



HAL
open science

Déplacements et sélection d'habitat chez les animaux non contraints par la reproduction : une étude de l'écologie en mer des Manchots durant les phases d'immaturité et inter-nuptiale

Jean-Baptiste Thiebot

► **To cite this version:**

Jean-Baptiste Thiebot. Déplacements et sélection d'habitat chez les animaux non contraints par la reproduction : une étude de l'écologie en mer des Manchots durant les phases d'immaturité et inter-nuptiale. Sciences de l'environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2011. Français. NNT: . tel-00660333

HAL Id: tel-00660333

<https://theses.hal.science/tel-00660333>

Submitted on 16 Jan 2012

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.

**THÈSE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité Écologie
École doctorale Diversité du Vivant

Présentée par
Mr. THIEBOT Jean-Baptiste

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Sujet de la thèse :

Déplacements et sélection d'habitat chez les animaux non contraints par la reproduction : une étude de l'écologie en mer des Manchots durant les phases d'immaturité et inter-nuptiale



Soutenue le 27 Janvier 2011

devant le jury composé de :

M. BOST Charles-André	–	Directeur de thèse	–	CR1 CNRS, CEBC
M. WEIMERSKIRCH Henri	–	Co-directeur de thèse	–	DR2 CNRS, CEBC
M. WILSON Rory P.	–	Rapporteur	–	Prof. Swansea University
M. GEORGES Jean-Yves	–	Rapporteur	–	CR1 CNRS, IPHC Strasbourg
M. SARRAZIN François	–	Examineur	–	Prof. UPMC, MNHN CNRS

Contact du laboratoire d'accueil :

Centre d'Études Biologiques de Chizé, UPR 1934 du CNRS

Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir-sur-Niort

Téléphone : +33 5 49 09 61 11

En ces heures de veille, d'autres épouses doivent avoir le même regard, le même sourire, la même indulgence, la même patience à l'égard de ces énergumènes qui vont appareiller. (...) Peu de femmes consentiraient à vivre avec des mabouls comme nous, toujours sans le sou, toujours absents, toujours prêts à repartir, toujours obsédés par nos prochains bateaux et nos futures courses. (...) Leur en fait-on voir avec nos foutus caractères et nos folles ambitions !

Michel Malinovsky

Photo de couverture : un groupe de gorfous sauteurs subtropicaux *Eudyptes moseleyi* à l'approche de l'île Amsterdam, au terme de leur phase inter-nuptiale passée en haute mer

(JB Thiebot)

Remerciements

Le document que vous tenez entre vos mains est le fruit d'un travail passionné. Et si la thèse représente une aventure, il s'agit bien d'une aventure vécue en équipe : dans mon cas, cette équipe est celle qui m'a soutenu depuis les prémices de cette aventure, en 2005...

Je remercie donc en tout premier lieu Charly Bost, qui a choisi pour thésard un hère un peu déboussolé au sortir de son hivernage. Dix-sept mois à l'abri du monde, suivis de deux autres mois en mers lointaines, de quoi franchement mettre le cerveau de côté et s'éloigner du Master 2. Tu as pris le risque de mon profil atypique, alors que ton financement aurait pu être attribué à un jeune et fringant diplômé, sois-en remercié. J'espère sincèrement avoir été à la hauteur de tes attentes !

Deuxième remerciement. Celui-ci est difficile à attribuer par ordre de mérite... Alors disons qu'en début de thèse, il est grandement apprécié d'être guidé dans ses démarches: mille mercis en conséquence à Marie Donatien, qui m'a été d'une aide incroyable à l'Ecole Doctorale EDDV, depuis le tout début jusqu'à la toute fin de cette thèse. Merci de tant vous démenner pour "vos" étudiants.

J'adresse également tous mes remerciements aux membres de mon jury, qui me font l'honneur de relire ce manuscrit et de se déplacer pour m'écouter présenter ce travail : Rory Wilson, Jean-Yves Georges, François Sarrazin. J'espère réussir à vous intéresser à ces travaux autant que je l'ai été.

Ma conviction de vouloir faire une thèse s'est indéniablement affirmée pendant mon hivernage : je remercie donc Matthieu Authier, mon illustre prédécesseur sur l'île du printemps éternel, qui m'a appris tant et tant là-bas puis à Chizé. Mais si Matthieu ! Good sauce ! Merci également aux deux Olivier de cet hivernage, pour avoir souvent été les précieux accompagnateurs de manips dont on se souviendra longtemps (Del Cano, Fernand...) : chapeau bas messieurs ! Clin d'œil aussi à mon successeur Mimine, qui a tenu bon malgré mes exigences peut-être pas adaptées à un nouvel arrivant...

J'allais presque oublier que je dois cet hivernage et cette thèse, au moins en partie, à Henri Weimerskirch, en fait, à qui globalement je présente mes excuses pour toutes mes galéjades. J'espère qu'on s'entendrait bien même s'il n'y avait pas de chocolat dans mon bureau...

Charly m'a permis de retourner faire du terrain : hé oui, quand on étudie les macaronis, il faut mettre la main à la pâte. L'occasion de (re-) faire le plein de bons copains: Monsieur Yohan, grand oiseauologue devant l'Éternel, de même que Julien, Régix, JB cha-man, Guillaume et puis bien sûr, Princesse Clara! Ha, celle-là, dommage que ce ne soit pas la saison des cerises... Merci pour ta bonne humeur, ton exigence scientifique (et tes scripts...). J'espère qu'un jour tu en verras plein, de sp... enfin, de cachalots. La deuxième mouture de terrain a vu le sacre de Karine et Aurélien comme "personnes de bonne humeur et d'efficacité redoutable". À renouveler sans modération! (disait-elle...)

Et puis l'impensable s'est produit, voilà qu'un ange est arrivé du ciel et m'a emmené sur son petit nuage depuis cette soirée "Soleil"... Tu m'as permis de tenir le choc de la fin de thèse, merci à toi Sabrina, sincèrement. J'espère seulement pouvoir te rendre la pareille dans le futur.

J'avais pourtant dit que je ne ferais pas plus d'une page... Mais au labo rien n'est possible sans l'aide précieuse et féérique de Dominique ! Merci aussi à Yves pour ton enthousiasme communicatif sur nos travaux et pour tes relectures minutieuses et constructives de mes manuscrits ; à Christophe Barbraud, pour la passion des obs en mer et des bonnes choses en général, en toute simplicité ; à Christophe Guinet, pour s'être décarcassé comme Ducros pour moi, pour son humanité ; à André Mariani pour sa disponibilité (une denrée bien rare...), l'équipe du restaurant, et Delphine, Evelyse, Jean-Jacques et l'équipe du CAES pour maintenir les échanges sociaux et culturels à Chizé. Merci à Phil Trathan, du British Antarctic Survey, pour ses conseils sur mes manuscrits et son affabilité, et Pierre Richard et Gaël Guillou pour les analyses isotopiques à La Rochelle. N'oublions pas David Pinaud, sans qui les trajets en mer présentés dans cette thèse auraient juste permis de situer l'Océan Indien ("il a été là pour se nourrir, c'est sûr"), ainsi que Anne Goarant et Patrick Pinet qui à coups de contrepèteries m'ont été d'une grande aide pour analyser ces trajets. Et bien sûr Amélie Lescroël, qui assure en mère de famille, en amie et en collègue manchologue ! Bravo pour ta disponibilité ! "La deadline ? euh... aujourd'hui..."

Il reste les étudiants du labo ... la Jaeger, inégalable, la Goutte (qui m'a reçu à mains ouvertes), Jim, Max, Sophie, Hervé et son ukulélé déjà mythique, Annette, Thibaut, Janos, Vince... mais pourquoi on ne s'est pas vus beaucoup plus ? Ah oui, le boulot. Pareil pour Ghislain, vivement qu'on retourne en mer voir des gros trucs, sans mauvais calcul !

J'adresse aussi toute ma reconnaissance à Jean-Yves Monnat, pour avoir redressé la barre à un moment où la recherche était pour moi comme le "h" de tridac, et m'avoir remis le pied à l'étrier et les yeux dans les jumelles sans jamais mettre la charrue avant la peau de l'ours. Remerciements également à Michel Le Glatin, capitaine de l'Austral, et son second Yanis, qui ont beaucoup compté dans mon rapport à la mer et à ceux qui vont dessus ; vous avez une place au chaud dans mon imagier des mers australes. Sans transition merci à mon mouton Kebab, pour avoir toujours été là dans les moments difficiles, d'ailleurs un peu trop souvent à la base même de certains de ces moments difficiles.

Au niveau de l'Institut Polaire, un grand merci pour leurs services à Béatrice Crozon, Henri Pérau, Alain Lamalle et Roland Pagny. Une bise de loin (l'odeur d'ornitho !) à Romu, Nico, Sam et Hervé, mais le cœur y est, et puis Tof et Mich pour cette campagne "langoustes". Et bien sûr merci à tous les VCAT qui ont posé ou récupéré les appareils... À Kerguelen : Stéphane, Quentin et Alexandre, et encore Yohan, Julien et Régix ; à Crozet : Hélène, Maud et encore Aurélien ; à Amsterdam : encore Mimine ; et en Terre Adélie : Marion et Marie. Merci de vos efforts, à la base de toute cette thèse.

Last but fin de liste, je remercie avec tout ce qu'il me reste d'humanité à la fin de cette thèse mes deux parents, qui ont guidé (et soutenu lorsque cela valait le coup) mes choix, et mes frère et sœur, qui respectent mon mode de vie différent impliquant de ne pas se voir souvent... À bientôt ?

Résumé des travaux

Résumé (1700 caractères, espaces compris) : Les déplacements entrepris par les animaux dans leur milieu reflètent les ressources conditionnant leur survie dans ce milieu. En milieu marin, l'intensité des activités humaines (notamment la pêche) a entraîné des bouleversements écologiques, particulièrement aux échelons trophiques supérieurs. Cette thèse a donc visé à documenter les déplacements de prédateurs marins dont les effectifs baissent à un niveau local ou global. Nous avons étudié les déplacements en dehors de la période de reproduction (lorsque les animaux font généralement face à des conditions défavorables pour leur survie en mer) chez 5 espèces de manchots dont le rôle de consommateurs est capital sur un gradient de milieux de l'Océan Indien austral. Leurs déplacements ont été connus grâce à la géo-localisation par la lumière ou la télémétrie satellitaire, et leur écologie trophique par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. Nos travaux ont mis en évidence et caractérisé les zones océaniques exploitées durant la période inter-nuptiale par 3 espèces du genre *Eudyptes*. Des comparaisons inter-site, inter-espèce et interannuelle ont ensuite souligné des mécanismes spectaculaires de ségrégation écologique dans le temps, l'espace et dans les proies ciblées pour l'exploitation de ressources proches. Enfin, l'étude de la dispersion post-natale chez 2 autres espèces a révélé un habitat différent de celui des adultes et l'action probable de mécanismes innés. Ces études sont cruciales pour la conservation des espèces et des habitats concernés, et posent la question de la dynamique des patrons de déplacement observés, face aux pressions de compétition et au déplacement des habitats recherchés.

Mots-clés : migration, hiver, dispersion post-natale, ressources marines, ségrégation, niche écologique, conservation, Océan Austral, prédateurs marins, manchots, télémétrie, géo-localisation par la lumière, isotopes stables, *Eudyptes chrysolophus*, *Eudyptes filholi*, *Eudyptes moseleyi*, *Pygoscelis papua*, *Aptenodytes forsteri*

Movements and habitat selection in animals outside the breeding period: at-sea ecology of penguins during inter-breeding and immaturity periods

Abstract : Animal movements in their environment reveal the resources they depend on in this environment. Levels of human impact in the marine environment (mainly through fisheries) have broken ecological balance, this being obvious at higher trophic levels. Our work therefore aimed at depicting movements of locally to globally declining marine predators. We especially focused on movements outside the breeding period, when predators generally face heavy constraints for survival while at-sea for a prolonged period, in 5 penguin species being keystones as consumers in a gradient of environments in the southern Indian Ocean. Their movements were investigated using light-based geolocation or satellite telemetry, and their trophic ecology by carbon and nitrogen stable isotope analyses. Our work allowed to delineate and to characterize the oceanic sectors exploited during the whole inter-breeding period by 3 congeneric species of penguins (genus *Eudyptes*). Then, inter-site, inter-species and inter-annual comparisons highlighted population-based striking mechanisms of ecological segregation in space, time and on food. Finally, our studies on post-natal dispersion in 2 other penguin species revealed the prospection of a contrasted habitat compared to the adults situation, and the probable action of innate skills. Our studies appear crucial in the conservation of the studied species in the study area, and rise questions about the dynamics of the population-based movement patterns observed, considering competition pressures and mobility of the targeted habitats.

Key-words : migration, winter, post-natal dispersion, marine resources, segregation, ecological niche, conservation, Southern Ocean, marine predators, penguins, telemetry, light-based geolocation, stable isotopes, *Eudyptes chrysolophus*, *Eudyptes filholi*, *Eudyptes moseleyi*, *Pygoscelis papua*, *Aptenodytes forsteri*

Sommaire

1- INTRODUCTION	1
1.1 Cadre théorique : le comportement de déplacement des individus en biologie des populations	1
1.1.1 Approche de l'écologie comportementale	1
1.1.2 Contextes du déplacement des animaux	2
1.1.3 Stratégies de déplacement mises en place	4
1.1.4 Transmission des comportements tels que le déplacement	7
1.2 Spécificités liées au déplacement des animaux en milieu marin	9
1.2.1 Contraintes physiques spécifiques au milieu marin	9
1.2.2 Facilitation physique des déplacements en milieu marin	10
1.2.3 Hétérogénéité de la disponibilité en ressources dans l'espace et le temps	10
1.2.4 Stratégies de déplacement des prédateurs marins : des zones d'ombre	12
1.3 Cadre appliqué : aide à la conservation de prédateurs marins menacés	14
1.3.1 État des lieux de la conservation des écosystèmes marins	14
1.3.2 Un outil : les aires marines protégées	15
1.3.3 Menaces planant sur les oiseaux des mers australes	15
1.3.4 L'essor du programme A.N.R. "GLIDES"	16
1.4 Problématique et structure de la thèse	18
2- MATERIELS ET METHODES	19
2.1 Sites d'étude	19
2.1.1 Sites d'étude de l'Océan Indien austral	19
2.1.2 L'Antarctique : un écosystème très particulier	25
2.2 Espèces étudiées	26
2.2.1 Les manchots en quelques mots	26
2.2.2 Le genre <i>Eudyptes</i>	27
2.2.3 Le manchot papou <i>Pygoscelis papua</i> : traits d'histoire de vie généraux et spécificités au site d'étude	33
2.2.4 Le manchot empereur <i>Aptenodytes forsteri</i>	35
2.3 Connaître à distance l'écologie des prédateurs marins	37
2.3.1 La géo-localisation par la lumière	37
2.3.2 ARGOS : la mythologie au service de la technologie	44
2.3.3 ... Et pour quelques dollars de plus : les balises SPLASH	46
2.3.4 L'analyse des isotopes stables	48
2.4 Outils d'analyses	49
2.4.1 Le logiciel libre R et les tests statistiques	49
2.4.2 Traitement des données extraites des GLS	50
2.4.3 Traitement des données reçues par ARGOS	51
2.4.4 Exploitation des données spatiales	51
2.4.5 Analyse de sélection d'habitat	54
3- RESULTATS	57

3.1	Exploitation des données issues des GLS : nécessité d'une méthodologie adaptée	58
3.2	Première détermination de l'aire d'hivernage des gorfous macaroni	61
3.3	Ségrégation spatiale chez deux populations voisines de gorfous macaroni en hiver	64
3.4	Ségrégation dans l'espace et dans le temps des zones d'hivernage chez trois populations de gorfous sauteurs	67
3.5	Partage des ressources au sein de la communauté des <i>Eudyptes</i> en période inter-nuptiale : un océan, plusieurs échelles écologiques	70
3.6	Le voyage en mer précédant la mue chez les gorfous : à déplacement particulier, habitat original?	73
3.7	Sélection d'habitat avec ou sans contrainte de reproduction : une étude comparative chez le gorfou macaroni et le manchot papou	77
3.8	Dispersion et ontogénie du comportement de plongée chez les manchots empereurs juvéniles	80
4-	DISCUSSION	89
4.1	Synthèse des résultats	89
4.1.1	Distribution en mer durant la phase inter-nuptiale chez les <i>Eudyptes</i>	89
4.1.2	La dispersion post-natale chez les manchots papou et empereur	93
4.2	Causes et conséquences évolutives du comportement migratoire des manchots en dehors de la reproduction	97
4.2.1	Quelles pressions de sélection peuvent déterminer les migrations observées chez les manchots ?	97
4.2.2	Conséquences : un rôle directeur du comportement de migration dans l'évolution des manchots ?	104
4.3	Analyse des matériels et méthodes employés	107
4.3.1	Les gorfous, meilleur modèle d'étude imaginable pour l'utilisation de GLS ?	107
4.3.2	Méthodologie : utilisation des densités d'estimation	109
4.3.3	Applications du modèle d'habitat utilisé	110
4.4	Apports et implications de nos travaux pour la conservation des espèces étudiées	112
4.5	Perspectives	115
4.5.1	Mesure des taux de survie hivernale chez les <i>Eudyptes</i>	115
4.5.2	Le voyage en mer précédant la mue : des travaux passionnants à poursuivre	117
4.5.3	Période d'immaturation : apprendre à l'étudier	118
4.5.4	Améliorer les connaissances sur la production secondaire	120
4.5.5	Approche inter-site à plus fine échelle, ou la théorie du manchot caché	121
4.5.6	Ségrégation des manchots congénères et sympatriques	122
	Références bibliographiques	125
	Annexes – A) Production scientifique	141
	Annexes – B) Médiation scientifique	216
	Annexes – C) Production scientifique additionnelle	218

1- Introduction

1.1 Cadre théorique : le comportement de déplacement des individus en biologie des populations

1.1.1 *Approche de l'écologie comportementale*

L'écologie comportementale cherche à dévoiler par quels mécanismes un comportement résulte à la fois de l'histoire évolutive des espèces, d'évènements récents ou en cours survenus au sein des populations, et de caractéristiques propres aux individus et aux conditions dans lesquelles ils se sont développés. Elle constitue donc **une approche évolutionniste du comportement** (Danchin et al. 2005).

Le comportement sera ici considéré de manière fonctionnelle, comme **l'ensemble des processus de décision par lesquels les individus ajustent leur état et leur situation par rapport aux variations de l'environnement abiotique et biotique** (Danchin et al. 2005). Ce terme de **décision** ne renvoie pas nécessairement à des processus cognitifs élaborés mais insiste simplement sur le fait qu'un animal est régulièrement confronté à plusieurs alternatives qui diffèrent entre elles dans leurs conséquences en termes de survie et de reproduction des individus ; on parle également de **stratégie**. D'autres définitions plus restrictives ou plus mécanistes existent (Manning 1979, Doré 1983). L'avantage de la définition fonctionnelle du comportement ci-dessus est de mettre d'emblée en évidence **le rôle crucial du comportement dans l'adaptation et donc dans l'évolution, à l'échelle individuelle**.

En effet, depuis les écrits de Mayr (1963), on assigne au comportement un rôle central en évolution. Selon cet auteur, **le basculement vers une nouvelle niche écologique ou zone adaptative est, presque sans exception, initié par un changement de comportement**. Les autres adaptations à la nouvelle niche, particulièrement celles structurales, seraient quant à elles acquises secondairement. L'importance du comportement dans l'initiation de nouveaux évènements évolutifs devient donc évidente sous la forme des **sélections** à la fois **d'habitat et de ressource alimentaire**, deux phénomènes comportementaux qui jouent un rôle majeur dans le basculement produit. Ces deux processus écologiques impliquent notamment des **déplacements**, qui sont l'un des comportements les plus répandus et facilement observables dans le règne animal.

Les déplacements entrepris par les animaux au sein de leur environnement dans le cadre de ces deux processus se font donc en réponse à un **besoin d'accéder à certaines ressources** (site ou partenaire de reproduction, alimentation) **ou afin d'éviter une déplétion** de celles-ci, et déterminent de manière fondamentale l'écologie d'une espèce et sa distribution géographique (Pyke 1983). Ce sont ainsi

des éléments clés de l'écologie (**traits d'histoire de vie**) de nombreuses espèces, et se produisent sur une large gamme d'échelles spatiales et temporelles (Estes 1991, Alerstam et al. 2003).

1.1.2 Contextes du déplacement des animaux

Les déplacements peuvent se faire dans deux contextes principaux au cours de la vie d'un individu : celui de l'**habitat de reproduction**, (mouvements de **dispersion/regroupement**) et celui de l'**alimentation** (mouvements d'**approvisionnement**). Cette distinction est essentielle d'un point de vue évolutif puisque les déplacements vont engendrer ou non un flux de gènes selon le contexte de reproduction ou d'alimentation, respectivement.

1.1.2.1 Contexte de reproduction : les mouvements de dispersion

On distingue deux types de mouvements de dispersion. La **dispersion de reproduction** à proprement parler est définie comme le comportement de mouvement entre deux sites de reproduction réalisé par les individus adultes, tandis que la **dispersion post-natale** représente le mouvement entrepris par les juvéniles entre le site de naissance et celui de première reproduction.

Sur le plan comportemental, un évènement de dispersion implique plusieurs étapes distinctes mettant en jeu des comportements différents. Tout d'abord, le mouvement est initié par une **décision de départ**. S'ensuit la **phase de mouvement** proprement dite (prospection) qui se termine par la **décision d'installation** dans le nouveau site de reproduction. Durant le mouvement, l'individu est le plus souvent amené à prendre un grand nombre de décisions successives, concernant notamment la résidence au sein des micro-habitats qu'il rencontre. Ces décisions relèvent du comportement de sélection d'habitat ; on peut donc considérer que **la dispersion est le produit final des mécanismes de sélection d'habitat** (Clobert et al. 2001). Au terme du processus de dispersion, l'individu arrive sur un site de reproduction, plus ou moins distant du lieu auquel il se trouvait avant la dispersion.

Trois facteurs principaux ont été avancés afin d'expliquer l'évolution de ce trait. Tout d'abord, **l'environnement physique**, et notamment sa stochasticité, explique la mise en place de la dispersion comme mécanisme adaptatif permettant d'étaler les risques d'extinction d'une population en distribuant des descendants sur plusieurs sites (Levins & MacArthur 1966). Ensuite, **l'environnement biologique** influence la dispersion, *via* des mécanismes tels que la compétition intra-spécifique, la recherche de partenaire, la compétition intra- et inter-sexuelle et la dépression de la consanguinité. La qualité de l'habitat va ainsi dicter la densité locale de con-spécifiques, le niveau de compétition engendrant ou non de la dispersion (**distribution "libre idéale des individus"**, Fretwell & Lucas 1970). Enfin, **l'environnement génétique** va jouer dans le cas où des mécanismes tels que la reconnaissance des apparentés sont mis en place, favorisant alors la philopatrie. De nombreuses études se sont attachées à vérifier de manière empirique l'influence de ces facteurs ; la plus célèbre étant probablement celle de Doncaster et al. (1997)

sur le gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis*, qui conclut que la dispersion observée des individus suivait une distribution libre idéale parmi les divers bois où se trouvaient les nichoirs étudiés.

Le comportement de dispersion est donc fortement impliqué à la fois dans la **micro-évolution des populations** et dans leur **persistance**. D'autres facteurs tels que la prédation et le parasitisme sont également à considérer afin d'expliquer ce comportement (Clobert et al. 2001).

1.1.2.2 *Contexte d'alimentation : les mouvements d'approvisionnement*

Les études de MacArthur & Pianka (1966) et Emlen (1966) sont à la base d'une théorie prédisant les comportements d'approvisionnement des organismes. Cette **théorie**, dite de **l'approvisionnement optimal** (Pyke et al. 1977, Krebs et al. 1978) se base sur une hypothèse fondamentale : **les animaux s'approvisionnent de manière à maximiser leur valeur sélective**. Cette hypothèse sous-entend l'existence d'une monnaie d'échange concrète et immédiate de cette valeur sélective (en général le taux net de gain d'énergie), ainsi que des contraintes de comportement (moment de début et de fin, lieux, et stratégie choisis pour l'approvisionnement) (Schoener 1971, Pyke et al. 1977, Krebs et al. 1978).

"Quand se déplacer ?"

En théorie, il y a deux raisons déterminant à quel moment un animal doit se déplacer d'un endroit à un autre pour s'approvisionner. Tout d'abord, au fur et à mesure qu'un animal passe du temps à exploiter un secteur il peut arriver à une **déplétion de la ressource alimentaire**, et ainsi souffrir d'un taux d'acquisition d'énergie décroissant. Cette prédiction a été énoncée sous la forme d'un modèle d'optimalité (**théorème de la valeur marginale**, Charnov 1976), prédisant qu'un animal va maximiser son gain net d'énergie s'il reste dans un secteur jusqu'à ce que le gain dans ce secteur ait diminué pour atteindre le gain moyen attendu dans l'habitat entier. En d'autres termes, si l'animal peut faire mieux ailleurs, alors il a avantage à quitter le secteur ; sinon il doit rester là où il se trouve. Ceci a pu être vérifié chez plusieurs taxons, à commencer par la mésange charbonnière *Parus major* (Cowie 1977). Deuxièmement, la qualité future (en termes de gain d'énergie) de la localisation d'un individu va dépendre du temps qu'il a déjà passé dans ce secteur ; c'est-à-dire qu'en se basant sur son **expérience** ou son **échantillonnage** du milieu, un animal peut être capable de prédire le taux futur de gain de ressource à l'endroit où il se trouve. Si le taux attendu est suffisamment bas, alors l'animal devrait changer de lieu.

"Se déplacer vers où ?"

Trois types d'informations influencent les décisions de l'animal sur la destination de leur mouvement d'approvisionnement (Pyke 1983) : les **distributions spatiale et temporelle de la ressource alimentaire**, et **l'expérience acquise sur les secteurs précédemment visités** (et le gain associé). Sur le plan de l'organisation spatiale de la ressource, les observations empiriques de l'utilisation par les animaux d'information se limitent principalement à **l'augmentation de la fréquence des changements de direction** de la route suivie par un animal lorsque celui-ci rencontre une zone riche en proies (Pyke et al.

1977). Ceci conduit l'animal à limiter l'aire géographique dans laquelle il prospecte l'environnement : on parle alors de **comportement de recherche en zone restreinte**, qui reflète donc l'exploitation intensive d'une zone probablement favorable (Kareiva & Odell 1987). Ce comportement a été largement documenté, et sa détection chez un animal en déplacement permet l'induction de la **richesse locale en proies** (p. ex. Pinaud & Weimerskirch 2005).

"Se déplacer... et revenir ?"

Il existe de nombreux cas au sein du règne animal dans lesquels les individus sont contraints dans leurs déplacements d'approvisionnement par le **retour nécessaire vers un point central** (nid, gîte). Un exemple particulièrement évocateur est celui des patelles, en milieu littoral. Ces gastéropodes qui vivent sur les substrats rocheux de la zone de balancement des marées s'alimentent par broutage lorsqu'elles sont immergées à marée haute. À marée basse, une contrainte majeure se pose pour ces animaux, lorsqu'ils sont émergés : éviter le dessèchement lié aux radiations solaires. Ainsi, durant leur croissance, les patelles développent une coquille s'ajustant parfaitement au micro-relief du site sur lequel elles se sont installées. Cet ajustement morphologique spécifique va donc présenter l'avantage de permettre aux patelles de conserver leur humidité par étanchéité, comme a pu le constater quiconque a déjà voulu en arracher une de son substrat, à marée basse. Mais cet ajustement va également amener toute patelle à interrompre la phase d'approvisionnement pour revenir obligatoirement sur son site spécifique avant la fin de la marée haute, afin d'éviter son dessèchement. Ces animaux sont donc contraints de s'approvisionner de manière interrompue, avec l'obligation d'aller et venir depuis un point central : les implications de ce type de contraintes dans les stratégies d'approvisionnement des animaux ont été énoncées par Orians & Pearson (1979).

Dans le cas plus général que celui des patelles, on considère que les proies sont **transportées vers le point central** au lieu d'être consommées sur place ; elles vont alors servir à l'alimentation de l'animal qui s'est déplacé, de son partenaire ou de sa progéniture, ou peuvent être engrangées pour une utilisation ultérieure. La fonction d'exploitation du théorème de la valeur marginale sera alors vue davantage sous l'angle de la **capacité de chargement** de l'animal, et la décélération du taux de chargement sera plus probablement attribuable à l'**encombrement du dispositif de transport** qu'à l'épuisement du secteur. Le modèle adapté au cas de l'approvisionnement depuis un point central prédit enfin un **accroissement du temps de chargement** aux secteurs (et donc aussi de la **taille de la charge transportée**) avec l'augmentation de la distance entre le secteur et le lieu central (vérifié p. ex. chez les écureuils, Kramer & Nowell 1980).

1.1.3 Stratégies de déplacement mises en place

"Comment se déplacer ?"

1.1.3.1 Mécanismes du mouvement des individus

Tous les déplacements actifs réalisés au niveau individuel par les animaux peuvent être assignés à l'une des trois classes suivantes : **non-orientés**, **orientés** et **basés sur la mémoire** (Mueller & Fagan

2008). Toutefois, il faut noter qu'aucun de ces mécanismes ne peut isolément fournir un cadre conceptuel suffisant pour comprendre les patrons de mouvements complexes observés dans la nature, et que différents mécanismes simultanés agissent probablement à différentes échelles spatiales (Bailey et al. 1996).

A) Mécanismes non-orientés. Ces mécanismes résultent en une décision de mouvement avec une **direction aléatoire** (Mueller & Fagan 2008). Ce sont dans ce cas les stimuli sensoriels (disponibilité de la ressource, type d'habitat) issus de la localisation d'un animal qui induisent une modification des paramètres de mouvement de l'individu (vitesse, distribution des changements de direction, fréquence du mouvement, Benhamou & Bovet 1989). Ces mécanismes de déplacement non-orienté ont été largement étudiés *via* la dispersion des insectes (Turchin 1998).

B) Mécanismes orientés. Ceux-ci sont basés sur des indices perçus par l'animal, et qui au contraire des stimuli évoqués précédemment, impliquent un ensemble de localisations passées de l'animal, et qui engendrent un déplacement dans une **direction prédictible** (Mueller & Fagan 2008). Ces mécanismes de déplacement orientés font appel à des repères sensoriels (visuels, olfactifs, acoustiques) à des dimensions de perception différentes chez les insectes (Schooley & Wiens 2003), les mammifères (Zollner & Lima 1999), ou encore les oiseaux (Biro et al. 2004)

C) Mécanismes impliquant la mémoire. Dans cette classe de mécanismes, on suppose qu'une **information préalable** sur la localisation de la cible du mouvement est disponible (Mueller & Fagan 2008). Cette information peut dériver de la reconstitution de l'histoire personnelle d'un individu (cas des oiseaux marins : Weimerskirch et al. 1993, grands herbivores : Bailey et al. 1996), de la communication avec les con-spécifiques (cas des abeilles, von Frisch 1967), ou d'un héritage génétique (cas des papillons monarques, Brower 1996). Il est communément admis que les individus utilisant de tels mécanismes basés sur la mémoire peuvent alors se diriger en utilisant deux techniques : l'intégration du **chemin de navigation**, ou d'une **carte cognitive** (Akesson & Hedenström 2007), à partir d'une série d'indices tels que célestes, olfactifs, coordonnées géomagnétiques, compas magnétique et repères visuels a été mise en évidence (Alerstam 2006, Wiltschko & Wiltschko 2006, Nevitt 2008).

1.1.3.2 *Stratégies de déplacement à l'échelle des populations*

Le sédentaire retient le temps, le nomade s'approprie l'espace.

Proverbe Afghani

En se basant sur l'approche de Roshier & Reid (2003), développée pour les oiseaux, il est possible de quantifier les patrons de distribution au cours du cycle biologique en mesurant la distribution spatiale des individus par rapport à leurs con-spécifiques. Dans ce contexte, trois stratégies de distribution à l'échelle des populations émergent : le **sédentarisme**, la **migration** et le **nomadisme**.

A) Le sédentarisme. Les distributions sédentaires comprennent les stratégies de **résidence** telles que la **territorialité** et l'occupation d'un **domaine vital**, selon lesquelles un individu occupe une surface relativement petite au cours de sa vie, comparée à la distribution de la population. Les déplacements sur de longues distances chez les animaux sédentaires sont généralement limités à la **dispersion post-natale** (Mueller & Fagan 2008). Théoriquement, ces stratégies de résidence sont mises en place lorsque les ressources sont **suffisamment abondantes** tout au long de l'année sur l'ensemble de la distribution de la population (Mahler & Lott 2000). Alternativement, ces stratégies émergent si les animaux présentent une **phase de dormance** et suspendent leur activité durant la saison défavorable, comme cela est le cas chez plusieurs espèces de mammifères, reptiles et insectes, par exemple.

B) La migration. La migration est généralement définie comme un type de déplacement **régulier**, de longue distance, qui est typiquement observé dans les systèmes présentant des **fluctuations périodiques** de leurs conditions environnementales, au travers de nombreux taxons (Sinclair 1983, Kennedy 1985, Alerstam et al. 2003, Dingle & Drake 2007). Ces déplacements se produisent régulièrement depuis et vers des **distributions saisonnières spatialement disjointes** (Roshier & Reid 2003). Par ailleurs, Ramenofsky & Wingfield (2007) insistent sur le fait de distinguer les migrations des animaux **itéropares** (pouvant se reproduire plusieurs fois au cours de leur vie) de celles des animaux **semelpares** (qui ne se reproduisent qu'une fois). En effet, les animaux itéropares vont répéter les mouvements migratoires au cours de leur vie (cas général des oiseaux, baleines, caribous), à l'exception possible de la dispersion post-natale. Au contraire, les animaux semelpares peuvent migrer durant leur ontogénie mais ne vont pas répéter ce mouvement, comme par exemple les saumons anadromes du Pacifique *Oncorhynchus* spp. (Ramenofsky & Wingfield 2007). Par ailleurs, les insectes sont uniques parmi les semelpares en ce qu'une migration unique peut impliquer plusieurs générations : par exemple, les papillons monarques accomplissent leur migration annuelle sur l'Amérique du nord en plusieurs générations (Brower 1996).

C) Le nomadisme. Cette stratégie de déplacements (apparentés à l'errance) des animaux est mise en place lorsque les ressources **fluctuent de manière irrégulière** sur une période de plusieurs années et à une large échelle géographique (Mueller & Fagan 2008). Ces facteurs mènent à une **forte variabilité** de la distribution spatiale entre les individus d'une même population au cours d'une année, et à une **imprédictibilité** de la distribution des individus entre une année et la suivante. Le terme de "nomadisme" souffre d'un manque (ou d'un conflit) de définition dans la littérature (Fahse et al. 1998, Bennetts & Kitchens 2000, Roshier & Reid 2003, Fryxell et al. 2004, Mueller & Fagan 2008), du fait du peu d'attention qu'a reçu cette stratégie en écologie. Toutefois, nous retiendrons que cette stratégie peut se mettre en place à de larges échelles spatiales, mais sans suivre les prescriptions de régularité dans le temps et l'espace énoncées pour la migration. Enfin, elle ne répond pas à la prédictibilité inter-annuelle caractérisant à la fois le sédentarisme et la migration.

Pour conclure sur ce chapitre, il faut noter que ces trois stratégies populationnelles de déplacement ne sont **pas toujours mutuellement exclusives**. Par exemple, de nombreux oiseaux occupent des territoires entre les événements de reproduction et emploient une combinaison de stratégies de déplacement qui répondent au sédentarisme ou à la migration selon les périodes de l'année (Mueller & Fagan 2008). Les oiseaux marins semblent être particulièrement exceptionnels de ce point de vue, dans le sens où ils peuvent être à la fois territoriaux sur les sites de reproduction, migrants en période inter-nuptiale et nomades durant leurs voyages d'approvisionnement en mer (Williams 1995, Warham 1996). De plus, certaines populations animales expriment simultanément différentes stratégies, par exemple lorsque seulement une fraction de la population (non-reproductrice) suit des déplacements longue-distance réguliers (Jahn et al. 2004).

Enfin, les notions d'**hétérogénéité** spatiale et temporelle de l'environnement qui influencent le mécanisme de déplacement sont étroitement liées aux **échelles** considérées. Pour que les organismes puissent détecter l'hétérogénéité spatiale, il faut notamment que leur **capacité de déplacement** soit au moins égale à l'échelle à laquelle l'hétérogénéité des facteurs de l'environnement est observée. C'est donc cette capacité de déplacement qui va définir la plus grande échelle à laquelle peut s'opérer la **sélection de l'habitat**. On peut donc considérer que le milieu est hétérogène (et donc qu'un choix est possible) si dans son périmètre de déplacement, l'individu peut **rencontrer et détecter des sites de différentes qualités**.

1.1.4 Transmission des comportements tels que le déplacement

Les comportements complexes, tels que certains déplacements, ont des composantes **fixées**, qui nécessitent pour leur plein développement peu ou pas d'apprentissage, et des composantes **appries** au cours du développement. La plasticité de ces traits comportementaux est donc renforcée par les **capacités d'apprentissage** qui permettent une **modification du comportement** en fonction de l'**expérience** (Danchin et al. 2005). En pratique, il n'est pas aisé de distinguer au sein d'un comportement ce qui relève d'une composante fixée de ce qui relève de l'apprentissage. Cela tient à la définition du comportement, mais aussi à la difficulté à établir une correspondance simple entre gènes et comportement.

Chez beaucoup d'espèces, l'apprentissage et la modification du comportement au cours du temps s'effectuent indépendamment de l'influence des congénères, les individus ajustant par exemple leur comportement à travers un simple processus d'essai-erreur. Chez d'autres espèces, **une modification comportementale survenue en conséquence de l'expérience acquise par un individu peut se transmettre à d'autres individus** à travers des processus sociaux tels que l'**imitation** des congénères ou l'**enseignement**. Cette transmission horizontale peut devenir verticale si différentes générations se chevauchent au sein des populations : une telle transmission verticale des comportements à travers les interactions sociales au sein des populations est considérée comme une **transmission culturelle** (Cavalli-Sforza & Feldman 1981, Dawkins 1982, Dugatkin 1999, Freeberg 2000). La prise en compte de cette transmission culturelle des comportements peut être particulièrement importante au sein des populations

de Vertébrés (Avital & Jablonka 2000) : par exemple chez les poissons (Dugatkin 1999, et chez les oiseaux et les mammifères, où elle est toutefois rarement démontrée (Lefebvre & Bouchard 2003).

Selon la théorie synthétique de l'évolution, la transmission des différences entre individus d'une génération à la suivante ne s'effectue que par voie génétique. Cependant, **l'existence du processus culturel peut changer fortement les produits de la sélection naturelle**. Les variants entre populations sont en effet soumis au processus de sélection au même titre que les variants génétiques : la transmission culturelle des comportements permet donc une véritable **évolution du comportement** au cours du temps, au sens d'une modification du comportement transmise à travers les générations (Dawkins 1976). Un lien fort avec les processus génétiques est par exemple que la transmission culturelle dépend souvent de processus d'imitation. L'imitation n'est pas toujours parfaite, et si dans de nombreux cas un comportement mal copié sera peu performant, il arrive que l'erreur de copiage se révèle bénéfique, permettant l'évolution des comportements transmis culturellement (phénomène de **mutation culturelle**).

L'évolution culturelle se distingue toutefois de l'évolution génétique par trois aspects. Tout d'abord, elle dépend obligatoirement d'une **possibilité de communication entre les générations successives**, généralement assurée à travers un chevauchement des générations. D'autre part, la culture est un produit davantage **populationnel** qu'individuel. Enfin, l'évolution culturelle peut être **beaucoup plus rapide**, pour trois raisons : elle n'est pas contrainte par le temps de génération des espèces, la possibilité d'erreur lors de la transmission est probablement plus grande, et la possibilité d'acquisition de nouveaux comportements est plus grande (Danchin et al. 2005).

Toutefois ces deux formes d'évolution ne sont pas totalement découplées, puisque **les changements culturels peuvent conduire à une modification des pressions de sélection** et donc à des **modifications des fréquences géniques** dans les populations (Plotkin 1988, Feldman & Laland 1996). Mais pour pouvoir parler de culture dans un contexte évolutionniste, il faut bien s'assurer que l'effet du processus culturel soit transmis aux générations futures. L'imprégnation, l'imitation, l'apprentissage et l'enseignement rendent héréditaires les variations culturelles. Dès lors, **les variations culturelles donnent prise à la sélection naturelle** car (1) il existe des variations de culture, (2) ces variations peuvent être sous l'influence de pressions de sélection, (3) les variations sont héréditaires. On peut donc assister à l'enclenchement d'une **sélection culturelle**, et donc d'**évolution culturelle**. La transmission culturelle est donc une voie possible dans le champ de l'écologie comportementale afin de comprendre la mise en place et la valeur adaptative de certains traits comportementaux originaux des populations, tels que des patrons de déplacement systématiquement orientés (p. ex. la fidélité au site exploité sur le long terme par certains mammifères : Bradshaw et al. 2004).

1.2 Spécificités liées au déplacement des animaux en milieu marin

Le milieu marin est a fortiori un milieu hostile pour les endothermes, avec une **conductivité thermique 30 fois supérieure** à celle de l'air. Par ailleurs, cet environnement est **1000 fois plus dense et 60 fois plus visqueux** que l'air (Dejours 1987). Ces propriétés vont exercer une influence majeure sur les stratégies de déplacement des animaux via des phénomènes physiques tels que la **poussée d'Archimède**, la **friction** et la **conductivité thermique**. A fortiori, ces propriétés du milieu marin vont représenter des contraintes environnementales encore plus fortes pour les organismes retournés secondairement à la vie aquatique, tels que les oiseaux et mammifères marins.

1.2.1 Contraintes physiques spécifiques au milieu marin

Dans un milieu aussi **dense, visqueux et conducteur** thermiquement que l'eau, les activités telles que la localisation, la poursuite et la capture des proies, réalisée selon 3 dimensions, mais aussi leur absorption et leur digestion, peuvent représenter un coût énergétique significatif pour les animaux marins. Ainsi, le taux de consommation d'oxygène durant la locomotion peut représenter **de 4 à 11 fois** le niveau au repos chez les mammifères marins (Elsner 1986, Williams et al. 1993). L'absorption de proies froides par des endothermes et leur digestion subséquente peut également être coûteuse, le taux métabolique augmentant de **30 à 67%** au-dessus des niveaux de repos après l'ingestion de proies (Costa & Williams 1999). Chez les oiseaux plongeurs, la contrainte de vie dans ce milieu est telle que l'on assiste à une balance entre la **réduction du volume d'air dans le plumage**, qui améliore les capacités de déplacement mais augmente les pertes calorifiques, et l'**épaisseur du tissu adipeux sous-cutané**, qui assure l'isolation thermique mais est incompatible avec des coûts de déplacement réduits (Wilson et al. 1992b). Le **profilage** morphologique se trouve donc extrêmement important afin de limiter les forces de frottement dans ce fluide : on estime ainsi la résistance au déplacement d'un manchot à jugulaire *Pygoscelis antarctica* dans l'eau de mer comme inférieure à celle d'une pièce de 10 centimes (Culik et al. 1994).

D'autre part, chez les prédateurs plongeurs à respiration aérienne, la **limitation de leurs stocks d'oxygène** durant la plongée constitue une contrainte majeure. Les stocks d'oxygène d'un individu (dans le tractus respiratoire, le sang et les muscles) limitent ainsi ses capacités de plongée en termes de durée et, par conséquent, de profondeur. De plus, les oiseaux et mammifères plongeurs ne pouvant renouveler leurs stocks d'oxygène qu'à la surface, ils doivent systématiquement allouer à cette activité une certaine durée après chaque plongée, **ce qui diminue automatiquement le gain d'énergie par unité de temps**. Cette durée de récupération sera d'autant plus longue si l'animal épuise ses réserves d'oxygène avant d'être remonté en surface, malgré des processus d'économie d'énergie (bradycardie, vasoconstriction périphérique) (Kooyman 1989). Dans ce cas, le métabolisme passe du mode **aérobie** au mode **anaérobie**, très coûteux en énergie et qui va résulter en l'accumulation dans l'organisme d'un déchet métabolique toxique, l'acide lactique, qui ne pourra être éliminé que lentement en surface.

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

1.2.2 Facilitation physique des déplacements en milieu marin

La poussée d'Archimède s'exerçant dans ce fluide dense va fortement affecter les stratégies de déplacement des animaux marins, en **diminuant le coût associé au transport de la charge alimentaire**. On trouvera donc sans surprise en milieu marin des animaux ayant une **forte capacité maximale de réserves** (Hedenström & Ålerstam 1992), c'est-à-dire capables d'engranger de grandes quantités de nourriture durant leur déplacement (cas des baleines par exemple). Ceci est crucial, car transporter une grande quantité de réserves est supposé augmenter considérablement le coût énergétique du déplacement. Ce dernier est toutefois minimisé si le voyage est divisé en épisodes courts pouvant être parcourus avec une faible quantité de réserves. Au contraire, si la nourriture ou l'habitat favorable pour une espèce sont distribués en îles, comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant, ce coût énergétique augmentera en lien avec les distances supérieures à parcourir sans réapprovisionnement. La capacité maximale de réserves de l'animal va donc limiter les distances que celui-ci peut parcourir sans se réapprovisionner. En comparant le coût du déplacement entre animaux coureurs, nageurs et volants, Schmidt (1972) a ainsi montré que ce sont les nageurs qui se déplacent avec les coûts minimaux et les coureurs avec le coût maximal.

Une caractéristique partagée par les organismes nageurs et volants est qu'ils se déplacent dans un **fluide** tri-dimensionnel plus ou moins visqueux qui est lui-même en mouvement, et qui peut donc favoriser ou contrer le mouvement de l'animal. Pour ces organismes, **des mouvements prédictibles de ces fluides environnants peuvent être exploités** lors de leurs déplacements et influencer l'évolution de certains comportements favorables (Ålerstam et al. 2003). Par exemple, chez certaines tortues marines, l'influence des courants océaniques peut modeler les trajectoires de migration à grande et moyenne échelle (Shillinger et al. 2008). À plus fine échelle, les déplacements d'approvisionnement des manchots semblent largement influencés par le mouvement local du fluide induit par les tourbillons (Cotté et al. 2007). La forte densité du fluide en milieu marin va ainsi largement influencer les stratégies de déplacement, celles-ci semblant s'ajuster de manière à **diminuer le coût du déplacement**.

1.2.3 Hétérogénéité de la disponibilité en ressources dans l'espace et le temps

Bien qu'il existe d'importantes différences entre localités, **les eaux côtières sont généralement plus riches** que les eaux océaniques en éléments minéraux (azote, fer, ...) et en conséquence **plus productives biologiquement** le long du réseau trophique (Longhurst 2006).

Les **eaux océaniques** peuvent ainsi être considérées comme relativement **peu favorables** pour l'approvisionnement des animaux marins, en étant caractérisées par une faible productivité primaire (faible concentration en phytoplancton) et secondaire (zooplancton et necton). Le développement de certains secteurs riches en proies dans ces eaux pélagiques va résulter soit de la **production primaire locale** et du passage de cette énergie à travers le réseau trophique, soit de **l'advection de proies produites ailleurs** (Hunt et al. 1999). La **prédictibilité** des concentrations de proies dans l'espace et dans le temps est donc une contrainte fondamentale majeure pour les prédateurs. Elle va dépendre notamment des processus physiques et biologiques responsables de leur formation, que l'on peut organiser en trois niveaux spatiaux. À **large échelle** spatiale (plusieurs milliers de km), le "désert" pélagique apparaît parsemé d'"oasis" issues de la présence de **courants** et de **fronts** océaniques (i.e. les zones de convergence), dont la position est relativement stable et prévisible d'une année sur l'autre (Schneider 1991, Bost et al. 2009a). À **méso-échelle** (100 à 1000 km), une augmentation de productivité biologique peut être induite par la naissance de **tourbillons temporaires** ("eddies"), dont l'action de brassage et de concentration des éléments est favorable à l'ensemble du réseau trophique (Weimerskirch et al. 2004). Enfin, à **plus fine échelle** (plusieurs dizaines de km), la distribution des proies dans le milieu pélagique est **largement imprévisible** à partir des seuls facteurs physiques (Hunt & Schneider 1987) et les prédateurs marins vont devoir utiliser le comportement d'autres prédateurs (Davoren et al. 2003) ou des indices biologiques tels que l'odeur des masses d'eau (Nevitt 2008), pour localiser les agrégations de proies.

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

De manière générale, **la prédictibilité temporelle de l'abondance des proies est plus faible à fine échelle spatiale qu'à grande échelle**, et cette productivité présente une **hétérogénéité spatio-temporelle moins grande** en milieu océanique que côtier (Hunt & Schneider 1987, Branch et al. 1987).

1.2.4 Stratégies de déplacement des prédateurs marins : des zones d'ombre

Chez les **prédateurs marins s'approvisionnant depuis un point central** (oiseaux marins, pinnipèdes) s'ajoute durant la reproduction la contrainte supplémentaire de devoir retourner régulièrement à terre pour assurer les soins parentaux tout en se nourrissant en mer. **Du point de vue de la théorie de l'approvisionnement optimal, cette contrainte souligne l'importance de facteurs tels que la distance entre site de reproduction et ressources alimentaires, l'abondance et la distribution spatio-temporelle des ressources et leur prévisibilité, dans l'élaboration des stratégies de recherche alimentaire.**

Au cours des 20 dernières années, les développements méthodologiques et particulièrement **l'utilisation d'enregistreurs ou émetteurs miniaturisés** a permis l'acquisition d'un volume d'information considérable quant aux déplacements de dispersion et d'approvisionnement chez ces prédateurs marins (Ropert-Coudert & Wilson 2005). Il a été possible d'examiner, parfois en détail, **comment ces prédateurs s'approvisionnant depuis un point central s'arrangent des différents niveaux d'hétérogénéité de la disponibilité des ressources alimentaires** par rapport à leurs exigences liées à la reproduction (oiseaux marins : Bost et al. 1997, Ropert-Coudert et al. 2002, Tremblay & Cherel 2003, Ainley et al. 2004, Grémillet et al. 2004, Pinaud & Weimerskirch 2005; pinnipèdes : McCafferty et al. 1998, Boyd 1999, Georges et al. 2000). Durant la reproduction, les individus liés à un point central sont en effet fortement contraints dans leurs déplacements, les minimisant au profit de la reproduction (Hamer et al. 2002, Figure 1). L'échelle limitée de ces déplacements peut également s'expliquer par le fait que la forte demande énergétique associée à l'élevage de la progéniture correspond généralement au pic de disponibilité des ressources (Cushing 1990), ce qui permet aux individus d'assurer leur approvisionnement dans un rayon relativement faible.

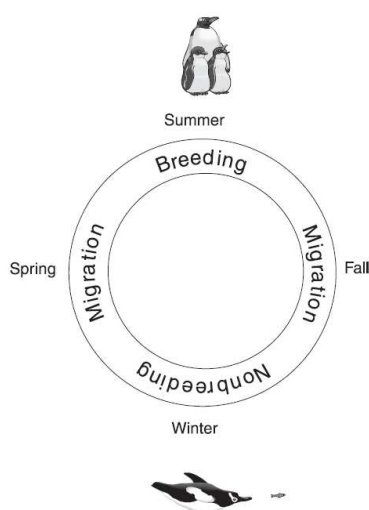


Figure 1. Cycle annuel d'un oiseau marin typique. Noter que la période et la durée des phases de reproduction, de migration et de mue varient en fonction des espèces, que beaucoup d'espèces ne migrent pas, et que certaines espèces mettent plus d'un an à compléter leur cycle de reproduction (Hamer et al. 2002)

Cependant, la réponse des prédateurs aux changements dans la disponibilité de leurs proies dépend de nombreux autres paramètres tels que la saison, le stade reproducteur (Salamolard & Weimerskirch 1993, Charrassin et al. 2002) ou les facteurs physiques de l'environnement (Hunt et al. 1999, Charrassin & Bost 2001). Il apparaît ainsi difficile de dissocier les effets de ces différents facteurs sur le comportement des prédateurs. Notamment, la plupart des études se sont focalisées sur les déplacements se produisant **durant la période de reproduction** des animaux.

En conséquence, **très peu d'information est disponible en-dehors de la période de reproduction**, durant lesquelles **les individus ne sont plus liés à leur colonie**, et peuvent donc **disperser, ou migrer, à grande échelle**. Ceci concerne principalement deux périodes du cycle de vie de ces prédateurs : premièrement, durant la **phase inter-nuptiale**, où les individus se distribuent généralement à plus large échelle spatiale (Pütz et al. 2002), et deuxièmement durant la **phase d'immaturité**, qui peut durer plusieurs années (Williams 1995, Warham 1996). Ces deux phases représentent clairement les manques de connaissances actuels chez ces prédateurs marins, résultant principalement de difficultés méthodologiques qu'elles entraînent : durée de vie de la batterie et attachement des appareils utilisés, désertion des animaux (Wilson & MacMahon 2006, Ropert-Coudert et al. 2007).

Pourtant, **le fait que les animaux ne soient plus liés à leur point central durant ces périodes augmente le risque potentiel d'interaction avec des menaces présentes dans leur environnement**, ceci ayant été montré chez les oiseaux pélagiques notamment (Weimerskirch et al. 2006, Trebilco et al. 2008). La période d'immaturité dure en effet 3 à 4 ans en général chez les manchots, et de 5 à plus de 10 ans chez les albatros, avec des périodes de retour à terre très courtes ou inexistantes selon les espèces (Williams 1995, Warham 1996). Les rares reprises d'individus marqués et les données télémétriques de déplacement durant ces périodes (très rarement complètes) suggèrent **des stratégies bien distinctes de celles connues chez les adultes en période de reproduction**. Certaines populations semblent ainsi être sédentaires, d'autres dispersent de manière plus ou moins active, et d'autres encore peuvent rallier des aires distantes et bien définies (Wilson et al. 1998, Grémillet et al. 2000, Croxall et al. 2005, Phillips et al. 2005).

1.3 Cadre appliqué : aide à la conservation de prédateurs marins menacés

1.3.1 *État des lieux de la conservation des écosystèmes marins*

Le nombre d'espèces marines menacées voire à la limite de l'extinction a récemment augmenté de manière rapide et en lien direct avec trois conséquences des activités humaines (Pauly et al. 2002, Myers & Worm 2003). La première d'entre elles est la **surpêche**. La seconde concerne les menaces physiques résultant de l'**activité humaine grandissante en mer** : pollution marine, contamination chimique, pollution acoustique et trafic maritime. Enfin, une troisième cause, de plus long terme, résulte des **changements climatiques anthropogéniques** (Walther et al. 2002, Hooker & Gerber 2004).

À ce jour, la menace la plus forte concernant les écosystèmes pélagiques est la **surpêche** (Pauly et al. 1998, 2002, Myers & Worm 2003). **Plus de la moitié des extinctions** locales à globales connues ont effectivement été attribuées à l'exploitation des stocks de poissons (Dulvy et al. 2003). Bien souvent, la surpêche de poissons piscivores aux niveaux trophiques supérieurs a également eu pour conséquence une **simplification des réseaux trophiques marins** et un **déséquilibre écologique** (Pauly et al. 2002).

Cependant, les **impacts** de cette exploitation vont **bien au-delà des espèces ciblées**, comme le reflète la grande proportion d'espèces marines affectées par les captures accidentelles et/ou incidentes. Dans de nombreux cas, ces captures ont conduit à une réduction drastique voire à l'extinction d'**autres prédateurs marins supérieurs**, même à des niveaux raisonnés d'exploitation des espèces de poissons ciblées (Kappel 2005). Aujourd'hui, on assiste à une prise de conscience grandissante de la nécessité de protéger ces ressources afin d'améliorer la conservation de l'ensemble de la biodiversité marine. Ceci implique notamment une attention particulière aux **niveaux trophiques supérieurs**, tels que les prédateurs supérieurs affectés par les captures accidentelles et/ou incidentes. En tant que consommateurs clés au niveau de l'écosystème, ils jouent un rôle majeur dans le fonctionnement des réseaux trophiques marins (Bowen 1997, Brooke 2004). Il a ainsi été montré que **l'élimination ou la réduction des prédateurs supérieurs a entraîné une dégradation de certains écosystèmes, et parfois même un basculement écosystémique** (Jackson et al. 2001). Par ailleurs, d'autres raisons incitent à se pencher sur la conservation des prédateurs marins supérieurs. Grâce à leur distribution spatiale souvent très large et leur entière dépendance aux ressources marines, les prédateurs marins sont des **bio-indicateurs** fiables de l'état des écosystèmes océaniques (Bost et al. 1994, Cherel & Weimerskirch 1995, Montevecchi 1997, Ainley 2002, Weimerskirch et al. 2003b).

1.3.2 Un outil : les aires marines protégées

Au cours de la dernière décennie, le concept d'**aires marines protégées (AMP)** s'est révélé un outil efficace pour **assurer la conservation de la biodiversité marine**, et particulièrement des prédateurs supérieurs (Hooker & Gerber 2004, Salomon et al. 2006, Pichegru et al. 2010). Des réseaux d'AMP deviennent aujourd'hui utilisés dans la gestion des pêcheries et la conservation d'espèces et d'habitats menacés à une échelle globale (Halpern 2003), et ces secteurs dans lesquels les menaces sont réduites ou absentes deviennent ainsi bénéfiques à la protection des espèces sur le long terme en réduisant l'impact cumulatif de ces menaces directes et indirectes (Hooker & Gerber 2004).

