underestimated, or O₂ consumption falls drastically in the Kerguelen shag after respiratory stores (71 mL O₂.kg⁻¹) are depleted, with other metabolic pathways taking over. Phosphocreatine, for example, is a possible source of phosphorus for ATP, different from the main oxidative pathway (Butler & Jones 1997). The glycolytic pathway of anaerobiosis brings

quick energy with lactic acid as a waste product. Though seabirds or sea mammals generally prefer to execute aerobic dives (Butler & Jones 1997), evidence within the Cormorant family for an exponential increase in PDIs in relation to dive durations, suggesting the aerobic dive limit is exceeded, has been recorded in blue-eyed shag species (Schreer et al. 2001, Tremblay et al. 2005, present study). Increasing evidence thus suggests that blue-eyed shags may frequently use anaerobic metabolism to prolong dive duration and this may explain how they are capable of diving to such depths. Concurrently, heart rate and body temperature are important determinants of metabolic rate. A strong reflex bradycardia on diving has been detected in South-Georgian blue-eyed shags (*Phalacrocorax georgianus*), with heart rates capable of falling to 40 beats.min⁻¹ (Bevan et al. 1997). Such an intense response (2 to 3 times lower than resting heart rate) would significantly reduce O₂ consumption. These authors also measured strong local hypothermia, with abdominal temperatures of diving shags sometimes descending to 28 °C, corresponding to a drop of 12 °C compared to surface values at the beginning of a dive bout. This would save energy both in terms of Q₁₀ effect and thermoregulatory costs. To date, there are few publications in this area on cormorants. Yet, considering the available literature (Enstipp et al. 2001, Grémillet et al. 2005c), it appears blue-eyed shags may display the greatest bradycardiac and hypothermic responses to diving in the family. In addition, blue-eyed shags are notorious for lacking wing-spreading behaviour, an absence of display that may be symptomatic of certain thermoregulatory strategies (Cook & Leblanc 2007).

To summarize, oxygen stores in seabirds and sea mammals normally range between 40 and 85 mL.kg⁻¹ (Butler 2001). If we consider that Kerguelen shags possess the classical values of body O₂ stores found in other divers, most of their reserves should be depleted after 1 min of active submergence because they consume 60 – 70 mL.kg⁻¹ of O₂ during the first minute. Because the onset of the bADL occurs after 4 min of diving, a black box of 3 min remains unclear. The reason could be that our estimate of the deep diving metabolic rate of Kerguelen shags may be an over-evaluation. However, if our estimate is correct, Kerguelen shags could have means for drawing energy from non-oxidative metabolic pathways during the very early phase of the dive, thus saving O₂. In this context, and this may be the most important conclusion of our study, future work should seriously focus on the possibility that avian divers use a “mixed” diving metabolism – a simultaneous mix of aerobic and anaerobic pathways starting early in the dive (Carbone & Houston 1996), rather than a “switching” diving metabolism – one pathway at a time, with the switch to anaerobiosis occurring when O₂ stores are depleted. The ensuing new definition of the bADL would be the dive duration after which there is a noticeable drop (but not a halt) in the proportion of total metabolism which is aerobic, and a concomitant rise in the proportion which is anaerobic. Naturally, this would be expected to occur right after the respiratory system ceases to supply the blood with O₂, which we can consider to be at the peak in the dive to PDI ratio, at the optimal dive duration. In such a model, the effects of a mixed metabolism and the influence of the parabronchial lung become superimposed. In blue-eyed shags, the metabolism would be able to turn on a low proportion of O₂ after this bADL (near 1 min), because the proportion of anaerobic metabolism is sufficient. The total O₂ stores necessary for this would fit better with previous estimates in diving endotherms (Butler 2001).

Conclusion

In light of all this, using our model to explain so many complex physiological processes could be asking too much. It is a simple model that we deliberately pushed to its limits in order to explore certain parts of the process. Yet, we cannot reject it entirely, particularly if we consider how difficult it is to directly measure energetics of free-ranging animals. The model by Walton et al. (1998) is not validated by the present study; however, neither is it refuted. Nevertheless, it is clear that it is limited in its explanatory power, as it raises more

questions than it provides answers. Our work is primarily based on behavioural data. In the future, a complete understanding of the adaptations of the Kerguelen shag to deep diving will require a serious physiological approach.

Blue-eyed shags appear to be excellent study models, not only for exploring fields in behavioural ecology but also for testing avian respiratory models. We suggest that behavioural data can provide considerable amounts of information to those who wish to do such modelling, and should therefore be given regular and careful examination. The present study supports the use of comparative research to study closely related species in different geographical areas (or the detailed study of a population and its environment in the same locality over several years; Kato et al. 2001). In particular, using the same methods of investigation and similar analyses provide more detailed results, which are more readily interpretable. We stress the point that a cross-sectional study in a single locality only gives us a static picture of a situation, while animals, though limited physiologically, are actually capable of adjusting to a wide range of environments.

Acknowledgments We wish to thank D. Hyrenbach, K. Sato, A. Lamalle, F. Le Bouard, C. Marteau, L. Longuevergne, and V. Chartendraul, who provided extensive help in the field. Special thanks go to P. Blanchard for his advice on normality when the first version of the manuscript was written on a boat where cables broke regularly. We are grateful to F. Bailleul and F. Brischoux for precious comments on a previous version of the manuscript. Warmhearted thanks go to H.-R. Duncker for a most interesting exchange on respiratory systems in vertebrates. Thanks to J. Cook for his corrections of the English. Finally, we thank anonymous reviewers for their constructive recommendations during the revision process. This work was supported financially and logistically by the Institut Paul Emile Victor (IPEV - Program 394) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Annexe 6:

Behavioural adjustments to habitat heterogeneity in a coastal seabird

En preparation

In preparation

Behavioural adjustments to habitat heterogeneity in a coastal seabird

*Lescroël A, Cook TR, Cherel Y, Bost C-A

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

*Corresponding author: lescroel@cebc.cnrs.fr

Abstract An individual's foraging strategy is a key trait of his life-history and, as other behavioural traits, is susceptible to be highly flexible. Alternative foraging strategies may coexist at a microgeographical scale but have been the subject of only very few thorough studies in highly mobile organisms like birds. Using the Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*) as a study model and telemetry techniques to compare foraging behaviour in two contrasted environments, we show that differences in bathymetry and prey characteristics may lead to the emergence of specific foraging strategies. In a colony facing the open sea, large-sized shags (2458 ± 238 g) produce a high foraging effort to reach distant but likely abundant prey, undergoing relatively long trips (6.0 to 6.2 h) during which they performed deep benthic dives (mean dive depth: 40 to 67 m). In another, bay-protected, colony, small-sized shags (1818 ± 215 g) reached closer and shallower prey (mean dive depth: 16 to 20 m) during frequent short trips (4.2 to 5.2 hours), but, at least during the study year, prey did not seem abundant enough to allow an optimal chick growth. We discuss these findings with regard to optimal foraging and diving theories, and suggest that the foraging behaviour of coastal predators could be as much influenced by ecological factors as by phylogenetic constraints.

INTRODUCTION

By its influence on individual phenotypes, environmental heterogeneity is a necessary condition for the emergence, the preservation and the evolution of biological diversity. While environmental heterogeneity generally increases with area size (Bell et al. 1993), a strong variation also exists at very small spatial scales, in lake sediment characteristics (Johnson & Ostrofsky 2004) as well as in nutritional elements of forest soils (Palmer 1990) or in physical characteristics of oceanic water masses (Hunt et al. 2002). Unlike many observations in the plant kingdom (Linhart & Grant 1996), there is few evidence of the adaptive nature of phenotypic differentiation at the microgeographical scale in animals (yet see Endler 1995, Blondel et al. 1999, Rundle & Schluter 2004).

According to life-history theory (Roff 1992; Stearns 1992), foraging strategy is a key-trait in the way of an organism copes with environmental constraints. This is particularly true during the breeding period since it will affect both adult and offspring survival. For a same species, alternative foraging strategies may coexist at a microgeographical scale and have consequences on morphological or demographical traits (e.g. Hori 1993; Annett and Pierotti 1999). However, most studies on phenotypic variation focused on morphological traits to the detriment of behavioural or physiological ones (Kingsolver et al. 2001) because of the difficulty in quantifying the latter. Testing potential links between predator foraging strategy

and local prey resources also remains challenging in the field (Pulido and Diaz 1997; Vucetich et al. 2002), and particularly in the marine environment (Grémillet et al. 2004b) where predators typically operate out of sight.

The development of bio-logging, i.e. animal-attached remote sensing, for the last 20 years has allowed researchers to investigate the behaviour of free-ranging marine animals (see Wilson et al. 2002 for review). It appears now that individual marine predators may exhibit high magnitude variations in their foraging strategies according to changes in prey abundance and distribution (e.g. in sharks: Sims et al. 2005; in marine mammals: Boyd 1999, Georges et al. 2000; in seabirds: Grémillet et al. 2004b, Lescroël & Bost 2005). In seabirds, there have been very few thorough studies on the links between foraging strategy variation and environmental variation at a microgeographical scale (Lescroël and Bost 2005; Wilson et al. 2005). Since in coastal areas the increased productivity, compared to pelagic waters (e.g. Bucciarelli et al. 2001), is accompanied by increased spatiotemporal heterogeneity (Hunt & Schneider 1987), we chose to investigate these links in a coastal seabird.

The Kerguelen shag (*Phalacrocorax verrucosus*) was considered as a good study model for three additional reasons. First, it is an inshore feeder, sedentary all year-round, and thus dependent on local food resources nearby its colony. Second, Kerguelen archipelago, from where it is endemic, has a very indented coast and holds a high variety of coastal microhabitats. Third, the species exhibits extensive morphological variation depending on the colony localisation (Bost et al. 1992). All these characteristics suggest that strong selective pressures from the local environment act on the foraging behaviour of Kerguelen shags.

Shags are foot-propelled benthic feeders and have exceptional diving ability (e.g. Wanless et al. 1995, Tremblay et al. 2005). By monitoring at a fine scale the foraging behaviour of Kerguelen shags in contrasted marine environments, we tested how coastal foragers respond to the spatial variation of their resources at a microgeographical scale. Chick growth mainly being the outcome of parental foraging and provisioning strategies through food supply (Schreiber and Burger 2002), we monitored it in parallel. We hypothesized that (1) foraging strategies (in terms of effort, success and targeted prey) would differ among individuals breeding in colonies whose immediate environments differ in terms of bathymetry and prey diversity, and (2) these “local” strategies should lead to the same outcome in terms of chick production, if shaped by local selective forces.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

The study took place during the 2003/04 austral summer at Kerguelen Archipelago. We studied two colonies localized in contrasted habitats, 54 km apart (Fig. 1): one in the largest sheltered bay of the archipelago (Île Mayès) and one exposed to the open sea, northeast of the archipelago (Cap Cotter), hereafter called Closed Sea and Open Sea, respectively. Located on a low rocky shore edged with a kelp belt, the Open Sea colony has direct access to the relatively rich benthic ichthyofauna of the shelf's neritic waters (Duhamel et al. 2005), compared to the rest of the sub-Antarctic zone. The Closed Sea colony is located at the western part of the Morbihan Gulf, a sheltered bay of about 700 km² with shallow waters, kelp belts, muddy sand and a low tidal amplitude. The Morbihan Gulf ecosystem is a simple but productive one, which supports important populations of meso- and macrozooplankton (Razouls et al. 1997, Bocher et al. 2001).

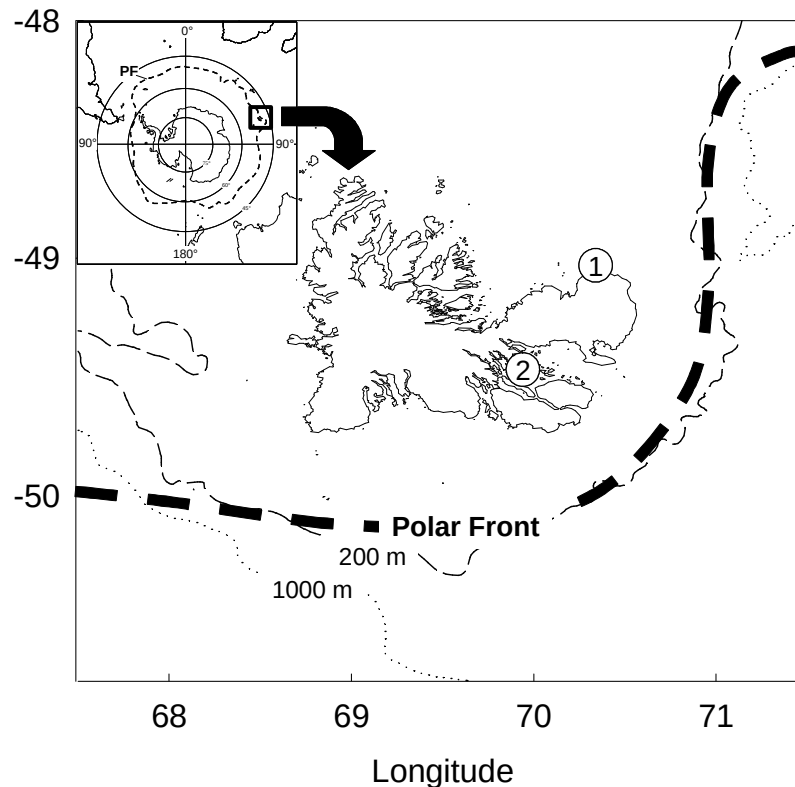


Fig. 1. Map of Kerguelen Archipelago (48°45'–50°00' S, 68°45'–70°58' E) showing the both study sites: (1) Open Sea (Cap Cotter), (2) Closed Sea (Île Mayès, Morbihan Gulf).

Device attachment

To study the foraging behaviour of breeding Kerguelen shags, we deployed a total of 33 time-depth recorders (TDRs). We used Mk9 TDRs (67 x 17 x 17 mm, 30 g, Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) which recorded depth (resolution of 0.5 m), temperature (resolution of 0.05 °C) and light level every second. We equipped 16 incubating birds (8 at Open Sea and 8 at Closed Sea) between the 5th and 22nd of December 2003 and 17 birds with chicks (8 at Open Sea and 9 at Closed Sea) between the 22nd of December 2003 and 23rd of January 2004, with a balanced sex-ratio.

The devices were streamlined to reduce hydrodynamic drag (Culik et al. 1994). Birds were captured next to the nest after being relieved by their mates using a noose at the end of a 4 m fishing pole. Care was taken to minimize stress after capture by covering the bird's head with a hood while being handled (6 to 11 min). The devices were ventrally attached (Tremblay et al. 2003) with Tesa® tape. Birds were weighed, measured, marked with serial numbers painted on the breast with picric acid and then released towards the sea. Birds were recaptured after at least one foraging trip. They were then weighed again, and the devices were subsequently redeployed on different individuals. All devices were recovered, except for one on a female from the Open Sea group that fed a thermally emancipated chick and did not come back to the colony before our departure, and one on a female from the Closed Sea group that came back without the TDR.

Time budget

The ventral attachment technique made it possible to visually determine the beginning and the end of the foraging trip as well as the flights by simultaneous reading of depth, light, and

temperature profiles in relation to time (Tremblay et al. 2003, 2005). Moments at the colony were characterized by higher temperatures while departures at sea were distinguished by a drop in temperature and oscillations in the light signal. When landing on sea, temperature dropped rapidly and the light profile showed low values. Flights at sea were characterized by rises in temperature and by high and oscillating lights values. When flights occurred after a dive, the flight duration was removed from the post-dive interval duration calculated for this dive. The end of the foraging trip was indicated by a temperature increase and stable light values following a flight. The ventral attachment technique therefore enabled the accurate study of time budget per trip for each equipped bird.

For four of the birds (three from Open Sea and one from Closed Sea), trip duration was considerably shorter and number of dives was significantly lower compared to the other birds (e.g. 0 to 3 dives), indicating that they did not perform foraging trips. They were not included in further analysis and we consequently worked with a total of 26 individual data files (11 at Open Sea and 15 at Closed Sea).

Diving data analysis

Dive parameters were analysed using dedicated dive analysis software (MultiTrace, Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to determine dive depth, dive duration, bottom time, post-dive interval duration, and duration and vertical velocity of the descent / ascent phases (Fig. 2). Bottom time, i.e. the time spent around the maximum depth, was defined by the period spent at a depth equal to at least 60 % of the maximum depth with a vertical speed smaller than 0.5 m s⁻¹. These values enabled to locate the inflexion points that clearly separate a smooth and swift descent or ascent phase from a slower and ragged bottom phase, and were chosen after visually testing several other values. The determination of each parameter was visually verified for each dive. According to the depth resolution of TDRs, a dive was assumed to occur when the maximum depth was > 1 m and when its duration was > 2 s. Shags being benthic feeders, we assumed that the bottom time of a dive corresponds to the time spent in the feeding zone. We therefore calculated the diving efficiency (bottom time/[dive duration + post-dive interval duration], Ydenberg and Clark 1989) for dives having a bottom phase. For comparison of specific dive parameters (e.g. maximum depth, dive duration), dives were treated independently.

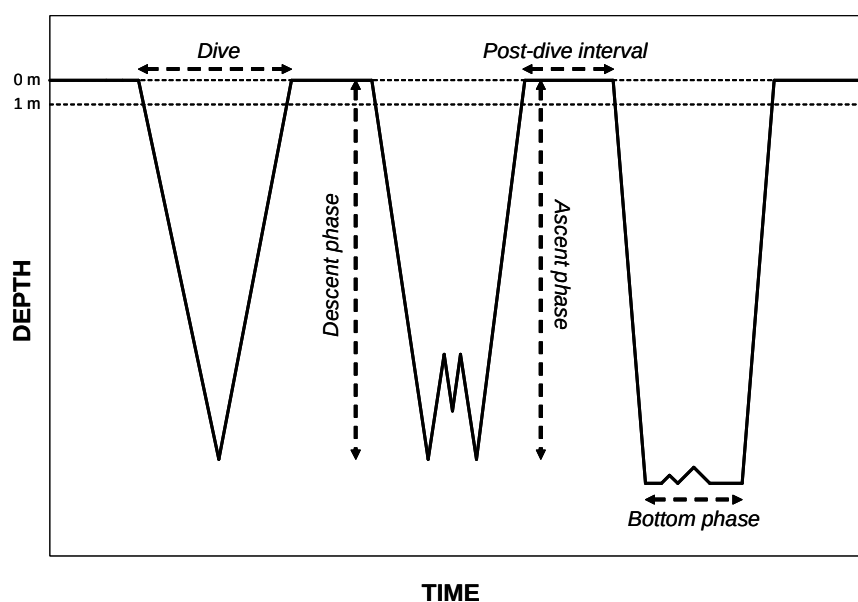


Fig. 2. *Phalacrocorax verrucosus*. Stylized dive profiles showing the main elements of a dive cycle.

Feeding frequency and effect of instrumentation

We estimated the effect of the instrumentation by comparing foraging trip duration between instrumented and non-instrumented birds. For that, we painted a mark on the breast of 14 to 32 incubating birds in Open Sea and Closed Sea without catching them, using a brush dipped in picric acid with a long handle. We were then able to know at a distance which one of the mates (marked or not) was at sea and which one was on the nest. Hence, the foraging trip durations and the number of trips per day were visually assessed for non-instrumented birds by seven observations per day (between dawn and dusk) for incubation and chick guard stages during 4 to 6 days. To compare trip durations between sites and stages, we used individual means for each bird.

Foraging effort and success

We used four indexes of foraging effort: (1) number of foraging trips per day, (2) foraging trip duration, (3) percentage of time spent flying and diving during a foraging trip, as they are both energetically expensive behaviours (Bevan et al. 1997), (4) daily dive rate (i.e. the vertical distance travelled during a trip multiplied by the number of trips per day; Boyd et al. 1994).

We used two indexes of foraging success: (1) a specific index: body mass change of equipped birds (both absolute and relative to departure body mass), between trip departure and return, and (2) a more integrative value: chick growth and chick body condition. We followed chick growth in 20 nests at Open Sea and 15 nests at Closed Sea. Hatching rank was recorded and chicks were marked with temporary numbered Tesa® tape bands on tarsi. Biometry (wing length, tarsus length, skull length = head + bill) and body mass of the chicks were measured every two days during two weeks at Open Sea and every day during one week only at Closed Sea due to logistical obligations. Hence, growth rates of structural elements and body mass were obtained for the linear growth phase (8-20 days old) at both Open Sea and Closed Sea colonies. We used a principal component analysis to extract a factor score (PC1) from the growth rate of the wing, tarsus and skull. PC1 was used as an index of size and we used the residuals of a linear regression of body mass on size as an index of body condition.

Diet

We only sampled birds that had gained significant body mass after their foraging trip (>50g) and that we were able to catch before they fed their chicks. The stomach contents were collected using the non-destructive method of water off-loading (Wilson 1984). One to three successive flushes were performed. We also opportunistically collected any spontaneous regurgitation from equipped birds as well as from other breeding birds or chicks. Stomach contents were stored frozen until analysis. At the laboratory, the contents were sorted into different categories of prey: fish, annelids, cephalopods and crustaceans. Species were identified to the lowest possible taxonomic level using Gon and Heemstra (1990), Williams and McEldowney (1990) and our own reference collection.

Statistics

Data were analyzed statistically using Systat 7.0 and Genstat 8. Values are given as means $\pm$ SD unless stated otherwise. Comparisons of trip durations and indexes of foraging effort and success between sites and breeding stages, as well as comparisons of chick growth rates and

condition between sites and hatching ranks, were made using Student's *t*-test or ANOVA. The effect of site and stage on dive parameters was analysed using residual maximum likelihood analyses (REML, Patterson and Thompson 1971). Site and stage were entered as fixed factors and bird identity as a random factor. The effect of fixed factors was then determined by comparing Wald statistics with *F*-distributions. Normality and homoscedasticity were tested when using parametric tests, and logarithmic transformations were carried out when necessary. Significance was assumed for $p < 0.05$.

RESULTS

Trip length and effect of instrumentation

Whatever the breeding stage, Closed Sea shags performed shorter foraging trips than did Open Sea ones (Table 1, $F_{1,26} = 10.54$, $p < 0.01$). At both sites, shags tended to reduce trip length during chick guard ($F_{1,26} = 2.00$, $p = 0.17$). Foraging trip duration did not differ significantly between instrumented and non-instrumented birds (Table 1).

Table 1. *Phalacrocorax verrucosus*. Foraging trip duration (hours) of Kerguelen shags (mean $\pm$ SD). n = the number of pairs for non-instrumented birds and the number of individuals for TDR birds. Total number of trips is indicated in parenthesis. Statistics indicate comparison results between instrumented and non-instrumented birds (Student *t*-test).

Set	Incubation		Chick guard	
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea
Non-instrumented birds	6.2 $\pm$ 1.5 n = 10 (265)	5.2 $\pm$ 0.8 n = 10 (107)	6.0 $\pm$ 1.4 n = 6 (14)	4.2 $\pm$ 1.7 n = 6 (123)
TDR birds	3.7 $\pm$ 3.2 n = 5	6.3 $\pm$ 1.6 n = 7	4.0 $\pm$ 2.1 n = 6	3.1 $\pm$ 1.9 n = 8
Statistics	$t_{4,9,15} = 1.65$ p = 0.16	$t_{7,3,17} = 1.36$ p = 0.21	$t_{10,12} = 0.38$ p = 0.71	$t_{12,14} = 1.14$ p = 0.28

Dive parameters

For a same site, none of the dive parameters did vary significantly between breeding stages. Among all foraging dives, the deepest reached 109 m at Open Sea and 56 m at Closed Sea, and the longest lasted 321 s at Open Sea and 192 s at Closed Sea. Though shags from both sites mostly performed benthic dives (85.0 and 76.3 % at Open and Closed Sea, respectively), they exhibited large differences in terms of depth use (Fig. 3; Two-sample Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.625$, $p < 0.001$). Both exhibited diving modes at 5-10 m and 25-35 m depth, but Closed Sea shags performed almost 90 % of their dives at depth shallower than 20 m, whereas Open Sea shags performed about 30 % of their dives at depth deeper than 55 m (i.e. the maximal dive depth at Closed Sea), exhibiting a third mode at 85-95 m (6 individuals).

Furthermore, all along the breeding cycle, Open Sea shags performed dives two to four times deeper and two to three times longer than Closed Sea birds (Table 2). Open Sea shags consequently spent much more time recovering at the surface, as exhibited by their post-dive intervals two to seven times longer than Closed Sea birds. To reach these deeper depths, Open Sea shags descended at a higher rate (in terms of vertical speed). During a dive, they also spent more time at the bottom. On the other hand, shags from Closed Sea showed a better diving efficiency, driven by much shorter dive durations and post-dive interval durations.

Table 2. *Phalacrocorax verrucosus*. Characteristics of foraging dives from 26 Kerguelen shags instrumented with TDRs. n = the number of instrumented birds. The total number of analyzed dives is indicated in parenthesis.

	Incubation		Chick guard		REML analysis		
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea	Site	Stage	Interaction
n	5 (161)	7 (893)	6 (310)	8 (1247)	2611	2611	2611
Dive depth (m)	40.0 ± 21.8	19.9 ± 14.3	67.3 ± 22.8	15.5 ± 11.6	$F_{1,25} = 12.67$ $p < 0.01$	$F_{1,25} = 0.52$ $p = 0.48$	$F_{1,25} = 1.35$ $p = 0.26$
Dive duration (s)	142.1 ± 60.9	89.1 ± 54.4	217.8 ± 65.7	75.4 ± 45.7	$F_{1,25} = 9.22$ $p < 0.01$	$F_{1,25} = 0.72$ $p = 0.40$	$F_{1,25} = 1.80$ $p = 0.19$
Bottom time (s)	88.3 ± 34.8	61.5 ± 39.8	125.6 ± 37.0	55.3 ± 32.1	$F_{1,25} = 12.47$ $p < 0.01$	$F_{1,25} = 0.72$ $p = 0.40$	$F_{1,25} = 2.30$ $p = 0.14$
Post-dive interval duration (s)	326.5 ± 222.9	126.2 ± 71.0	470.0 ± 197.9	64.3 ± 71.0	$F_{1,25} = 16.77$ $p < 0.01$	$F_{1,25} = 0.06$ $p = 0.81$	$F_{1,25} = 3.24$ $p = 0.08$
Descent rate (m s ⁻¹)	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.4	1.4 ± 0.1	1.2 ± 0.1	$F_{1,25} = 5.03$ $p = 0.03$	$F_{1,25} = 0.58$ $p = 0.45$	$F_{1,25} = 0.47$ $p = 0.50$
Ascent rate (m s ⁻¹)	1.4 ± 0.1	1.3 ± 0.6	1.4 ± 0.2	1.5 ± 0.3	$F_{1,25} = 0.00$ $p = 1.00$	$F_{1,25} = 0.35$ $p = 0.56$	$F_{1,25} = 0.16$ $p = 0.48$
Diving efficiency #	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.1	$F_{1,25} = 16.18$ $p < 0.01$	$F_{1,25} = 2.69$ $p = 0.11$	$F_{1,25} = 4.32$ $p = 0.05$

Diving efficiency = bottom time / (dive duration + post-dive interval duration)

Table 3. *Phalacrocorax verrucosus*. Indexes of foraging effort (means $\pm$ SD). Number of trips and trip duration are from non-instrumented Kerguelen shags and other indices are from 26 shags instrumented with TDRs in 2003. n = the number of pairs for non-instrumented birds and the number of individuals for TDR birds.

	Incubation		Chick guard		Two way ANOVA		
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea	Site	Stage	Interaction
Number of foraging trips (trip day ⁻¹)	1.3 $\pm$ 0.5 n = 10	1.5 $\pm$ 0.6 n = 10	1.4 $\pm$ 0.7 n = 6	1.7 $\pm$ 0.6 n = 6	F _{1,26} = 7.76 p < 0.01	F _{1,26} = 3.39 p = 0.07	F _{1,26} = 0.66 p = 0.42
Foraging trip duration (h)	6.2 $\pm$ 1.5 n = 10	5.2 $\pm$ 0.8 n = 10	6.0 $\pm$ 1.4 n = 6	4.2 $\pm$ 1.7 n = 6	F _{1,26} = 10.54 p < 0.01	F _{1,26} = 2.00 p = 0.17	F _{1,26} = 1.42 p = 0.24
Daily dive rate (km day ⁻¹)	2.50 $\pm$ 1.83 n = 5	3.03 $\pm$ 1.87 n = 7	4.94 $\pm$ 1.66 n = 6	3.57 $\pm$ 2.22 n = 8	F _{1,26} = 0.29 p = 0.60	F _{1,26} = 3.74 p = 0.07	F _{1,26} = 1.51 p = 0.23

Table 4. *Phalacrocorax verrucosus*. Body mass changes of equipped birds (means $\pm$ SD). n = the number of individuals.