Toutefois, les réserves marines existantes présentent généralement un **intérêt ciblé**, se concentrant à la protection d'un type de taxon sédentaire et à la reconstitution des stocks halieutiques (sites de ponte et nurseries, NRC 2001). Or, de nombreux prédateurs supérieurs présentent des **capacités de déplacement élevées**, et ces traits d'histoire de vie les conduisent à fréquenter **différents habitats au cours des différents stades de leur cycle de vie** (Bestley et al. 2009). Ainsi, les habitats de reproduction autant que les autres habitats utilisés et les corridors biologiques qui les relie doivent être considérés dans la conception de ces zones protégées. Afin de promouvoir des AMP efficaces, il est donc fondamental de considérer tous les traits d'histoire de vie et besoins en termes d'habitat des taxons, à grandes échelles spatiales et temporelles (Hooker & Gerber 2004). Les prédateurs supérieurs, s'agrégeant régulièrement au voisinage de certaines caractéristiques bathymétriques et hydrographiques spécifiques (Schneider 1991, Hunt et al. 1999, Wilson et al. 2005, Weimerskirch 2007, Bost et al. 2009a, Morato et al. 2010), sont en principe de bons modèles afin de promouvoir l'efficacité d'un réseau d'AMP adaptées. **Suivre leurs déplacements reflétant leurs besoins en habitats est donc nécessaire dans le but de développer des réserves marines basées sur ces fortes agrégations.**

1.3.3 Menaces planant sur les oiseaux des mers australes

En dépit de leur isolement géographique, **les réseaux trophiques et écosystèmes marins austraux et Antarctiques ont subi des perturbations majeures au cours des deux derniers siècles**, particulièrement parmi les prédateurs supérieurs, au travers de la chasse baleinière, phoquière, la pêche et l'introduction d'espèces exogènes (Jouventin et al. 1984, Croxall et al. 2002). L'arrêt de l'exploitation des oiseaux et mammifères marins après les années 1950 (pour la plupart), et les mesures de conservation à terre ont permis la reconstitution des effectifs de la plupart des populations (à l'exception des baleines, Smetacek & Nicol 2005). Les **îles australes** accueillent une **biomasse majeure d'oiseaux marins** jouant un rôle important dans cet écosystème en tant que consommateurs (environ 400 millions d'individus représentant une biomasse consommante de 580 000 tonnes, Jouventin et al. 1984).

Toutefois, le rôle et l'importance de ces prédateurs supérieurs est en train de changer en raison des **diminutions rapides de leurs effectifs** au travers de nombreux taxons et sites austraux, allant jusqu'à 98% pour certaines populations de manchots (Cuthbert et al. 2009). **Ce bouleversement concerne particulièrement les espèces appartenant à l'ordre des Procellariiformes (albatros et pétrels) et à celui des Sphénisciformes (manchots)**. Albatros, pétrels et manchots sont particulièrement vulnérables en raison de leurs traits d'histoire de vie : ces animaux sont tous **longévifs, avec des taux reproductifs bas et un âge de première reproduction tardif** (Williams 1995, Warham 1996). Au vu de ces paramètres, on comprend aisément qu'une **mortalité additionnelle peut ainsi avoir un impact sévère sur la viabilité des populations** (Rivalan et al. 2010).

Par exemple, au cours de ces dernières années, le statut de conservation des Procellariiformes des mers australes est devenu extrêmement préoccupant. En effet, 19 des 21 espèces d'albatros sont mondialement menacées, les autres étant classées "proches d'être menacées" (BirdLife International 2010). Les manchots Antarctiques et subantarctiques présentent quant à eux une grande variation en termes d'effectifs des populations à la fois à court et long terme, qui semblent aussi bien liées à l'extension annuelle de la glace de mer qu'à la disponibilité en proies ciblées (Barbraud & Weimerskirch 2001, Ainley 2002, Croxall et al. 2002). **On trouve néanmoins sur les 18 espèces que comptent les manchots se reproduisant dans l'Océan austral, 7 espèces ayant subi une baisse récente significative de leurs effectifs (BirdLife International 2010)**.

Le développement de nouvelles pêcheries dans cette région (krill en Antarctique, poissons myctophidés en subantarctique) est donc une menace sérieuse pour ces prédateurs supérieurs, quant à l'impact potentiel considérable de ces activités sur des espèces particulièrement ciblées par ces prédateurs (Cresswell et al. 2008). **Les manchots, qui présentent des capacités de déplacement limitées pour s'approvisionner en mer, sont donc potentiellement les plus sensibles à cette décroissance de la disponibilité en proies** (Croll & Terschy 1998, Ainley et al. 2004).

1.3.4 L'essor du programme A.N.R. "GLIDES"

Les **terres australes et Antarctiques Françaises** sont particulièrement concernées par la situation évoquée ci-dessus, puisque celles-ci rassemblent 4 territoires allant du domaine sub-tropical à l'Antarctique et accueillent une **diversité et une abondance d'oiseaux marins d'importance mondiale** (Jouventin et al. 1984). Des activités de pêche à la palangre ont lieu dans les eaux territoriales de ces localités, avec d'importantes interactions vis-à-vis des oiseaux marins (Weimerskirch et al. 1997, Rolland et al. 2010), mais d'autres types de pêche s'exerçant dans le nord de cette zone (ciblant les thons rouge et albacore) présentent également des risques de mortalité importants.

Afin de faire face à ces enjeux environnementaux, le programme A.N.R. "GLIDES" (**Global Investigations on the Distribution of Endangered Antarctic Seabirds**) a été lancé en janvier 2008 par le

Centre d'Études Biologiques de Chizé (coordinateur C.A. Bost) avec 4 objectifs. Tout d'abord, il est crucial et urgent de connaître précisément les **déplacements** entrepris par les prédateurs marins. Ceci devrait permettre, dans un second temps, de **caractériser les habitats marins** utilisés par les individus au fil des différents stades de leur cycle de vie. Troisièmement, il s'agit d'étudier le **recoupement** entre les distributions en mer des populations des prédateurs avec les secteurs d'activité de pêche, de manière à déterminer le degré des interactions potentielles. Enfin, il s'agit d'utiliser les critères appropriés à la désignation de nouvelles zones d'importance majeure pour la **conservation** des oiseaux pélagiques. Le corollaire de ce dernier point est d'évaluer la faisabilité et l'efficacité de mesures de protection pour des animaux hautement mobiles. Ces informations doivent être utilisées pour promouvoir *in fine* l'établissement de nouvelles AMP à large échelle à travers des collaborations internationales.

La distribution des animaux étudiés se mesurant possiblement à l'échelle de **bassins océaniques entiers**, une approche par **points-clés** de ces distributions est donc plus réaliste, que ce soit concernant les sites de reproduction, d'hivernage ou les corridors biologiques, répartis disjointement (Hooker & Gerber 2004). Le laboratoire océanologique de Villefranche-sur-Mer, BirdLife International (par l'intermédiaire de la Ligue pour la Protection des Oiseaux) et l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature amènent ainsi chacun leur savoir-faire aux différentes phases de ce programme, tels que l'océanographie (habitats marins), la conservation des oiseaux et la mise en place de mesure de gestion des pêches, complémentaires à l'approche d'écologie comportementale du laboratoire de Chizé.

Plus particulièrement, GLIDES concerne **14 espèces d'oiseaux marins au statut de conservation préoccupant : 9 espèces de Procellariiformes aux statuts "en danger" à "en danger critique d'extinction" et 5 espèces de Sphénisciformes dont 3 au moins classées "vulnérables"**. La priorité a été donnée à l'étude de leur distribution en mer lors de deux périodes de leur cycle de vie, sur lesquelles quasiment aucune information n'était alors disponible : **les périodes d'exode inter-nuptial et d'immaturité.**

1.4 Problématique et structure de la thèse

Cette thèse s'articule principalement autour des deux premiers axes du programme GLIDES, c'est-à-dire documenter les déplacements entrepris par les oiseaux marins austraux en-dehors de leur période de reproduction, et caractériser les habitats fréquentés. L'ensemble des 14 espèces ciblées par le programme ne pouvant pas être traité en une seule thèse, nous nous sommes focalisés parmi ces dernières uniquement sur les espèces de manchots ; les oiseaux volants étant traités en parallèle au laboratoire. Travailler sur les manchots nous a en outre permis d'adopter une approche comparative inter-site pour une même espèce, inter-espèce pour un même site, et parfois inter-annuelle pour une population.

Au cours de ce travail nous nous sommes efforcés de répondre aux questions suivantes :

- **Comment mieux connaître les déplacements de prédateurs marins sur de longues périodes, et leurs exigences écologiques associées ?**
- **Comment se distribuent les manchots en mer durant deux périodes critiques : le stade juvénile et la phase inter-nuptiale ?**
- **Quelles sont les caractéristiques des habitats recherchés ? Quelles proies y sont ciblées ?**
- **Ces déplacements et habitats sont-ils prédictibles dans le temps et l'espace ?**
- **Quelles stratégies de déplacement permettent la co-existence des organismes parapatriques et sympatriques ? À quelles échelles géographiques et biologiques ces stratégies sont-elles mises en place ?**

Pour cela, nous avons choisi d'étudier en particulier certaines espèces de manchots, dans le sud de l'Océan Indien et en Antarctique. Dans le cadre du suivi des déplacements en période inter-nuptiale, nous avons privilégié une approche combinant plusieurs espèces apparentées (3 espèces du genre *Endiptes*), sur plusieurs sites. Cette approche permettait notamment d'évaluer les mécanismes de ségrégation écologique agissant aux niveaux populationnel et spécifique chez ces espèces proches et étudiées sur des sites voisins. Au contraire, pour l'étude des déplacements en phase d'immaturité, nous nous sommes basés sur deux espèces de manchots présentant des traits d'histoire de vie bien différents (le manchot papou *Pygoscelis papua* et le manchot empereur *Aptenodytes forsteri*). Ceci laissait apparaître des traits plus généraux de cette phase de dispersion : en s'affranchissant partiellement de l'effet des contraintes intrinsèques des organismes, nous avons cherché à mettre en évidence de manière plus nette l'influence du facteur d'apprentissage chez les individus juvéniles des deux espèces.

Les différentes questions énoncées ci-dessus sont abordées, une à une ou de manière combinée, dans chacun des chapitres de cette thèse. Au sein de ces chapitres sont exposés et discutés brièvement les principaux résultats ; les 6 publications majeures qui en sont issues (4 acceptées ou publiées, et 2 soumises) sont intégrées en **Annexes A** (2 autres en préparation). Ces chapitres centraux sont précédés d'un exposé approfondi des modèles d'étude et des méthodes employées, et suivis de la synthèse et de l'interprétation des résultats replacés dans un contexte de biologie comportementale et évolutive. Enfin, nous finirons ce manuscrit sur les perspectives de recherche ouvertes par cette thèse.

2- Matériels et méthodes

2.1 Sites d'étude

Cette thèse résulte de recherches menées dans 5 localités australes : 4 situées dans le domaine subantarctique et subtropical de l'Océan Indien, et une en Antarctique.

2.1.1 Sites d'étude de l'Océan Indien austral

L'étude présentée ici concerne en premier lieu le sud de l'Océan Indien (Figure 2). Cette région est quasiment dépourvue de masse continentale et présente également relativement **peu d'îles** : d'ouest en est se trouvent les îles Marion et Prince Edouard (Afrique du Sud), les archipels de Crozet et Kerguelen (France), les îles Heard et MacDonald (Australie), et les îles Amsterdam et Saint-Paul (France).

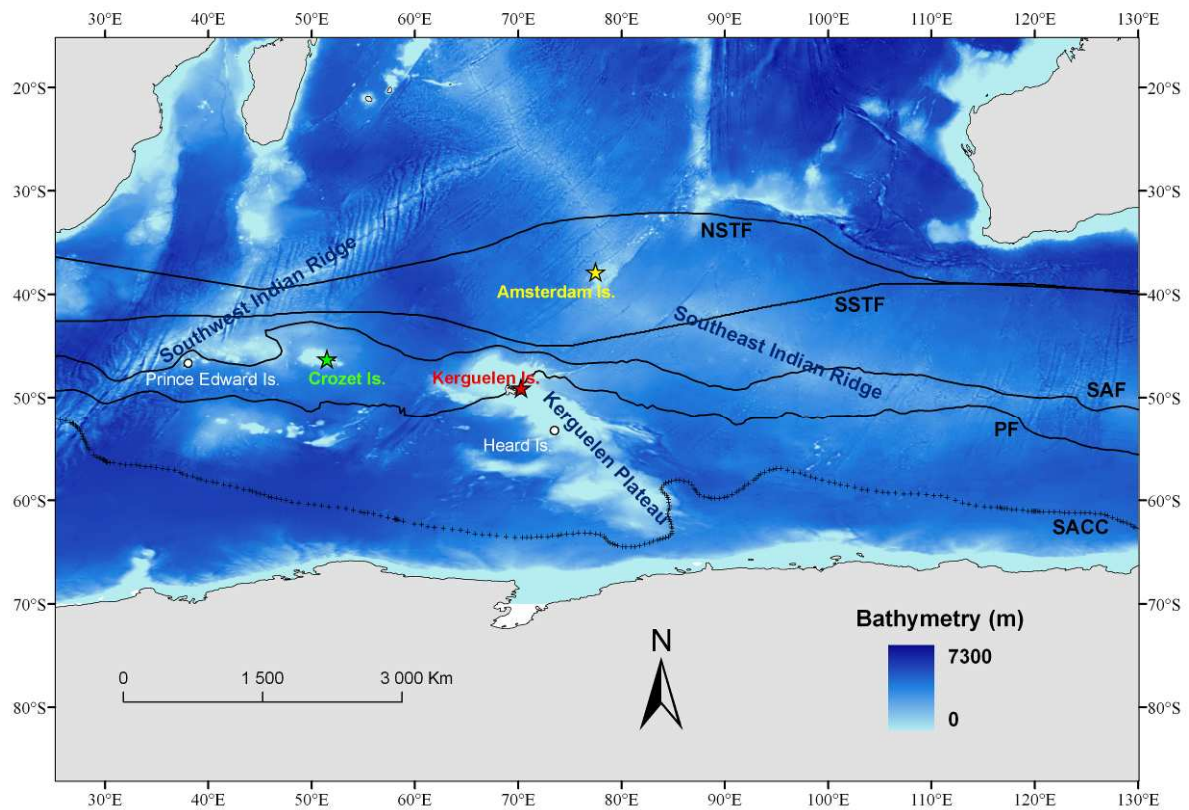


Figure 2. Carte bathymétrique du sud de l'Océan Indien et position indicative des principaux fronts océaniques (d'après Belkin & Gordon 1996 et Park et al. 2009), du nord au sud : NSTF : limite nord du front subtropical, SSTF : limite sud du front subtropical, SAF : front subantarctique, PF : front polaire, SACC : limite sud du courant circumpolaire Antarctique

2.1.1.1 Le milieu

La région océanique étudiée est principalement composée de **zones de grande profondeur** (au-delà de 5000 m). On peut toutefois repérer des structures de plus faible profondeur, qui vont séparer les différents bassins océaniques (Figure 2). À l'ouest, la dorsale Indienne sud-ouest sépare deux grands bassins océaniques : le bassin des Aiguilles (à l'ouest de la dorsale) et le bassin des Crozet (à l'est). Au

centre, le plateau de Kerguelen sépare le bassin des Crozet au nord de la plaine abyssale d'Enderby au sud-ouest. Enfin, à l'est de la zone, la dorsale Indienne sud-est va séparer le bassin Australien sud (s'étendant jusqu'à l'Australie) du bassin Australien-Antarctique (allant jusqu'aux abords du continent Antarctique).

L'influence hydro-atmosphérique principale exercée dans cette région du globe est le fait du **courant circumpolaire Antarctique (ACC)**. Ce courant colossal transporte 135 millions de m^3/s , soit 135 fois le débit de tous les fleuves du monde combinés : à ce titre, il est l'un des principaux moteurs de la circulation hydro-atmosphérique planétaire. Il s'écoule vers l'ouest, de manière circumpolaire, et malgré qu'il soit parfois contraint par les masses continentales et les plateaux sous-marins (Park et al. 2009), il maintient les eaux tempérées à distance du continent Antarctique. **Plusieurs masses d'eau** aux propriétés différentes (notamment en température, salinité et densité) sont distinguées du nord au sud au sein de l'ACC. Les zones de gradient ou de discontinuité des paramètres océanographiques à moyenne et grande échelle qui séparent ces masses d'eau sont appelées **fronts océanographiques** (Figure 2). La limite nord de l'ACC est le **front subtropical (STF)**, qui marque la distinction entre les eaux tièdes et salées de la zone subtropicale et les eaux plus froides et moins salées de la zone subantarctique. Plus au sud, le **front subantarctique (SAF)** est le siège de la majorité de la circulation de l'ACC. Encore plus au sud se trouve le **front polaire (PF)** qui marque la transition avec les eaux Antarctiques, et qui délimite avec le SAF la **zone polaire frontale (PFZ)**. Enfin, la **limite sud d'influence de l'ACC (SACC)** clôt ce découpage au sud ; elle est déterminée comme la zone où des eaux abyssales très denses remontent près de la surface.

Le transport important d'eau par l'ACC est lié aux **forts vents d'ouest** qui soufflent dans cette région (les légendaires "quarantièmes rugissants" et "cinquantièmes hurlants") sur une large bande latitudinale. L'influence du vent d'ouest associé à l'ACC est **déterminante sur le fonctionnement de cet écosystème océanique**. Ainsi, le vent va permettre, grâce au **brassage des eaux de surface** qu'il engendre, le **développement d'une activité planctonique localement extrêmement importante durant l'été** lorsque les conditions de lumière y sont suffisantes (efflorescence, ou "bloom", Figure 3).

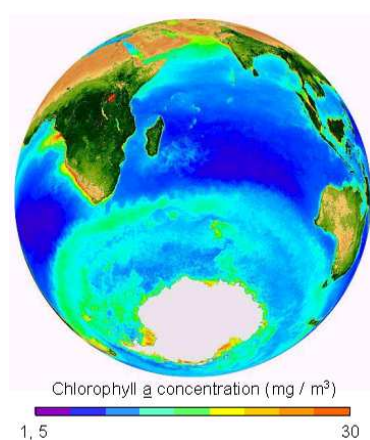


Figure 3: Productivité de surface durant l'été austral (indicateur: concentration en chlorophylle *a*), source : SEAWIFS

Une autre caractéristique de la productivité primaire marine australe est sa **grande hétérogénéité spatiale**. Sur la Figure 3 est bien visible le lien entre la zone enrichie en chlorophylle et la zone océanique au sud des trois grands caps austraux (Caps Horn, de Bonne Espérance et Leeuwin), dans laquelle aucune masse continentale ne perturbe l'écoulement des vents d'ouest et de l'ACC, à l'exception de la péninsule Antarctique. **La biomasse phytoplanctonique développée grâce à ce fort brassage est le socle du réseau trophique de cette région** et du développement parfois considérable de biomasses en crustacés (krill *Euphausia vallentini*, amphipodes *Themisto gaudichaudii*), poissons (mésopélagiques : *myctophidés*), céphalopodes (calmars), et prédateurs supérieurs (oiseaux et mammifères marins) (Laws 1984). Cette richesse en espèces-proies est particulièrement élevée **aux abords des plateaux** péri-insulaires et continentaux, **et des fronts** (Schneider 1991, Hunt et al. 1999, Bost et al. 2009a), où le brassage accroît l'enrichissement physico-chimique mutuel des deux masses d'eau (El-Sayed et al. 1979). En hiver, la distribution des premiers maillons de la chaîne trophique est encore mal connue (Knox 2007), en raison des conditions proches de la tempête constante en hiver dans cette partie du globe.

2.1.1.2 Localités d'étude : les îles australes Kerguelen, Crozet, Marion et Amsterdam

Ces îles présentent des caractéristiques écologiques différentes, liées à leur localisation océanique, leur surface, leur âge et leur isolement contrastés. Sur le plan géographique, la **position latitudinale de ces îles par rapport aux différents fronts** est déterminante sur la température de l'eau baignant ces îles et affecte en conséquence la composition et la densité de leurs biocénoses. De ce point de vue, nos travaux se sont déroulés sur deux types d'îles : **subantarctique** et **subtropical**. Sur le plan climatique, ces îles subissent un régime **très humide** et surtout **très venteux**, avec de fortes et fréquentes dépressions sous un régime d'ouest lié à l'ACC. Au niveau géologique, ces îles ont toutes une **origine volcanique**, mais sont d'âges variés. Enfin d'un point de vue biologique, la végétation terrestre est généralement rase et pauvre mais teintée d'endémisme ; la faune terrestre est également très pauvre. Au contraire, **la faune marine est extraordinairement abondante et diversifiée**, particulièrement chez les Sphénisciformes et les Procellariiformes (Laws 1984).

L'archipel de **Kerguelen** (48°27'–50°S, 68°27'–70°35') est, avec les îles Falkland (Malouines), l'un des deux grands groupes d'îles de l'Océan Austral. Situé dans le sud de l'Océan Indien, à 2000 km des côtes de l'Antarctique et 480 km de l'île Heard (Figure 2, Figure 4), il repose sur un **important plateau sous-marin** d'origine volcanique qui s'étend sur plus de 2.2 millions de km², et a probablement émergé il y a environ 35 millions d'années (MA). Il consiste en une île principale, la Grande Terre, et environ 300 îles et îlots, pour une surface totale de terres émergées de plus de 7000 km² (soit environ la surface de la Corse). La côte, longue et souvent découpée, est composée principalement de falaises, entrecoupée de fjords et de péninsules. Une large baie (le **golfe du Morbihan**) évade l'ouest de l'archipel, procurant des conditions abritées par rapport aux côtes exposées à la houle. C'est sur le rivage nord de ce dernier que la base scientifique est implantée. La moitié ouest de l'archipel possède une grande et deux petites calottes glaciaires. La seule partie non-montagneuse de l'archipel se trouve dans sa moitié est, composée de

tourbières et lacs. Le climat des Kerguelen est **typique de la zone subantarctique**, avec des températures basses (moyenne annuelle d'environ 4.5°C), un vent d'ouest quasi permanent avec des tempêtes de plus de 100 km/h enregistrées chaque mois. Les précipitations sont de seulement 120 cm par an sur le golfe du Morbihan, mais nettement plus élevées (environ trois fois supérieures) sur les côtes montagneuses de l'ouest. Les parties les moins élevées (en-dessous de 200–300 m) étaient à l'origine recouvertes de végétation, avec des mousses dominant les zones peu drainées, mais présentent aujourd'hui une forte érosion. Le couvert végétal aux altitudes supérieures est quant à lui très éparé ou absent.

L'archipel de **Crozet** (45°95'–46°50'S, 50°33'–52°58'E) est composé de cinq îles volcaniques qui totalisent 352 km² (Figure 2, Figure 4). L'archipel est divisé en deux groupes distants d'environ 110 km : le groupe oriental, plus ancien, comprend l'île de la Possession (150 km², 8.7 millions d'années), où la base est installée, et l'île de l'Est. Le groupe occidental ("*îles Froides*"), plus récent, comprend l'île des Cochons, l'île des Pingouins et les récifs des Apôtres. Le climat des Crozet est également **typique de la zone subantarctique**, particulièrement **venteux** (les vents dépassent les 100 km/h cent jours par an), et **très humide** (300 mm en plus de 300 j par an). Le climat y est cependant sensiblement **plus doux** qu'à Kerguelen, le régime océanique froid entraînant une saisonnalité peu marquée (température moyenne annuelle de 5°C). Le couvert végétal est en conséquence un peu plus développé à basse altitude, mais avec une composition similaire. Il est important enfin de rappeler que **les îles Crozet et Kerguelen abritent les communautés d'oiseaux marins les plus riches au monde**, avec 36 espèces nicheuses recensées pour Crozet et 35 pour Kerguelen. La population d'oiseaux marins nicheurs serait de **20 millions de couples à Crozet** (Jouventin et al. 1984).

Une partie du travail réalisé dans les îles subantarctiques provient de données obtenues à partir de l'île **Marion**, en collaboration avec l'Université du Cap. Avec l'île du Prince Édouard, elle forme l'archipel du même nom (Figure 2), à 1800 km des côtes sud-africaines (46°54'S, 37°44'E). Sa superficie est de 290 km², et ses caractéristiques géologiques et écologiques sont **très proches de celles de l'archipel Crozet**.

Enfin, une partie de nos travaux se sont déroulés dans le domaine subtropical, sur l'île **Amsterdam** (37°50'S, 77°31'E, Figure 2). Cette île, de taille bien plus modeste que les précédentes (54 km²), et sa voisine Saint-Paul (7 km²) située 80 km plus au sud sont considérées comme étant les plus isolées du monde, puisque situées à plus de 3000 km de toute masse continentale. Ce sont des îles subtropicales, situées au nord du SSTF. L'île Amsterdam, sur laquelle se trouve la base scientifique, est toute récente, ayant probablement émergé il y a 250 000 ans. Des coulées de lave relativement récentes forment la majeure partie de l'île. Une particularité de cette île est sa partie occidentale, effondrée, qui présente des **falaises maritimes** hautes de 400 à plus de 700 m. Compte tenu de sa situation, le climat rencontré sur Amsterdam est **océanique tempéré**, avec des saisons contrastées : la température de l'air y atteint de 11.2 à 17°C selon les saisons. Un vent supérieur à 60 km/h y souffle plus de 150 jours par an, avec des tempêtes violentes pouvant survenir à tout moment de l'année ; enfin les pluies y sont abondantes (1114 mm, 239 j/an). La végétation originelle est essentiellement composée de plantes basses

(cryptogammes : mousses et sphaignes, fougères) sur un sol tourbeux, et sur les pentes littorales de scirpes et graminées. On note également sur la côte est la présence d'un petit arbre endémique, *Phyllica nitida*. Le **nombre d'espèces d'oiseaux y est moins important** (10 espèces nicheuses) que sur les îles décrites précédemment, mais le **taux de formes endémiques y est très supérieur**. Ceci est probablement dû au très faible nombre d'îles existant de par le monde à ces latitudes ainsi qu'à l'éloignement élevé de ces dernières par rapport aux masses continentales (Jouventin et al. 1984).

2.1.1.3 *Passé et présent*

Découvertes à la fin du XVIIIème siècle, les îles Marion, Crozet et Kerguelen ont été particulièrement fréquentées pendant le XIXème siècle par les chasseurs d'otaries et d'éléphants de mer. Pendant cette période, **les populations de prédateurs marins ont subi des déprédations considérables** à terre, alors que des rats et des chats (prédateurs principalement de Procellariiformes) étaient introduits volontairement ou accidentellement. Depuis la fin du XIXème siècle, ces groupes d'îles n'ont été que rarement visités, par des expéditions scientifiques ou des campagnes baleinières. Plusieurs espèces d'oiseaux et de pinnipèdes sont probablement encore aujourd'hui en train de reconstituer leurs effectifs à la suite des massacres du siècle dernier. Certaines îles sont encore totalement indemnes de prédateurs introduits, et constituent des **sanctuaires** pour les oiseaux marins **d'importance mondiale**.

Les îles Amsterdam et Saint-Paul ont, davantage que les archipels décrits précédemment, subi une série continue d'agressions, déforestation, massacre de la faune locale, incendies et introduction de mammifères terrestres entre le début du XVIIIème siècle jusqu'à nos jours. L'impact a été considérable, **réduisant de plus de moitié** (de 22 à 10) le nombre d'espèces d'oiseaux qui s'y reproduisaient à l'arrivée de l'homme, et **amené au bord de l'extinction (voire à l'extinction totale pour certaines) les formes endémiques de ces îles**.

Face à de tels enjeux de conservation, le 3 octobre 2006, le décret n°2006-1211 porta création et délimitation de la **réserve naturelle nationale des Terres australes françaises**, protégeant l'ensemble des territoires terrestres et une partie de l'espace marin des trois districts sub-antarctiques des terres australes et Antarctiques françaises, c'est-à-dire l'archipel de Crozet, de Kerguelen et les îles Saint Paul et Amsterdam (Figure 4). Cette réserve protège 700 000 hectares sur terre et 1 570 000 hectares en mer, pour une superficie totale de 2 270 000 hectares. Ceci en fait de très loin **la plus grande réserve naturelle de France**. L'île Marion, quant à elle, est classée **réserve naturelle sud-africaine** depuis 1995. L'île voisine du Prince Edouard est exempte de mammifères introduits et intégralement protégée.

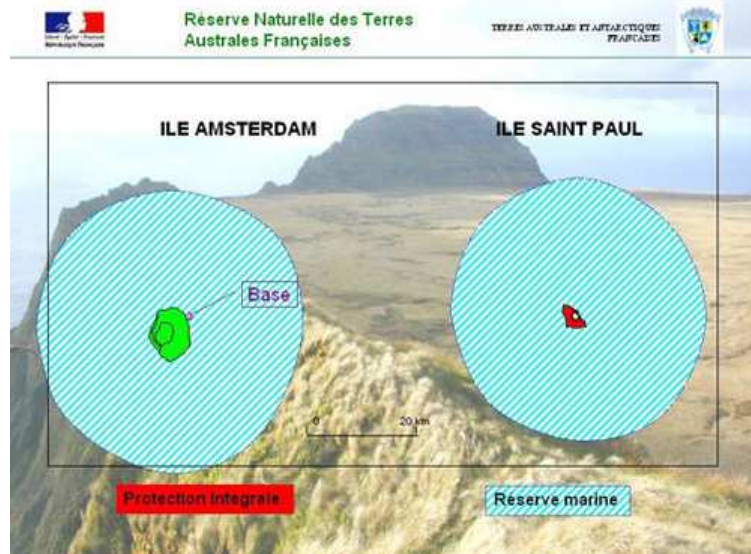
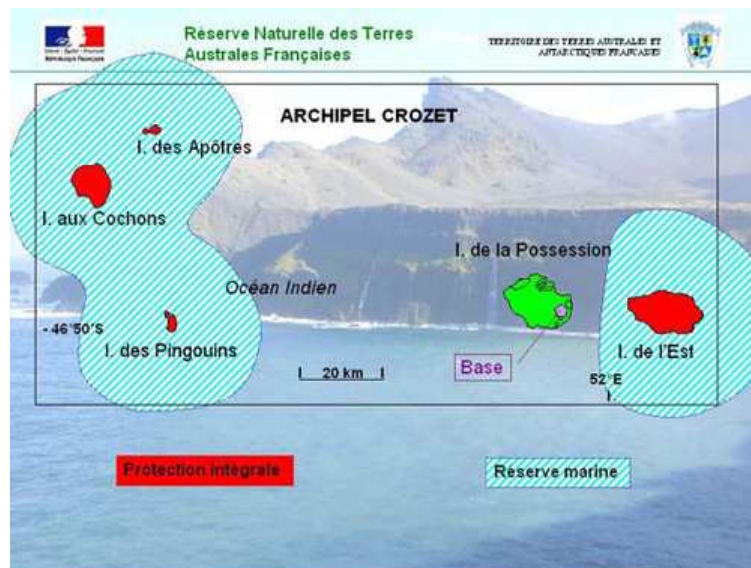


Figure 4. Iles et archipels subantarctiques compris dans la réserve naturelle nationale des Terres australes françaises

2.1.2 L'Antarctique : un écosystème très particulier

Une autre partie des travaux présentés ici a été menée en Antarctique. Au contraire du système océanique décrit précédemment, l'Antarctique influence l'océan qui le borde en produisant un **flux côtier dirigé d'est en ouest (courant côtier Antarctique)**. Plusieurs secteurs océaniques sont distingués à la périphérie du continent Antarctique, selon la fraction annuelle durant laquelle ils subissent l'influence de la glace (Figure 5). Au sud du front polaire, on trouve ainsi, du nord au sud : la **zone libre de glaces en permanence (POOZ)**, la **zone saisonnière des glaces (SIZ)**, les **zones libres de glaces sur le plateau continental (CCSZ)** et les **zones de glaces permanentes (PIZ)**.

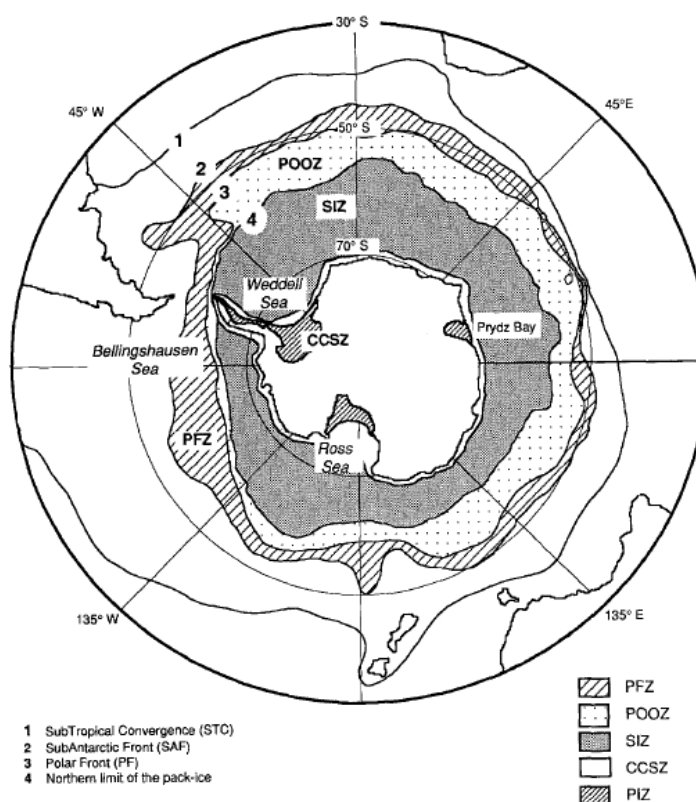


Figure 5. L'Océan Austral: les sous-systèmes majeurs distingués d'après Tréguer & Jacques (1992). Du nord au sud : la zone polaire frontale (PFZ, entre le front subantarctique 2 et le front polaire 3), la zone libre de glaces en permanence (POOZ, entre le 3 et la limite saisonnière des glaces 4), la zone saisonnière des glaces (SIZ, entre la 4 et la bordure du plateau continental, en ligne continue), les zones libres de glaces du plateau continental (CCSZ), et la zone de glaces permanentes (PIZ)

La glace de mer va en effet jouer un rôle prépondérant au niveau de l'écologie de ce milieu : elle permet le développement saisonnier d'un certain type de micro-algues, qui poussent sur la face inférieure de la glace de mer, **dont le krill antarctique *Euphausia superba* est entièrement dépendant pour se développer**. Lors de la débâcle au début de l'été, cette gigantesque biomasse devient disponible pour les consommateurs secondaires : la plupart d'entre eux profite de cette manne pour se reproduire (oiseaux, pinnipèdes) ou migrer vers cette région (cétacés) (Laws 1984, Clarke 1988, Knox 2007).

Nos travaux concernant l'Antarctique se sont déroulés sur la base française de Dumont D'Urville (66°39'S, 140°00'E, voir Figure 6). Cette station côtière de la Terre Adélie (432 000 km², 350 km de côtes), subit un climat assez différent de celui qui règne sur le plateau continental. La présence de l'Océan Austral adoucit en effet le climat Antarctique pour un régime plutôt "**océanique polaire**". Le vent est là encore quasi permanent : il dépasse au moins une fois par mois 100 km/h, et régulièrement 200 km/h. Cette localité à la limite du cercle polaire connaît des rythmes solaires particuliers, avec un minimum de 3 h de pénombre en été, et un minimum de 3 h de clarté en hiver. Enfin, si aucune espèce terrestre n'est recensée en Terre Adélie, il faut mentionner que **cette localité est unique par sa richesse en espèces marines Antarctiques**. En effet on y dénombre 8 espèces nicheuses d'oiseaux marins et 1 espèce de pinnipède, soit la plus forte concentration en espèces de prédateurs marins de tout le continent Antarctique.

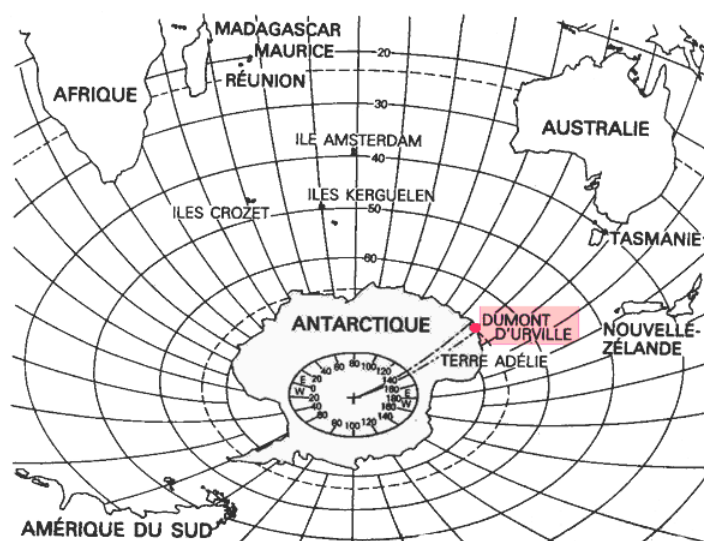


Figure 6. Localisation de la base Dumont D'Urville sur la côte de la Terre Adélie, Antarctique

2.2 Espèces étudiées

Nous rappelons que 5 espèces de manchots ont été étudiées au cours de cette thèse : **trois espèces de gorfous (genre *Eudyptes*)**, et d'autre part le **manchot papou *Pygoscelis papua*** et le **manchot empereur *Aptenodytes forsteri***. Nous allons à présent exposer les principaux traits biologiques et écologiques généraux aux manchots, puis ceux typiques aux espèces étudiées.

2.2.1 Les manchots en quelques mots

Les manchots sont rassemblés en 6 genres (*Aptenodytes*, *Eudyptes*, *Eudyptula*, *Megadyptes*, *Pygoscelis* et *Spheniscus*) et environ 17 espèces. Cette famille se serait différenciée des Procellariiformes il y a 65 millions d'années (Clarke et al. 2007). Privés de leurs capacités de vol, les manchots sont les oiseaux les plus performants au niveau de la nage en sub-surface et de la plongée à grande profondeur grâce à des sacs aériens réduits, un corps extrêmement hydrodynamique, la perte de la pneumatocité de leurs os et une

propulsion sous-marine par l'utilisation d'ailes transformées en palettes natatoires rigides (les ailerons), associée à un renforcement des muscles pectoraux et des adaptations physiologiques remarquables à la plongée (forte concentration en myoglobine, bradycardie, hypothermie). Originaires du centre du paléo-continent Gondwana, les manchots ne sont présents que dans l'hémisphère sud et regroupent des espèces dont la taille varie de 41 à 110 cm de hauteur et la masse de 1 à 40 kg environ pour le manchot pygmée (*Eudyptula minor*) et le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*). Malgré des adaptations morphologiques similaires, les manchots montrent une grande hétérogénéité au niveau de leur écologie et de leur comportement (Croxall & Davis 1999). Ils se nourrissent exclusivement en mer, et leurs sites de reproduction se situent sur les littoraux insulaires ou continentaux reculés, compte tenu de leur vulnérabilité à terre où ils se reproduisent et muent. Les deux sexes se relaient sur le nid et produisent généralement deux œufs (un seul chez le genre *Aptenodytes*), incubés en milieux herbeux et rocheux (*Megadyptes*, *Eudyptes*, *Pygoscelis*), dans des terriers (*Spheniscus* et *Eudyptula*) ou directement sur leurs pattes (*Aptenodytes*). Les manchots présentent enfin des adaptations remarquables à des régimes climatiques extrêmes, telles qu'un plumage dense très isolant, des tissus adipeux épais, et un système vasculaire limitant l'endothermie seulement au tronc (Groscolas & Clement 1976).

2.2.2 Le genre *Eudyptes*

Ce genre se serait séparé de l'ancêtre commun (le Manchot Antipode) il y a environ 15 MA, et se serait diversifié vers 8 MA (Baker et al. 2006). Il est aujourd'hui **le genre le plus riche** en espèces parmi les Sphéniscidés, avec 6 à 8 espèces selon les auteurs, et ce malgré qu'une espèce de ce genre se soit éteinte sur les îles Chatham (Nouvelle-Zélande) au 19^e siècle (Gill & Martinson 1991). D'aspect surprenant, les *Eudyptes* rassemblent les **manchots à crêtes**, présentant de longues plumes modifiées jaunes, fines et plus ou moins longues au-dessus des yeux. Ces manchots de taille moyenne sont plus communément appelés **gorfous** (du Scandinave "Goirfulg" désignant le grand pingouin *Alca impennis* aujourd'hui éteint). Parmi ces *Eudyptes* on trouve notamment l'espèce de manchot **la plus abondante** (le gorfou macaroni), et aussi le manchot **le plus répandu géographiquement** (le gorfou sauteur *sensu lato*) (Warham 1975, Williams 1995, Brooke 2004). Présents principalement sur les îles océaniques, depuis la zone subtropicale jusqu'aux abords de la zone Antarctique (38°S à 62°S), les gorfous sont distribués de manière **quasi-circumpolaire**, bien qu'absents du secteur central du Pacifique où aucune île n'existe à des latitudes adéquates (Figure 7). C'est donc surtout dans les océans Atlantique et Indien sud que ces oiseaux coloniaux se reproduisent. Sur les sites de reproduction, les gorfous sont **régulièrement trouvés en sympatrie**, notamment sur les îles de Nouvelle-Zélande. Il est à noter qu'on trouvera alors toujours le gorfou sauteur *sensu lato* associé à une espèce plus grande. Les colonies peuvent rassembler jusqu'à plusieurs centaines de milliers, voire plusieurs millions de couples, nichant à faible hauteur au-dessus du niveau de la mer (jusqu'à 150 m) mais parfois assez loin à l'intérieur des terres.

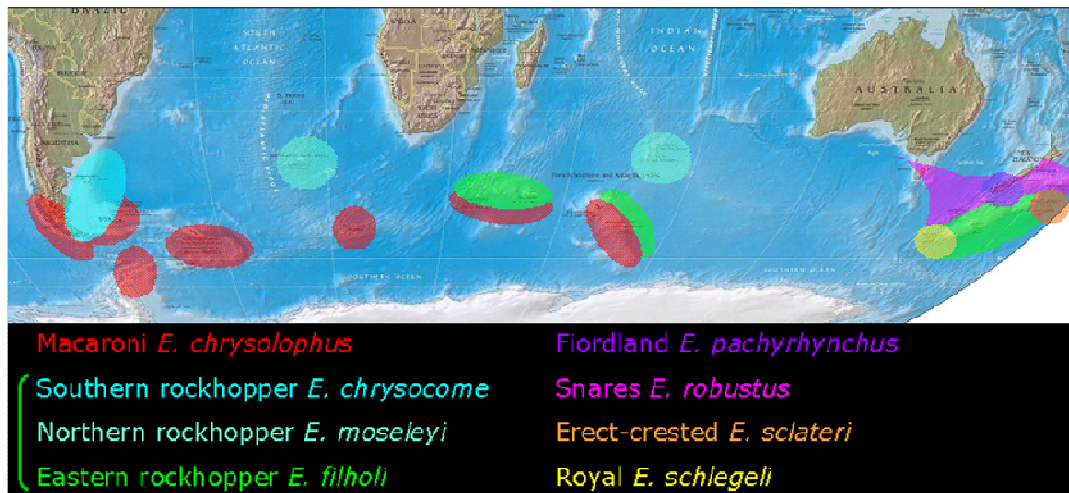


Figure 7. Distribution globale des espèces actuelles du genre *Eudyptes* (noms français : Macaroni penguin : gorfou macaroni, Southern rockhopper penguin : gorfou sauteur subantarctique du sud, Northern rockhopper penguin : gorfou sauteur subtropical, Eastern rockhopper penguin : gorfou sauteur subantarctique de l'est, Fiordland penguin : gorfou de Nouvelle-Zélande, Snares penguin : gorfou des îles Snares, Erect-crested penguin : gorfou de Sclater, Royal penguin : gorfou de Schlegel)

La biologie de ces animaux est particulièrement intéressante (cf. Warham 1975). À classe d'âge égale, **le mâle est toujours plus gros que la femelle**, ce qui est notamment mesurable à tout moment du cycle au niveau des dimensions du bec (jusqu'à 53% plus large chez le mâle de gorfou des Snares *E. robustus*, Warham 1975). Le mâle est également plus agressif envers ses congénères sur la colonie. La maturité sexuelle est atteinte tardivement, probablement pas avant l'âge de **5 ans** (Williams 1995). Puis, dès que l'âge de maturité est atteint et qu'un partenaire est disponible, ces animaux se reproduisent annuellement, en conservant généralement leur partenaire ainsi que leur site de nidification d'une année à la suivante. La ponte est constituée de deux œufs dissemblables, **le premier étant 17–44% plus petit**, fait unique chez les oiseaux. Le premier œuf est rapidement perdu, et **un seul poussin est généralement élevé**, issu du deuxième œuf. Les deux parents sont en charge de l'élevage, avec plusieurs périodes de jeûne d'une durée étonnante (plusieurs dizaines de jours) pour celui des parents qui reste au nid, tandis que l'autre part en mer se ravitailler en vue de nourrir le poussin. Les poussins sont gardés durant environ trois semaines par le mâle, avant de quitter le nid et de se regrouper en **crèches**, laissant ainsi les deux parents libres d'aller en mer pour ramener leur bol alimentaire. Durant cette période les poussins présentent un taux de croissance élevé, et gagnent finalement la mer. Les deux parents entament dès lors une **période d'hyper-phagie** en mer, avant de devoir revenir à terre pour **muer**. Ils sont alors contraints de jeûner, perdant une masse corporelle considérable en attendant que la pousse d'un nouveau plumage leur permette finalement de désertir les colonies pour prendre le large, où ils resteront **sans être revus sur les colonies** jusqu'à la période de reproduction suivante.

Dans cette étude nous nous sommes concentrés sur les espèces suivantes : le gorfou macaroni *E. chrysolophus*, le gorfou sauteur subantarctique *E. filholi* et le gorfou sauteur subtropical *E. moseleyi*.

2.2.2.1 *Le gorfou macaroni* *E. chrysolophus*

Les traits d'histoire de vie principaux de cette espèce sont rassemblés dans le Tableau 1 et également décrits dans l'Encadré 1 ci-après. Il s'agit de **l'espèce de Manchot la plus abondante au monde**, avec 9 millions de couples reproducteurs estimés (BirdLife International 2009). Elle se reproduit sur au moins 216 colonies de 50 sites Woehler (1993), dont très localement sur la Péninsule Antarctique : de ce fait, elle est considérée comme l'espèce ayant l'aire de répartition la plus australe parmi les *Eudyptes*, bien que cette aire recoupe largement celle d'autres espèces de gorfous. **Typiquement subantarctique**, sa distribution quasi-circumpolaire est largement interrompue dans le Pacifique Sud : sur l'île Macquarie, une des seules îles subantarctiques dans cette région océanique, le gorfou macaroni se trouve remplacé par une espèce extrêmement proche, le gorfou de Schlegel *E. schlegeli* (autrefois considérée comme une sous-espèce de *E. chrysolophus*). Les populations principales de gorfous macaroni sont celles de la Géorgie du Sud (environ 2.5 millions de couples), Kerguelen (1.8 millions de couples, Figure 8), l'Île des Pingouins (archipel de Crozet), Heard & McDonald (environ 1 million de couples sur chacune) (Jouventin et al. 1984, Ellis et al. (1998). Au cours des dernières décennies **les effectifs sur ces colonies semblent toutefois chuter** (Reid & Croxall 2001, Crawford et al. 2009).

Le gorfou macaroni est le **principal consommateur avien de ressources marines au niveau mondial** : 9.2 millions de tonnes consommées annuellement, sur un total de 69.8 millions de tonnes pour l'ensemble des oiseaux marins, soit **13.2% pour cette espèce seule**. Son régime alimentaire a été largement étudié, sur plusieurs sites contrastés au sein de son aire de répartition (Croxall & Prince 1980, Brown & Klages 1987, Klages et al. 1989, Ridoux 1994, Cherel et al. 2007, Deagle et al. 2007, 2008). C'est un **spécialiste de petites proies pélagiques** : dans l'Océan Indien austral il consomme principalement des **crustacés** tels que les euphausiacés *Euphausia vallentini* et *Thysanoessa macrura* et des amphipodes dont *Themisto gaudichaudii*, mais également des **poissons** myctophidés (principalement *Krefflichthys anderssoni*, et aussi *Protomyctophum sp.*) (Klages et al. 1989, Deagle et al. 2007, 2008).



Figure 8. La colonie de gorfous macaroni de Cap Cotter, située au nord-est de Kerguelen (C.-A. Bost)

Fiche rédigée dans le cadre du projet ANR *Grand Sud* et consultable sur : <http://za-antarctique.univ-rennes1.fr/grandsud/ficheespece.php?espece=16>

Gorfou macaroni (FR) – Macaroni penguin (GB)

Synonyme : Gorfou doré

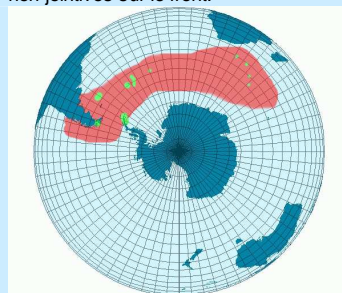
Famille : Spheniscidés (Manchots)

Genre Espèce : *Eudyptes chrysolophus* (Brandt 1837)

Description Le gorfou macaroni est la seconde espèce la plus grande parmi les gorfous (manchots crêtés), avec une taille de 70 cm pour une masse de 3.1 à 6.6 kg. Son plumage est blanc sur le ventre et noir sur le dos, avec une touffe de plumes dorées caractéristiques tombant de chaque côté de la tête (les "aigrettes"), qui sont jointes sur le front. Les pattes sont roses, et les yeux et le bec sont rouges. Le dessous des ailerons est blanc, avec une bordure noire d'étendue variable. Les deux sexes se ressemblent, le mâle étant toutefois un peu plus gros avec un bec plus fort. Les poussins sont uniformément brun-gris sur le dos, blanc sur le ventre, le bec et les yeux noirs, et les pattes grises. Avant l'émancipation, les jeunes sont globalement plus petits, avec les aigrettes absentes ou très éparées, le bec moins fort et moins coloré, et la face plus grise. Comme les autres gorfous, il est très bruyant sur les colonies, il braie en trompette, en se cambrant, secouant la tête et les ailerons. Le gorfou macaroni est le manchot le plus abondant au monde, avec 11.64 millions de couples reproducteurs estimés en 1992. Les espèces proches sont le gorfou de Schlegel (*E. schlegelii*), qui ressemble beaucoup au gorfou macaroni, mais avec la face blanche, et le gorfou sauteur (*E. chrysolome*), plus petit, avec les aigrettes jaune vif et non-jointives sur le front.



Gorfou macaroni – Kerguelen (JB. Thiebot)



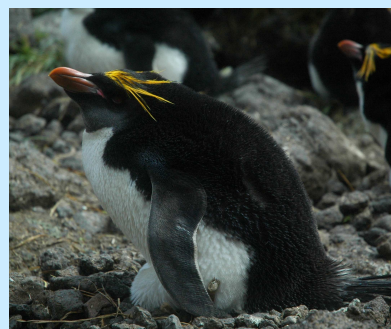
Distribution

Le gorfou macaroni est une espèce typiquement subantarctique, qui se reproduit majoritairement sur les îles australes, entre les latitudes 44°S et 65°S. Sur cette carte apparaissent en rouge les zones où on le trouve en mer, et en vert les zones de nidification, telles que les îles de Géorgie du Sud dans l'Océan Atlantique Sud, et les îles Crozet et Kerguelen dans l'Océan Indien Sud, et également la Péninsule Antarctique. Une espèce très similaire, le gorfou de Schlegel, occupe la même niche écologique dans le Sud du Pacifique.

Le gorfou macaroni niche en colonies denses, sur les côtes exposées du littoral, dans des pentes rocheuses parfois enherbées mais souvent raides et dénudées. Même en dehors de la période de reproduction ce manchot reste principalement confiné aux eaux subantarctiques.

Dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises, le gorfou macaroni se reproduit sur les archipels de Crozet et Kerguelen, où ses effectifs atteignent respectivement 3.8 et 1.8 millions de couples.

Biologie Le cycle de reproduction du gorfou macaroni commence fin octobre – début novembre, avec l'arrivée des adultes sur les sites de ponte après un long voyage hivernal de plus de six mois. Les mâles arrivent généralement une dizaine de jours avant les femelles afin de préparer le nid, rudimentaire, qui consiste en une petite dépression creusée dans le sol et entourée de cailloux et de brindilles. Les oiseaux se montrent très synchrones. Deux œufs sont pondus en novembre, le premier n'étant généralement pas viable (rares cas de réussite). La ponte du second œuf se produit 4 à 5 jours après la première. Il n'y a pas de ponte de remplacement. L'incubation du second œuf dure 5 semaines, durant laquelle on peut distinguer trois phases. Durant la première partie, le mâle et la femelle restent au nid et couvent l'œuf tour à tour 2 jours, durant 8 jours. Durant la seconde partie, seule la femelle incube l'œuf pendant que le mâle est parti en mer (12 jours). Enfin, le mâle revient incuber l'œuf à son tour, seul durant 9 jours. La femelle revient alors aux côtés du mâle durant 11 jours, période durant laquelle 85% des éclosions ont lieu. Pendant les 25 jours suivant le retour de la femelle, celle-ci ira chercher de la nourriture tôt le matin, pour nourrir son poussin plus tard dans la journée, tandis que le mâle jeûne. Au bout de 25 jours, le plumage du petit lui permet d'être thermiquement indépendant de ses parents. Dès lors, les deux parents vont aller chercher de la nourriture en mer. Le petit a besoin d'autant plus de nourriture qu'il a déjà grandi. Les jeunes gorfous, laissés seuls, sont alors regroupés en "crèches" et augmentent ainsi leurs chances de survie contre les prédateurs. Le petit mange alors jusqu'à 100 g de nourriture par jour. À l'âge de 11 semaines, le jeune est prêt à prendre la mer, entre fin Février et fin Mars. Il ne reviendra que dans 5 ans si c'est une femelle et que dans 6 ans si c'est un mâle. Dès la fin de l'élevage du poussin, les adultes entament un séjour en mer de 5 semaines afin de reconstituer leurs réserves avant un séjour à terre de 25 jours pour la mue. Enfin, fin avril, les colonies sont désertées et le restent durant tout le long voyage hivernal des oiseaux, avant leur retour fin octobre.



Gorfou macaroni incubant – Crozet (JB Thiebot)



Colonie de Gorfous macaroni – Kerguelen (CA Bost)

Ecologie Le gorfou macaroni est un oiseau marin : il se nourrit en mer et ne revient sur terre que pour procréer. Sa nourriture se compose principalement de petits crustacés (krill, amphipodes) et de petits poissons (myctophidés) qu'il capture en pleine eau, de jour, à des profondeurs de 15 à 70 m, et jusqu'à 100 m. La durée d'une plongée excède rarement 2 minutes. Il peut lui-même être la proie de certains grands prédateurs supérieurs : otaries, orques et occasionnellement léopards de mer. Ses œufs sont également consommés par des oiseaux. Au cours de la saison de reproduction, il est cantonné à un rayon de 400 km autour des colonies pour rechercher ses proies, tandis qu'au cours de la migration hivernale, il peut s'éloigner à plus de 3000 km. À terre, ses capacités de jeûne sont étonnantes. Outre la période de mue (25 jours), les mâles subissent deux périodes de jeûne durant la période de reproduction : 36 jours pour la première (24 jours au moment de l'appariement puis 12 jours en début d'incubation) et 39 jours pour la deuxième, chevauchant l'éclosion. Les femelles, elles, jeûnent une seule fois avant la mue, durant 41 jours (13 jours au moment de l'appariement puis 27 jours au début de l'incubation).

Vulnérabilité Bien que le gorfou macaroni soit l'espèce de manchot aux effectifs les plus élevés, il semble que ses effectifs soient également ceux qui diminuent le plus vite depuis ces dernières années, au niveau global, sans que l'on n'en distingue très bien les causes. Les hypothèses avancées sont une modification de son milieu de vie liée aux changements globaux récents (climat, surpêche) et une dégradation de ses sites de reproduction à terre. Ces bouleversements ont conduit à classer cette espèce au rang d'espèce « vulnérable » au niveau mondial.

Le saviez-vous ? Le nom "macaroni" provient de l'allure conférée à cet oiseau par ses longues plumes plaquées sur le côté de la tête, qui rappelle celle des immigrants Italiens aux Etats-Unis, lesquels portaient le surnom péjoratif de "macaroni".

Sources

TODD, F.S., GENEVOIS, F. 2006. *Oiseaux & Mammifères antarctiques et des îles de l'océan austral*. Kameleo, Paris, 144 p.
STAHL, J.C., DERENNE, P., JOUVENTIN, P., MOUGIN, J.L., TEULIERES, L., WEIMERSKIRCH, H. 1985. Le cycle reproducteur des gorfous de l'archipel Crozet: *Eudyptes chrysolophus*, le Gorfou macaroni et *Eudyptes chrysolome*, le Gorfou sauteur. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, 55, 27–43.
WILLIAMS, T.D. 1995. *The Penguins*. PERRINS, C.M., BOCK, W.J., KIKKAWA, J., eds. Oxford, Oxford University Press, 295 pp.

Tableau 1. Phénologie de la reproduction des espèces de gorfous (g. Eudyptes) étudiées (données de Stahl et al. 1985 à Crozet pour *E. chrysolophus* et *E. filholi*, et Deville 2007 à Amsterdam pour *E. moseleyi*)

	Gorfou macaroni <i>E. chrysolophus</i>	Gorfou sauteur subantarctique <i>E. filholi</i>	Gorfou sauteur subtropical <i>E. moseleyi</i>
Date des premiers retours à terre	9–20 oct.	2–13 nov.	Fin jul–déb. aoû.
Date de ponte du 1 ^{er} œuf	5.9 nov. (± 2.9 j), 2–18 nov.	28.8 nov. (± 1.9 j), 26 nov.–4 déc.	Fin aoû.–déb. sep.
Date de ponte du 2 nd œuf	10.1 nov. (± 2.9 j), 4–19 nov.	3.3 déc. (± 2.0 j), 29 nov.–8 déc.	Fin aoû.–déb. sep.
Intervalle entre les pontes (j)	4.3 \pm 1.2, 2–9	4.4 \pm 0.9, 2–6	4–5
Date d'éclosion	17.2 déc. (± 1.9 j), 15–21 déc.	6.3 jan. (± 1.9 j), 3–9 jan.	Fin sep.
Durée d'incubation (j)	35.5 \pm 2.8, 28–39	33.9 \pm 1.2, 32–36	30
Date d'émancipation des jeunes	11.1 jan. (± 1.3 j), 8–13 jan.	30.9 jan. (± 1.1 j), 28 jan.–1 fev.	Déb. Déc.
Durée de l'élevage (j)	25.1 \pm 1.9, 21–28	24.6 \pm 2.3, 20–28	65
Date de désertion des colonies	Fin avr.	Mi-mai	Mi-mar.–déb. avr.

2.2.2.2 Les gorfous sauteurs *E. filholi* et *E. moseleyi*

Le groupe des gorfous sauteurs est **très largement répandu**, sur les îles et côtes sub-Antarctiques à tempérées. Ce groupe a depuis longtemps été décrit comme étant **complexe au niveau phylogénique**, présentant **trois sous-espèces** (*E. c. chrysocome*, *E. c. filholi* and *E. c. moseleyi*), distinguées sur des critères de taille corporelle, longueur des plumes de crête, patron de couleurs sous l'aile, couleur de la peau au niveau des commissures du bec, chant, comportement d'approvisionnement et régime alimentaire (Jouventin 1982, Tremblay & Cherel 2003). Récemment, des études génétiques ont suggéré que **la sous-espèce subtropicale *E. c. moseleyi* pouvait être considérée comme une espèce à part** (Jouventin et al. 2006, Banks et al. 2006). Pour ces deux autres sous-espèces, des nombres d'échantillons insuffisants n'ont pas permis de trancher définitivement ; toutefois elles sont régulièrement **traitées comme deux espèces à part entière** (Jouventin et al. 2006, Banks et al. 2006, de Dinechin et al. 2009) et nous ferons de même dans cette étude.

E. filholi, le gorfou sauteur subantarctique "de l'Est", est présent sur les îles de l'Océan Indien austral (Marion, Crozet, Kerguelen, Heard), sur celles voisines de la Nouvelle-Zélande (Campbell, Auckland, Antipodes) et sur une île du Pacifique sud (Macquarie).

E. chrysocome, le gorfou sauteur subantarctique "du Sud", est présent exclusivement sur certaines îles du sud des océans Atlantique et Pacifique (Falklands, région du Cap Horn) et sur les côtes sud de l'Argentine et du Chili.

Enfin, ***E. moseleyi***, le gorfou sauteur "du Nord" ou subtropical, est distribué dans les eaux plus tempérées des îles Tristan da Cunha et Gough dans l'Océan Atlantique, et Amsterdam et Saint-Paul dans l'Océan Indien.

Seuls ceux de ces animaux se reproduisant sur les îles australes de l'Océan Indien (c'est-à-dire *E. filholi* et *E. moseleyi*) ont fait l'objet de nos travaux.

E. filholi est régulièrement trouvé en **sympatrie avec le gorfou macaroni** (ainsi qu'avec d'autres espèces de manchots, crêtés ou non). De manière intéressante, le cycle de reproduction de ces deux espèces est légèrement décalé, plus tardif d'environ 3 semaines chez le gorfou sauteur (Stahl et al. 1985, voir Tableau 1). *E. moseleyi* n'est quant à lui **jamais trouvé en sympatrie**, avec aucune autre espèce de manchot que ce soit. Son cycle de reproduction varie notablement par rapport à celui de son congénère subantarctique (Tableau 1). L'arrivée des animaux sur les sites de reproduction ainsi que les dates de ponte sont beaucoup **plus précoces chez l'espèce subtropicale, d'environ 3 mois**. Cette précocité semble liée à la température de l'eau baignant les colonies de gorfous, au niveau global (Warham 1972, Figure 9).

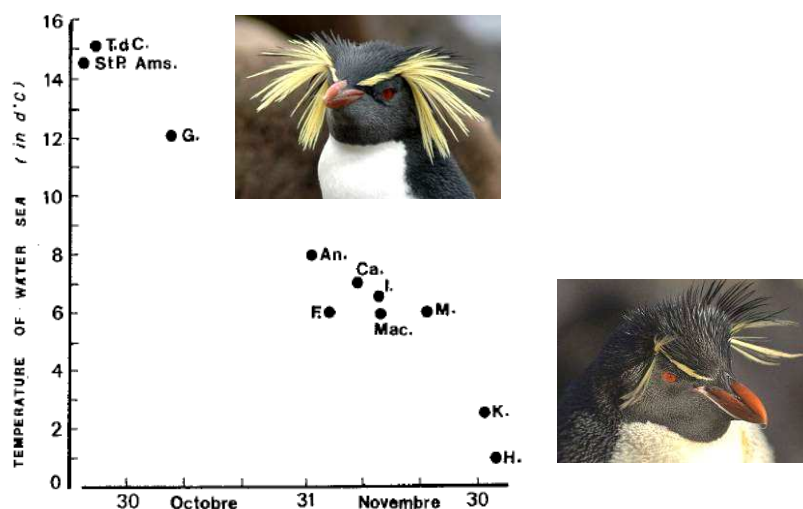


Figure 9. Relation entre la date maximale de ponte chez les gorfous sauteurs et la température moyenne de surface de la mer sur les sites de reproduction (d'après Warham 1972, modifié). Sites de reproduction : T.d.C. : Tristan da Cunha, St.P. Ams. : Saint-Paul et Amsterdam, G. : Gough ; An. : Antipodes ; Ca. : Campbell ; I. : Ildefonso ; F. : Falklands ; M. : Marion/Crozet ; Mac. : Macquarie ; K. : Kerguelen ; H. : Heard. Les vignettes illustrent le gorfou sauteur subtropical (en haut) et le gorfou sauteur subantarctique de l'est (en bas)

D'autre part, le cycle de reproduction de *E. moseleyi* est **plus long** que celui de son congénère subantarctique *E. filholi*, notamment au niveau de l'élevage du poussin. Ceci est probablement lié à la productivité biologique du milieu, moins favorable à une nutrition riche et une croissance rapide du poussin par rapport à la situation subantarctique durant l'été austral (Duroselle & Tollu 1977). Finalement, le gorfou sauteur subtropical déserte les colonies mi-mars, pour un séjour en mer inter-nuptial d'environ 4.5 mois, tandis que l'espèce subantarctique quitte les colonies mi-mai pour passer 6.5 mois en mer.

Pour conclure sur ce point, **les gorfous sauteurs subantarctiques** ont un cycle de reproduction (1) **équivalent en durée à celui des gorfous macaroni** vivant en sympatrie, **mais plus tardif** que ces derniers, d'environ trois semaines, et (2) à la fois **plus tardif et plus court que celui des gorfous sauteurs subtropicaux**, ce qui augmente d'autant par rapport à ces derniers le temps passé en mer entre deux périodes de reproduction.

Le régime alimentaire des gorfous sauteurs subantarctiques est comparable à celui du gorfou macaroni pour un même site, bien que présentant généralement une plus forte proportion de crustacés que chez ce dernier (Brown & Klages 1987, Ridoux 1994). En revanche les proies consommées par le gorfou sauteur subtropical, même si elles rassemblent encore une forte proportion de crustacés, sont plus diversifiées, avec notamment une part importante de calmars (Tremblay & Cherel 2003).

Au niveau des tendances de populations, il est à noter pour les gorfous subantarctiques que pratiquement toutes les populations connaissent des diminutions drastiques de leurs effectifs : par exemple, 90% en 60 ans aux Falklands (baisse de 1.5 million de couples dans les années 1930 à 210 418 couples en 2007), 40% en 13 ans (1985-1998) à Marion, et 94% depuis les années 1940 à 1985 à Campbell (Cunningham & Moors 1994, Ellis et al. 1998). En revanche, les tendances ne sont pas claires pour les populations du Chili et de l'Argentine, et peu documentées à Crozet et Kerguelen.

La situation est loin d'être meilleure pour les gorfous subtropicaux. La majorité de la population mondiale (environ 80%) se situe dans l'Océan Atlantique sud, où les dernières estimations indiquent une baisse de plus de 96% pour Gough et 98% pour la grande île de Tristan, sur 45 et 130 ans, respectivement (Cuthbert et al. 2009). Dans l'Océan Indien, les populations d'Amsterdam ont diminué de 57% entre 1971 et 1993 à 25 000 couples, tandis qu'à Saint-Paul la population a augmenté de 4 000 à 9 000 couples sur cette même période, faisant suite à l'arrêt de l'exploitation de cette population à des fins d'appâts pour langoustes (Guinard et al. 1998, Jouventin et al. 2006). Les effectifs de ces populations de l'Océan Indien sont toutefois mal connus pour les dix dernières années.

Ces tendances sont supposées être liées à la diminution du niveau de productivité biologique du milieu marin sur plus d'un siècle (Hilton et al. 2006), conduisant les gorfous à se nourrir de proies situées à un niveau trophique moindre. Par ailleurs, il a été montré que les gorfous de plus faible condition corporelle en début de cycle de reproduction (soit après l'exode inter-nuptial) présentaient un succès reproducteur réduit (Crawford et al. 2006). Une baisse de la productivité des sites d'hivernage fréquentés par ces animaux est donc potentiellement un facteur majeur pouvant conduire aux tendances observées.

2.2.3 Le manchot papou *Pygoscelis papua* : traits d'histoire de vie généraux et spécificités au site d'étude

Le manchot papou (Figure 12) est l'une des espèces de manchots les plus répandues, se reproduisant des îles subantarctiques et Antarctiques jusqu'à la péninsule Antarctique (46–65°S) (Bost & Jouventin 1990). À l'échelle de sa vaste aire de répartition, cette espèce montre un fort degré de plasticité dans ses stratégies d'histoire de vie, notamment en fonction de la latitude (Bost & Jouventin 1990, Lescroël et al. 2009).

L'essentiel des effectifs s'observe dans le domaine subantarctique, où la Géorgie du Sud, les îles Falkland et Kerguelen sont les principaux sites de reproduction (totalisant 70% de la population mondiale de l'espèce, Woehler 1993). Près de 40 000 couples de manchots papous se reproduisent annuellement à Kerguelen, mais les populations ont diminué d'environ 30% au cours des 15 dernières années (Lescroël &

Bost 2006). Une tendance similaire est suspectée sur l'île voisine Heard (Woehler 2006), tandis que sur l'île Marion, le nombre d'individus reproducteurs a décliné de **40%** entre 1994 et 2002 (Crawford et al. 2003).

Du nord au sud de leur répartition, les populations de *P. papua* montrent une couvée de deux œufs, avec un intervalle de ponte de 3 jours, une période d'incubation de 33–37 jours, des relais au nid courts et partagés par les deux sexes, et une croissance relativement lente des poussins pour atteindre des poids asymptotiques élevés par rapport aux autres espèces du genre *Pygoscelis*. Ce dernier patron s'est probablement érigé en tant qu'adaptation à la taille relativement élevée des manchots papous comparée aux autres espèces du genre *Pygoscelis*. Contrairement aux gorfous *Endiptes sp.* (premier œuf plus petit) et au manchot adélie *Pygoscelis adeliae* (premier œuf légèrement plus grand), **la couvée du manchot papou est homogène** (dimorphisme des œufs < 5%).

Nos travaux concernant le manchot papou ont été menés à Kerguelen. De manière intéressante, bien que les manchots papous de Kerguelen partagent des caractéristiques communes aux autres populations, ils montrent également des **dissemblances** qui attestent de la forte variabilité géographique de l'écologie de cette espèce.

La différence la plus frappante entre les localités est sans doute la **date de ponte**. Les populations situées aux latitudes 45–50°S sont uniques parmi les manchots subantarctiques à pondre principalement en **hiver** (de juin sur Marion, à début août sur Crozet et fin août sur Kerguelen), tandis que les populations situées en milieu de distribution (Falkland, 51–52°S) et celles les plus au sud (54–65°S) pondent au **printemps** (d'octobre en Géorgie du Sud et aux Falkland, à novembre aux Shetland du Sud), en même temps que les autres espèces du genre *Pygoscelis* (Bost & Jouventin 1990). Cette ponte hivernale permettrait aux populations subantarctiques de limiter la compétition inter-spécifique avec d'autres prédateurs marins se reproduisant en été, comme par exemple le gorfou macaroni (Bost & Jouventin 1991). Le manchot papou étant un consommateur relativement sédentaire et côtier, présentant des stratégies d'alimentations très flexibles (Lescroël et al. 2004, Lescroël & Bost 2005), il pourrait donc s'accommoder de conditions trophiques plus difficiles en hiver dans cette région. À Kerguelen, l'abondance en poisson des glaces (*Chamsocephalus gunnari*) entre juillet et septembre dans les eaux côtières de l'Est de l'archipel pour frayer (Duhamel 1987) pourrait en outre faciliter l'acquisition précoce d'une bonne condition corporelle à cette saison (Lescroël et al. 2004). D'autre part, sur les sites les plus au sud, le pic de disponibilité en ressources (krill abondant) survient après la débâcle de la glace de mer, c'est-à-dire plus tard, en été : ceci pourrait retarder les pontes des animaux sur les sites situés les plus au sud.

Alors que généralement, les **relais au nid** sont courts chez le manchot papou par rapport aux autres espèces de manchots, les manchots papou de Kerguelen montrent les relais **les plus longs** chez cette espèce (Lescroël & Bost 2005, Lescroël et al. 2009). D'aussi longs trajets peuvent être associés au fait que les ressources sont abondantes mais **distantes**, puisque Kerguelen est entouré d'un vaste plateau péri-insulaire, contrairement aux sites Antarctiques sur lesquels l'approvisionnement en krill *Euphausia superba* se fait à proximité. Cette faible fréquence des relais au nid à Kerguelen est probablement responsable du taux de croissance relativement bas des poussins sur ce site.

Enfin il a été montré que chez cette espèce, le **comportement d’approvisionnement alimentaire** pouvait presque autant varier **entre deux sites voisins sur Kerguelen** que le degré de variation connu **sur la distribution entière de l’espèce** (Lescroël & Bost 2005). Ceci tient au fait des conditions marines contrastées entre ces deux sites voisins à Kerguelen, l’un se trouvant dans le golfe du Morbihan, l’autre faisant face à la mer libre. Des déplacements de relativement grand rayon, de longue durée, avec de longues plongées benthiques ciblant des espèces démersales de poissons en hiver ont été observés en mer libre, tandis que des déplacement de faible rayon, de courte durée, avec de courtes plongées pélagiques ciblant des essaims de crustacés ont été observés dans le golfe, pour des efforts d’approvisionnement identiques.

En résumé la biologie de reproduction du manchot papou à Kerguelen s’insère bien dans le gradient latitudinal connu chez cette espèce pour de nombreux paramètres (ponte hivernale et peu synchrones, longues relèves au nid, faible taux de croissance des poussins, longue période d’élevage et faible succès reproducteur à mesure que l’on s’éloigne du pôle). Les caractéristiques écologiques globales de cette espèce (**relativement sédentaire, côtier et flexible du point de vue de nombreux paramètres de reproduction et d’approvisionnement, taille élevée**) semblent être des facteurs clés déterminant la biologie de l’espèce à différentes localités (Bost & Jouventin 1991). De telles variations dans leur écologie générale reflètent la **capacité étonnante de ces oiseaux à modifier leurs stratégies de manière à tirer parti de la disponibilité en proies dans le temps et l’espace à proximité des sites de reproduction**. Cependant, de faibles taux d’approvisionnement associés à la croissance lente du poussin et au faible succès reproducteur reflètent une plus faible disponibilité en proies à proximité des sites en limite nord de distribution de l’espèce. De ce point de vue, **les populations subantarctiques pourraient être plus sensibles que celles Antarctiques aux perturbations de la chaîne alimentaire** causées notamment par la pêche industrielle autour des sites de reproduction et aux modifications climatiques. Ceci appuie le fait que davantage de connaissance sur les différentes phases de vie de l’espèce sont nécessaire à la conservation des populations subantarctiques.

2.2.4 Le manchot empereur *Aptenodytes forsteri*

Les manchots du genre *Aptenodytes* (*A. forsteri* et *A. patagonicus*, les manchots empereur et royal, respectivement) sont les manchots de tous les superlatifs. Ce sont les **plus grands manchots actuels** ; ce sont également les **plongeurs les plus performants parmi tous les oiseaux** (Kooyman et al. 1992, Kooyman & Kooyman 1995). Particulièrement, le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* peut peser **jusqu’à 40 kg** (Williams 1995) et atteindre des profondeurs **dépassant 500 m** (Ancel et al. 1992, Kooyman & Kooyman 1995, Kirkwood & Robertson 1997, Wienecke et al. 2007), ce qui lui permet de s’approvisionner sur la colonne d’eau entière disponible sur le plateau du continent Antarctique. Il s’agit du **seul oiseau adapté à se reproduire durant l’hiver Antarctique**, où les températures peuvent être inférieures à -30°C et les vents au-delà de 250 km/h. Dans cette région il est l’un des prédateurs supérieurs majeurs, consommant environ une tonne de proies par couple reproducteur durant l’élevage du poussin

(Robertson & Newgrain 1996). Tout comme l'espèce congénère, le manchot empereur ne construit pas de nid et pond un seul œuf, qu'il incube **directement sur ces pattes**, comportement qu'il reproduira avec le poussin après l'éclosion. En revanche, contrairement au manchot royal, le manchot empereur est indépendant du substrat terrestre pour la période de reproduction puisqu'il se reproduit sur la glace de mer, parfois jusqu'à plus de 200 km de l'eau libre: en cela, ce dernier est considéré comme **l'espèce d'oiseau présentant le lien le plus intime avec le milieu marin**.

Son cycle de reproduction est annuel, **les adultes arrivant entre mars et avril sur les colonies**. Au cœur de l'hiver, entre les mois de mai et juin, lorsque la surface de la mer est gelée sur une forte épaisseur, **le mâle incube seul l'œuf** durant une moyenne de 64 j avant d'être relevé par la femelle. Son jeûne dure 4 mois depuis son arrivée sur la colonie, au cours duquel il perd presque la moitié de sa masse corporelle (Prévoist 1961). Une deuxième grande différence avec le manchot royal réside dans le fait que les manchots empereurs ne défendent pas de territoire, mais peuvent au contraire s'agréger par milliers pour former une "tortue". Les parents tour à tour nourrissent le poussin et vont s'approvisionner en mer. Durant les 93 j qui s'écoulent avant que le poussin ne s'émancipe, les différents poussins se rassemblent en **crèches** afin d'améliorer leur probabilité de survie. Puis **l'émancipation est brutalement provoquée par la débâcle de la glace de mer au mois de décembre**, libérant alors les parents des contraintes de reproduction pour retourner s'alimenter en mer jusqu'à la saison de reproduction suivante. Ce cycle hivernal **permet donc aux poussins de s'émanciper en plein été**, afin d'accroître leurs chances de survie ; toutefois il est à signaler que les poussins présentent une masse corporelle équivalant **seulement 60%** de celle des adultes (Prévoist 1961), cette proportion étant la plus faible trouvée chez les manchots.

La population mondiale de manchots empereurs était estimée à 200 000 couples reproducteurs en 1993, distribuée en 42 colonies le long du littoral du continent Antarctique (Woehler 1993). Toutefois, l'avènement d'images satellitaires de haute résolution permet aujourd'hui de parcourir le littoral Antarctique de manière systématique, et **de nouvelles colonies ont ainsi été découvertes** (Fretwell & Trathan 2009). Au niveau global cette espèce est considérée comme non concernée par un risque d'extinction (BirdLife International 2010). Toutefois, pour certaines populations les tendances observées localement sont alarmantes, et plus particulièrement lorsqu'elles sont mises en perspective des projections climatiques futures. En effet, compte tenu du lien primordial qui unit ces oiseaux à la glace de mer, une diminution importante de la surface de mer gelée en hiver telle que prédite par les modèles climatiques pose la question de la viabilité de ces populations à moyen terme. Sur les 50 dernières années, en Terre Adélie, la population de manchots empereurs a **diminué de 50%** (Barbraud & Weimerskirch 2001). Les modèles mathématiques proposés actuellement prédisent un **risque élevé de quasi-extinction** de cette population à l'horizon 2100, à partir des données démographiques disponibles pour les adultes (Jenouvrier et al. 2009b), mais rien n'est connu sur l'habitat fréquenté par les juvéniles lors de leur émancipation, ce qui apparaît aujourd'hui comme un facteur clé à prendre en compte pour affiner ces prédictions.

2.3 Connaître à distance l'écologie des prédateurs marins

Dans le cadre large de l'écologie (relations des organismes avec le monde environnant, c'est-à-dire la science des conditions d'existence, Haeckel 1874), que l'on s'intéresse aux interactions entre les organismes eux-mêmes, ou entre les organismes et leur milieu de vie, l'exercice est rendu particulièrement difficile dans le cas d'organismes dont l'environnement ne nous est pas directement accessible. C'est le cas pour les prédateurs marins, qui passent la majorité de leur vie en mer.

Les **progrès méthodologiques et technologiques** sont à la base de l'amélioration des connaissances sur les prédateurs marins. Autrefois restreinte à leur fraction de vie passée à terre où il est aisé de les observer mais moins de comprendre leurs mœurs marines, la connaissance de ces organismes a été révolutionnée par l'emploi de méthodes **découplant la présence de l'observateur à celle de l'animal**, qui peu à peu permettent de répondre à la question suivante : **lorsque ces animaux sont en mer, dans quelles régions sont-ils distribués et quels organismes y consomment-ils ?** Les **observations en mer** des animaux sont peu satisfaisantes de ce point de vue, puisque la détection visuelle d'un animal ne permet de connaître ni sa colonie d'origine ni son statut reproducteur, seulement parfois sa classe d'âge, et extrêmement rarement son mode d'alimentation et les proies qu'il cible. Les **contenus stomacaux** prélevés sur les animaux revenant à la colonie de reproduction après un voyage d'approvisionnement sont quant à eux une première étape assez satisfaisante vers la réponse à la question posée plus haut : ils renseignent non seulement sur le spectre de proies consommées par le prédateur, mais peuvent également fournir de précieuses indications grâce à la biologie connue des espèces-proies (profondeur, masse d'eau...). Toutefois, ces informations sont limitées au(x) dernier(s) événement(s) de capture réalisé(s) par l'animal avant son retour, compte tenu du processus de digestion, et aux proies ou éléments les moins digestes pour permettre leur identification. Par ailleurs ils peuvent nuire à la survie de l'individu auquel était destiné ce bol alimentaire (l'individu, son partenaire et/ou leur progéniture).

Depuis une vingtaine d'années, des progrès extraordinaires ont été réalisés dans le suivi en mer de l'activité des oiseaux marins, grâce à **l'utilisation d'enregistreurs ou émetteurs miniaturisés**, mais également par le biais de **méthodes biochimiques**. Probablement davantage que pour tout autre taxon d'oiseaux, **la connaissance de l'écologie en mer des manchots a ainsi été fondamentalement acquise grâce aux avancées technologiques** (Wilson 1995, Ropert-Coudert & Wilson 2005), tant leur mode de vie nous est difficilement accessible. Au cours de ce travail nous avons utilisé plusieurs de ces méthodes, en fonction notamment de la nécessité ou pas de re-capturer l'oiseau étudié.

2.3.1 La géo-localisation par la lumière

Le principe de cette technique, exposé dans l'Encadré 2 ci-après, est **l'estimation d'une position à la surface du globe à partir de mesures locales de l'élévation solaire et du temps** (Wilson et al. 1992a, Hill 1994). En effet, à une date donnée, la durée du jour varie selon la latitude : entre l'équateur et le pôle, elle augmente en été et diminue en hiver. Ainsi, connaître avec précision **la durée du jour à une date donnée** permet, à partir de tables existantes, d'estimer la **latitude** au point de la mesure. Afin de

calculer cette durée du jour, il est nécessaire de **déterminer avec précision l'heure de lever et coucher du Soleil**, à partir des niveaux de lumière ambiante. D'autre part, une **mesure précise de l'heure locale du midi solaire** permet d'estimer la **longitude**, en se basant sur le décalage horaire existant entre l'heure du midi solaire local et le midi au méridien de Greenwich. Il est donc possible, à partir d'un enregistrement fiable du temps et du niveau de lumière ambiante, d'estimer la position (latitude et longitude) du lieu de mesure (Figure 10). Deux estimations de localisation peuvent être obtenues en 24h : l'une basée sur la longueur du jour et l'heure du midi solaire, l'autre sur la longueur de la nuit et l'heure du minuit solaire.

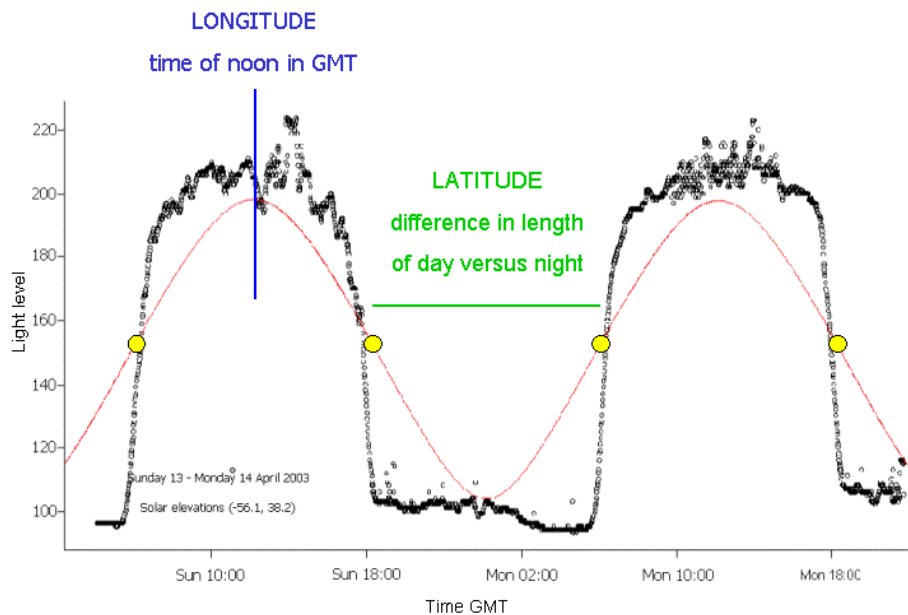


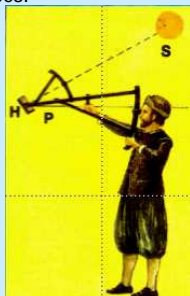
Figure 10. Niveau de lumière ambiante mesuré durant 48 h (en noir) et élévation solaire modélisée (en rouge). Les ronds jaunes aux points d'inflexion indiquent les heures de lever et coucher du soleil (élévation nulle du soleil). Les données présentées ne sont pas issues de GLS fabriqués par le BAS (d'après D. Pinaud, modifié)

Nous avons utilisé des appareils ("Global Location Sensing loggers", **GLS**), **ultra-miniaturisés** enregistrant des mesures de lumière ambiante (mesure toutes les minutes, puis sauvegarde seulement du maximum au bout de dix minutes) et le temps (en secondes) afin de connaître les déplacements des gorfous durant leurs déplacements en période d'inter-reproduction. Ces appareils (voir fiche technique ci-après, Figure 11), pesant **moins de 5 g** dans l'air, sont fabriqués par le British Antarctic Survey, à Cambridge, UK, avec lequel nous avons collaboré pour cette étude. Le capteur de ces appareils est **très sensible** à la lumière, **saturant rapidement**, ce qui permet de limiter des inconvénients comme la couverture nuageuse ou l'orientation du capteur pour mesurer la durée du jour, et d'avoir des transitions de luminosité nettes et brusques à l'aube et au crépuscule. De plus, la mesure de lumière se fait sur une longueur d'onde spécifique, dans le bleu, qui est moins perturbée par l'ombrage. L'horloge embarquée est elle aussi très fiable, avec une accumulation maximale de décalage **très inférieure à une minute par mois**. Certains modèles enregistrent également la **température ambiante de l'eau de mer**, et un capteur mouillé/sec permet de déterminer **les budgets d'activité des oiseaux en surface**.

Fiche rédigée dans le cadre du projet ANR *Grand Sud* et consultable sur :
<http://za-antarctique.univ-rennes1.fr/grandsud/fichesei.php?id=sxL3AQs57>

La géo-localisation par la lumière : une technique astucieuse pour enregistrer les déplacements des animaux à la surface du globe

Une technique longtemps utilisée par les marins permet d'estimer la position géographique à partir de la mesure de la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon et du temps. Aujourd'hui, cette technique, dite de "géo-localisation par la lumière" est utilisée par les scientifiques afin de connaître les mouvements à grande échelle de certaines espèces d'animaux (leurs migrations par exemple), grâce à l'utilisation d'enregistreurs de lumière ultra-miniaturisés.



Principe

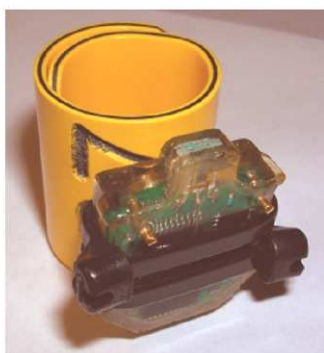
La technique de **géo-localisation** est utilisée depuis des siècles par les marins. En se déplaçant à la surface de la Terre, on observe effectivement un **décalage horaire** du **cycle solaire**, et une différence de hauteur du **zénith** entre l'Equateur et les pôles. Au large, en l'absence de repère terrestre, il a donc été commode d'utiliser la course du soleil, **avec une mesure du temps**, pour se situer. En mesurant la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon, et en connaissant précisément l'heure et la date de la mesure, des tables de calcul permettent d'estimer une position à la surface de la Terre.

Cette technique, adaptée depuis plusieurs années par les scientifiques, permet aujourd'hui d'être couramment employée afin de connaître les endroits fréquentés par les animaux sauvages lorsqu'ils ne sont pas visibles : pendant leurs **migrations**, par exemple.

Utilisation

L'avènement d'enregistreurs de lumière **ultra-miniaturisés** (moins de 5 grammes) a rendu possible l'utilisation de la géo-localisation par la lumière sur un éventail toujours plus large d'espèces d'animaux sauvages à grands déplacements : poissons, requins, tortues, oiseaux, mammifères... Ceci est particulièrement pratique pour les espèces qui sont difficiles à suivre dans leur milieu (par exemple les espèces marines), et les petites espèces qui ne peuvent pas porter les **balises satellites Argos** ou **GPS**, plus lourdes. Les enregistreurs de lumière, très petits, peuvent être aisément portés par les animaux durant de longues périodes, avec une **gêne minimale** par rapport aux autres techniques. Il est par exemple possible de poser ces enregistreurs à la patte des oiseaux, en les collant à une bague ajustée pour chaque espèce.

Ces appareils ont pour fonction d'enregistrer à intervalles réguliers la **lumière ambiante** et le **temps**, de façon à pouvoir mesurer l'heure du **midi solaire**, du **lever** et du **coucher du soleil**. Lorsque les animaux sont re-capturés (sur leurs sites de reproduction par exemple), les appareils sont récupérés et pour chaque jour d'enregistrement, il est alors possible grâce à un **modèle de calcul** d'estimer la **longitude** à partir du décalage horaire entre le midi solaire et le temps de référence (au méridien de Greenwich), et la **latitude** à partir de la durée du jour à la date donnée.



Montage d'un enregistreur de lumière sur une bague ajustée à une patte de Gorou (photos : British Antarctic Survey, JB Thiebot, Y Charbonnier)

Précision

Les localisations obtenues avec cette technique sont toutefois beaucoup moins précises qu'avec l'utilisation de balises Argos ou GPS. A l'inverse, les enregistreurs de lumière sont beaucoup moins chers et permettent à coût identique de suivre les déplacements de beaucoup plus d'animaux en même temps. De plus, les systèmes Argos et GPS demandent plus d'énergie pour émettre, et possèdent donc moins d'autonomie de fonctionnement que les enregistreurs de lumière, qui peuvent fonctionner en continu durant plus d'une année. En revanche, certains inconvénients propres à cette technique ont posé des problèmes aux marins, et sont toujours difficiles à maîtriser aujourd'hui. Par exemple, le chronomètre embarqué peut se dérégler, et au cours du temps avoir de l'avance ou du retard par rapport à l'heure de référence. Ceci va entraîner des erreurs dans le calcul de la longitude. D'autre part, au moment des équinoxes, lorsque la durée du jour est la même partout sur Terre, il devient impossible d'estimer la latitude. Enfin, toute une série d'autres facteurs peuvent influencer la mesure de la lumière avec les appareils : si le capteur est caché par l'animal, si des lumières viennent fausser les mesures durant la nuit, si l'animal parcourt de très grandes distances par jour ou encore si l'animal se situe au-delà du cercle polaire aux périodes de solstice où il fait jour ou nuit en permanence.

La précision de ces mesures est aujourd'hui de l'ordre de 100-150 km. Des chercheurs s'efforcent à présent d'améliorer cette précision en utilisant en même temps que la lumière une autre source d'information: enregistrement de la température locale, de la profondeur, ou du champ magnétique sont autant de mesures qui vont permettre de corriger les estimations de position données par la lumière, ce qui devient très important par exemple aux périodes d'équinoxe.

Publications majeures sur le sujet

- Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA, Afanasyev V, Briggs DR (2005) Global circumnavigations: tracking year-round ranges of nonbreeding albatrosses. *Science* 307:249-250
- Hill RD (1994) Theory of geolocation by light levels. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds) *Elephant seals: population ecology, behaviour and physiology*. University of California Press, Berkeley
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 266:265-272
- Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng KC, Block BA (2004) Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Marine Ecology Progress Series* 283:81-98
- Weimerskirch H, Wilson RP (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* 406:955-956
- Wilson RP, Ducamp JJ, Rees G, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Priede IM, Swift SM (eds) *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Howard, Chichester
- Stutchbury BJM, Tarof SA, Done T, Gow E, Kramer PM, Tautin J, Fox JW, Afanasyev V (2009) Tracking Long-Distance Songbird Migration by Using Geolocators. *Science*
- Bost CA, Thiebot JB, Pinaud D, Chérel Y, Trathan PN (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biology Letters* (sous presse)

Mk4 geolocator, temperature and activity logger specification

Logger records essential dawn, dusk light transitions for geolocation purposes. Also, wet/dry activity in saline water is recorded along with temperature in the water.

Dimensions: 25x20x8mm excluding pins.

Weight: 5g in air, 2g in water.

Power source: internal battery will last 3yrs from time of manufacture

Maximum number of records: depends on activity. Data from albatross shows 3yrs geolocator data and 2-3yrs temperature and activity data.

Logging interval: light and wet/dry activity resolution is 10mins. Temperature logged only in saline water at max interval of 220mins.

Logging duration: continuous until memory full.

Download time per year logged: approx 20mins.

Data retention: 3years (possible data extraction by manufacturer after battery has died at additional cost).

Temperature resolution: 0.0625°C.

Temperature accuracy: +/-0.5°C above 0°C, +/-1°C above -10°C. Can be calibrated for better accuracy.

Clock drift: better than 1min/month.

Temperature response: reaches stable value in 10 minutes.

Minimum temperature while logging: -15°C.

Minimum storage temperature while in sleep mode: -25°C.

(Temperatures below these values may result in the logger becoming permanently damaged.)

Depth rating: 1000m.

Interface: small interface box connects between logger and RS232 port. Terminal emulator (Hyperterminal suggested for Windows PC) on host runs download and deployment start routine.

Software: data decompression software is supplied with the interface box. BAS do not provide software for converting dusk/dawn light values to geolocations. Such software is available commercially. It is strongly recommended that a record of the time and date of the start of logging be stored to determine clock drift after download. A discussion of geolocation accuracy using this type of logger can be found at <http://www.int-res.com/articles/meps2004/266/m266p265.pdf>

James W. Fox, VAF 3/05 – British Antarctic Survey

Figure 11. Fiche technique détaillée des appareils de géo-localisation utilisés

De plus en plus miniaturisés, ces GLS sont couramment utilisés aujourd'hui dans le but de suivre les migrations animales (Stutchbury et al. 2009, Egevang et al. 2010). La **précision des localisations** estimées varie notamment en fonction des conditions de lumière, de la latitude, de la saison et de la vitesse de déplacement des animaux, et se situe entre **quelques dizaines et quelques centaines de km** (voir une synthèse par Wilson et al. 2002). Une erreur moyenne de **186 km** a été mesurée à partir d'études sur le déplacement d'albatros à sourcil noir *Thalassarche melanophrys* (Phillips et al. 2004), un animal suffisamment grand pour supporter un triple appareillage (GLS, radio-transmetteur et Argos). Toutefois, **l'erreur moyenne des estimations est probablement inférieure dans nos travaux**. En effet, ces albatros se déplacent beaucoup plus rapidement que les manchots (plusieurs dizaines de km/h en moyenne contre 50 km/j), et la distance potentiellement élevée parcourue sur une journée **altère la validité des mesures d'élévation solaire locales**. D'autre part, dans l'étude citée les déplacements des oiseaux étaient de courte durée et de rayon moyen, ce qui **limite la détectabilité des variations de durée de jour dans les mesures**. Enfin dans notre étude nous avons bénéficié d'avancées méthodologiques afin de **croiser davantage d'estimateurs de localisation** (température, vitesse, zones terrestres notamment) afin que les estimations gagnent en vraisemblance. Ce gain de fiabilité était notamment nécessaire afin de se dégager d'un problème inhérent à la géo-localisation. En effet, durant les **équinoxes**, la durée du jour étant la même partout sur Terre, il est alors **impossible d'estimer la latitude** et ce, durant deux à trois semaines de chaque côté de l'équinoxe (soit jusqu'à 10 semaines par an !). La migration inter-nuptiale des espèces de gorfous étudiées chevauchant un, voire les deux, équinoxe(s), un effort particulier a donc été porté afin de surmonter cette contrainte et d'exploiter pleinement les données (voir le chapitre 2.4.2 suivant). Il est à noter par ailleurs qu'à toute saison, les faibles valeurs de profondeur et de durée des plongées des gorfous (Green et al. 2005) ne pouvaient pas produire une atténuation significative du signal lumineux mesuré.

Afin de procéder aux estimations de géo-localisation, il est nécessaire de passer par une étape de **calibration**. Pour cela, les appareils sont exposés à la lumière naturelle durant environ **une semaine** sur la colonie d'étude, juste avant le déploiement de ces derniers, puis dès lors qu'ils sont récupérés. Ceci permet lors des analyses de bien faire la correspondance entre les signaux de lumière enregistrés et la **position exacte connue** de la colonie.

Dans notre étude, les appareils étaient fixés par deux serre-flexes et un point de colle à une **bague en plastique souple**, de diamètre finement ajusté à celui de la patte de l'espèce étudiée. Une couche de mastic souple enduisait la face inférieure de la bague afin de limiter les irritations causées par la bague, notamment au niveau des bords de celle-ci. Les animaux ont été équipés **en fin de mue, juste avant qu'ils ne partent en mer**. Il a donc fallu effectuer au préalable un **marquage coloré** sur la poitrine des animaux reproducteurs, lorsque ceux-ci gardaient leur poussin, ceci afin d'être certain de suivre des animaux ayant eu du succès à élever un poussin. En effet, il n'était éthiquement pas possible d'équiper les animaux de GLS dès le stade d'élevage du poussin, afin d'éviter le plus possible que les gorfous ne se déplacent à terre (en marchant et sautillant, pour aller et sortir de l'eau aux colonies) avec l'appareillage à la patte, ce qui aurait probablement causé des inflammations cutanées. En revanche, le fait d'équiper les animaux dans les derniers jours avant leur départ en mer évite ce problème, les animaux équipés des appareils ne marchant alors qu'une fois, pour désertir la colonie jusqu'à la saison de reproduction suivante. Une fois dans l'eau, le manchot n'étant plus bipède mais propulsé longitudinalement par le battement des ailerons et dirigé par les plumes rectrices, **ce système d'attachement à la patte ne pouvait plus occasionner d'entrave à leur déplacement** (déjà nulle chez les espèces propulsées par les pattes, Ropert-Coudert et al 2009). De plus, étant alors situé à l'extrémité postérieure du manchot nageant, le système n'occasionnait probablement qu'une turbulence additionnelle quasi-nulle. **L'adéquation du montage de ces appareils (marquage préalable des animaux, date d'équipement, technique et position du montage) avec la vie amphibie des manchots était donc une phase cruciale de ces travaux**, qui a fait l'objet d'une minutieuse élaboration au laboratoire par C.-A. Bost. Enfin, au moment de libérer les animaux, un nouveau marquage coloré, léger, sur le nouveau plumage de la poitrine a été effectué afin de retrouver plus facilement les animaux à leur retour.

Ces appareils étant des enregistreurs, il a donc fallu **re-capturer** les animaux à leur retour sur les colonies, six mois plus tard, afin de récupérer les précieuses données accumulées en mer par les GLS, et également pour libérer les animaux de leur bague avant qu'ils ne s'avancent dans leur nouvelle saison de reproduction. Sur les différentes îles où nos travaux se sont déroulés, **des Volontaires Civils à l'Aide Technique**, agents de l'Institut Polaire Français Paul-Emile Victor affectés aux programmes (n° 109 & 394) du laboratoire, ont effectué **plusieurs passages sur les colonies** afin de retrouver les oiseaux équipés et encore marqués dès leur retour à terre.

L'équipement et le dés-équipement ne durent que quelques minutes, et comprennent également la biométrie (lors de l'équipement uniquement) afin d'en estimer le sexe (mais voir Encadré 3), la pesée de l'animal afin de mesurer son gain de masse en mer, et une prise de sang (0.5 à 2 ml) dans le but de doser des marqueurs trophiques biochimiques sanguins (voir ci-après). Le détail des équipements et des retours d'appareils pour les différentes espèces de gorfous étudiées est rassemblé dans le Tableau 2 ci-dessous.

Tableau 2. Synthèse des déploiements et retours d'appareils utilisés au cours de nos travaux sur les gorfous

Espèce	Île	Colonie	Pose des appareils	Nombre d'oiseaux équipés (♂-♀)	Nombre d'oiseaux revus (♂-♀)	Nombre d'oiseaux revus avec GLS (♂-♀)	Nombre de GLS revenus fonctionnels (♂-♀)
<i>Eudiptes chrysolophus</i>	Kerguelen	Cap Cotter	04–2006	21 (11–10)	14 (8–6)	13 (8–5)	12 (7–5)
			04–2007	16 (8–8)	10 (4–6)	8 (3–5)	7 (3–4)
	Crozet	Pointe Basse	04–2007	18 (9–9)	12 (5–7)	12 (5–7)	12 (4–7)
<i>Eudiptes</i>	Kerguelen	Île Mayes	05–2007	20 (10–10)	14 (9–5)	14 (9–5)	14 (9–5)
<i>filholi</i>	Crozet	Jardin Japonais	05–2007	22 (11–11)	12 (5–7)	12 (5–7)	11 (5–6)
<i>Eudiptes moseleyi</i>	Amsterdam	Entrecasteaux	03–2007	20 (14–6)	13 (9–4)	13 (9–4)	11 (7–4)

Par rapport aux seuls taux de retour mesurés à notre connaissance chez les *Eudiptes* après leur voyage hivernal (63–72%, Raya Rey et al. 2007), il apparaît que **l'appareillage des animaux ne semble pas avoir affecté leurs chances de survie**. En moyenne, **plus de 64%** (55–70%) des oiseaux appareillés ont été revus après leur voyage hivernal. **Cette valeur est à considérer comme un minimum de taux de retour des oiseaux**, les retours des oiseaux aux colonies ne pouvant pas être suivis de manière exhaustive sur le terrain pour des raisons logistiques ; d'autre part, la fidélité des oiseaux à leur site de nidification sur la colonie étant élevée mais non absolue chez ces espèces (Warham 1975), il faut envisager que des oiseaux revenus ont pu ne pas être retrouvés dans la colonie. Parmi les oiseaux revus, **plus de 95%** en moyenne (80–100%) étaient toujours pourvus de leur GLS : du point de vue de sa fiabilité, **le système d'attachement pratiqué ici nous a donc semblé valide**. En revanche, certains individus présentaient à leur retour une légère irritation, temporaire, due au port de la bague : la technique d'attachement est donc encore perfectible de ce point de vue. Enfin, du point de vue de la fiabilité des appareils en eux-mêmes, une moyenne de 93% (85–100%) des appareils récupérés étaient toujours fonctionnels et ont permis d'estimer a posteriori le voyage de l'animal équipé, ce qui est encourageant.

Travail réalisé par Maja Celinšćak, Vesna Maksimović, Ahmed Abdel Moneim et Gildas Lepennetier (M1 International, Poitiers) dans le cadre de leur semaine d'initiation à la recherche (28 Septembre au 2 Octobre 2009), encadrés par JB Thiebot

Influence de la variabilité inter-observateurs et de l'expérience de l'observateur sur le sexage par mesures biométriques du gorfou sauteur subtropical *Eudyptes moseleyi*

La recherche scientifique est fondamentalement basée sur des données de mesure d'un phénomène, d'une grandeur. Toutefois, ces mesures comprennent systématiquement une erreur, et il est nécessaire de connaître l'amplitude de cette erreur afin de la prendre en compte lors des analyses et de l'interprétation des résultats. Cette erreur peut être de type matérielle (matériel de mesure ou échantillon impropres à la mesure), conceptuelle (méthodes d'analyses inappropriées, raisonnement incorrect, théorie sous-jacente incomplète) ou observationnelle (biais lié à l'observateur, à la stratégie d'échantillonnage, à l'absence de témoins). En écologie, l'identification du sexe d'un animal est souvent requise pour l'interprétation des études menées, et est généralement basée sur des mesures morphométriques. Chez les manchots, un dimorphisme sexuel en faveur des mâles existe chez toutes les espèces, le genre *Eudyptes* (gorfous) étant le groupe le plus dimorphique. Ce dimorphisme n'est pas mesurable au niveau du plumage, et mesurer la masse corporelle des animaux s'avère également peu concluant compte tenu de la variabilité de celle-ci en fonction des individus, des années et des phases de leur cycle de reproduction. Ainsi, seules les mesures morphométriques, au niveau du bec, semblent être discriminantes. Dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises, des régions inhabitées de l'hémisphère sud, des volontaires se relaient chaque année afin de collecter des données sur la faune sauvage marine locale. Parmi ces travaux demandés aux volontaires, la biométrie d'animaux dont des gorfous occupe une place importante dans le programme. En raison de probables erreurs de type observationnel liées aux différents volontaires et en fonction de l'expérience de ces derniers, une incertitude dans le sexage des animaux est envisagée, mais non quantifiée. Dans ce travail nous avons donc cherché à déterminer la variabilité des mesures morphométriques pratiquées sur une espèce du genre *Eudyptes* par différents observateurs (variations inter-observateurs), et à mesurer l'effet de l'expérience de l'observateur (variations intra-observateur) sur la précision des données. Nous avons finalement cherché comment minimiser ces variations.

Protocole expérimental

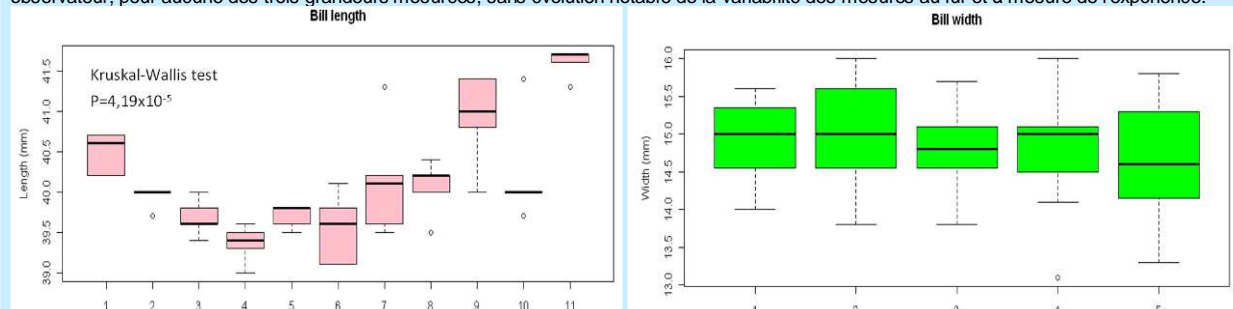


Lors de la semaine, les étudiants ont développé un protocole leur permettant de reproduire (en raccourci, mais de manière réaliste) la succession des observateurs sur le terrain. Tout d'abord, tous les étudiants ont reçu une formation identique sur l'utilisation d'un pied à coulisse, précis au 1/20^e de mm. Puis, un observateur expérimenté (JB Thiebot) a mesuré les trois grandeurs permettant de sexer un gorfou : la longueur, la largeur et la hauteur du bec. Cet observateur a répété 5 fois la mesure de ces trois grandeurs. A chaque mesure, le pied à coulisse était masqué au niveau des graduations, afin que l'observateur ne puisse pas renouveler intentionnellement sa mesure. Chaque mesure était alors lue (en enlevant le masque des graduations) par un seul et même observateur, qui ne participait pas aux mesures, et communiquée oralement à un collègue qui entrait les données au fur et à mesure sur ordinateur. A la fin des 5 mesures des trois grandeurs, l'observateur montrait à un "novice" comment prendre les mesures du bec sur l'animal. Le novice prenait alors le pied à coulisse, et reproduisait, sous l'œil de son prédécesseur qui pouvait alors le corriger, une fois pour chaque grandeur à mesurer le placement du pied à coulisse. A partir de cette "passation de consignes", le novice faisait à son tour ses 5 séries de mesures des trois grandeurs, et pouvait finalement transmettre son expérience à un autre successeur. 11 observateurs se sont ainsi succédé.

Ce protocole rigoureux a été élaboré de manière à limiter les facteurs confondants. Ainsi, l'utilisation d'un seul animal permet de réellement mesurer des différences de mesures d'une même grandeur (base fixe). Deuxièmement, un énorme avantage est que cet animal est naturalisé, ce qui a permis d'éviter les biais aléatoires liés à la contention de l'animal et ses mouvements. Troisièmement, une seule personne lit les mesures : seule l'erreur d'observation est donc retenue, pas celle des lectures. Enfin, il n'y a pas ici de délai dans la saisie des données, ce qui limite le risque d'erreur ultérieur dans les données utilisées pour les analyses.

Résultats

Les mesures de longueur et de largeur du bec variaient significativement entre les observateurs ; la hauteur du bec s'est révélée moins variable. De manière intéressante, les deux premières séries semblaient nettement autocorrélées. Par ailleurs, la variance des grandeurs mesurées augmentait nettement avec la moyenne, même en proportion. Enfin, aucune différence significative n'était observée entre les cinq mesures réalisées par un même observateur, pour aucune des trois grandeurs mesurées, sans évolution notable de la variabilité des mesures au fur et à mesure de l'expérience.



Exemples de résultats obtenus : variation de la longueur du bec mesurée par 11 observateurs successifs, et variation de la mesure de la largeur du bec au cours des 5 réplicats.

Implications

Il existe une variation significative entre les observateurs des morphométries effectuées pour le sexage des animaux, malgré une passation de consigne. En revanche, les observateurs ne montrent pas d'évolution notable de leurs mesures au fur et à mesure qu'ils les répètent. De manière importante, il a été mesuré que plus la grandeur mesurée augmente (p. ex. longueur versus hauteur), plus l'erreur de mesure est importante. Bien sûr, ces mesures sont limitées en nombre d'observateurs et de réplicats, et surtout en temps entre les réplicats, mais mettent en évidence des tendances claires. L'amplitude des variations mesurées pour la longueur et la largeur du bec dépassent largement le recouvrement des distributions des valeurs entre les mâles et les femelles. Ainsi, les étudiants recommandent que sur le terrain, la relève des volontaires soit la moins fréquente possible afin de limiter dans une période donnée le nombre d'observateurs. Un repère fixe disponible pour tous les observateurs, tel qu'un schéma, et la présence ponctuelle d'observateurs confirmés, limiterait la dérive des mesures au cours du temps. D'autre part, répéter les mesures apparaît inutile étant donné le peu de variation existant entre les mesures successives faites par un même observateur. Enfin, s'appuyer sur les plus petits paramètres, tels que la hauteur du bec, pour le sexage semble plus fiable car ils sont moins sensibles aux biais inter-observateurs que les plus grands.

Ce travail intéressant serait à approfondir, notamment pour mesurer l'autocorrélation des séries temporelles, c'est-à-dire la dérive des mesures avec les observateurs successifs. (Travail in prep. pour *Journal of Field Ornithology*)

Bibliographie

Eason, Smith & Pelton (1996) Researcher variation in collection of morphometrics on black bears. *Wildl Soc Bull*
Hart *et al* (2009) Testing and improving the accuracy of discriminant tests: morphometric vs molecular sexing in macaroni penguins. *Waterbirds*
Hull (1996) Morphometric indices for sexing adult royal *Eudyptes schlegeli* and rockhopper *E. chrysocome* penguins at Macquarie Island. *Mar Ornithol*
Waite & Mellish (2009) Inter- and intra-researcher variation in measurement of morphometrics on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Polar Biol*
Warham (1972) Breeding seasons and sexual dimorphism in Rockhopper penguins. *Auk*
Williams & Croxall (1991) Annual variation in breeding biology of macaroni penguins, *Eudyptes chrysolophus*, at Bird Island, South Georgia. *J Zool*

2.3.2 ARGOS : la mythologie au service de la technologie

Dans la mythologie grecque, Argos avait reçu l'épithète de Panoptès ("celui qui voit tout") car il avait cent yeux, répartis sur toute la tête, ou même sur tout le corps selon certains auteurs. Il y en avait en permanence la moitié qui veillaient, de sorte qu'il était impossible de tromper sa vigilance.

Programme ambitieux lancé en 1978 conjointement par le CNES (Centre national d'Etudes Spatiales), la NASA (National Aeronautics and Space Administration) et la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), ARGOS a pour objectif premier de collecter une mine de données océanographiques et météorologiques à l'échelle du globe. Dans ce but, de nombreuses balises sont fixées à des bouées dérivantes, des navires et des ballons-sondes. Ces balises **émettent vers des satellites** en orbite polaire leur numéro d'identification ("Platform Terminal Transmitter ", PTT) et les données à transmettre, avec une fréquence et une période de répétition spécifique. Au niveau des satellites, un calcul de position de la balise est alors effectué, basé sur le principe de **l'effet Doppler**, c'est-à-dire sur le décalage observé entre la fréquence du signal émis par l'émetteur (la balise) et la fréquence du signal reçu par le satellite. Puis, ces informations sont re-transmises du satellite à un centre de traitement ("Collecte Localisations Satellites", CLS, basé à Toulouse) qui va vérifier la **vraisemblance des localisations** calculées et va associer à chacune d'entre elles une **indication de fiabilité** (classe de précision estimée, en fonction du nombre de messages reçus par le satellite, voir Tableau 3 ci-dessous). Enfin, le CLS va transmettre ces positions à l'utilisateur, qui peut suivre en temps quasi réel la position de sa balise.

Tableau 3. Classes des positions transmises par le système ARGOS, indiquant la précision de ces positions

Service	Classe	Précision de la localisation estimée
Localisation standard (calculées à partir de 4 messages au minimum, reçus pendant le passage du satellite)	3	R < 150 m
	2	150 m < R < 350 m
	1	350 m < R < 1000 m
	0	R > 1000 m
3 messages reçus	A	Pas d'estimation de précision
2 messages reçus	B	Pas d'estimation de précision
Localisation rejetée	Z	Pas d'estimation de précision

Dès 1989 (Jouventin & Weimerskirch 1990), il a été possible d'équiper des animaux sauvages de balises ARGOS pour suivre leurs déplacements, sur un spectre toujours plus étendu d'espèces grâce à la miniaturisation de ces émetteurs.

En tant qu'émetteurs, **ces appareils ne stockent pas de données mais les transmettent**. Cette différence fondamentale ouvre des perspectives différentes dans leur utilisation, puisqu'**elle n'implique pas nécessairement de recapter l'animal étudié afin de connaître son déplacement**. Ainsi dans notre étude ce support s'est trouvé idéal pour étudier la dispersion des manchots juvéniles. En effet, ces individus juvéniles ont davantage de risque de mortalité en mer que les adultes : leur inexpérience lors de l'émancipation les rend probablement plus vulnérables à la prédation et à une mauvaise condition

corporelle due à un mauvais succès de capture de proies. D'autre part, les individus survivant jusqu'à leur âge de premier retour à terre ayant pu perdre leur balise avant cette phase, ou pouvant s'établir sur une autre colonie (dispersion), **peu de chances existent de pouvoir récupérer l'appareil**. Enfin, leur migration lors de l'émancipation n'étant pas documentée (ou peu, selon les espèces), la bonne précision spatiale des localisations obtenues par le système ARGOS se présentait comme un atout dans le cas de mouvements de faible portée. Inversement, ce système comporte des **inconvénients majeurs** par rapport à la géo-localisation par la lumière (voir Tableau 4 ci-dessous). La **taille**, le **poids** et la présence systématique d'une **antenne** de transmission sur les balises ARGOS impliquent d'un point de vue éthique de cibler des espèces plus grandes, dont la gêne occasionnée par le port de la balise sera moins important (Wilson et al. 2004). Autre inconvénient majeur à citer, le **coût** de ces balises est beaucoup plus important : à budget égal, **moins d'individus pourront être suivis durant leur dispersion juvénile avec des balises ARGOS que durant leur voyage inter-nuptial avec des GLS**.

Tableau 4. Comparatif des systèmes de suivi par ARGOS et GLS (d'après C. Péron, modifié)

	Argos	GLS
Principe de calcul	Effet Doppler	Algorithmes solaires
Précision	~ 350 m	~150 km
Accès aux données	Quasi temps réel, centre de traitement des données	Boîtier récepteur à récupérer, localisations à estimer
Autonomie	~ 6 mois - Système émetteur - Fonctionne dans des environnements radio difficiles	3 ans - Grande autonomie - Encombrement minimal
Intérêts	- Auto-activation de l'émetteur lorsqu'un satellite approche - Autonomie acceptable	- Pas d'antenne - Coût faible : effectifs - Autres données enregistrées (activité, température...)
Poids	20-30 g ~ 1500 euros	-5g ~ 100 euros
Coût	+ 9 eur/j/balise pour l'acquisition des données	

Les animaux choisis sur la colonie pour être équipés de balise ARGOS sont capturés, mesurés et pesés. Puis, une balise est fixée dans l'axe sagittal de l'animal, en arrière de son dos afin de réduire le plus possible la traînée hydrodynamique de l'appareil (Figure 12). Chez les manchots, elles sont collées par leur base sur le plumage, puis enserrées à celui-ci par deux serre-flexes. Ce système d'attachement éprouvé (Bost et al. 2004) limite pratiquement les risques de perte de la balise à la mue du plumage, et est rapidement mis en œuvre sur le terrain (environ 15 minutes, le temps que la colle sèche).



Figure 12. Illustration d'une balise ARGOS en place sur un manchot papou juvénile

Dans nos travaux les balises ARGOS ont été utilisées pour suivre la dispersion des manchots papous juvéniles à Kerguelen (sur deux colonies). **Six** balises (modèle Kiwisat 202, taux de transmission 45 s) ont ainsi été programmées afin d'émettre un jour sur deux et d'interrompre les transmissions en cas d'émersion supérieure à 12 h ("haul-out mode", détecté grâce à un capteur "sec/mouillé" : manchot à terre, par exemple) afin d'économiser la durée de vie des batteries, et déployées sur les animaux. Elles représentaient 1.7% de leur masse corporelle moyenne et 3.8% de leur section maximale. Nous avons également reçu l'opportunité d'utiliser des données collectées via ce système par des collaborateurs Sud-Africains (Université de Cape Town) pour suivre le voyage hivernal des gorfous de l'île Marion (voir Tableau 5 ci-dessous). Les balises utilisées dans ce cas étaient de marque Telonics et Sirtrack.