	Incubation		Chick guard		Two way ANOVA		
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea	Site	Stage	Interaction
Absolute body mass change (g)	90.0 $\pm$ 124.5 n = 5	69.6 $\pm$ 81.8 n = 7	100.0 $\pm$ 168.1 n = 6	9.4 $\pm$ 106.0 n = 8	F _{1,26} = 1.33 p = 0.26	F _{1,26} = 0.27 p = 0.61	F _{1,26} = 0.53 p = 0.47
Relative body mass change (%)	3.2 $\pm$ 4.1 n = 5	4.4 $\pm$ 4.6 n = 7	3.9 $\pm$ 7.4 n = 6	1.1 $\pm$ 5.4 n = 8	F _{1,26} = 0.14 p = 0.71	F _{1,26} = 0.39 p = 0.54	F _{1,26} = 0.96 p = 0.34

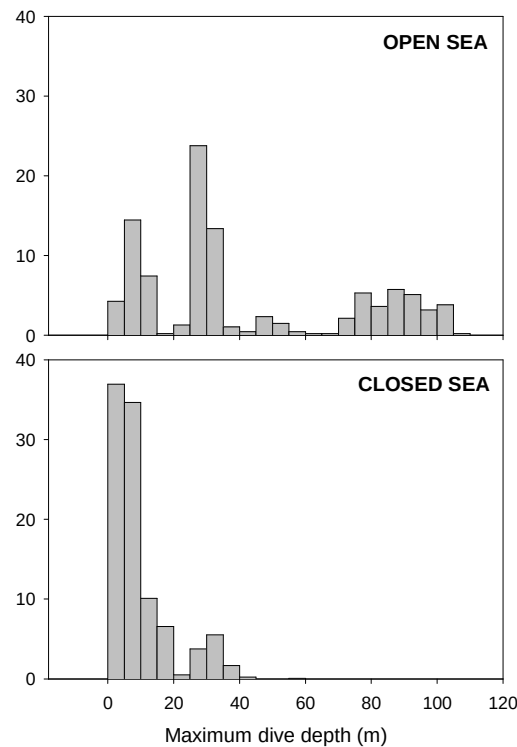


Fig. 3. *Phalacrocorax verrucosus*. Frequency distribution of dive depth at Open Sea (n = 471 dives) and Closed Sea (n = 2140 dives). Data are from Time-Depth Recorders.

Foraging effort

On a daily basis, Closed Sea shags performed a higher number of shorter trips than did Open Sea ones (Table 3). At both sites, shags tended to increase the number of trips and to reduce their length during chick guard. Globally, this led to the same amount of daily time dedicated to foraging, i.e. 7.2 to 8.2 h day⁻¹, whatever the site or the breeding stage. There were nonetheless two main differences between the at-sea time budgets of both sites (Fig. 4):

- (1) at Closed Sea, the proportion of at-sea time dedicated to diving, thus to active foraging, was 1.2 to 1.9 higher ($F_{1,26} = 10.91$, $p < 0.01$);
- (2) at Open Sea, shags flew 2.0 to 3.2 times longer than at Closed Sea ($F_{1,26} = 20.24$, $p < 0.01$).

Though dive frequency was higher at Closed Sea (25 ± 22 vs 16 ± 20 dives h⁻¹ at Open Sea during incubation, 35 ± 18 vs 5 ± 2 dives h⁻¹ at Open Sea during chick guard, $F_{1,26} = 8.04$, $p = 0.01$), daily dive rates did not differ between sites nor between stages, despite a trend to increase during chick guard (Table 3).

Foraging success

Shags from Open Sea tended to come back to their colony with a higher absolute mass gain than shags from Closed Sea, and with a higher relative mass gain during chick guard, despite a high inter-individual variation that led to statistical non-significance (Table 4). At both sites, shags fed mainly on demersal fish species of the Kerguelen inshore waters (Duhamel et al. 2005), and to a lesser extent on annelids (Table 5). *Lepidonotothen mizops* and *Harpagifer kerguelensis* were the most frequent fish species found in Open Sea stomach contents, whereas *Notothenia cyanobranchia* and *L. mizops* dominated in Closed Sea contents.

Annelids occurred much more frequently at Closed Sea compared to Open Sea (in 43% of the stomach contents *vs* 10%, respectively).

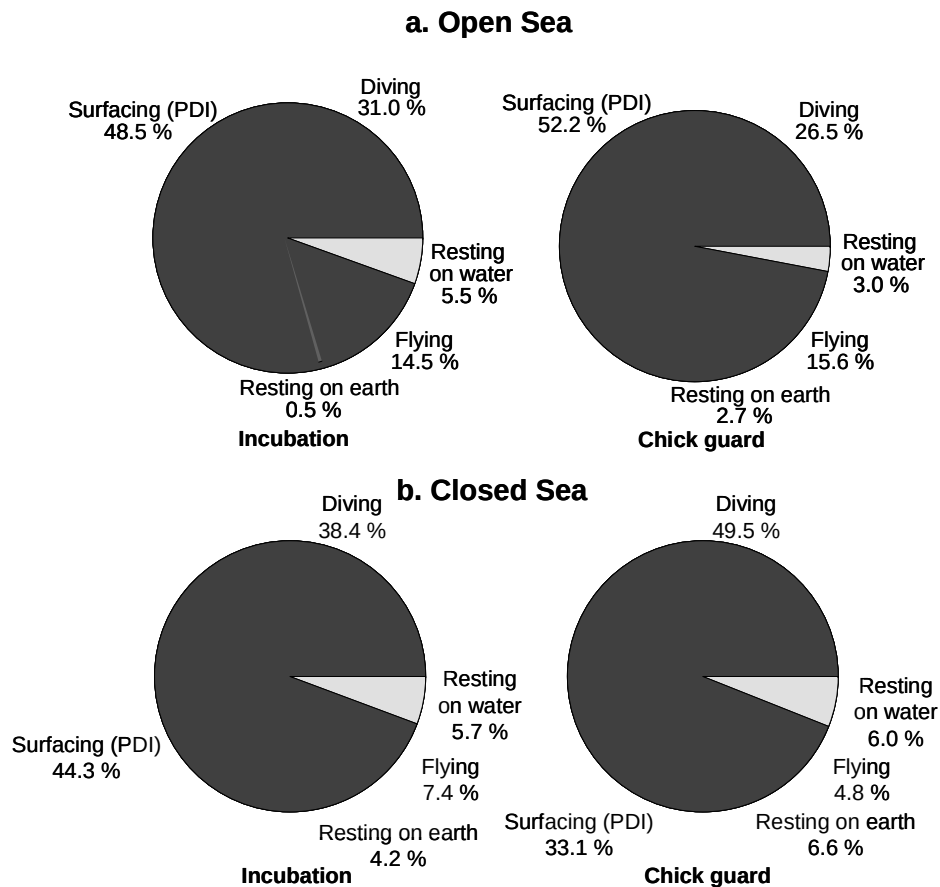


Fig. 4. *Phalacrocorax verrucosus*. Time budget of incubating and chick rearing Kerguelen shags during a foraging trip: a at Open Sea, and b at Closed Sea.

Chick growth

During the linear growth phase, there was no significant difference in growth rate of body mass between both sites, but the Closed Sea broods showed more pronounced signs of brood reduction (Table 6). Indeed, even if first- and second-hatched chicks grew at about the same rate at both sites, the remaining third-hatched chicks lost mass at Closed Sea. During both stages, hatching rank had a significant effect on growth rate, with first-hatched chick growing faster than the rest of the brood. This effect was significantly stronger at Closed Sea. Moreover, chicks from Closed Sea were in a much poorer condition than were those from Open Sea.

Table 5. *Phalacrocorax verrucosus*. Prey species identified from the stomach contents of 17 Kerguelen shags (10 at Open Sea, 7 at Closed Sea). *n* = number of items; %*n* = *n* as percentage of all samples; FO = frequency of occurrence; %FO = FO as percentage of all samples.

Species	Open Sea				Closed Sea			
	<i>n</i>	% <i>n</i>	FO	%FO	<i>n</i>	% <i>n</i>	FO	%FO
Fish								
Nototheniidae								
<i>Gobionotothen acuta</i>	5	5.38	1	10.0	4	9.1	3	42.9
<i>Lepidonotothen mizops</i>	48	51.61	5	50.0	15	34.1	4	57.1
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	7	7.53	3	30.0	18	40.9	6	85.7
<i>Paranotothenia magellanica</i>	2	2.15	2	20.0	0	0.0	0	0.0
Harpagiferidae								
<i>Harpagifer kerguelensis</i>	17	18.28	6	60.0	4	9.1	2	28.6
Channichthyidae								
<i>Channichthys rhinocerotus</i>	5	5.38	4	40.0	0	0.0	0	0.0
Unidentified fish	1	1.08	1	10.0	0	0.0	0	0.0
Annelids								
Polynoidae								
Unidentified Polynoidae	6	6.45	1	10.0	3	6.8	3	42.9
Cephalopods								
Octopodidae								
<i>Benthoctopus thielei</i>	1	1.08	1	10.0	0	0.0	0	0.0
Crustaceans								
Decapoda								
<i>Halicarinus planatus</i>	1	1.08	1	10.0	0	0.0	0	0.0

Table 6. *Phalacrocorax verrucosus*. Growth rate of body mass and index of body condition in 48 chicks of Kerguelen Shag during the linear growth phase (8-20 days old). *n* = the number of chicks, H₁ = first-hatched chick, H₂ = second-hatched chick and H₃ = third-hatched chick.

	<i>n</i>	Open Sea	Closed Sea	Two way ANOVA		
				Site	Hatching rank	Interaction
		24	24			
Growth rate (body mass: g day ⁻¹)						
H ₁		48.9 ± 15.1	56.1 ± 15.1	F _{1,48} = 1.77 p = 0.19	F _{2,48} = 11.55 p < 0.01	F _{2,48} = 3.49 p = 0.04
H ₂		26.6 ± 17.0	34.3 ± 27.4			
H ₃		37.5 ± 17.7	-6.5 ± 2.1			
Index of body condition (no unit)						
H ₁		31.7 ± 29.1	0.3 ± 24.8	F _{1,48} = 23.01 p < 0.01	F _{2,48} = 3.07 p = 0.06	F _{2,48} = 1.75 p = 0.19
H ₂		33.8 ± 24.4	-26.1 ± 37.6			
H ₃		16.2 ± 6.1	-58.2 ± 41.4			

Table 7. *Phalacrocorax verrucosus*. Theoretical mean heart rate ($\pm$ SD) during a foraging trip, calculated from time budgets at sea for 26 shags instrumented with TDRs (this study) and published activity-specific heart rate data (Bevan et al. 1997). n = the number of instrumented individuals.

	Incubation		Chick guard		Two way ANOVA		
	Open Sea	Closed Sea	Open Sea	Closed Sea	Site	Stage	Inter-action
Theoretical mean heart rate (beat min ⁻¹)	224.2 $\pm$ 26.8 n = 5	204.9 $\pm$ 19.6 n = 7	230.8 $\pm$ 11.1 n = 6	182.1 $\pm$ 9.8 n = 8	F _{1,26} = 24.74 p < 0.01	F _{1,26} = 1.42 p = 0.25	F _{1,26} = 4.60 p = 0.04

DISCUSSION

Effect of instrumentation

The mass load of a device may increase the cost of flight (Caccamise and Hedin 1985), but TDRs only accounted for 1.5 % of bird body mass and are therefore unlikely to have significantly impacted the energetic budget of equipped shags (Kenward 1987). Additionally, the drag effect can also reduce swimming speed or increase the cost of transport in water (Wilson et al. 1986). However, we did not find any increase of the trip duration in instrumented birds. Likewise, Tremblay et al. (2003) did not observe any effect related to the ventral attachment method on the trip duration, body mass or hormone levels of common guillemots (*Uria aalge*), a species twice as small as the Kerguelen Shag. Thus, we conclude that TDRs had little effect on the behaviour of the birds.

Influence of local environment on foraging strategies

The studied populations exhibited foraging strategies that were markedly different depending on the location of their breeding site. Although involving highly mobile organisms, these differences were found at a small spatial scale (54 km between both study sites). In our study, foraging trips were longer (but less frequent) at Open Sea and, according to the longer time spent flying (i.e. commuting), foraging grounds were farther than at Closed Sea. Open Sea shags performed longer dives and exploited higher depths than Closed Sea ones.

However, without any direct measurement of energy expenditure, we were unable to determine whether foraging effort differed between sites. Heart rate particularly is considered as a good index for energy expenditure (Butler et al. 2004). Using published activity-specific heart rate data for the closely related free-ranging South Georgian shags (*Phalacrocorax georgianus*) and the presented time budgets, we estimated the mean heart rate during a foraging trip at both sites (Table 7). These values were 162 beats.min⁻¹ when resting on land, 238 beats.min⁻¹ when resting on water, 104 beats.min⁻¹ when diving, 275 beats.min⁻¹ when surfacing after a dive, and 310 beats.min⁻¹ when flying (Bevan et al. 1997). Assuming that our extrapolation is valid, these calculations suggest that Open Sea shags would produce a higher foraging effort than Closed Sea shags. Furthermore, Open Sea shags seemed to slightly increase their foraging effort during chick guard whereas Closed Sea shags decreased their foraging effort during the same stage.

Following the optimal foraging theory (Charnov 1976, Houston and Carbone 1992, Mori et al. 2002), this “high cost” strategy should be combined with the exploitation of spatially

predictable and energetically profitable prey. Conversely, feeding on less profitable prey (smaller, for ex.) may also be efficient if the cost of commuting and/or diving is lower (Costa 1991, Hunt et al. 1999, Mori 2001). From this viewpoint, it would have been interesting to test for a difference in prey size between both sites but our relatively small sample size did not allow this analysis. Our results nonetheless confirm the hypothesis of a higher energetic pay-off at Open Sea, foraging success tending to be higher and chicks being in better shape. At Closed Sea however, the higher brood reduction and the lower body condition of the chicks give evidence on behalf of poor feeding conditions at this site, at least during the frame time of our study. Moreover, the decrease of the foraging effort index (calculated mean heart rate) between incubation and chick guard might be a sign that Closed Sea parents were giving up on, at least part of, their broods, which is what is expected from long-lived individuals experiencing poor feeding conditions under the 'fixed investment hypothesis' (Ricklefs 1987, Mauck and Grub 1995). If these results were to be confirmed, that would indicate that both strategies are not equally successful in the Kerguelen shag.

Furthermore, as in the other species of the Blue-eyed shag complex (Green et al. 1990, Wanless et al. 1992, Kato et al. 1996a, Tremblay et al. 2005), the diet of the Kerguelen shag is mainly made of demersal nototheniid fish during the breeding season, which are known to be particularly abundant north-east of Kerguelen (Duhamel et al. 2005), i.e. near the Open Sea site. The Morbihan Gulf however, i.e. the Closed Sea site, supports both abundant populations of pelagic crustaceans (Razouls et al. 1997, Bocher et al. 2001) and colonies of plankton-eating (rockhopper penguins, diving petrels...) or opportunistic seabird species (gentoo penguins) but lacks colonies of piscivorous species other than shags. Together with the smaller size of the Closed Sea shag colonies, compared to Open Sea ones (Weimerskirch et al. 1989 ?, pers. obs.), this would indicate that the Closed Sea site might be a limiting foraging habitat for shags.

Interactions between foraging strategies and body size

Shags from both sites exhibited strong differences in dive depth and dive efficiency, but also in body size. Indeed, shags equipped during this study were 25 % heavier (2458.3 ± 238.4 g at Open Sea *vs* 1818.3 ± 214.5 at Closed Sea, $t_{32,30} = 8.00$, $p < 0.01$) and 7 % larger (considering tarsus, wing and skull, $t_{32,30} > 5.00$, $p < 0.01$ for all three measurements) at Open Sea compared to Closed Sea (see also Bost et al. 1992). It is of particular importance here to remind that larger divers can make longer and deeper dives (Schreer et al. 2001) due to both a larger capacity for oxygen storage and a lower rate of oxygen consumption (Kooyman 1989). Following the predictions of Mori's models for optimal foraging, animals that forage prey in shallower water should be smaller or smaller divers should seek prey in shallower water even if the diver can dive to greater depth (Mori 2002). In our study, the dive depth differences could therefore be the consequence of either different optimal dive depths given the shag body sizes at both sites, or different optimal body sizes given the depth of prey in both habitats (Mori 2002). Bathymetry being markedly different between sites, we may favour the latter hypothesis. Hence, the Morbihan Gulf is characterised by shallow waters, and waters are less than 50 m depth within a radius of about 2.5 km of the Closed Sea colony (data from the Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, France). And whether the Morbihan Gulf appears especially rich in pelagic crustaceans, its giant kelp fields (*Macrocystis pyrifera*) are a privileged habitat for demersal juvenile fish, whose most abundant inshore representative, *Notothenia cyanobrancha* (Koubbi et al. 2001), is distributed between 0 and 20 m depth (Duhamel et al. 2005). This is fully consistent with the Closed Sea shags performing 90% of their dives between 0 and 20 m, *vs* 25% for the Open Sea shags, the colony of which is facing the Kerguelen shelf, and is only 1.5 km away from the 50 m isobath.

Given the benthic diet of the Kerguelen shag, the diving efficiency, as we calculated it (bottom time/[dive duration + post-dive interval duration]), should represent the proportion of time spent in the feeding zone. The lower diving efficiency of Open Sea shags confirms a prediction of theoretical models: foraging efficiency of larger divers is not always greater than smaller divers although the larger divers forage at depth of higher prey density (Mori 1998). As indicated by the chick body condition, among other things, Open Sea shags likely experienced a higher energetic gain, but the long dive duration and the subsequent long recovery time led to a final lower diving efficiency value. At Open Sea, shags indeed seemed to realize a high number of dives above their aerobic dive limit (see Kramer 1988): mean dive duration ranged from 2.4 to 3.6 min at Open Sea, *vs* 1.2 to 1.5 min at Closed Sea, with a calculated aerobic dive limit of 2.8 min (Schreer et al. 2001) and a dramatic increase of the recovery period duration from 1 min. Consequently, Open Sea shags should spend more time at the surface than Closed Sea shags in order to recover and replenish their oxygen stocks.

Conclusion

Kerguelen shags exhibited a high degree of behavioural plasticity of their foraging strategies at a microgeographical scale. At Open Sea, large-sized shags underwent relatively long trips during which they performed deep benthic dives whereas at Closed Sea, small-sized shags made shallow benthic dives during their frequent short trips. Our study suggests that different local environments, in terms of bathymetry and prey availability, could require different diving modes associated with different optimal body sizes.

In a diving, coastal and sedentary year-round seabird species, strong and stable selective pressures from the environment are likely to act on its morphology and behaviour. Previous studies showed that another species, the Gentoo penguin (*Pygoscelis papua*), ecologically similar but phylogenetically distant, exhibited a similar high behavioural plasticity under the same contrasted foraging conditions of the Kerguelen archipelago (Lescroël et al. 2004, Lescroël and Bost 2005). Hence, we suggest that the foraging behaviour of coastal predators could be as much influenced by ecological factors as by phylogenetic constraints.

Acknowledgements This work was supported by the Institut Polaire Paul Emile Victor (IPEV, Programme N° 394), the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) and the Centre National de la Recherche Scientifique. We would like to thank D. Hyrenbach who provided extensive help in the field as well as Alain Lamalle and the members of the 53th and 54th missions at Kerguelen, especially F. Le Bouard, L. Longuevergne and C. Marteau. The authors are also grateful to J. Lage who provided his software. Last, we warmly thank D. Grémillet for his comments on previous versions of the manuscript. Data collection was realized with IPEV Ethics Committee approval and TAAF authorization.

Annexe 7:

Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time.

Publié (2006) dans *Polar Biology*

Polar Biology, 2006, **29**, 562-569

Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time.

¹*Cook TR, ¹Cherel Y, ²Tremblay Y

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

²University of California Santa Cruz, Long Marine Laboratory. 100 Shaffer road. Santa Cruz, CA 95060. USA

*Corresponding author: cook@cebc.cnrs.fr

Abstract It is in the interest of resident and long-lived benthic foragers to learn to apply efficient foraging tactics throughout their life-time, thus increasing their individual efficiency. To test whether individuals are capable of applying an individual-specific foraging pattern, we checked for the existence of established foraging routines. Using ventrally attached Time Depth Recorders, we studied the individual foraging tactics of chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860), as measured by the consistency in individual daily activity patterns and diving profiles over time. Individuals displayed a fidelity to the time of first daily trip to sea and also a strong fidelity to one, two or three depth ranges day after day. We suggest foraging area fidelity, a behaviour that could help increase foraging efficiency thanks to the memorization of the bottom's topography and the habits of its fauna, as a hypothesis for explaining some of these patterns. We propose the question of foraging area fidelity should be more specifically addressed in the future.

INTRODUCTION

Seabirds and non-cetacean marine mammals have very distinct areas for breeding (on land), and for feeding (at sea). Consequently, they face a permanent challenge, which has shaped their life histories (Ashmole 1971; Fiedler 2002): how to find mobile food in the immensity of the ocean ecosystem. To understand how they manage foraging in the marine environment, researchers have devoted considerable effort in recent years to understanding the foraging ecology of marine mammals and seabirds (Jouventin and Weimerskirch 1990; Wilson et al. 1992a; Costa 1993).

Nevertheless, individual foraging behaviour of marine top predators has been poorly investigated, mainly because it implies studying individuals over time (longitudinal studies), and researchers generally focus their work at a species or population level (cross-sectional studies: Bolnick et al. 2002, Tremblay and Cherel 2003). Studies on foraging thus tend to define the range of the niche that is optimal for the population (Krebs and Davies 1987). One of the reasons for this bias toward cross-sectional studies comes from the statistical sword of Damocles: "individual observations are meaningless". Yet, many species are in fact composed of individual specialists that use small subsets of the population's niche. A key characteristic of individual specialization is the repetition of a specific behaviour and/or diet over time (Amundsen et al. 1997; Estes et al. 2003). This was described in a variety of species,

on both a dietary and/or a behavioural level (see Bolnick et al. 2003 for review). Specialization by individuals has been shown not only to avoid competition between conspecifics, but also to considerably increase individual efficiency in finding food through learning processes (e.g., in insects and fish: Heinrich 1976; Werner et al. 1981).

The main challenge for an individual in finding food in the ocean is suspected to be food predictability. Seabirds generally rely on more or less predictable oceanic features associated with food availability such as fronts, upwellings, or continental shelves (Hunt 1991). These features are obviously more predictable when they are static rather than when they are dynamic. Some species of marine mammals and diving seabirds target benthic or epibenthic prey (e.g., cormorants, penguins, sea lions: respectively Orta 1992; Tremblay and Chérel 2000; Costa and Gales 2003), and thus it is reasonable to assume they may rely on topographic cues to find their prey. Topographic cues give individuals the possibility of memorizing the location and quality of distinct foraging grounds on a very precise scale, which is virtually impossible to do using dynamic cues.

Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860) are non-migratory benthic foragers, which capture essentially benthic fish during the breeding season (Ridoux 1994). At Possession Island, Crozet Archipelago, they dive very close to the colony (within a mean range of 1-2 km), where the sea bottom falls away quickly from the coast, reaching 200 m in depth after only ≈ 5 km. The Crozet shags work hard during chick-rearing compared to other species of cormorants, and exhibit sexual differences in their foraging ecology, males diving deeper, foraging in different areas, eating different prey sizes, spending daily less time underwater, or having different activity schedules compared to females (Tremblay et al. 2005; Cook et al. unpublished), possibly as a consequence of intra-specific competition or food limitation.

Being resident and long-lived benthic foragers, individual Crozet shags should learn to apply efficient foraging tactics throughout their life-time, thus increasing their individual efficiency when foraging under situations of competition or food limitation (Estes et al. 2003). In this perspective, we tested whether individuals were indeed capable of elaborating a foraging strategy (or tactic), in the sense of applying a particular foraging pattern. To do so, we checked for the existence of established foraging routines in individual chick rearing Crozet shags by measuring day to day individual activity patterns and diving depths using Time Depth Recorders.

MATERIALS AND METHODS

Study site, birds and general procedure

Field work was conducted between the 28th of January and the 9th of February 1999 at Pointe Basse (46°21'S, 51°42'E), Possession Island, Crozet Archipelago (Local Time: UTC+3h20) in a small colony of Crozet shags (13 nests).

Twelve individuals (six males and six females from six pairs) of Crozet shags were studied during the chick rearing period (1.8 ± 0.7 chicks per nest, age of chicks between 10 and 50 days). The birds were captured at night by hand (both partners are then present at the nest), and weighed (precision ± 25 g) using a spring balance, measured for sexing (Malacalaza and Hall 1988), and a Time-Depth Recorder (TDR MK7 Wildlife Computers, Woodinville, Washington, USA) was attached ventrally according to Tremblay et al. (2003) for a 4-6 day deployment period, using cyanoacrylate glue (Loctite 401) and plastic ties (total initial handling time ≈ 5 minutes). At the end of the study period, loggers were retrieved at a moment when birds came back from the sea (immediately after return to the nest).

The TDRs were 8.6×2.0×1.1 cm, and weighed 27 g, corresponding to ≈1.1% of the birds' mean body mass. Recorder tips were streamlined to reduce drag. The pressure and light sensors reacted immediately to changes in the environment, while the temperature sensor had a longer reaction time: TDRs were therefore programmed to record depth and light every 1 s and external temperature every 5 s. Depth and temperature resolution were ±1 m and ±0.1 °C, respectively. Light (arbitrary scale) was linearly related to log₁₀ lx (Wanless et al. 1999). Memory was 2.03 MB.

This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor, IPEV). All animals in this study were cared for in accordance with its guidelines.

Data analysis and statistics

Time budget analysis was performed using the advantages inherent in the ventral attachment technique (Tremblay et al. 2003). Foraging trips and flights were determined by simultaneous reading of depth, light, and temperature profiles in relation to time (for details on the procedure at Crozet, see Tremblay et al. 2005). Using our own designed software for dive analysis (see for example Tremblay and Cherel 2000, 2003), analysis of dive profiles was performed in order to gather dive depths for every individual. Mean bird flight speeds were assumed 58 km/h (Spear and Ainley 1997).

Individual foraging behaviours were compared from one day to the next, in order to determine possible established and repeated patterns, suggesting individual tactics. Time of first departure to sea was compared day to day, over a period of 4 to 6 days. Mean daily flight duration for all daily trips (to commute to the sea surface and to come back to the colony) was compared to daily mean dive depth over 4 to 5 days (in order to use days with full daily data on foraging activity). Daily mean and maximum dive depths were examined in the same manner, and dive frequencies in relation to dive depth were compared on a daily basis.

Finally, the data were analyzed statistically using the non-parametric Spearman rank correlation test (to test the effect of different variables on the departure time of birds), and regressions otherwise, when data permitted it. Software used was STATISTICA 6.1 (Copyright© StatSoft, Inc. 1984-2004) and SIGMAPLOT 8.0 (Copyright© SPSS, Inc. 1986-2001), with an α -level of significance of $P < 0.05$. The mean values are given $\pm$ S.D.

RESULTS

At sea behaviour was successfully recorded for 4 to 6 consecutive days in 12 Crozet shag individuals, days with full daily data ranging from 4 to 5. Detailed observation of several foraging parameters for each bird separately showed remarkable consistency over time.

Daily activity patterns

Time of first daily departure to sea was generally constant day after day for the same individual (Fig. 1). The time range was either specific to an individual, or overlapped the range of another. This time was either constant (in females and in one male), or became earlier day after day (in the other males, on average 36 ± 44 min earlier on every subsequent day compared to the day before; exponential decay: $R^2 = 0.29$, $N = 30$, $P = 0.002$). Five out of 6 males displayed this trend throughout the study, as did 4 out of 6 females, but only during

the 1st or 2nd day. The earlier departure schedules of males over time were not explained by the daily time spent at sea (no relation between schedule and time spent at sea: $R^2=0.0045$, $N=21$, $P=0.773$). The departure time did decrease with the daily number of trips ($R^2=0.22$, $N=21$, $P=0.032$). The relation between departure time and total chick mass per nest was non-significant for males (Spearman's Rank Correlation: $R_s=0.26$, $N=6$, $P=0.623$). Eventually, time of high tide occurred on average 60 ± 26 min later on every new day (Fig. 1; highest tidal range over the study period: 0.40 m). There was a negative correlation between the tide schedule and time of first departure (Spearman's Rank Correlation: $R_s=0.48$, $N=30$, $P=0.006$). Finally, time spent daily at sea varied greatly from one day to the next for the same individual.

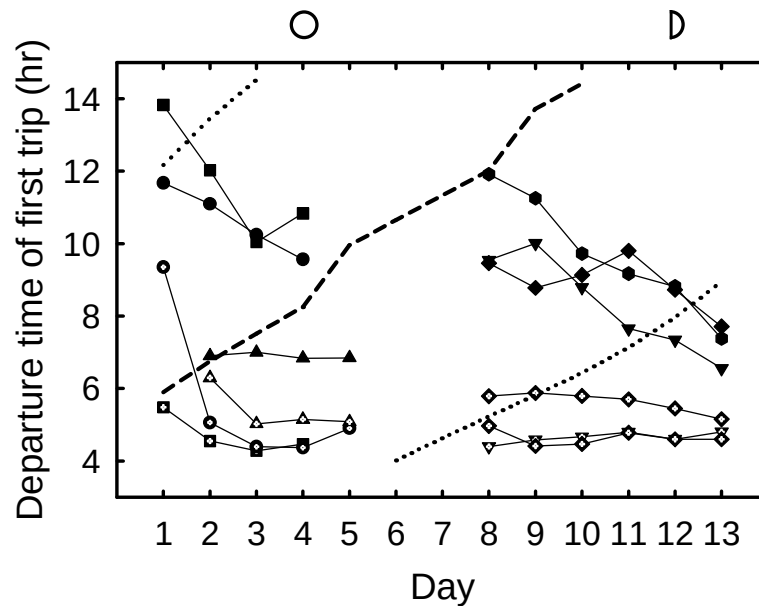


Fig. 1. Departure time of first trip of the day to sea during the study period, for all individuals. Full black symbols and symbols with white crosses represent males and females, respectively. Identically shaped symbols correspond to the two partners of a same nest. The short dashed line is the schedule of high tide, and the dotted lines are the schedule of low tide. Day of full moon is illustrated by a full white circle, and day of the last Moon quarter by a half white circle.

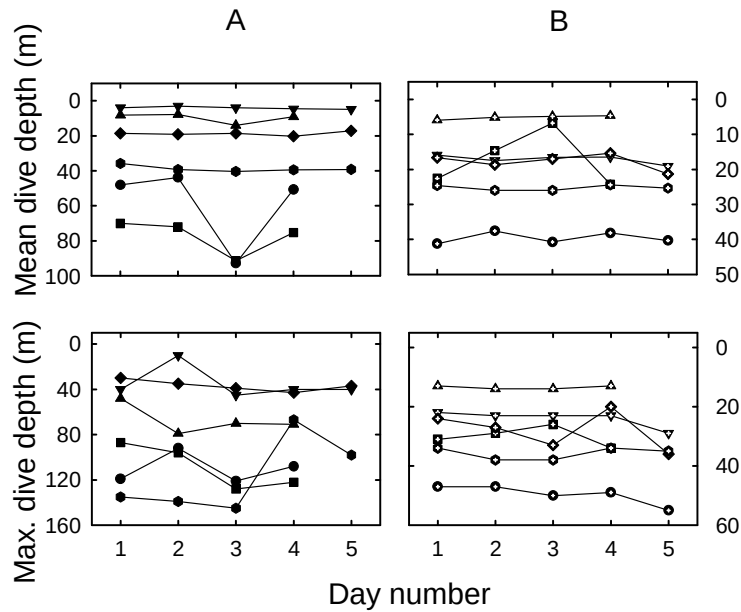


Fig. 2. Daily mean and maximum dive depth in relation to day number for individual Crozet shags. For reasons of clarity, males (A) and females (B) are shown in different panels.

Table 1 Mean daily dive depth ($\pm$ S.D.) for every bird over the study period for days with full daily diving data.

Day	Bird Sex	1 m	2 m	3 f	4 f	5 f	6 m	7 m	8 f	9 m	10 f	11 m	12 f
Mean daily dive depth (m)													
1		48 $\pm$ 18	70 $\pm$ 9	23 $\pm$ 2	41 $\pm$ 5	6 $\pm$ 2	8 $\pm$ 11	4 $\pm$ 4	17 $\pm$ 3	19 $\pm$ 5	16 $\pm$ 2	36 $\pm$ 21	25 $\pm$ 5
2		44 $\pm$ 13	72 $\pm$ 12	15 $\pm$ 9	39 $\pm$ 9	5 $\pm$ 2	8 $\pm$ 12	3 $\pm$ 1	19 $\pm$ 3	19 $\pm$ 6	17 $\pm$ 2	39 $\pm$ 22	26 $\pm$ 5
3		93 $\pm$ 21	91 $\pm$ 23	7 $\pm$ 7	41 $\pm$ 11	5 $\pm$ 2	14 $\pm$ 20	4 $\pm$ 6	17 $\pm$ 4	19 $\pm$ 8	17 $\pm$ 2	40 $\pm$ 25	26 $\pm$ 5
4		51 $\pm$ 28	75 $\pm$ 27	24 $\pm$ 3	38 $\pm$ 8	5 $\pm$ 2	9 $\pm$ 15	5 $\pm$ 3	15 $\pm$ 2	20 $\pm$ 10	16 $\pm$ 2	39 $\pm$ 14	24 $\pm$ 5
5		-	-	-	44 $\pm$ 8	-	-	5 $\pm$ 5	21 $\pm$ 5	17 $\pm$ 7	19 $\pm$ 3	39 $\pm$ 14	25 $\pm$ 4

Dive depth and frequency

Daily mean dive depth was exceptionally constant over time for any given individual, and restricted to a specific depth range (Fig. 2, Table 1), as were individual daily maximum dive depths (Fig. 2). Individual depth ranges rarely overlapped one another. This consistency was interrupted on one day, but individuals came back to their favourite depth after this change (Fig. 2). There was a positive linear relationship between daily mean and daily maximum dive depth ($y=0.4286x+4.0461$, $R^2=0.53$, $N=55$, $P<0.0001$).

Expressed differently, dive distribution in relation to dive depth showed strong consistency from one day to the next. An individual was considered fully consistent when the mode of dive distribution occurred in the same depth class, day after day. Conversely, no consistency whatsoever was considered to exist when the mode of dive distribution occurred every day in a different depth class (Fig. 3). Thus, out of 12 individuals, 1 bird showed no consistent pattern in dive distribution over time (bird A, Fig 3). Of the 11 remaining, 2 birds showed a consistent pattern associated with an alternative mode of dive distribution occurring on one day out of four, and 9 birds showed a fixed mode over all study days. All these 9 birds consistently used one major depth range, and sometimes one, or two minor additional depth ranges (Fig. 3, 4 and 5).

Finally, daily mean dive depth was positively related to daily mean flight duration commuting out to sea from the colony ($y=0.51x+44.21$, $R^2=0.16$, $N=55$, $P=0.003$).

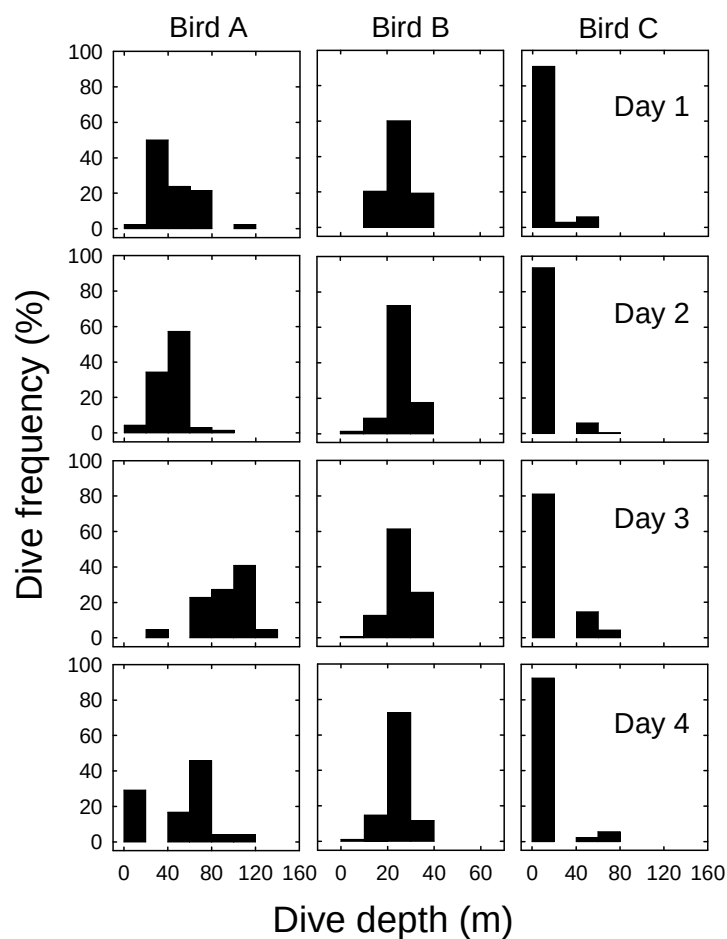


Fig. 3. Selected dive distribution in relation to dive depth for 3 Crozet shags over 4 days. Two patterns are represented. For bird A (a male), the mode of dive frequency was different every day (8% of birds). For bird B (a female), and bird C (a male), the mode of dive frequency was mostly consistent day after day (92% of birds). In (C), a second mode is visible in a depth class which is quite separate from the first.

Dive type combinations

Another level of individual diving consistency was found in the daily temporal pattern of diving. Some individuals tended to alternate bouts and/or trips at similar time intervals

from one day to the next. Diving patterns over 6 days of a male and a female from the same nest are given in Fig. 4 and 5, respectively. The male exhibited nearly the same exact diving pattern on day 1 and day 2. Two dive types are found in these 2 days: type 1 between 30 and 40 m and type 2 over 120 m. The order of the sequence is type 1, type 2, and type 1. On day 3, the male repeated this sequence, and introduced type 3 dives, between 60 and 80 m. On day 4, the male repeated the sequence of the preceding day, omitting type 2 dives. On day 5, the male repeated again the preceding day's sequence, but in another order: type 1, type 1, type 3, instead of type 1, type 3, and type 1. During 6 days, this male always started its first bouts by type 1 dives. The female only used type 1 dives, which she repeated during 25 consecutive bouts over 6 days. Thus, some individuals have a certain repertoire of dive types, which they combine in various orders, sometimes in a very consistent manner. This was obvious for less than half of all individuals, and difficult to see in others. There was no clear difference between the sexes.

Eventually, when at sea (4.4 ± 0.9 trips/day) birds flew 1.5 ± 0.6 times per trip (flights occurred between dive bouts), not counting flights commuting from the colony to the ocean or back, and including trips where no dives were carried out (6.6%). These flights, sometimes separating entirely different depth ranges, lasted on average 72 ± 71 s.

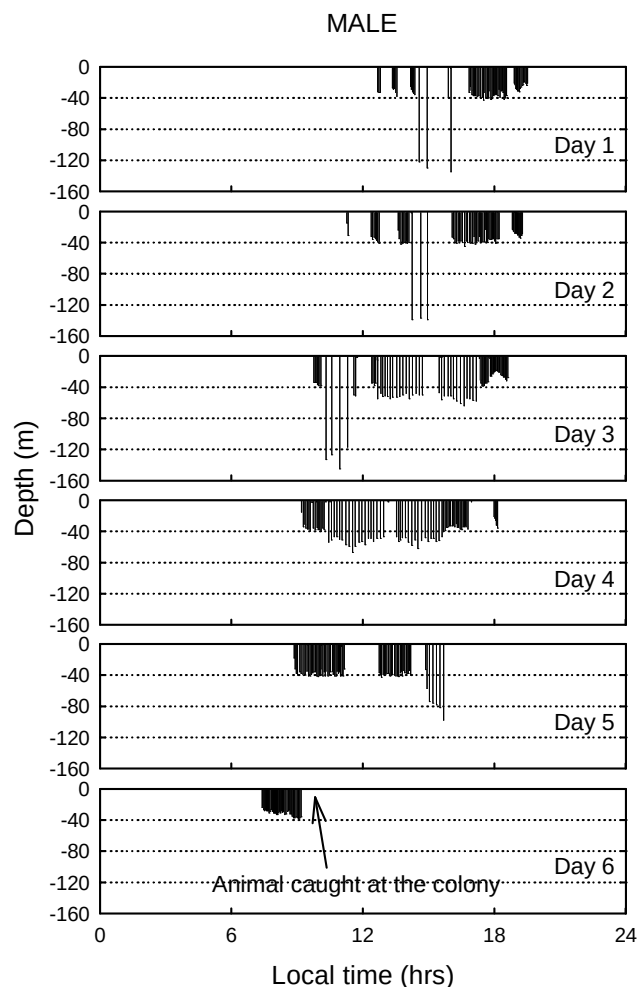


Fig. 4. Diving pattern of a male Crozet shag over six days. The corresponding diving pattern of the female of the same nest is given in Fig. 5.

DISCUSSION

Blue-eyed shags can display shifts in diet (Green and Williams 1997), forage alone or in groups (Derenne et al. 1976), are benthic divers, but can also carry out some pelagic dives (Tremblay et al. 2005), and exhibit sex-specific foraging behaviour (Kato et al. 1996b; Cook et al. unpublished). In addition, we have shown here for the first time the presence of individual-specific foraging habits in the Crozet shag.

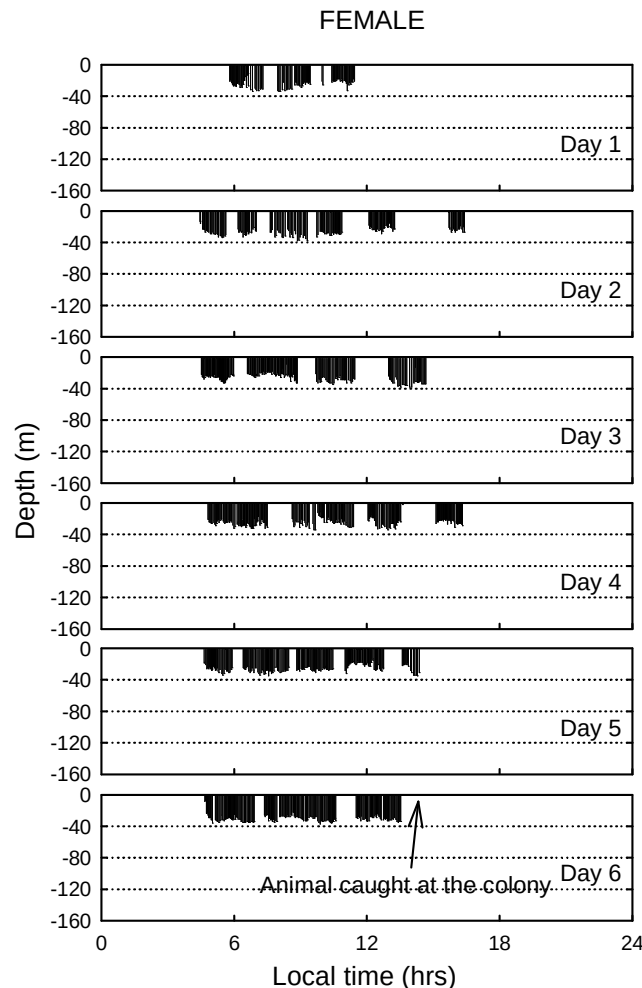


Fig. 5. Diving pattern of a female Crozet shag. The corresponding diving pattern of the male of the same nest is given in Fig. 4.

Foraging schedule

Most individuals preferred a certain time for first departure of the day (Fig. 1). Some birds were however more constant than others, respecting a tight time range day after day. The daily number of trips decreased with departure time, but this was compensated by the time spent at sea, which did not vary significantly. Male timing would appear dependent on female timing because females start fishing earlier in the morning (Cook et al. unpublished). Yet, most chicks were already thermally emancipated during the study period, and birds showed fidelity to individual time ranges, indicating they were largely conditioned by individual habits, independent of nest shift schedules. Individual fidelity to a foraging depth range could be a factor determining departure time. Indeed, blue-eyed shags, because they

need light to spot their prey underwater, are very sensitive to light levels (Wanless et al. 1999). The colony is on a part of the island where the coast is jagged and sinuous and lined with high cliffs. Consequently, in the morning, some coastal waters are in the sun, while others, not far away, are still in the shade. A cormorant might try to commute to the feeding site as soon as it is touched by the sun, which would be about at the same time every day. This could explain why the females are so constant in their departure times compared to the males. Males would be less sensitive to the influence of coast morphology, because the sun is already high in the sky when they start foraging. It remains difficult to explain why most males left every day earlier than the day before. Increasing earliness of departure was not related to an increase in time spent at sea or to a growing number of trips. Earlier departure times were correlated to later high tide schedules, thus the complete opposite of the prediction that birds might have synchronized their departure schedule with a particular tide level or with the coming or the going of the tide, day after day. The premise of an effect of the tide on the daily activity patterns of the Crozet shag appears tenuous as the tidal range varies between 0.10 and 0.40 m and the sea bottom falls away quickly from the shore. Equipping birds over a longer period (e.g., 1 month), would help tackle this issue.

Finally, there was little consistency in the time spent at sea from one day to the next for the same individual, though females spent more time overall diving compared to males (3 hours per day versus 2 hours for the males, Cook et al. unpublished).

Dive depth fidelity

Individual fidelity to a restricted diving depth range was extremely high (Fig. 2). Out of the 12 individuals, 75% showed fidelity to one or two depth ranges, 17% showed fidelity to one depth range, then changed on one day, before coming back, and 8% changed depth range every day. When not fixed, we observed that differences in depth distribution between days potentially resulted from individuals displaying various but individual-specific types of dives in different orders from day to day.

Because Crozet shags feed benthically (Tremblay et al. 2005), we propose foraging fidelity to a specific food patch (Grémillet et al. 1999) as a hypothesis helping to explain fidelity to a precise depth range. This behaviour could be consistent with the fidelity to the departure time in our study birds. In terms of efficiency, returning to a known area would be logical if a satisfactory amount of prey items is found the first time. Memory of the underwater bottom topography would be determinant in foraging success. This would be true for a benthic diver like the cormorant, particularly when it feeds on a rocky seabed as is the case here, where visual landmarks are certainly important for orientation. Repeated exploration of a same feeding site might allow memorization of the surroundings, increasing the efficiency of prey localization and capture. Daily mean flight duration commuting out to sea from the colony was positively related to daily mean dive depth, suggesting animals could fly directly over to a favourite zone (within a range of depths), which they would exploit throughout the day, jointly with other secondary minor areas. Foraging area fidelity has been suggested in some seabird species, such as for example shags *Phalacrocorax filamentosus* (Watanuki et al. 2004), gulls *Rissa tridactyla* (Irons 1998), penguins *Eudyptula minor* (Ropert-Coudert et al. 2003), and *Pygoscelis adeliae* (Watanuki et al. 2003a), or gannets *Morus bassanus* (Hamer et al. 2001).

The difficulty and importance of studying individual foraging behaviour

Though dive depth fidelity is probably related to foraging area fidelity in the Crozet shag, future confirmation on feeding location fidelity will be necessary through other methods which measure spatial parameters. Actually measuring such parameters at such a small scale (only a few hundred meters to move from shallow waters to waters 100 m deep) is challenging. Indeed, it usually requires complex methods, such as Global Positioning System, to measure location on coastal seabirds which display such limited movement. Though possible (Grémillet et al. 2004a), to date, it still remains difficult to fit GPS data loggers on shags. First for financial reasons, but also for technical reasons, such as the weight of the GPS, the waterproof quality of the logger when the shag is diving to great depths, or the length of the surface periods, the only time when contact with a satellite is possible. At sea radio-telemetry is a more classical solution, but must be used cautiously when birds forage at a very small scale (as in this study: mean foraging range <2 km), because it lacks accuracy (accuracy 0.5-2.0 km, more rarely 0.2 km see for example Wanless and Harris 1993; Kato et al. 1998; Grémillet et al. 1999; Watanuki et al. 2003a; Anderson et al. 2004). It has nevertheless been used successfully on cormorants with reduced foraging ranges (Quintana 2001; Sapoznikow and Quintana 2003; Quintana et al. 2004). These authors showed on the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps*, the rock shag *Phalacrocorax magellanicus*, and the neotropic cormorant *Phalacrocorax brasilianus* an almost exclusive utilisation of the same feeding area during a same foraging trip for any given individual. The authors have also described for certain individuals a minor utilisation of one or several secondary areas, a behaviour in a way similar to the minor utilisations of secondary depth ranges by the Crozet shags in the present study. Our birds flew between these depth zones during ≈ 1 min on average, thus potentially travelling between zones separated by approximately 1 km in a straight line. In the future, consistency in feeding locations should be addressed in Crozet shags by using for example radio-telemetry (simultaneously or not to Time-Depth-Recorders), to test the fidelity of individuals to feeding patches. For example, as suggested here (Fig. 5 and 6), when birds possess several foraging areas (one major, and one or two minors), do they visit them daily in the same order, and if so, what does it mean? More importantly, fidelity should be tested over a period of several days, but also of several years, as this species is highly philopatric (Derenne et al. 1976).

The ecological causes and consequences of individual habits are poorly documented, although some studies have tackled the issue. For example, in the coastal diving pigeon guillemot *Cephus columba*, individuals with a specialized diet had higher fledging rates than generalists (Golet et al. 2000). In breeding great cormorants, Voslamber et al. (1995) observed that individual specialists (solitary foragers versus group foragers) were more efficient in capturing fish and captured more than non-specialized individuals. These specialists were probably more experienced, suggesting individuals might start as generalists when they are young, and specialize with age, acquiring food with more efficiency (Greig et al. 1983).

Conclusions

Individual habits are therefore an important aspect in the foraging behaviours of breeding Crozet shags, independently from the sex, and foraging area fidelity could be a predominant behaviour. The cognitive process in individual foraging strategies should be important in the selection of a pattern, with memory of the patch location and quality playing an essential role, probably mixed with other processes, such as cueing to the activities of conspecifics (local enhancement, Davoren et al. 2003). Living over a period of time in a zone where it is possible to recognize a particular zone or bottom topography as being associated with

various amounts of prey would offer the perfect conditions for memorizing patch location and quality. We suspect this strategy enables considerably reducing search time among marine predators by enhancing the predictability of prey location for a given individual. We would expect this strategy to be used among all benthic top predators, especially by individuals of resident species.

The effect of various degrees of consistency in diving patterns on reproductive success could be addressed in the Crozet shags. At this stage, our data only describe a previously undocumented example of individual habits at a behavioural - not diet - level. As pointed out by Bolnick et al. (2003), many questions remain to be investigated in the field of individual specialization, as for example the persistence over time of the habits throughout the life cycle, and the effect of density dependence on the degree of specialization in various populations (Estes et al. 2003). Benthic divers offer an excellent opportunity for studying individual specialization, and we propose that longitudinal studies should be conducted on a more systematic basis.

Acknowledgements The authors would like to thank T. Guionnet, J. Martin, S. Shaffer and A. Hoecker for their help in the field. The authors also thank F. Brischoux, from the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC-CNRS), for having lent his ear to the methodological, statistical, and philosophical imaginings of someone studying individual foraging strategies. This work was supported financially and logistically by the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor, IPEV, Program 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Annexe 8:

**Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*)
display sex-specific foraging behaviour.**

Publié (2007) dans *Antarctic Science*

Antarctic Science, 2007, **19**, 55-63

Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour.

¹*Cook TR, ¹Cherel Y, ¹Bost C-A, ²Tremblay Y

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

²University of California Santa Cruz, Long Marine Laboratory, 100 Shaffer road. Santa Cruz, CA 95060. USA

*Corresponding author: cook@cebc.cnrs.fr

Abstract We compared for the first time the foraging ecology of both sexes of the blue-eyed Crozet shag (*Phalacrocorax melanogenis*), using ventrally attached time depth recorders. In particular, we compared time-budget, diving behaviour, and diet between the sexes during the chick-rearing. Males were the only to dive over 55 m. Females dived mostly between 15 and 35 m, a zone poorly used by males. Females foraged mostly in the morning and males in the afternoon. Females also spent one hour longer diving per day compared to males. There were differences in diving strategies and diet, indicating that both sexes targeted essentially the same prey, but of different sizes, males specializing on bigger fish. We examined several explanations for these differences: although the relationship between sexual dimorphism and diving depth was positive (larger animals diving deeper), evidence suggests that body size (in terms of oxygen storage capacity) is not sufficient to explain so many differences in foraging ecology. Instead, we propose prey size (maybe driven by a limitation of prey handling ability in relation to beak size) could be an essential factor in shaping the male - female behavioural segregation in the Crozet shag; future studies should concentrate on this particular aspect.

INTRODUCTION

Seabirds present an opportunity to assess sexual dimorphism in the light of multiple factors. For example, most seabirds display sexual size dimorphisms (Fairbairn & Shine 1993) and may show sexual differences in foraging ecology (Weimerskirch *et al.* 1993). Recently, studies have tried to understand the evolutionary forces responsible for sexual differences in seabirds, be these morphological, physiological, or behavioural (González-Solís *et al.* 2000, Shaffer *et al.* 2001, Jones *et al.* 2002, Lewis *et al.* 2002, Lormée *et al.* 2003). Insights have been gained in the study of systems with larger males and sex-specific foraging strategies. For example, clearly separate foraging zones between the sexes are thought to derive from a situation of competition for food (González-Solís *et al.* 2000, Shaffer *et al.* 2001). Such hypotheses remain nevertheless difficult to demonstrate because behaviours may be the result of past competition, or because interactions between individuals at sea are mostly invisible to the human eye.

Blue-eyed shags are benthic foot-propelled divers which have an important role in the Southern Ocean's marine food web as they are among the exclusive top predators, with gentoo penguins, of coastal benthic fish (Casaux & Barrera-Oro 2006). The blue-eyed shag complex represents a group of 13 species of closely related cormorants living in the Southern Ocean, each defined by its geographical location (Orta 1992). The four species living respectively on the Antarctic Peninsula, in South Georgia, on the Macquarie and Heard Islands, exhibit certain sexual differences in foraging ecology, particularly with respect to activity patterns, diving depth, and prey size (see for example Bernstein & Maxson 1984; Croxall *et al.* 1991; Kato *et al.* 1996a,b; Green & Williams 1997). In some cases, males have been found to dive deeper than females. Some authors have suggested that differences in diving depth and prey size may be an adaptation to reduce food competition between the sexes, and that deeper dives in males may be possible because of their greater body mass (Kato *et al.* 1999).