Tableau 5. Synthèse des déploiements de balises ARGOS effectués dans le cadre de nos travaux sur les manchots papous juvéniles à Kerguelen, et sur les gorfous de l'île Marion par des collaborateurs Sud-Africains

Espèce	Localité	Colonie	Année	Nombre d'animaux équipés (♂-♀)	Modèle de balise
<i>Pygoscelis papua</i>	Kerguelen	Pointe Denis (Golfe du Morbihan)	2008	3	Kiwisat
		Estacade (mer ouverte)	2008	3	Kiwisat
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Marion	Macaroni Bay North	2005	2 (1-1)	Telonics
		Swartkop, Kildalkey, Bullard North	2007	6 (4-2)	Telonics
		Swartkop, Bullard North	2008	6 (3-3)	Sirtrack
		Trypot	2006	2 (1-1)	Telonics
<i>Eudyptes filholi</i>	Marion	Trypot	2007	2 (?-?)	Telonics
		van den Boogaard, Swartkop	2008	6 (?-?)	Sirtrack

2.3.3 ... Et pour quelques dollars de plus : les balises SPLASH

En addition de la latitude, de la longitude et du temps au cours du déplacement, il peut être capital d'investiguer simultanément d'autres paramètres décrivant l'exploitation de l'habitat, tels que la dimension verticale, c'est-à-dire la **plongée** chez des organismes tels que les manchots. Dans le cas du manchot empereur, l'oiseau présentant les plus grandes capacités de plongée, nous avons donc voulu obtenir en plus des trajectoires de dispersion horizontales chez les juvéniles, une information sur

l'ontogénie de leur comportement de plongée. Ici encore, des innovations technologiques sont à la base du développement d'un type de balises hybrides qui nous a permis de réaliser notre étude.

Les balises dites "SPLASH" (Wildlife Computers, USA) se composent de deux parties : un **enregistreur**, qui collecte les données de plongée, **couplé à un émetteur ARGOS**, qui va transmettre ces données par satellite ainsi que le signal permettant classiquement la localisation de la balise. Toutefois, étant donné le volume d'information représenté par une série temporelle telle qu'un paramètre de plongée, seule une valeur synthétique (**pourcentage** par classes de valeurs prédéfinies, calculé sur un pas de temps prédéfini) est émise, afin de réduire l'espace-mémoire occupé et l'énergie demandée à la batterie pour émettre ces données. Dans notre étude, nous avons programmé les balises pour enregistrer **5 paramètres quotidiennement, selon 14 classes**, comme indiqué dans le Tableau 6 ci-dessous. Ces pourcentages ont été émis via un signal ARGOS **hebdomadaire**. Nous avons privilégié **espacer les émissions**, celles-ci restant coûteuses pour la durée de vie de la batterie, misant ainsi sur le fait que les balises pourraient continuer à émettre **sur une plus longue période** après leur démarrage.

Tableau 6. Descriptif de la programmation des balises SPLASH utilisées sur les jeunes manchots empereurs

General Settings			
Argos Ptt number	92168 (97E7E8B Hex) Uplink / LUT id: 9721:139		
Repetition Intervals	44s (at-sea); 89s (haulout)		
Data to Archive Settings			
Depth	10 seconds		
Temperature	10 seconds		
Light Level	60 seconds		
Battery Voltage	2550 seconds		
Wet/Dry Sensor	10 seconds		
Sampling Mode	Archive samples when tag is wet or dry		
Wet/Dry	Threshold Dynamic		
Stabilization Time	3ms		
Sampling Duration	Time till 15 MByte memory is filled is 306 days		
Data to Transmit Settings			
Histogram Data sampling interval	10 seconds		
Dive Maximum Depth (m), 14 bins	0; 10; 20; 50; 100; 150; 200; 250; 300; 350; 400; 450; 500; >500		
Dive Duration (sec), 14 bins	30; 60; 90; 120; 180; 240; 300; 360; 420; 480; 540; 600; 1200; >1200		
Time-at-Temperature (C), 14 bins	-3; -2; -1; 0; 1; 2; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 9; >9		
Time-at-Depth (m), 14 bins	0; 10; 20; 30; 40; 50; 100; 150; 200; 250; 300; 350; 400; >400		
Hourly % time-line	Enabled		
Histogram Collection			
Hours of data summarized in each histogram	24		
Histograms start at GMT	00:00		
Dive & Timeline Definition			
Depth reading to determine start and end of dive	1m		
Ignore dives shallower than	1m		
Depth threshold for timelines	Wet/Dry		
Haulout Definition			
A minute is "dry" if Wet/Dry sensor is dry for any value seconds in a minute	30		
Enter haulout state after value consecutive dry minutes	20		
Exit haulout state if wet for any value seconds in a minute	30		
Transmission Control			
Transmit data collected over these last days	8		
Pause transmissions if haulout exceeds	12 hours		
Transmit every eighth day if transmissions are paused	Enabled		
When to Transmit Settings			
Transmit for the first 24 hours regardless of settings below	Enabled		
Transmit hours	0 - 8, 15 - 19, 23		
Transmit days			
January 7, 14, 21, 28,	February 4, 11, 18, 25,	March 4, 11, 18, 25,	April 1, 8, 15, 22, 29,
May 6, 13, 20, 27,	June 3, 10, 17, 24,	July 1, 8, 15, 22, 29,	August 5, 12, 19, 26,
September 2, 9, 16, 23, 30	October 7, 14, 15, 22, 29,	November 5, 12, 19, 26,	December 3, 10, 17, 24, 31

Dans notre étude, réalisée en collaboration avec Amélie Lescroël (Université de Rennes 1), notre budget nous a permis l'utilisation de **6** balises SPLASH. Chacune a été déployée sur un manchot empereur juvénile dont le stade de poussée des plumes était bien avancé au moment de la débâcle, le 7 décembre 2009 à Dumont D'Urville, en Terre Adélie. Après s'être assurés de leur bon fonctionnement, les balises ont été posées par Christophe Barbraud (CEBC) selon le même protocole que des balises ARGOS classiques (Figure 12), et les manchots mesurés et pesés.

2.3.4 L'analyse des isotopes stables

Afin d'établir la **niche trophique** des prédateurs étudiés durant la période inter-nuptiale, nous nous sommes basés sur l'**analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote** (Hobson et al. 1994, Kelly 2000, Bearhop et al. 2004). L'approche de cette méthode est basée sur le fait que **la composition isotopique des protéines des tissus d'un consommateur révèle celle de l'alimentation de ce dernier** (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Peterson & Fry 1987). Dépendant des taux de renouvellement tissus-spécifiques, la mesure de ces isotopes stables va refléter une moyenne des apports alimentaires sur une période allant de jours à années, et présente donc le potentiel de réduire la variation nutritionnelle à différentes échelles de temps (Dalerum & Angerbjörn 2005). Les mesures des isotopes stables de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$) sont particulièrement utilisées dans les analyses de l'écologie trophique. En raison du fait que les consommateurs s'enrichissent en ^{15}N par leur alimentation, **les mesures de $\delta^{15}\text{N}$ vont indiquer le niveau trophique d'un consommateur** (McCutchan et al. 2003, Vanderklift & Ponsard 2003). Au contraire, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient très peu le long de la chaîne trophique et sont principalement utilisées **afin de déterminer les sources primaires au sein d'un réseau trophique** (Kelly 2000, McCutchan et al. 2003). Dans l'environnement marin, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent également indiquer les **différentes contributions** des apports alimentaires, entre les milieux **côtier** et **hauturier** ou **pélagique** et **benthique** (Hobson et al. 1994). D'autre part, puisque les bases alimentaires planctoniques des basses latitudes sont enrichies en $\delta^{13}\text{C}$ par rapport à celles des eaux des hautes latitudes, **des gradients géographiques des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$** sont aussi utilisés de manière efficace pour étudier les zones latitudinales (masses d'eau) d'alimentation des oiseaux marins dans l'Océan Austral (Cherel et al. 2000, Quillfeldt et al. 2005, Cherel et al. 2006), notamment des manchots (Cherel & Hobson 2007, Cherel et al. 2007).

Les manchots sont en effet particuliers parmi les oiseaux marins en ce qu'ils doivent **revenir à terre** en fin de cycle de reproduction afin d'y effectuer la **mue** de leur plumage, **avant la migration inter-nuptiale** où ils resteront en mer. Il n'est donc pas possible chez ces oiseaux d'étudier leur niche trophique hivernale à partir des plumes. Celles-ci vont en effet être synthétisées **avant** le voyage hivernal, contrairement à la plupart des oiseaux marins volants qui vont muer en mer, sur les sites d'hivernage (Jaeger et al. 2010). Nous nous sommes donc concentrés dans ce travail sur la mesure des isotopes stables dans le **sang**, un tissu qui possède l'avantage d'être **facilement échantillonné** sur le terrain (de très faibles volumes sont suffisants pour les analyses), et de pouvoir refléter à plus **fine échelle** les variations

saisonniers d'alimentation (avant et après le voyage hivernal). La limitation de cette méthodologie est que compte tenu de son taux de renouvellement relativement rapide, le sang ne livrera des informations que sur les **deux derniers mois précédant l'échantillonnage**. Par conséquent, l'écologie trophique des manchots ne pourra pas être connue dans cette étude sur l'ensemble de la migration d'inter-reproduction. Concernant les juvéniles étudiés, cette méthode ne permet pas d'aborder leur écologie trophique, puisqu'un tel échantillonnage nécessiterait leur re-capture en mer.

Avant les analyses isotopiques à proprement parler, les échantillons de sang prélevés sur les manchots ont été **séchés à l'étuve** à +60°C. Leur faible teneur en lipides ne nécessitent pas l'extraction de ces derniers (Cherel et al. 2005), comme vérifié dans nos échantillons par les faibles valeurs des rapports de masse C/N. Puis, les abondances relatives de ¹³C et de ¹⁵N ont été déterminées par un **spectromètre de masse à flux continu**, mis à disposition par le laboratoire LIENSs à La Rochelle (responsables : Pierre Richard et Gaël Guillou). Les résultats seront présentés ici selon la notation usuelle δ , et sont basés respectivement pour le carbone et pour l'azote sur les valeurs des rapports isotopiques de calcaires fossiles marins (PDB Belemnite) et du N₂ atmosphérique.

2.4 Outils d'analyses

Au fond, les choses sont simples quand on y met de la bonne volonté.

Jean Giono

Nous allons présenter ici brièvement les outils utilisés, et surtout apporter des compléments d'information sur ceux-ci par rapport aux manuscrits rassemblés en annexes.

Un effort particulier a été apporté durant tout le long de cette thèse à la recherche des méthodes déjà existantes et pertinentes dans le cadre de nos travaux, afin d'optimiser le temps disponible ; toutefois il a parfois été nécessaire d'apporter des développements supplémentaires à ces méthodes.

2.4.1 Le logiciel libre R et les tests statistiques

Au cours de cette thèse, toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel libre **R**. Deux versions ont été utilisées : R 2.6.1, puis à partir de 2009, R 2.9.0. Ce logiciel, distribué **librement** sous licence "GNU" pour de nombreuses plates-formes (Windows, Unix, Mac...) sur <http://cran.r-project.org>, est pratique pour l'importation, la manipulation et le stockage de données (notamment de gros volume), en dépit de son interface peu séduisante au départ. C'est un **outil puissant** pour le calcul matriciel, les analyses statistiques et la composition de graphiques, mais également un **langage de programmation** simple et performant (apparenté C). Il a été utilisé dans ce travail pour importer, analyser et comparer les jeux de données produits par les méthodes de télémétrie cités plus hauts.

Des **tests statistiques** simples paramétriques (test t et analyse de la variance) et non paramétriques (tests de rang de Wilcoxon et de Kruskal-Wallis) ont ainsi été effectués grâce à ce logiciel dans le but de **comparer des grandeurs** (durée des trajets, points d'éloignement maximal, distance parcourue...) selon le genre, les localités, les années... La normalité des données était systématiquement examinée par le test de Shapiro-Wilk. Le test d'homogénéité de deux échantillons de Watson a également été utilisé pour comparer entre eux des jeux de données **circulaires**, telles que la direction prise par les individus au départ de leur colonie, par exemple. Lorsqu'une différence significative ($p \leq 0.05$) entre **plus de deux échantillons** était détectée, il a parfois été nécessaire de procéder à un test *post hoc* afin de savoir quels échantillons étaient différents les uns des autres. Le test de comparaison multiple des moyennes de Tukey a alors été employé, avec un niveau de confiance global fixé à 95%. Enfin, une **classification hiérarchique** des données a été utilisée dans le cas où l'on a voulu grouper ces dernières selon un nombre **prédéfini** de noyaux : la méthode des **k-means** a été choisie. Cette classification vise à partitionner les points en un nombre k de groupes, de manière à ce que la somme des carrés des distances entre les points et le centre des noyaux assignés soit minimale, et permet ainsi de **mesurer l'influence simultanée de plusieurs paramètres sur l'agencement des points**.

2.4.2 *Traitement des données extraites des GLS*

Branchés à une interface spéciale communiquant via le logiciel Hyperterminal sur Windows, les GLS ont été déchargés de leurs données, en notant l'heure GMT **très précisément** à partir de l'horloge parlante. Un logiciel fourni par le British Antarctic Survey (BAS Track) a ensuite lu les données codées et les a compilées en fichiers lisibles. L'heure de déchargement notée a permis à reconstituer précisément les dates le long de l'écoulement du chronomètre de l'appareil. Plusieurs fichiers sont alors produits : les deux que nous utiliserons dans cette étude sont les fichiers de type *.lig* et *.tem*, qui rassemblent respectivement les données de **lumière** et de **température** enregistrées par l'appareil, par tranches de temps.

Les trajets estimés sont habituellement fournis par le BAS, à partir d'une méthode simple et efficace, basée sur les transitions de niveau de lumière afin d'identifier les heures de lever et coucher du Soleil (logiciel Multi-Trace, puis depuis 2009 TransEdit et Bird Tracker). En raison du grand nombre de jeux de données collectés dans notre étude et du délai que cela posait afin d'obtenir les trajets, nous avons tâché d'analyser **par nous-mêmes** ces données. Toutefois, des limitations importantes sont apparues rapidement : la première était due aux **périodes d'équinoxe**, durant lesquelles les données devaient tout simplement être écartées (jusqu'à 26% des localisations pour les gorfous macaroni). Deuxièmement, la nécessité d'un observateur devant l'ordinateur afin de cliquer sur les transitions identifiées était **très coûteuse en temps** afin de traiter tous les trajets. Troisièmement, **aucune estimation de l'erreur spécifique** n'était disponible pour les localisations. Afin de remédier à ces limitations, une solution alternative a été de se tourner vers un "package" pour R disponible gratuitement : "**tripEstimation**", conçu par Michael D. Sumner, et adapté par David Pinaud (CEBC) au type de données fournies par l'extracteur BAS Track. Ce package permet justement de procéder aux estimations de géo-localisation par

la lumière en utilisant des modèles mathématiques sophistiqués, qui vont (1) **fournir des localisations affinées selon différents estimateurs**, plutôt que de rejeter les localisations aberrantes, (2) procéder aux calculs **en routine**, sans intervention d'un observateur une fois que les paramètres ont été entrés, et (3) fournir les **incertitudes spécifiques** liées aux localisations estimées. Ce package était en cours de développement au début de la thèse, et des améliorations y ont été apportées (voir chapitre 3.1 et Annexe A1).

Grâce au travail réalisé, nous étions donc capables d'estimer **de manière élaborée** les localisations et de répondre aux différentes attentes concernant ces trajets, en toute autonomie.

2.4.3 Traitement des données reçues par ARGOS

Il est nécessaire de procéder à plusieurs traitements des données issues de balises ARGOS avant de pouvoir analyser les trajets des animaux.

Premièrement, les **localisations aberrantes** doivent être identifiées et rejetées. Filtrer les localisations permet en effet d'adapter **à l'échelle spatiale adéquate** les conclusions tirées d'un trajet. Pour cela nous avons utilisé la fonction "sdafilter" du package R "argosfilter", basé sur un algorithme de Freitas et al. (2008) qui tient compte de la vitesse de déplacement maximale de l'animal sur un pas de temps de donné, et sur l'angle observé entre trois localisations successives ("spikes"). Pour les gorfous, le seuil de vitesse maximal était fixé à 7.5 km/h à partir des vitesses calculées par Brown (1987). Ce seuil était à 7.2 km/h pour les manchots papous (Robinson & Hindell 1996).

Deuxièmement, en raison de la nature irrégulière des localisations dans le temps, il a fallu **ré-interpoler les données à pas de temps constant**, ceci afin d'éviter de sur-échantillonner certains secteurs dans les analyses (présence de localisations) et sous-estimer certains autres (entre deux localisations). Des ré-interpolations **linéaires** des trajets ont été effectuées grâce à l'utilisation du package "trip" (et à la contribution de Clara Péron, CEBC). Le pas de temps a été fixé à 12 h afin de procéder à des analyses comparables avec les données issues des GLS, et à 1 h dans le cas d'analyses de trajets obtenus par ARGOS seulement (voir chapitre 3.7).

Enfin, des **doublons** (localisations simultanées) sont fréquents dans les données ARGOS. Les effacer est nécessaire afin de calculer des paramètres de déplacement comme la distance parcourue entre deux localisations, la vitesse, etc. Dans ce but également, l'utilisation de R s'est révélée efficace.

2.4.4 Exploitation des données spatiales

2.4.4.1 Représentation et description des trajets

À partir des **trajets "filtrés"** que les traitements précédemment décrits permettent d'obtenir, des **cartes** ont été réalisées afin de représenter visuellement les trajets. Des cartes satisfaisantes peuvent être réalisées avec le logiciel R, toutefois les meilleurs résultats visuels ont été obtenus en utilisant **ArcGis 9.2**, un système d'information géographique (SIG) puissant.

Des **paramètres synthétiques** descripteurs de trajets ont alors été systématiquement calculés, basés sur les routines écrites par Anne Goarant (CEBC) dans le cadre du volet RICARD (Routines Implémentées, Codes d'Analyses sous R et Divers) du programme REMIGE (ANR 2005, resp. H. Weimerskirch). Pour chaque trajet, ces routines calculent la **durée** (h), la **distance** minimale parcourue (km), l'**éloignement maximal** atteint (km), les **vitesse**s moyenne, minimale et maximale (km/h), le **cap** pris au départ et au retour (° par rapport au nord géographique), et le cap du point d'éloignement maximal. Ces calculs sont réalisés grâce aux packages "CircStats", "circular", "chron", "argosfilter" et "adehabitat". Ils ont alimenté une **base commune et synthétique** afin de décrire ou comparer les trajets.

2.4.4.2 *Analyse de la distribution spatiale : le concept de domaine vital*

L'**utilisation spatiale de l'habitat** par les animaux étudiés nécessitait des méthodes plus poussées que celles précédemment décrites. Le concept de **domaine vital** ("home-range"), mesure fondamentale des préférences montrées par l'animal dans l'utilisation de son habitat (Aebischer et al.1993), est devenu aujourd'hui largement **quantifié**. Ce concept se base sur la **distribution de probabilité** définissant l'utilisation de l'espace faite par l'animal (Van Winckle 1975). Une définition communément reconnue de ce domaine vital est l'**aire minimale associée à une probabilité de 95% de trouver l'animal** (White & Garrott 1990). La distribution de l'utilisation fournit ainsi une synthèse pratique pour **évaluer l'utilisation de l'espace par un animal**, et est parmi **les mesures les plus informatives pour l'étude de la sélection d'habitat** (Marzluff et al. 2001, 2004), que l'on peut améliorer en considérant son recouvrement observé entre plusieurs années ou plusieurs individus (Fieberg & Kochanny 2005). L'augmentation des puissances de calcul disponibles a permis d'utiliser des méthodes de plus en plus sophistiquées afin de calculer ces domaines vitaux, comme celles de **contours**, estimant des distributions complexes de probabilité de densité (Dixon & Chapman 1980, Worton 1989). Ces méthodes de contour ont des **avantages considérables** par rapport aux autres méthodes d'estimation du domaine vital comme celle du polygone convexe minimal : elles s'accommodent de centres d'activité multiples, ne s'appuient pas sur des points extrêmes pour ancrer leurs limites spatiales et sont moins influencées par ces points distants, excluant en conséquence les aires non utilisées et menant à des représentations plus précises de l'utilisation de l'espace (Hemson et al. 2005).

2.4.4.3 *Une méthode de contour du domaine vital : les densités de Kernel*

La méthode d'estimation des **densités de Kernel** est aujourd'hui largement répandue (Wood et al. 2000, BirdLife International 2004, Pinaud & Weimerskirch 2007) et souvent vue comme la méthode par contour la plus fiable (Powell 2000, Kernohan et al. 2001), bien que présentant également des faiblesses (voir Hemson et al. 2005, mais aucune alternative n'est proposée). Elle fut adaptée à l'analyse des domaines vitaux par Worton (1989) grâce à une technique d'estimation des distributions à partir de petits échantillons (Silverman 1986). Cette technique crée des lignes ("isoplèthes") **d'intensité d'utilisation** en calculant l'influence moyenne des points sur les intersections d'une grille divisant l'espace. Chaque isoplèthe contient ainsi un **pourcentage fixe** de densité d'utilisation, indicative du temps relatif

que l'animal passe dans ce contour. Une composante critique de ce calcul est la distance à partir de laquelle un point influence l'intersection de la grille : cette distance est le **facteur de lissage** (h). Plus cette valeur est grande, plus le domaine vital estimé est grand et continu, et moins ce dernier est détaillé (Silverman 1986, Worton 1989). Dans notre étude, une valeur de h **fixe entre les individus** a été utilisée, de manière à pouvoir comparer les résultats entre individus, populations et années. Conformément aux recommandations faites par BirdLife International (2004) pour rassembler les données sur les espèces étudiées, la valeur de h correspondait à la précision spatiale des localisations, assimilée à 2° pour les données issues de GLS. Les localisations ARGOS ont soit été assimilées à des données GLS en vue de comparer ces deux types de données entre eux (cas des gorfous de l'île Marion), soit n'ont pas servi à calculer des domaines vitaux pour les raisons suivantes : (1) les trajets des juvéniles (**incomplets**) ne pouvaient pas représenter l'utilisation de l'habitat prospecté au cours de la phase d'immaturité entière, (2) ces trajets étaient de **durée variable** et ne contribuaient donc pas de manière homogène à l'étendue du domaine vital et à la grille de calcul des densités, et (3) peu d'individus étaient suivis dans les deux cas (manchots papou et empereur), ce qui posait le problème de la **représentativité** de l'espace ainsi estimé dans l'hypothèse d'un échantillonnage exhaustif.

Les distributions d'utilisation de Kernel ont été calculées à partir du package "adehabitat" (Calenge 2006). Ce package a également été utilisé pour calculer la **surface** des domaines vitaux, et pour **découper** des couches de données environnementales spatialisées (température, profondeur,...) **selon des contours de Kernel** calculés afin de caractériser l'habitat strictement inclus dans une isoplèthe donnée. Bien qu'idéalement, les isoplèthes d'intérêt particulier doivent être choisies en fonction des sauts importants de surface qu'elles induisent par rapport à leur précédente, trois isoplèthes particulières ont été ciblées (**95, 75 et 50%**), conformément à l'intérêt spécifique d'organisations internationales pour celles-ci dans le but de comparer les domaines vitaux d'espèces menacées entre eux (BirdLife International 2004).

2.4.4.4 *Analyse du recoupement de plusieurs domaines vitaux*

Afin d'évaluer le niveau de compétition entre organismes parapatriques ou sympatriques, des analyses de **recoupement** des domaines vitaux (isoplèthe 95%) entre populations ont été effectuées, grâce au package "adehabitat" (fonction "kerneloverlap"). Parmi les différentes méthodes existant dans ce but, nous avons choisi la méthode "Utilization Distribution Overlap Index" (**UDOI**), basé sur les principes établis par Hurlbert (1978). Cette méthode était mieux indiquée dans notre cas au vu de la comparaison effectuée par Fieberg & Kochanny (2005). L'indice de recoupement ainsi calculé est **égal à 0** lorsque les deux domaines vitaux considérés sont **totalemt distincts**, atteint **1** lorsque ces derniers sont uniformément distribués et se **recourent entièrement**. L'UDOI peut également prendre des valeurs **supérieures à 1** si les deux domaines vitaux ne sont **pas uniformément distribués et présentent un fort recoupement** (cas fréquent en pratique). Face à la valeur de cet indice, répondant à la question : "quel est le recoupement de ces deux domaines vitaux ? ", il est apparu important de répondre également à la question "quel est le recoupement maximal **théoriquement possible** entre ces deux domaines vitaux ?",

afin de pouvoir tirer des conséquences écologiques du recouvrement observé. Pour ce faire, nous avons simulé un **retournement longitudinal** d'un ou des deux domaines vitaux considérés, à 180° par rapport à la colonie, de manière à ce que ces derniers se chevauchent le plus possible (voir Figure 13 ci-dessous). La dimension latitudinale du domaine vital n'a volontairement pas été modifiée afin de conserver le *preferendum* thermique des animaux au cours de leur déplacement (la température varie en fonction de la latitude), ce qui permet de **ne simuler que des cas réalistes**.

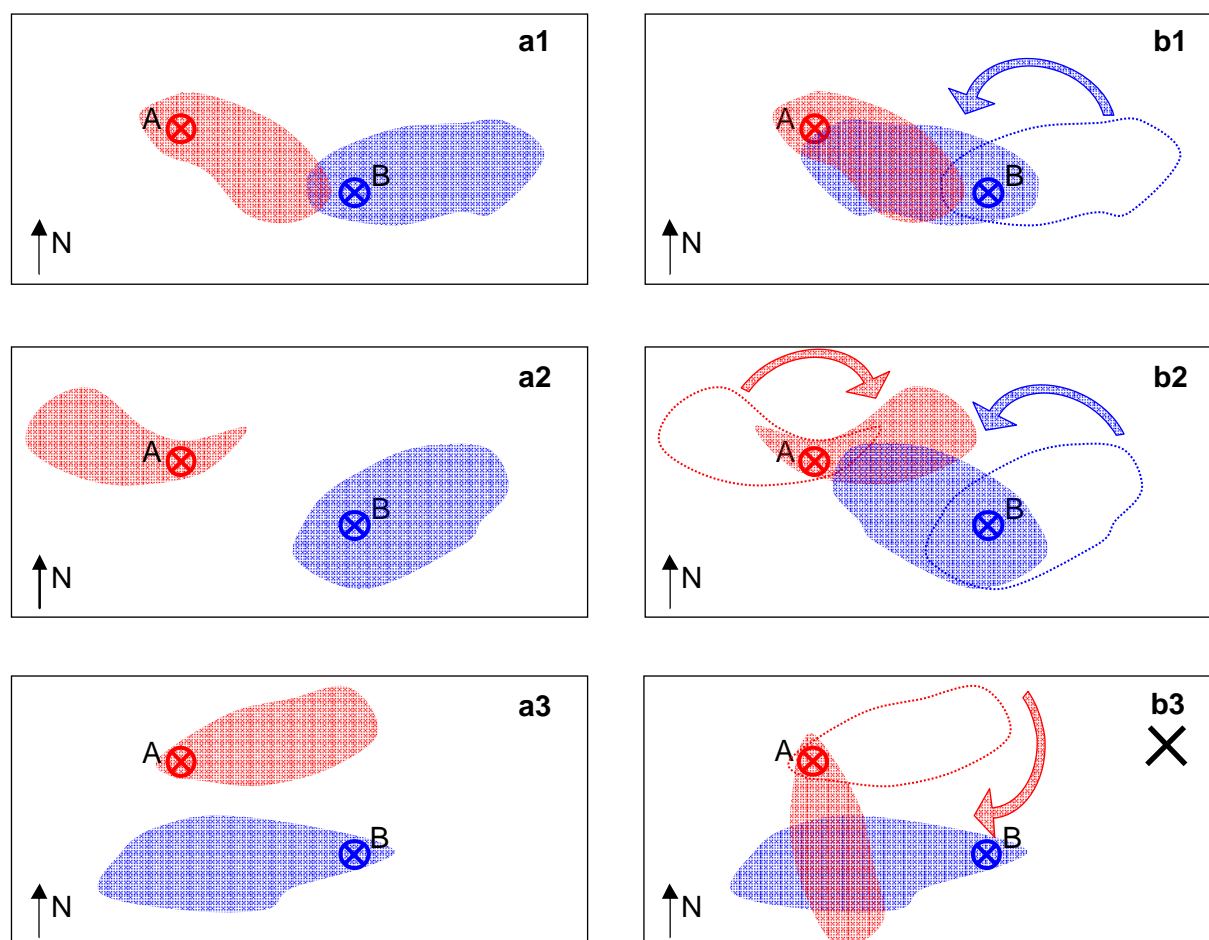


Figure 13. Illustration de trois situations différentes du calcul du recouvrement de deux domaines vitaux : à partir de trois cas observés (a1, a2, a3), évaluation du recouvrement maximal théorique par retournement longitudinal d'un seul parmi les deux (b1) ou des deux (b2) domaines vitaux considérés ; en (b3), seule une transformation entraînant une modification latitudinale permettrait de simuler un recouvrement (non pratiquée afin de conserver le *preferendum* thermique de chaque population). Les croix encadrées représentent les colonies d'origine, la couleur des domaines vitaux correspond à celle de la colonie d'origine

2.4.5 Analyse de sélection d'habitat

La construction d'un **modèle de sélection d'habitat** comprenant les localisations des animaux et plusieurs covariables environnementales permet (1) de **décrire** à partir des trajets observés (données discrètes), une distribution continue extrapolée ("où peuvent être distribués les individus non-échantillonnés de la population ?") (2) de **comprendre** la sélection d'habitat réalisée par les animaux grâce à l'influence relative dans le modèle des différents paramètres environnementaux ("quels sont les facteurs gouvernant la distribution des animaux ?"), et (3) de **prédire** la distribution des animaux étudiés dans un autre contexte environnemental, dans le temps ou dans l'espace ("où les animaux pourraient-ils être

distribués si... ?") (Aarts et al. 2008). Dans cette thèse les trois questions précédentes ont été posées sur tous nos jeux de données de localisations (à l'exception des données collectées sur les manchots empereurs). Compte tenu du **caractère particulier** des données de localisation fournies par la télémétrie (pas d'information sur les zones d'absence de l'espèce, contrairement à des observations directes), il a fallu se tourner vers des modèles avec une approche par **présence seulement**.

La méthode utilisée est celle de l'analyse factorielle des distances de Mahalanobis (**MADIFA**, Calenge et al. 2008). Cette méthode, très récente dans son implémentation mais basée sur des principes éprouvés, a été développée dans le but de produire des **cartes d'habitats favorables** à partir de données de présence uniquement. La **distance de Mahalanobis** est un indice mesurant si un habitat est favorable ou non, et a été largement utilisé par le passé (voir Calenge et al. 2008 et les références citées par ces auteurs). Plus précisément, cet indice exprime **la distance entre chaque point** disponible sur une carte (comprenant plusieurs covariables environnementales) **et la niche écologique moyenne**, supposée refléter l'optimum environnemental des organismes étudiés. Pour chaque point de la carte, la MADIFA va partitionner l'espace écologique (un hyper-volume défini par autant de dimensions qu'il y a de covariables disponibles) en une série d'axes, au moyen de deux analyses en composantes principales (ACP) successives, **de sorte que les premiers axes vont maximiser la proportion moyenne des carrés de leurs distances de Mahalanobis**. La première ACP va ainsi donner les directions dans l'hyper-volume écologique qui permettent de séparer la variance de la niche standardisée en composantes toutes orthogonales. Puis, la structure de corrélation selon ces axes est ôtée en transposant la variance de tous les axes sur un seul, et une deuxième ACP est réalisée sur cette nouvelle structure. Cette deuxième ACP renvoie les combinaisons linéaires des covariables environnementales, **de sorte que la niche soit la plus étroite par rapport à la largeur du nuage de points disponibles** (voir Calenge et al. 2008).

Même dans le cas d'un faible nombre de covariables environnementales disponibles, il sera fructueux de procéder à l'analyse de sélection d'habitat avec cette méthode, car les ACP réalisées dans la MADIFA vont permettre de synthétiser des informations indépendantes, **sans corrélation entre les axes**, ce qui n'est généralement pas le cas avec les covariables brutes, souvent corrélées (au moins partiellement) même si elles ne sont pas nombreuses. Procéder à des conclusions de sélection d'habitat directement avec ces variables brutes résulterait ainsi en une perte de pouvoir explicatif des données. Dans le cas général, **l'immense majorité de l'information** (80 à 99% de la variance totale) **sera rassemblée sur le seul premier axe de la deuxième ACP**.

La sélection d'habitat ainsi modélisée repose en grande partie sur **l'habitat défini comme disponible** pour l'animal. Cette surface va en effet jouer sur la fenêtre de variance rencontrée par le modèle, qui conclut sur une plus ou moins grande **spécialisation** de l'organisme du point de vue de son **habitat réalisé**. Dans notre étude, nous avons systématiquement défini cet habitat disponible comme le rectangle ayant pour dimension latitudinale, **l'extension maximale en latitude** de la distribution observée, et pour dimension longitudinale, **le double de l'extension longitudinale** observée depuis la colonie (Figure 14). Deux faits ont guidé ces choix méthodologiques. Tout d'abord, dans les milieux bien

stratifiés du nord au sud du point de vue thermique (tels que l'Océan Indien sud), l'extension **latitudinale observée reflète à grande échelle le preferendum thermique de l'espèce** : on ne la trouve ni dans les eaux plus chaudes, au nord, ni dans les eaux plus froides, au sud. L'habitat réellement disponible pour cette espèce se situe donc **dans cette gamme observée**, et choisir un rectangle plus étendu en latitude conduirait à spécialiser artificiellement l'espèce au sein d'un ensemble qui ne lui est en réalité pas entièrement disponible. Au niveau longitudinal en revanche, la distribution observée reflète un **choix** pris par les animaux **au sein de la gamme disponible**. Il a donc fallu recréer l'environnement total disponible avant que les animaux ne fassent ces choix, en reportant les capacités observées de déplacement des animaux **dans la direction opposée à celle observée**.

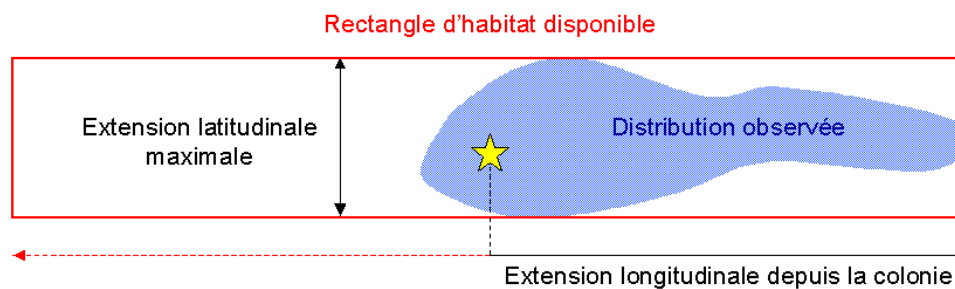


Figure 14. Schéma du procédé de délimitation de l'habitat disponible : l'étoile représente la colonie de départ, à partir de laquelle on calcule l'extension en longitude de la distribution observée

Pour résumer, parmi la multitude de méthodes existantes pour l'analyse de la niche écologique, **nous avons choisi la MADIFA pour trois raisons**. Tout d'abord, parce que ce type d'analyses factorielles (comme l'ENFA, voir Hirzel et al. 2002, Basille et al. 2008, Calenge & Basille 2008, Skov et al. 2008) est idéal pour l'exploration des espaces multidimensionnels, particulièrement pour visualiser la structuration des données, ce qui est le but de l'étude des relations espèce-environnement. **Les patrons du système niche-environnement identifiés par l'analyse peuvent directement être reliés aux choix (sélection d'habitat) ou aux exigences (caractéristiques de la niche) de l'espèce envers son environnement**. Deuxièmement, tandis que de nombreuses méthodes modélisent uniquement la relation espèce-environnement, la MADIFA quant à elle **mesure si un habitat est favorable ou non en prenant en compte la disponibilité environnementale sur l'aire entière d'échantillonnage de la niche**, et procure donc une meilleure précision pour les prédictions. Il a ainsi été montré que parmi six méthodes de modélisation de l'habitat favorable, toutes adaptées à des données de type présence uniquement, la MADIFA se classait parmi les deux méthodes capables à partir d'une partie seulement du jeu de données connu de reproduire le plus fidèlement la distribution de l'ensemble de celui-ci (Tsoar et al. 2007). Enfin, cette méthode est **très facile d'accès** : elle se compile sur un logiciel gratuit et répandu (package "adehabitat" pour R, téléchargeable gratuitement, avec démonstrations et aide directe), est extrêmement simple à implémenter, et ses résultats sont transparents et principalement graphiques.

3- Résultats

Dans cette partie nous allons présenter succinctement les apports majeurs de nos travaux à leur champ disciplinaire. Huit sous-parties seront distinguées, chacune ayant fait l'objet d'une publication scientifique internationale ou visant cet objectif (manuscrits complets rassemblés en Annexes A). Dans chacun de ces chapitres, un bref aperçu du contexte scientifique sera donné et les méthodes mentionnées, avant de présenter les résultats. L'ensemble des figures et tableaux chiffrant ces résultats sont consultables en Annexes, où l'on retrouvera ces études présentées dans le même ordre. En conclusion de chaque chapitre, un message synthétique sera énoncé et les perspectives évoquées.



Figure 15. Arrivée des gorfous sauteurs d'Amsterdam sur leurs colonies après l'exode inter-nuptial (JB Thiebot)

3.1 Exploitation des données issues des GLS : nécessité d'une méthodologie adaptée

Article 1: Thiebot J.-B., Pinaud D. (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. *Endangered Species Research*, 10: 341–353

Dans ce chapitre est synthétisée l'étude à but méthodologique réalisée en début de thèse : se conférer à l'article complet en Annexe A1. Cette étude montrait la nécessité d'un développement des outils existants afin de répondre aux attentes concernant les données disponibles.

3.1.1 Contexte et objectifs

Face aux nombreuses difficultés de suivre à distance les animaux marins sur de longues durées en hiver, particulièrement chez les espèces plongeurs, le développement de GLS ultra-miniaturisés a constitué une avancée technologique remarquable. Cette technique présente en effet de nombreux avantages ; toutefois elle présente également des inconvénients de taille. Notamment, les localisations estimées par cette technique sont bien moins précises que par télémétrie satellitaire par exemple, notamment autour des périodes d'équinoxes. De plus, plusieurs facteurs (saison, latitude, couverture nuageuse, pollution lumineuse, ombrage, orientation du capteur, comportement de l'animal) peuvent atténuer le signal lumineux mesuré. Enfin, les estimations de localisation peuvent être biaisées par d'autres sources que la mesure de lumière (vitesse de déplacement de l'animal, dérive du chronomètre). L'ensemble de ces facteurs limite l'exploitation écologique des données de géo-localisation. L'objectif principal de ce travail était donc d'**augmenter le pouvoir informatif de ces données en écologie**. Trois objectifs étaient fixés : (1) **corriger** plutôt que rejeter les estimations douteuses, (2) **automatiser** le processus d'estimation afin de diminuer le coût en temps de ces estimations et améliorer leur reproductibilité, et (3) déterminer la **vraisemblance** spatiale des estimations afin d'adapter les inférences d'utilisation d'habitat par les organismes à une échelle optimale.

3.1.2 Description de la méthode

Plutôt que de développer un nouvel outil, nous nous sommes basés sur le très pointu package "tripEstimation" pour R, qui implique des **modèles "espace-état"** (lire Patterson et al. 2008 pour une synthèse) permettant d'estimer la vraisemblance de localisation d'un animal. De plus, la température des océans décroissant en allant vers les pôles, l'incorporation de la **température** comme un estimateur supplémentaire de la latitude promettait d'être fructueuse : nous avons donc ajouté cette étape. Nous montrons ici l'application de cette méthode sur un cas particulièrement intéressant de déplacement animal (migration d'inter-reproduction de gorfous macaroni suivis depuis Kerguelen), puisque ce dernier n'aurait pas pu être obtenu autrement que par la géo-localisation, et recoupe deux périodes d'équinoxe.

À partir de paramètres de base entrés (notamment les dates, lieux de l'étude et caractéristiques du mouvement de l'animal), le package "tripEstimation" lance un modèle de géo-localisation, avec les signaux de lumière comme mesures du système à modéliser. Sous la forme d'un **filtre de Kalman**, ce modèle va fournir des vraisemblances de localisation pour chaque point de la grille spatiale totale (approche probabiliste des estimations de localisation). Dès que des points de départ valides sont trouvés, les inférences des localisations suivantes ont été effectuées via des **chaînes de Markov-Monte Carlo**. Ce processus représente le cœur de la méthode : ces chaînes constituent en effet une approche Bayésienne de simulation qui permet de faire des inférences sur les états et paramètres inconnus dans le modèle en simulant des valeurs conditionnées par les valeurs précédemment générées, jusqu'à ce que la chaîne converge vers une distribution ("posterior"). Le processus peut rencontrer plusieurs solutions spatiales, ce qui amène à l'intérêt de combiner d'autres estimateurs : la **correspondance avec des températures de surface** mesurées au même moment par satellite, ainsi qu'un masque interdisant les localisations terrestres. Ces masques interviennent dans le même modèle, et non pas sous la forme de filtres appliqués successivement, de manière à ne produire qu'une seule fois des estimations de localisation. Du côté des données mesurées, il a fallu veiller à filtrer les enregistrements de température aberrants, afin d'éviter de nuire aux estimations de latitude. Nous avons également incorporé un paramètre "ecart" qui permet de **faire varier le poids donné à la température** dans l'estimation de localisation. Enfin, il est important de noter que le processus d'affinement de la latitude par concordance de température est **facultatif** dans le modèle ; ainsi cette méthode peut également être utilisée avec des données issues d'appareils non pourvus d'enregistreurs de température.

3.1.3 Résultats et discussion de ce chapitre

Une application montre l'effet respectif de chaque contrainte spatiale ajoutée aux calculs d'estimation : à partir d'un trajet brut, peu réaliste, obtenu principalement à partir des niveaux de lumière, on obtient un trajet plus lissé suite au filtre de Kalman (Figure 1 de l'Annexe A1). L'ajout de la contrainte de température permet quant à elle de **réduire l'extension latitudinale** du trajet. Lorsque toutes les contraintes prises en compte sont appliquées, l'étendue spatiale de vraisemblance s'élevait à 114 ± 28 km en longitude et 113 ± 41 km en latitude, ces moyennes étant similaires mais la variabilité supérieure en latitude, due à l'incertitude supérieure lors des équinoxes (moins d'estimateurs disponibles). Les estimations faites par les 1000 simulations peuvent être sauvegardées et affichées ensemble afin de refléter (1) l'extension en latitude et longitude des localisations **vraisemblables** tout au long du trajet étudié (Figure 2 de l'Annexe A1) et (2) les zones d'**utilisation majeure de l'habitat** par les animaux, sous forme de **densités d'estimations** (Figure 4 de l'Annexe A1).

La procédure d'ajustement de l'estimation de la latitude par concordance avec une mesure externe de température a eu pour effet majeur de réduire notablement l'extension latitudinale du trajet. La raison en est le déplacement longitudinal des oiseaux étudiés : ceci modifie la durée de jour mesurée, qui va affecter l'estimation de la latitude. En apportant la contrainte supplémentaire d'estimation par la température, ce biais inhérent à la géo-localisation peut donc être évité, particulièrement dans les régions

océaniques bien structurées thermiquement. Toutefois, un inconvénient lié à cet estimateur réside dans le fait que les températures de la mer sont légèrement supérieures le long des côtes, ce qui est bien enregistré par les appareils des animaux mais pas distinguable à l'échelle utilisée sur les fichiers de mesures satellitaires. En conséquence, les trajets produits ont tendance à partir vers le nord, où le modèle trouve une meilleure concordance de température avec les eaux plus éloignées du pôle.

En résumé, les objectifs de ce développement méthodologique ont donc été atteints : premièrement, l'utilisation d'outils de vraisemblance dérivés d'une combinaison d'estimateurs a permis d'éviter de produire des localisations aberrantes, ce qui permet de **conserver toutes les localisations produites**. La période d'équinoxe ainsi que le comportement plongeur de l'animal étudié ne se sont pas avérés être des obstacles insurmontables pour les estimations. Deuxièmement, cette méthode s'est avérée produire des **résultats reproductibles et moins coûteux en temps** demandé à l'observateur. Enfin, une perspective intéressante de ce travail est la disponibilité des distributions des posteriors tout au long du trajet : l'utilisation de cette méthode probabiliste permet donc à l'utilisateur d'**estimer la vraisemblance spatiale des trajets produits, localisation par localisation**. La production de ces estimations de vraisemblance est cruciale en écologie puisqu'elle va permettre de travailler sur les trajets **à l'échelle spatiale ad hoc**, en intégrant directement l'incertitude liée aux localisations, ce qui va être particulièrement important afin de procéder à des corrélations avec des variables environnementales.

En conclusion, la méthode présentée ici a largement atteint ses objectifs. Dans un cadre de recherche appliquée à la conservation des espèces, cette méthode contribue à améliorer l'exploitation écologique des masses de données accumulées aujourd'hui suite à la popularité de la technique de géo-localisation.

3.2 Première détermination de l'aire d'hivernage des gorfous macaroni

Article 2: Bost C.-A., Thiebot J.-B., Pinaud D., Cherel Y., Trathan P.N. (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period ? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biology Letters*, 5: 473–476

Ce chapitre reprend les résultats documentant la zone utilisée entre deux périodes de reproduction par les gorfous macaroni, grâce à l'utilisation de la géo-localisation par la lumière. Ces résultats sont les premiers publiés sur des manchots sur la période inter-nuptiale complète : se conférer à l'article complet présentés en Annexe A2. L'article méthodologique précédent étant toujours en cours de publication au moment de la parution de la présente étude, il n'a pas été possible d'y faire référence : toutefois, la méthode employée pour estimer les trajets est celle décrite précédemment.

3.2.1 Contexte et objectifs

La distribution des oiseaux marins entre deux périodes de reproduction (durant l'hiver en général) est encore **très mal connue**. Cette lacune est préjudiciable car l'hiver est une période "clé" pour la survie des individus, adultes et juvéniles, confrontés à la raréfaction des ressources. Par ailleurs, de nombreuses espèces marines australes présentent une baisse de leurs effectifs, et il est donc important de délimiter les **zones océaniques dont ils dépendent**, notamment en termes de productivité marine et d'activité des pêcheries. Le manque d'information sur la distribution des oiseaux marins durant l'hiver est particulièrement remarqué chez les **manchots**, alors que ceux-ci représentent 90% de la biomasse aviaire dans la partie australe des océans. Ici nous nous sommes focalisés sur le **gorfou macaroni**, le consommateur le plus important parmi les oiseaux marins de la planète. En couplant une approche par **géo-localisation** à l'**analyse des isotopes stables**, nous avons cherché à savoir **où ces animaux sont distribués et quelle est leur niche trophique durant l'hiver**.

3.2.2 Méthodes et résultats

Cette étude a concerné 21 animaux suivis à Kerguelen, équipés de GLS et marqués comme décrits précédemment, en avril 2006. Des données spatiales de la concentration de chlorophylle *a* totale en surface ont également été utilisées afin d'évaluer la productivité primaire des zones majoritairement utilisées durant l'hiver. Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote ont été mesurés à partir du sang total échantillonné sur les animaux à leur retour sur la colonie en octobre 2006.

La masse corporelle des animaux à leur retour était de 5005 ± 267 g pour les mâles ($n = 7$) et 3744 ± 140 g pour les femelles ($n = 5$). Les enregistrements de température des appareils ont mis en évidence que le départ des animaux se faisait entre le 9 avril et le 15 mai, et que ces derniers restaient alors en mer durant environ 6 mois (190 ± 14 j). Leur retour à la colonie s'est effectué **de manière très**

synchrone (date moyenne : 24 octobre \pm 6 j). Une fois en mer, les oiseaux ont rapidement quitté les environs de la colonie et se sont tous dirigés vers l'est (Figure 1 de l'Annexe A2). Globalement, ils ont tous réalisé une **migration de grande échelle**, avec un rayon maximal moyen s'élevant à 2416 ± 1008 km ; ce point a été atteint en 109 ± 34 j. La distance minimale couverte horizontalement par les oiseaux a été en conséquence très élevée ($10\,430 \pm 1277$ km). Leur vitesse moyenne de déplacement s'est révélée variable sur l'ensemble de la période. **Elle était minimale durant les mois de juillet et août et maximale durant la migration de retour des oiseaux, en octobre et novembre** (Figure 2 de l'Annexe A2). Au plan géographique, le suivi des gorfous a indiqué l'utilisation majoritaire d'une étroite bande latitudinale, entre 47 et 49°S, dans le centre de l'Océan Indien sud (70 à 100°E) et plus à l'est (autour de 110°E). **La masse d'eau correspondante à cet habitat est la zone polaire frontale (PFZ)**, limitée au nord par le front subantarctique et au sud par le front polaire, où les gorfous ont passé 81.9% de leur temps. La concentration en chlorophylle s'est révélée basse sur toute la zone de distribution des gorfous, sans différence significative entre les zones les plus et les moins utilisées. **Aucune différence significative n'est aussi apparue entre les sexes**, au niveau du nombre moyen de jours passés en mer, distance minimale parcourue, éloignement maximal, vitesse moyenne et maximale. En revanche, selon les individus **deux types de mouvements ont pu être distingués** (Figure 2 de l'Annexe A2) : la plupart des manchots ($n = 7$) se sont dirigés vers l'est, et ont effectué une migration principalement longitudinale, au sein de la PFZ, dans des eaux de surface de 2 à 6°C. Les autres individus ($n = 5$) ont migré nettement moins loin, et davantage vers le sud que les précédents, vers des langues d'eau plus froides (1°C). Les valeurs de **ratio isotopique** en carbone et en azote au retour des animaux atteignaient respectivement en moyenne -21.4 ± 0.3 et 7.6 ± 0.6 ‰, **sans différence significative** au sein de chacune **entre les sexes**.

3.2.3 Discussion de ce chapitre

Nous avons montré ici qu'il est désormais possible de suivre le trajet en mer de manchots sur l'ensemble de leur période inter-nuptiale grâce à l'utilisation de la géo-localisation, avec une perturbation minimale. Les études ayant envisagé d'étudier les déplacements hivernaux par télémétrie satellitaire avaient jusqu'alors été confrontées à des suivis incomplets.

Un premier résultat majeur est que **tous les oiseaux étudiés ont montré un comportement migratoire** similaire. En quittant Kerguelen, les gorfous macaroni se sont tous dirigés vers l'est. Aucun d'entre eux n'a franchi la limite nord de l'Océan Austral ni n'est descendu plus au sud, vers la glace de mer dérivante : au contraire, **tous sont demeurés majoritairement dans la zone polaire frontale, et sans aucun retour à terre durant l'ensemble de la période étudiée**.

Un deuxième résultat important est que les gorfous macaroni ont montré un déplacement **d'une échelle étonnamment large durant l'hiver**. À notre connaissance, cette étude est la première à mettre en évidence l'importance d'une large zone océanique dans le centre de l'Océan Indien austral pour l'alimentation d'un prédateur supérieur. Les gorfous ont clairement **ralenti** leur nage au voisinage de leur éloignement maximal de Kerguelen durant l'hiver, ce qui correspond vraisemblablement à une

intensification de leur effort de prospection alimentaire dans la région centrale de l’océan Indien austral. Cette région ne présentait pas une concentration en chlorophylle supérieure à celle généralement observée à cette époque dans l’Océan Indien austral. Cependant, de faibles niveaux de productivité biologique n’empêchent pas que la zone soit localement riche en proies, puisque les productions primaire et secondaire marines peuvent très bien être découplées spatialement.

Les **valeurs de $\delta^{15}\text{N}$** du sang des oiseaux échantillonnés à leur retour à Kerguelen au printemps étaient basses et identiques à celles des poussins nourris de crustacés en été. Notre étude suggère donc que **les oiseaux étudiés se sont nourris de crustacés à la fin de l’hiver** (entre mi-août et mi-octobre), probablement des espèces de macro-zooplancton les plus abondantes du domaine subantarctique. Il est important de noter que ces oiseaux étaient distribués **trop au nord pour pouvoir se nourrir du krill Antarctique** *Euphausia superba* durant l’hiver.

Malgré un fort dimorphisme sexuel, les gorfous macaroni n’ont montré **aucune différence selon le sexe** dans cette étude : ainsi mâles et femelles passent l’hiver austral dans les mêmes régions et se nourrissent des mêmes proies. Une étude isotopique récente (Cherel et al. 2007) a mis en évidence deux stratégies hivernales pour cette espèce, avec la plupart des individus dispersant dans la zone polaire frontale et le domaine subantarctique, et quelques autres dans les eaux plus froides : nos données vont dans le même sens.

En conclusion, ce travail met en évidence **l’importance de la PFZ durant l’hiver pour les gorfous macaroni**, confirmant l’importance de ce domaine océanique pour les prédateurs supérieurs durant l’été. La mise en évidence de ces zones d’importance est **une étape décisive** pour une meilleure compréhension de l’habitat dont dépend ce prédateur tout au long de l’hiver, afin de le protéger efficacement.

3.3 Ségrégation spatiale chez deux populations voisines de gorfous macaroni en hiver

Article 3 : Thiebot J.-B., Cherel Y., Trathan P.N., Bost C.-A. (2010) Inter-population segregation in the wintering areas of macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series* (sous presse)

L'habitat ciblé par le gorfou macaroni durant hiver est désormais documenté (chapitre 3.2). Au-delà de cette description, le présent chapitre compare chez la même espèce les stratégies de migration hivernale selon la localité. Nous nous sommes basés sur la comparaison de la distribution spatiale et de la niche trophique de ces oiseaux en hiver, entre deux années successives depuis le même site, et entre deux sites voisins durant la même année. Ces résultats spectaculaires sont en cours de publication : se reporter au manuscrit en Annexe A3.

3.3.1 Contexte et objectifs

La problématique fondamentale de cette étude est de déterminer quelles sont les zones océaniques les plus favorables disponibles durant l'hiver pour les prédateurs supérieurs. Le modèle d'étude était le gorfou macaroni, suivi durant l'hiver, une période durant laquelle il est dégagé des contraintes liées à la reproduction. Nous avons cherché à savoir si les zones ciblées par ces prédateurs sont (1) **prédictibles d'une année sur l'autre**, et (2) **distribuées de manière homogène**. Nous avons utilisé la géolocalisation couplée à l'analyse des isotopes stables afin de connaître l'habitat et la niche trophique de ces animaux durant l'hiver. Nous avons comparé pour la première fois des données entre des oiseaux suivis à une **même localité** sur **deux années** successives, et entre **deux localités** voisines la **même année**.

Les oiseaux marins d'une même localité présentent généralement une distribution en mer très cohérente et une fidélité aux sites fréquentés ; au contraire, des oiseaux congénères issus de localités différentes présentent souvent des distributions contrastées (Grémillet et al. 2004, Phillips et al. 2005, Trathan et al. 2006). En conséquence, il était logique de s'attendre à ce qu'une **niche écologique constante** soit ciblée par ces animaux, et que les oiseaux soient **ségrégués dans l'espace** mais exploitent **les mêmes sites** d'année en année.

3.3.2 Méthodes et résultats

Un total de **30 trajets hivernaux** complets de gorfous macaroni a été obtenu, entre les oiseaux suivis à Kerguelen en 2006 et 2007, et ceux suivis à Crozet en 2007. Huit variables environnementales ont été utilisées pour caractériser leur habitat hivernal : la bathymétrie et son gradient, la température de surface de la mer et son gradient, les anomalies de température de surface, la concentration en chlorophylle *a* en surface, la profondeur moyenne de la couche de mélange et l'énergie cinétique de surface lié à l'activité tourbillonnaire.

L'étude a confirmé un déplacement à **très large échelle** des gorfous macaroni durant l'hiver (Figure 1 de l'Annexe A3), avec une distance minimale parcourue par les individus de près de 10 000 km en moyenne. **Tous les animaux ont utilisé majoritairement la PFZ** (60–70% du temps), **sans différence entre les sites et les années** (Figure 2 de l'Annexe A3). Un résultat important est que **d'une année sur l'autre**, les animaux de Kerguelen étaient distribués **de manière très similaire** (très fort recouvrement des deux distributions, UDOI = 0.82) tandis que **durant la même année**, ceux de Crozet et Kerguelen étaient **totalement ségrégés dans l'espace** sur l'ensemble de la période hivernale (UDOI = 0). Le fait que ces deux dernières populations soient si distinctement séparées, avec des directions de dispersion opposées, est d'autant plus remarquable que les deux localités sont **proches** (1450 km) et que le recouvrement des deux distributions eût donc pu être élevé (UDOI théorique = 0.22).

Le déplacement des animaux était d'environ 50.9 km/j (42.8–69.0). Cette mobilité s'est révélée variable entre les mois (Figure 3 de l'Annexe 3), avec un **minimum de déplacement mensuel se produisant en Juillet pour les trois populations**, et un **maximum durant la migration de retour (Octobre–Novembre)**. Durant leur période de mobilité minimale, soit au cœur de l'hiver, tous les animaux, ont prospecté des eaux de température **comprise entre 3.0 et 3.5°C** (Figure 4 de l'Annexe 3), quelque soit leur localité d'origine et l'année d'échantillonnage. Les autres paramètres environnementaux ont révélé une influence moins claire.

L'écologie trophique s'est révélée **similaire entre les sites et les années**, et son étude a confirmé la suggestion de prédation sur des essaims de **petits crustacés** (tels que les euphausiacées *Euphausia vallentini* et *Thysanoessa* spp., et des amphipodes *Themisto gaudichaudii* et *Primno macropa*) à la fin de l'hiver ($\delta^{15}\text{N}$ proche de 7.5 ‰). Les rapports isotopiques du carbone ont quant à eux confirmé l'utilisation généralisée de la **zone polaire frontale** par les animaux ($\delta^{13}\text{C}$ proche de -21.5 ‰).