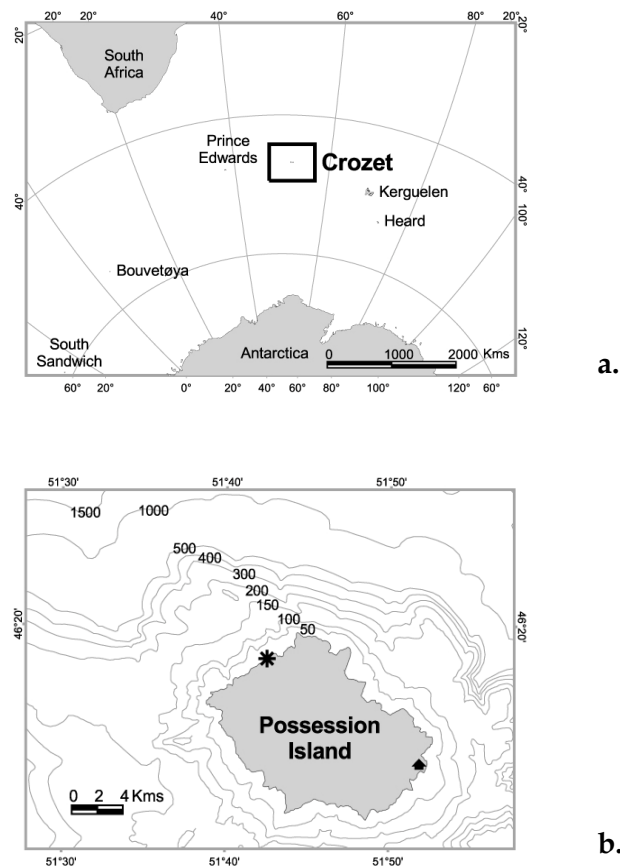


Fig. 1a. General location of the Crozet Archipelago in the Southern Ocean. **b.** Map of Possession Island. The Alfred Faure station is located on the South-East of the island (black shed). The study colony is on the North-West side of the island (black asterisk).

In this context, we investigated the foraging ecology of the Crozet shag (*Phalacrocorax melanogenis*, Blyth 1860), a species of sexually dimorphic blue-eyed shag (males 20 % heavier than females, Derenne *et al.* 1976) for which no study on sex-based differences in foraging behaviour had yet been undertaken. In a previous study testing the use of the ventral attachment technique of Time-Depth-Recorders (Tremblay *et al.* 2003) in Crozet shags (Tremblay *et al.* 2005), we described for the first time the time-budget and diving behaviour

of this species. We showed that these birds were “hard workers” during the chick rearing period, spending approximately 6 hours per day foraging in cold sea water and diving to great depths (maximum 145 m) to catch benthic nototheniid fish.

In the present study, we wanted to verify if sex-specific foraging behaviour exists in this species, and if so, to discuss its possible relation with sexual dimorphism. Our objectives were thus to compare the detailed behaviour of male and female Crozet shags during chick rearing: are there any sexual differences in foraging ecology when looking closely at certain foraging parameters? For example, differences in daily time spent at sea can reflect different foraging efficiencies or strategies. We therefore verified if there were any sex-based differences in time-budget (recording of occurrence and duration of all 4 behaviours: presence at the colony, flights, dives, and surface periods), in activity patterns (foraging and diving schedules), and in flight duration (thus potentially foraging distance). Similarly, differences in dive depth can be related to a number of hypotheses such as differences in oxygen reserves or prey choice. We thus also tested for sex-based differences in diving behaviour (comparing dive parameters such as depth, duration, or bottom time). Eventually, results were compared to existing data in the literature, and the different hypotheses as to the evolutionary processes relating dimorphism to behaviour were reviewed.

MATERIAL AND METHODS

Study site, birds and general procedure

Field work was conducted at Crozet Archipelago (Southern Ocean), on Possession, a small island of volcanic origin with very little continental shelf, and deep surrounding waters (Fig. 1). The study took place between the 28th of January and the 9th of February 1999 at Pointe Basse (46°21'S, 51°42'E; Local Time = UTC + 3:20) in a small colony of Crozet shags (13 nests).

Six males and six females from six pairs of Crozet blue-eyed shags were studied during the middle to late chick-rearing period, when partners increment (sometimes overlapping) the number of foraging trips (reducing the duration of the trips), usually alternating the time at sea, females leaving for the first time early in the morning, and males later on (personal observation, Cook *et al.* 2006). There were 1.8 ± 0.7 chicks per nest (1–3). Mean chick mass was 1807 ± 574 g (675–2435 g), mean cumulative mass per nest 3313 ± 1181 g (675–6475 g), and age of chicks between 10 and 50 days. The birds were captured at night by hand, and weighed (precision ± 25 g) using a spring balance, measured for sexing, and a Time-Depth Recorder (TDR MK7 Wildlife Computers, Woodinville, Washington, USA) was attached ventrally according to Tremblay *et al.* (2003) for a 4 – 5 day period, using cyanoacrylate glue (Loctite 401) and plastic ties (total initial handling time ≈ 5 min). Loggers were retrieved immediately after birds came back from the sea. Food samples were then taken. The stomach contents were sampled (one food sample per individual). Contents were retrieved with birds regurgitating spontaneously when handled: this technique brings mainly qualitative data about the food load (prey species and sizes). Four contents were not retrieved because the birds would not regurgitate, and one bird was apparently empty. Another content from a non study male was also collected. A total of 8 contents were thus frozen for later analysis at the laboratory (from 3 females, and 5 males). Fish species were determined according to Gon & Heemstra (1999), using the whole fish, when it was preserved, or the otoliths. Otoliths were measured with a precision of ± 0.1 mm. For the regressions relating otolith length to standard length of fish see Tremblay *et al.* (2005). Prey size differences between sexes were compared using mean standard length of total fish items per individual content.

This study was approved by the ethics committee of the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor – IPEV). All animals in this study were cared for in accordance with its guidelines.

Data analysis

Time budget analysis was performed using the advantages inherent in the ventral attachment technique (Tremblay *et al.* 2003). Daily diurnal time budgets were calculated for civil day time (time bounded by the two moments when the Sun is 6° under the horizon). Foraging trips and flights were determined by simultaneous reading of depth, light, and temperature profiles in relation to time. The mean radius of the foraging area was estimated with flight durations using a flight speed of $V = 14.7 + 0.154W$ m.s⁻¹ (cormorant subjected to across winds), where W is wind speed (Spear and Ainley 1997). Average wind speed was 10 m.s⁻¹ from a west or northwesterly direction (1999 data from Topex-Poséidon satellite at website <http://www-aviso.cls.fr>). Cormorant flight speed was therefore estimated as 16.2 m.s⁻¹, and birds were assumed to fly from one point to another in a straight line, and never to cut across land (personal observations and Orta 1992). Dive parameters were gathered using our own designed software for dive analysis (Tremblay & Logette unpublished).

Dive duration, post dive interval (PDI), bottom time (defined as the time spent in the zone ≥ 80 % of maximum depth; Kato *et al.* 1999), descent and ascent rates (ratio between the depths where the bottom time begins or ends and the time it takes to commute between that depth and the surface), dive efficiency (bottom time/[dive duration + post dive interval]), and the behavioural Aerobic Dive Limit (bADL), were calculated. The bADL is the breath-hold duration after which metabolism is anaerobic oriented, estimated from behaviour. The method used is the graphic method by Kooyman & Kooyman (1995). The bADL was estimated as the inflection of the scattergram (PDI = f[dive duration]): the contour of the minimum PDI values (the most relevant physiologically) are a result of increased blood lactate. As increased blood lactate during the dive has the consequence of increasing massively PDIs, the relation between PDI and dive duration for dives $>$ to bADL becomes exponential (for the scattergram at Crozet, see Tremblay *et al.* 2005).

Other less commonly used dive parameters were also calculated to compare different underwater hunting strategies between the sexes during the bottom phase, such as the number of bottom wiggles (number of vertical direction changes), the depth activity index (vertical distance travelled per second of bottom phase), and the number of light wiggles at the bottom (number of light variations). These parameters have proven useful in describing at sea behaviour of benthic divers (Tremblay & Cherel 2000). As it has been shown that Crozet shags are essentially benthic divers (Tremblay *et al.* 2005), we also calculated intra depth zone (IDZ) indexes for the dives to assess whether a sex was more or less benthic than the other. The IDZ index shows the percentage with which an animal tends to dive serially to a similar depth (Tremblay & Cherel 2000). If the maximum depth of a dive was ± 10 % of the maximum depth of the preceding dive, it was considered as an intra depth zone dive.

Statistics

Comparison between sexes of time-budget and daily foraging parameters was done using days with complete daily cormorant behaviour recording (27 for males, 28 for females), corresponding to a total 4558 dives in females and 3212 dives in males. Comparison of dive parameters was performed on the total of dives recorded over the study period, counting

days with complete recording of behaviour and days with data recorded over only part of the day (4890 dives in females and 3300 dives in males).

In order to avoid problems of pseudo-replication and individuals with varying statistical weights, we compared sexes using generalized linear mixed-effects models (GLMM, Schall 1991) fitted by restricted maximum likelihood (REML, Patterson & Thompson 1971). In all cases, we set sex as a fix factor and bird identity as a random factor. There was no relation per nest between the daily time spent at sea in one partner compared to the other ($Z = 1.15$, $P = 0.251$). Nevertheless, we nested the bird identity and nest number when comparing time-budget, daily foraging parameters, and flight durations for commuting from the colony to the sea surface and back (for a total of 123 foraging trips for females and 137 foraging trips for males). In order to compare the dive parameters between the sexes for any given depth (independently from depth), dive depth was set as a covariate. Dive parameters were log-transformed to adjust for skewed distributions.

Eventually, we used the Kolmogorov-Smirnov test to compare frequency distributions of dives, the Spearman's rank-order correlation to relate body mass to diving depth, and the Mann-Whitney U -test for independent samples when comparing body measurements and diet samples.

Data were analyzed statistically using R 2.3.1 (Ihaka & Gentelman 1996), Statistica 6.1 and Sigmaplot 8.0, with an α -level of significance of $P < 0.05$. The mean values are given $\pm$ S.D. Finally, maps were constructed using Arcview 3.2.

RESULTS

Activity patterns, time budget, and foraging areas

Females tended to forage before midday, while males tended to forage in the afternoon (Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.36$, $P < 0.001$). Indeed, 67 % of female trips (60 % of female dives) were carried out before 12:05 (the Sun's zenith time), and 68 % of male trips (75 % of male dives) took place afterwards (Fig. 2).

No significant differences were found between the sexes in foraging parameters (for a list of parameters, see Table I), except in time budget. Females spent daily one hour longer under water (diving) compared to males, with males diving for only 67 % of total female diving time. The comparison between sexes of foraging parameters is summarized in Table I.

Flights out to sea (leaving the colony and hitting the water for the first time) and flights back to the colony (leaving the sea surface and landing at the colony) were compared between sexes. Outbound flight time lasted 63 ± 43 sec (7 – 192 sec) for males and 97 ± 81 sec (9 – 424 sec) for females ($t_5 = -1.300$, $P = 0.044$). Inbound flight time lasted 97 ± 47 sec (13 – 266 sec) for males and 114 ± 86 sec (16 – 687 sec) for females ($t_5 = -0.225$, $P = 0.359$). Mean radius of foraging area was calculated as 1710 m in females and 1300 m in males (using duration of inbound flights). Finally, the relation between mean daily outbound flight durations (moving out from the colony to the sea surface) and maximum individual daily dive depth was strong in males ($y = 0.37x + 40.94$, $r^2 = 0.30$, $P = 0.019$) and absent in females ($y = 0.88x + 59.93$, $r^2 = 0.08$, $P = 0.149$).

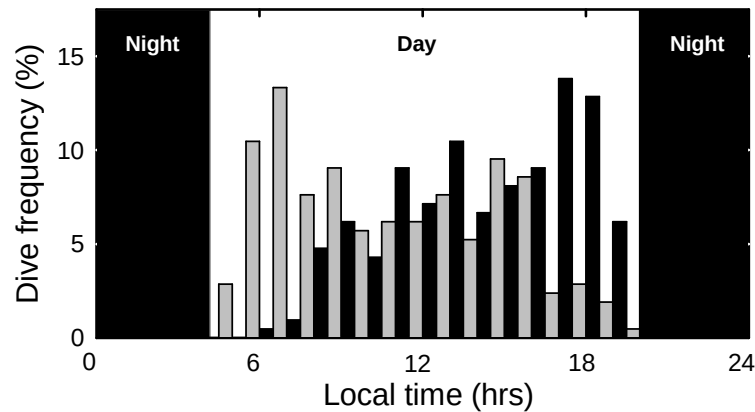


Fig. 2. Dive frequency of female (gray) and male (black) Crozet shags in relation to time of day. Day and night are defined in relation to the civil day (Sun zenith at 12:05).

Table 1. Foraging and time budget parameters in male and female Crozet shags. Time-budget is presented per day for the period of daylight (15 h 50 min, see Materials and methods).

Parameter	Females		Males		D.F.	<i>t</i>	<i>P</i>
Time at colony	09:33	± 01:15	10:30	± 01:05	5	1.45	0.204
Time at sea	06:27	± 01:15	05:30	± 01:05	5	-1.45	0.204
Flying	00:25	± 00:06	00:21	± 00:06	5	-1.13	0.308
Diving	03:10	± 00:45	02:07	± 00:25	5	-3.07	0.027
On water	02:52	± 00:33	03:01	± 00:46	5	0.38	0.718
Trip duration	01:26	± 00:14	01:25	± 00:33	5	-0.24	0.810
Trips / day	4.5	± 0.8	4.2	± 1.1	5	-0.64	0.550
Diving bouts / day	11.6	± 2.8	10.1	± 2.9	5	-0.79	0.460
Dives / day	166	± 70	115	± 85	5	-1.86	0.120
Diving bouts / trip	2.6	± 0.4	2.5	± 0.8	5	-0.01	0.987
Dives / trip	37	± 14	25	± 14	5	-1.25	0.239
Dives / bout	15	± 8	12	± 10	5	-0.59	0.567

Body size, dive depth and dive duration

Body mass and body size of males were greater than those of females. Males were 20 % heavier and 4 – 9 % larger for three structural characteristics compared to females (Table II). In all birds, absolute maximum depth reached per individual was positively related to body mass (Spearman's rank-order correlation: $r_s = 0.77$, $P < 0.01$; Table 2). Finally, we calculated the theoretical maximum dive depth and dive duration for males and females using our birds' body masses and a regression from the literature based on data from 13 different species of cormorants, and linking body mass to dive performance (Schreer and Kovacs 1997). The difference predicted by this model between mean values per sex was 13 m in

maximum dive depth, and 11 s in maximum dive duration. Our collected data show a difference of 59 m in maximum dive depth, and 122 s in maximum dive duration.

Table 2. Mean morphometric and dive parameters for male and female Crozet shags. Maximum for each sex is the mean of all individual maximum values.

Parameter	Females	Males	<i>U</i>	<i>P</i>
Body mass (g)	2112 ± 109	2542 ± 133	0	< 0.01
Culmen length (mm)	56 ± 2	61 ± 1	0	< 0.01
Wing length (mm)	278 ± 5	291 ± 9	4.5	0.029
Tarsus length (mm)	66 ± 1	69 ± 1	0	< 0.01
Maximum dive depth (m)	34 ± 13	93 ± 44	2	0.011
Mean dive depth (m)	20 ± 13	36 ± 35	17762	< 0.001
Maximum dive duration (s)	158 ± 49	280 ± 78	5	0.032
Mean dive duration (s)	84 ± 53	124 ± 104	10463	< 0.0001

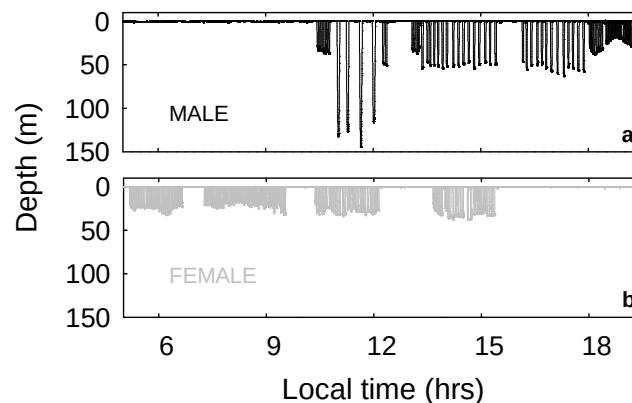


Fig. 3a. Complete daily dive sequence recordings for a male Crozet shag; this male performed very deep dives this day (max. 145 m). **b.** Dive sequence recording on the same day for a female, partner of the above mentioned male.

Diving behaviour

Maximum dive depth was 145 m for males (Fig. 3) and 55 m for females. Frequency distributions of dive depth, dive duration, post dive interval, and bottom time were different between the sexes (Kolmogorov-Smirnov test: all $D > 0.06$, all $P < 0.001$). Although males carried out dives to the greatest depths (50 – 145 m), most of their dives were in the shallowest depths, 52 % of dives being < 5 m. Females used shallow waters to a lesser extent, and foraged more intensively in the 15 – 35 m zone (Fig. 4).

Female dives averaged a maximum depth of 20 ± 13 m, lasted 84 ± 53 sec (2 – 250 sec), with a post dive interval of 78 ± 83 sec (0 – 800 sec), and a bottom time of 62 ± 44 sec (0 – 225 sec). Male dives averaged a maximum depth of 36 ± 35 m, lasted 124 ± 104 sec (2 – 371 sec), with a post dive interval of 163 ± 183 sec (0 – 800 sec), and a bottom time of 83 ± 76 sec (0 – 241 sec). Behavioral ADL was estimated at ≈ 240 sec for both males and

females. The percentage of dives $\geq$ bADL in duration was 20 % for males and < 1 % for females. For both sexes, all dives $\geq$ bADL were ≥ 47 m in maximum depth.

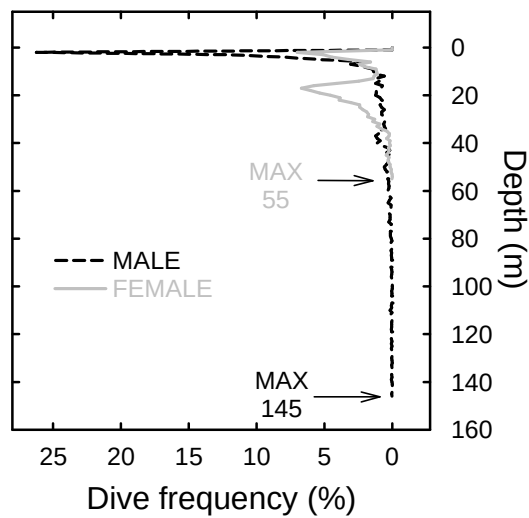


Fig. 4. Diving depth frequency for male and female Crozet shags.

Detailed dive parameters were compared between the sexes independently from dive depth (Table III). At same dive depth, females carried out longer dives with longer bottom times. These differences increased with maximum dive depth (Fig. 5). Also, females carried out a greater number of bottom wiggles and light wiggles. IDZ values (60.3 ± 14.8 % in females and 55.6 ± 8.4 % in males) were also not significantly different between sexes. Using mean values of dive parameters for dives in the 35 – 55 m zone, a model of the female and male dive cycle was constructed to illustrate the differences (Fig. 6).

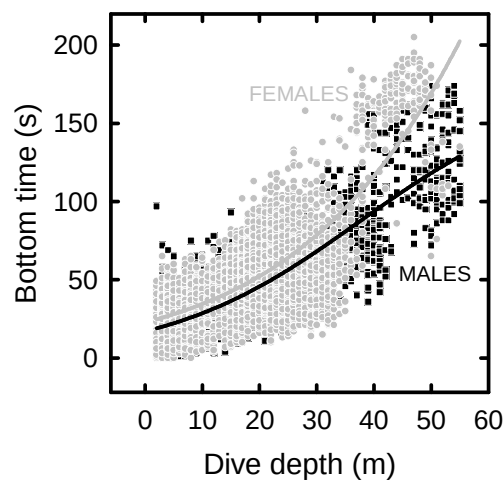
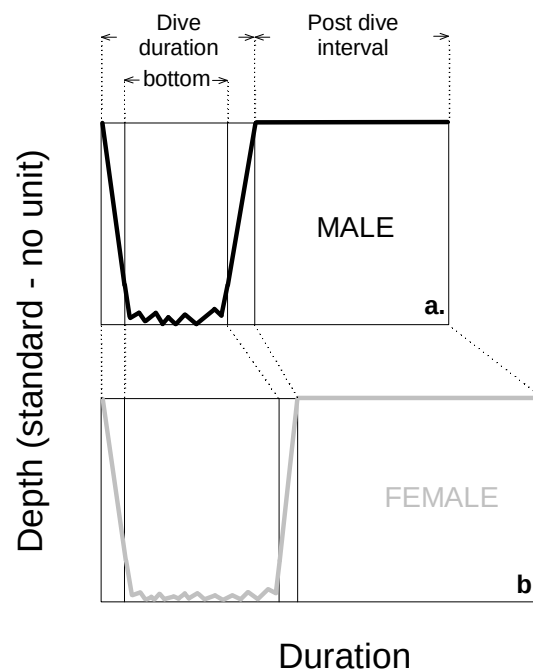


Fig. 5. Relation between dive depth and bottom time for male and female Crozet shags for dives between 0 and 55 m (maximum female dive depth). Female dives are represented by grey circles ($r^2 = 0.60$, $n = 4890$, $P < 0.0001$), and male dives by black squares ($r^2 = 0.76$, $n = 3092$, $P < 0.0001$).

Table 3. Comparison between sexes of detailed dive parameters independently from dive depth.

Parameter	D.F.	<i>t</i>	<i>P</i>
Descent rate (m.s ⁻¹)	10	2.90	0.015
Bottom time (s)	10	-3.21	0.009
Ascent rate (m.s ⁻¹)	10	0.45	0.662
Dive duration (s)	10	-3.58	0.005
PDI (s)	10	-1.60	0.139
Dive cycle time (s)	10	-2.77	0.019
Dive duration / PDI	10	-0.87	0.401
Efficiency	10	-0.84	0.416
Bottom wiggles	10	-2.51	0.030
Depth activity index (m)	10	-1.31	0.219
Light wiggles	10	-3.17	0.009
IDZ (%)	10	-1.30	0.221

**Fig. 6a.** Average dive cycle for dives carried out by males between 35 - 55 m. **b.** Average dive cycle for dives carried out by females in the same depth zone.

Diet

Diet sample size was unfortunately reduced. The contents retrieved from the 8 birds contained exclusively the Nototheniid fish *Paranotothenia magellanica* (occurrence: 87.5 % of total number of samples), except for one male sample, which contained also one item of the Nototheniid fish *Notothenia coriiceps*, and another male, which contained only the Nototheniid fish *Gobionotothen marionensis*. Mean total fresh mass of contents was 171 ± 44 g

for females and 134 ± 58 g for males. There was a difference in estimated standard length of fish caught by females (34 ± 4 mm, range: 12 – 126 mm) and males (105 ± 29 mm, range: 8 – 176 mm) (Mann-Whitney *U*-test: $U = 0$, $n = 8$, $P = 0.025$).

DISCUSSION

Like several other species of blue-eyed shags, the Crozet shag exhibited important sex-based differences in foraging ecology (Table IV). The two sex-specific behaviours described here could represent two different hunting strategies for the exploitation of two separate niches. These were based on a temporal and maybe spatial segregation in foraging activity, on differences in dive depths and dive parameters, and possibly on a segregation at the dietary level.

Spatial and temporal segregation

The vertical distribution of the foraging areas used by males and females showed considerable differences. Males were the only sex to forage over 55 m deep, yet they foraged mostly in very shallow waters (Fig. 4). As dives were essentially benthic, this vertical difference in foraging area has to be associated with a horizontal segregation. This was confirmed by the positive relation between daily flight duration moving out from the colony to the sea surface and maximum daily dive depth in males. This relation was absent in females (see Results). Females thus exhibited a pattern consistent with the exploitation of the 15 – 35 m (Fig. 4) shallow water band just off the coastline (an “along isobaths” pattern of movement). Males probably also displayed this pattern, but, occasionally reaching deeper zones, they furthermore displayed a straight pattern of movements between the very shallow coastline waters and the more offshore deeper zones (an “across isobaths” pattern of movement).

The potential overlap in foraging depths/zones between males and females was reduced by the temporal segregation, females foraging more in the morning and males more in the afternoon. Casaux *et al.* 1990 observed that some fish species eaten by the Antarctic blue-eyed shag were more active in the afternoon, precisely when the male cormorants were at sea, suggesting that male/female spatial and temporal segregation might be driven by a difference in targeted preys. Further investigation is therefore required to properly assess the relation between activity patterns and prey choice.

Two hunting strategies?

In males, 80 % of dives > 55 m (20 % of all dives) exceeded the bADL. In females, on the other hand, only < 1 % of all dives exceeded the bADL. Diving > 55 m thus potentially required anaerobic metabolism. These deep/long male dives had low dive efficiencies (Tremblay *et al.* 2005), so that a relatively short time was spent at the bottom. Males thus had to push their physiological limits more than females. Burger (1991) hypothesised that anaerobic metabolism could be a way of extending bottom time, particularly in the case of deep dives. In our case, anaerobic metabolism could mostly be used to access deeper feeding grounds (males). As females did not seem to resort to anaerobic metabolism, this pathway was not used to spend more time at shallow depths. This in turn suggests that deep feeding zones used by males may be associated with a relatively high probability of encountering prey, since little time can be spent searching while at the bottom. Favero *et al.* (1998)

suggested deep dives could yield bigger fish for Antarctic shags. Our only diet from deep dive foraging did not support this hypothesis and shows that small fish can be caught at deep depths by males. Although males dived deeper, it is important to note that this was done only occasionally, and that they essentially dived to shallow depths.

Females dived efficiently compared to the very deep or very shallow male dives in terms of breathing optimality, as they dived mostly between 15 – 35 m (Fig. 4), a depth zone for which dive durations fit with the highest dive duration/PDI ratio in this species (Tremblay *et al.* 2005), reinforcing the idea of an aerobic oriented strategy. For dives of similar depth, there was no real difference in the percentage of IDZ dives between the sexes, suggesting they targeted prey with the same ecology (benthic and epibenthic fishes; Ishikawa & Watanuki 2002). The male dives had shorter bottom times (Fig. 5) and had fewer vertical zigzags (depth wiggles) or light wiggles than female dives (Table III, Fig. 6). This could be related to different prey types targeted by each sex. In addition to spending less time at the bottom of the dives, males also spent less time per day diving (Table I). This probably corresponded to a greater global daily time spent at sea in females, though it was not significant. Male diving strategy could be consistent with feeding on bigger prey, and this needs to be confirmed by further diet data. Given their mass (and associated size) *Paranotothenia magellanica* individuals caught by males and females were most likely juveniles from different cohorts (Miller 1993, White 1998).

To conclude, the vertical and temporal segregation observed above might be associated with different hunting strategies that could be coherent with different prey size targeted by males and females respectively.

Table 4. References of articles (with study site and species) where authors found characteristics in the foraging behaviour of a blue eyed-shag similar to one described in the present study.

Parameter	Reference
Males dived deeper	8, 10, 11
bADL was exceeded	4, 5, 7
At same maximum depth, bottom time of females was greater	11
Fish captured by males were bigger	2, 3, 9, 10, 11
Females started foraging before males in the daytime	1, 2, 6, 8, 10, 11

Antarctic peninsula, South Shetland: *Phalacrocorax bransfieldensis*. ¹Bernstein and Maxson 1984, ²Favero *et al.* 1998, ³Casaux *et al.* 2001.

South Georgia: *Phalacrocorax georgianus*. ⁴Croxall *et al.* 1991, ⁵Wanless *et al.* 1992, ⁶Wanless *et al.* 1995, ⁷Bevan *et al.* 1997.

Heard Island: *Phalacrocorax nivalis*. ⁸Green and Williams 1997.

Macquarie Island: *Phalacrocorax purpurascens*. ⁹Kato *et al.* 1996a, ¹⁰Kato *et al.* 1999, ¹¹Kato *et al.* 2000.

Dive depth and body size

Is shallower diving by females a consequence of smaller body size? For diving air breathing animals, there is a positive allometric relationship between diving capacity (duration and depth) and body mass (Schreer & Kovacs 1997). A greater body mass confers a greater oxygen reserve, for a proportionally lower mass-specific energy expenditure. Body mass difference between male and female cormorants has been an argument for explaining superior male diving performances in Japanese cormorants *Phalacrocorax capillatus* (Watanuki *et al.* 1996) and *Phalacrocorax filamentosus* (Kato *et al.* 1998, Kato *et al.* 1999) and in the Macquarie blue-eyed shag *Phalacrocorax purpurascens* (Kato *et al.* 1999). Here, mean male

body mass was 20 % larger than mean female body mass and the relationship between body mass and absolute maximum depth reached per individual was positive. Yet, in this study, the male individual which dived the deepest was also the lightest of all males (2350 g) and exceeded the heaviest female by only 50 g. In addition, bADL was the same for males and females. Finally, when using the regression calculated by Schreer & Kovacs (1997) and linking body mass to maximum dive duration and depth, we found that our birds did not fit at all with the model (see Results).

Maximum dive depth/duration could therefore more likely be related to sex than to body mass. Similar maximum dive durations were reported in male and female blue-eyed shags (Kato *et al.* 2000), even though males dived deeper. In the South-Georgia blue-eyed shag *Phalacrocorax georgianus*, maximum recorded dive depth for females had been 63 m (Kato *et al.* 1992) until 9 years later another study reported in the Antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax bransfieldensis* a maximum depth of 113 m (Casaux *et al.* 2001). In the latter study, females dived on average deeper than the males during two consecutive years, but males still captured bigger and/or different specimens of fish than did the females.

Consequently, and as is consistent with the two sexually distinct hunting strategies described in this study, male and female differences in diving behaviours could represent an adaptation to distinct targeted prey size, rather than be a consequence of different size-related diving capacities (oxygen storage ability).

Conclusions

The reduced number of study birds requires cautious extrapolation. In particular, diet sample was unfortunately reduced, indicating rather a trend than a settled difference. Also, the use of flight durations gives only an approximation of foraging range, but does not locate foraging grounds precisely. Nevertheless, birds were followed over 4 – 5 days, a period long enough to compensate somewhat for the number of individuals, suggesting the findings here are to be considered seriously. More important, many of the sex-based differences observed appear to match with some observed in other species of blue-eyed shags (Table IV), pointing out the Crozet shag as another cormorant from the blue-eyed shag complex to display sex-specific foraging behaviour.

The reasons for splitting niches remain unclear. Future studies should obviously need to concentrate on differences in prey species, and particularly in prey size. Do female blue-eyed shags actually always catch smaller fish than males? If so, what does this mean? Does body size influence the size range of the fish which can be caught? Niche characteristics can be determined by characteristics of sexual dimorphism, such as culmen length and/or bill depth (Selander 1966). Bill depth is the most discriminating morphometric parameter for sexing great cormorants *Phalacrocorax carbo* (Koffijberg & Van Eerden 1995) and blue-eyed shags (Malacalza & Hall 1988), and it has been shown, as for bill width, to also be important in determining handling and snapping power in birds (Boag & Grant 1981, Smith 1987). Showing females are unable to catch the bigger fish because their handling power is smaller than males' – because their beaks are smaller than males' – requires an experimental approach. Favero *et al.* (1998) proposed that the niche splitting could maximize the chances of one member of the pair of locating food for the chicks without overall search effort, thus increasing the efficiency of the pair. This would concur with the possible two hunting strategies described here. These authors equally suggested this could reduce intra-specific competition: this would be more difficult to understand if the two sexes feed on the same fish species.

Also, it is not at all obvious that all of the sex-specific behaviours observed in the blue-eyed shag are related to niche splitting strategies. Even though Casaux *et al.* (2001) proposed

that the sex-specific foraging activity rhythms could be related to schedule of prey activity, this remains to be demonstrated. It is possible sex-specific rhythms could depend on pressures encountered not at sea, but on land. For example, maybe males forage mainly during the second part of daytime because they bring back bigger food loads, and this enables chicks a greater survival probability as they have to fast during the night time and during a large part of the following morning until the females come back with more food. Indeed, male Crozet shags were more efficient than females, targeting bigger prey in shallow waters closer to the colony, and spending less time daily in doing so, as they spent only 67 % of the time underwater compared to females. In the future, exploring the energetics of the Crozet shag (precisely measuring costs and benefits of foraging behaviour in relation to time budget) will be necessary in order to understand the reasons why the males are so efficient.

The exploitation of two niches by both sexes of the Crozet shag using different strategies concurs with some behavioural sexual differences observed for 4 other blue-eyed shags, and tends to reinforce the proposition of uniformity in the blue-eyed shag complex on a behavioural level (Table IV, though females may occasionally dive deeper than males, Casaux *et al.* 2001). Sex specific behaviour in the blue-eyed shag species could thus have a strong genetic background. Studying the relative contribution of sexual selection in the shaping of sexual dimorphism in blue-eyed shags is important when studying the relation between sexual dimorphism and sexual foraging behaviour. Male blue-eyed shags may combat ferociously when competing for females or nest positions (personal observation). It is taken for granted that sexual dimorphism in the cormorant family is related to sexual selection, yet this has rarely been measured (Childress & Bennun 2002). In conclusion, blue-eyed shags display massive sexual differences, and yet the reasons for some traits remain enigmatic. This group still appears as a relevant model for studying the origins and evolution of sex-specific foraging behaviour.

Acknowledgements The authors would like to thank T. Guionnet, J. Martin, S. Shaffer and A. Hoecker for their help in the field. The authors also thank from the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) C. Trouvé, for her help on stomach content analysis, X. Bonnet, for his exciting explanations on sexual dimorphism and ecological selection, and L. Hardouin, for his guidance into the realm of R and generalized linear mixed-effects models. We also thank two anonymous reviewers for their pertinent remarks on the manuscript. This work was supported financially and logistically by the Institut Paul Emile Victor (IPEV, Program 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).

Annexe 9:

**Can vertical distribution of resource influence sexual size
dimorphism in divers?**

In preparation

In preparation

Can vertical distribution of resource influence sexual size dimorphism in divers?

Timothée R. Cook^{1*}, Yves Cherel¹, Akiko Kato², Charles-André Bost¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UPR 1934, Villiers-en-bois, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

²National Institute of Polar Research, 9-10, Kaga 1-chome, Itabashi-ku, Tokyo 173-8515, Japan

*Corresponding author: cook@cebc.cnrs.fr

METHODS

Study site

The study was conducted during the Austral summer in the Kerguelen Archipelago, a French territory located in the Southern Ocean, between the cold Antarctic water mass and the sub-Antarctic waters (49°30'S, 69°30'E; Fig. 1). Breeding adult Kerguelen shags (*Phalacrocorax verrucosus*, Cabanis 1875), belonging to three different colonies were studied from December 2005 to March 2006.

Each colony is distant from the next by 30 – 40 km and is set in a distinct oceanographic context (Fig. 1). The "Sourcil Noir" colony (hereafter named SN) is located in the bottom half of a 200 m cliff and comprises a dense cluster of approximately 1000 breeding pairs. It faces the open ocean, with rapidly deepening waters when moving offshore. The "Pointe Suzanne" colony (hereafter named PS) is at the top of a 10 m cliff and holds 50 breeding pairs. It constitutes a sub-colony of a complex of small colonies spread along the coast and comprising a total of 450 pairs. It also faces the open ocean, but nearshore waters are less deep compared to SN. The coast is lined with large kelp beds of *Macrocystis pyrifera*, which grow in shallow waters of 20 - 25 m maximum depth (Duchêne 1989), forming a dense underwater forest reaching the sea surface. The "Mayès" colony (hereafter named MAY) is located on a small island set in the far end of a large and sheltered bay (Golfe du Morbihan). It is a small colony of approximately 20 breeding pairs set near the base of a 30 m cliff. The surrounding waters are rarely deeper than 50 m. In all sites, the effect of the tide is weak, as the tidal range is rarely larger than 1 - 1.5 m. Eventually, during the summer period, weather at Kerguelen is relatively mild, with mean air temperatures ranging between 3 - 10 °C and precipitation occurring every two days (snow is rare).

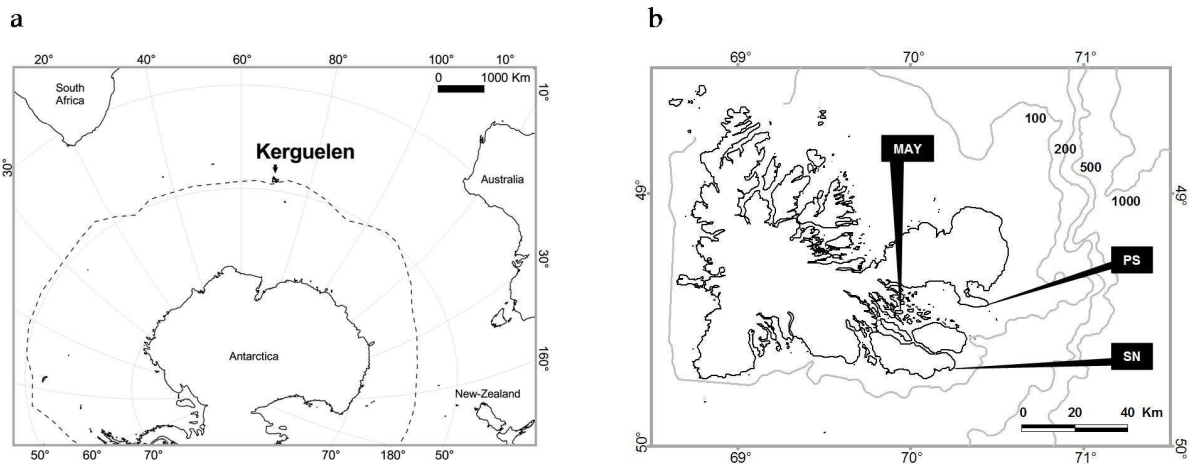


Fig. 1. (a) General position of the Kerguelen Archipelago in the Southern Ocean. The dotted line represents the Polar Front, separating Antarctic (south of the Front) from sub-Antarctic (north of the front) water masses. (b) Map of the Kerguelen Archipelago with depth contours and location of the three study colonies.

During the study, the average stage of chicks varied from one colony to the other. At SN, parents were brooding, chicks ranging between a few days to 3 weeks old, the age at which they become thermally emancipated. At PS, the period was late chick rearing, chicks starting to develop primary feathers, and at MAY the period was middle chick rearing (chicks thermally emancipated).

Bird capture

Study birds were captured for measuring, for collecting stomach contents, blood and feather samples and for attaching data loggers. Birds were captured during the day next to their nest just after being relieved by their partner, using a noose attached to the end of a 5 m long telescopic fishing pole. Birds were measured for several body measures using a Vernier caliper (± 0.1 mm) and a ruler (± 1 mm) and weighed using a spring balance (± 25 g). Blood was drawn from the wing vein using a 1 mL heparinised syringe with a 0.5 mm diameter needle. Ethanol (75 %) was added to the sample, which was frozen afterwards (-20°C). Birds were then released towards their nest. Individuals were sexed through behaviour and measurements. For 16 birds, uncertainty of sex led, later on, to molecular sexing using blood. However, the results showed no difference with the sex which had been sensed in advance. For every study nest, chicks were counted and weighed.

The experimental birds were fitted with a data logger, which was attached to the feathers of the bottom part of the back, using Tesa® tape secured with cyanoacrylate glue (Loctite® 401). During the process, the head was covered with a mask in order to reduce stress due to handling. Total handling time between capture and release was maximum 10 min. Upon their capture, the birds were only weighed. All other measurements or collection of biological samples was done upon recapture, when the data logger was retrieved. Upon this occasion, the bird's stomach content was collected through spontaneous regurgitation, and frozen afterwards (-20°C). Stomach contents were also opportunistically collected on non-experimental birds. It was impossible to collect contents from the MAY colony because of the very small number of birds. Food samples from three previous campaigns (1997-1998, 1999-2000, 2003-2004) were thus pooled to describe shag diet at this colony. However, sex of birds from these campaigns is unknown.

Data loggers and foraging behaviour

Experimental birds were equipped with electronic TDRs (Time-Depth Recorders) for a period lasting from one to five days. TDRs were streamlined MK9 (2 MB memory, Wildlife Computers®) and M-190L-D2GT (16 MB memory, Little Leonardo®) models. These measured $6.7 \times 1.7 \times 1.7$ cm and 6.0×1.6 (diameter) cm and weighed 30 g and 16 g, respectively. They were programmed to record depth and temperature every second with a precision of ± 0.5 m and 0.05°C (MK9) and ± 0.1 m and 0.05°C (M-190L-D2GT). Overall, they represented between 1 – 2 % of the birds' body weight.

Recordings were downloaded onto a computer and analysed with MultiTrace (Jensen Software Systems). Foraging trips were characterized using the temperature contrast between the cold seawater and the warmer air. Dives were considered as occurring when they were ≥ 1 m deep. For every dive we calculated the dive duration and the post-dive interval (defined as the surface period comprised between the end of a dive and the onset of the next). The bottom period (time spent at the bottom of the dive) was defined as starting and ending when the vertical transit rate of the bird became $< 0.25 \text{ m.s}^{-1}$ (end of descent) and $> 0.25 \text{ m.s}^{-1}$ (beginning of ascent). This value was chosen after visual inspection of dive profiles. Eventually, dive profiles were characterized with a set of fixed parameters used routinely during the analysis. Each dive was set into a category: flat-bottomed dives, "V" dives, or asymmetrical dives. Profiles inform on the foraging ecology. Flat-bottomed dives suggest a benthic foraging (on the bottom), with a long bottom time. "V" or asymmetrical dives suggest a more pelagic foraging (in the water column), with a short to non-existent bottom time (Wilson 1991, 1995).

In all, 45 shags were equipped during 2 ± 1 days, producing a total of three months of TDR recording. This brought a total of 204 foraging trips and 7159 dives, which were used to quantify time-budget and dive parameters.

Diet

A total of 76 stomach contents were collected, weighing on average 70 ± 44 g. At the laboratory, contents were sorted into different prey categories: fish, annelids, cephalopods and crustaceans. Fish species were determined according to Gon & Heemstra (1999), using the whole fish when it was preserved or the otoliths in the absence of a whole fish. The accumulated fraction was not used. Otoliths were measured (precision ± 0.1 mm), and were used to estimate standard length of individual fish with the help of regression equations from the literature (Hureau 1966, Williams & McEldowney 1990, Casaux et al. 1998, Duhamel et al. 2005).

Data analysis

Statistical analyses were performed using R software (Ihaka & Gentelman 1996). When data failed to meet normality, data were transformed to normal distribution. When this was impossible, appropriate tests were used. Statistical significance was accepted at the $\alpha \leq 0.05$ level.

To explore differences in body size, we performed a principal component analysis (PCA) on body measurements. We considered the first principal component axis (PC1) as a synthetic measure of body size and used the scores of PC1 to test differences between sexes and colonies, using a simple linear regression model followed by an analysis of variance (ANOVA).

Otherwise, to test the effect of sex and colony on foraging behaviour, or any other parameter, we used a linear regression model with mixed-effects fitted by restricted maximum likelihood (GLM REML). A generalized linear model with mixed-effect fitted by quasi-penalised likelihood (GLMM PQL) was used when normality was not met (in only three cases). Results were obtained after performing an ANOVA on the models. To avoid pseudoreplication, the individual was always set as a random factor. Because the number of chicks can impact parental foraging effort, therefore time budget, we only studied time-budget parameters of birds from nests for which both parents had been monitored, thus giving to each sex group an equal weight of chicks, nesting the nest number within the individual. To test the effect of the number of chicks (one or two) on the daily time spent foraging, we compared this factor between sexes for each colony, independently. Since dive parameters depend on dive depth (typically, dive duration will increase with dive depth), dive depth must be set as a covariate when investigating differences in dive parameters. Comparison between sexes and colonies was impossible because of differences in diving range. Consequently, dive parameters were only compared between sexes at one colony. For every test, we built a model with an additive or an interactive effect between the two covariates. We selected the best model using the parsimony principle, based on the Akaike Information Criterion (AIC): the lower the AIC value, the more parsimonious the model.

Eventually, to investigate differences between colonies and sexes in food diet, we compared the assemblage compositions using an analysis of similarity (ANOSIM). The ANOSIM procedure uses the difference between average ranked values of measures of dissimilarity in abundances and types of organisms among replicates between samples to give a statistical test (R-statistic). R is scaled between - 1 and + 1 (0 represents the null hypothesis of no differences among samples).

RESULTS

Body size

The PCA was performed on six body measurements from all birds, body mass excluded (Table 1). PC1 accounted for 79 % of variance, and all original variables were positively correlated with it (all Pearson's product-moment correlation coefficients > 0.80, all $p < 0.0001$). We thus used PC1 as a synthetic measure of body size for comparing sexes and colonies. Males were larger than females ($F_{1,102} = 202.1$, $p < 0.0001$) and birds from SN were larger than birds from PS, who were in their turn larger than birds from MAY ($F_{2,102} = 280.3$, $p < 0.0001$) (Table1). Sexual size dimorphism was significantly greater at PS compared to the two other colonies (interaction between size and colony: $F_{2,102} = 3.3$, $p = 0.040$).

A comparison of body condition showed that males were always in better condition than females ($F_{1,102} = 65.3$, $p < 0.0001$) and that birds from SN were in better condition than birds from PS, who were in their turn in better condition than birds from MAY ($F_{2,102} = 208.5$, $p < 0.0001$) (Table1).

Temporal patterns

Date of breeding period was slightly different between the colonies. Though Kerguelen shag individuals can be slightly asynchronous, they do show a main mode in the laying date. This occurred around December 15th at SN, December 1st at PS and December 21st at MAY.

Though chicks were sometimes left alone at the nest while both parents were foraging at sea, this was rare during the study period and only occurred at PS. Most generally, parents

shifted, one foraging while the other stayed brooding on the nest or stood nearby, protecting the chicks from predators. Birds foraged exclusively during the day period, the earliest commuting to foraging grounds just before sunrise and the latest returning to the colony just after sunset. Females foraged mainly in the morning and males in the afternoon. This pattern was similar for all three colonies (Kolmogorov-Smirnov test: all $D > 0.45$, all $p < 0.0001$) (Fig. 2). Segregation was the strongest at SN, followed by PS, where sexes overlapped slightly around noon. The overlap was the strongest at MAY, with certain males foraging in the early morning and certain females in the late afternoon.

Diving behaviour

Birds from different colonies did not dive to the same depth, birds from SN, PS and MAY diving into deep, intermediate, and shallow waters, respectively (Table 2). Dive duration, bottom time and post-dive interval increased positively with dive depth in all cases (Fig. 3 and 4). Dives were mostly benthic, due to the high proportion of flat-bottomed dives in the three localities (Table 2). There was a higher proportion of such dives at SN compared to PS and MAY, where they were the fewest ($F_{2,39} = 5.7$, $p = 0.008$). The percentage of flat-bottomed dives was lower for females compared to males at PS and particularly at MAY (interaction between sex and colony: $F_{2,39} = 3.8$, $p = 0.034$). Seawater temperature, calculated for each dive as the mean temperature recorded during the dive, was coldest at SN compared to PS and MAY, where it was the warmest ($F_{2,39} = 199.2$, $p < 0.001$) (Table 2). There was a trend for an interaction between sex and colony allowing for an important sexual difference in water temperature at PS, with females exploring warmer waters than males ($F_{2,39} = 199.2$, $p = 0.053$).

At all colonies, females dived on average shallower than males (Fig. 3, Table 2). Segregation was the strongest at PS, where females were restricted to depths ~ 10 m, while males foraged in waters ~ 50 m. At MAY, both sexes dived to ~ 10 m, males also diving to ~ 30 m. At SN, all birds foraged deep, females diving to ~ 100 m and males to ~ 110 m (Fig. 3). Because of the sexual overlap at SN occurring in deep waters, it was possible to test in this locality if the effect of depth on dive parameters was different from one sex to the other. Visual inspection showed that female dives appeared to level off at ~ 300 s for all dives deeper than 80 m, suggesting they reached their physiological limits in terms of dive duration. This was corroborated by the decrease of bottom time with dive depth for dives deeper than 80 m (when the apnoeic limit is reached, any increase in dive depth will be followed by an increase in the time dedicated to vertical transit, which must be compensated by a decrease in bottom time). Males, on the other hand, appeared to reach their limits for longer (~ 350 s) and deeper dives (after 100 m). For the 100 - 120 m depth range, dive durations in males were longer than in females ($F_{1,17} = 17.6$, $p < 0.001$), as were bottom times ($F_{1,17} = 14.5$, $p = 0.001$), independently of dive depth (Fig. 3). Post-dive intervals, however, were not different from one sex to the other ($F_{1,17} = 0.004$, $p = 0.946$) (Fig. 4).

Eventually, in half the cases the dive duration to post-dive interval ratio increased with dive duration, reaching a peak before decreasing for longer dives. This occurred at PS in females and at MAY (Fig. 4). At PS, the ratio peaked at ~ 2.2 for dives lasting ~ 60 s. At MAY, this ratio peaked at ~ 2.5 for dives lasting ~ 50 s, both in males and females.

Table1. Morphological differences between sexes and colonies of Kerguelen shag. Sexual Size Dimorphism (SSD) is expressed as the sex difference in the body trait over the female body trait.

Parameter	Colony Sex	SN			PS			MAY		
		M (N = 18)	F (N = 22)	SSD (%)	M (N = 21)	F (N = 20)	SSD (%)	M (N = 12)	F (N = 15)	SSD (%)
Body weight (g)		3218 ± 305	2800 ± 154	14.9	2614 ± 326	1994 ± 160	31.1	1842 ± 137	1552 ± 79	18.7
Bill length (mm)		54.2 ± 2.3	52.3 ± 2.9	3.6	53.5 ± 2.2	49.1 ± 1.7	9.2	49.8 ± 2.3	45.6 ± 1.7	9.2
Bill depth (mm)		16.8 ± 1.4	15.3 ± 1.6	9.8	15.6 ± 1.3	13.4 ± 0.7	16.4	13.3 ± 0.6	12.1 ± 0.6	9.9
Bill hook length (mm)		20.1 ± 1.0	18.9 ± 2.3	6.3	18.5 ± 0.8	16.8 ± 0.8	10.1	17.0 ± 1.6	15.8 ± 0.7	7.6
Head + bill length (mm)		136.1 ± 4.1	129.6 ± 3.4	5.0	130.8 ± 3.6	121.6 ± 2.5	7.6	119.8 ± 2.9	113.1 ± 2.4	5.9
Tarsus length (mm)		70.5 ± 2.2	67.7 ± 3.3	4.1	65.9 ± 2.7	60.9 ± 1.4	8.2	58.5 ± 1.7	56.0 ± 1.9	4.4
Wing length (mm)		307.7 ± 9.3	290.4 ± 6.3	5.9	291 ± 7.0	272.8 ± 5.3	6.7	271.3 ± 5.0	254.9 ± 5.9	6.4
Body condition index*		7.4 ± 0.6	6.8 ± 0.3	8.8	6.4 ± 0.7	5.3 ± 0.6	20.7	4.8 ± 0.4	4.3 ± 0.2	11.6

*Calculated as [Body mass / (Bill length + Tarsus length + Wing length)] (Chastel et al. 1995).

Table 2. General dive parameters for male and female Kerguelen shags at the three study colonies.

Parameter	Colony Sex	SN		PS		MAY	
		M (N = 10)	F (N = 11)	M (N = 6)	F (N = 8)	M (N = 5)	F (N = 5)
Total number of recorded dives		386	496	779	1464	1210	2824
Maximum dive depth (m)		144	117	86	45	50	34
Mean dive depth (m)		99 ± 12	91 ± 9	49 ± 14	21 ± 9	20 ± 8	6 ± 13
Maximum dive duration (s)		403	338	301	195	196	108
Maximum bottom time (s)		259	219	216	164	153	72
Number of flat-bottomed dives (%)		94	97	94	85	90	63
Mean underwater temperature (°C)		3.86 ± 0.22	3.96 ± 0.26	4.79 ± 0.34	5.73 ± 0.82	6.49 ± 0.14	6.47 ± 0.37

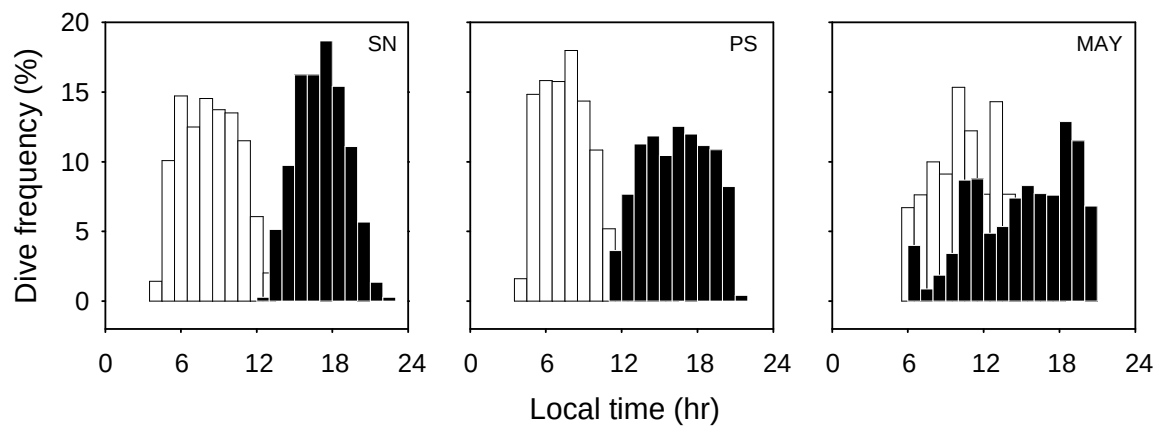


Fig. 2. Daily temporal distribution of female dives (white) and male dives (black) for all three study colonies.

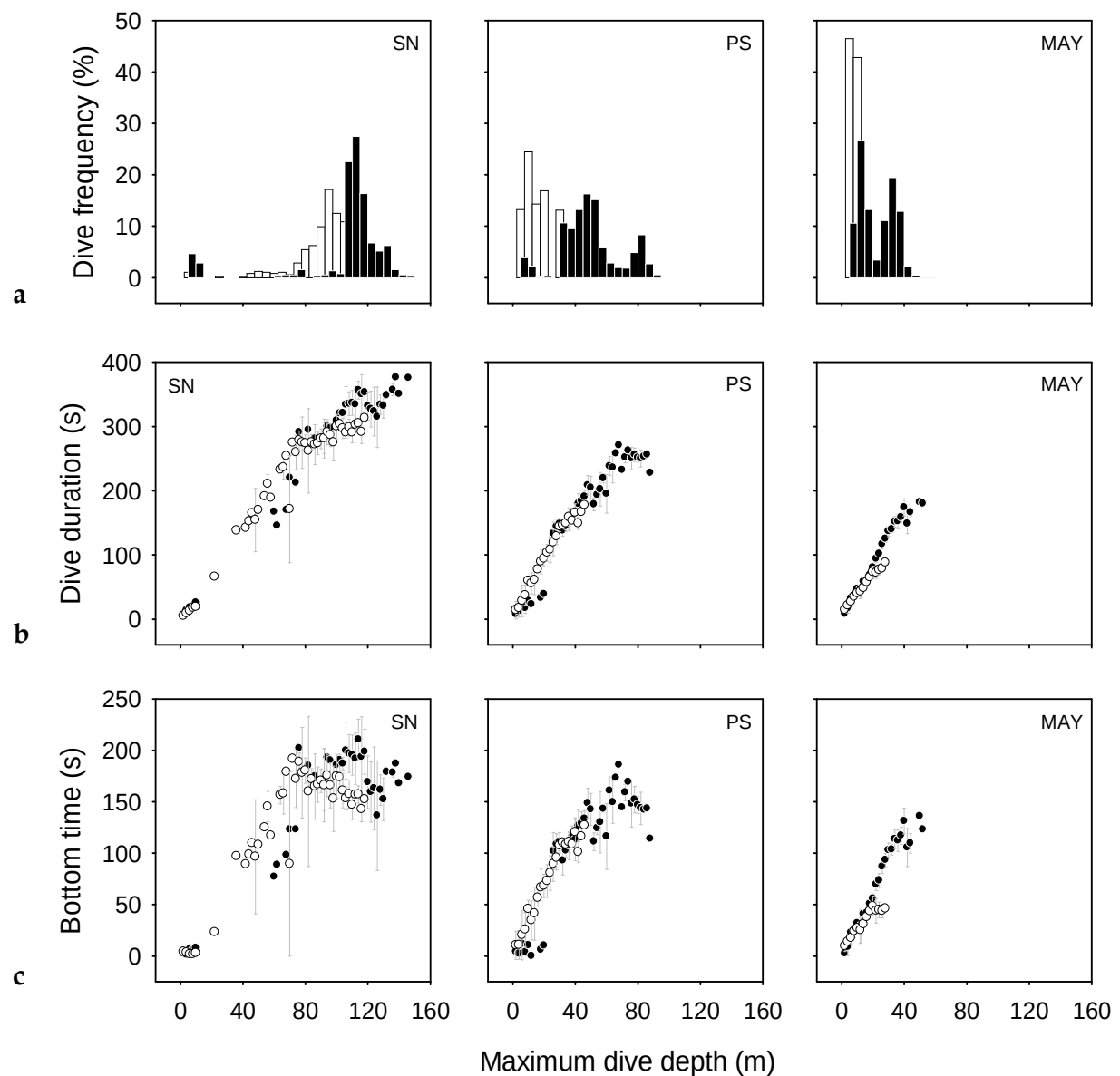


Fig. 3. (a) Distribution of dives, (b) dive duration, and (c) bottom time, in relation to maximum dive depth, in females (white) and males (black) in the three study colonies of Kerguelen shag.