3.3.3 Discussion de ce chapitre

Cette étude pionnière **confirme et généralise les résultats précédents** (chapitre 3.2, Annexe A2) et a apporté deux nouveaux éléments majeurs. Tout d'abord, les gorfous macaroni montrent une **forte fidélité inter-annuelle à leur site d'hivernage, à l'échelle de la population** (Kerguelen 2006 et 2007). Ensuite, les distributions des oiseaux de Kerguelen et celle des oiseaux de Crozet ont été **absolument distinctes durant la période d'inter-reproduction 2007**. Nos résultats (Figures 1, 3 et 4 de l'Annexe A3) suggèrent que les gorfous macaroni exploitent des sites d'approvisionnement hivernaux qui sont **prédictibles**. En effet, ils concentrent leur effort de prospection dans un rayon restreint de leur dispersion potentielle. Enfin, il est à signaler qu'aucun oiseau n'est revenu à terre durant les 6 mois de la période d'inter-reproduction, conformément aux observations effectuées depuis les colonies (Warham 1975) et aux données de plongée disponibles (Green et al. 2005).

Le fait que les gorfous macaroni de Kerguelen ont migré vers l'est de manière cohérente durant l'hiver, au sein d'une année et entre deux années successives, suggère une **fidélité** au site d'alimentation

chez cette espèce **en hiver comme en été** (Trathan et al. 2006). De manière plus générale, la fidélité au site d'hivernage avait été montrée chez certains oiseaux volants (Phillips et al. 2005), mais pas chez les oiseaux plongeurs, ayant un **impact potentiellement bien supérieur sur les ressources marines** que les précédents. De plus, le schéma très cohérent obtenu pour les individus de Kerguelen suggère un **faible effet de la compétition intra-spécifique** sur l'exploitation des ressources. En conséquence, on s'attend à ce que la partie de la zone polaire frontale située à l'est de Kerguelen soit l'hôte d'une **forte productivité biologique**, capable d'accueillir jusqu'à des millions de manchots ainsi que d'autres prédateurs supérieurs. Selon la théorie (Mueller & Fagan 2008), ce secteur de nutrition très profitable doit également être **prédictible**, sans pour autant être permanent au cours de l'année. Les températures enregistrées par les GLS suggèrent par ailleurs que le gorfou macaroni est une espèce **spécialiste** du point de vue thermique, et utilise un **spectre de températures réduit et prédictible** durant l'hiver, lié à sa fidélité à une masse d'eau aux caractéristiques particulières.

Dans notre étude, les oiseaux se sont distribués en latitude de manière prédictible entre les sites, même si ceux de Crozet étaient davantage dispersés. En revanche, la distribution longitudinale des oiseaux était **totale et distincte** entre les sites, ceux de Kerguelen dispersant vers l'est et ceux de Crozet majoritairement vers le sud-ouest. La zone séparant les deux archipels était donc quasiment vide d'oiseaux suivis, ce qui suggère une faible disponibilité en proies dans cette zone, puisque les animaux prélèvent tous le même type de proies. Ainsi, les ressources marines accessibles aux prédateurs seraient distribuées de manière **hétérogène** dans le sud de l'Océan Indien durant l'hiver, sans que la concentration de chlorophylle *a* en surface soit un bon indicateur de ces ressources. Enfin, la ségrégation spatiale observée peut être attribuée à **l'ajustement** spatial de niches de manière à réduire la compétition locale et ainsi augmenter la probabilité de succès d'approvisionnement. Notre étude montre ainsi que deux populations voisines de prédateurs majeurs peuvent se distribuer de manière **mutuellement exclusive** dans l'espace lorsqu'ils sont dégagés des contraintes de reproduction, et avoir la **même niche trophique** : ceci renforce l'idée de **parcimonie** dans les mécanismes de ségrégation écologique (Wilson 2010).

En conclusion, cette étude démontre l'existence de **stratégies migratoires très différentes** chez des oiseaux plongeurs de colonies différentes, vers la **même zone océanographique**. Notre étude souligne également que la PFZ est une aire de nourrissage majeure des prédateurs supérieurs durant l'hiver. La fidélité inter-annuelle à cet habitat est une évidence que ce dernier est très **favorable et prédictible**, tandis que les distributions distinctes des animaux provenant de sites différents suggère une **forte hétérogénéité** de ces habitats favorables dans le sud de l'Océan Indien.

Il serait à présent intéressant de connaître les aires d'hivernage de gorfous provenant d'**autres sites** (comme les îles Marion et Heard, voisines respectivement de Crozet et Kerguelen, qui abritent des populations très importantes de cette espèce), afin d'évaluer les mécanismes de ségrégation mis en place à **l'échelle d'un océan**. Connaître ces autres aires d'hivernage permettrait d'**affiner nos conclusions** sur la distribution des ressources marines et leurs capacités d'accueil de prédateurs. Cela améliorerait enfin nos connaissances sur les facteurs régissant la distribution du gorfou macaroni, une espèce dont l'habitat est à protéger en priorité.

3.4 Ségrégation dans l'espace et dans le temps des zones d'hivernage chez trois populations de gorfous sauteurs

Article 4: Thiebot J.-B., Cherel Y., Trathan P.N., Bost C.-A. Winter tracking of rockhopper penguins depicts population-based foraging segregation in oceanic seabirds during the inter-breeding period (soumis à *Journal of Animal Ecology*)

L'étude précédente a montré une large variabilité des schémas de migration inter-site chez le gorfou macaroni (chapitre 3.3). Par conséquent, connaître précisément les zones d'hivernage chez les gorfous sauteurs devait également être basé sur une étude comparant plusieurs sites, notamment en raison de leur statut de conservation beaucoup plus préoccupant que les macaroni. En revanche, une approche inter-annuelle paraissait moins prioritaire étant donné le peu de variabilité des paramètres de migration observée chez le gorfou macaroni au sein d'un même site entre deux années (chapitre 3.3). Dans ce chapitre, nous nous sommes donc attachés à identifier et caractériser les zones d'hivernage chez les gorfous sauteurs (*E. filholi* et *E. moseleyi*) en 3 localités (cf. manuscrit complet en Annexe A4). Il s'agissait de mesurer combien les zones d'hivernage des populations échantillonnées se recoupaient dans l'espace, et comment la co-existence était possible au sein d'un même genre de prédateurs aviens.

3.4.1 Contexte et objectifs

En dehors de la période de reproduction, les animaux présentant une stratégie d'approvisionnement depuis un point central sont supposés se disperser sur un **plus large** domaine que durant la période de reproduction, cette dernière contraignant leur budget-temps. L'étude de la période inter-nuptiale, durant laquelle les animaux sont affranchis de la nécessité de revenir à terre, permet donc de **dégager les paramètres de la niche écologique** et les **mécanismes de ségrégation** prédits dans le but de limiter la pression de compétition. Nous avons donc comparé **durant la même année** la distribution en mer de **3 populations** de gorfous sauteurs *Eudyptes sp.* en période inter-nuptiale, à partir de sites voisins dans le sud de l'Océan Indien. Nous avons ainsi comparé leur **phénologie de migration**, leur **utilisation des habitats marins** et leur **écologie trophique**. Cette approche comparative a eu pour but de révéler des mécanismes de **ségrégation dans les ressources temporelles, spatiales et alimentaires**. Cette comparaison s'est faite à **3 niveaux** : **entre individus d'une même population, entre populations voisines d'une même espèce, et entre populations voisines d'espèces jumelles**.

3.4.2 Méthodes et résultats

Nous avons utilisé une combinaison de suivi télémétrique par géo-localisation et d'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote sur 3 populations de gorfous sauteurs durant la même période inter-nuptiale 2007. A Crozet et Kerguelen, le gorfou sauteur subantarctique de l'est *E. filholi* a été étudié, tandis que l'espèce jumelle subtropicale, *E. moseleyi*, était suivie à Amsterdam.

Un total de **36 trajets complets** a été obtenu. Les 3 populations ont montré des déplacements inter-nuptiaux de **grand rayon** (moyenne par population entre 946 ± 264 à 2520 ± 635 km) et **plus ou moins directionnels** selon les populations (Figure 1 de l'Annexe A4). Tous les animaux suivis ont exploité des **eaux océaniques profondes**, de 3000 à 3500 m, **à proximité du front subantarctique** (SAF, Figure 2 de l'Annexe A4), **sans aucun retour à la colonie**.

Au sein de chaque population, des patrons de migration **cohérents** ont généralement été observés entre tous les individus et selon le sexe. Seule la population de Kerguelen a montré deux types de stratégies individuelles marquées (Figures 3 et 4 de l'Annexe A4).

Entre les populations de la même espèce, les comparaisons ont révélé des schémas de migration **contrastés** et une utilisation d'habitat similaire. Une **ségrégation absolue dans l'espace** a été observée **entre les deux populations synchrones** de *E. filholi* suivies à Crozet et Kerguelen, alors que théoriquement les domaines vitaux de ces deux populations auraient pu fortement se recouper (UDOI théorique = 0.61). Les animaux de Crozet sont globalement partis vers l'ouest, tandis que ceux de Kerguelen se sont dirigés vers l'est ou le nord-est. Ces deux populations ont aussi montré une **niche isotopique similaire** à la fin de l'hiver ($\delta^{15}\text{N}$ proche de 8.1 ‰).

Les deux populations d'espèces jumelles (animaux de Kerguelen et Amsterdam) ont au contraire montré un **recoupement spatial marqué** de leurs aires d'hivernage (UDOI = 0.33), lié au départ vers le sud-est des animaux d'Amsterdam. De manière intéressante, un **délai** d'environ 2 mois dans l'utilisation de ces secteurs leur permettait **d'éviter presque complètement** le recoupement effectif de leurs domaines vitaux (Figures 3 et 4 de l'Annexe A4). De plus, l'espèce subtropicale a présenté une niche isotopique différente ($\delta^{15}\text{N}$ = 12.5 ‰).

3.4.3 Discussion de ce chapitre

Notre étude illustre de manière claire les **mécanismes écologiques de ségrégation** existant à l'échelle de populations voisines, favorisant leur co-existence. Cette étude souligne une **faible spécialisation individuelle** au sein de chaque population, mais des **traits contrastés au niveau populationnel**, avec une **ségrégation absolue dans l'espace** entre deux populations voisines d'une même espèce, et un **recoupement spatial** de la distribution de deux populations voisines de deux espèces jumelles et décalées dans leur cycle de reproduction.

Dans notre étude, tous les manchots ont semblé se déplacer en concentrant leur effort de prospection dans des **directions** bien définies, vers un secteur **prédictible**. La SAZ, ou plus généralement les environs du SAF étaient apparemment les structures océaniques ciblées, à l'ouest de Crozet et à l'est de Kerguelen. Il est important de signaler ici que, jusqu'à nos travaux, les gorfous sauteurs étaient considérés comme des oiseaux côtiers (Stahl et al. 1985, Brown 1987, Ridoux 1994, Tremblay & Cherel 2003).

L'écologie alimentaire des animaux étudiés montre que **des populations d'une même espèce exploitant des milieux distincts peuvent se nourrir des mêmes proies**, ce qui est en accord avec la théorie (Schoener 1986). Dans notre étude, les oiseaux de Crozet et Kerguelen ont fréquenté des habitats aux caractéristiques similaires : leur répartition correspond à **une même niche trophique, dans des**

zones distinctes. La comparaison de l'écologie trophique des gorfous de Kerguelen et d'Amsterdam est par ailleurs hasardeuse à cause du fait que les marqueurs trophiques n'ont pas le même niveau basal puisqu'ils sont issus de masses d'eau différentes. Toutefois, il est connu que le gorfou sauteur subtropical se nourrit partiellement de calmars, donc à un niveau trophique supérieure à l'espèce subantarctique, qui se nourrit uniquement de petits crustacés et poissons (Tremblay & Cherel 2003). Par ailleurs, les paramètres d'habitat recherchés par les gorfous d'Amsterdam ont **différé notablement** de ceux ciblés par les individus de Kerguelen, **bien que ces zones se recoupent.** Ceci suggère un changement environnemental saisonnier majeur et cyclique dans ces zones.

La cohérence des patrons de migration observés reflète que **la compétition intra-spécifique** a probablement peu d'influence à l'échelle de la population sur la distribution des animaux, et qu'elle n'est donc **pas à l'origine de la distribution mutuellement exclusive** des oiseaux de Crozet et de Kerguelen. Au contraire, l'aptitude de ces animaux à modifier la composition relative de leur régime alimentaire suggère que la zone comprise entre Crozet et Kerguelen, qui semble vide de gorfous, est **défavorable** sur le plan trophique. Des courants océaniques de force moindre au voisinage de Crozet permettraient peut-être le départ des animaux de cette localité à contre-sens de l'ACC. Toutefois, les populations de Crozet et Kerguelen semblent avoir des traits d'histoire de vie différents sur le plan migratoire : des **historiques contrastés** de leur environnement respectif pourraient en être l'origine. D'autre part, notre étude suggère que la **spéciation récente** du gorfou subtropical et sa colonisation d'un nouveau milieu, différent, serait à la base d'une phénologie reproductrice et migratoire décalée, permettant l'exploitation de zones géographiques recoupant celles ciblées par les gorfous subantarctiques et peut-être d'autres prédateurs.

Une perspective intéressante serait de déterminer où les populations voisines de celles étudiées (îles Marion et Heard) se distribuent durant la période inter-nuptiale, afin **d'affiner nos prédictions** sur les mécanismes de ségrégation des populations et sur les zones pélagiques favorables pour ces animaux durant l'hiver. La connaissance de la **productivité de ces zones** est d'importance capitale pour comprendre la baisse dramatique des effectifs de gorfous dans le monde (Crawford et al. 2006, 2009, Cuthbert et al. 2009).

3.5 Partage des ressources au sein de la communauté des *Eudyptes* en période inter-nuptiale : un océan, plusieurs échelles écologiques

Article 5: Thiebot J.-B., Cherel Y., Crawford R.J.M., Trathan P.N., Bost C.-A. Space oddity: multi-scale segregation during winter in *Eudyptes* penguins on an ocean-scale (à soumettre à *PLoS One*)

Les chapitres précédents 3.2, 3.3 et 3.4 ont mis en évidence que la distribution en mer des gorfous durant la période inter-nuptiale présentait des schémas précis de ségrégation spatiale et, dans un cas, temporelle. Dans ce chapitre, nous avons adopté une approche transversale afin d'étudier le partage des ressources au sein du genre *Eudyptes*, à 4 échelles écologiques (cf. manuscrit en Annexe A5 et discussion générale).

3.5.1 Contexte et objectifs

Les gorfous (genre *Eudyptes*) forment un groupe relativement homogène, posant la question des **mécanismes de partage des ressources assurant leur co-existence**. Une étude récente (Cherel et al. 2007) basée sur l'analyse des isotopes stables a suggéré que durant l'hiver, les gorfous macaroni et sauteur ont des niches isotopiques distinctes. Dans notre étude nous avons cherché à **vérifier si une ségrégation spatiale accompagnait cette ségrégation de niche entre espèces**, en se basant sur **4 sites où vivent 3 espèces**. Nous avons notamment cherché à comprendre si une telle ségrégation spatiale pouvait résulter des **contrastes entre les sites au niveau de facteurs océanographiques, culturels, de niveaux de disponibilité alimentaire et/ou de stratégies individuelles**.

3.5.2 Méthodes et résultats

Nous avons étudié le gorfou macaroni et le gorfou sauteur subantarctique de l'est sur les îles Marion, Crozet et Kerguelen, et le gorfou sauteur subtropical sur l'île Amsterdam. Leurs déplacements durant la période inter-nuptiale étaient suivis par géo-localisation sur tous les sites à l'exception de Marion, où la télémétrie satellitaire par Argos a été employée. L'utilisation de la MADIFA a permis de comparer l'habitat hivernal ciblé par les différentes populations d'une même espèce.

Au total, **87 trajets ont été collectés, la plupart en 2007** (toutes les populations ont été échantillonnées au moins pour partie cette année). Malheureusement, les trajets obtenus par télémétrie satellitaire n'ont pas permis de suivre les animaux sur la durée entière de leurs trajets.

Au niveau de la communauté, les *Eudyptes* provenant de localités différentes se sont montrés bien ségrégués dans l'espace, à l'échelle d'un océan : **sur tous les couples possibles de localités**, seules les distributions des gorfous de **Marion** et de **Crozet** se recoupaient, ainsi que celles de **Kerguelen** et **d'Amsterdam** (Figure 1 de l'Annexe A5).

Au niveau des espèces sympatriques, un recoupement assez important existait dans les distributions en mer complètes des animaux suivis ($0.4 < \text{UDOI} < 0.5$). Toutefois, sur une base mensuelle ce recoupement s'est révélé fortement diminué, **particulièrement durant l'hiver** (Figure 2 de l'Annexe A5). Ainsi **les gorfous macaroni sont distribués systématiquement plus au sud que les gorfous sauteurs** (Figures 3 et 4 de l'Annexe A5), de manière très significative. Sur chaque localité, la direction prise au départ par les individus a été similaire entre les espèces sympatriques (Tableau 5 de l'Annexe A5). La force des **courants latitudinaux** n'était quant à elle **pas systématiquement supérieure** sur chaque site lors de la période de départ des gorfous macaroni par rapport à celle des gorfous sauteurs (Tableau 5 de l'Annexe A5), et ne permet donc pas d'expliquer la distribution plus australe du gorfou macaroni.

Au niveau populationnel :

- chez le **gorfou macaroni**, les 3 populations étudiées étaient bien **ségrégées dans l'espace**, avec un recouvrement partiel des longitudes utilisées par les animaux de **Marion** et ceux de **Crozet** (Figure 5a de l'Annexe A5). L'intensité des courants longitudinaux était différente entre tous les sites étudiés, à la période de départ des animaux (Tableau 7 de l'Annexe A5). La cartographie des habitats favorables durant l'hiver 2007 a révélé l'importance capitale des températures de surface sur la distribution de cette espèce (Tableau 8a de l'Annexe A5). **Les animaux de Crozet et de Kerguelen ont semblé sélectionner un même habitat hivernal** (Figure 7 de l'Annexe A5). Aucune donnée des animaux de Marion n'était malheureusement disponible pour cette période.

- chez le **gorfou sauteur *sensu lato***, des patrons très similaires ont été observés : les 4 populations étudiées ont utilisé des gammes de longitude **distinctes**, sauf en ce qui concerne les animaux de **Marion** versus **Crozet**, et ceux de **Kerguelen** versus **Amsterdam** (Figure 5b de l'Annexe A5). L'intensité des courants longitudinaux a là aussi été différente entre tous les sites étudiés à la période de départ des animaux, sauf entre Amsterdam et Crozet et entre Amsterdam et Kerguelen (Tableau 7 de l'Annexe A5). La cartographie des habitats favorables durant l'hiver 2007 a révélé ici l'importance des facteurs "concentration de surface en chlorophylle *a*" et "température de surface" pour la distribution des gorfous (Tableau 8b de l'Annexe A5). De la même manière que précédemment, **les animaux de Crozet et de Kerguelen ont semblé sélectionner un même habitat hivernal** (Figure 8 de l'Annexe A5), et aucune donnée des animaux de Marion n'était disponible pour cette période.

Au niveau individuel, des mouvements globalement **cohérents** ont été observés ; toutefois les **directions prises au départ** ont varié assez fortement (Tableau 4 de l'Annexe A5), notamment chez les gorfous macaroni de **Marion** et **Crozet**. À Kerguelen nous avons observé plusieurs schémas de distribution marqués au sein des populations de gorfous macaroni et sauteurs suivies. Toutefois, les **recouvrements des distributions selon le sexe étaient en général très forts dans chaque population** ($\text{UDOI moyen} = 0.98$, Tableau 9 de l'Annexe A5). Enfin, la construction de deux noyaux spatiaux à partir de la position hivernale des individus de chaque population a révélé une très faible influence du sexe

(Tableau 10 de l'Annexe A5), à l'exception de 2 populations (gorfous macaroni de Crozet et gorfous sauteurs de Kerguelen) pour lesquelles le sex-ratio des individus échantillonnés était fortement biaisé.

3.5.3 Discussion de ce chapitre

Cette étude montre qu'une communauté d'oiseaux marins océaniques telle que celle des *Endyptes* présente de **nettes structures de partage de l'espace à différents niveaux écologiques**. Tout d'abord, **à l'échelle de la communauté** elle-même, très peu de recouvrement était observé entre les distributions d'oiseaux d'origine géographique différente. Ensuite, **au niveau spécifique**, notre étude confirme une ségrégation **latitudinale**, les gorfous macaroni étant situés plus au sud que les gorfous sauteurs durant la période inter-nuptiale, **ceci sur les 3 sites étudiés**. Troisièmement, **au niveau populationnel**, les organismes parapatriques étaient distribués de manière **contrastée en longitude** mais ciblaient un **même environnement**. Enfin, **au niveau individuel**, différents types de mouvements horizontaux pouvaient être distingués dans certaines populations, **sans que ceux-ci puissent être reliés au sexe** des individus.

L'intensité des courants océaniques locaux au moment du départ des animaux de leur colonie respective **n'explique pas le contraste latitudinal** des distributions entre les espèces **ni le contraste longitudinal** entre les populations d'une même espèce. Au contraire, le léger **décalage de phénologie** entre les deux espèces sympatriques permet effectivement de **diminuer le recouvrement** des aires de distributions des deux espèces lors de leur départ des colonies et durant l'ensemble de la période inter-nuptiale. En traduisant ce recouvrement en termes **d'intensité potentielle de compétition** pour la ressource alimentaire, on comprend aisément que les pressions de sélection agissant sur les déplacements des gorfous ont visé à **minimiser ce recouvrement**.

De manière intéressante, la direction prise par les animaux vers leurs quartiers d'hivernage a été relativement **constante** au sein d'un même site entre les espèces, alors que la distribution longitudinale des animaux parapatriques a été très **contrastée**, pour un habitat similaire sélectionné. Ceci suggère que **l'habitat** hivernal est un trait **propre à l'espèce**, tandis que les **décisions de direction de migration sont intrinsèques aux populations**. Cette déduction nous amène à considérer deux phénomènes. Tout d'abord une **forte hétérogénéité spatiale** de la distribution des proies accessibles autour des localités pourrait causer de tels schémas de migrations. D'autre part une **transmission culturelle** contrastée, exprimée au niveau populationnel est également à envisager. En effet, les histoires géologique et océanographique **contrastées** entre les différentes localités permettent de proposer un scénario expliquant la mise en place de stratégies de migration inter-nuptiale contrastées entre les sites, et similaires entre les espèces d'un même site. Cette hypothèse est appuyée par la **fidélité inter-annuelle** aux sites exploités dont font preuve ces animaux, qui favoriserait le maintien de tels facteurs culturels. Notre étude suggère donc que les mécanismes de ségrégation écologique permettant la coexistence d'organismes proches peuvent refléter une forte hétérogénéité actuelle mais aussi historique dans l'agencement des habitats favorables.

3.6 Le voyage en mer précédant la mue chez les gorfous : à déplacement particulier, habitat original ?

– *Travaux en cours* – Suite aux travaux présentés dans les 5 chapitres précédents, **la dernière phase du cycle de vie des gorfous durant laquelle les déplacements sont pratiquement inconnus est le voyage qui précède la mue**. Une seule étude s’est penchée sur une estimation des déplacements horizontaux du gorfou macaroni à cette période (Green et al. 2009a), et celle-ci pointe du doigt les **difficultés méthodologiques qui font face à l’étude de ce stade biologique**. Ceci ajoute donc le défi méthodologique au réel besoin de connaissances sur cette période. Nous nous sommes récemment intéressés à combler les lacunes relatives à ce stade : **quelques résultats préliminaires** sont présentés ici, afin de souligner que ce travail (**en cours**) apporte des compléments d’information sur les déplacements connus des gorfous aussi bien durant la période de reproduction qu’en dehors de celle-ci.

3.6.1 *Caractéristiques de ce stade du cycle biologique*

Cette phase du cycle de vie des gorfous est la première après la fin de la reproduction. Lorsque les poussins sont émancipés, les adultes partent à leur tour en mer pour s’**hyper-alimenter** en préparation de la mue, qu’ils doivent passer à terre (Williams 1995). La période de mue est une des **phases critiques** pour la survie chez les oiseaux, et plus particulièrement chez les manchots, chez qui **la demande énergétique élevée s’ajoute à une période de jeûne prolongé** (Cherel et al. 1994, Williams 1995, Green et al. 2009b). La date de mue étant un trait d’histoire de vie particulièrement fixe pour une espèce d’oiseau donnée, **la durée du voyage pré-mue est très variable** en fonction de la durée du cycle reproducteur de la population, c’est-à-dire selon la latitude de la colonie (Figure 9, Warham 1975, Williams 1995). Chez le gorfou macaroni, cette durée est en effet de **12–21 j seulement en Géorgie du Sud**, alors qu’elle dépasse **50 j à Crozet**, la limite nord de reproduction de l’espèce ; cette durée peut aller jusqu’à 60–70 j chez le gorfou du Fiordland *E. pachyrhynchus* (Williams 1995, Green et al 2009a). Durant cette période, les adultes prospectent des secteurs qui ne sont pas précisément connus. Ces secteurs sont probablement **très profitables** compte tenu des besoins énergétiques associés à la mue, et doivent être **prédictibles** dans un **rayon modéré** depuis les colonies, étant donné le budget-temps relativement faible dont disposent les animaux à cette période. **La productivité biologique de ces secteurs semble donc d’une importance capitale pour que les gorfous survivent au jeûne associé à la mue**. Au terme de ce voyage en mer précédant la mue, la masse corporelle des gorfous macaroni aura en effet augmenté de 2.5 kg, **soit un gain net de 50–70%** (Williams 1995, Green et al. 2009b).

3.6.2 *Étudier les déplacements des animaux durant cette phase*

Toutes les **difficultés méthodologiques** semblent se concentrer sur cette période. Tout d’abord, sur le choix du **type d’appareils à utiliser** : il paraît délicat de suivre ces animaux sur une période relativement longue à l’aide de balises Argos, étant donnée la gêne qui serait occasionnée pour les animaux. Les GLS paraissent être mieux adaptés, toutefois chez les gorfous subantarctiques ce voyage a

lieu en plein durant la période **d'équinoxe** de mars. Ainsi, pour pallier cette difficulté, il convient d'utiliser des GLS enregistrant la température et de croiser cet estimateur de la latitude avec l'indication de masse d'eau donnée par la signature isotopique en carbone des animaux (cf. chapitre 2.3.4). **Des avancées méthodologiques majeures combinant différents estimateurs, comme il a été présenté dans cette thèse, étaient donc nécessaires pour parvenir à étudier cette phase du cycle de vie des gorfous.**

Cette prochaine étape logique dans l'étude des habitats exploités par les gorfous en-dehors de la période de reproduction se présente avec trois objectifs spécifiques. Tout d'abord, pour la **conservation de leur habitat**, cela nous permettrait de savoir **quelle masse d'eau et quel type de proies** exploitent les gorfous durant ce voyage en mer, au cours duquel la demande énergétique est maximale chez les deux sexes (Green et al. 2009b). D'autre part, d'un point de vue **méthodologique**, l'analyse des isotopes stables dans le sang est idéale à cette période pour documenter **sur l'ensemble du trajet** l'écologie trophique des animaux. La confrontation des indications de masse d'eau données respectivement par la signature isotopique des animaux à leur retour et par la température de surface enregistrée permettrait en outre de réellement **valider l'utilisation de la température** comme estimateur de la latitude. Enfin, il serait probablement fructueux de comparer la signature isotopique en carbone mesurée sur les animaux **à leur retour pour la mue** avec celle mesurée **après la mue**. Si celles-ci sont similaires, alors il serait possible d'estimer *a posteriori* la masse d'eau prospectée par les animaux **durant le voyage de pré-mue** à partir des prises de sang réalisées **après la mue**. Le grand intérêt d'une telle capacité de prédiction serait que les échantillons sont déjà disponibles pour 3 espèces, 3 sites et 2 années, à partir des animaux échantillonnés avant l'exode inter-nuptial (cf. fin du chapitre 2.3.1).

3.6.3 Notre étude : les déplacements pré-mue des gorfous macaroni à Crozet

Dix gorfous macaroni ont été équipés de GLS enregistrant également la température, le 11 février 2009, quelques jours avant leur départ pour le voyage en mer précédant la mue. Nous avons choisi d'équiper ces animaux à **Crozet**, la localité où la durée de cette phase est **la plus longue pour l'espèce**. Sur le terrain, un protocole identique à celui décrit précédemment (cf. chapitre 2.3.1) a été suivi. L'efficacité du personnel sur le terrain a permis de re-capturer **90% des animaux équipés** ($n = 9$). Entre le 5 et le 18 avril, les gorfous ont ainsi été dés-équipés à leur sortie de l'eau, et du sang a été prélevé. L'envoi des appareils depuis les îles Crozet a été fait dès que possible selon les passages de bateau de ravitaillement, en septembre 2009. Les neuf appareils reçus étaient toujours fonctionnels, et tous ont pu être déchargés de leurs données au laboratoire. Ce taux record de 90% de trajets obtenus à partir des appareils déployés est sans nul doute à associer à la durée plus courte du voyage précédant la mue par rapport au voyage inter-nuptial, qui limite la mise à l'épreuve des appareils et du système d'attachement.

Les données permettant d'estimer les trajets sont à présent en cours d'analyse, en utilisant la méthode précédemment décrite dans le chapitre 3.1, **avec et sans utilisation de la température**. Les échantillons de sang, quant à eux, n'ont pas encore été analysés.

Les premiers trajets analysés (Figure 16) suggèrent que les gorfous macaroni effectuent durant cette période un voyage **directionnel**, allant assez directement **vers le sud jusqu'à 50°S voire au-delà de 55°S**. Cette bande latitudinale (50–55°S) a pour limite nord la position du **front polaire** à cette saison, et au sud d'importants **monts sous-marins** (Figure 2), "Ob" et "Llena". Toutefois, étant donné que le trajet se fait principalement dans le sens latitudinal, et que l'estimation de la latitude est peu fiable durant l'équinoxe, **l'utilisation de la température pour estimer la latitude apparaît ici encore plus importante qu'imaginé**. Ainsi, une différence importante est notée dans l'extension latitudinale des trajets selon que la température ait été incorporée ou non dans l'estimation (Figure 16, panneaux gauches versus droits).

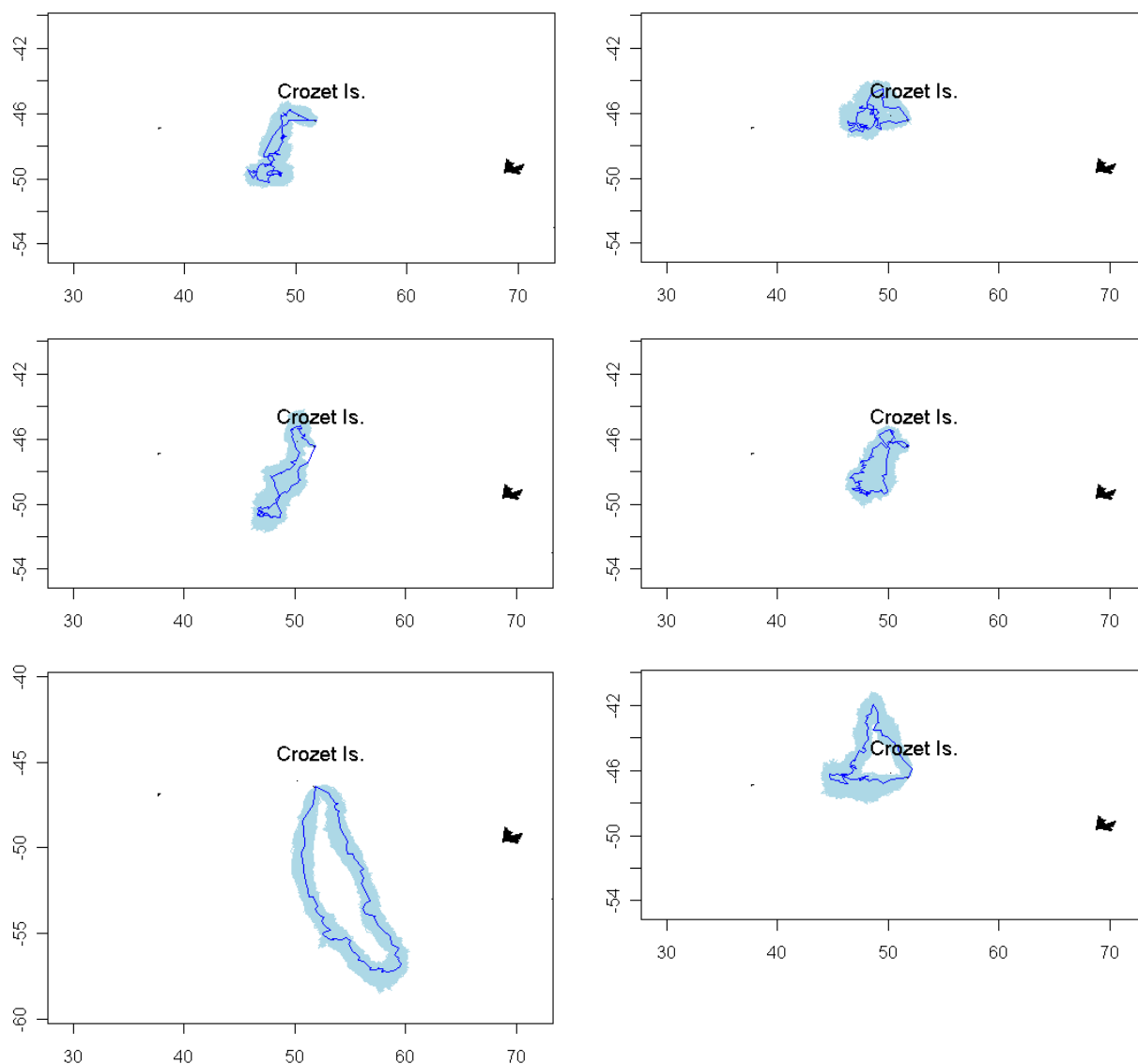


Figure 16. Illustration des trajets estimés de trois individus (de haut en bas) durant la période précédant la mue, avec prise en compte de la température (panneaux de gauche) ou pas (panneaux de droite, mêmes individus) ; sur chaque panneau le trajet le plus probable est indiqué en bleu, et l'ensemble des trajets possibles en bleu ciel

Ces résultats préliminaires nous montrent encore une fois des déplacements d'échelle surprenante pour ces animaux (rayon d'éloignement maximal compris entre 500 et 1000 km), compte tenu de leur budget-temps disponible durant ce stade (50–60 j). D'autre part, ces résultats suggèrent que les gorfous

macaroni prospectent durant cette période des milieux où se trouvent des structures océanographiques particulières. Ces structures (le front polaire et des monts sous-marins) partagent la caractéristique d'être **prédictibles géographiquement**. Le front polaire semble notamment être un front océanographique particulièrement stable géographiquement à l'échelle des décennies (Billany et al. 2010). Nos résultats préliminaires semblent donc confirmer le lien fort des oiseaux marins avec ces **structures particulières (hydrologiques et bathymétriques)** vers lesquelles ils s'agrègent lors de leurs déplacements d'approvisionnement (Schneider 1991, Bost et al. 2009a, Morato et al. 2010). Enfin, ces résultats suggèrent **l'exploitation d'un milieu différent** (pélagique) de celui connu pendant la période de reproduction (davantage néritique, Trathan et al. 2006, Deagle et al. 2008), et aussi **d'une masse d'eau différente** (au sud du front polaire) de celle mise en évidence durant la période inter-nuptiale (la PFZ, cf. chapitres précédents). Une étude antérieure semblait déjà mettre en évidence l'exploitation de masses d'eau **quasi-Antarctiques** par le gorfou macaroni durant cette phase particulière de son cycle (Cherel et al., données non publiées). Nos résultats, même préliminaires, sont donc intéressants à prendre en compte car ils apportent de nouvelles informations sur les déplacements du gorfou macaroni durant un cycle biologique peu documenté chez cette espèce. **Ils mettent notamment en évidence un nouveau type de déplacement chez cette espèce, qui semble refléter la prospection d'un habitat différent à la fois de ce qui était déjà connu chez cette espèce et de ce que les résultats de nos travaux précédemment exposés ont montré.**

Notre premier objectif (caractériser l'habitat et les proies consommées durant ce stade) est donc partiellement atteint : l'analyse des trajets restants est en cours afin de confirmer les premiers résultats présentés ici. D'autre part, l'utilisation de la **température** comme estimateur de la latitude pour le calcul des trajets semble **déterminante** dans ce cas sur la validité des localisations estimées. Il reste également à savoir si les **analyses isotopiques** des échantillons de sang que nous avons collectés confirment la masse d'eau indiquée par ces trajets estimés et suggérée par Cherel et al. (données non publiées). Ces analyses isotopiques sont à analyser prochainement dans le but de répondre également aux deux autres objectifs fixés : documenter **l'écologie trophique** des animaux à cette période et évaluer si la masse d'eau prospectée **avant la mue** peut être **révélée *a posteriori*** à partir des signatures isotopiques datant **d'après la mue**.

3.7 Sélection d'habitat avec ou sans contrainte de reproduction : une étude comparative chez le gorfou macaroni et le manchot papou

Article 6 : Thiebot J.-B., Lescroël A., Pinaud D., Trathan P.N., Bost C.-A. (2010) Larger foraging range but constant habitat selection in non-breeding versus breeding sub-Antarctic penguins. *Antarctic Science* (sous presse). Voir également le résumé étendu qui en a été tiré dans la revue *Cybium* (sous presse).

Dans ce chapitre nous avons étudié comment la sélection d'habitat pouvait varier entre des animaux soumis à des contraintes liées à la reproduction, et d'autres, dégagés de ces contraintes. Cette étude s'appuie sur deux modèles d'étude contrastés : le gorfou macaroni et le manchot papou, pour lequel nous présentons ici les premières données concernant la dispersion des juvéniles (voir le manuscrit complet en Annexe A6).

3.7.1 Contexte et objectifs

La **sélection d'habitat** chez les prédateurs marins est de mieux en mieux connue notamment grâce à l'utilisation des techniques de télémétrie. Toutefois, pour les espèces marines se reproduisant à terre, la connaissance de leur utilisation d'habitat est principalement le fait du suivi **d'animaux en période de reproduction** qui sont contraints de revenir fréquemment à leur colonie pour nourrir leur progéniture. La distribution de ces individus reproducteurs **ne reflète donc pas forcément la distribution des habitats les plus favorables**. Dans cette étude nous avons cherché à déterminer si les prédateurs marins (1) se distribuent **sur une plus large échelle** lorsqu'ils ne sont pas contraints par la reproduction, que durant la période de reproduction, et (2) concentrent leur activité seulement sur les sites favorables **les plus proches de la colonie** durant la période de reproduction.

3.7.2 Méthodes et résultats

Deux espèces de manchots, très contrastées du point de vue de leurs traits d'histoires de vie et de leur comportement de recherche alimentaire ont été choisies pour cette étude : le **gorfou macaroni** et le **manchot papou**. Ces manchots ont été suivis depuis l'archipel de **Kerguelen** où ils sont sympatriques.

L'utilisation d'habitat du gorfou macaroni en dehors de la période de reproduction a été étudiée par le suivi de 12 individus durant la **période inter-nuptiale**, entre Avril et Novembre 2006 (voir chapitre 3.2). Durant la période de reproduction, 3 gorfous macaroni mâles ont été suivis par télémétrie satellitaire entre Décembre 2000 et Janvier 2001, pendant la **période d'élevage des poussins**.

L'utilisation d'habitat chez les manchots papous dégagés de contraintes de reproduction a été étudiée à partir de **l'émancipation** de 6 individus **juvéniles** suivis en 2008 à partir de deux colonies

contrastées (mer "ouverte" et mer "fermée", voir Figure 1 de l'Annexe A6). Pour la période de reproduction, nous nous sommes basés sur le suivi de 11 manchots papous adultes issus de deux colonies, de mer "ouverte" et mer "fermée" également, réalisé en Septembre et Octobre 2002 dans le cadre d'une étude antérieure.

Chez les deux espèces, la sélection d'habitat réalisée par les individus dégagés des contraintes de reproduction (gorfous macaroni en période d'inter-reproduction et manchots papous juvéniles dispersant) a été modélisée par une **MADIFA** s'appuyant sur des paramètres décrivant l'utilisation d'habitat contrastée des deux espèces étudiées : la **distance à la colonie**, la **profondeur** et son **gradient**. Puis, au sein de chaque espèce, **les critères de la sélection d'habitat ainsi modélisée ont été appliqués dans le périmètre théoriquement accessible par les animaux en période de reproduction**, étant connu leur budget-temps disponible et leur vitesse de déplacement. Ainsi, nous avons voulu vérifier si la sélection d'habitat réalisée par les animaux en période de reproduction pouvait être prédite à partir de celle réalisée par les mêmes animaux dégagés des contraintes liées à la reproduction.

Nos résultats ont **validé notre première prédiction**. Durant la période inter-nuptiale, les gorfous macaroni ont **augmenté** de 6.8 fois en moyenne leur **rayon maximal d'éloignement** et de 12.2 fois en moyenne leur **distance minimale parcourue**, durant un temps passé en mer 11 fois plus long en période inter-nuptiale que durant l'élevage (voir Tableau 1 de l'Annexe A6). Chez le manchot papou, les résultats vont dans le même sens, même s'il n'a pas été possible de suivre la totalité de la dispersion juvénile pour des limitations techniques. De manière intéressante, ces premières données documentant la dispersion géographique des **manchots papous juvéniles** montrent que contrairement aux adultes, tous les individus juvéniles échantillonnés en mer fermée ont rapidement quitté cet écosystème pour rallier la mer ouverte où ils ont séjourné jusqu'à l'arrêt des balises ; les juvéniles de mer ouverte ont quant à eux rayonné plus largement sur le plateau (voir Figure 3 de l'Annexe A6). Le **rayon maximal d'éloignement** observé s'est révélé **supérieur chez les juvéniles** que chez les adultes en reproduction, d'au moins 6.9 fois en moyenne, et la **distance parcourue** d'au moins 6.3 fois en moyenne (voir Tableau 2 de l'Annexe A6).

Notre **deuxième prédiction a également été confirmée** dans cette étude : chez les deux modèles d'étude, les trajets des animaux en période de reproduction correspondaient fidèlement aux sites favorables **les plus proches** prédits par le modèle (voir Figures 4, 5 et 6 de l'Annexe A6). Ces deux espèces de manchots ont en outre révélé un contraste dans leur utilisation du plateau de Kerguelen. Ainsi, les gorfous macaroni ont ciblé les zones situées **au-delà du talus** durant les deux périodes étudiées, tandis que les manchots papous ont toujours été restreints dans notre étude à la **zone de faible profondeur** sur le plateau (10–500 m), avec les individus de mer fermée étant les plus côtiers.

3.7.3 Discussion de ce chapitre

Le nombre limité d'individus qui ont été suivis dans notre étude nous conduit à la prudence en ce qui concerne les conclusions à tirer de cette étude. De plus, il faut aussi prendre en compte de possibles

variations environnementales inter-annuelles. Cependant, ce travail semble confirmer que **la période de reproduction est associée à une réduction de la disponibilité en habitats favorables chez des animaux marins liés à une colonie**. Notre étude suggère également que **les mécanismes et les critères de sélection d'habitat sont similaires pendant et en-dehors de la période de reproduction**, étant donné un environnement disponible.

Ces conclusions sont valables **pour les deux espèces étudiées**, bien que celles-ci présentent des caractéristiques quasi-opposées au sein de la famille des manchots, en termes de comportement de recherche alimentaire. Ainsi, des mouvements de plus grande ampleur sont observés chez les animaux dégagés des contraintes liées à la reproduction alors que des habitats favorables sont *a priori* accessibles à proximité de la colonie. Les raisons susceptibles d'expliquer un tel paradoxe sont multiples. Tout d'abord rappelons que la mesure d'habitat favorable est **relative** à l'environnement disponible, qui peut ne pas contenir les habitats les plus favorables durant la période de reproduction. Ensuite, des **facteurs biotiques** ne pouvant être pris en compte dans cette étude ont probablement été déterminants dans la distribution en mer des animaux, comme par exemple la disponibilité en proies. Ce facteur varie en effet largement entre les saisons à cause du cycle de vie des proies mais également à cause de la déplétion induite par les prédateurs autour des colonies durant la période de reproduction.

Cette étude souligne le caractère fortement **pélagique** du gorfou macaroni à Kerguelen. Cette observation permet de mieux expliquer la position des colonies sur Kerguelen, aux pointes extrêmes de l'archipel. Ceci soulève néanmoins la question des compromis de sélection d'habitat que les femelles doivent probablement entreprendre durant les stades précoces d'élevage du poussin, avec un budget-temps bien plus réduit.

Pour les manchots papous, notre étude montre que **des individus "naïfs" de différents environnements ciblent des habitats différents**, ce qui est peut-être dû au type de proies recherché, et accentue probablement l'isolement génétique de ces populations. Le suivi d'adultes en période d'inter-reproduction permettrait sans doute de confirmer cette ségrégation.

Chez ces deux espèces, les diminutions d'effectifs mesurés au niveau mondial sont probablement liées à celles de la **disponibilité en ressources alimentaires**. Nous ignorons pour l'instant l'importance relative des habitats trophiques hivernaux et estivaux dans la dynamique observée. En conséquence, la connaissance des habitats ciblés par ces espèces est essentielle pour **identifier spécifiquement les sources de ces processus**. Notre étude démontre que les études axées sur la période de reproduction de ces espèces sont en tout cas **insuffisantes** pour réellement appréhender les **exigences écologiques** de ces espèces et en conséquence leur **vulnérabilité** aux variations de disponibilité en ressources marines.

3.8 Dispersion et ontogénie du comportement de plongée chez les manchots empereurs juvéniles

Le manchot empereur est une espèce dépendante de la **glace de mer** Antarctique, au point que sa distribution est confinée aux eaux couvertes par cette glace au moins de manière saisonnière. Toutefois, les juvéniles de cette espèce semblent s'aventurer dans des eaux **distantes de la bordure des glaces** lors de leur émancipation, comme l'ont montré de récentes études (Kooyman et al. 1996, Kooyman & Ponganis 2008, Wienecke et al. 2010). Malheureusement, ces études n'ont pas pu explorer en même temps la **dimension verticale** de l'habitat exploité par ces animaux, alors que les manchots empereurs présentent un comportement de plongée tout à fait hors du commun, qui paraît essentiel à considérer dans la niche écologique de l'animal (Kooyman & Kooyman 1995). On peut donc se demander si les manchots empereurs juvéniles sont capables des mêmes performances de plongée que les adultes dès leur émancipation de la colonie, ou si ils doivent passer par une phase d'apprentissage pour acquérir ces capacités. Jusqu'à présent, une seule étude s'est penchée sur **l'ontogénie du comportement de plongée** chez cette espèce (Ponganis et al. 1999), mais cette étude n'a concerné que 2 individus, suivis durant les 8 premières semaines passées en mer.

Dans la présente étude nous nous sommes intéressés à **6 juvéniles** suivis depuis leur départ de la colonie de Pointe Géologie, en Terre Adélie. Les effectifs de manchots empereurs sur cette colonie ont décliné de 50% depuis les années 1970, et ne se sont pas reconstitués depuis (Barbraud & Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2009a,b). Notre étude apporte donc de précieuses informations sur les manchots de cette colonie, concernant un stade *a priori* **critique** de leur phase de vie en mer.

Au cours de ce travail, nous avons tâché de répondre aux questions suivantes :

- de quel(s) habitat(s) les manchots empereurs juvéniles issus de la colonie de Pointe Géologie dépendent-ils lors de leur dispersion ? Ont-ils les mêmes exigences vis-à-vis de la **masse d'eau** et de la **bordure des glaces** que les adultes, ou sont-ils **pélagiques** comme les autres juvéniles déjà suivis ?
- quel est leur rythme **d'apprentissage de la plongée** ? À quelle date observe-t-on une **stabilisation** de leurs performances de plongée, et est-ce à un niveau **égal à celui des adultes** ?

Cette section de la thèse est moins avancée qu'initialement attendu, en raison du fait que l'appareillage des animaux sur le terrain a été effectué un an plus tard que prévu, ce qui a considérablement diminué le temps disponible pour l'analyse de ces résultats (réception de signaux jusqu'au 19 août 2010) : nous présentons donc ici une exploitation de ces résultats aussi fournie que possible dans le temps imparti.

3.8.1 *Suivi des déplacements horizontaux durant la dispersion post-natale*

Les balises SPLASH utilisées (cf. chapitre 2.3.3) ont émis des données durant **une moyenne de 98 (24–256) jours**. Grâce à des localisations de très bonne qualité, les balises ont indiqué que les manchots

empereurs juvéniles ont quitté la colonie de manière très **synchrone**, entamant leur vie marine dès le 9 décembre, soit dans les 2 jours qui ont directement suivi la pose des balises. A l'exception d'un individu plus tardif (portant la balise n° 92172), les juvéniles se sont **aussitôt dirigés vers le Nord** (Figure 17).

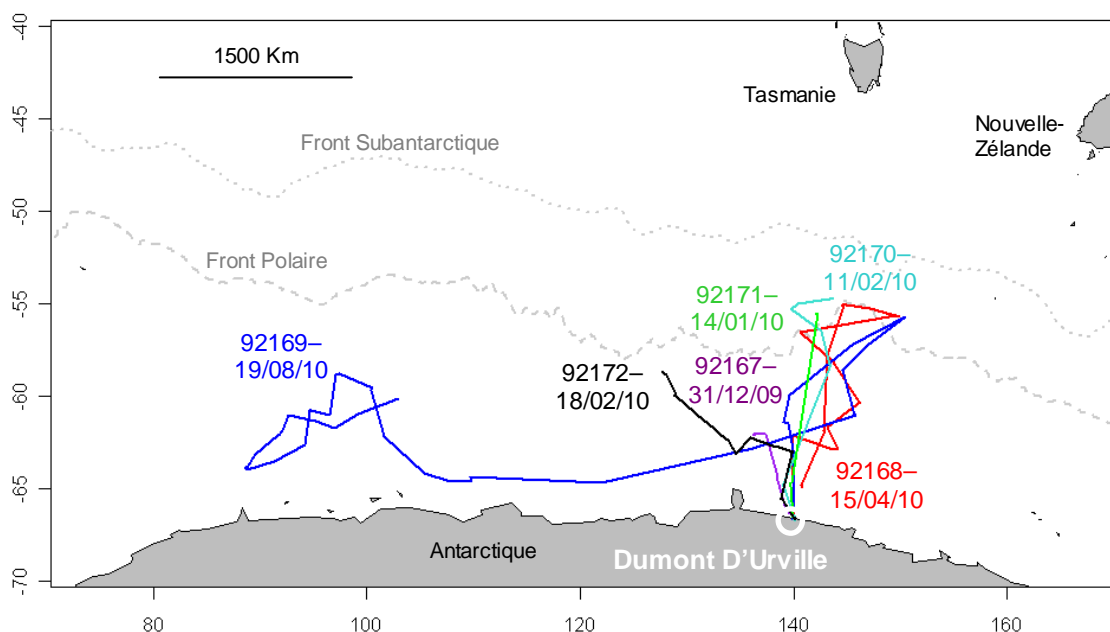


Figure 17. Carte synthétique des trajets des 6 manchots empereurs juvéniles suivis lors de leur émancipation (une couleur par individu). À proximité de la dernière localisation connue pour chaque individu sont signalés le n° de balise (nombre à 5 chiffres) et la date de dernière émission.

Des latitudes très faibles par rapport à la distribution connue des adultes ont été enregistrées pour les juvéniles : entre **mi-janvier et mi-février**, 4 individus ont atteint le 55^{ème} parallèle sud, et **jusqu'à 54,7°S** (individu pourtant la balise 92170). Ces animaux ont ainsi atteint la **PFZ**. Deux balises ont alors cessé d'émettre, le 31/12/2009 et le 14/01/2010, à 24 et 38 jours de fonctionnement, respectivement. Un **retour vers le continent** a ensuite été montré par 3 des 4 balises restantes, jusqu'à 65°S (**mi-avril**). Enfin, après l'arrêt des émissions de 3 autres balises (11/02, 18/02 et 15/04/2010, après 66, 73 et 135 jours de fonctionnement, respectivement), un **déplacement de 2700 km vers l'Ouest le long du continent Antarctique** a alors observée chez le dernier individu étudié (balise n° 92169). Ce mouvement a duré **jusque fin juin**, date à laquelle l'oiseau a ensuite fait demi-tour pour se diriger vers l'Est, jusqu'à l'arrêt de la balise le 19/08/10, **après plus de 250 jours de fonctionnement**.

Ces déplacements observés sont très cohérents avec les températures enregistrées (Figure 18). À partir de la 3^{ème} semaine, on retrouve bien une **augmentation** de la température de la mer fréquentée par les manchots, culminant **durant la semaine 11 entre 5 et 7°C**. La température **diminue** alors pour atteindre **-1°C durant la semaine 21**, puis **se stabilise autour de 0°C jusqu'à la fin du suivi**.

Afin d'aider le lecteur à se repérer dans la chronologie hebdomadaire de l'étude, nous présentons ci-dessous la correspondance entre les semaines écoulées et les dates calendaires (Tableau 7).

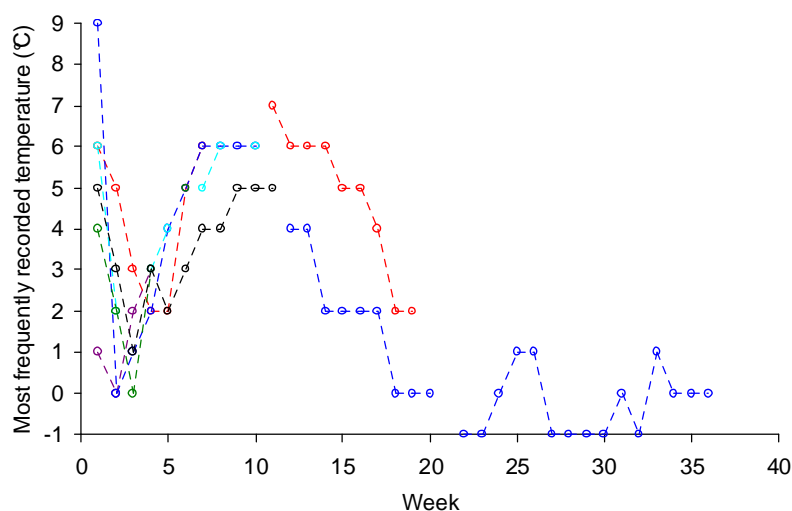


Figure 18. Mode des températures enregistrées au cours des semaines (codes couleur cf. précédemment).

Tableau 7. Correspondance entre la numérotation chronologique des semaines dans notre étude (Semaine #) et le dernier jour lié à chaque semaine (Date max.)

Semaine #	Date max.	Semaine #	Date max.	Semaine #	Date max.	Semaine #	Date max.
1	9 déc.	11	17 fév.	21	28 avr.	31	7 jul.
2	16 déc.	12	24 fév.	22	5 mai	32	14 jul.
3	23 déc.	13	3 mar.	23	12 mai	33	21 jul.
4	30 déc.	14	10 mar.	24	19 mai	34	28 jul.
5	6 jan.	15	17 mar.	25	26 mai	35	4 aou.
6	13 jan.	16	24 mar.	26	2 jun.	36	11 aou.
7	20 jan.	17	31 mar.	27	9 jun.	37	18 aou.
8	27 jan.	18	7 avr.	28	16 jun.		
9	3 fév.	19	14 avr.	29	23 jun.		
10	10 fév.	20	21 avr.	30	30 jun.		

3.8.2 Ontogénie du comportement de plongée

Le **nombre moyen de plongées par jour** (Figure 19) était proche de **100** au départ des animaux, puis a **augmenté** rapidement durant les 12 premières semaines pour se **stabiliser** à près de **400** plongées quotidiennes. Dans une deuxième phase, durant laquelle 1 à 2 individus étaient toujours suivis, le nombre moyen de plongées quotidiennes a alors **diminué** à partir de la semaine 15, jusqu'à ce que les valeurs semblent se **stabiliser** autour de **80** à partir de la semaine 28. Toutefois, ce nombre de plongées par jour était largement le fait de plongées effectuées à une profondeur moindre que 10 m ($51.3 \pm 22.9\%$) et de durée inférieure à 30'' ($44.9 \pm 23.2\%$), qui correspondaient probablement à des déplacements en sub-surface (nage et marsouinage).

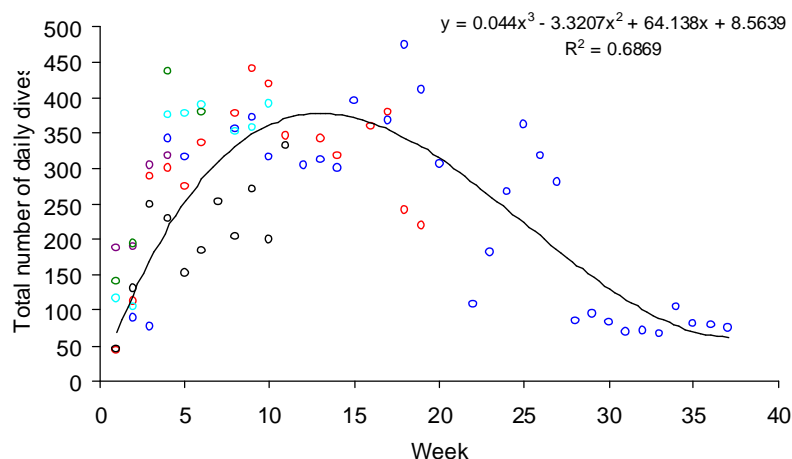


Figure 19. Nombre de plongées quotidiennes (profondeur > 10 m et durée > 30'') réalisées par les manchots empereurs juvéniles (moyennes par semaine et par individu, codes couleur cf. précédemment)

Le nombre de plongées quotidiennes plus profondes que 10 m et plus longues que 30'', a révélé la même tendance, c'est-à-dire **trois phases** (Figure 20). D'une moyenne de **20** plongées quotidiennes au départ des animaux, cette valeur **augmente** rapidement pour dépasser régulièrement les **60** par jour, tout en restant très variable durant les 10 premières semaines. Enfin, à partir de la 23^{ème} semaine, le nombre de plongées quotidiennes profondes et longues semble se **stabiliser** aux environs de **30**.