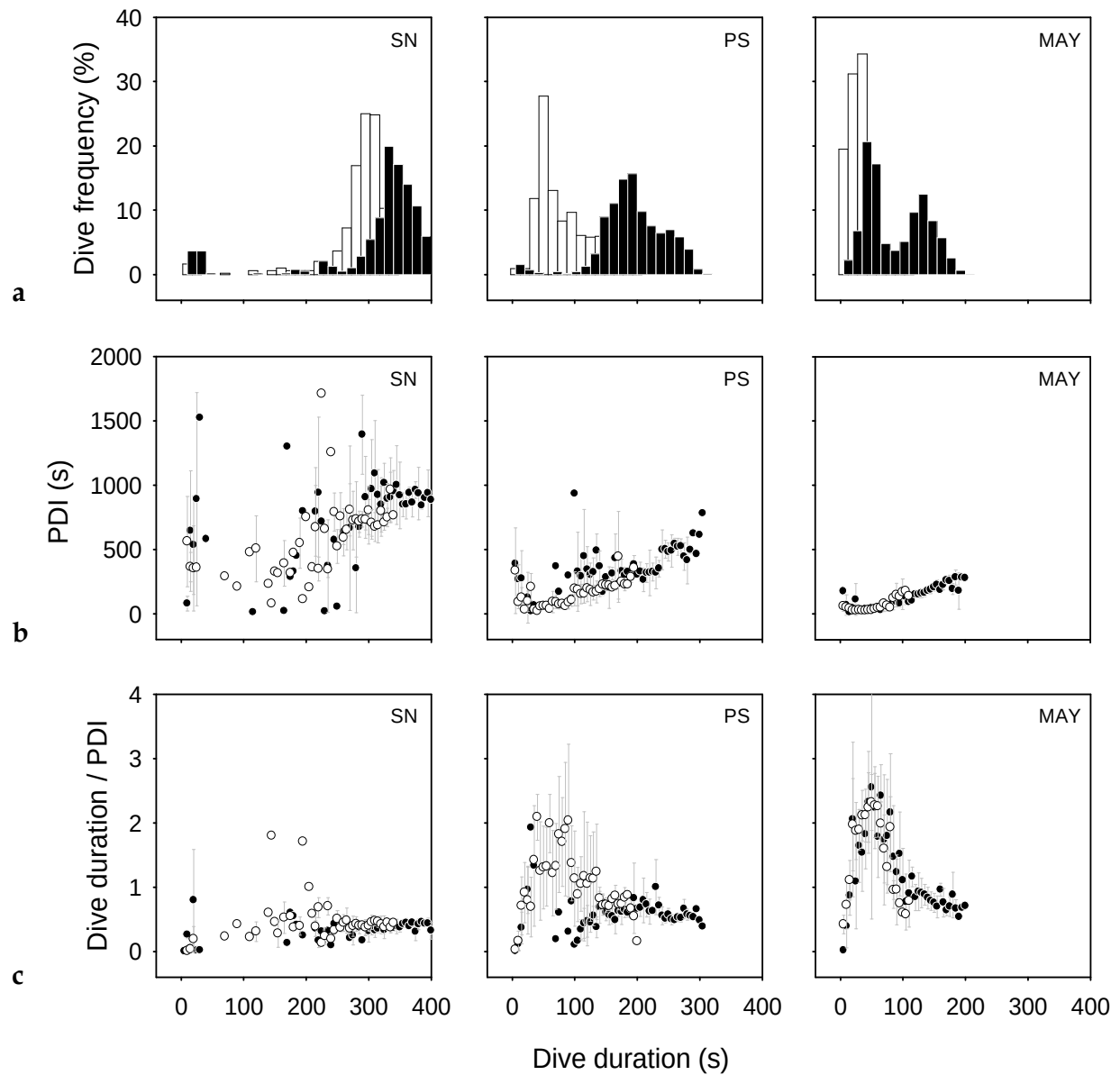


Fig. 4. (a) Distribution of dives, (b) Post-Dive Interval (PDI) and (c) dive duration to PDI ratio, in relation to dive duration, in females (white) and males (black) in the three study colonies of Kerguelen shag.

Foraging effort

The individual parental daily number of foraging trips was quite similar between SN and PS, but increased markedly at MAY ($F_{2,14} = 81.3$, $p < 0.0001$) (Table 3). Sexes performed equally (no interaction between sex and colony: $F_{2,14} = 2.5$, $p = 0.120$). Daily time spent foraging at sea was not different from one colony to the next ($F_{2,14} = 2.5$, $p = 0.119$) (Table 3). It did differ between sexes for all colonies, males spending daily more time at sea compared to females, except at SN, where it was the opposite (interaction of sex and colony: $F_{2,14} = 8.9$, $p = 0.003$). When accounting for the number of chicks, there was no interaction between sex and number of chicks in either locality, and though there was a trend for an increase in global parental effort with the number of chicks, this was only significant at MAY ($F_{1,3} = 11.2$, $p = 0.044$) (Fig. 5).

Table 3. General time-budget parameters for male and female Kerguelen shags at the three study colonies.

Parameter	Colony Sex	SN		PS		MAY	
		M (N = 7)	F (N = 7)	M (N = 5)	F (N = 5)	M (N = 5)	F (N = 5)
Daily number of foraging trips*		1.1 ± 0.2	1 ± 0	1.4 ± 0.6	1.2 ± 0.4	4.7 ± 1.7	5.6 ± 1.7
Daily time at sea (hr)		6 h 17 ± 1 h 17	7 h 17 ± 0 h 57	8 h 07 ± 0 h 50	6 h 28 ± 0 h 47	7 h 22 ± 1 h 12	5 h 47 ± 1 h 49
Daily number of dives		17 ± 4	24 ± 4	47 ± 14	124 ± 69	146 ± 114	270 ± 103
Daily time underwater (hr)		1 h 24 ± 0 h 25	1 h 54 ± 0 h 21	2 h 24 ± 0 h 25	2 h 37 ± 0 h 36	3 h 22 ± 0 h 58	2 h 10 ± 0 h 50
Daily vertical underwater distance (km)		3.3 ± 0.9	4.4 ± 0.7	4.4 ± 0.6	3.3 ± 0.8	5.1 ± 1.4	2.8 ± 1.4
Number of chicks per nest		1.7 ± 0.4		1.4 ± 0.5		1.3 ± 0.4	
Mean chick mass (g)		464 ± 247		1750 ± 0		1050 ± 367	

*At SN, 37 % of trips were bathing trips containing no dive (first trip of the day: mean duration 7 ± 2 min). These were excluded from the analysis.

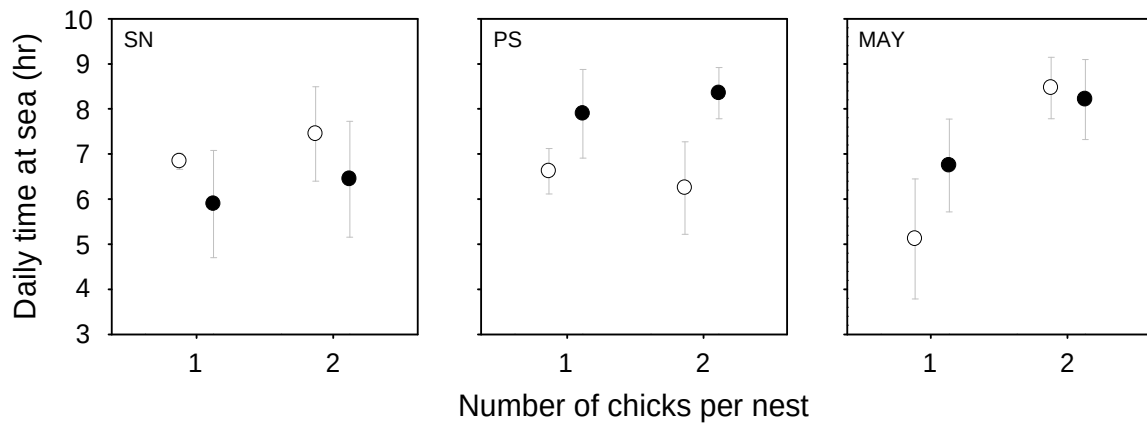


Fig. 5. Daily time spent at sea relative to the sex (females in white, males in black) and the number of chicks in the three study colonies.

Individual daily number of dives increased from SN to PS, and from PS to MAY ($F_{2,14} = 43.6$, $p < 0.0001$) (Table 3). Females always carried out more dives than males, and the difference was proportional from one colony to the next (no interaction of sex and colony: $F_{2,14} = 1.2$, $p = 0.327$). The daily time spent underwater (diving) increased from SN to PS, and from PS to MAY ($F_{2,14} = 12.0$, $p < 0.001$) (Table 3). It was different between sexes at SN and MAY, following the daily time at sea, but not at PS ($F_{2,14} = 6.1$, $p < 0.012$). The daily travelled vertical underwater distance (number of dives per day $\times$ maximum dive depths $\times$ 2) was not different from one colony to the other ($F_{2,14} = 0.06$, $p < 0.940$), but differed between sexes, following the pattern observed for differences in daily time at sea (interaction between sex and colony: $F_{2,14} = 9.2$, $p < 0.003$) (Table 3).

It was not possible to survey the SN colony just before the fledging period. Reproductive success, measured as the number of chicks present per nest during the late chick-rearing period, was measured elsewhere, however. Reproductive success was 1.4 ± 0.5 at PS ($N = 34$ nests) and 1.5 ± 0.6 at MAY ($N = 13$ chicks) (U Mann-Whitney test: $U = 233$, $p = 0.742$).

Diet

Stomach content analysis revealed diet was composed in all three localities of 95 % fish (849 fish items identified) (Table 4). The rest was made up of annelids (Polychaetes), one species of crab and one species of octopus. The most abundant fish were benthic fish from the Nototheniidae family (*Lepidonotothen mizops*, *Notothenia cyanobranca*, *Gobionotothen acuta*) and the Harpagiferidae family (*Harpagifer* sp.). Overall, the same species of prey were present in all three colonies, with some exceptions. For example, *Paranotothenia magellanica* was only found at PS and the octopus at SN (Table 4). This is the first time *Notothenia rossi* is found in the diet of a Kerguelen shag (Lescroël et al., unpublished data).

The ANOSIM showed a difference in diet composition (relative abundance of each prey species) between the colonies ($R = 0.25$, $p < 0.001$), birds from SN, PS and MAY feeding preferentially on *Lepidonotothen mizops*, *Notothenia cyanobranca* and on a mix of the two species, respectively (Table 5). There was no difference in diet composition between the sexes at SN ($R = 0.07$, $p = 0.199$), or at PS ($R = 0.04$, $p = 0.236$). At SN, 76 and 181 otoliths were measured from 9 male and 15 female contents, respectively. At PS, 35 and 79 otoliths were measured from 10 male and 8 female contents, respectively. Mixing all fish species, fish from SN (77 ± 23 mm) were not significantly longer than fish from PS (65 ± 43 mm) ($F_{1,38} = 2.5$, $p = 0.119$) and there was no interaction between sex and colony ($F_{1,38} = 1.5$, $p = 0.230$). Fish caught by males were bigger than fish caught by females at SN (Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.459$, $P < 0.001$) and at PS ($D = 0.470$, $P < 0.001$) (Fig. 6).

Table 4. Diet of Kerguelen shags at the three study colonies.

		Colony		SN		PS		MAY*	
				Num. (%)	Occ. (%)	Num. (%)	Occ. (%)	Num. (%)	Occ. (%)
Prey species				(n = 310)	(N = 26)	(n = 265)	(N = 18)	(n = 376)	(N = 33)
Fish	<i>Lepidonotothen mizops</i>			72.6	92.3	7.2	22.2	32.7	54.5
	<i>Notothenia cyanobrancha</i>			3.5	19.2	74.0	94.4	39.1	72.7
	<i>Harpagifer</i> sp.			10.0	46.1	7.2	38.9	6.1	42.4
	<i>Gobionotothen acuta</i>			5.8	34.6	2.6	16.7	3.7	21.2
	<i>Channichthys rhinoceratus</i>			0.3	3.8	–	–	1.1	12.1
	<i>Muraenolepis marmoratus</i>			1.0	11.5	0.7	11.1	–	–
	<i>Paranotothenia magellanica</i>			–	–	1.1	16.7	–	–
	<i>Notothenia rossi</i>			–	–	0.4	5.5	–	–
	<i>Zanchlorhynchus spinifer</i>			0.6	7.7	–	–	–	–
	Non identified			3.6	15.4	1.5	22.2	11.2	45.4
Annelids	Polynoidae sp.			2.3	7.7	4.9	16.7	5.3	27.3
Crustaceans	<i>Halicarcinus planatus</i>			–	–	0.4	5.5	0.8	9.1
Cephalopods	<i>Benthoctopus thielei</i>			0.3	3.8	–	–	–	–

*Samples were collected during previous campaigns and pooled for analysis.

Num. = proportion of individuals from any prey species relative to the total number of prey items.

n = total number of prey items.

Occ. = occurrence in the stomach contents of any prey species relative to the total number of contents.

N = total number of stomach contents.

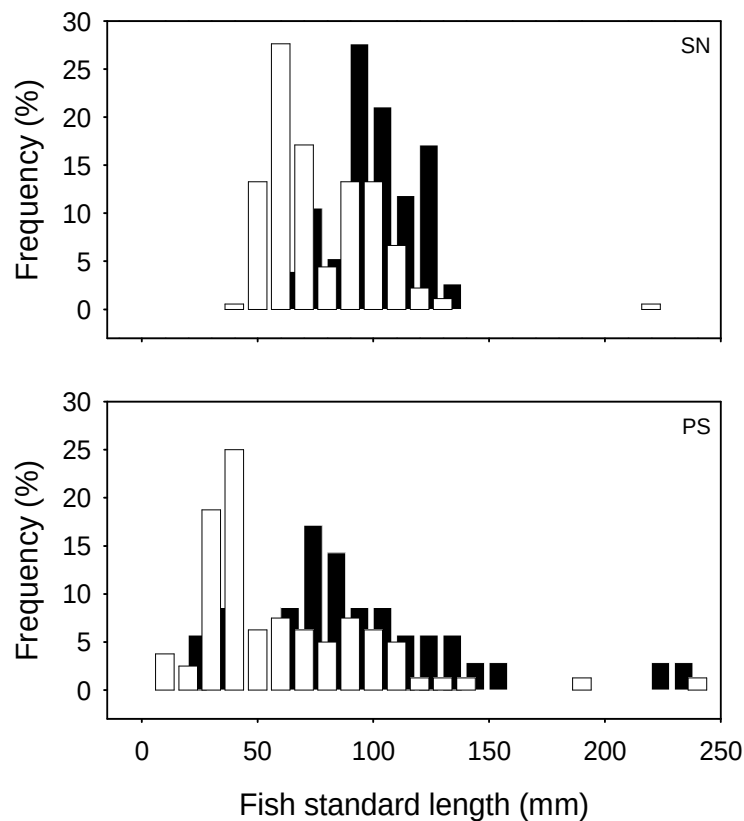


Fig. 6. Distribution of standard length of fish (all species mixed) caught by females (white) and males (black) at the SN and PS colonies.

Acknowledgements For valuable assistance in the field, we thank Y. Charbonnier, L. Denonfoux, S. Mortreux, H. Tanaka, G. Girard, A. Terreau. We thank Y. Tremblay, S. Chamailé, Amélie Lescroël for collecting shag food samples at Mayès Island during previous campaigns and C. Trouvé for helping with their analysis. We are indebted to P. Legagneux and V. Rolland for help with statistical analysis. Research was conducted under the program n° 394 of the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor - IPEV), with the help of the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). The study was approved by the IPEV ethics committee and all animals were cared for in accordance with its principles and guidelines.

Annexe 10:

**Articles hors problématique, colloques, revues, vulgarisation
scientifique, enseignement**

Article 1 hors problématique

Proceedings of the 11th Annual Meeting on Health, Science and Technology
June 14, 2007, University François Rabelais, Tours, France

Snakes at sea: diving performance of free-ranging sea kraits

¹*Brischoux F, ¹Bonnet X, ¹Cook TR, ²Shine R

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

²Biological Sciences A08, University of Sydney, New South Wales 2006, Australia

*Corresponding author: brischoux@cebc.cnrs.fr

Abstract Evolutionary transitions from terrestrial to marine life pose massive physiological challenges. Marine mammals and birds exhibit major adaptations of cardiovascular and respiratory physiology to increase the depths to which they can dive, and the time for which they can remain underwater. Marine reptiles have attracted far less attention in this respect, but we would expect ectotherms to outperform endotherms in several dive performances because ectothermy reduces oxygen demand. We surgically implanted dive-loggers in amphibious sea snakes (sea kraits, *Laticauda laticaudata* and *L. saintgironsi*) in the lagoon of New Caledonia, and recorded dive performance (e.g., depths, durations and post-dive intervals) for two free-ranging animals over periods of 8 and 11 weeks. During foraging excursions the snakes spent > 80% of their time underwater, diving > to 80 m and for periods of > 130 min. Inter-dive intervals were brief, typically < 45 sec, suggesting that dives were aerobic. Dive patterns in these animals differ in major respects from those of previously-studied marine endotherms, turtles and pelagic sea snakes.

Article 2 hors problématique

Journal of Evolutionary Biology, 2008, **21**, 324-329

Allometry of diving capacities: ectothermy vs. endothermy

^{1*}Brischoux F, ¹Bonnet X, ¹Cook TR, ²Shine R

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

²*Biological Sciences A08, University of Sydney, New South Wales 2006, Australia*

*Corresponding author: brischoux@cebc.cnrs.fr

Abstract Body mass positively influences diving capacities in air-breathing vertebrates and has been identified as a key determinant for the evolution of diving. Our review on the relationship between body mass and dive duration (a major parameter of dive performances) encompassed for the first time a wide diversity of air-breathing vertebrates. We included a substantial number of non-avian and non-mammalian diving species belonging to various independent lineages (sea-snakes, iguana, turtles, crocodiles). Our analyses suggest that the widely accepted size-dependency of dive duration applies with significantly less force in ectotherms compared to endotherms; notably we failed to detect any effect of body mass in ectotherms. We hypothesise that the absence of tight physiological links between body mass and respiratory demands documented in ectotherms blurred our ability to detect the expected correlation. Further exploration of the evolution of diving physiology may well necessitate adopting novel perspectives to encompass both ectothermic and endothermic modes.

Colloques

Présentations orales

Cook TR, Cherel Y, Tremblay Y (2005) Individual habits in the foraging strategies of Crozet shags *Phalacrocorax melanogenis*. *1st meeting in Ecology and Behaviour of the Société Ecologique à Responsabilité Limitée (SERL)*. 16th – 18th March 2005, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, Chizé, France.

Cook TR (2006) Stratégies alimentaires chez les oiseaux côtiers et différences intersexuelles : modèle cormoran. *Colloque des Doctorants de L'Ecole Doctorale de l'Université de La Rochelle*. 11th – 12th May 2006, Université de La Rochelle, La Rochelle, France.

Cook TR, Lescroël A, Tremblay Y, Bost C-A (2007) Behavioural plasticity in a marine top predator: the foraging strategies of blue-eyed shags. *3rd meeting in Ecology and Behaviour of the Société Ecologique à Responsabilité Limitée (SERL)*. 13th – 16th March 2007, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, Montpellier, France.

Brischoux F, Bonnet X, Cook TR, Shine R (2007) Snakes at sea : diving performance of free-ranging sea kraits. *11th Annual Meeting on Health, Science and Technology*. 14th June 2007, University François Rabelais, Tours, France.

Brischoux F, Bonnet X, Cook TR, Shine R (2007) Allométrie des capacités de plongée : ectothermie *versus* endothermie. *29th Petits pois déridés meeting of the Groupe Français de Génétique et Biologie des Populations*. 27th – 30th August 2007, University of Poitiers, Poitiers, France.

Posters

Cook TR, Cherel Y, Tremblay Y (2005) Ventrally attached time depth recorders measure time-budget and diving behaviour over time in blue-eyed shags. *1st meeting in Ecology and Behaviour of the Société Ecologique à Responsabilité Limitée (SERL)*. 16th – 18th March 2005, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, Chizé, France.

Cook TR, Cherel Y, Tremblay Y (2005) Sexual differences in the foraging ecology of Crozet shags. *Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB) Easter Meeting 2005*. 5th – 6th April 2005, University of East Anglia, Norwich, England.

Referee pour journaux scientifiques internationaux

Marine Ecology Progress Series

Journal of Experimental Biology

Waterbirds

Vulgarisation scientifique

Film

La fable du cormoran ou la Science à l'épreuve de l'Homme. 2006.

Un film de Timothée Cook.

Durée: 11 min.

- *Prix des Lycéens. Festival du court métrage de vulgarisation scientifique de La Rochelle, 2006.*

- *Film utilisé en borne pédagogique à l'Ecole de la Mer, Aquarium de La Rochelle.*

Livre (conseil scientifique)

La Fontaine. Un puits de sciences. 2005.

Un livre de Christian Goichon.

Société pour la Promotion de la Science et de la Technologie, Montreal.

Animation

Fête de la Science.

Interventions en lycée et au laboratoire lors des journées portes ouvertes.

Enseignement

Le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS) est intervenu dans le cursus obligatoire des étudiants en écologie des écoles et universités de la région Poitou-Charentes et d'autres régions françaises.

Des étudiants de Master (M1 ou M2) des Universités de La Rochelle, Poitiers, Tours et Paris ont séjourné au laboratoire dans le cadre d'un stage d'une semaine où alternaient cours, sorties sur le terrain et projets d'étude. Les doctorants du laboratoire pouvaient à cette occasion, s'ils le souhaitaient, prendre en charge ces enseignements.

Projets d'étude

Encadrement de 7 projets d'étude d'une semaine sur trois thèmes de recherche:

- *Différences sexuelles dans le comportement de recherche alimentaire du cormoran antarctique.*
- *Plumage et adaptation chez les cormorans.*
- *Comportement de plongée et allométrie chez le cormoran antarctique.*

Cours

Cours (5) de deux heures sur deux thèmes:

- *Ecophysiologie de la plongée chez les vertébrés plongeurs.*
- *Ecologie évolutive de la plongée chez les vertébrés plongeurs.*

Sorties sur le terrain

Encadrement sur le terrain lors de 7 sorties naturalistes nocturnes en forêt:

- *Faune sauvage.*
- *Amphibiens et insectes des mares.*

Références bibliographiques

- Adobati S, Guyot I (2007) À la rencontre du Marengone, le Cormoran huppé de Méditerranée. *Pointe du Cap Corse* 10, 4-11.
- Alexander RM (1990) Size, speed and buoyancy adaptations in aquatic animals. *American Zoologist* 30, 189-196
- Allanson BR, Boden BP, Parker LD, Duncombe Rae CM (1985) A contribution to the oceanography of the Prince Edward Islands. In *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Eds). Springer-Verlag, Berlin
- Amundsen P-A, Siikavuopio S, Christensen G (1997) Significance and temporal persistence of individual specialization in cannibalistic Arctic char, *Salvelinus alpinus*. *Nordic Journal of Freshwater Research* 73, 28-34.
- Ancel A, Starke LN, Ponganis PJ, Van Dam R, Kooyman GL (2000) Energetics of surface swimming in Brandt's cormorants (*Phalacrocorax penicillatus* Brandt). *Journal of Experimental Biology* 203, 3727-3731.
- Anderson CD, Roby DD, Collins K (2004) Foraging pattern of male and female double-crested cormorants nesting in the Columbia River estuary. *Canadian Journal of Zoology* 82, 541-554.
- Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Annett CA, Pierotti R (1999) Longterm reproductive output and recruitment in western gulls: consequences of alternate foraging tactics. *Ecology* 80, 288-297.
- Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In *Avian Biology*, Vol 1. Farner DS, King JR (Eds). Academic Press, New York, USA.
- Association @lyon (2008) Petit lexique des superstitions. <http://www.alyon.org/litterature/superstitions/>.
- Atkinson A, Peck JM (1990) The distribution of zooplankton in relation to the South Georgia shelf in summer and winter. In *Antarctic Ecosystems. Ecological change and conservation*. Kerry KR (Ed). Springer-Verlag, Berlin.
- Badyaev A (2002) Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 369-378.
- Bannasch R, Wilson RP, Culik B (1994) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *Journal of Experimental Biology* 194, 83-96.
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411, 183-186.
- Bateman AJ (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2, 349-368.
- Beaugrand J (1983) Modèles de dominance et théorie de l'évolution. In *Darwin après Darwin*. Lévy J & Cohen HE (Eds). Presses Universitaire du Québec, Montréal.
- Beauplet G, Dubroca L, Guinet C, Cherel Y, Dabin W, Gagne C, Hindell M (2004) Foraging ecology of subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island: seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. *Marine Ecology Progress Series* 273, 211-225.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) Ecology. From individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bell G, Lechowicz MJ, Appenzeller A, Chandler M, DeBlois E, Jackson L, McKenzie B, Preziosi R, Schallenberg M, Tinker N (1993) The spatial structure of the physical environment. *Oecologia* 96, 114-121
- Benton MJ (2004) Vertebrate paleontology. Blackwell Publishing, Oxford.

- Benvenuti S, Bonadonna F, Dall'Antonia L, Gudmundsson G. (1998) Foraging flights of breeding thick-billed murre (*Uria lomvia*) as revealed by bird-born direction recorders. *Auk* 115, 57-66.
- Bernstein NP, Maxson SJ (1981) Notes on moult and seasonably variable characters of the Antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis*. *Notornis* 28, 35-39.
- Bernstein NP, Maxson SJ (1982a) Behaviour of the Antarctic blue-eyed shag. *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis*. *Notornis* 29, 197-207.
- Bernstein NP, Maxson SJ (1982b) Absence of wing-spreading behaviour in the Antarctic Blue-eyed Shag (*Phalacrocorax atriceps bransfieldensis*). *Auk* 99, 588-589.
- Bernstein NP, Maxson SJ (1984) Sexually distinct daily activity patterns of blue-eyed shags in Antarctica. *Condor* 86, 151-156.
- Bevan RM, Boyd IL, Butler PJ, Reid K, Woakes AJ, Croxall JP (1997) Heart rates and abdominal temperatures of free-ranging South Georgian shags, *Phalacrocorax georgianus*. *Journal of Experimental Biology* 200, 661-675
- Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series* 40, 205-208.
- Biuw M, McConnell B, Bradshaw CJA, Burton H, Fedak M (2003) Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology* 206, 3405-3423
- Blanckenhorn WU (2005) Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology* 111, 977-1016.
- Blondel J, Dias PC, Perret P, Maistre M, Lambrechts MM (1999) Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285, 1399-1402
- Boag PT, Grant PR (1981) Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science* 214, 82-85.
- Bocher P, Cherel Y, Labat J-P, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 223, 261-276
- Boersma PD (1998) Population trends of the Galapagos penguin: impacts of El Niño and La Niña. *Condor* 100, 245-253.
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanbäck R (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83, 2936-2941.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161, 1-28.
- Bon R, Deneubourg J-L, Gerard J-F, Michelena P (2005) Sexual segregation in ungulates : from individual mechanisms to collective patterns. In *Ecology of the two sexes*. Ruckstuhl KE, Neuhaus P (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Bost CA (1991) Variation spatio temporelle des ressources marines et strategies adaptatives des oiseaux côtiers : le cas du manchot papou (*Pygoscelis papua*). Thèse de doctorat de l'Université d'Orsay, Paris.
- Bost CA, Jouventin P, Pincson Du Sel N (1992) Morphometric variability on a microgeographical scale in two inshore seabirds. *Journal of Zoology London* 226, 135-149
- Bottet B (2003) Le petit dictionnaire des superstitions de marins : croyances, présages et autres curiosités. Mosée Editions, Chantonnay.
- Boyd IL, Arnould JPY, Barton T, Croxall JP (1994) Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *Journal of Animal Ecology* 63, 703-713
- Brooke MdeL (2002) Seabird systematics and distribution: a review of current knowledge. In *Biology of marine birds*. Schreiber EA, Burger J (Eds). CRC Press LLC, Boca Raton.
- Brooke MdeL (2004) The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, S246-S248.

- Brown D (2001) Dive duration and some diving rhythms of the New Zealand king shag (*Leucocarbo carunculatus*). *Notornis* 48, 177-178.
- Brown JS (2000) Foraging ecology of animal in response to heterogeneous environments. In *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (Eds). Blackwell Science, Oxford.
- Bryant DM Furness RW (1995) Basal metabolic rates of North Atlantic seabirds. *Ibis* 137, 219-226.
- Bryant R, Jones IL, Hipfner JM (1999) Responses to changes in prey availability by common murrelets and thick-billed murrelets at the Gannet Island, Labrador. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1278-1287.
- Bucciarelli E, Blain S, Tréguer P (2001) Iron and manganese in the wake of the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Mar Chem* 73(1), 21-36
- Burger AE (1991) Maximum diving depths and underwater foraging in alcids and penguins. In *Studies of high-latitude seabirds*. vol.1. Montevecchi, W.A. & Gaston, A.J., eds. Dartmouth: Canadian Wildlife Service, 9-15.
- Burger AE, Piatt J. (1990) Flexible time budgets in breeding common murrelets: buffers against variable prey abundance. *Studies in Avian Biology* 14, 73-83.
- Butler PJ (2001) Diving beyond the limits. *News in Physiological Sciences* 16, 222-227.
- Butler PJ (2006) Aerobic dive limit. What is it and is it always used appropriately? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 145, 1-6.
- Butler PJ, Woakes J (1984) Heart rate and aerobic metabolism in Humboldt penguins, *Spheniscus humboldti*, during voluntary dives. *Journal of Experimental Biology* 108, 419-428.
- Butler PJ, Jones DR (1997) Physiology of diving of birds and mammals. *Physiological Review* 77, 837-899.
- Butler PJ, Green JA, Boyd IL, Speakman JR (2004) Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labeled water and heart rate methods. *Functional Ecology* 18, 168-183
- Caccamise DF, Hedin RS (1985) An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bulletin* 97, 306-318
- Cairns DK (1987) Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biological Oceanography* 5, 261-271.
- Campo JJ, Thompson BG, Barron JC, Telfair RC, Durocher P, Gutreuter S (1993) Diet of double-crested cormorants wintering in Texas. *Journal of Field Ornithology* 64, 135-144.
- Casaux R (2004) Diving patterns in the Antarctic shag. *Waterbirds* 27, 382-387.
- Casaux RJ, Barrera-Oro ER (1993) The diet of the blue-eyed shag, *Phalacrocorax atriceps* bransfieldensis feeding in the Bransfield strait. *Antarctic Science* 5, 335-338.
- Casaux R, Barrera-Oro ER (2006) Review shags in Antarctica: their feeding behaviour and ecological role in the marine food web. *Antarctic Science* 18, 3-14.
- Casaux R, Mazzotta A, Barrera-Oro E (1990) Seasonal aspects of the biology and diet of nearshore Nototheniid fish at Peter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology*, 11, 63-72.
- Casaux RJ, Favero M, Coria N, Silva P (1997) Diet of the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps*: comparison of pellets and stomach contents. *Marine Ornithology* 25, 1-4.
- Casaux RJ, Barrera-Oro ER, Favero M, Silva P (1998) New correction factors for the quantification of fish represented in pellets of the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps*. *Marine Ornithology* 26, 35-39.
- Casaux R, Favero M, Silva P, Baroni A (2001) Sex differences in diving depths and diet of Antarctic shags at the South Shetland Islands. *Journal of Field Ornithology* 72, 22-29.
- Caviedes CN (2001) *El Niño in history: storming through the ages*. University Press of Florida, Gainesville.

- Champan R, Scapini F (2002) Ethologie. Une approche systémique du comportement. Editions De Boeck Université, Bruxelles.
- Charassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series* 221, 285–297.
- Charassin JB, ParkYH, Le Maho Y, Bost C-A (2002a) Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters* 5, 317-319.
- Charassin JB, Le Maho Y, Bost CA (2002b) Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Marine Biology* 141, 581-589.
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129-136.
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* 76, 2240-2246
- Childress RB, Bennun LA (2002) Sexual character intensity and its relationship to breeding timing, fecundity and mate choice in the great cormorant *Phalacrocorax carbo lucidus*. *Journal of Avian Biology* 33, 23-30.
- Chojnacki J, Wegleńska T (1984) Periodicity of composition, abundance, and vertical distribution of summer zooplankton (1977/1978) in Ezcurra Inlet, Admiralty Bay (King George Island, South Shetland). *Journal of Plankton Research* 6, 997-1017.
- Clark CA Jr. (1969) Spread-wing postures in Pelecaniformes, Ciconiiformes, and Falconiformes. *Auk* 86, 136–139.
- Clark RG, Ohmart RD (1985) Spread-winged posture of turkey vultures: single or multiple function? *Condor* 87, 350–355.
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton.
- Conradt L (2005) Definitions, hypotheses, models and measures in the study of animal segregation. In Sexual segregation in vertebrates. Ecology of the two sexes. Ruckstuhl KE, Neuhaus P (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Cook TR, Leblanc G (2007) Why is wing-spreading absent in blue-eyed shags? *Animal Behaviour* 74, 649-652.
- Cook TR, Cherel Y, Tremblay Y (2006) Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. *Polar Biology* 29, 562–569.
- Cook TR, Cherel Y, Bost C-A, Tremblay Y (2007) Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour. *Antarctic Science* 19, 55-63
- Cook TR, Bailleul F, Lescroël A, Tremblay Y, Bost C-A (2008) Crossing the frontier: vertical transit rates of deep diving cormorants reveal depth zone of neutral buoyancy. *Marine Biology*. doi: 10.1007/s00227-008-0939-6.
- Cooper J (1986) Diving patterns of Cormorants Phalacrocoracidae. *Ibis* 128, 562-570.
- Coria N, Casaux R, Favero M, Silva P (1995) Analysis of the stomach content of the blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* at Nelson Island, South Shetland islands. *Polar Biology*. 15, 349-352.
- Cornick LA, Horning M (2003) A test of hypotheses based on optimal foraging considerations for a diving mammal using a novel experimental approach. *Canadian Journal of Zoology* 81, 1799-1807.
- Costa D (1991) Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *American Zoologist* 31, 111-130
- Costa DP (1993) The secret life of marine mammals: novel tools for studying their behaviour and biology at sea. *Oceanography* 6, 120-128.
- Costa DP, Gales NJ (2003) Energetics of a benthic diver: seasonal foraging ecology of the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. *Ecological Monographs* 73:27-43.

- Costa DP, Gales NJ, Goebel ME (2001) Aerobic dive limit: how often does it occur in nature? *Comparative and Biochemical Physiology A* 129, 771-783.
- Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin S (2005) Effective leadership and decision making in animal groups on the move. *Nature* 433, 513-516.
- Coyle KO, Hunt GL, Decker MB, Weingartner TJ (1992) Murre foraging, epibenthic sound scattering and tidal advection over a shoal near St. George Island, Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series* 83, 1-14.
- Crocker DE, Le Boeuf BJ, Costa DP (1997) Drift diving in female northern elephant seals: implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology* 75, 27-39
- Croxall JP, Naito Y, Kato A, Rothery P, Briggs DR (1991) Diving patterns and performance in the Antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*. *Journal of Zoology London* 225, 177-199.
- Culik BM, Bannasch R, Wilson RP (1994) External devices on penguins: how important is shape? *Marine Biology* 118, 353-357
- Curry-Lindhal K (1970) Spread-wing postures in pelecaniformes and ciconiiformes. *Auk*, 87, 371-372.
- Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London.
- Darwin C (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London.
- Daunt F, Monaghan P, Wanless S, Harris MP (2003) Sexual ornament size and breeding performance in female and male European shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis*, 145, 54-60.
- Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2003) Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73, 463-481
- Dawkins R (1976) *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Derenne P, Mary G, Mougin JL (1976) Le cormoran à ventre blanc *Phalacrocorax albiventer melanogenis* (Blyth) de l'archipel Crozet. *Comité National Français pour les Recherches Antarctiques* 40, 149-175.
- Devillers P, Terschuren JA (1978) Relationships between the blue-eyed shags of South America. *Gerfaut*, 68, 53-86.
- Dewitt TJ, Scheiner SM (2004) Phenotypic variation from single genotypes: a primer. In *Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches*. DeWitt TJ, Scheiner SM (Eds). Oxford University Press, Oxford.
- Duchêne JC (1989) Kerguelen. *Recherches au bout monde. Terres Australes et Antarctiques Françaises*, Tours.
- Duhamel G, Gasco N, Davaine P (2005) *Poissons des îles Kerguelen et Crozet, guide régional de l'océan Austral*, MNHN Publications Scientifiques.
- Duncker H-R (1991) The evolutionary biology of homoeothermic vertebrates: the analysis of complexity as a specific task of morphology. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 84, 39-60.
- Duncker H-R, Güntert M (1985) The quantitative design of the avian respiratory system - from humming-bird to mute swan. In *Biona Report 3, Bird flight* (Ed. By W. Nachtigall), pp. 361-378. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Eastman JT (2005) The nature and diversity of Antarctic fishes. *Polar Biology*, 28, 93-107.
- Eckert R, Randall D, Burggren W, French K (1999) *Animal physiology: mechanisms and adaptations*. De Boeck
- Elliot KH, Davoren GK, Gaston AJ (2007) The influence of buoyancy and drag on the dive behaviour of an Arctic seabird, the thick-billed murre. *Canadian Journal of Zoology* 85, 352-361.
- Elowson AM (1984) Spread-wing postures and the water repellency of feathers: a test of Rijke's theory. *Auk* 101, 371-383.

- Endler JA (1995) Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends in Ecology and Evolution* 10(1), 22-29
- Enstipp MR, Andrews RD, Jones DR (2001) The effects of depth on the cardiac and behavioural responses of double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) during voluntary diving. *Journal of Experimental Biology* 204, 4081-4092.
- Enstipp MR, Grémillet D, Lorentsen S-H (2005) Energetic costs of diving and thermal status in European shags (*Phalacrocorax aristotelis*). *Journal of Experimental Biology* 208, 3451-3461.
- Enstipp MR, Grémillet D, Jones DR (2006) The effects of depth, temperature and food ingestion on the foraging energetics of a diving endotherm, the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*). *Journal of Experimental Biology* 209, 845-859.
- Estes JA, Riedman ML, Staedler MM, Tinker MT, Lyon BE (2003) Individual variation in prey selection by sea otters: Patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology* 72, 144-155.
- Fairbairn J, Shine R (1993) Patterns of sexual size dimorphism in seabirds of the Southern Hemisphere. *Oikos* 68, 139-145
- Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T (2007) Sex, size and gender roles. *Evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford.
- Falla RA (1932) New Zealand cormorants in the collection of the Auckland Museum, with notes on field observations. *Records of the Auckland Institute and Museum* 1, 139-154.
- Farmer CG (2000) Parental Care: The key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammal. *American Naturalist* 155, 326-334.
- Fauchald P (1999) Foraging in a hierarchical patch system. *American Naturalist* 153, 603-613.
- Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-dependant predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81, 773-783.
- Favero M, Casaux R, Silva P, Barrera-Oro E, Coria N (1998) The diet of the Antarctic shag during summer at Nelson Island, Antarctica. *Condor* 100, 112-118.
- Fiedler PC (2002) Ocean environment. In: *Encyclopedia of marine mammals*. Perrin WF, Wursig B, Thewissen, JGM (eds.). Academic Press, San Diego, pp 824-830.
- Fisher RA (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fliel G, Grünbaum D, Levin S, Olson D (1999) From individuals to aggregations: the interplay between behaviour and physics. *Journal of Theoretical Biology* 196, 397-454.
- Francis AM (1981) Wing and tail-flapping in anhingas: a possible method for drying in the absence of sun. *Auk* 98, 834.
- Furness RW, Barrett RT (1985) The food requirements and ecological relationships of a seabird community in North Norway. *Ornis Scandinavica*. 16, 305-313.
- Georges JY, Bonadonna F, Guinet C (2000) Foraging habitat and diving activity of lactating Subantarctic fur seals in relation to sea-surface temperatures at Amsterdam Island. *Marine Ecology Progress Series* 196, 291-304
- Glynn PW (1988) El Niño - Southern Oscillation 1982-1983 nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 309-346.
- Golet GH, Kuletz KJ, Roby DD, Irons DB (2000) Adult prey choice affects chick growth and reproductive success in pigeon guillemots. *Auk* 117, 82-91.
- Gon O, Heemstra PC (1999) *Fishes of the southern oceans*. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown.
- González-Solís J, Croxall JP, Wood AG (2000) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels *Macronectes halli* during incubation. *Oikos* 90, 390-398.

- Grant PR (1986) Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton University Press, Princeton.
- Green JA, Halsey LG, Butler PJ (2005) To what extent is the foraging behaviour of aquatic birds constrained by their physiology? *Physiological and Biochemical Zoology* 78, 766–781.
- Green JA, Boyd IL, Woakes AJ, Warren NL, Butler PJ (2005) Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series* 296, 183–196.
- Green K (1997) Biology of the Heard Island shag *Phalacrocorax nivalis*. 1. Breeding behaviour. *Emu* 97, 60–66.
- Green K, Williams R (1997) Biology of the Heard Island shag *Phalacrocorax nivalis*. 3. Foraging, diet and diving behaviour. *Emu* 97, 76–83.
- Green K, Williams R, Woehler EJ, Burton HR, Gales NJ, Jones RT (1990) Diet of the Heard Island cormorant *Phalacrocorax atriceps nivalis*. *Antarctic Science* 2, 139–141
- Greig SA, Coulson JC, Monaghan P (1983) Age-related differences in foraging success in the herring gull (*Larus argentus*). *Animal Behaviour* 31, 1237–1243.
- Grémillet D (1995) "Wing drying" in cormorants. *Journal of Avian Biology* 26, 176.
- Grémillet D (1997) Catch per unit effort, foraging efficiency, and parental investment in breeding great cormorants (*Phalacrocorax carbo carbo*). *ICES Journal of Marine Sciences* 54, 635–644.
- Grémillet D, Wilson RP (1999) A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the great cormorant. *Behavioural Ecology* 10, 516–524.
- Grémillet D, Tuschy I, Kerspel M (1998a) Body temperature and insulation in diving Great cormorants and European shags. *Functional Ecology* 12, 386–394.
- Grémillet D, Argentin G, Schulte B, Culik BM (1998b) Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis* 140, 113–119.
- Grémillet D, Wilson RP, Storch S, Gary Y (1999) Three-dimensional space utilisation by a marine predator. *Marine Ecology Progress Series* 183, 263–273.
- Grémillet D., Wright G, Lauder A, Carss DN, Wanless S (2003) Modelling the daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 40, 266–277.
- Grémillet D, Chauvin C, Wilson RP, Le Maho Y, Wanless S (2005a) Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology* 36, 57–63
- Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004a) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series* 268, 265–279.
- Grémillet D, Kuntz G, Gilbert C, Woakes AJ, Butler PJ, Le Maho Y (2005b) Cormorants dive through the Polar night. *Biology Letters* 1, 469–71.
- Grémillet D, Wanless S, Carss DN, Linton D, Harris MP, Speakman JR, Le Maho Y (2001) Foraging energetics of Arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters* 4, 180–184.
- Grémillet D, Kuntz G, Woakes AJ, Gilbert C, Robin J-P, Le Maho Y, Butler PJ (2005c) Year-round recordings of behavioural and physiological parameters reveal the survival strategy of a poorly insulated diving endotherm during the Arctic winter. *Journal of Experimental Biology* 208, 4231–4241.
- Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, Mellet M, Kato A, Robin JP, Chaillon PE, Gendner JP, Lorentsen SH, Le Maho Y (2004b) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology* 18, 1–7

- Guinet C, Chastel O, Koudil M, Durbec JP, Jouventin P (1998) Effects of warm sea-surface anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceeding of the Royal Society London B* 265, 1001-1006.
- Guinet C, Dubroca L, Lea M-A, Goldsworthy S, Cherel Y, Duhamel G, Bonadonna F, Donnay J-P (2001) Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series* 219, 251-264.
- Halsey LG, Butler PJ (2006) Optimal diving behaviour and respiratory gas exchange in birds. *Respiratory Physiology and Neurobiology* 154, 268-283.
- Halsey LG, Butler PJ, Blackburn TM (2006) A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *American Naturalist* 167, 276-287
- Hamer KC, Phillips RA, Hill JK, Wanless S, Wood AG (2001) Contrasting foraging strategies of gannets *Morus bassanus* at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. *Marine Ecology Progress Series* 224, 283-290.
- Handrich Y, Bevan RM, Charrassin J-B, Butler PJ, Pütz K, Woakes AJ, Lage J, Le Maho Y (1997) Hypothermia in foraging king penguins. *Nature* 388, 64-67.
- Haury LR, McGowan JA, Wiebe PH (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. In *Pattern in plankton communities*. Steele JH (Ed). Plenum Press, New York.
- Hays GC, Metcalfe JD, Walne AW (2004) The implications of lung regulated buoyancy control for dive depth and duration. *Ecology* 85, 1137-1145
- Hecht T (1987) A guide to the otoliths of Southern Ocean fishes. *South African Journal of Antarctic Research* 17, 1-87.
- Hecht T, Cooper J (1986) Length/mass relationships, energetic content and the otoliths of Antarctic cod *Paranotothenia magellanica* (Notothenidae: Pisces) at sub-Antarctic Marion Island. *South African Journal of Zoology* 21, 294-296.
- Hedrick AV, Temeles EJ (1989) The evolution of sexual size dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4, 136-138.
- Heinrich B (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs* 46, 105-128.
- Hennemann WW III (1982) Energetics and spread-winged behaviour of anhingas in Florida. *Condor* 84, 91-96.
- Hennemann WW III (1983) Environmental influences on the energetics and behaviour of anhingas and double-crested cormorants. *Physiological Zoology* 56, 201-216.
- Hennemann WW III (1984) Spread-winged behaviour of double-crested and flightless cormorants *Phalacrocorax auritus* and *P. harrisi*: wing drying or thermoregulation? *Ibis* 126, 230-239.
- Hennemann WW III (1988) Energetics and spread-winged behaviour in anhingas and double-crested cormorants: the risks of generalization. *American Zoologist* 28, 845-851.
- Hochscheid S, Bentivegna F, Speakman JR (2003) The dual function of the lung in chelonian sea turtles: buoyancy control and oxygen storage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 297:123-140
- Hodder J, Graybill MR (1985) Reproduction and survival of seabirds in Oregon during the 1982-1983 El Niño. *Condor* 87, 535-541.
- Hori M (1993) Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* 260:216-219
- Houston AI (2000) Nonmonotonic dive to surface ratios: comments on Walton et al. (1998). *Animal Behaviour* 59, F13-F15.
- Houston AI, Carbone C (1992) The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behavioural Ecology* 3:255-265

- Houston AI, Carbone C (1996) The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour* 51, 1247-1255.
- Houston DC (1980) A possible function of sunning behaviour by griffon vultures, *Gyps spp.*, and other large soaring birds. *Ibis* 122, 366-369.
- Hugo V (1859). Torquemada. La Table Ronde, Paris.
- Hugo V (1869) La légende des siècles. J'ai Lu, Paris.
- Hunt BPV, Pakhomov EA, McQuaid CD (2002) Community structure of mesozooplankton in the Antarctic polar frontal zone in the vicinity of the Prince Edward Islands (Southern Ocean): small-scale distribution patterns in relation to physical parameters. *Deep Sea Research II* 49(16), 3307-3325
- Hunt GL (1991) Marine ecology of seabirds in polar oceans. *American Zoologist* 31, 131-142.
- Hunt GL, Schneider DC (1987) Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In *Seabirds, Feeding Ecology and Marine Ecosystems*. Croxall JP (ed). Cambridge University Press, Cambridge, p 7-42
- Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds). *Proc 22 Int Ornithol Congr Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg
- Hureau JC (1966) Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). Thèse de biologie, Faculté des Sciences de l'Université de Paris.
- Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54, 187-211.
- Hustler K (1992) Buoyancy and its constraints on the underwater foraging behaviour of reed cormorants *Phalacrocorax africanus* and darters *Anhinga melanogaster*. *Ibis* 134, 229-236
- Ihaka R, Gentleman R (1996) R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5, 299-314
- Irons DB (1998) Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79, 647-655.
- Ishikawa K, Watanuki Y (2002) Sex and individual differences in foraging behaviour of Japanese cormorants in years of different prey availability. *Journal of Ethology* 20, 49-54.
- J (-930 ?) Le Pentateuque - Lévitique, Chapitre 11. In *La Bible : Ancien et Nouveau Testament avec les livres Deutérocroniques - Traduite de l'hébreu et du grec en français courant, nouvelle édition révisée 1997*. Société Biblique Française, Villiers-le-Bel.
- Jenouvrier S, Barbraud C, Cazelles B, Weimerskirch H (2005) Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* 108, 511-522.
- Johansen R, Barrett RT, Pedersen T (2001) Foraging strategies of great cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* wintering north of the Arctic circle. *Bird Study* 48, 59-67.
- Johnsgard PA (1993) *Cormorants, darters and pelicans of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Johnson RK, Ostrofsky ML (2004) Effects of sediment nutrients and depth on small-scale spatial heterogeneity of submersed macrophyte communities in Lake Pleasant, Pennsylvania. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(8), 1493-1502
- Jones IL, Rowe S, Carr SM, Fraser G, Taylor P (2002) Different patterns of parental effort during chick-rearing by female and male thick-billed murrelets (*Uria lomvia*) at a low-Arctic colony. *Auk* 119, 1064-1074.
- Jones PJ (1978) A possible function of the 'wing-drying' posture in the reed cormorant (*Phalacrocorax africanus*). *Ibis* 120, 540-542.
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343, 746-748.

- Jouventin P, Stahl JC, Weimerskirch H, Mougin JL (1984) The seabirds of the French subantarctic islands & Adélie Land, their status and conservation. ICBP Technical Publication 2, 609-625.
- Kacelnik A (1984) Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology* 53, 283-299.
- Kahl MP (1971) Spread-wing postures and their possible functions in the Ciconiidae. *Auk* 88, 715-722.
- Kato A, Nishiumi I, Naito Y (1996a) Sexual differences in the diet of king cormorants at Macquarie Island. *Polar Biology* 16, 75-77.
- Kato A, Watanuki Y, Naito Y (1998) Benthic and pelagic foraging of two Japanese cormorants, determined by simultaneous recording of location and diving activity. *Journal of the Yamashina Institute of Ornithology* 30, 101-108.
- Kato A, Watanuki Y, Naito Y (2001) Foraging and breeding performance of Japanese cormorants in relation to prey type. *Ecological Research* 16, 745-758.
- Kato A, Croxall JP, Watanuki Y, Naito Y (1992) Diving patterns and performance in male and female blue-eyed cormorants *Phalacrocorax atriceps* at South Georgia. *Marine Ornithology* 19, 117-129.
- Kato A, Naito Y, Watanuki Y, Shaughnessy PD (1996b) Diving pattern and stomach temperatures of foraging King cormorants at subantarctic Macquarie Island. *Condor* 98, 844-848
- Kato A, Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Cannell B (2006) Locomotion and foraging strategy in foot-propelled and wing-propelled shallow-diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 308, 293-301
- 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 Japanese cormorant (*P. filamentosus*). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 322, 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, 718-730.
- Kennedy M, Gray RD, Spencer G (2000) The phylogenetic relationships of the shags and cormorants: can sequence data resolve a disagreement between behavior and morphology? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17, 345-359.
- Kenward R (1987) Wildlife radio tagging. Equipment, field techniques and data analysis. Academic Press Inc., London.
- Kingsolver JG, Hoekstra HE, Hoekstra JM, Berrigan D, Vignieri SN, Hill CE, Hoang A, Gibert P, Beerli P (2001) The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist* 157, 245-261
- Koffijberg K, Van Eerden M (1995) Sexual dimorphism in the cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*: possible implications for differences in structural size. *Ardea* 83, 37-46.
- Komers PE (1997) Behavioural plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology* 75, 161-169.
- Kooyman GL (1989) Diverse divers: physiology and behaviour. Berlin, Springer-Verlag, Berlin.
- Kooyman GL (2004) Genesis and evolution of bio-logging devices: 1963-2002. *Memories of the National Institute for Polar Research* 58, 15-22
- Kooyman GL, Davis RW (1987) Diving behavior and performance, with special reference to penguins. In *Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. J.P. Croxall (ed). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 63-75.
- Kooyman GL, Kooyman TG (1995) Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman Island, Antarctica. *Condor* 97, 536-549.

- Kooyman GL, Hammond DD, Schroeder JP (1970) Bronchograms and tracheograms of seals under pressure. *Science* 169, 82-84
- Kooyman GL, Wahrenbrock EA, Castellini MA, Davis RW, Sinnett EE (1980) Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: Evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 138, 335-346.
- Kostianoy AG, Ginzburg AI, Lebedev SA, Frankignoulle M, Delille B (2004) Oceanic fronts in the southern Indian Ocean as inferred from the NOAA SST, TOPEX/Poseidon and ERS-2 altimetry data. *Gayana* 68, 333-339.
- Koubbi P (1992) L'ichtyoplancton de la partie indienne de la province Kerguelenienne (Bassin de Crozet et plateau de Kerguelen) : identification, distribution spatio-temporelle et stratégies de développement larvaire. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2001) Seasonal relative abundance of fish larvae inshore at Iles Kerguelen, Southern Ocean. *Antarctic Sciences* 13:385-392
- Koudil M, Charrassin JB, Le Maho Y, Bost C-A (2000). Seabirds as monitors of upper ocean thermal structure. King penguins at the Antarctic polar front, east of Kerguelen sector. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris - Sciences de la vie* 323, 377-384.
- Kramer DL (1988) Behavioural ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology* 66, 89-94.
- Krebs JR, Davies NB (1987) An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kuntz G (2004) Régulations physiologiques des grands cormorans, *Phalacrocorax carbo*, plongeant dans les eaux groenlandaises. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Rimouski.
- La Fontaine J (1678) Les poissons et le cormoran. In Les fables de La Fontaine. Livre 10, fable 4. Editions Auzou, Paris.
- Le Garff B (1998) Dictionnaire etymologique de zoologie. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Lescroël A (2005) Stratégies d'exploitation des ressources marines par des prédateurs plongeurs: approche comparée entre colonies et implications évolutives. Thèse de Doctorat de l'Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- 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, Ridoux V, Bost CA (2004) Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biology* 27, 206-216
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Lewis S, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Griffiths R, Money L, Sherratt TN, Wanless S, Hamer KC (2002) Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 1687-1693.
- Lindeman R (1942) The trophic-dynamic aspect of Ecology. *Ecology* 23, 399-416
- Linhart YB, Grant MC (1996) Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 237-277
- Lormée H, Jouventin P, Trouvé C, Chastel O (2003) Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding red-footed boobies, *Sula sula*. *Ibis* 145, 212-219.
- Lovvorn JR, Croll DA, Liggins GA (1999) Mechanical versus physiological determinants of swimming speeds in diving Brünnich's guillemots. *Journal of Experimental Biology* 202, 1741-1752
- Lovvorn JR, Watanuki Y, Kato A, Naito A, Liggins GA (2004) Stroke patterns and regulation of swim speed and energy cost in free-ranging Brünnich's guillemots. *Journal of Experimental Biology* 207, 4679-4695.