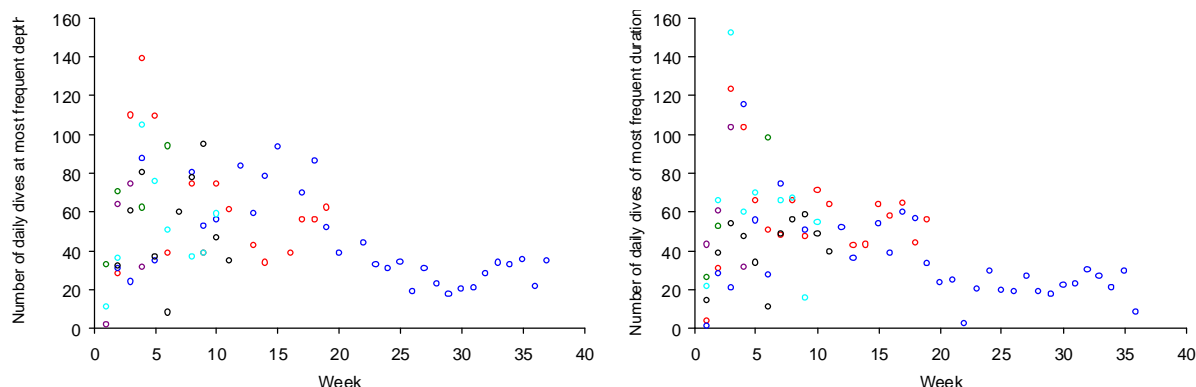


Figure 20. Nombre de plongées quotidiennes de profondeur supérieure à 10 m (a) et de durée supérieure à 30'' (b), réalisées par les manchots empereurs juvéniles au cours des semaines (mêmes codes couleur que précédemment)

La **profondeur maximale** atteinte par les manchots a **rapidement augmenté** également durant les 10 premières semaines (Figure 21). Elle pouvait atteindre **200 m** dès la 3^{ème} semaine, et s'est **stabilisée entre 200 et 250 m** à partir de la 8^{ème} semaine jusqu'à la fin du suivi. Des plongées entre 250 et 300 m ont par ailleurs été enregistrées chez un individu, au cours de l'hiver (semaines 25 et 26). En excluant les plongées de profondeur < 10 m, nous nous sommes focalisés sur les classes de profondeur **les plus fréquentes** chaque semaine (Figure 21). Nous avons ainsi observé que durant les 5 premières semaines, lorsque les individus sont en bordure du continent, les manchots atteignent des profondeurs **de plus en plus grandes** (jusqu'à 150-200 m). Malgré les différences inter-individuelles, les profondeurs voisines de 150 m semblaient ensuite être les plus fréquemment utilisées jusqu'à la 17^{ème} semaine, tandis que

quasiment plus aucune plongée n'atteignait moins de 50 m. **Cette période correspond à l'exploitation de la PFZ** par les juvéniles suivis. Le dernier individu suivi au-delà de la 20^{ème} semaine a alors semblé **diminuer** la profondeur des plongées les plus fréquemment réalisées, jusqu'à la classe 50 m, ce qui correspond à la situation **néritique** de celui-ci à cette période. Finalement, cet individu a recommencé à partir de la semaine 24 à plonger jusqu'à 200 m, et exclusivement cette classe de profondeur à partir de la semaine 33 lorsqu'il était **de nouveau plus éloigné** du continent Antarctique.

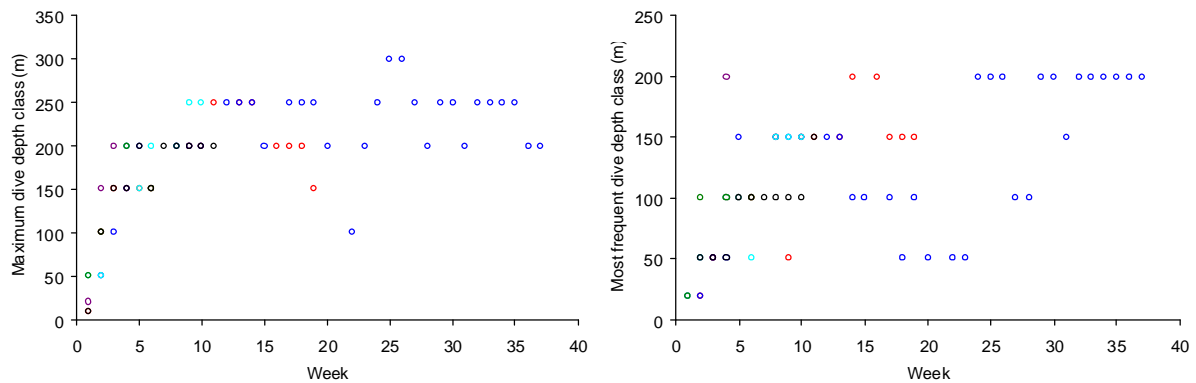


Figure 21. Classe de profondeur maximale (à gauche) et la plus fréquente après 10 m (à droite), atteinte par les manchots empereurs juvéniles au cours des semaines (mêmes codes couleur que précédemment)

La **durée maximale** des plongées a aussi **augmenté rapidement**, passant de **2 à 6'** durant les 5 premières semaines (Figure 22). Puis, les durées maximales de plongée ont continué à augmenter jusqu'à la dernière semaine du suivi, atteignant **8, voire 9'**. Un maximum au-delà de 10' était enregistré durant la semaine 29. La durée des plongées **les plus fréquentes** au-delà de 30'' a rapidement atteint **5'** au bout de la 5^{ème} semaine, puis est devenue variable (entre 3 et 7') à partir de la semaine 20, lorsqu'un seul individu était toujours suivi (Figure 22). Cet individu a plongé le plus fréquemment durant 8' lors de la semaine 26, puis la durée la plus fréquente de ses plongées a semblé se **stabiliser à 7'** à partir de la semaine 31.

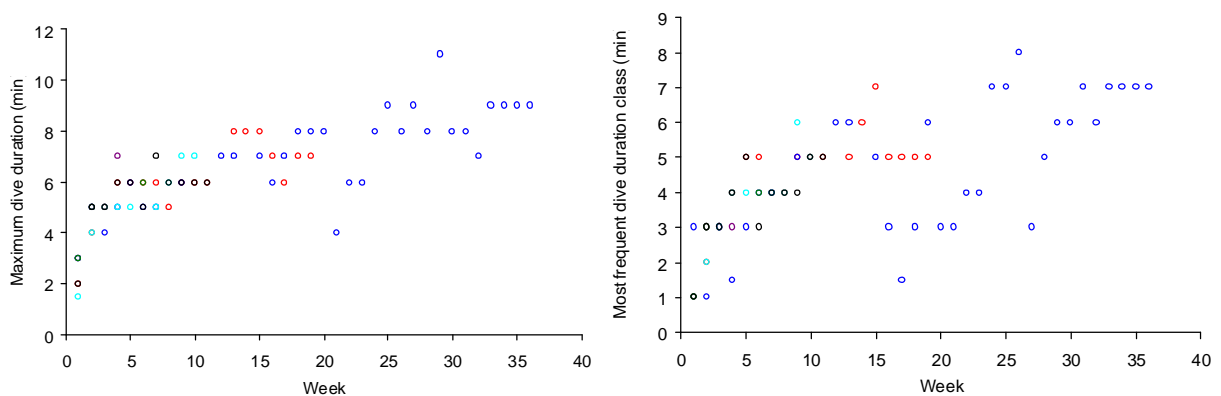


Figure 22. Classe de durée de plongée maximale (a) et la plus fréquemment atteinte après 30'' (b) par les manchots empereurs juvéniles au cours des semaines (mêmes codes couleur que précédemment)

3.8.3 Discussion de ce chapitre

Malgré le peu de temps restant pour exploiter pleinement les données acquises durant cette étude, les résultats principaux exposés ici sont prometteurs. En effet, nous sommes à présent capables de documenter **durant plus de 250 jours l'habitat** (domaine océanique, température) et le comportement de **plongée** (nombre de plongées, par classes de profondeur et de durée) des manchots empereurs juvéniles durant leur dispersion post-natale. Nous allons à présent croiser ces informations chronologiquement, tout en restant prudents par rapport aux effectifs limités dont nous disposons.

Tout d'abord, nous pouvons distinguer une phase d'**émigration** allant du départ des poussins **jusqu'à mi-février** environ. Les poussins quittent la colonie, et se dirigent vers le nord, jusqu'à atteindre la **PFZ**, dans des eaux de 5 à 7°C. Durant cette période, le nombre de plongées quotidiennes **augmente** fortement, tandis que les performances maximales de plongée (profondeur et durée) **ralentissent leur croissance**. Les plongées restent toutefois très variables en profondeur et en durée. On peut supposer, par analogie avec le comportement de plongée observé chez les manchots royaux (Charrassin & Bost 2001), que les manchots empereurs juvéniles se nourrissent dans la PFZ de **petits poissons méso-pélagiques** (Myctophidés), mais également de **calmars** (Kooyman 2002, Wienecke et al. 2010). En effet, la proie principale à partir de laquelle les poussins de manchots empereurs ont été nourris sur la colonie (*Pleuragramma antarcticum*) ne vit pas à ces latitudes inférieures à 60°S (Dewitt et al. 1990).

Une **deuxième phase** prend alors place, qui dure **jusqu'à fin avril** environ. Les manchots **redescendent** alors vers le sud, vers les eaux plus froides **côtières** de l'Antarctique (entre 0 et 2°C). La glace de mer est alors encore de faible étendue (Figure 23). Durant cette phase, le nombre de plongées quotidiennes **diminue** fortement. De manière intéressante, les performances maximales de plongée en profondeur sont relativement **stabilisées** et augmentent encore un peu en durée. Toutefois, on observe alors une **diminution** nette de la profondeur et de la durée des plongées les plus fréquentes, reflétant probablement une **stratégie d'exploitation différente du plateau Antarctique par rapport au milieu pélagique**. Il est probable que lors de ce retour des manchots empereurs juvéniles de la PFZ vers les côtes Antarctiques, ceux-ci **basculent leur spectre alimentaire** vers des proies plus Antarctiques (Nototheniidés) avec lesquelles ils ont été nourris étant poussins (Offredo & Ridoux 1986). Ceci expliquerait le changement de comportement de plongée observé selon le milieu exploité.

Enfin, **à partir de la 2^e moitié du mois de mai**, un **déplacement longitudinal** se produit (un seul individu suivi à cette période), dans le sens du courant dominant (vers l'ouest). La distance à la côte Antarctique augmente peu à peu, suivant très probablement l'**extension de la glace de mer** durant l'automne et l'hiver austraux (Figure 23). Le nombre total de plongées quotidiennes est alors **stabilisé**, de même que le nombre de plongées aux classes de profondeur et de durée les plus fréquentes. Alors que les **performances maximales** en profondeur et durée semblent **stabilisées**, on assiste à la mise en place d'un **plateau** également dans les durées et profondeurs **les plus fréquentes**.

Ceci suggère qu'à cette période (à partir de la 2^e moitié du mois de mai), les juvéniles ont développé une nouvelle stratégie d'exploitation de leur milieu.

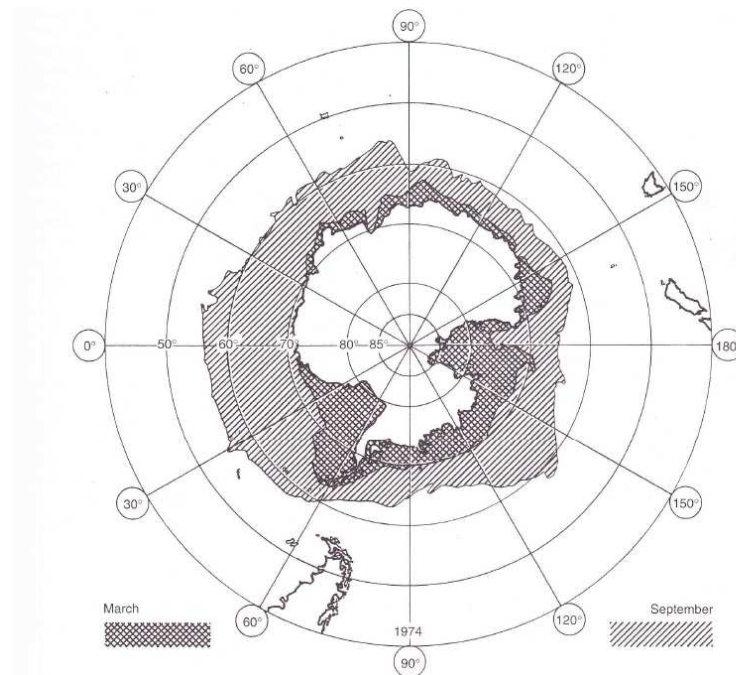


Figure 23. Extensions minimale (en mars ; zone de croisés) et maximale (en septembre ; zone hachurée) annuelles indicatives de la glace de mer Antarctique (d'après Knox 1984)

Ainsi, il semble que l'on puisse distinguer, grâce aux paramètres mesurés, la période de **mise en place de la capacité de plongée** des animaux, de celle de **l'acquisition des connaissances** spécifiques d'un milieu pour son exploitation optimale. Afin d'affiner notre approche de l'habitat sélectionné par ces manchots empereurs juvéniles, la priorité est à présent de mesurer la **distance moyenne des individus à la bordure des glaces** à partir de données satellitaires (Wienecke et al. 2010). Ceci permettrait de **quantifier les exigences écologiques** de ces animaux vis-à-vis de certaines concentrations de glace durant les différentes phases de la dispersion post-natale.

Une comparaison avec le comportement de plongée des manchots empereurs adultes montre que les juvéniles suivis dans cette étude sont **encore loin des performances maximales de leurs aînés** (profondeur maximale enregistrée : 564 m, Wienecke et al. 2007 ; durée maximale enregistrée : 15.8', Kooyman & Kooyman 1995). Toutefois, le mode des plongées effectuées par des adultes élevant des poussins sur la plus grande colonie connue en mer de Ross était de 21 à 40 m, pour 5 à 6' (Kooyman & Kooyman 1995). En Terre Adélie, les études ont montré que les mâles adultes au même stade effectuent des plongées **benthiques**, en général à **moins de 300 m** de profondeur (Rodary et al. 2000), tandis qu'au cours de leur cycle de reproduction entier, mâles et femelles peuvent plonger jusqu'à plus de 400 m durant plus de 14', avec des **moyennes situées entre 300 et 400 m pour 3'** (Zimmer et al. 2008b). En conclusion, les jeunes manchots suivis dans notre étude ont montré des performances de plongée qui sont **proches** de celles effectuées le plus fréquemment par les adultes au niveau de la **profondeur** ; en ce qui

concerne la **durée** des plongées, les juvéniles semblent plonger régulièrement **plus longtemps** que les adultes. Ceci suggère une **efficacité de pêche moindre** chez les juvéniles que chez les adultes.

Cette étude invite finalement à rechercher quels mécanismes adaptatifs poussent les jeunes manchots empereurs à émigrer vers la PFZ lors de la première phase suivant leur émancipation. Trois pistes de recherche nous semblent prioritaires.

Premièrement, une **ségrégation spatiale des individus selon les classes d'âge** est envisageable dans notre cas, de la même manière que cela a été montré chez d'autres espèces d'oiseaux et de mammifères pélagiques (Field et al. 2005, Weimerskirch et al. 2006, Trebilco et al. 2008). Comme dans les études citées, les juvéniles auraient un rayon de distribution en mer **supérieur** (voir également le chapitre 3.7) qui suggérerait un **niveau élevé de compétition intra-spécifique à proximité des colonies** (Lewis et al. 2001, Ballance et al. 2009). Les adultes, plus expérimentés, pourraient ainsi être à la base d'une **exclusion compétitive** des jeunes hors des zones proches des colonies, durant la période inter-nuptiale des adultes. Cette hypothèse est soutenue par le fait que **les juvéniles reviennent près du continent à la période d'appariement et d'accouplement des adultes**, ceux-ci étant alors à terre et non compétiteurs. Suivre les déplacements des **adultes en période inter-nuptiale** permettrait de tester cette hypothèse.

Un autre facteur évolutif ayant pu favoriser la valeur adaptative de cette émigration des jeunes manchots empereurs hors des eaux côtières Antarctiques est le **risque de prédation** par les orques et léopards de mer, **plus élevé près du continent qu'en eau libre** (Laws 1984, Ainley et al. 2005, 2010). Les individus présentant les capacités de plongée les moindres, tels que les juvéniles, représenteraient des **cibles plus faciles** que les adultes pour ces prédateurs. Face à cette pression de sélection, il apparaîtrait donc plus judicieux pour les juvéniles d'adopter la stratégie consistant à émigrer vers les eaux pélagiques **durant la phase d'apprentissage de la plongée, afin de diluer ce risque**.

Enfin, en appui des résultats exposés au cours des chapitres précédents, cette étude suggère que **la PFZ est une zone pélagique favorable à l'alimentation des manchots ayant un budget-temps suffisant pour la prospecter**. Ceci rappelle également que les individus peu performants dans leur stratégie d'approvisionnement, tels que les juvéniles, ont en effet intérêt à prospecter des milieux de **faible hétérogénéité** spatio-temporelle, comme le sont les masses d'eau pélagiques par rapport aux zones côtières (Hunt & Schneider 1987). Toutefois, nous devons aussi considérer que dans la PFZ, les manchots empereurs juvéniles se retrouvent potentiellement en **compétition avec les manchots royaux**, qui exploitent cette même masse d'eau et présentent un comportement de plongée similaire à celui des manchots empereurs juvéniles dans la PFZ (Charrassin & Bost 2001, Kooyman 2002, Bost et al. 2004). Les manchots royaux seraient **plus compétitifs** que les jeunes empereurs dans cette niche, et on peut envisager qu'avec leurs effectifs très supérieurs, les manchots royaux **surpassent** les jeunes empereurs en cas de faible disponibilité des ressources alimentaires (Kooyman 2002).

Justement, la forte croissance des effectifs de manchots royaux observée depuis les années 1960 dans l'Océan Indien austral (Delord et al. 2004) et la diminution de productivité du milieu (Hilton et al.

2006) pourraient donc produire un **faible recrutement** des jeunes manchots empereurs de Terre Adélie. Ceci pourrait expliquer pourquoi cette population ne s'est pas remise de l'effondrement de ses effectifs durant les années 1970, alors que la survie des adultes est revenue à des valeurs viables pour la population (Barbraud & Weimerskirch 2001) ; toutefois, il semble que le succès reproducteur et sa variance soient également à considérer (Jenouvrier et al. 2009a).

4- Discussion

'I don't understand', said the scientist, 'why you lemmings all rush down to the sea and drown yourselves.'

'How curious', said the lemming, 'The one thing I don't understand is why you human beings don't.'

James Thurber – Interview with a lemming

Cette thèse s'était donnée pour objectifs de documenter, de caractériser et de comprendre les stratégies de déplacement de populations d'oiseaux marins, durant les phases inter-nuptiale et d'immaturité du cycle de vie. Les résultats ayant déjà été discutés dans chacun des manuscrits (Annexes A) ainsi que brièvement dans la section précédente, nous allons ici tâcher de synthétiser les apports de ces travaux, de les replacer dans un cadre plus général en écologie et en conservation, ainsi que de développer certaines pistes de réflexion. Ces travaux ont amené d'autres questions, de divers ordres mais toutes aussi passionnantes, dans le même but de chercher à interpréter les déplacements observés des animaux aux niveaux biologique, écologique et évolutif. Ces questions constituent autant de perspectives de recherche et seront évoquées à la fin de ce chapitre.

4.1 Synthèse des résultats

4.1.1 *Distribution en mer durant la phase inter-nuptiale chez les Eudyptes*

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont mis en évidence les caractéristiques de la distribution en mer de trois espèces de gorfous de l'Océan Indien durant la période inter-nuptiale. Nous avons montré tout d'abord que **ces déplacements étaient clairement de type migratoire**, sur des échelles de plusieurs milliers de km en milieu océanique. De manière importante, **aucun des animaux suivis n'est revenu à terre durant l'ensemble de cette période inter-nuptiale**, que ce soit sur sa colonie d'origine ou toute autre côte.

Au-delà de simplement répondre à la question énigmatique (*sensu* Warham 1975) des aires ciblées par les gorfous durant cette période, cette thèse a également **documenté des mécanismes de ségrégation écologique existant entre les différentes populations**.

4.1.1.1 *Apports respectifs des différentes échelles adoptées dans nos études*

À l'échelle des individus d'une population, nos études ont dégagé (1) les zones d'alimentation favorables disponibles durant la période étudiée, (2) les différentes stratégies individuelles mises en place en rapport avec l'exploitation de ces zones, ainsi que (3) l'absence de divergence des distributions des individus selon leur sexe.

Les zones d'alimentation exploitées durant la période inter-nuptiale paraissent éloignées des colonies : ceci pourrait refléter une **déplétion des proies** autour des colonies (parfois immenses) après la

période de reproduction, due à l'activité intense des prédateurs liés à ce point central ("halo de Ashmole", Ashmole 1963, Birt et al. 1987, Ainley et al. 2004), au sein d'un ensemble homogène. D'autre part, **les efflorescences phytoplanctoniques** qui produisent des conditions d'alimentation très favorables pour ces prédateurs durant l'été austral (Knox 2007) **sont très réduites** à cette période, ce qui contraint sans doute ces derniers à migrer vers une zone où la ressource est abondante et prédictible à cette saison (Alerstam et al. 2003, Dingle & Drake 2007, Mueller & Fagan 2008).

En comparant plusieurs **populations** de la même espèce (échantillonnées la même année depuis des sites différents, ou une même population échantillonnée plusieurs années), nous avons pu affiner ces conclusions. Tout d'abord, les zones d'alimentation ciblées n'étaient pas seulement des zones éloignées des colonies, mais se trouvaient **concentrées sur certains secteurs spécifiques**. Ainsi, une forte divergence des migrations a été observée entre les sites, avec en particulier les migrations à contre-courant de l'ACC qui se font depuis Crozet, et dans une moindre mesure, depuis Marion (Figure 24).

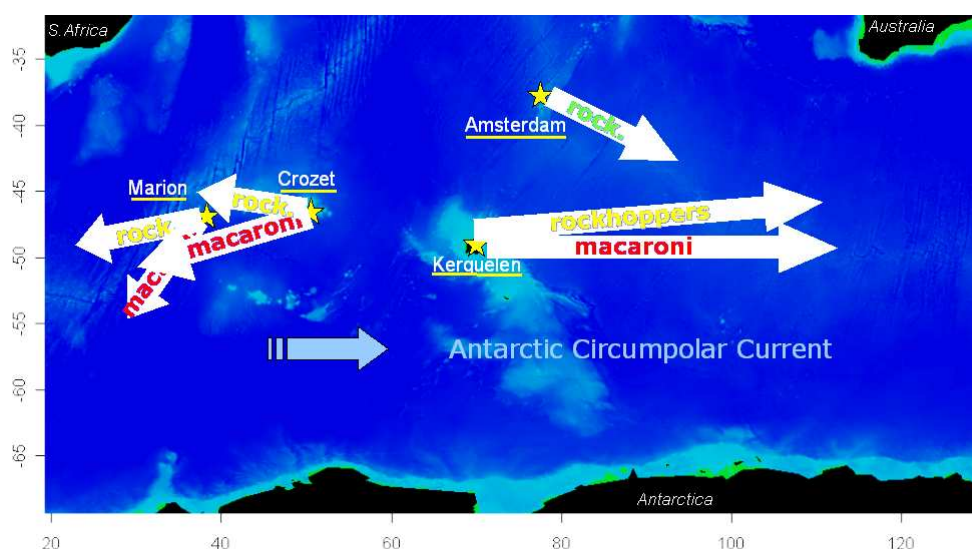


Figure 24. Synthèse des voies migratoires empruntées par les différentes populations de gorfous échantillonnées dans l'Océan Indien austral (*E. chrysolophus* en rouge, *E. filholi* en jaune, *E. moseleyi* en vert). Le sens du courant circumpolaire Antarctique est également indiqué

La zone située entre Crozet et Kerguelen a semblé ainsi très défavorable à l'alimentation de ces prédateurs, qui sont pourtant connus pour leur plasticité alimentaire en fonction de l'environnement (Tremblay & Cherel 2003). Ceci peut être relié à la particularité hydrologique de cette zone, très turbulente en raison de la présence du talus du Plateau de Kerguelen, qui va dévier le flux de l'ACC et produire des remontées d'eau (Park et al. 2008). Ce brassage peut modifier la composition planctonique du milieu, mais également rendre turbide la couche euphotique, limitant ainsi la production primaire. Le chapitre 3.5 suggère en effet que **les zones de très fort brassage sont défavorables à la distribution des gorfous** (Figure 8b de l'Annexe A5). D'autre part, l'apparente fidélité inter-annuelle aux sites exploités (macaronis de Kerguelen suivis sur 2 années successives) et la constance des différentes stratégies individuelles confirment que **tous les sites potentiellement accessibles dans le rayon d'action des gorfous ne sont pas favorables à l'alimentation**. Nos études suggèrent ainsi une forte

hétérogénéité spatiale des zones d'alimentation favorables pour les gorfous en période inter-nuptiale, dans le sud de l'Océan Indien. Ces résultats vont également dans le sens d'une certaine **prédictibilité de ces zones favorables à large échelle** (Dingle & Drake 2007, Mueller & Fagan 2008).

En comparant la distribution en mer de plusieurs populations de plusieurs espèces, nous avons aussi pu dévoiler certains aspects de la biologie évolutive de ces espèces. Tout d'abord, nous avons pu mettre en évidence le **rôle majeur du décalage des cycles de reproduction des gorfous** qui permet de limiter les recouvrements des domaines vitaux, que ce soit au départ des colonies où les espèces sont sympatriques (cas des gorfous macaroni *versus* sauteur) ou encore sur les habitats océaniques exploités en hiver (cas des gorfous sauteurs subtropical *versus* subantarctique). Il semble ainsi que ces traits phénologiques des espèces **favorisent la coexistence** de ces espèces marines. Ces ajustements font toutefois face à certains obstacles. Le décalage entre le pic de disponibilité des ressources alimentaires et celui de la demande énergétique des animaux lors de l'élevage des jeunes est probablement la première contrainte à ce changement ("**match-mismatch hypothesis**", Cushing 1990, Durant et al. 2005). Cette contrainte explique probablement pourquoi dans le cas d'espèces sympatriques présentant un léger décalage de leurs cycles (cas du gorfou macaroni *versus* sauteur : 3 semaines, voir Tableau 1), une faible différence de régime alimentaire est perçue (comparer leurs signatures isotopiques dans les chapitres 3.3 et 3.4). Au contraire, dans le cas d'espèces présentant un large décalage de cycle, lié à la différence de l'environnement exploité (cas du gorfou sauteur subtropical *versus* subantarctique : 3 mois, voir Tableau 1), le régime alimentaire respectif repose sur des proies très différentes (Tremblay & Cherel 2003, chapitre 3.4).

4.1.1.2 *Distributions orientées des populations : reflets d'effets culturels ?*

Outre les faits documentés par nos études, rapportés ci-dessus, un phénomène pour le moins intrigant et passionnant d'un point de vue évolutif a été mis en évidence dans le chapitre 3.5. En effet, **des directions de migration similaires ont été observées entre les individus d'espèces sympatriques sur chacun des sites étudiés, tandis qu'au sein de chaque espèce existaient des patrons de migration contrastés entre les populations des différents sites** (Figure 24). De tels patrons reflètent donc des **stratégies site-spécifiques** d'exploitation de l'environnement. Ces stratégies sont généralement mises en place dans des milieux où la ressource alimentaire est distribuée de manière spatialement fortement hétérogène ("patches"), mais plutôt prédictible dans le temps, ceci à une échelle spatiale moyenne à large (Alerstam et al. 2003, Mueller & Fagan 2008). Il existe donc un avantage sélectif majeur pour un individu à choisir de se déplacer vers le patch le plus proche, de manière à minimiser le coût d'acquisition de cette ressource par déplacement, par rapport au bénéfice lié à l'exploitation de celle-ci (Austin et al. 2006). Les individus les plus efficaces de ce point de vue seront donc plus à même de subvenir aux besoins de la reproduction en élevant avec succès leur progéniture, et ainsi transmettre leurs gènes.

Le fait que 96% des oiseaux marins se reproduisent en colonies favorise probablement l'émergence de ces stratégies chez ces organismes : la possibilité d'échange d'informations entre les individus d'une même colonie a fait l'objet de nombreux débats (Ward & Zahavi 1973, Clark & Mangel 1984, Rolland et al. 1998, Coulson 2002, Weimerskirch et al. 2010). Dans notre étude, l'existence de ces stratégies révèle un avantage sélectif majeur à exploiter massivement certaines zones selon le site d'origine, de manière à maximiser les gains à l'échelle individuelle. Le départ et le retour assez synchrones des gorfous, la cohérence marquée dans leur distribution, les observations de groupes en mer et de plongées synchrones des individus (Stahl et al. 1996, Tremblay & Cherel 1999, nos études) montrent que **chez ces animaux, le groupe influence largement les décisions individuelles**. Ainsi ces différentes caractéristiques des gorfous **favorisent l'émergence de stratégies de recherche alimentaire au niveau populationnel** (Boinski & Garber 2000).

Dans l'Océan Indien, l'existence de telles stratégies suggère que l'hétérogénéité de la répartition des milieux favorables n'est pas récente et reflète probablement les **histoires environnementales contrastées** des différents sites. Par exemple, un facteur historique pourrait être lié à la **chasse baleinière**, dont la pression a été considérable dans ce secteur au cours du 19^{ème} siècle (Conroy 1975, Branch et al. 2007). La quasi-disparition de cette immense biomasse de prédateurs (rorquals bleu, commun, boréal et petit, baleines à bosse et franche), potentiellement compétiteurs des gorfous pour les crustacés, a probablement agi comme une mise à disposition des proies pour ces derniers (Conroy 1975). Cette chasse a été particulièrement intensive dans le secteur Marion-Crozet (Branch et al. 2007). Nous formulons l'hypothèse que les gorfous de ces dernières îles auraient ainsi avantage à se diriger à contre-courant afin de profiter de cette manne de nourriture aujourd'hui disponible. La condition sous-jacente de cette hypothèse est **l'existence de comportements pionniers** ou originaux parmi certains individus des populations, à la base de la **connaissance de l'environnement** par les prédateurs, supposée **parfaite** (Charnov 1976). Cette condition sous-jacente semblait vérifiée dans notre étude, avec certains individus montrant des stratégies migratoires originales au sein de leur population (cas des gorfous macaroni de Crozet par exemple, cf. Figure 1 de l'annexe A3).

D'autre part, ces stratégies populationnelles site-spécifiques peuvent également être moins dépendantes de la distribution de la ressource alimentaire *per se* (Portha et al. 2002). Dans ce cas, leur existence suggère que ces animaux sont sensibles à des **effets culturels**, propres au site, et peu dépendants de l'espèce et de l'année (Grémillet et al. 2004, Trathan et al. 2006). En effet, des animaux longévifs sont capables de mémoriser la localisation des sites profitables (Bailey et al. 1996, Alerstam et al. 2003). **Cet effet mémoire, exprimé au niveau populationnel par des espèces sociales, peut provoquer des patrons de distribution orientée tels que ceux observés dans nos études**. Ces patrons de distribution orientés répondent ainsi aux **critères d'effets culturels sur les stratégies d'approvisionnement** (e.g. Grémillet et al. 2004). Il est probable que ces patrons font partie des traits d'histoire de vie de ces populations depuis de nombreuses générations ; toutefois ils semblent relativement malléables puisque ces populations sont certainement liées entre elles par leur historique de colonisation des îles (p.ex. de Dinechin et al. 2009), et présentent pourtant des effets culturels contrastés (voir chapitres suivants).

4.1.1.3 *Spécificités du gorfou sauteur subtropical* *Eudyptes moseleyi*

Dans ce travail nous avons pu comparer entre elles des espèces sympatriques sur différents sites (le gorfou macaroni et sauteur subantarctique), mais également des espèces jumelles, très récemment différenciées et se reproduisant sur des sites voisins : le gorfou sauteur subtropical et subantarctique (Banks et al. 2006, de Dinechin et al. 2009).

Jusqu'à notre étude, les différences observées entre ces deux dernières espèces relevaient de la morphologie, de la biologie de reproduction, du chant, du comportement de recherche alimentaire et du spectre de proies consommées (Warham 1975, Duroselle & Tollu 1977, Jouventin 1982, Tremblay & Cherel 2003). Au niveau de son cycle de reproduction, le gorfou sauteur subtropical est plus précoce d'environ 3 mois que son jumeau subantarctique (Tableau 1), désertant les colonies seulement 2 mois en avance sur ce dernier. La période d'élevage du jeune est la source principale de cette différence, puisqu'elle dure 2 à 3 fois plus longtemps chez l'espèce subtropicale, soit environ 40 j de plus. En effet, durant l'été austral, la production primaire et secondaire de la zone subtropicale sont bien moindres que celles de la zone subantarctique (Longhurst 2006, Knox 2007). Cette caractéristique appuie donc la théorie de l'importance des gradients latitudinaux environnementaux (température) dans la spéciation chez les manchots, par rapport aux distances inter-îles (Jouventin 1982).

Récemment, un scénario élégant de radiation spécifique a été développé pour les gorfous sauteurs (de Dinechin et al. 2009). Ce scénario a proposé que l'espèce subtropicale dérive de l'espèce subantarctique par isolement des populations suite aux mouvements historiques des fronts séparant les masses d'eau. L'île d'Amsterdam, très récente, aurait été colonisée tardivement au cours de ce processus, à partir d'animaux subantarctiques. Notre étude appuie cette origine subantarctique : en effet, les animaux d'Amsterdam exploitent la région du front subantarctique lorsqu'ils sont dégagés des contraintes de reproduction. **Ceci semble indiquer que ces gorfous sont des animaux d'origine subantarctique, ayant réussi à coloniser la zone subtropicale pour laquelle ils présentent certaines adaptations :** une précocité du cycle de reproduction permettant de pallier son allongement dans le but que les jeunes s'émancipent durant la période optimale pour leur survie (Duroselle & Tollu 1977). Il serait par conséquent très intéressant d'approfondir l'étude de ces liens des gorfous subtropicaux pour la zone subantarctique en suivant les déplacements de ces animaux durant d'autres longues périodes passées en mer, en dehors de la reproduction (dispersion post-nuptiale, année sabbatique, voyage précédant la mue).

4.1.2 *La dispersion post-natale chez les manchots papou et empereur*

Cette phase du cycle de vie est extrêmement peu documentée chez les oiseaux marins. Pourtant, elle paraît cruciale à étudier dans un contexte de conservation car les juvéniles sont potentiellement **plus vulnérables** que les adultes aux diverses menaces existant dans leur environnement et pouvant affecter leur survie : à la fois en raison de leur **inexpérience** et de leur **plus grand rayon de distribution**

(Kooyman et al. 1996, Gales 1998, Weimerskirch et al. 2006, Trebilco et al. 2008, Wienecke et al. 2010). D'une manière générale, le suivi à distance des déplacements des individus juvéniles est délicat, en raison des lourdes incertitudes concernant la récupération des appareils utilisés (voir chapitre 2.3.2). L'utilisation de GLS était donc à proscrire, au profit d'appareils **émetteurs**, mais ces derniers sont trop encombrants pour le suivi à long terme d'animaux tels que les gorfous. C'est donc pour ces **raisons éthiques** que le suivi de la dispersion post-natale n'a pas été fait chez les mêmes espèces que le suivi de la migration inter-nuptiale, mais chez des manchots de **taille supérieure**. Ce choix présentait donc l'avantage de la **réception de données** depuis les appareils déployées, par rapport au **risque de ne récupérer aucun GLS**. Cependant, la différence de coût des appareils utilisés par rapport aux GLS nous a amené à **réduire considérablement les effectifs** : seulement 6 juvéniles ont ainsi équipés chez les deux modèles d'étude de la dispersion post-natale, au lieu d'une vingtaine pour chaque population suivie durant la migration inter-nuptiale.

Dans nos travaux, il s'est avéré que chez les deux modèles d'étude, un seul a véritablement duré dans le temps sur les 6 animaux étudiés (pour des raisons inexplicables), rendant difficile la généralisation des résultats observés. Les données collectées permettent toutefois de dégager plusieurs résultats généraux marquants, qui représentent des avancées incontestables dans le cadre de la problématique définie.

4.1.2.1 *Rayon d'action et habitats prospectés chez les juvéniles par rapport aux adultes*

Chez les deux modèles d'étude, les individus juvéniles ont effectué des déplacements horizontaux spectaculaires lors de la première phase suivant leur émancipation des colonies. En effet, **les jeunes manchots ont dispersé sur un rayon bien plus large que celui connu pour les déplacements des adultes reproducteurs** (voir chapitres 3.7 et 3.8). Ce résultat confirme les connaissances actuelles sur la phase de dispersion post-natale des prédateurs marins (phoques : Field et al. 2005, manchots : Kooyman et al. 1996, albatros : Weimerskirch et al. 2006, pétrels : Trebilco et al. 2008). **Chez le manchot papou**, les individus juvéniles issus du Golfe du Morbihan ont tous rapidement quitté cet environnement pour gagner les baies et fjords de la côte nord-est de l'archipel, alors que les adultes reproducteurs ne quittent pas cette mer fermée (Lescroël & Bost 2005). De la même manière, les juvéniles issus de la colonie de mer ouverte ont rayonné largement sur l'étendue du Plateau de Kerguelen, atteignant des éloignements *a minima* très supérieurs à ceux connus pour les adultes reproducteurs de cette même colonie (Lescroël & Bost 2005). **Chez le manchot empereur**, le rayon d'action des juvéniles était tel que ces derniers ont atteint une masse d'eau dont l'utilisation n'a jamais été montrée chez les adultes issus de la même colonie : la **PFZ**. Trois autres études récentes (Kooyman et al. 1996, Kooyman & Ponganis 2008, Wienecke et al. 2010) ont montré que des manchots empereurs juvéniles suivis depuis d'autres sites ont adopté un comportement similaire à celui observé dans notre étude, et atteint des latitudes record, proches de nos valeurs, pour la distribution de l'espèce. Ces dernières études confirment que les jeunes manchots empereurs franchissent communément les limites de la région Antarctique (limite sud de l'ACC voire front polaire) lors de leur première phase de dispersion.

La question de savoir **pourquoi, dans un cas général, les juvéniles dispersent avec un rayon d'action supérieur à celui des adultes reproducteurs** se pose alors. En devenant indépendants de leurs parents, les juvéniles doivent s'approvisionner et disperser par eux-mêmes. Pour cela, un ensemble de comportements acquis dans l'environnement et/ou innés, c'est-à-dire fixés génétiquement, vont être mis à profit (Berthold 1996, Alerstam et al. 2003). **Durant cette période**, ces individus naïfs doivent acquérir les compétences de déplacement et d'approvisionnement efficaces (Burger 1980, Yoda et al. 2004), et **sont exposés à des taux de mortalité naturelle élevés** (Clutton-Brock 1988). Malgré le peu d'information disponible sur cette période critique, les **causes proximales** de la dispersion à grande échelle généralement observée chez les juvéniles depuis leur lieu de naissance pourraient se trouver dans la **compétition intra-spécifique** qui peut avoir lieu autour des sites de reproduction **avec les adultes** (Clobert et al. 2001). De tels facteurs écologiques proximaux peuvent ainsi mener à la **fixation génétique de mécanismes de dispersion** qui assureraient aux individus la capacité de trouver leur chemin vers des sites d'approvisionnement favorables et sûrs (Berthold 1996, Dingle 1996, Clobert et al. 2001). Les individus naîtraient donc avec un programme de dispersion fixé **mais déclenché par des stimuli environnementaux**, qui les dirigerait ainsi pas à pas le long de leur déplacement océanique. Ce programme de dispersion inné implique fréquemment l'utilisation du champ magnétique terrestre (voir Alerstam et al. 2003 pour une synthèse).

Chez les oiseaux marins, la durée de la phase d'immaturité peut être particulièrement élevée (Warham 1990) : 5 ans chez les gorfous et manchot empereur, 3 ans chez le manchot papou (Williams 1995). Ceci peut être interprété comme le résultat d'une **longue période d'apprentissage des capacités à s'approvisionner efficacement dans le milieu** (Lack 1954). La phase la plus critique, avec le plus haut risque de mortalité, se situerait durant le premier hiver lorsque les juvéniles dispersent sur de très longues distances, dans des zones non-identifiées (Warham 1990, Gales 1998, Weimerskirch et al. 2006, Trebilco et al. 2008, Wienecke et al. 2010). Comme notre étude le souligne, **le comportement des oiseaux marins durant cette phase est encore très mal connu notamment à cause des difficultés techniques de suivre ces animaux sur de longues périodes, particulièrement en milieu pélagique** (chapitre 3.8, Kooyman et al. 1996), mais pas uniquement (chapitre 3.7). L'aptitude des oiseaux marins à revenir sur leur lieu de naissance après plusieurs années d'immaturité passées au large (Inchausti & Weimerskirch 2002) semble là encore indiquer l'utilisation de **mécanismes innés** pour la navigation sur de grandes distances, de manière très similaire aux oiseaux terrestres (Berthold 1996). Les manchots apparaissent toutefois être un cas particulier, puisque la mue doit se faire à terre (Williams 1995), réduisant ainsi le temps disponible et en conséquence la distance parcourue en mer. En résumé, cette première phase de dispersion très directionnelle et cohérente (sortie du Golfe du Morbihan pour les jeunes manchots papous de ce site, route vers le nord pour les jeunes manchots empereurs) observée dans nos études ne semble pas refléter un phénomène passif, puisque aucun courant marin ne pouvait être à la base de ce mouvement dans la région considérée. **Ainsi, cette première phase de la dispersion doit bien être vue comme active, mais probablement au moins en partie due à des mécanismes innés.**

4.1.2.2 *Stabilisation des paramètres suivis*

La seconde phase de dispersion des juvéniles, plus ou moins mobile, correspond probablement à une période davantage influencée par l'apprentissage au niveau individuel que la précédente (Weimerskirch et al. 2006, nos études). En effet, durant cette deuxième phase, davantage de variation inter-individuelle est observée chez nos deux espèces suivies. Ceci reflète probablement les **choix** réalisés au niveau individuel, qui amènent les individus à subir différemment les uns des autres l'influence des facteurs déterminant les mouvements à grande échelle (courants marins, vent) en fonction de leur position, comme cela est le cas chez d'autres oiseaux marins (Weimerskirch et al. 2006).

Le succès d'approvisionnement des manchots est étroitement lié à leurs capacités de plongée (Green et al. 2005, Lescroël et al. 2010). Chez les jeunes manchots empereurs, la possibilité de suivre les performances de plongée (profondeur, durée) nous a montré une augmentation rapide de ces capacités au cours des semaines, pour ensuite évoluer vers une relative stabilité à partir de 10 semaines en mer. Ces plateaux rejoignaient partiellement les valeurs observées chez les adultes reproducteurs (Kooyman & Kooyman 1995, Rodary et al. 2000, Zimmer et al. 2008b). **Ceci suggère que pour certains paramètres de plongée (temps d'immersion notamment), les jeunes ont atteint les capacités des adultes en une dizaine de semaines.** Toutefois, le suivi de paramètres physiologiques tels que le gain de masse corporelle et la teneur en myoglobine sur les 10 premières semaines en mer chez deux jeunes manchots empereurs (Ponganis et al. 1999) suggère que les juvéniles sont encore loin de posséder à ce stade les extraordinaires capacités de plongée en apnée des adultes.

Malgré ce bémol, les paramètres suivis chez les jeunes manchots empereurs et leur relative stabilisation conforte l'exploitation des résultats obtenus chez les jeunes manchots papous. En effet, nous avons considéré dans le chapitre 3.7 que le suivi des jeunes manchots papous sur une moyenne de 53 jours, et jusqu'à 212 jours, permettait de documenter les habitats sélectionnés par ces juvéniles, c'est-à-dire les **choix comportementaux** réalisés au-delà de la période la plus influencée par les mécanismes innés. Ce dernier suivi était certes inférieur à la durée de 10 semaines mise en évidence chez les jeunes manchots empereurs ; toutefois nous pensons que la phase d'expression des choix individuels est plus précoce chez le manchot papou. En effet, le manchot empereur est un cas très particulier au sein de l'ordre des Sphénisciformes : lors de leur émancipation, les juvéniles présentent une masse corporelle équivalente à seulement 60% de celle des adultes (Prévost 1961), cette proportion étant la plus faible trouvée chez les manchots. Chez le manchot papou, les juvéniles s'émancipent avec une masse corporelle proche de celle des parents (de 90% en mer fermée à 93% en mer ouverte, C.A. Bost, comm. pers.), ce qui rapproche probablement les juvéniles des capacités d'approvisionnement des adultes. D'autre part, les capacités de plongée hors du commun des manchots empereurs nécessitent certainement un apprentissage plus long pour les juvéniles de cette espèce (Ponganis et al. 1999).

Ainsi, nous estimons avoir pu étudier au cours de cette thèse deux phases de la dispersion juvénile chez les deux espèces suivies. En premier lieu, nous avons suivi la spectaculaire phase de

dispersion *per se*, relevant au moins en partie de **mécanismes innés**. D'autre part, nous avons également documenté les **choix comportementaux** de sélection d'habitat réalisés au niveau individuel, qui reflètent davantage un apprentissage à l'exploitation du milieu par ces animaux. En dépit des déconvenues énoncées plus haut, nos deux études ont donc finalement atteint leurs objectifs.

4.2 Causes et conséquences évolutives du comportement migratoire des manchots en dehors de la reproduction

4.2.1 Quelles pressions de sélection peuvent déterminer les migrations observées chez les manchots ?

Plusieurs facteurs écologiques et cognitifs déterminent les adaptations liées aux déplacements réguliers des organismes migrants. Nous en discutons quatre principaux ci-après (cf. Alerstam et al. 2003 pour une synthèse plus complète), que nous tâcherons de comparer systématiquement à nos résultats sur les manchots, afin de proposer un schéma simple d'évolution des voies migratoires chez ces espèces. Nous ne détaillerons pas ici les moyens développés par ces organismes afin de mettre en œuvre le comportement individuel de migration (adaptations à la locomotion : coûts énergétique et de temps, adaptations au fluide environnant, taille corporelle, rythme d'approvisionnement...).

4.2.1.1 La saisonnalité

Dans bien des cas **la migration est avant tout une adaptation à l'exploitation de pics saisonniers d'abondance de ressource**, et à l'inverse à l'évitement des dépressions saisonnières de ressource (Fretwell 1972, Alerstam et al. 2003). La trajectoire de la sterne arctique *Sterna paradisaea* au cours de sa migration trans-équatoriale à travers le paysage d'énergie solaire reçue sur Terre en est un bon exemple. Un surplus de ressource hivernale par rapport à la ressource de reproduction, ou vice-versa, doit ainsi déterminer le calendrier de migration d'une population (Alerstam & Högstedt 1982).

Mis à part les quelques espèces vivant à de faibles latitudes, les manchots vivent effectivement dans un milieu **saisonnier** (Clarke 1988, Knox 2007). Les contraintes imposées par cette saisonnalité sont progressivement plus fortes vers le pôle, et agissent en conséquence de manière plus marquée sur les espèces vivant aux latitudes les plus australes. Ainsi, les variations saisonnières de **la photopériode** et de **l'étendue de la glace de mer** vont dicter des mouvements obligatoires de migration chez les espèces Antarctiques (Kooyman 2002, Ballard et al. 2010). Toutefois, ces deux derniers facteurs ne semblent pas déterminants sur la migration des gorfous étudiés dans notre travail, puisque aucun de ces facteurs ne varie de manière marquée entre les sites de reproduction et d'hivernage. Toutefois, des **facteurs induits par la saisonnalité**, comme le **niveau de production primaire**, pourraient influencer plus fortement ces migrations. En effet, il est probable qu'à la fin de l'été austral, lorsque la plupart des espèces d'oiseaux marins ont localement achevé leur reproduction, le niveau de ressource alimentaire disponible pour les

Endyptes soit très faible (Croxall 1984), avec un taux de renouvellement minimal : ceci pourrait donc contraindre ces animaux à migrer vers des sites plus distants, sur lesquels la ressource alimentaire disponible est relativement plus abondante.

4.2.1.2 *Les habitats favorables*

Pour les migrants, l'avantage du **gain supplémentaire saisonnier** en reproduction ou en survie hivernale est un facteur important pour l'issue de la compétition visant à exclure d'un habitat soit les stratégies migrants soit les résidents (Bell 2000). Pour les résidents, l'avantage sera davantage reflété par **l'occupation prioritaire des sites** (Alerstam & Enckell 1979). Le bénéfice associé à l'occupation prioritaire des sites doit par ailleurs devenir faible voire inexistant dans le cas d'habitats instables ou imprédictibles, ce qui favorise le développement de la migration chez les espèces vivant dans de tels habitats (Alerstam & Enckell 1979). D'autre part, un migrant, en rencontrant des sites favorables à la reproduction et à l'alimentation sur son chemin va continuer à se déplacer et dépasser ces derniers (cas des sternes arctiques, des jeunes rongeurs, des saumons et des guêpes : cf. Dingle & Drake 2007).

Le cas des oiseaux marins est particulier, car ces organismes occupent des habitats qui offrent d'excellentes conditions pour la survie hivernale mais qu'ils ne peuvent pas utiliser pour la reproduction, par manque de substrat terrestre. Dans ces cas, le comportement migratoire est le seul permettant l'exploitation de cet habitat hivernal (Alerstam & Högstedt 1982). La migration sert donc de ce point de vue d'adaptation à exploiter différents habitats pour la survie hivernale et pour la reproduction, et à combiner ces fractions de niches en une base complète d'existence.

De manière intéressante, on retrouve chez les manchots la poursuite du comportement de migration même si les animaux trouvent des sites de nourrissage en chemin (Green et al. 2005, Green et al. 2009b). On retrouve également chez les espèces de manchots relativement sédentaires à proximité du site de reproduction, comme le manchot papou, des adaptations similaires à celles prédites pour les espèces résidentes sur les sites d'hivernage. Cette espèce présente en effet des capacités de plongée supérieures à celles des espèces migrantes (Mori & Boyd 2004, Wilson 2010), ce qui lui permet d'exploiter des ressources locales que les migrants ne peuvent pas atteindre. D'autre part, cette espèce "résidente" revient beaucoup plus tôt dans l'année à terre (2 mois) afin de débiter son cycle reproducteur, par rapport à d'autres espèces de manchots migratrices.

4.2.1.3 *Les facteurs historiques et génétiques*

Chez certains grands herbivores, il a été mis en évidence que certaines populations réalisent des migrations jusqu'à une destination géographique spécifique, quand bien même l'habitat favorable recherché a été fortement dégradé (Andersen 1991). Une idée largement acceptée est ainsi que les voies migratoires reflèteraient les routes de colonisation suivies au cours des expansions et retraits de l'habitat des espèces migratrices. L'hypothèse sous jacente est ici qu'il existe des éléments d'"**inertie évolutive**" et

des contraintes **se transmettant au programme génétique de migration**. Ces éléments permettent des extensions successives du programme, mais sans changements brutaux ni complexes (Alerstam et al. 2003). Ainsi chez les oiseaux, il n'est pas rare que des populations en expansion aient conservé leurs anciennes voies migratoires, ces dernières apparaissant à présent **sub-optimales** (Sutherland 1998). De manière intéressante, tous ces cas concernent des espèces chez lesquelles la dispersion juvénile se produit de manière indépendante de la migration des adultes et repose sur un programme génétique pour le premier automne. Ceci indique que dans le cas inverse, **l'apprentissage inter-générationnel (l'"évolution culturelle") améliore la flexibilité du programme de la migration**. Ce type de contrainte évolutive aux nouveaux programmes de migration contraste avec la grande flexibilité de la migration mise en évidence plus haut, et avec le fait que les nouveaux patrons de migration évoluent très rapidement et parfois sans transmission culturelle (Berthold et al. 1992, Berthold 1999).

Cette inertie évolutive est particulièrement intéressante par rapport au cadre des résultats de cette thèse. Elle suggère en effet que les schémas de migration observés à un temps donné ne sont pas forcément optimaux d'un point de vue évolutif. Ceci appuie la possibilité d'une empreinte forte des **paléo-environnements** rencontrés par les différentes populations, qui se reflèterait de manière site-spécifique sur les migrations. En outre, chez les manchots, l'émancipation des juvéniles n'est généralement pas synchrone au début de la période inter-nuptiale des adultes. Ainsi, l'apprentissage inter-générationnel chez ces organismes peut-il être considéré nul, suggérant une forte inertie évolutive du programme de migration inter-nuptiale des adultes. Ceci renforce encore l'idée que les patrons de migration inter-nuptiale ne sont pas très flexibles et pourraient ainsi refléter des adaptations sub-optimales, relatives à des environnements historiques. Les migrations observées pour les gorfous des deux espèces suivies à la fois à Crozet et Marion semblaient particulières dans le sens où elles débutaient à contre-courant de l'ACC : ceci peut ainsi révéler que cette direction de départ était optimale vers l'habitat recherché, à l'époque où les manchots ont pu coloniser ces archipels, qui sont justement d'âge équivalents.

4.2.1.4 *La mémorisation des sites favorables*

Au niveau individuel, un mécanisme de mouvement par mémoire suggère **qu'une information préalable sur la localisation de la cible du mouvement, ou d'une barrière qui le contraint, est disponible** (Alerstam et al. 2003, Mueller & Fagan 2008). Cette information préalable peut dériver de l'historique de l'individu lui-même (cas des grands herbivores : Bailey et al. 1996), de la communication avec les conspécifiques (cas des abeilles, von Frisch 1967, et des oiseaux, Ward & Zahavi 1973, Clark & Mangel 1984, Weimerskirch 2010), ou d'un héritage génétique (cas des papillons monarques, Brower 1996). Il est communément admis que l'utilisation de cette information va avoir pour intérêt **de diminuer le coût associé à atteindre la cible du mouvement** (Alerstam et al. 2003, Mueller & Fagan 2008). L'intérêt évolutif relatif de l'utilisation de la mémoire va notamment dépendre de la combinaison des gradients de ressources environnementales qui interagissent avec les comportements individuels, et surtout de leur prédictibilité (Mueller & Fagan 2008). Dans des conditions de répétition suffisante entre les

changements saisonniers, la stratégie populationnelle de résidence ne sera pas viable, au profit de la stratégie migratoire. Les stratégies de mouvement impliquant la mémoire seront alors favorisées. Au contraire, si les changements saisonniers deviennent imprédictibles, la population devrait tourner sa stratégie vers le nomadisme ; l'intérêt de la mémorisation des secteurs favorables sera diminué en parallèle, au profit de mouvements non-orientés au niveau individuel.

Les migrations observées chez les manchots ont lieu dans un environnement aux ressources fluctuantes dans le temps et l'espace, prédictibles à grande échelle (Weimerskirch 2007). **Une implication des processus de mémoire est alors probable** dans les migrations observées. Ceci expliquerait notamment le très fort recouvrement observé entre les distributions en mer de gorfous macaroni durant deux années successives (chapitre 3.3). La fidélité inter-annuelle des prédateurs à des régions d'approvisionnement dans des environnements dynamiques peut donc conférer des avantages écologiques aux individus (tels que la familiarité avec les ressources, Greenwood 1980), dont le gain peut n'être apparent que sur le long terme (Bradshaw et al. 2004). Cette évolution de la fidélité à (probablement) long terme, assistée par des règles simples de navigation et l'utilisation de la mémoire expliquerait donc également l'existence de mouvements apparemment non-adaptatifs durant une année donnée chez des animaux longévifs tels que les manchots, puisque les individus ne sont *a priori* pas capables d'évaluer en temps réel l'ensemble des zones favorables accessibles (e.g. Watanuki et al. 2003). Il faut aussi noter que la distribution observée résulte d'individus adultes qui ont déjà eu du succès à s'approvisionner et ont donc pu mémoriser ces zones favorables, tandis que les choix systématiquement ou régulièrement infructueux sont contre-sélectionnés et donc non-observés (mais voir le trajet d'un gorfou macaroni de Crozet vers Kerguelen, chapitre 3.3). Cette navigation des individus vers les sites mémorisés comme potentiellement favorables est probablement, au moins en partie, réalisée au travers d'une séquence de succès initiaux suivis par de simples règles de répétition (Bradshaw et al. 2004). Ce mécanisme peut conduire à une spécialisation de la niche individuelle, pouvant avoir des effets profonds sur l'écologie et l'évolution des populations (Bolnick et al. 2003).

4.2.1.5 *Proposition d'un scénario de mise en place des stratégies site-spécifiques de migration inter-nuptiale chez les gorfous*

Après la prise en compte de ces facteurs pouvant influencer l'évolution des comportements de migration observés chez les manchots, il convient de rappeler que dans le **cas particulier d'oiseaux océaniques**, entièrement dépendants du milieu marin pour s'alimenter, le lien à la terre peut être vu comme une **contrainte**, durant la reproduction et parfois la mue. **Ainsi, il est à envisager que la migration inter-nuptiale reflète dans ce cas particulier un "retour" vers l'habitat optimal.** Une observation allant dans ce sens est que chez ces oiseaux marins océaniques, un individu malchanceux durant la reproduction va quitter la colonie et adopter un comportement de recherche d'habitat similaire à celui des individus post-reproducteurs (Weimerskirch & Wilson 2000). Ceci suggère que **le départ des oiseaux marins de leur habitat de reproduction n'est pas forcément dépendant d'une période à**

partir de laquelle le site d'hivernage est favorable ou l'habitat de reproduction devient défavorable. Chez ces organismes, c'est donc uniquement l'impossibilité physique (actuelle) de se reproduire dans le second qui rend cet habitat **non-permanent** (Alerstam et al. 2003).

Le caractère sub-optimal de l'habitat lié à un substrat ferme semble **particulièrement frappant chez les manchots**, au travers de la distribution des taxons actuels de ce groupe. Leurs capacités de plongée leur permettent pour certains d'accéder à des profondeurs uniques chez les oiseaux marins, mais au sacrifice du vol, ce qui a considérablement contraint leur distribution par évitement de la prédation à terre. En effet, durant 50 MA, les manchots ont surtout fréquenté des îles isolées afin d'éviter les prédateurs présents sur les masses continentales, un trait qui perdure (Kooyman 2002).

Chez les *Eudyptes*, les schémas de migration inter-nuptiale observés semblent particulièrement liés à des facteurs historiques et de mémorisation. Nous pouvons ainsi proposer un scénario (à valeur indicative) en trois étapes, expliquant la mise en place des stratégies migratoires site-spécifiques observées dans notre étude. Il est important de noter que pour l'élaboration de ce scénario, **notre postulat de base est que les gorfous n'ont pas modifié leurs exigences écologiques vis-à-vis de l'habitat inter-nuptial recherché, sur l'ensemble de l'ère considérée.** Notre scénario est donc basé sur les mouvements latitudinaux historiques de l'habitat contemporain recherché (fondamentalement, une masse d'eau spécifique), qui ont récemment été reconstitués de manière chronologique grâce à l'analyse isotopique de sédiments du plancher de l'Océan Austral (Hodell et al. 2003). Nous rappelons enfin que le groupe des gorfous se serait séparé des autres manchots il y a environ 15 MA, et se serait diversifié vers 8 MA dans la région de la Nouvelle-Zélande : les espèces actuelles de gorfous dateraient d'environ 2 à 8 MA (Baker et al. 2006, Clarke et al. 2007).

Chronologiquement, **la première localité d'étude qui ait pu être colonisée par les gorfous est Kerguelen**, la plus ancienne (cf chapitre 2.1.1.2), et à la fois plus proche que Crozet et Marion de la région néo-zélandaise. Cette colonisation a pu se produire dès 15 MA, mais plus probablement à partir seulement de 8 MA. Dans un paléo-environnement océanographique proche de ce que nous connaissons aujourd'hui (Hodell et al. 2003), nous pouvons supposer que les gorfous établis à Kerguelen aient développé une stratégie de migration inter-nuptiale **avec un départ dans le sens du flot de l'ACC** (vers l'est, Figure 25a). En effet, cette stratégie permet de minimiser l'effort de prospection alimentaire à l'issue de la mue, très éprouvante pour de la survie des manchots à cause du jeûne associé (Cherel et al. 1994).

Dans un second temps, **l'émergence des archipels Crozet et du Prince Edouard** a alors probablement donné lieu à une colonisation de ces îles par certains individus de Kerguelen. De manière importante, les plus jeunes taxons (macaroni : 1.4 MA, Baker et al. 2006) ont pu coloniser les îles **au début du Pléistocène (1.9–0.9 MA) durant lequel un climat froid régnait sur l'Océan Austral.** À cette période, **ce climat plus froid aurait entraîné un déplacement vers le Nord des habitats favorables** : la PFZ semblait ainsi se situer environ 7° plus au nord de ce que nous connaissons actuellement, pouvant même empêcher l'advection d'eaux chaudes de l'Océan Indien vers l'Atlantique par

le courant des Aiguilles (Becquey & Gersonde 2002, Gersonde et al. 2003). Ainsi, les gorfous ayant colonisé Crozet et Marion n'avaient probablement pas d'autre choix que de **migrer vers le nord-ouest**, à la rencontre des eaux moins froides du Canal du Mozambique retenues le long de la pointe australe de l'Afrique. Les animaux de Kerguelen, au même moment, effectuaient probablement une migration orientée vers le nord-est (Figure 25b).

Enfin, à partir de 0.9 MA, **le radoucissement du climat aurait été accompagné par un retour vers le sud des masses d'eau favorables** (Hodell et al. 2003). Les gorfous ont ainsi probablement ajusté leurs voies migratoires en latitude, **tout en gardant sur chaque site une composante longitudinale contrastée** (ouest pour Crozet et Marion, est pour Kerguelen). Très récemment (0.25 MA), l'île Amsterdam a émergé et a pu être rapidement colonisée par les gorfous sauteurs de l'île Gough, située dans l'Atlantique (de Dinechin et al. 2009). La migration inter-nuptiale des individus d'Amsterdam telle qu'elle est aujourd'hui observée (vers le sud-est) reflèterait donc selon ce scénario (1) que ces animaux ont conservé leur affinité subantarctique datant de l'ère précédente où Gough subissait le climat froid décrit plus haut ; (2) que la masse d'eau recherchée a migré vers le sud. D'autre part, aucune contrainte ne semblait exister pour donner une composante ouest aux animaux d'Amsterdam : c'est donc tout naturellement, avec le flot de l'ACC, que cette migration se fait vers le sud-est (Figure 25c).

Ce scénario proposé, en trois étapes historiques, est probablement très simplifié par rapport aux événements environnementaux successifs et aux autres facteurs écologiques qui, combinés, ont mené aux différentes stratégies inter-nuptiales mises en évidence au cours de nos travaux. Toutefois, ce scénario semble expliquer pourquoi des populations d'une même espèce ont développé des stratégies différentes entre des îles voisines (cas des gorfous de Crozet *versus* Kerguelen), ou au contraire des stratégies similaires dans le cas de localités d'âge équivalent (cas des gorfous de Crozet *versus* Marion). Ce scénario semble également expliquer pourquoi ces stratégies sont propres aux sites plus qu'ils ne le sont aux espèces : sur un même site, deux espèces sympatriques d'*Endyptes* montraient en effet des stratégies de déplacement similaires. Enfin, ce scénario pointe du doigt que chez les populations étudiées, la composante longitudinale de la migration semble être un trait d'histoire de vie propre au site, puisque probablement déterminé par l'histoire environnementale de ce site. **Cette composante longitudinale semble donc fortement ancrée chez ces populations.** Au contraire, la composante latitudinale de la migration semble être bien plus malléable que la précédente : **selon notre scénario, les gorfous semblent capables d'ajuster plus finement cette composante latitudinale aux variations spatiales et temporelles de leur environnement.** Cette capacité d'ajustement chez les manchots océaniques peut être vue comme un mécanisme de plasticité phénotypique assurant la pérennité face aux variations climatiques notamment : toutefois, les limites de cette plasticité sont peut-être atteintes dans le cas de changements rapides dans l'environnement (Cresswell et al. 2008), ou de disponibilité de site de reproduction, notamment dans le cas des espèces Antarctiques (Jenouvrier et al. 2009b).

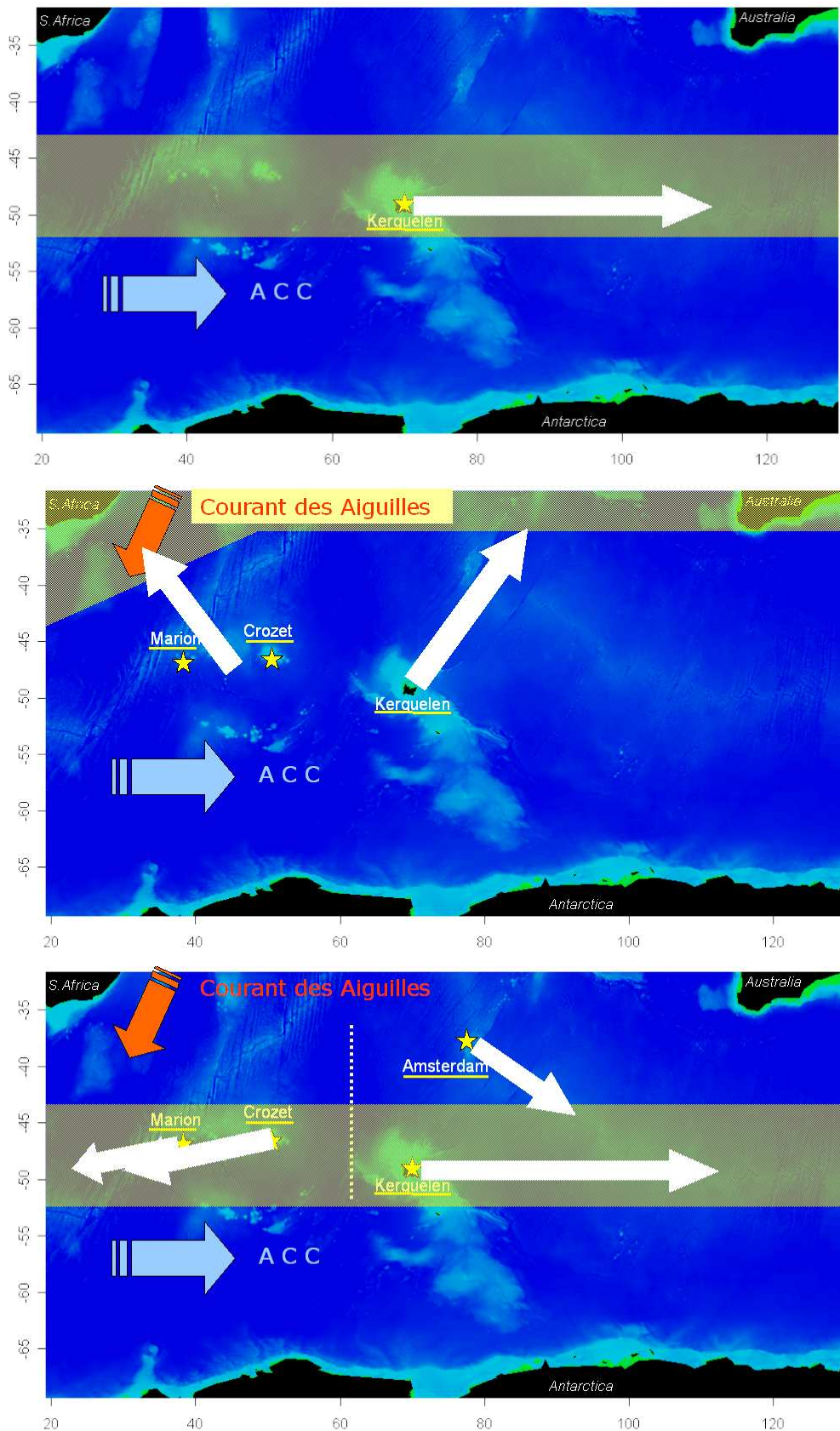


Figure 25. Scénario hypothétique de la mise en place des stratégies de migration inter-nuptiale des gorfous étudiés. Première étape (8–2 MA, en haut): colonisation de Kerguelen par les gorfous et mise en place de leur voie de migration inter-nuptiale (flèche blanche) dans le sens de l'ACC, au sein de la masse d'eau favorable (bande jaune indicative). Deuxième étape (1.9–0.9 MA, au milieu): au début du Pléistocène, le climat se refroidit et conduit les gorfous à migrer davantage vers le nord à la recherche des habitats favorables. Troisième étape (0.25 MA–présent, en bas): radoucissement du climat ; les masses d'eau favorables se déplacent vers le sud et modifient les voies de migration des gorfous

4.2.2 *Conséquences : un rôle directeur du comportement de migration dans l'évolution des manchots ?*

4.2.2.1 *Effet structurant spécifique de la migration inter-nuptiale*

Friesen et al. (2007) ont identifié plusieurs barrières potentielles aux flux de gènes chez les oiseaux marins. Les populations séparées par des **terres contemporaines ou historiques** montrent des différences génétiques marquées, et la plupart de ces populations sont également structurées phylo-géographiquement. Donc, **le flux de gènes chez les oiseaux marins est hautement limité par les terres (habitat d'alimentation non-favorable)**. Mais ce qui est particulièrement intéressant dans notre cas, c'est que ces auteurs concluent que **le degré de ségrégation des populations en-dehors de la période de reproduction est aussi fortement corrélée à l'étendue de la structuration génétique et phylo-géographique de ces populations**. Étant donné que les populations qui sont séparées par des terres contemporaines ou historiques ont également des distributions séparées en-dehors de la période de reproduction, **cette distribution seule est donc un excellent prédicteur de la structuration phylo-géographique des populations**. Quasiment toutes les espèces ayant de multiples aires de distribution en-dehors de la période de reproduction étaient structurées phylo-géographiquement dans l'étude citée ; de même, quasiment toutes les espèces structurées phylo-géographiquement présentaient de multiples aires de distribution (ou saisons) population-spécifiques en-dehors de la période de reproduction. De plus, toutes les populations demeurant sur ou à proximité des colonies durant tout leur cycle présentent une forte structuration génétique des populations. **Donc, la ségrégation en-dehors de la période de reproduction apparaît comme une barrière forte au flux de gènes chez les oiseaux marins, surtout pour les manchots**. Des corrélations entre la distribution des populations en-dehors de la période de reproduction et leur structuration génétique ont également été relevées chez d'autres groupes d'oiseaux (Wenink & Baker 1996, Kimura et al. 2002).

La distance géographique entre les colonies, la dispersion et le rayon d'action des individus semblent au contraire avoir une très faible influence sur la structuration génétique des populations d'oiseaux marins, et opèrent probablement selon les mêmes mécanismes que les barrières liées aux terres émergées et à la distribution en-dehors de la période de reproduction (Friesen et al. 2007). **Ceci souligne donc l'effet majeur au niveau évolutif de la ségrégation absolue des parapatriques dans l'espace, observée dans cette thèse (gorfous macaroni et sauteurs de Crozet et Kerguelen)**. Ces mécanismes de ségrégation déclenchés par les patrons de migration inter-nuptiale sont en effet un moteur potentiel pour la divergence génétique de ces populations.

4.2.2.2 *Structuration par la philopatrie*

Certaines espèces ayant une forte structuration génétique des populations ne connaissent pas les barrières aux flux de gènes précédemment décrits (terres émergées, zones d'hivernage ségréguées, Friesen et al. 2007). Donc, d'autres facteurs peuvent promouvoir la différenciation des populations chez les oiseaux

marins. Par exemple, **la philopatrie peut réduire le flux de gènes**, et mener à des différenciations de populations (comme chez le saumon : Quinn & Dittman 1990). Les oiseaux marins sont bien connus pour leur forte philopatrie (Coulson et al. 2002), probablement mise en place grâce aux bénéfices apportés par la colonialité. Les mécanismes par lesquels un arrivant choisit une colonie de reproduction sont généralement inconnus, mais sont supposés être liés à l'information collectée à partir des conspécifiques lorsque les jeunes oiseaux prospectent (Boulinier et al. 1996, Danchin et al. 1998, 2004). Si les conditions locales sont mauvaises et que le succès reproducteur est faible, les jeunes oiseaux et les reproducteurs ayant échoué peuvent disperser. En ce sens, le flux de gènes peut être directement dépendant de la qualité de l'environnement local et de l'échelle spatiale de l'hétérogénéité environnementale. Toutefois, des facteurs locaux peuvent également limiter cette dispersion effective entre les colonies via la sélection, augmentant ainsi la structuration génétique : par exemple, les rôles des adaptations à la résistance aux parasites dans la structuration des populations d'oiseaux marins sont à envisager (Friesen et al. 2007).

Chez les manchots, la philopatrie est **généralement élevée** (Warham 1975, Williams 1995). Ceci peut traduire la **faible hétérogénéité environnementale à large échelle** du milieu océanique prospecté par ces oiseaux en période inter-nuptiale, et également **l'inertie évolutive** (cf. précédemment) **de leur programme de migration**. Ces facteurs vont donc **renforcer la structuration génétique entre les parapatriques**.

4.2.2.3 *Isolement géographique et isolement comportemental chez les manchots*

La définition biologique de l'espèce selon Mayr (1963) est basée sur le critère d'inter-fécondité, en conditions naturelles, de populations appartenant à la même espèce. Ce concept est exprimé un peu différemment par Dobzhansky (1937), qui considère une espèce comme un lot de gènes clos. Dans les deux cas, un problème se pose chez les populations insulaires. L'isolement géographique rend difficile de déterminer si une variation locale est une espèce à part entière, ce qui explique les controverses taxonomiques (cas notamment du complexe spécifique des gorfous sauteurs). En fait, l'isolement géographique des populations de manchot semble moins prononcé qu'attendu (Jouventin 1982, Williams 1995), et semble avoir davantage résulté en l'évolution de **mécanismes d'isolement comportementaux**, dont l'importance peut fournir un indice au degré de spéciation. Les **comportements de parade** révèlent ainsi des différences **au niveau du genre**, tandis que les **enregistrements vocaux** fournissent des données plus précises **au niveau spécifique**, et le **suiti des migrations** révèle un isolement **des populations** au sein d'une espèce (Jouventin 1982, nos études). Les similarités de tels comportements entre deux populations insulaires de manchots peuvent donc être interprétées comme une preuve de flux de gènes entre elles, tandis que de plus fortes différences suggèrent une barrière génétique entre les populations, pouvant isoler une nouvelle espèce. Dans nos études, les populations d'une espèce de gorfou donnée seraient donc plus proches génétiquement entre Marion et Crozet qu'entre Crozet et Kerguelen, au vu de leur comportement de migration. Rappelons toutefois que la distance entre les îles ne fournit pas une explication satisfaisante à cette hypothèse, puisque comme montré pour le complexe spécifique des

gorfous sauteurs, la spéciation chez les manchots semble davantage suivre un gradient latitudinal que la proximité entre les îles, et procède par des adaptations à différentes températures de la mer (Baker et al. 2006, Clarke et al. 2007, de Dinechin et al. 2009).

Au sein du lien animal-environnement, le comportement joue donc un rôle fondamental, en ce que son altération induit généralement un transfert vers une nouvelle niche écologique (Mayr 1970, Bolnick et al. 2003). De fait, une modification de l’empreinte comportementale semble moins coûteuse pour un organisme que de modifier des structures morphologiques, et des variations infimes du programme héréditaire (ou culturel) peuvent grandement et plus rapidement augmenter la valeur sélective du comportement chez une espèce (Jouventin 1982, Alerstam et al. 2003, Dingle & Drake 2007). Encore une fois, au sein des gorfous sauteurs, la morphologie est restée quasiment inchangée entre les espèces, tandis que les adaptations écophysologiques ont divergé. **Donc, les modifications des schémas comportementaux semblent avoir été plus "faciles" à mettre en œuvre dans l’historique des populations de gorfous du sud Indien.**

4.2.2.4 *Après la structuration des populations d’oiseaux marins : la spéciation allopatrique ?*

Dans le modèle de spéciation allopatrique, **la différenciation des populations est le premier pas vers l’évolution de l’isolement reproducteur** (Mayr 1963). L’importance des substrats fermes comme barrière au flux de gènes chez les oiseaux marins suggère que la spéciation allopatrique est sans doute **commune** dans ce groupe (Friesen et al. 2007). Par exemple, les glaciations du Pléistocène ont probablement conduit à une diversification des goélands par isolement (Liebers & Helbig 2002), et plusieurs espèces jumelles sont séparées par des barrières contemporaines ou historiques (cas des gorfous dans nos études ; voir également le cas des macareux : Friesen et al. 1996). Il a été proposé que chez les manchots, les taxons modernes seraient apparus durant l’Eocène (vers 40 MA, Baker et al. 2006), coïncidant avec l’extinction des taxons de plus grande taille alors que le climat global se refroidissait. Il est remarquable que les deux épisodes de diversification des taxons actuels de manchots se soient produits durant les événements de refroidissement historiques majeurs. Ces auteurs en ont conclu que, lorsque l’Antarctique devenait couvert de glace, les manchots modernes ont étendu leur distribution via le courant circumpolaire vers les îles océaniques, au sein de la convergence Antarctique, et plus tard encore vers les pointes les plus australes des masses continentales. **La dispersion vers le nord et l’isolement des manchots sur des sites distants en zone tempérée aurait ainsi promu la spéciation allopatrique chez ce groupe, augmentant en conséquence sa diversité spécifique.**

4.2.2.5 *Co-existence d’espèces jumelles*

Comment expliquer la coexistence d’espèces jumelles d’oiseaux marins comme les gorfous, exploitant des niches similaires, et possédant des capacités de déplacement démontrant qu’elles ne sont pas géographiquement isolées ? L’hétérogénéité de l’environnement peut fournir une explication à ce phénomène, comme cela a été montré chez les albatros : (Waugh & Weimerskirch 2003).

La sélection d'habitat couplée à l'hétérogénéité de l'environnement fournit une base pour la co-existence d'espèces proches (Brown 2000, nos études). Rosenzweig (1987, 1991) a montré qu'une même espèce exploitant deux types de patches d'habitats de manière opportuniste et non discriminante, donne rapidement lieu à deux espèces qui se spécialisent sélectivement sur un type d'habitat chacune. Alternativement, une espèce peut continuer à se comporter de manière opportuniste, tandis que l'autre se spécialise (Brown 2000). Un spécialiste peut en outre augmenter sa valeur sélective en montrant des traits lui permettant une spécialisation plus extrême sur l'un des types d'habitats disponibles, ce qui amène à des adaptations morphologiques et physiologiques pour vivre dans cet habitat. Ces assertions semblent tenir bon le long d'un vaste gradient d'espèces allant des insectes aux mammifères (voir Brown 2000).

En ce sens, le développement d'une forte diversité chez les manchots (notamment au sein du genre *Eudyptes* dans la région de la Nouvelle-Zélande, Baker et al. 2006) semble avoir été possible grâce à l'action de l'hétérogénéité de l'environnement, avec les individus d'espèces co-existantes ayant développé des **mécanismes de spécialisation** limitant la compétition durant la reproduction. Le développement de cette diversité a probablement été particulièrement favorisée par le caractère **prédictible** de ces zones riches à petite échelle de temps, afin que les manchots apprennent les cycles d'abondance des proies, et emploient des stratégies **flexibles** pour les exploiter (Brown 2000).

Il apparaît donc, à la lecture des paragraphes précédents, que **ces migrations inter-nuptiales vont permettre la diversification des taxons**, tandis que la dispersion va permettre la **colonisation** de nouveaux sites. Cette dispersion est supposée répandue, étant donné les caractères contrastés des populations de gorfous entre les îles d'âges différents : cela suggère que les îles ont été colonisées à des époques différentes, suivant leur formation, et donc que des individus explorant l'environnement ont permis à la colonisation. Ce comportement semble risqué à l'échelle de la vie d'un organisme, mais les bénéfices apparaissent à la hauteur de ce risque, puisqu'en cas de colonisation effective d'un nouvel environnement on assistera à un effet fondateur basé sur les gènes de cet individu. Ceci montre bien **l'importance d'une variabilité, même infime, des comportements, de manière à suivre de manière relativement dynamique les mouvements dans l'espace des habitats favorables**. Ceci semble **capital chez les manchots**, particulièrement au cours d'une ère de **changements rapides de l'environnement** (Cresswell et al. 2008).

4.3 Analyse des matériels et méthodes employés

4.3.1 *Les gorfous, meilleur modèle d'étude imaginable pour l'utilisation de GLS ?*

En dépit de questionnements préalables quant au succès du déploiement des appareils, notamment par rapport à l'attachement des GLS et à leur impact sur les animaux, ainsi qu'à la qualité des données collectées, **les manchots du genre *Eudyptes* se sont révélés d'excellents modèles d'étude**.

1- Par rapport aux opportunités d'appareillage. Tout d'abord, compte tenu de la méthode d'attachement du GLS à la patte, nous ne pouvions envisager d'équiper des oiseaux se déplaçant longuement à terre, comme chez certains autres manchots (genre *Aptenodytes* notamment). Dans notre étude, les animaux étudiés **se déplacent peu à terre** (colonies à proximité immédiate de la mer), ce qui était un premier avantage face à cette contrainte, en plus du fait **d'avoir équipé les oiseaux quelques jours seulement avant leur départ** pour le voyage inter-nuptial et **de les récupérer dans les jours qui suivaient leur retour**.

D'autre part, les *Endyptes* sont des oiseaux généralement **peu craintifs**, qui ne sont pas difficiles à attraper. Leur manipulation ne présente **pas de risque particulier** pour eux-mêmes ni pour le biologiste ; ils supportent sans problème la contention si celle-ci reste de courte durée, sont **très attachés à leur nid**, et se laissent également assez facilement **re-capturer** à leur retour, une combinaison finalement peu fréquente chez les animaux en général.

Nous rappelons que ces oiseaux sont également **fidèles à leur colonie**, et généralement à leur site de nidification, ce qui augmente les chances de re-capture des oiseaux appareillés. En choisissant d'équiper plus particulièrement les oiseaux occupant des nids **en bordure des colonies**, particulièrement sur les **petites** colonies, nous avons aussi amélioré les taux minimum de re-capture et évité autant que possible le dérangement des colonies.

2- Par leur biologie. Le voyage inter-nuptial qu'entreprennent les gorfous s'est révélé être **un cas d'école** pour l'utilisation de GLS. Ce déplacement est **directionnel**, il dure **longtemps** (de l'ordre de 6 mois), est de **large échelle** (rayon de plusieurs milliers de km), et de **vitesse** relativement **faible** (2 à 3 km/h). Ces paramètres de déplacement sont **idéaux** pour l'estimation fiable d'un trajet par les niveaux de lumière ambiante (Wilson et al. 1992a, Hill 1994).

Par ailleurs, le **comportement de plongée** des gorfous implique que la température de la mer est enregistrée **régulièrement**, sur l'ensemble du trajet de l'animal, ce qui est un avantage considérable pour l'utilisation des données de température comme aide à la géo-localisation, par rapport à d'autres modèles d'étude marins, comme les oiseaux volants. D'autres animaux plongeurs, tels que les poissons et pinnipèdes, permettraient également d'enregistrer en continu la température, mais leurs plongées plus profondes entraîneraient une atténuation du niveau de lumière ambiante reçue par le capteur, ainsi qu'un biais dans les températures mesurées (celles-ci ne correspondraient pas aux températures de surface). L'avantage que présentent les gorfous sur ce point est donc que ce sont des animaux plongeurs, mais qui ne plongent **pas trop profondément ni trop longtemps** : très généralement à moins de 50 m et durant moins de 2'30" (Green et al. 2005). Ainsi, ces animaux restent dans la **couche euphotique** (Pickard & Emery 1990) et leurs plongées **n'altèrent pas les niveaux de lumière enregistrés** par les appareils utilisés (maximum sur 10', voir Figure 11).

3- Par leur milieu de vie. Le milieu de vie des gorfous n'est **ni polaire, ni tropical** : or dans ces deux milieux, l'estimation de la localisation est problématique. En milieu polaire, les périodes de jour permanent et de nuit permanente, durant lesquelles l'estimation de la latitude est impossible, alternent avec

les périodes d'équinoxes, durant lesquelles l'estimation de la latitude est hasardeuse. En milieu tropical, les très faibles variations de durée de jour au cours de l'année sont également loin d'être idéales pour la fiabilité des estimations de position. De plus, la couverture de glace du milieu polaire limite fortement la disponibilité des données de température de surface de la mer, tandis qu'en milieu tropical, c'est l'importante couverture nuageuse qui va compliquer l'utilisation de ces données.

Enfin, la région d'étude est **océanique** : elle présente des **gradients de température de surface parallèles** et **bien marqués en latitude**, ce qui est l'idéal pour l'aide à la géo-localisation par la concordance des températures (Teo et al. 2004). Par ailleurs, cette région est suffisamment éloignée des masses continentales pour que les **sources de pollution lumineuse** y soient considérées **absentes**.

Ainsi, **l'utilisation de la géo-localisation par la lumière et la température chez les gorfofus a rassemblé un nombre considérable d'avantages. Nous pensons même que cette technique ne connaît aucun autre support aussi favorable que celui-ci** : les plus proches en nombre d'avantages cumulés étant peut-être les manchots du genre *Spheniscus*, et certaines otaries.

4.3.2 Méthodologie : utilisation des densités d'estimation

La perspective principale établie à partir de l'utilisation de la méthodologie décrite dans le premier chapitre de la section Résultats est l'exploitation des **densités d'estimation de localisation** comme **indicateur direct des domaines vitaux** des animaux suivis. À une échelle individuelle ou populationnelle, superposer les estimations de localisation produites par le modèle donne en effet une indication d'utilisation potentielle de l'habitat. Celle-ci peut souligner les corridors biologiques ainsi que les zones d'utilisation intensives, mais révèle également l'ensemble de l'aire potentiellement couverte par les animaux suivis. La représentation des densités d'estimation des localisations sur une grille spatiale nous apparaît donc être un outil utile et pratique aux niveaux individuel et populationnel, particulièrement dans le but d'affiner les modèles d'habitats.

Dans l'article associé à cette méthode, nous avons proposé l'utilisation de cette densité locale d'estimation comme indicateur intuitif d'utilisation potentielle de l'habitat, **pouvant se substituer à l'analyse de Kernel**. Cette dernière serait en effet moins appropriée dans nos études, puisque les localisations finales ne sont pas des points observés mais des positions les plus probables au regard des entrées du modèle. Par ailleurs, la méthode des densités d'estimations ne fait aucune hypothèse quant au choix d'un facteur de lissage (h) : en effet la distribution observée dépend directement des densités de localisations estimées. De nombreux auteurs ont ainsi critiqué l'usage de l'analyse de Kernel (p. ex. Hemson et al. 2005).

Toutefois, dans notre étude **nous n'avons pas utilisé systématiquement cet outil à son plein potentiel**. Une première raison provient du fait que cet outil n'aurait pas été adapté dans la plupart des travaux menés au cours de cette thèse. Cet indicateur fonctionne en effet sur une base relative, puisque la densité d'estimations observée localement dépend (1) du nombre de simulations effectuées par le modèle,

(2) du nombre d'individus suivis, et (3) de la contribution de chaque individu au nombre total de localisations. Dans cette thèse, le nombre de simulations fixé pour estimer les trajets était le même pour tous les animaux étudiés, quels que soient l'espèce, le site et l'année. De la même façon, le nombre de localisations produites pour chaque individu peut être considéré comme équivalent au sein d'une population : les durées des trajets sont similaires au sein d'une population et un nombre constant de 2 positions sont estimées par jour. En revanche, **le nombre d'individus** disponibles pour chaque population suivie dépendait du taux de re-capture, et n'était donc **pas constant**. Ceci a pour conséquence de ne pas pouvoir comparer les densités d'estimation de différentes populations sur une même grille spatiale. Or, dans notre travail, les comparaisons entre populations ont été la base de l'approche menée afin d'inférer des processus océanographiques, écologiques et évolutifs. Nous soutenons qu'il était bien possible et intéressant de procéder à une cartographie de ces densités d'estimation au niveau populationnel comme présenté sur la Figure 4 de l'Annexe A1, mais que dans notre cas de comparaison entre plusieurs populations, ces densités auraient du d'abord être calculées sur des grilles propres à chaque population avant de pouvoir être comparées.

D'autre part, dans notre travail nous avons également été amenés à travailler avec des données **Argos**, en les comparant parfois aux données GLS (voir chapitres 3.5 et 3.7). Dans ces cas, l'analyse de Kernel a fourni un moyen simple et efficace de **comparer** entre eux ces jeux de données issus de techniques différentes.

Enfin, l'exploitation des résultats dans le cadre de la conservation des espèces devait se faire à partir d'un outil éprouvé et largement répandu auprès des organismes faisant autorité (BirdLife International, IUCN). C'est pourquoi **il a été choisi de ne présenter dans nos documents que les résultats des domaines vitaux calculés par l'analyse de Kernel**. Cette stratégie a également facilité la publication et la communication de ces résultats. Il faut notamment reconnaître que les résultats des deux méthodes sont extrêmement similaires (voir la Figure 4 de l'Annexe A1 et la Figure 1b de l'Annexe A2), alors que l'analyse de Kernel est plus courante et mieux cernée par les écologues.

4.3.3 Applications du modèle d'habitat utilisé

Une question centrale en écologie est de **comprendre comment les animaux utilisent leur environnement, incluant le type de ressources alimentaires consommées et la variété d'habitats occupés** (Johnson 1980), et ceci devient particulièrement important dans un contexte de gestion et de conservation de la faune sauvage. C'est pourquoi nous nous sommes intéressés ici à déterminer aussi précisément que possible **où les animaux étaient distribués, pourquoi étaient-ils distribués de la manière observée, et où d'autre pouvaient-ils se trouver**. Typiquement, ces objectifs ont été approchés en collectant des données sur l'utilisation de l'espace faite par les animaux, en reliant ces observations aux conditions environnementales considérées majeures, et en utilisant ces relations dans le but de prédire cette utilisation de l'espace dans un autre contexte environnemental. Les choix

comportementaux réalisés par les animaux et aboutissant aux patrons d'utilisation de l'habitat observés ont ici été rassemblés sous le terme de **sélection d'habitat** (*sensu* Hutto 1985, Block & Brennan 1993). Au sein de la faune sauvage, la sélection d'habitats particuliers est ainsi supposée être la résultante de la réponse des individus face à la pression de facteurs simultanés tels que le régime alimentaire, la compétition intra- et inter-spécifique pour les diverses ressources, les adaptations morphologiques et physiologiques, les contraintes liées à la reproduction et la pression de prédation. L'étude de la sélection d'habitat était donc essentielle afin de comprendre la biologie et les stratégies de ces animaux pour subvenir à leurs besoins (Manly et al. 2002, Fryxell et al. 2005).

Dans notre étude, nous avons fait appel à un modèle d'habitat afin de répondre à ces questions. En effet, l'acquisition de données détaillées et exhaustives sur la distribution de l'espèce est difficilement concevable, et l'utilisation d'un modèle permet d'en faire l'estimation (Tsoar et al. 2007). Le type de modèle choisi reposait sur des **données de présence uniquement**. Ces données procurent l'information la plus fiable sur la distribution de l'espèce, étant donnée que l'absence de l'organisme en un point de l'espace ne signifie pas nécessairement que l'habitat n'est pas favorable : cela peut également traduire des défauts d'échantillonnage, des aspects historiques tels que l'exploitation passée de l'espèce, et enfin n'avoir aucun sens dans le cas d'espèces envahissantes par exemple (Guisan & Zimmermann 2000). **Cartographier ces habitats potentiellement favorables** est un produit majeur dans l'utilisation de ces modèles (Guisan & Zimmermann 2000, Manly et al. 2002). De telles cartes sont en effet précieuses pour l'aide à la décision en gestion de la faune et les plans de conservation (Araujo et al. 2004). Elles reposent sur un indice d'adéquation environnementale calculé en chaque point à partir des covariables environnementales utilisées : les distances de Mahalanobis utilisées dans notre étude sont un de ces indices. **Au cours de cette thèse, nous avons utilisé deux fois la MADIFA à des fins prédictives.**

Tout d'abord, dans le chapitre 3.5, nous avons utilisé cet outil afin de **comparer l'habitat ciblé par des organismes parapatriques** : pour cela nous avons projeté sur une grande surface les habitats favorables pour une population, et superposé les localisations des individus d'une autre population. Cette approche est extrêmement fructueuse d'un point de vue comparatif, puisque l'on peut extraire de la distribution des individus le niveau d'adéquation de l'habitat correspondant et ainsi conclure sur la similitude des habitats ciblés par différentes populations. Ce procédé est très dépendant de la validité des localisations obtenues pour les individus. Il est donc de la plus haute importance que les localisations des individus des différentes populations aient été obtenues par la même technique, ou qu'elles aient une incertitude similaire ou un biais systématique. Dans notre cas, l'incertitude sur les localisations pouvait être considéré identique entre les individus puisque les appareils ainsi que les techniques de terrain et d'analyse étaient les mêmes. Cette confrontation des distributions avec les projections du modèle ne pouvait toutefois pas s'apparenter à une "validation croisée" du modèle, puisque nous ne pouvions pas assimiler les individus de différentes populations à un seul et même échantillon de comportement homogène (Grémillet et al. 2004, Trathan et al 2006).

Dans le chapitre 3.7, nous avons eu une toute autre approche : nous avons **d'abord modélisé la sélection d'habitat** réalisée par les animaux, puis **appliqué cette sélection sur un autre environnement**. Ce procédé présentait l'avantage d'estimer le comportement des manchots face à un environnement différent, là où les valeurs optimales des paramètres d'habitat n'étaient plus (ou seulement peu) disponibles. Il était donc impossible de simplement relever les zones favorables dans ce nouvel environnement en y repérant des paramètres environnementaux similaires à ceux favorables dans l'environnement d'origine. Ainsi **cette "projection" de sélection d'habitat dans un nouvel environnement pouvait révéler des comportements non-intuitifs**. Une critique à ce niveau d'utilisation de la MADIFA est que **cela dépasse le cadre d'application** dans lequel elle avait été créée (C. Calenge, comm. pers.). En effet, il est difficile de conserver le processus de création des axes factoriels relatifs au premier environnement, afin de l'appliquer sur le deuxième. Cela reste relativement aisé sur des **variables statiques** telles que la bathymétrie et son gradient, ou encore des distances à la colonie ou possiblement aux autres colonies, pour lesquelles le jeu de valeurs disponibles reste le même (seules les valeurs utilisées changent). Mais dans le cas de **variables dynamiques**, telles que la température de surface de l'eau ou la concentration en chlorophylle *a* en surface (qui peuvent être très influentes sur la distribution des animaux, voir le chapitre 3.5), l'ensemble des valeurs disponibles change entre deux environnements différents, que ce soit pour une même aire à deux périodes différentes, ou pour deux aires différentes. Ceci a fortement limité notre analyse, même si les résultats sont convaincants sur le principe. L'incorporation de variables dynamiques dans ces projections permettrait sans aucun doute de fournir des prédictions **bien plus fines** de la distribution des animaux, d'un environnement à un autre.

4.4 Apports et implications de nos travaux pour la conservation des espèces étudiées

Le 1^{er} jour, nous regardions notre pays. Le 3^{ème} ou 4^{ème} jour, nous montrions les continents.

Le 5^{ème} jour, nous avons pris conscience qu'il n'y avait qu'une seule Terre...

Discovery 5 Space Mission

Le cadre appliqué de cette thèse (cf. chapitre 1.3) était **d'améliorer les connaissances sur la distribution des espèces concernées, particulièrement durant les périodes de leur cycle biologique les moins documentées**, de manière à ce que les instances spécialisées (BirdLife International, IUCN) puissent mettre en œuvre des mesures de conservation adaptées pour ces espèces.

Des critères spécifiques ont été définis par BirdLife International afin de délimiter des zones géographiques d'intérêt particulier pour la conservation des oiseaux ("ZICO" ou "IBA" : **Important Bird Areas**, voir p. ex. Ramirez et al. 2008). Juridiquement, ces zones n'assurent aucune mesure de protection particulière ; en revanche, elles permettent de reconnaître ces zones comme **prioritaires** (en ce qui concerne les oiseaux) lors de la mise en place d'aires marines protégées. Cette seconde phase implique de

nombreux interlocuteurs, aux niveaux national et international, et sort du cadre strictement scientifique de cette thèse.

Chez les espèces de gorfous suivies, cette thèse a fourni les données de base nécessaires à de telles investigations. Les analyses spatiales permettant de déterminer quelles zones remplissent le cas échéant les critères d'IBA, ont été effectuées par Bernard Deceuninck (LPO), dans le cadre du programme ANR GLIDES.

Cette étape de mise en évidence des zones d'utilisation majeures représente une avancée réelle vers la protection de ces organismes. En effet, l'exploitation de ces zones par les gorfous va avoir une incidence directe sur la survie des individus, puisque la masse corporelle des individus lors de leur arrivée sur la colonie en début de cycle est déterminante sur leur succès reproducteur (Crawford et al. 2006). Sous l'hypothèse d'une relative fidélité au site exploité (cf. chapitre 3.3), protéger ces zones si elles sont exploitées par des pêcheries par exemple revient donc directement à participer à la conservation à terme de ces animaux. **La baisse mondiale des effectifs enregistrée au cours des dernières décennies chez les trois espèces de gorfous étudiées** (cf. chapitres 2.2.2.1 et 2.2.2.2) **semble ainsi s'expliquer par des conditions moins favorables rencontrées par les animaux au cours de la période inter-nuptiale.** Cette explication repose sur la baisse de productivité biologique de l'Océan Austral mesurée sur plus d'un siècle (Hilton et al. 2006), et sur les craintes évoquées vis-à-vis du maintien des populations de gorfous dans certains secteurs face à la fois à la pêche industrielle au krill (Géorgie du Sud) et aux variations climatiques que nous connaissons actuellement (Cresswell et al. 2008). Il semble donc qu'une diminution importante de la productivité des secteurs exploités et une augmentation potentielle de la fragmentation de ces habitats favorables soit les clés de la baisse mondiale des effectifs observés.

Trois actions seraient à présent à mener dans le but d'améliorer la conservation et l'observatoire de la condition des **gorfous** dans l'Océan Indien.

La première serait d'**achever la mise en place d'Aires Marines Protégées dans ce secteur**, définies pour partie sur les secteurs utilisés par les gorfous durant la période inter-nuptiale. Ceci permettrait de s'assurer que des prélèvements industriels de ressource marine n'interagiraient pas avec les besoins des prédateurs (cas de la pêche au krill à proximité de la Géorgie du Sud, et de la pêche de poissons et de calmars dans le secteur des Falklands, Grémillet et al. 2000, Phillips et al. 2006, Cresswell et al. 2008). La zone économique exclusive ceinturant les îles australes Françaises exclut l'exploitation de ces ressources dans un rayon de 200 milles nautiques des côtes (soit environ 370 km), mais celle-ci est insuffisante dans le but de protéger les ressources des zones frontales par exemple, où l'exploitation des poissons myctophidés est envisagée.

La seconde serait d'**assurer un suivi à long terme de la productivité biologique de ces secteurs**. Comme nous l'avons vu au cours de ce travail, la concentration en chlorophylle *a* mesurée par satellite en surface n'est pas un indicateur fiable du niveau de ressources disponibles localement pour les prédateurs. Au contraire, un indice probablement beaucoup plus parlant serait de poursuivre les mesures

de ce niveau de productivité directement sur les animaux, à partir des signatures isotopiques en carbone, comme cela a été fait par Hilton et al. 2006.

Enfin, une troisième mesure serait de **suivre, sur le long terme également, la masse corporelle des gorfous à leur retour du voyage inter-nuptial**. Ceci permettrait probablement de mettre en évidence des tendances plus fines des conditions rencontrées par les animaux sur leurs sites d'hivernage. Un tel suivi des animaux est mis en place sur Amsterdam depuis une quinzaine d'années à présent, et l'analyse de cette série temporelle reste à faire.

Les implications de nos travaux sur les **manchots juvéniles** sont tout à fait différentes, puisque le suivi des déplacements des animaux ne pouvait pas être assuré sur l'ensemble de la période d'immaturation.

Avant le faible nombre d'individus suivis, le fait que les déplacements suivis ne soient pas complets pose en effet un souci méthodologique puisque cela empêche d'utiliser les analyses de Kernel, et donc d'appliquer les critères d'IBA.

Toutefois, pour les **manchots papous** on peut tout de même voir que la réserve marine actuelle de Kerguelen (Figure 4) est tout à fait **insuffisante** pour protéger les ressources dont dépend une espèce locale supposée **côtière**, tout au long de son cycle de vie. Les manchots papous juvéniles issus de la mer ouverte ont ainsi largement dispersé sur le plateau de Kerguelen, jusqu'aux côtes de l'île Heard, administrée par l'Australie. Les individus issus du Golfe du Morbihan, quant à eux, ont apparemment utilisé davantage les espaces protégés (nord-est de l'archipel), et ont même semblé y demeurer de manière établie, jusqu'à la perte totale des transmissions (voir le détail des résultats dans le chapitre 3.7). Le déclin des manchots papous étant certainement lié à la raréfaction des ressources alimentaires dont il dépend, et notamment le poisson des glaces (Lescroël et al. 2006), il est aisé de projeter que les animaux adoptant le comportement le plus côtier, tels que les juvéniles issus du Golfe du Morbihan, bénéficieront le plus des mesures de protection des ressources telles qu'elles sont actuellement en place.

Pour les **manchots empereurs** juvéniles, le fait que la position géographique des animaux était connue seulement un jour par semaine empêche toute analyse des déplacements à fine échelle spatiale, et limite donc la précision des inférences possibles sur les habitats dont dépendent les animaux. Toutefois, en combinant nos résultats avec ceux, très similaires, obtenus par Kooyman et al. (1996), Kooyman & Ponganis (2008) et Wienecke et al. (2010) sur des manchots empereurs juvéniles suivis depuis d'autres colonies, un fait général peut être dégagé. **Durant la première phase de leur dispersion, les manchots empereurs juvéniles franchissent systématiquement le seuil des 60°S** en se dirigeant vers le Nord. Kooyman et al. avaient ainsi suggéré dès 1996 que la limite à 60°S pour la limite nord d'application du Traité de l'Antarctique et de la Commission pour la Conservation des Ressources Marines Vivantes de l'Antarctique (CCAMLR) était trop restreinte pour la protection des manchots empereurs. Ceci s'applique aux régions de la mer de Ross et de la plupart de l'Antarctique de l'ouest, où les deux traités cités plus hauts ont pour limite 60°S. Toutefois, **dans le secteur Indien de l'Antarctique, l'aire d'autorité de la CCAMLR s'étend jusqu'à 45°S** et embrasse donc les latitudes où les jeunes manchots empereurs de cette région ont dispersé (Wienecke et al. 2010, chapitre 3.8). Cette originalité géographique apparaît ici extrêmement importante puisque durant cette phase de dispersion dirigée vers le nord, les jeunes

manchots empereurs n'ont pas encore totalement développé leurs capacités de plongée (Ponganis et al. 1999, chapitre 3.8) et semblent donc particulièrement vulnérables. Ces résultats soulignent donc l'importance des zones océaniques pour les jeunes manchots empereurs, qui montrent ainsi un lien moins fort qu'attendu à la glace de mer. Cette extraordinairement large distribution des juvéniles soulève donc la question de **comment protéger au mieux leurs ressources alimentaires, puisque l'approche courante d'établissement d'aires marines protégées semble inadaptée à de telles échelles.**

4.5 Perspectives

If everyone played the ukulele, the world would be better.

Jake Shimabukuro

Au-delà de répondre aux attentes du programme GLIDES axé sur la conservation de ces espèces (voir chapitre précédent), les résultats de ce travail amènent sur six perspectives scientifiques principales.

4.5.1 *Mesure des taux de survie hivernale chez les Eudyptes*

Au cours de cette thèse nous avons annoncé des taux de retour *a minima* des gorfous après la période inter-nuptiale. Pour les raisons expliquées (oiseaux manqués lors des contrôles, déplacement du site de nidification, effacement du marquage...), **ces taux de retours ne peuvent pas être pris pour des taux de survie reflétant la mortalité naturelle des oiseaux durant cette période.** Afin de mesurer précisément ce taux de survie, et par conséquent estimer plus finement l'impact potentiel de nos travaux sur la survie des animaux, il est à présent nécessaire de procéder à des contrôles de témoins.

Face aux **effets désastreux du baguage des manchots au niveau de l'aile**, entraînant un surcoût important de l'effort de nage pour les animaux (Culik et al. 1993), il est nécessaire de se tourner vers d'autres techniques, moins conventionnelles afin de limiter les biais de mesure de la survie inter-nuptiale. Au niveau du travail de terrain, une première étape serait de reproduire le **marquage coloré** des oiseaux reproducteurs durant la période d'élevage des poussins comme précédemment décrit, puis de les individualiser par un codage inscrit sur le plumage frais, avant leur voyage hivernal. Toutefois, un tel travail permettrait seulement de déterminer l'impact potentiel de l'appareillage des oiseaux, par différence du nombre d'oiseaux revus dans les deux cas. **Une réelle mesure des taux de survie inter-nuptiale nécessiterait la certitude que les oiseaux non-revus sont morts**, ce qui implique de s'affranchir (1) du **déplacement** des sites de nidification des oiseaux dans la colonie, (2) de l'**effacement** de marques externes au cours du voyage inter-nuptial, et (3) du **risque de ne pas contrôler des oiseaux présents** (soit par erreur de l'observateur, soit parce que l'oiseau n'était pas sur son nid au moment du contrôle).

Pour pallier ces difficultés, **l'utilisation de transpondeurs électroniques sous-cutanés** semble une avancée importante. En effet, ces derniers permettent une identification individuelle de l'animal qui

n'est généralement pas altérée au cours du temps, ce qui rend obsolète la re-manipulation directe des individus. Le coût minime de ces transpondeurs permet en outre de travailler sur de grands effectifs. Toutefois, l'utilisation de cette technique nécessite un observateur muni d'une antenne sur le terrain, une présence qui ne peut généralement pas être permanente pour des raisons logistiques ; de plus, contrôler l'ensemble de la colonie afin de détecter les oiseaux transpondés présente un risque de dérangement notable des individus reproducteurs, et n'exclut pas que certains oiseaux ne soient pas détectés (point (3) ci-dessus). Ainsi, la mise en place d'un **portique de détection automatique** d'animaux équipés de transpondeurs à l'entrée unique d'une colonie (Figure 26) paraît la seule solution. (Green et al. 2006).



Figure 26. Illustration du portique de détection de gorfous transpondés, mis en place en Géorgie du Sud (d'après Green et al. 2006)

Il a ainsi été montré qu'un tel système, installé sur une colonie présentant idéalement un seul accès à la mer, permet de s'affranchir de toutes les difficultés signalées plus haut (Green et al. 2006). Chaque individu de la colonie devant passer par ce goulot afin d'accéder à son nid depuis la mer et inversement, ceux équipés d'un transpondeur lisible seront détectés par l'antenne masquée du système à chacun de leurs passages en ce point. Ce système peut donc mesurer un taux non-biaisé de survie inter-nuptiale des animaux, mais peut également fournir les budgets d'activité des animaux en fonction de leurs allées et venues, ainsi que les dates précises de départ et de retour du voyage inter-nuptial (Green et al. 2006). Finalement, ces auteurs annoncent grâce à ce système des **taux de détection des oiseaux supérieurs à 96%**, de bon augure pour les études de démographie.

Grâce à cette technique, Raya Rey et al. (2007) ont pu mesurer des taux de survie inter-nuptiale de 63 et 72% dans l'Océan Atlantique chez le gorfou sauteur *E. chrysocome* : des valeurs similaires aux taux de retours des animaux équipés de GLS dans nos études. Toutefois, ces derniers auteurs signalent que jusqu'à 8% des individus avaient perdu leur transpondeur d'une année sur l'autre, ce qui était attribué à l'inexpérience des auteurs pour la pose des appareils lors de la première année. Il faut donc s'attendre à des taux de survie supérieurs : d'autres auteurs annoncent ainsi des valeurs au-delà de 90% pour la même espèce de l'Atlantique (Poisbleau & Demongin, données non publiées).

Ces différentes valeurs reflètent la difficulté de mesurer précisément ce taux de survie réel, et nous nous attendons pour les espèces et sites suivis dans cette thèse à des valeurs situées entre les deux dernières citées. En effet, la survie annuelle des individus est d'une part très probablement supérieure aux taux de re-capture des oiseaux étudiés dans cette thèse (> 64.1%, voir Tableau 2), pour les raisons évoquées plus haut. D'autre part, cette survie est probablement inférieure à celle annoncée par Poisbleau & Demongin dans notre cas, puisque les Otaries à fourrure *Arctocephalus sp.* exercent une pression de prédation bien plus forte sur les gorfous sur nos sites d'étude où elles reconstituent leurs effectifs après une période d'exploitation intensive (Guinard et al. 1998, Annexes C2, C4).

4.5.2 Le voyage en mer précédant la mue : des travaux passionnants à poursuivre

Les travaux préliminaires concernant le voyage d'approvisionnement précédant la mue chez les gorfous (cf. chapitre 3.6) sont bien évidemment à poursuivre. De manière intéressante, ces travaux ont **bénéficié** des avancées procurées par les résultats obtenus antérieurement durant cette thèse, et les ont **complémentés**. La première étape est de **traiter le reste des trajets** disponibles afin de confirmer la tendance observée à l'exploitation de secteurs océaniques au sud du front polaire avant la mue. Dans un deuxième temps, il s'agit de **traiter les échantillons de sang** collectés afin de déterminer la signature isotopique des animaux en carbone et en azote, ceci pour 3 raisons : (1) **documenter l'écologie trophique** des animaux durant cette période, (2) **confirmer la masse d'eau prospectée** par les animaux et ainsi **valider l'utilisation de la température** enregistrée par les GLS comme estimateur de la latitude durant les équinoxes, et (3) comparer les signatures obtenues avant la mue à celles en fin de mue afin de **savoir s'il est possible d'utiliser tous les échantillons collectés en fin de mue pour documenter le voyage précédant la mue chez les populations de gorfous précédemment étudiées** (notamment pour la même population durant l'année précédente, pour une population parapatrique voisine, pour une espèce sympatrique...).

Les résultats préliminaires présentés dans le chapitre 3.6.3 ont notamment suggéré que les gorfous macaroni de Crozet exploitent un habitat différent durant la période précédant la mue (sud du front polaire), de celui mis en évidence durant la migration inter-nuptiale (la PFZ). Ceci est potentiellement très intéressant car cela peut refléter que la PFZ n'est pas une zone d'alimentation favorable durant cette période précédant la mue, soulignant ainsi l'importance de la saisonnalité des milieux favorables sur la mise en place des comportements migratoires. Alternativement, ceci pourrait refléter un budget-temps insuffisant à ce stade afin d'exploiter les secteurs favorables de la PFZ. Afin de répondre à cette question, il pourrait être utile de connaître l'habitat exploité par des individus ayant échoué la reproduction à un stade précoce et désertant la colonie jusqu'à leur retour pour la mue.

D'autre part, afin de généraliser les résultats suggérés quant à l'exploitation d'habitats très prédictibles durant cette période, il serait fructueux d'élargir l'échantillonnage à d'autres milieux. Ainsi, des travaux identiques sur le voyage précédant la mue ont été programmés en 2011 sur les **gorfous macaroni**

de Kerguelen, afin de comparer les stratégies de populations parapatriques voisines durant ce stade, et également sur les **gorfous sauteurs d'Amsterdam** (Figure 27), afin d'évaluer les stratégies pré-mue de cette espèce jumelle qui s'est révélée très particulière dans nos travaux sur la période inter-nuptiale. De manière intéressante, une approche inter-annuelle pourrait être envisagée avec ces nouveaux travaux si le point (3) ci-dessus est vérifié : ceci rend encore plus attrayante la poursuite de nos travaux sur cette phase.



Figure 27. L'étude du voyage d'hyper-phagie précédant la mue chez les gorfous permettrait notamment de clarifier les exigences écologiques d'*Eudyptes moseleyi* (ici en pleine mue sur Amsterdam, JB Thiebot, 2006)

4.5.3 Période d'immaturité : apprendre à l'étudier

Face aux difficultés rencontrées dans nos études quant à la durée possible du suivi en mer des manchots juvéniles (voir également Ponganis et al. 1999, Wienecke et al. 2010), une perspective logique serait de **poursuivre ces travaux**. Afin que cette seconde phase des travaux soit la plus bénéfique possible, il serait tout d'abord indispensable de les mener **depuis les mêmes colonies** que précédemment. En effet, compte tenu des schémas de distribution divergents obtenus au sein d'une même espèce entre différents sites au cours de la même année (voir chapitres 3.3, 3.4, 3.5 et 3.7), il apparaît primordial de **limiter les facteurs confondants**. Cette précaution nous permettrait de pouvoir discriminer les patrons de variation au niveau individuel réellement attribuables à l'apprentissage des juvéniles à l'exploitation de leur milieu.

Deuxièmement, il convient évidemment de **maximiser la taille de chaque échantillon**, afin de respecter **l'hypothèse d'échantillonnage exhaustif ou au moins non biaisé** liée à l'utilisation d'outils de mesure de la sélection d'habitat (Calenge et al. 2008). Dans cette optique, compte tenu (1) des contraintes financières au regard des appareils utilisés, et (2) du peu de variation inter-annuelle des patrons de distribution en mer des manchots (Trathan et al. 2006, chapitres 3.4 et 3.5), il serait préférable d'apporter un effort particulier au suivi d'une espèce sur un site à chaque pas de temps de ressource financière.

D'autre part, dans une perspective d'aide à la conservation de ces espèces, le re-déploiement d'appareils de télémétrie sur les individus juvéniles permettrait de **mieux comprendre à quelles menaces font face les animaux à leur départ de la colonie**, et plus généralement **quels sont les facteurs de mortalité spécifiques à ce stade** (Gales et al. 1998, Weimerskirch et al. 2006, Trebilco et al. 2008, Wienecke et al. 2010).

Deux objectifs particuliers peuvent être mentionnés ici : premièrement, il convient **d'identifier la cause des pertes de transmission des balises suivies**. Ces pertes de transmissions rendent-elles compte d'une mortalité factuelle des animaux ? Pas toujours apparemment, puisque dans un cas, les transmissions ont repris après une interruption de six mois (Annexe A6). Afin de préciser cette réponse, la pose d'appareils spécifiques mesurant la pression ambiante dans la cavité abdominale permettrait de détecter les lésions de celle-ci, et d'en tirer la conclusion de la mortalité effective de l'individu, comme cela a déjà été réalisé chez une espèce plongeuse endotherme (le lion de mer de Steller, cf. Horning & Mellish 2010).

Au-delà de comprendre la cause des pertes de transmissions des appareils, un deuxième objectif serait de **retarder le moment où celles-ci surviennent**. Cet objectif vise donc plus spécifiquement à ce que les suivis durent longtemps chez davantage d'individus, afin d'étudier les conséquences des différentes stratégies et performances des individus lors de leur phase d'apprentissage. La méthode d'attachement des appareils utilisée ici semblerait donc le premier point d'amélioration à apporter : cette méthode est pourtant largement éprouvée (Bost et al. 2004), et a encore montré chez les manchots empereurs qu'elle permettait le maintien en place de la balise durant plus de 250 jours en mer (chapitre 3.8). L'utilisation d'appareils implantés dans la cavité intra-abdominale ne pourrait pas fonctionner ici comme une alternative pour enregistrer le comportement de plongée des manchots (e.g. Green et al. 2005) et estimer leur position (e.g. Green et al. 2009a) à cause de l'impossibilité dans notre cas de récupérer ces appareils. À ce stade nous devons reconnaître que nous sommes donc tributaires des avancées technologiques qui poursuivront la miniaturisation des appareils, réduisant d'autant les forces de frottement qui conduisent *in fine* à la perte des appareils (Culik et al. 1994, Wilson et al. 2002, Bost et al. 2004, Wilson et al. 2004, Annexe A5).

Enfin, dans les chapitres 3.7 et 3.8 nous avons fait des hypothèses sur la distribution concomitante des adultes ayant fini l'élevage des poussins, alors que celle-ci est peu connue. Une perspective intéressante serait donc de **suivre la distribution en mer des poussins émancipés et de leurs parents**, afin de vérifier ces hypothèses. Notamment, cela pourrait apporter des réponses chez le manchot papou sur le temps mis par les juvéniles à sélectionner un habitat similaire à celui des adultes (les 53 jours de suivi actuellement disponible sont-ils suffisants ?), et sur l'influence des mouvements des parents sur l'habitat choisi par le jeune (les adultes quittent-ils aussi rapidement le Golfe du Morbihan à la fin de la saison de reproduction ?). Chez le manchot empereur, cela apporterait une réponse claire sur la probable ségrégation spatiale des classes d'âge en mer à la fin de a période de reproduction.