- Lukjeharms JRE (2006) *The Agulhas current*. Springer, New York.
- MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39, 599-619.
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100, 603-610.
- Mahoney SA (1984) Plumage wettability of aquatic birds. *Auk* 101, 181-185.
- Maina JN, King AS (1984) Correlations between structure and function in the design of the bat lung: a morphometric study. *Journal of Experimental Biology* 111, 43-61.
- Malacalaza VE, Hall MA (1988) Sexing adult king cormorants (*Phalacrocorax albiventer*) by discriminant analysis. *Colonial Waterbirds* 11, 32-37.
- Mann KH, Lazier JRN (2006) Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marchant S, Higgins PJ (1990) Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Volume 1. Ratites to ducks. Oxford University Press, Melbourne.
- Marion L (1997) Le grand cormoran en Europe : dynamique des populations et impact. In Oiseaux à risques en ville et en campagne. Vers une gestion intégrée des populations ? Clergeau P (Ed). Editions Quae, Versailles.
- Mauck RA, Grubb TC Jr (1995) Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. *Animal Behaviour* 49, 999-1008.
- Maynard Smith J (1966) Sympatric speciation. *American Naturalist* 100, 637-650.
- Maynard Smith J (1982) Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mayr E (1963) Animal Species and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- McEwen BS, Wingfield JC (2003) The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behaviour* 43, 2-15.
- Mehlum F, Hunt GL, Klusek Z, Decker MB, Nordlund N (1996.) The importance of prey aggregations to the distribution of Brünnich's guillemots in Storfjorden, Svalbard. *Polar Biology* 16, 537-547.
- Meister W (2005) Histological structure of the long bones of penguins. *Anatomical Record* 143, 377-387
- Meyers RA (1997) Anatomy and histochemistry of wing-spread posture in birds. I. Wing-drying posture double-crested cormorants. *Journal of Morphology* 233, 67-76.
- Miller PJO, Johnson MP, Tyack PL, Terray EA (2004) Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales *Physeter macrocephalus*. *Journal of Experimental Biology* 207, 1953-1967
- Miller RG (1993) History and atlas of the fishes of the Antarctic Ocean. Carson City: Foresta Institute for Ocean and Mountain Studies, 792 pp.
- Milton J (1667) *Le paradis perdu*. Gallimard, Paris.
- Minamikawa S, Naito Y, Sato K, Matsuzawa, Bando T, Sakamoto W (2000) Maintenance of neutral buoyancy by depth selection in the loggerhead turtle *Caretta caretta*. *Journal of Experimental Biology* 203, 2967-2975
- Mori Y (1998) Optimal choice of foraging depth in divers. *Journal of Zoology London* 245, 279-283
- Mori Y (2001) Individual diving behavior, food availability and chick growth rates in Chinstrap penguins. *Waterbirds* 24, 443-445
- Mori Y (2002) Optimal diving behaviour for foraging in relation to body size. *Journal of Evolutionary Biology* 15, 269-276.
- Mori Y, Takahashi A, Mehlum F, Watanuki Y (2002) An application of optimal diving models to diving behaviour of Brünnich's guillemots. *Animal Behaviour* 64, 739-745
- Morony JJ, Bock WJ, Farrand J (1975) Reference list of the birds of the World. American Museum of Natural History, New York.

- Murphy RC (1936) Oceanic birds of South America. Macmillan, New York.
- Naito Y (2004) New steps in bio-logging science. *Memoirs of the National Institute of Polar Research* 58, 50-57.
- Nelson B (2006) Pelicans, Cormorants, and Their Relatives: The Pelecaniformes (Bird Families of the World). Oxford University Press, Oxford.
- North AW (1998) Growth of young fish during the winter and summer at South Georgia, Antarctica. *Polar Biology* 19, 198-205.
- Nunn J (1998) Récit du naufrage de la Favorite aux îles de la Désolation par John Nunn, 1850. In *Trois naufrages pour trois îles. Terres Australes Françaises au XIXe siècle*. AMAPOF (Ed). Editions de la Dyle, Aix-en-Provence.
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In *Analysis of Ecological Systems*. Horn DJ, Stairs GR, Mitchell RD (Eds) Ohio State University Press, Columbus.
- Orta J (1992) Family Phalacrocoracidae (Cormorants). In *Handbook of the birds of the World*. Vol. 1. Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (Eds). Lynx Editions, Barcelone.
- Palmer MW (1990) Spatial scale and patterns of species-environment relationships in hardwood forest of the North Carolina piedmont. *Coenoses* 5, 79-87
- Park YH, Gambéroni L (1995) Large scale circulation and its variability in the south Indian ocean from TOPEX/POSEIDON altimetry. *Journal of Geophysical Research* 100, 911-929.
- Park YH, Gamberoni L (1997) Cross-frontal exchange of Antarctic Intermediate Water and Antarctic Bottom Water in the Crozet Basin. *Deep-Sea Research II* 44, 963-986.
- Park YH, Charriaud E, Fieux M (1998) Thermohaline structure of the Antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 17, 5-23.
- Parker GA, Maynard Smith J (1990) Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 248, 27-33.
- Parkes R, Halsey LG, Woakes AJ, Holder RL, Butler PJ (2002) Oxygen uptake during post dive recovery in a diving bird *Aythya fuligula*: implications for optimal foraging models. *Journal of Experimental Biology* 205, 3945-3954.
- Patterson HD, Thompson R (1971) Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58, 545-554
- Paul (57) Epîtres de Paul - Premier épître de Paul aux Corinthiens, Chapitre 15, Verset 50. In *La Bible : Ancien et Nouveau Testament avec les livres Deutérocanoniques - Traduite de l'hébreu et du grec en français courant, nouvelle édition révisée 1997*. Société Biblique Française, Villiers-le-Bel.
- Paulian P (1953) Pinnipèdes, cétacés, oiseaux des îles Kerguelen et Amsterdam. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar Série A* 8, 111-234.
- Peters JL (1931) Checklist of birds of the World. Vol. 1. Harvard University Press, Harvard.
- Pianka ER (1983) Evolutionary ecology. Harper and Rows Publishers, New York.
- Piersma T, Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 228-233.
- Pinaud D (2005) Relations entre les variations spatio-temporelles de l'environnement et les processus d'acquisition et d'allocation des ressources chez les Procellariiformes. Thèse de Doctorat de l'Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Plancke J (1977) Phytoplankton biomass and productivity in the subtropical convergence sea and shelves of the western Indian subantarctic islands. In *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Llano GA (Ed). Smithsonian Institution, Washington.
- Platteeuw M, Van Eerden M (1995) Time and energy constraints of fishing behaviour in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmer, The Netherlands. *Ardea* 83, 223-234.

- Pough FH (1980) The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist* 115, 92-112.
- Price PW, Slobodchikoff CN, Gaud WS (1984) A new Ecology. Novel approaches to interactive systems. John Wiley and Son, New York.
- Pulido FJ, Diaz M (1997) Linking individual foraging behavior and population spatial distribution in patchy environments: a field example with Mediterranean blue tits. *Oecologia* 111, 434-442.
- Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52, 137-154.
- Quintana F (2001) Foraging behaviour and feeding locations of Rock Shags *Phalacrocorax magellanicus* from a colony in Patagonia, Argentina. *Ibis* 143, 547-553.
- Quintana F, Wilson RP, Yorio P (2007) Dive depth and plumage air in wettable birds: the extraordinary case of the imperial cormorant. *Marine Ecology Progress Series* 334, 299-310.
- Quintana F, Yorio P, Lisnizier N, Gatto A, Soria G (2004) Diving behaviour and foraging areas of the neotropic cormorant at the marine colony in Patagonia, Argentina. *Wilson Bulletin* 116:83-88.
- Randall D, Burggren W, French K (1999) Eckert Animal physiology: mechanisms and adaptation. WH Freeman and Company, New York.
- Rasmussen PC, Humphrey PS (1988) Wing-spreading in Chilean blue-eyed shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Wilson Bulletin* 100, 140-144.
- Razouls C, Razouls S (1990a) Seasonal size distribution of developmental stages of subantarctic copepod. *Hydrobiologia* 167/168, 239-246.
- Razouls C, Razouls S (1990b) Biological Cycle of a Population of Subantarctic Copepod, *Drepanopus pectinatus* (Clausocalanidae), Kerguelen Archipelago. *Polar Biology* 10, 541-543.
- Razouls S, Koubbi P, Mayzaud P (1996) Spatio-temporal distribution of mesozooplankton in a sub-Antarctic coastal basin of the Kerguelen Archipelago (southern Indian Ocean). *Polar Biology* 16, 581-587
- Razouls S, De Bovée F, Delille D, Fiala M, Mayzaud P (1997) Temporal variability of bacteria, phytoplankton and zooplankton assemblages of the sub-Antarctic Morbihan Bay (Kerguelen Archipelago). In *Antarctic communities, species, structure and survival*. Battaglia B et al. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, p 86-92
- Reeve JP, Fairbairn DJ (1999) Change in sexual size dimorphism as a correlated response to selection on fecundity. *Heredity* 83, 697-706.
- Rensch B (1960) Evolution above the species level. Columbia University Press, New York.
- Rhines PB (2001) Mesoscale eddies. In *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Steele JH, Turekian KK, Thorpe SA (Eds). Academic Press, London.
- Ribak G, Weihs D, Arad Z (2005) Submerged swimming of the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* is a variant of the burst-and-glide gait. *Journal of Experimental Biology* 208, 3835-3849
- Ricklefs RE (1987) Response of adult Leach's storm-petrels to increased food demand at the nest. *Auk* 104(4), 750-756
- Ricklefs RE, Matthew KK (1983) Rates of oxygen consumption in four species of seabird at Palmer station, Antarctica Peninsula. *Journal of Comparative Physiology A* 74, 885-888.
- Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the sub-Antarctic Crozet islands. *Marine Ornithology* 22, 1-192.
- Rijke AM (1968) The water repellency and feather structure of cormorants, *Phalacrocoracidae*. *Ostrich* 38, 163-165.

- Rodd FH, Sokolowski MB (1995) Complex origins of variation in the sexual behaviour of male Trinidadian guppies, *Poecilia reticulata*: interactions between social environment, heredity, body size and age. *Animal Behaviour* 49, 1139-1159.
- Roff DA (1992) *The Evolution of Life Histories*. Chapman and Hall, London
- Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Kato A (2005) Diving angles of great cormorants. *Polar Biosciences* 18, 54-59
- Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Kato A (2006) Swim speeds of free-ranging great cormorants. *Marine Biology* 149, 415-422
- Ropert-Coudert Y, Kato A, Naito Y, Cannell BL (2003) Individual diving strategies in the little penguin. *Waterbirds* 26, 403-408.
- 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 on dive angles. *Polar Biology* 24, 467-470.
- Ruben J (1995) The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. *Annual Review of Physiology* 57, 69-95.
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2005a) Activity asynchrony and social segregation. In *Sexual segregation in vertebrates. Ecology of the two sexes*. Ruckstuhl KE, Neuhaus P (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2005b) *Sexual segregation in vertebrates. Ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rundle HD, Schluter D (2004) Natural Selection and Ecological Speciation in Sticklebacks. In *Adaptive Speciation*. Dieckmann U et al. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, p192-209
- Ruxton GD, Humphries S (2001) Rapid colonization of polar water by diving birds. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 540.
- Sæther BE, Andersen R, Pedersen HC (1993) Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 33, 147-150.
- Sapoznikow A, Quintana F (2003) Foraging behaviour and feeding locations of imperial cormorants and rock shags breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26, 184-191.
- Sarkar S (2004) From the reaktionsnorm to the evolution of adaptive plasticity. A historical sketch, 1909-1999. In *Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches*. DeWitt TJ, Scheiner SM (Eds). Oxford University Press, Oxford.
- Sato K, Hwang-Bo J, Okumura J (1988) Food consumption and basal metabolic rate in common cormorants (*Phalacrocorax carbo*). *Ouyou Tyougaku Shuho* 8, 56-62.
- Sato K, Naito Y, Kato A, Niizuma Y, Watanuki Y, Charrassin JB, Bost C-A, Handrich Y, Le Maho Y (2002) Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? *Journal of Experimental Biology* 205, 1189-1197
- Schall R (1991) Estimation in generalised linear models with random effects. *Biometrika* 78, 719-727.
- Schmid D, Grémillet D, Culik BM (1995) Energetics of underwater swimming in the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Marine Biology* 123, 875-881.
- Schmidt L.L (1994) Wing-spreading behaviour of *Phalacrocorax auritus*: wet or dry? *Biospheres* 3(2). Found on the web in 2003 at http://biology.uoregon.edu/Biology_WWW/Biospheres/Spring95/schmidt.htm.
- Schmidt-Nielsen K (1983) *Animal physiology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Schreer JF, Kovacs K.M (1997) Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 75, 339-358.
- Schreer JF, Kovacs KM, O'Hara Hines RJ (2001) Comparative diving patterns of pinnipeds and seabirds. *Ecological Monographs* 71, 137-162.
- Schreiber EA, Burger J (2002a) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton

- Schreiber EA, Burger J (2002b) Seabirds in the marine environment. In Biology of marine birds. Schreiber EA, Burger J (Eds). CRC Press LLC, Boca Raton.
- Schwab IR (2002) I'll try to accommodate you. British Journal of Ophtalmology 86, 715.
- Selander RK (1966) Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. Condor 68, 113-151
- Shaffer SA (2004) Annual energy budget and food requirements of breeding wandering albatrosses (*Diomedea exulans*). Polar Biology 27, 253 - 256.
- Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP (2001) Functional significance of sexual dimorphism in wandering albatrosses, *Diomedea exulans*. Functional Ecology 15, 203-210.
- Shealer DA (2002) Foraging behaviour and food of seabirds. In Biology of marine birds. Schreiber EA, Burger J (Eds). CRC Press LLC, Boca Raton.
- Shine R (1989) Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. The quarterly Review of Biology 64, 419-460.
- Sibley CG, Monroe BL (1990) Distribution and taxonomy of birds of the World. Yale Press, London.
- Siegel-Causey D (1988) Phylogeny of the Phalacrocoracidae. Condor 90, 885-905.
- Sims DW, Southall EJ, Tarling GA, Metcalfe JD (2005) Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. Journal of Animal Ecology 74, 755-761
- Skrovan RC, Williams TM, Berry PS, Moore PW, Davis RW (1999) The diving physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) II. Biomechanics and changes in buoyancy at depth. Journal of Experimental Biology 202, 2749-2761
- Smith TB (1987) Bill size polymorphism and interspecific niche utilisation in an African finch. Nature 329, 717-719.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: Freeman., 887 pp.
- Speakman JR (1997) Doubly labelled water. Theory and practice. Chapman and Hall, London.
- Spear LB, Ainley DG (1997) Flight speed of seabirds in relation to wind speed and direction. Ibis 139, 234-251.
- Stahl JC, Jouventin P, Mougin JL, Roux JP, Weimerskirch H (1985) The foraging zones of seabirds in the Crozet Islands sector of the Southern ocean. In Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws (Eds). Springer-Verlag, Berlin. pp. 478-486.
- Stearns SC (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford
- Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton.
- Stewart AJA, John EA, Hutchings MJ (2000) The world is heterogenous: ecological consequences of living in a patchy environment. In The ecological consequences of environmental variability. Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (Eds). Blackwell Science, Oxford.
- Sunde P, Bølstad MS, Møller JD (2003) Reversed sexual dimorphism in tawny owls, *Strix aluco*, correlates with duty division in breeding effort. Oikos 101, 265-278.
- Tchernia P (1978) Océanographie régionale. Ecole Nationale Supérieure de Techniques Avancées, Paris.
- Temeles EJ, John KW (2003) Adaptation in a Plant-Hummingbird Association. Science 300, 630-633.
- Temeles EJ, Pan IL, Brennan JL, Horwitt JN (2000) Evidence for Ecological Causation of Sexual Dimorphism in a Hummingbird. Science 289, 441-443.
- Tréguer P (1987) Comparative physical and chemical characteristics of coastal waters from Kerguelen and Heard islands and their oceanic surrounding during summer, relation to

- phytoplankton growth. Comité National Français pour les Recherches Antarctiques 57, 17-26.
- Tremblay Y (2001) Stratégies de recherche alimentaire du gorfou sauteur *Eudyptes chrysocome* en fonction du milieu marin prospecté. Description et comparaison de l'écologie marine dans trois îles Australes : Amsterdam, Kerguelen et Crozet. Thèse de Doctorat de l'Université Paris Nord, Paris.
- Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series* 204, 257-267.
- Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series* 251, 279-297.
- Tremblay Y, Cook TR, Cherel Y (2005) Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags. *Canadian Journal of Zoology* 83:971-982.
- Tremblay Y, Cherel Y, Oremus M, Tveraa T, Chastel O (2003) Unconventional ventral attachment of time-depth recorders as a new method for investigating time budget and diving behaviour of seabirds. *Journal of Experimental Biology* 206, 1929-1940.
- Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection and paternal ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179, 90-92.
- Valle CA, Coulter MC (1987) Present status of the flightless cormorant, Galapagos penguin and greater flamingo populations in the Galapagos Islands, Ecuador, after the 1982-1983 El Niño. *Condor* 89, 276-281.
- Van Eerden MR, Munsterman MJ (1995) Sex and age dependant distribution in wintering cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Western Europe. *Ardea* 83, 285-297.
- Van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 24, 353-377.
- Van Tets GF (1976) Australasia and the origin of shags and cormorants, *Phalacrocoracidae*. In *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra, Australia, 12-17 August, 1974*. Calaby JH (Ed). Australian Academy of Science, Canberra.
- Voisin JF (1973) Notes on the blue-eyed shags (genus *Leucocarbo* Bonaparte). *Notornis* 20, 262-271.
- Voslamber B, Platteeuw M, Van Eerden MR (1995) Solitary foraging in sand pits by breeding cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*: does specialised knowledge about fishing sites and fish behaviour pay off? *Ardea* 83, 213-222.
- Vucetich JA, Peterson RO, Schaefer CL (2002) The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83, 3003-3013
- Walton P, Ruxton GD, Monaghan P (1998) Avian diving, respiratory physiology and the marginal value theorem. *Animal Behaviour* 56, 165-174.
- Wanless S, Harris MP (1993) Use of mutually exclusive foraging areas by adjacent colonies of blue-eyed shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Colonial Waterbirds* 16, 176-182.
- Wanless S, Morris JA, Harris MP (1988) Diving behaviour of guillemot *Uria aalge*, puffin *Fratercula arctica* and razorbill *Alca torda* as shown by radio telemetry. *Journal of Zoology* 216, 73-81.
- Wanless S, Harris MP, Morris JA (1992) Diving behaviour and diet of the blue-eyed shag at South Georgia. *Polar Biology* 12, 713-719
- Wanless S, Harris MP, Morris JA (1995) Factors affecting daily activity budgets of South Georgian shags during chick rearing at Bird Island, South Georgia. *Condor* 97, 550-558
- Wanless S, Finney SK, Harris MP, McCafferty DJ (1999) Effect of the diel light cycle on the diving behaviour of two bottom feeding marine birds: the blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps* and the European shag *P. aristotelis*. *Marine Ecology Progress Series* 188, 219-224.

- Warheit KI (2002) The seabird fossil record and the role of paleontology in understanding seabird community structure. In *Biology of marine birds*. Schreiber EA, Burger J (Eds). CRC Press LLC, Boca Raton.
- Watanuki Y, Kato A, Naito Y (1996) Diving performance of male and female Japanese cormorants. *Canadian Journal of Zoology* 74, 1098–1109.
- Watanuki Y, Takahashi A, Sato K (2003a) Feeding area specialization of chick-rearing Adélie Penguins *Pygoscelis adeliae* in a fast sea-ice area. *Ibis* 145, 558–564
- Watanuki Y, Ishikawa K, Takahashi A, Kato A (2004) Foraging behavior of a generalist marine top predator, Japanese cormorants (*Phalacrocorax filamentosus*), in years of demersal versus epipelagic prey. *Marine Biology* 145, 427–434.
- Watanuki Y, Niizuma Y, Gabrielsen GW, Sato K, Naito Y (2003b) Stroke and glide of wing-propelled divers: deep diving seabirds adjust surge frequency to buoyancy change with depth. *Proceedings of the Royal Society Series B* 270, 483–488.
- Watanuki Y, Takahashi A, Daunt F, Wanless S, Harris M, Sato K, Naito Y (2005) Regulation of stroke and glide in a foot-propelled avian diver. *Journal of Experimental Biology* 208, 2207–2216
- Watanuki Y, Daunt F, Takahashi A, Newell M, Wanless S, Sato K, Miyazaki (2008) Microhabitat use and prey capture of a bottom-feeding top predator, the European shag, shown by camera loggers. *Marine Ecology Progress Series* 356, 283–293.
- Webb PM, Crocker DE, Blackwell SB, Costa DP, Le Boeuf BJ (1998) Effects of buoyancy on the diving behaviour of northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology* 201, 2349–2358.
- Weimerskirch H, Zotier R, Jouventin P (1988) The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89, 15–29.
- Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of Wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk* 110, 325–342.
- Weimerskirch H, Wilson RP, Guinet, C, Koudil M (1995) Use of seabirds to monitor sea-surface temperatures and to validate satellite remote-sensing measurements in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 126, 299–303.
- Werner EE, Mittelbach GG, Hall DJ (1981) The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology* 62, 116–125.
- West-Eberhard MJ (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- White CR, Day N, Butler PJ, Martin GR (2007) Vision and Foraging in Cormorants: more like herons than hawks? *PLoS ONE*, 2(7), e639.doi:10.1371/journal.pone.0000639.
- White MG (1998) Development, dispersal and recruitment: a paradox for survival among Antarctic fish. In *Fishes of Antarctica, a biological overview*. Di Prisco, G. Pisano, E. & Clarke, A. eds.. Milan: Springer Verlag, 53–62.
- Wiens JA (2000) Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In *The ecological consequences of environmental variability*. Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (Eds). Blackwell Science, Oxford.
- Wikelski M, Wrege PH (2000) Niche expansion, body size, and survival in Galápagos marine iguanas. *Oecologia* 124, 107–115.
- Williams R, McEldowney A (1990) *Australian National Antarctic Research Expeditions. A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory, Heard and Macquarie Islands*. Antarctic Division, Dept. of the Arts, Sport, the Environment, Tourism and Territories, Kingston, Tasmania.
- Williams R, McEldowney A (1990) *A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory, Heard and Macquarie Island*. ANARE Research Notes No 75, 1–173

- Williams TM, Davis RW, Fuiman LA, Francis J, Le Boeuf BJ, Horning M, Calambokidis J, Croll DA (2000) Sink or swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. *Science* 288, 133-136
- Wilson RP (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of Field Ornithology* 55, 109-112
- Wilson RP (1991) The behaviour of diving birds. *Acta XX congressus Internationalis Ornithologici*, 1852-1867.
- Wilson RP (1995) Foraging ecology. In : *The penguins Spheniscidae*. (T. D. Williams ed.), pp. 81-106. Oxford : Oxford University Press.
- Wilson RP (2006) Fishing made easy: tips and tricks on decisions for optimal foraging in Magellanic penguins, *Spheniscus magellanicus*. *Acta Zoologica Sinica* 52(Suppl), 514-523
- Wilson RP, Wilson M-P (1988) Foraging behaviour of four sympatric cormorants. *Journal of Animal Ecology* 57, 943-955.
- Wilson RP, Quintana F (2004) Surface pauses in relation to dive duration in imperial cormorants: how much time for a breather? *Journal of Experimental Biology* 207, 1789-1796.
- Wilson RP, Zimmer I (2004) Inspiration by Magellanic Penguins: reduced swimming effort when under pressure. *Marine Ecology Progress Series* 278, 303-307
- Wilson RP, Cooper J, Plötz J (1992a) Can we determine when marine endotherms feed ? A case study with seabirds. *Journal of Experimental Biology* 167, 267-275.
- Wilson RP, Grant WS, Duffy DC (1986) Recording devices on free-ranging animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology* 67, 1091-1093
- Wilson RP, Hustler K, Ryan PG, Burger AE, Nöldeke EC (1992b) Diving birds in cold water: do Archimedes and Boyle determine energetic costs? *American Naturalist* 140, 179-200.
- Wilson RP, White CR, Quintana F, Halsey LG, Liebsch N, Martin GR, Butler PJ (2006) Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: the case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology* 75, 1081-1090
- Wilson RP, Grémillet D, Syder J, Kierspel MAM, Garthe S, Weimerskirch H, Schafer-Neth C, Sclaro JA, Bost CA, Plötz J, Nel D (2002) Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 228, 241-261
- Wilson RP, Sclaro JA, Grémillet D, Kierspel MAM, Laurenti S, Upton J, Gallelli H, Quintana F, Frere E, Müller G, Straten MT, Zimmer I (2005) How do Magellanic penguins cope with variability in their access to prey? *Ecological Monographs* 75(3), 379-401
- Wilson UW (1991) Responses of three seabird species to El-Niño events and other warm episodes on the Washington coast, 1979-1990. *Condor* 93, 853-858.
- Woehler EJ (1995) Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. In *The penguins*. P. Dann, I. Norman and P. Reilly (Eds) Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton. pp. 266-294.
- Woehler EJ, Raymond B, Watts DJ (2003) Decadal-scale seabird assemblages in Prydz Bay, East Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 251, 299-310.
- Ydenberg RC, Clark CW (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *Journal of Theoretical Biology* 139, 437-449
- Zahavi A (1975) Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53, 205-214.

Résumé

Le premier objectif de cette thèse a été de comprendre quelles sont les adaptations écophysiologiques et comportementales des oiseaux plongeurs face aux contraintes de la plongée, par l'étude du cormoran antarctique de Crozet (*Phalacrocorax melanogenis*) et de Kerguelen (*P. verrucosus*).

Ces deux espèces réalisent les plongées les plus longues et les plus profondes chez les cormorans, immergés dans une eau de mer à 3 - 7 °C durant des périodes de 5 - 10 heures par jour. Il est vraisemblable que ces performances sont facilitées par l'utilisation d'un hypométabolisme. Ces cormorans ont montré qu'ils utilisaient, lorsque la distribution des ressources le permettait, des stratégies de plongée proches de l'optimalité, s'immergeant pour des durées facilitant un restockage rapide de l'oxygène en surface. Enfin, l'étude de la profondeur d'équilibre a révélé qu'ils ajustaient vraisemblablement les volumes d'air respiratoire à la profondeur de plongée, dans un souci d'économie d'oxygène.

Le deuxième objectif de cette thèse était de comprendre le lien pouvant exister entre le dimorphisme sexuel du cormoran antarctique (femelles plus petites) et son écologie.

Une ségrégation sexuelle importante a été trouvée (les femelles plongeant à moins grande profondeur que les mâles et capturant des poissons de plus petite taille), sans doute en rapport avec le dimorphisme sexuel. L'intensité du dimorphisme sexuel varie selon la localité et augmente localement lorsque la différence de profondeur de plongée moyenne entre les sexes augmente. Cette plasticité du dimorphisme sexuel permettrait à l'espèce de s'ajuster à la distribution des ressources tout en diminuant la compétition intraspecificue.

Summary

PhD title:

The ecology of diving birds (*Phalacrocorax* spp.) : ecophysiological, behavioural and sexual responses to environmental variability.

The first goal of this thesis was to understand what are the ecophysiological and behavioural adaptations of diving birds to the constraints of diving, by studying the blue-eyed shags from Crozet (*Phalacrocorax melanogenis*) and Kerguelen (*P. verrucosus*).

Both species made the longest and the deepest dives in the cormorant family, while foraging in a 3 - 7 °C seawater for daily periods lasting 5 - 10 hours. It is likely that these performances are possible because of the use of a hypometabolism. When resource distribution allowed it, these shags used diving strategies close to optimality, submerging for periods facilitating a rapid surface reloading of oxygen reserves. Eventually, the study of the depth of neutral buoyancy showed these birds probably adjusted their respiratory air volumes to dive depth, as a mean for saving oxygen.

The second goal of this thesis was to study the possible links between blue-eyed shag sexual dimorphism (smaller females) and the ecology.

An important sexual segregation was found (females diving to a shallower depth compared to males and catching smaller fish), probably related to the sexual dimorphism. The intensity of the sexual dimorphism varied from one colony to the next and increased locally when the difference in mean dive depth between the sexes increased. This plasticity of the sexual dimorphism could help the species to adjust to the distribution of resource, while reducing intraspecific competition.