4.5.4 *Améliorer les connaissances sur la production secondaire*

Durant toute cette thèse nous avons fait l'hypothèse implicite que **la distribution plus ou moins concentrée des prédateurs reflétait en proportion la densité locale de leurs proies** (théorie de la distribution libre idéale, Fretwell & Lucas 1970). Face à l'apparent découplage spatial de la production primaire et secondaire en milieu pélagique durant l'hiver (chapitres 3.2 et 3.3), nous n'avions pas d'autre choix que de faire cette hypothèse, puisque la concentration de surface en chlorophylle *a* ne pouvait pas servir de bon indicateur de la richesse locale en proies potentielles. **La production secondaire a donc été une boîte noire, le maillon écologique manquant dans notre étude, qui limitait la portée de tous les modèles d'habitats favorables possibles.**

Afin de réellement comprendre les patrons de distribution orientée observés chez les gorfous pendant la période inter-nuptiale, ou ceux des manchots juvéniles suivis, **une information sur la ressource alimentaire dans le milieu paraît donc indispensable.** Ainsi l'échantillonnage du milieu en certains points serait certainement bénéfique à cette compréhension. Un échantillonnage typique de ceux pratiqués généralement en océanographie (comprenant plusieurs mailles de prélèvement sur plusieurs classes de profondeur, p. ex. Pakhomov & Froneman 2000) révélerait le type de proies disponibles (espèces, classes d'âges), leur abondance relative et leur accessibilité aux différents prédateurs. Une modélisation **de l'habitat de ces différentes espèces de proies** permettrait d'aller au-delà de l'échantillonnage réalisé, et d'estimer les niveaux de production secondaire pour des secteurs et des périodes spécifiques. Un travail de ce type a été réalisé par Anne Goarant, sous la direction de Philippe Koubbi au laboratoire d'océanologie de Villefranche-sur-mer. Grâce à l'emploi de techniques de pointe en modélisation ("MARS" : *Multivariate Adaptive Regression Splines*), les facteurs clés gouvernant la distribution et l'abondance de ces espèces ont ainsi été révélés. Les modèles construits pour chaque espèce de proie (ou groupe d'espèces) permettent de donner des prédictions de distribution spatiale et d'abondance pour une période définie, selon une grille qui peut être entrée comme covariable spatiale d'un modèle d'habitat de prédateur. Ces prédictions ("champs de proies") révèlent un fort pouvoir explicatif de la distribution des prédateurs.

Toutefois, l'échantillonnage biologique sur lequel ces modèles sont basés ne couvre généralement pas une surface géographique suffisante pour permettre une extrapolation à l'échelle océanique. D'autre part, ces échantillonnages ont généralement eu lieu durant l'été austral, et jamais durant l'hiver. Ces champs de proies ne sont donc toujours pas disponibles pour la période hivernale, mais ceux existants pour l'été montrent l'intérêt d'avoir développé de tels modèles prédictifs à partir des données estivales. Ceci ramène donc à **planifier des échantillonnages biologiques durant la période hivernale, à l'échelle océanique.** Un tel projet est à envisager conjointement avec d'autres nations présentes dans l'Océan Indien (Afrique du Sud, Australie) afin de réellement échantillonner le milieu sur des stations permettant une bonne appréhension du système océanique entier. De plus, étant donné les conditions de mer extrêmement difficiles en hiver dans cette région océanique, une mise en commun des moyens permettrait de diminuer la charge impartie pour

chaque secteur, et d'échantillonner simultanément plusieurs régions. L'emploi opportuniste de navires de pêche travaillant dans ces régions, dont la conception et l'équipage sont adaptés à ces conditions, pourrait également se révéler être une bonne stratégie pour enfin en connaître un peu plus sur **la ressource alimentaire disponible durant l'hiver en milieu pélagique**.

4.5.5 Approche inter-site à plus fine échelle, ou la théorie du manchot caché

Les travaux réalisés sur les gorfous (chapitres 3.3, 3.4 et 3.5) ont montré des distributions en mer contrastées entre les différentes populations d'une même espèce échantillonnées à des localités voisines. Ces distributions observées laissent supposer : (1) des niveaux contrastés de disponibilité locale en proies (chapitres 3.3 et 3.4), et (2) l'existence de facteurs culturels propres aux populations permettant l'exploitation des sites favorables prédictibles (chapitre 3.5). **Toutefois nous ne pouvons nous empêcher de nous demander dans quelle mesure les distributions en mer observées chez les manchots échantillonnés ne seraient-elle que le reflet de l'assemblage à plusieurs échelles de la distribution de tous les individus présents dans cet océan.**

Il a été démontré que la compétition intra-spécifique potentielle est un facteur limitant la distribution spatiale chez les oiseaux marins (Lewis et al. 2001, Ballance et al. 2009). Ainsi, la prise en compte de la proximité des colonies voisines et de la distribution des individus parapatriques semble nécessaire afin de bien comprendre les facteurs régissant les schémas observés (Cairns 1989, Baird 1991).

Chez les gorfous macaroni, il a été montré que les animaux reproducteurs se distribuaient en mer de manière contrastée entre différentes colonies de la Géorgie du Sud, alors que ces distributions restent homogènes à l'échelle d'une colonie, même entre plusieurs années (Trathan et al. 2006). Ceci semble le cas général chez les oiseaux marins en période de reproduction (Cairns 1989, Grémillet et al. 2004). De la même manière, à Kerguelen, deux populations d'otaries à fourrure Antarctiques *Arctocephalus gazella* se reproduisant au nord et à l'est de l'archipel ont montré des distributions en mer absolument opposées dans leur orientation durant la période d'élevage des jeunes (Lea et al. 2008). Les gorfous macaroni étant restreints à Kerguelen aux pointes extrêmes de l'archipel (Weimerskirch et al. 1989), on peut donc se demander si ces derniers pourraient subir une aussi forte variabilité de distribution en mer entre les colonies d'une même localité. En d'autres termes : les individus se reproduisant sur la côte ouest de Kerguelen pourraient-ils migrer vers l'ouest durant la période inter-nuptiale et exploiter la zone apparemment vacante entre Crozet et Kerguelen ? Les distributions d'oiseaux actuellement connues reflètent-elles finalement l'aire disponible pour chaque colonie ? Il serait ainsi intéressant de connaître pour au moins une des localités échantillonnées, quel est le degré d'influence de la colonie d'origine sur la distribution en mer des animaux.

Nous pensons toutefois que ce facteur agit de manière très faible dans le cas de la migration inter-nuptiale. Tout d'abord, durant la période inter-nuptiale, les oiseaux marins subissent à

un niveau bien moindre les contraintes liées à l'éloignement (budget-temps supérieur) qu'en période de reproduction. Ainsi l'influence de la colonie d'origine se trouve-t-elle probablement diluée dans la distribution à grande échelle qui s'ensuit. Deuxièmement, l'habitat des gorfous durant la période inter-nuptiale s'est révélé très spécifique dans nos travaux (PFZ, SAF...), et ces habitats sont très limités dans l'espace accessible, au regard du nombre de colonies existant dans la région considérée. Troisièmement, les gorfous macaroni suivis depuis l'île Marion provenaient de 4 colonies différentes (cf. Tableau 5), et bien que peu d'individus étaient suivis dans chaque cas, aucune divergence de distribution n'était flagrante (cf. chapitre 3.5). **Ceci rejoint la théorie selon laquelle il est peu probable que la migration contribue à séparer les méta-populations** (Dingle & Drake 2007).

Grémillet et al. (2004) et Lea et al. (2008) ont mis en évidence un comportement d'approvisionnement voire un régime alimentaire sensiblement différent entre les prédateurs marins d'une même espèce suivis sur deux colonies voisines. Ceci appuie le fait que des gorfous de différentes colonies pourraient, grâce à des stratégies différentes, exploiter des milieux différents. Là encore nous pensons que l'influence de la colonie aura peu d'importance durant la période inter-nuptiale, étant donné que chez les deux espèces de gorfous suivies, les analyses isotopiques suggéraient une forte similitude du point de vue de l'écologie trophique entre les animaux de Crozet et ceux de Kerguelen (cf. chapitres 3.3 et 3.4). Toutefois, la méthode d'analyse isotopique atteint peut-être ses limites dans ce cas, et ne permet pas de distinguer des variations fines du type de proies d'un même échelon trophique (Kelly 2000).

Il serait donc intéressant de clarifier ce point, afin de montrer si oui ou non les contraintes connues qui agissent sur les stratégies d'approvisionnement chez les prédateurs marins sont à revoir dans le cas particulier de la période inter-nuptiale. Il est donc à envisager d'équiper lors d'une prochaine étude des individus provenant de différentes colonies d'une même localité. Notamment, les colonies voisines et aux effectifs élevés seraient à cibler en priorité, puisque les individus issus de ces dernières sont supposés utiliser des surfaces en mer bien supérieures que ceux issus de colonies plus modestes (Cairns 1989). Ceci permettrait probablement de mettre en évidence de manière plus flagrante s'il y a ou pas ségrégation des individus dans l'espace durant la période inter-nuptiale en fonction de la colonie d'origine.

4.5.6 Ségrégation des manchots congénères et sympatriques

Dans le cadre du concept de niche écologique (Hutchinson 1957, Schoener 1986), les travaux réalisés au cours de cette thèse montrent que **la période inter-nuptiale est particulièrement intéressante pour comprendre comment des organismes phylogénétiquement proches (appartenant à un même genre) peuvent co-exister en sympatrie** (cf. chapitre 3.5). Toutefois, en ce qui concerne des organismes à la fois congénères et sympatriques, dans nos travaux nous avons été limités à deux espèces : le gorfou macaroni *E. chrysolophus* et le gorfou sauteur *E. filholi*. Or, chez les oiseaux marins il n'est pas rare de trouver davantage d'espèces congénères vivant en sympatrie : le peu de surfaces

favorables en général induit en effet des rassemblements massifs de ces oiseaux sur les mêmes sites (King 1983, Coulson 2002). Ce phénomène de sympatrie des espèces congénères est particulièrement répandu chez les manchots, pour lesquels le peu d'îles océaniques existant actuellement aux latitudes favorables, ainsi que leur inaptitude à coloniser les parois verticales au bénéfice des oiseaux volants, constituent des facteurs limitant fortement les habitats potentiels de nidification (Warham 1975, Williams 1995).

Afin de généraliser les résultats de nos travaux, il serait donc intéressant de réaliser des travaux similaires dans deux autres contextes, où davantage d'espèces de manchots congénères sont trouvées sur les mêmes sites de reproduction.

Tout d'abord **sur les îles de Nouvelle-Zélande, où l'on trouve 5 espèces de gorfous dans un secteur océanique limité** (Figure 7) : *E. filholi*, *E. pachyrhynchus*, *E. robustus*, *E. sclateri* et *E. schlegeli*, sans compter une autre espèce étroitement liée au genre *Endiptes* : le manchot à œil d'or *Megadyptes antipodes*. On peut ainsi aller jusqu'à dire que seules les espèces étudiées dans cette thèse ne sont pas endémiques des îles de la région néo-zélandaise. Il serait donc intéressant de découvrir comment ces différentes espèces parviennent à se partager l'espace dans cette région durant la période inter-nuptiale. Cette période inter-nuptiale n'étant pas simultanée, mais se recouvrant au moins partiellement entre toutes ces espèces, des mécanismes fascinants de partage des ressources (espace, temps, régime alimentaire) sont à envisager.

D'autre part, **le genre *Pygoscelis* serait très probablement la source de recherches passionnantes de ce point de vue.** Ce genre rassemble 3 espèces de manchots assez communément trouvés **dans la région Antarctique** : *P. papua*, *P. adeliae* et *P. antarctica*. On les trouve en effet régulièrement en sympatrie dans la périphérie Atlantique du continent Antarctique : sur les îles de la péninsule Antarctique, la Géorgie du Sud, les Shetland du Sud, les Orcades du Sud et les Sandwich du Sud. Sur ces sites, des travaux sur les manchots sont régulièrement menés, et grâce à l'emploi de matériel électronique de pointe, certains d'entre eux ont récemment mis en évidence les mécanismes assurant la ségrégation de la niche écologique des *Pygoscelis* en période de reproduction (Wilson 2010). Toutefois, rien n'est encore connu sur ces mécanismes durant la période inter-nuptiale. Plus particulièrement, une contrainte majeure apparaît durant l'hiver pour les manchots Antarctiques : **la nuit polaire** (Zimmer et al. 2008a, Ballard et al. 2010). Les manchots étant des chasseurs à vue (Williams 1995), il serait donc intéressant de comprendre comment ces espèces du genre *Pygoscelis* parviennent à surmonter cette contrainte supplémentaire. Une migration vers le nord, en bordure de la limite de la nuit permanente, est attendue : cela a déjà été montré pour *P. adeliae* (Ballard et al. 2010). **Un tel mécanisme remettrait donc au moins partiellement en question le schéma explicatif de ségrégation chez ces espèces congénères**, puisque ce dernier établit que le caractère sédentaire de *P. papua* est un des facteurs de ségrégation observés durant l'été (Wilson 2010). Le budget-temps supérieur des oiseaux durant la période inter-nuptiale permet donc probablement la mise en place d'autres mécanismes, restant en partie à découvrir, qui permettent la co-existence de ces trois espèces congénères et sympatriques sous le cercle polaire Antarctique.

Références bibliographiques

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M., & Matthiopoulos, J. 2008 Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* 31, 140-160.
- Aebischer, N. J., Robertson, P. A., & Kenward, R. E. 1993 Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74, 1313-1325.
- Ainley, D., Ballard, G., Blight, L. K., Ackley, S., Emslie, S. D., Lescroel, A., Olmastroni, S., Townsend, S. E., Tynan, C. T., Wilson, P., & Woehler, E. 2010 Impacts of cetaceans on the structure of Southern Ocean food webs. *Marine Mammal Science* 26, 482-498.
- Ainley, D. G. 2002 *The Adélie Penguin, Bellwether of Climate Change*: Columbia University Press.
- Ainley, D. G., Ballard, G., Karl, B. J., & Dugger, K. M. 2005 Leopard seal predation rates at penguin colonies of different size. *Antarctic Science* 17, 335-340.
- Ainley, D. G., Ribic, C. A., Ballard, G., Heath, S., Gaffney, I., Karl, B. J., Barton, K. J., Wilson, P. R., & Webb, S. 2004 Geographic structure of Adelie Penguin populations: Overlap in colony-specific foraging areas. *Ecological Monographs* 74, 159-178.
- Akesson, S. & Hedenstrom, A. 2007 How migrants get there: Migratory performance and orientation. *Bioscience* 57, 123-133.
- Alerstam, T. 2006 Conflicting evidence about long-distance animal navigation. *Science* 313, 791-794.
- Alerstam, T. & Enckell, P. H. 1979 Unpredictable habitats and evolution of bird migration. *Oikos* 33, 228-232.
- Alerstam, T., Hedenstrom, A., & Akesson, S. 2003 Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103, 247-260.
- Alerstam, T. & Högstedt, G. 1982 Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scandinavica* 13, 25-37.
- Allanson, B. R., Boden, B. P., Parker, L. D., & Duncombe Rae, C. M. 1985 A contribution to the oceanography of the Prince Edward Islands. In *Antarctic nutrient cycles and food webs* (eds. W. R. Siegfried, P. R. Condy, & R. M. Laws). Berlin: Springer-Verlag.
- Ancel, A., Kooyman, G. L., Ponganis, P. J., Gendner, J. P., Lignon, J., Mestre, X., Huin, N., Thorson, P. H., Robisson, P., & Le Maho, Y. 1992 Foraging behavior of emperor penguins as a resource detector in winter and summer. *Nature* 360, 336-339.
- Andersen, R. 1991 Habitat deterioration and the migratory behavior of moose (*Alces alces* L) in Norway. *Journal of Applied Ecology* 28, 102-108.
- Araujo, M. B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., & Williams, P. H. 2004 Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10, 1618-1626.
- Ashmole, N. P. 1963 The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103, 458-473.
- Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Iverson, S. J. 2006 Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology* 87, 3095-3108.
- Avital, E. & Jablonka, E. 2000 *Animal traditions. Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bailey, D. W., Gross, J. E., Laca, E. A., Rittenhouse, L. R., Coughenour, M. B., Swift, D. M., & Sims, P. L. 1996 Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49, 386-400.
- Baird, P. H. 1991 Optimal foraging and intraspecific competition in the tufted puffin. *Condor* 93, 503-515.
- Baker, A. J., Pereira, S. L., Haddrath, O. P., & Edge, K. A. 2006 Multiple gene evidence for expansion of extant penguins out of Antarctica due to global cooling. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 11-17.

- Ballance, L. T., Ainley, D. G., Ballard, G., & Barton, K. 2009 An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adelle penguin *Pygoscelis adeliae*. *Journal of Avian Biology* 40, 279-288.
- Ballard, G., Toniolo, V., Ainley, D. G., Parkinson, C. L., Arrigo, K. R., & Trathan, P. N. 2010 Responding to climate change: Adelle Penguins confront astronomical and ocean boundaries. *Ecology* 91, 2056-2069.
- Banks, J., Van Buren, A., Cherel, Y., & Whitfield, J. B. 2006 Genetic evidence for three species of rockhopper penguins, *Eudyptes chrysocome*. *Polar Biology* 30, 61-67.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001 Emperor penguins and climate change. *Nature* 411, 183-186.
- Basille, M., Calenge, C., Marboutin, E., Andersen, R., & Gaillard, J. M. 2008 Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* 211, 233-240.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & Macleod, H. 2004 Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73, 1007-1012.
- Becquey, S. & Gersonde, R. 2002 Past hydrographic and climatic changes in the Subantarctic Zone of the South Atlantic - The Pleistocene record from ODP Site 1090. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 182, 221-239.
- Belkin, I. M. & Gordon, A. L. 1996 Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 101, 3675-3696.
- Bell, C. P. 2000 Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. *Journal of Avian Biology* 31, 258-265.
- Benhamou, S. & Bovet, P. 1989 How animals use their environment – a new look at kinesis. *Animal Behaviour* 38, 375-383.
- Bennetts, R. E. & Kitchens, W. M. 2000 Factors influencing movement probabilities of a nomadic food specialist: proximate foraging benefits or ultimate gains from exploration? *Oikos* 91, 459-467.
- Berthold, P. 1996 *Control of bird migration*. London: Chapman & Hall.
- Berthold, P. 1999 A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich* 70, 1-11.
- Berthold, P., Helbig, A. J., Mohr, G., & Querner, U. 1992 Rapid microevolution of migratory behavior in a wild bird species. *Nature* 360, 668-670.
- Bestley, S., Gunn, J. S., & Hindell, M. A. 2009 Plasticity in vertical behaviour of migrating juvenile southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in relation to oceanography of the south Indian Ocean. *Fisheries Oceanography* 18, 237-254.
- Billany, W., Swart, S., Hermes, J., & Reason, C. J. C. 2010 Variability of the Southern Ocean fronts at the Greenwich Meridian. *Journal of Marine Systems* 82, 304-310.
- BirdLife International. 2004 *Tracking ocean wanderers: the global distribution of albatrosses and petrels. Results from the Global Procellariiform tracking workshop, 1-5 September 2003, Gordon's Bay, South Africa*. Cambridge, UK: BirdLife International.
- BirdLife International. 2009 Species factsheet: *Eudyptes chrysolophus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 4/2/2009.
- BirdLife International. 2010 Red List of World Threatened Birds. Source <http://www.birdlife.org/datazone/species/index.html>
- Biro, D., Meade, J., & Guilford, T. 2004 Familiar route loyalty implies visual pilotage in the homing pigeon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 17440-17443.
- Birt, V. L., Birt, T. P., Goulet, D., Cairns, D. K., & Montevecchi, W. A. 1987 Ashmole halo – Direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology-Progress Series* 40, 205-208.
- Block, W. M. & Brennan, L. A. 1993 The habitat concept in ornithology: theory and applications. In *Current Ornithology* (ed. D. M. Power), pp. 35-81. New York: Plenum Press.

- Boinski, S. & Garber, P. A. 2000 *On the move, how and why animals travel in groups*. Chicago: Chicago University Press.
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseley, C. D., & Forister, M. L. 2003 The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161, 1-28.
- Bost, C. A., Charrassin, J. B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y., & Le Maho, Y. 2004 Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. *Marine Ecology-Progress Series* 283, 293-297.
- Bost, C. A., Cotte, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., & Weimerskirch, H. 2009 The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems* 78, 363-376.
- Bost, C. A., Georges, J. Y., Guinet, C., Cherel, Y., Putz, K., Charrassin, J. B., Handrich, Y., Zorn, T., Lage, J., & Le Maho, Y. 1997 Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology-Progress Series* 150, 21-33.
- Bost, C. A. & Jouventin, P. 1990 Evolutionary ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua*. In *Penguin Biology* (eds. L. Davis & J. Darby). San Diego: Academic Press.
- Bost, C. A. & Jouventin, P. 1991 The breeding performance of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* at the northern edge of its range. *Ibis* 133, 14-25.
- Bost, C. A., Koubbi, P., Genevois, F., Ruchon, L., & Ridoux, V. 1994 Gentoo penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen islands. *Polar Biology* 14, 147-153.
- Boulinier, T., Danchin, E., Monnat, J. Y., Doutrelant, C., & Cadiou, B. 1996 Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian Biology* 27, 252-256.
- Bowen, W. D. 1997 Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology-Progress Series* 158, 267-274.
- Boyd, I. L. 1999 Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time-energy budgets. *Behavioral Ecology* 10, 198-208.
- Bradshaw, C. J. A., Hindell, M. A., Sumner, M. D., & Michael, K. J. 2004 Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour* 68, 1349-1360.
- Branch, G. M., Barkai, A., Hockey, P. A. R., & Hutchings, L. 1987 Biological interactions: causes or effects of variability in the Benguela ecosystem. In *The Benguela and Comparable Ecosystems* (eds. A. I. L. Payne, J. A. Coulland, & K. H. Brink). Capetown: South African Journal of Marine Science.
- Branch, T. A., Stafford, K. M., Palacios, D. M., Allison, C., Bannister, J. L., Burton, C. L. K., Cabrera, E., Carlson, C. A., Vernazzani, B. G., Gill, P. C., Hucke-Gaete, R., Jenner, K. C. S., Jenner, M. N. M., Matsuoka, K., Mikhalev, Y. A., Miyashita, T., Morrice, M. G., Nishiwaki, S., Sturrock, V. J., Tormosov, D., Anderson, R. C., Baker, A. N., Best, P. B., Borsa, P., Brownell, R. L., Childerhouse, S., Findlay, K. P., Gerrodette, T., Ilangakoon, A. D., Joergensen, M., Kahn, B., Ljungblad, D. K., Maughan, B., McCauley, R. D., Mckay, S., Norris, T. F., Whale, O., Rankin, S., Samaran, F., Thiele, D., Van Waerebeek, K., & Warneke, R. M. 2007 Past and present distribution, densities and movements of blue whales *Balaenoptera musculus* in the Southern Hemisphere and northern Indian Ocean. *Mammal Review* 37, 116-175.
- Brooke, M. D. 2004 The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271, S246-S248.
- Brower, L. P. 1996 Monarch butterfly orientation: Missing pieces of a magnificent puzzle. *Journal of Experimental Biology* 199, 93-103.
- Brown, C. R. 1987 Traveling speed and foraging range of macaroni and rockhopper penguins at Marion Island. *Journal of Field Ornithology* 58, 118-125.
- Brown, C. R. & Klages, N. T. 1987 Seasonal and annual variation in diets of macaroni (*Eudyptes chrysolophus chrysolophus*) and southern rockhopper (*E. chrysocome chrysocome*) penguins at sub-Antarctic Marion Island. *Journal of Zoology* 212, 7-28.

- Brown, J. S. 2000 Foraging ecology of animals in response to heterogeneous environments. In *The ecological consequences of environmental heterogeneity* (eds. M. J. Hutchings, E. A. John, & A. J. A. Stewart), pp. 181-214. Oxford: Blackwell Science.
- Burger, J. 1980 *Behaviour of Marine birds*. New York: Plenum Press.
- Cairns, D. K. 1989 The regulation of seabird colony size – a Hinterland model. *American Naturalist* 134, 141-146.
- Calenge, C. 2006 The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197, 516-519.
- Calenge, C. & Basille, M. 2008 A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology* 252, 674-685.
- Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., & Jullien, J. M. 2008 The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology* 89, 555-566.
- Cavalli-Sforza, L. L. & Feldman, M. W. 1981 *Cultural transmission and evolution: a quantitative approach*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Charnov, E. L. 1976 Optimal foraging, marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129-136.
- Charrassin, J. B. & Bost, C. A. 2001 Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology-Progress Series* 221, 285-297.
- Charrassin, J. B., Park, Y. H., Le Maho, Y., & Bost, C. A. 2002 Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters* 5, 317-319.
- Cherel, Y., Charrassin, J. B., & Challet, E. 1994 Energy and protein requirements for molt in the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *American Journal of Physiology* 266, R1182-R1188.
- Cherel, Y. & Hobson, K. A. 2007 Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology-Progress Series* 329, 281-287.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., & Vanpe, C. 2007 Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology* 76, 826-836.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., & Hassani, S. 2005 Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: Implications for dietary studies in the wild. *Physiological and Biochemical Zoology* 78, 106-115.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., & Weimerskirch, H. 2000 Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122, 155-162.
- Cherel, Y., Phillips, R. A., Hobson, K. A., & McGill, R. 2006 Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biology Letters* 2, 301-303.
- Cherel, Y. & Weimerskirch, H. 1995 Seabirds as indicators of marine resources: Black-browed albatrosses feeding on ommastrephid squids in Kerguelen waters. *Marine Ecology-Progress Series* 129, 295-300.
- Clark, C. W. & Mangel, M. 1984 Foraging and flocking strategies – Information in an uncertain environment. *American Naturalist* 123, 626-641.
- Clarke, A. 1988 Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology* 90, 461-473.
- Clarke, J. A., Ksepka, D. T., Stucchie, M., Urbina, M., Giannini, N., Bertelli, S., Narvez, Y., & Boyd, C. A. 2007 Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 11545-11550.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A., & Nichols, J. D. 2001 *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T. 1988 *Reproductive success*. Chicago: Chicago University Press.
- Conroy, J. W. H. 1975 Recent increases in penguin populations in the Antarctic and the Subantarctic. In *The biology of penguins* (ed. B. Stonehouse), pp. 321-36. London: Macmillan.

- Costa, D. P. & Williams, T. M. 1999 Marine Mammal Energetics. In *Biology of marine mammals* (eds. J. E. Reynolds & S. A. Rommel). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Cotte, C., Park, Y. H., Guinet, C., & Bost, C. A. 2007 Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274, 2385-2391.
- Coulson, J. C. 2002 Colonial breeding in seabirds. In *Biology of marine birds* (eds. E. A. Schreiber & J. Burger), pp. 87-113. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Cowie, R. J. 1977 Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature* 268, 137-139.
- Crawford, R. J. M., Cooper, J., Du Toit, M., Greyling, M. D., Hanise, B., Holness, C. L., Keith, D. G., Nel, J. L., Petersen, S. L., Spencer, K., Tshingana, D., & Wolfaardt, A. C. 2003 Population and breeding of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* at Marion Island, 1994/95-2002/03. *African Journal of Marine Science* 25, 463-474.
- Crawford, R. J. M., Dyer, B. M., Crawford, R. J. M., Cooper, J., & Underhill, L. G. 2006 Breeding numbers and success of *Eudyptes* penguins at Marion Island, and the influence of mass and time of arrival of adults. *Ccamlr Science* 13, 175-190.
- Crawford, R. J. M., Whittington, P. A., Upfold, L., Ryan, P. G., Petersen, S. L., Dyer, B. M., & Cooper, J. 2009 Recent trends in numbers of four species of penguins at the Prince Edward Islands. *African Journal of Marine Science* 31, 419-426.
- Cresswell, K. A., Wiedenmann, J., & Mangel, M. 2008 Can macaroni penguins keep up with climate- and fishing-induced changes in krill? *Polar Biology* 31, 641-649.
- Croll, D. A. & Tershy, B. R. 1998 Penguins, fur seals, and fishing: prey requirements and potential competition in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology* 19, 365-374.
- Croxall, J. P. 1984 Seabirds. In *Antarctic ecology, vol. 2* (ed. R. M. Laws), pp. 533-619. London: Academic Press.
- Croxall, J. P. & Davis, L. S. 1999 Penguins: paradoxes and patterns. *Marine Ornithology* 27, 1-12.
- Croxall, J. P. & Prince, P. A. 1980 The food of gentoo penguins *Pygoscelis papua* and macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia. *Ibis* 122, 245-253.
- Croxall, J. P., Silk, J. R. D., Phillips, R. A., Afanasyev, V., & Briggs, D. R. 2005 Global circumnavigations: Tracking year-round ranges of nonbreeding albatrosses. *Science* 307, 249-250.
- Croxall, J. P., Trathan, P. N., & Murphy, E. J. 2002 Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science* 297, 1510-1514.
- Culik, B. M., Bannasch, R., & Wilson, R. P. 1994 External devices on penguins – How important is shape. *Marine Biology* 118, 353-357.
- Culik, B. M., Wilson, R. P., & Bannasch, R. 1993 Flipper-bands on penguins – What is the cost of a lifelong commitment. *Marine Ecology-Progress Series* 98, 209-214.
- Cunningham, D. M. & Moors, P. J. 1994 The decline of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* at Campbell Island, Southern Ocean and the influence of rising sea temperatures. *Emu* 94, 27-36.
- Cushing, D. H. 1990 Plankton production and year-class strength in fish populations – an update of the match mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26, 249-293.
- Cuthbert, R., Cooper, J., Burle, M. H., Glass, C. J., Glass, J. P., Glass, S., Glass, T., Hilton, G. M., Sommer, E. S., Wanless, R. M., & Ryan, P. G. 2009 Population trends and conservation status of the Northern Rockhopper Penguin *Eudyptes moseleyi* at Tristan da Cunha and Gough Island. *Bird Conservation International* 19, 109-120.
- Dalerum, F. & Angerbjorn, A. 2005 Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144, 647-658.
- Danchin, E., Boulinier, T., & Massot, M. 1998 Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology* 79, 2415-2428.
- Danchin, E., Giraldeau, L. A., & Cézilly, F. 2005 *Ecologie comportementale*. Paris.

- Danchin, E., Giraldeau, L. A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. 2004 Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487-491.
- Davoren, G. K., Montevecchi, W. A., & Anderson, J. T. 2003 Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73, 463-481.
- Dawkins, R. 1976 *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. 1982 *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University Press.
- de Dinechin, M., Ottvall, R., Quillfeldt, P., & Jouventin, P. 2009 Speciation chronology of rockhopper penguins inferred from molecular, geological and palaeoceanographic data. *Journal of Biogeography* 36, 693-702.
- Deagle, B. E., Gales, N. J., Evans, K., Jarman, S. N., Robinson, S., Trebilco, R., & Hindell, M. A. 2007 Studying Seabird Diet through Genetic Analysis of Faeces: A Case Study on Macaroni Penguins (*Eudyptes chrysolophus*). *Plos One* 2.
- Deagle, B. E., Gales, N. J., & Hindell, M. A. 2008 Variability in foraging behaviour of chick-rearing macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* and its relation to diet. *Marine Ecology-Progress Series* 359, 295-309.
- Dejours, P. 1987 Water and air physical characteristics and their physiological consequences. In *Comparative physiology: life in water and on land* (eds. P. Dejours, L. Bolis, C. R. Taylor, & E. R. Weibel). Padova: Livinia Press.
- Delord, K., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. 2004 Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology* 27, 793-800.
- Deniro, M. J. & Epstein, S. 1978 Influence of diet on distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495-506.
- Deville, T. 2007 *La vie du Gorfou Sauter sur l'île d'Amsterdam*. Edition Pôle d'Images.
- Dewitt, H. H., Heemstra, P. C., & Gon, O. 1990 *Nototheniidae*. In *Fishes of the Southern Ocean* (eds. O. Gon & P. C. Heemstra), pp. 279-331. Grahamstown: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology.
- Dingle, H. 1996 *Migration: the biology of life on the move*. Oxford: Oxford University Press.
- Dingle, H. & Drake, V. A. 2007 What is migration? *Bioscience* 57, 113-121.
- Dixon, K. R. & Chapman, J. A. 1980 Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61, 1040-1044.
- Dobzhansky, T. 1937 *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Doncaster, C. P., Clobert, J., Doligez, B., Gustafsson, L., & Danchin, E. 1997 Balanced dispersal between spatially varying local populations: An alternative to the source-sink model. *American Naturalist* 150, 425-445.
- Doré, F. Y. 1983 *L'Apprentissage. Une approche psycho-éthologique*. Paris: Maloine.
- Dugatkin, L. A. 1999 *The imitation factor. Evolution beyond the gene*. New York: The Free Press.
- Duhamel, G. 1987 Ichtyofaune des Secteurs Indien Occidental et Atlantique Oriental de l'océan austral: Biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations. In : Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Dulvy, N. K., Sadovy, Y., & Reynolds, J. D. 2003 Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* 4, 25-64.
- Durant, J. M., Hjermand, D. O., Anker-Nilssen, T., Beaugrand, G., Mysterud, A., Pettorelli, N., & Stenseth, N. C. 2005 Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters* 8, 952-958.
- Duroselle, T. & Tollu, B. 1977 The Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome moseleyi*) of Saint Paul and Amsterdam Islands. In *Adaptations within Antarctic Ecosystems: Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology* (ed. G. A. Llano), pp. 579-604. Washington DC: Smithsonian Institution.

- Egevang, C., Stenhouse, I. J., Phillips, R. A., Petersen, A., Fox, J. W., & Silk, J. R. D. 2010 Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 2078-2081.
- El Sayed, S. Z., Stockwell, D. A., Reheim, H. A., Taguchi, S., & Meyer, M. A. 1979 On the productivity of the Southwestern Indian Ocean. *Comité National Français pour les Recherches Antarctiques* 44, 83-110.
- Ellis, S., Croxall, J. P., & Cooper, J. 1998 Penguin Conservation Assessment and Management Plan. In . Apple Valley, Minnesota: IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group.
- Elsner, R. 1986 Limits to exercise performance – some ideas from comparative studies. *Acta Physiologica Scandinavica* 128, 45-51.
- Emlen, J. M. 1966 Role of time and energy in food preference. *American Naturalist* 100, 611-&.
- Estes, R. D. 1991 *The behavior guide to African mammals, including hoofed mammals, carnivores, primates*: University of California Press.
- Fahse, L., Wissel, C., & Grimm, V. 1998 Reconciling classical and individual-based approaches in theoretical population ecology: A protocol for extracting population parameters from individual-based models. *American Naturalist* 152, 838-852.
- Feldman, M. W. & Laland, K. N. 1996 Gene-culture coevolutionary theory. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 453-457.
- Fieberg, J. & Kochanny, C. O. 2005 Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management* 69, 1346-1359.
- Field, I. C., Bradshaw, C. J. A., Burton, H. R., Sumner, M. D., & Hindell, M. A. 2005 Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Oecologia* 142, 127-135.
- Freeberg, T. M. 2000 Culture and courtship in Vertebrates: a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. *Behavioural Processes* 51, 177-192.
- Freitas, C., Lydersen, C., Fedak, M. A., & Kovacs, K. M. 2008 A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. *Marine Mammal Science* 24, 315-325.
- Fretwell, P. T. & Trathan, P. N. 2009 Penguins from space: faecal stains reveal the location of emperor penguin colonies. *Global Ecology and Biogeography* 18, 543-552.
- Fretwell, S. D. 1972 *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. 1970 On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical developments. *Acta Biotheoretica* 19, 16-36.
- Friesen, V. L., Baker, A. J., & Piatt, J. F. 1996 Phylogenetic relationships within the *Alcidae* (Charadriiformes: Aves) inferred from total molecular evidence. *Molecular Biology and Evolution* 13, 359-367.
- Friesen, V. L., Burg, T. M., & McCoy, K. D. 2007 Mechanisms of population differentiation in seabirds. *Molecular Ecology* 16, 1765-1785.
- Fryxell, J. M., Wilmshurst, J. F., & Sinclair, A. R. E. 2004 Predictive models of movement by Serengeti grazers. *Ecology* 85, 2429-2435.
- Fryxell, J. M., Wilmshurst, J. F., Sinclair, A. R. E., Haydon, D. T., Holt, R. D., & Abrams, P. A. 2005 Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers. *Ecology Letters* 8, 328-335.
- Gales, R., Brothers, N., & Reid, T. 1998 Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988-1995. *Biological Conservation* 86, 37-56.
- Georges, J. Y., 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.
- Gersonde, R., Abelmann, A., Cortese, G., Becquey, S., Bianchi, C., Brathauer, U., Niebler, H.-S., Zielinski, U., & Pätzold, J. 2003 The late Pleistocene south Atlantic and Southern Ocean surface – a summary of time-slice and time-series studies. In *The South Atlantic in the late Quaternary*:

- reconstruction of material budgets and current systems* (eds. G. Wefer, S. Mulitza, & V. Ratmeyer), pp. 499-529. Berlin: Springer.
- Gill, B. & Martinson, P. 1991 *New Zealand's Extinct Birds*: Random Century New Zealand Ltd.
- Green, C. J., Trathan, P. N., & Preston, M. 2006 A new automated logging gateway to study the demographics of macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*) at Bird Island, South Georgia: testing the reliability of the system using radio telemetry. *Polar Biology* 29, 1003-1010.
- Green, J. A., Boyd, I. L., Woakes, A. J., Warren, N. L., & Butler, P. J. 2005 Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Marine Ecology-Progress Series* 296, 183-196.
- Green, J. A., Boyd, I. L., Woakes, A. J., Warren, N. L., & Butler, P. J. 2009a Evaluating the prudence of parents: daily energy expenditure throughout the annual cycle of a free-ranging bird, the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. *Journal of Avian Biology* 40, 529-538.
- Green, J. A., Wilson, R. P., Boyd, I. L., Woakes, A. J., Green, C. J., & Butler, P. J. 2009b Tracking macaroni penguins during long foraging trips using 'behavioural geolocation'. *Polar Biology* 32, 645-653.
- Greenwood, P. J. 1980 Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28, 1140-1162.
- Gremillet, D., Dell'Omo, G., Ryan, P. G., Peters, G., Ropert-Coudert, Y., & Weeks, S. J. 2004 Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology-Progress Series* 268, 265-279.
- Gremillet, D., Wilson, R. P., Wanless, S., & Chater, T. 2000 Black-browed albatrosses, international fisheries and the Patagonian Shelf. *Marine Ecology-Progress Series* 195, 269-280.
- Groscolas, R. & Clement, C. 1976 Utilization of energy supplies during breeding fasting of emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences Série D* 282, 297-300.
- Guinard, E., Weimerskirch, H., & Jouventin, P. 1998 Population changes and demography of the Northern Rockhopper Penguin on Amsterdam and Saint Paul islands. *Colonial Waterbirds* 21, 222-228.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. 2000 Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147-186.
- Haeckel, E. 1874 *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*. Paris: C. Reinwald & Cie.
- Halpern, B. S. 2003 The impact of marine reserves: Do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* 13, S117-S137.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A., & Burger, J. 2002 Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. In *Biology of Marine Birds* (eds. E. A. Schreiber & J. Burger), pp. 217-261. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Hedenström, A. & Ålerstam, T. 1992 Climbing performance of migrating birds as a basis for estimating limits for fuel-carrying capacity and muscle work. *Journal of Experimental Biology* 164, 19-38.
- Hemson, G., Johnson, P., South, A., Kenward, R., Ripley, R., & Macdonald, D. 2005 Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* 74, 455-463.
- Hill, R. D. 1994 Theory of geolocation by light levels. In *Elephant seals: population ecology, behaviour and physiology* (eds. B. J. Le Boeuf & R. M. Laws). Berkeley: University of California Press.
- Hilton, G. M., Thompson, D. R., Sagar, P. M., Cuthbert, R. J., Cherel, Y., & Bury, S. J. 2006 A stable isotopic investigation into the causes of decline in a sub-Antarctic predator, the rockhopper penguin *Eudyptes chrysolophus*. *Global Change Biology* 12, 611-625.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D., & Perrin, N. 2002 Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83, 2027-2036.
- Hobson, K. A., Piatt, J. F., & Pitocchelli, J. 1994 Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology* 63, 786-798.

- Hodell, D. A., Gersonde, R., & Blum, P. 2003 Leg 177 synthesis: insights into Southern Ocean paleoceanography on tectonic to millennial timescales. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 177, 1-54.
- Hooker, S. K. & Gerber, L. R. 2004 Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: The potential importance of megafauna. *Bioscience* 54, 27-39.
- Horning, M. & Mellish, J. A. E. 2010 Spatially explicit detection of predation on individual pinnipeds from implanted post-mortem satellite data transmitters. *Endangered Species Research* 10, 135-143.
- Hunt, G. L., Mehlum, F., Russell, R. W., Jones, D., Decker, M. B., & Becker, P. H. 1999 Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress, Durban* (eds. N. J. Adams & R. H. Slotow). Johannesburg: BirdLife International South Africa.
- Hunt, G. L. & Schneider, D. C. 1987 Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In *Seabirds. Feeding ecology and Role in Marine Ecosystems* (ed. J. P. Croxall). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hurlbert, S. H. 1978 Measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59, 67-77.
- Hutchinson, G. E. 1957 Population studies – animal ecology and demography – concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Hutto, R. L. 1985 Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In *Habitat selection in birds* (ed. M. L. Cody), pp. 455-476. New York: Academic Press.
- Inchausti, P. & Weimerskirch, H. 2002 Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* 71, 765-770.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., & Warner, R. R. 2001 Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293, 629-638.
- Jaeger, A., Connan, M., Richard, P., & Cherel, Y. 2010 Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Marine Ecology-Progress Series* 401, 269-277.
- Jahn, A. E., Levey, D. J., & Smith, K. G. 2004 Reflections across hemispheres: A system-wide approach to new world bird migration. *Auk* 121, 1005-1013.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H., & Caswell, H. 2009a Limitation of population recovery: a stochastic approach to the case of the emperor penguin. *Oikos* 118, 1292-1298.
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J., & Weimerskirch, H. 2009b Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 1844-1847.
- Johnson, D. H. 1980 The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61, 65-71.
- Jouventin, P. 1982 Visual and vocal signals in penguins, their evolution and adaptive characters. In .
- Jouventin, P., Cuthbert, R. J., & Ottvall, R. 2006 Genetic isolation and divergence in sexual traits: evidence for the northern rockhopper penguin *Eudyptes moseleyi* being a sibling species. *Molecular Ecology* 15, 3413-3423.
- Jouventin, P., Stahl, J. C., Weimerskirch, H., & Mouglin, J. L. 1984 The seabirds of the French sub-Antarctic islands & Adélie land, their status and conservation. *ICPB Technical Publication* 2, 609-625.
- Jouventin, P. & Weimerskirch, H. 1990 Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343, 746-748.
- Kappel, C. V. 2005 Losing pieces of the puzzle: threats to marine, estuarine, and diadromous species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 275-282.

- Kareiva, P. & Odell, G. 1987 Swarms of predators exhibit prey taxis if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist* 130, 233-270.
- Kelly, J. F. 2000 Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 78, 1-27.
- Kennedy, J. S. 1985 Migration: Behavioral and ecological. In *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance* (ed. M. A. Rankin), pp. 5-26. Austin: Marine Science Institute, University of Texas.
- Kernohan, B. J., Gitzen, R. A., & Millsaugh, J. J. 2001 Analysis of animal space use and movements. In *Radio tracking and Animal Populations* (eds. J. J. Millsaugh & J. M. Marzluff), pp. 125-166. San Diego, California: Academic Press.
- Kimura, M., Clegg, S. M., Lovette, I. J., Holder, K. R., Girman, D. J., Mila, B., Wade, P., & Smith, T. B. 2002 Phylogeographical approaches to assessing demographic connectivity between breeding and overwintering regions in a Nearctic-Neotropical warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology* 11, 1605-1616.
- King, W. B. 1983 Seabird breeding habits. *Oceanus* 26, 28-35.
- Kirkwood, R. & Robertson, G. 1997 Seasonal change in the foraging ecology of emperor penguins on the Mawson Coast, Antarctica. *Marine Ecology-Progress Series* 156, 205-223.
- Klages, N. T. W., Gales, R. P., & Pemberton, D. 1989 Dietary segregation of macaroni and rockhopper penguins at Heard Island. *Australian Wildlife Research* 16, 599-604.
- Knox, G. A. 2007 *Biology of the Southern Ocean (second edition)*: CRC Press.
- Kooyman, G. L. 1989 *Diverse divers: physiology and behavior*. Berlin: Springer-Verlag.
- Kooyman, G. L. 2002 Evolutionary and ecological aspects of some Antarctic and sub-Antarctic penguin distributions. *Oecologia* 130, 485-495.
- Kooyman, G. L., Cherel, Y., LeMaho, Y., Croxall, J. P., Thorson, P. H., & Ridoux, V. 1992 Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecological Monographs* 62, 143-163.
- Kooyman, G. L. & Kooyman, T. G. 1995 Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman Island, Antarctica. *Condor* 97, 536-549.
- Kooyman, G. L., Kooyman, T. G., Horning, M., & Kooyman, C. A. 1996 Penguin dispersal after fledging. *Nature* 383, 397.
- Kooyman, G. L. & Ponganis, P. J. 2008 The initial journey of juvenile emperor penguins. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 17, S37-S43.
- Kramer, D. L. & Nowell, W. 1980 Central place foraging in the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 28, 772-778.
- Krebs, J. R., Kacelnik, A., & Taylor, P. 1978 Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature* 275, 27-31.
- Lack, D. 1954 *The natural regulation of animal numbers*. London: Oxford University Press.
- Laws, R. M. 1984 *Antarctic Ecology*. London: Academic Press.
- Lea, M. A., Guinet, C., Cherel, Y., Hindell, M., Dubroca, L., & Thalmann, S. 2008 Colony-based foraging segregation by Antarctic fur seals at the Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology-Progress Series* 358, 273-287.
- Lefebvre, L. & Bouchard, J. 2003 Social Learning about food in birds. In *The biology of traditions* (eds. S. Perry & D. Fragaszy), pp. 94-126. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lescroel, A., Bajzak, C., & Bost, C. A. 2009 Breeding ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* at Kerguelen Archipelago. *Polar Biology* 32, 1495-1505.
- Lescroel, A., Ballard, G., Toniolo, V., Barton, K. J., Wilson, P. R., Lyver, P. O., & Ainley, D. G. 2010 Working less to gain more: when breeding quality relates to foraging efficiency. *Ecology* 91, 2044-2055.

- Lescroel, A. & Bost, C. A. 2005 Foraging under contrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology-Progress Series* 302, 245-261.
- Lescroel, A. & Bost, C. A. 2006 Recent decrease in gentoo penguin populations at Iles Kerguelen. *Antarctic Science* 18, 171-174.
- Lescroel, A., Ridoux, V., & Bost, C. A. 2004 Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biology* 27, 206-216.
- Levins, R. & MacArthur, R. 1966 Maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment – Variations on a theme by Howard Levene. *American Naturalist* 100, 585-&.
- Lewis, S., Sherratt, T. N., Hamer, K. C., & Wanless, S. 2001 Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412, 816-819.
- Liebers, D. & Helbig, A. J. 2002 Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences. *Journal of Evolutionary Biology* 15, 1021-1033.
- Longhurst, A. R. 2006 *Ecological Geography of the Sea*. San Diego: Academic Press.
- Mahler, C. R. & Lott, D. F. 2000 A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist* 143, 1-29.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erikson, W. P. 2002 *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Manning, A. 1979 *An Introduction to Animal Behaviour*, 3 edn. Londres: Edward Arnold.
- Marzluff, J. M., Knick, S. T., & Millspaugh, J. J. 2001 High-tech behavioral ecology: modeling the distribution of animal activities to better understand wildlife space use and resource selection. In *Radio tracking and animal populations* (eds. J. J. Millspaugh & J. M. Marzluff), pp. 309-326. San Diego, California: Academic Press.
- Marzluff, J. M., Millspaugh, J. J., Hurvitz, P., & Handcock, M. S. 2004 Relating resources to a probabilistic measure of space use: Forest fragments and Steller's Jays. *Ecology* 85, 1411-1427.
- Mayr, E. 1963 *Animal species and evolution*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Mayr, E. 1970 *Population, Species and Evolution*. Harvard: Harvard University Press.
- McCafferty, D. J., Boyd, I. L., Walker, T. R., & Taylor, R. I. 1998 Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Marine Ecology-Progress Series* 166, 285-299.
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. 2003 Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102, 378-390.
- Morato, T., Hoyle, S. D., Allain, V., & Nicol, S. J. 2010 Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 9707-9711.
- Mori, Y. & Boyd, I. L. 2004 Segregation of foraging between two sympatric penguin species: does rate maximisation make the difference? *Marine Ecology-Progress Series* 275, 241-249.
- Mueller, T. & Fagan, W. F. 2008 Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117, 654-664.
- Myers, R. A. & Worm, B. 2003 Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280-283.
- Nevitt, G. A. 2008 Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. *Journal of Experimental Biology* 211, 1706-1713.
- NRC. 2001 Marine Protected Areas: Tools for sustaining Ocean Ecosystems. In . Washington DC: National Academy Press.
- Offredo, C. & Ridoux, V. 1986 The diet of emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Adélie land, Antarctica. *Ibis* 128, 409-413.

- Orians, G. H. & Pearson, N. E. 1979 On the theory of central place foraging. In *Analysis of ecological systems* (eds. D. J. Horn, R. D. Mitchell, & G. R. Stairs). Columbus: Ohio State University Press.
- Pakhomov, E. A. & Froneman, P. W. 2000 Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997. *Polar Biology* 23, 410-419.
- Park, Y. H., Fuda, J. L., Durand, I., & Garabato, A. C. N. 2008 Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 55, 582-593.
- Park, Y. H., Vivier, F., Roquet, F., & Kestenare, E. 2009 Direct observations of the ACC transport across the Kerguelen Plateau. *Geophysical Research Letters* 36.
- Patterson, T. A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O., & Matthiopoulos, J. 2008 State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 87-94.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., & Torres, F. 1998 Fishing down marine food webs. *Science* 279, 860-863.
- Pauly, D., Christensen, V., Guenette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R., & Zeller, D. 2002 Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689-695.
- Peterson, B. J. & Fry, B. 1987 Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293-320.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., & Afanasyev, V. 2006 Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: Relationships with oceanography and fisheries. *Biological Conservation* 129, 336-347.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V., & Bennett, V. J. 2005 Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: Individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* 86, 2386-2396.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V., & Briggs, D. R. 2004 Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 266, 265-272.
- Pichegru, L., Gremillet, D., Crawford, R. J. M., & Ryan, P. G. 2010 Marine no-take zone rapidly benefits endangered penguin. *Biology Letters* 6, 498-501.
- Pickard, G. & Emery, W. J. 1990 *Descriptive physical oceanography: an introduction*. Oxford: Pergamon Press.
- Pinaud, D. & Weimerskirch, H. 2005 Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology* 74, 852-863.
- Pinaud, D. & Weimerskirch, H. 2007 At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* 76, 9-19.
- Plotkin, H. C. 1988 *The role of behaviour in evolution*: The MIT Press, UK.
- Ponganis, P. J., Starke, L. N., Horning, M., & Kooyman, G. L. 1999 Development of diving capacity in emperor penguins. *Faseb Journal* 13, A745.
- Portha, S., Deneubourg, J. L., & Detrain, C. 2002 Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behavioral Ecology* 13, 776-781.
- Powell, R. A. 2000 Animal home ranges and territories and home range estimators. In *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences* (eds. L. Boitani & T. K. Fuller), pp. 65-110. New York: Columbia University.
- Prévost, J. 1961 *Ecologie du manchot empereur*. In . Paris: Hermann.
- Putz, K., Ingham, R. J., Smith, J. G., & Luthi, B. H. 2002 Winter dispersal of rockhopper penguins *Endiptes chrysocome* from the Falkland Islands and its implications for conservation. *Marine Ecology-Progress Series* 240, 273-284.
- Pyke, G. H. 1983 Animal movements: an optimal foraging approach. In *The Ecology of Animal Movement* (eds. I. R. Swingland & P. J. Greenwood), pp. 7-31. Oxford: Clarendon Press.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. 1977 Optimal foraging – Selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52, 137-154.

- Quillfeldt, P., McGill, R. A. R., & Furness, R. W. 2005 Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm-petrel. *Marine Ecology-Progress Series* 295, 295-304.
- Quinn, T. P. & Dittman, A. H. 1990 Pacific salmon migrations and homing – mechanisms and adaptive significance. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 174-177.
- Ramenofsky, M. & Wingfield, J. C. 2007 Regulation of migration. *Bioscience* 57, 135-143.
- Ramirez, I., Geraldes, P., Meirinho, A., Amorim, P., & Paiva, V. 2008 *Important Areas for Seabirds in Portugal*. Lisboa: Sociedade Portuguesa Para o Estudo das Aves.
- Raya Rey, A., Trathan, P., & Schiavini, A. 2007 Inter-annual variation in provisioning behaviour of Southern Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Staten Island, Argentina. *Ibis* 149, 826-835.
- Reid, K. & Croxall, J. P. 2001 Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268, 377-384.
- Ridoux, V. 1994 The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Marine Ornithology* 22, 1-192.
- Rivalan, P., Barbraud, C., Inchausti, P., & Weimerskirch, H. 2010 Combined impacts of longline fisheries and climate on the persistence of the Amsterdam Albatross *Diomedea amsterdamensis*. *Ibis* 152, 6-18.
- Robertson, G. & Newgrain, K. 1996 The food and energy intake rates of adult emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) rearing chicks. *Antarctic Science* 8, 37-44.
- Robinson, S. A. & Hindell, M. A. 1996 Foraging ecology of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island during the period of chick care. *Ibis* 138, 722-731.
- Rodary, D., Bonneau, W., Le Maho, Y., & Bost, C. A. 2000 Benthic diving in male emperor penguins *Aptenodytes forsteri* foraging in winter. *Marine Ecology-Progress Series* 207, 171-181.
- Rolland, C., Danchin, E., & de Fraipont, M. 1998 The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: A comparative analysis. *American Naturalist* 151, 514-529.
- Rolland, V., Weimerskirch, H., & Barbraud, C. 2010 Relative influence of fisheries and climate on the demography of four albatross species. *Global Change Biology* 16, 1910-1922.
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Bost, C. A., Rodary, D., Sato, K., Le Maho, Y., & Naito, Y. 2002 Do Adelie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? *Marine Biology* 140, 647-652.
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Poulin, N., & Gremillet, D. 2009 Leg-attached data loggers do not modify the diving performances of a foot-propelled seabird. *Journal of Zoology* 279, 294-297.
- Ropert-Coudert, Y. & Wilson, R. P. 2005 Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 437-444.
- Ropert-Coudert, Y., Wilson, R. P., Yoda, K., & Kato, A. 2007 Assessing performance constraints in penguins with externally-attached devices. *Marine Ecology-Progress Series* 333, 281-289.
- Rosenzweig, M. L. 1987 Habitat selection as a source of biological diversity. *Evolutionary Ecology* 1, 315-330.
- Rosenzweig, M. L. 1991 Habitat selection and population interactions – The search for mechanism. *American Naturalist* 137, S5-S28.
- Roshier, D. A. & Reid, J. R. W. 2003 On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography* 26, 539-544.
- Salamolard, M. & Weimerskirch, H. 1993 Relationship between foraging effort and energy requirement throughout the breeding season in the wandering albatross. *Functional Ecology* 7, 643-652.
- Salomon, A. K., Ruesink, J. L., & DeWreede, R. E. 2006 Population viability, ecological processes and biodiversity: Valuing sites for reserve selection. *Biological Conservation* 128, 79-92.
- Schmidt, N. K. 1972 Locomotion – energy cost of swimming, flying, and running. *Science* 177, 222-&.

- Schneider, D. C. 1991 The role of fluid-dynamics in the ecology of marine birds. *Oceanography and Marine Biology* 29, 487-521.
- Schoener, T. W. 1971 Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 369-404.
- Schoener, T. W. 1986 Resource Partitioning. In *Community Ecology: Pattern and Process* (eds. J. Kikkawa & D. J. Anderson), pp. 91-126. Melbourne: Blackwell Scientific.
- Schooley, R. L. & Wiens, J. A. 2003 Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* 102, 559-570.
- Shillinger, G. L., Palacios, D. M., Bailey, H., Bograd, S. J., Swithenbank, A. M., Gaspar, P., Wallace, B. P., Spotila, J. R., Paladino, F. V., Piedra, R., Eckert, S. A., & Block, B. A. 2008 Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *Plos Biology* 6, 1408-1416.
- Silverman, B. W. 1986 *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. London: Chapman & Hall.
- Sinclair, A. R. E. 1983 The function of distance movements in vertebrates. In *The Ecology of Animal Movement* (eds. I. R. Swingland & P. J. Greenwood), pp. 248-258. Oxford: Clarendon Press.
- Skov, H., Humphreys, E., Garthe, S., Geitner, K., Gremillet, D., Hamer, K. C., Hennicke, J., Parner, H., & Wanless, S. 2008 Application of habitat suitability modelling to tracking data of marine animals as a means of analyzing their feeding habitats. *Ecological Modelling* 212, 504-512.
- Smetacek, V. & Nicol, S. 2005 Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature* 437, 362-368.
- Stahl, J. C., Bartle, J. A., Jouventin, P., Roux, J. P., & Weimerskirch, H. 1996 Atlas of seabird distribution in the south-west Indian ocean. In , p. -226.
- Stahl, J. C., Derenne, P., Jouventin, P., Mougin, J. L., Teulières, L., & Weimerskirch, H. 1985 Le cycle reproducteur des gorfous de l'archipel Crozet: *Eudyptes chrysolophus*, le Gorfou macaroni, et *Eudyptes chrysocome*, le Gorfou sauteur. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 55, 27-43.
- Stutchbury, B. J. M., Tarof, S. A., Done, T., Gow, E., Kramer, P. M., Tautin, J., Fox, J. W., & Afanasyev, V. 2009 Tracking Long-Distance Songbird Migration by Using Geolocators. *Science* 323, 896.
- Sutherland, W. J. 1998 Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *Journal of Avian Biology* 29, 441-446.
- Teo, S. L. H., Boustany, A., Blackwell, S., Walli, A., Weng, K. C., & Block, B. A. 2004 Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Marine Ecology-Progress Series* 283, 81-98.
- Trathan, P. N., Green, C., Tanton, J., Peat, H., Poncet, J., & Morton, A. 2006 Foraging dynamics of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia during brood-guard. *Marine Ecology-Progress Series* 323, 239-251.
- Trebilco, R., Gales, R., Baker, G. B., Terauds, A., & Sumner, M. D. 2008 At sea movement of Macquarie Island giant petrels: Relationships with marine protected areas and Regional Fisheries Management Organisations. *Biological Conservation* 141, 2942-2958.
- Treguer, P. & Jacques, G. 1992 Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. *Polar Biology* 12, 149-162.
- Tremblay, Y. & Cherel, Y. 2003 Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology-Progress Series* 251, 279-297.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., & Kadmon, R. 2007 A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions* 13, 397-405.
- Turchin, P. 1998 *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer Associates.
- Vanderklift, M. A. & Ponsard, S. 2003 Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136, 169-182.
- Vanwinkle, W. 1975 Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of Wildlife Management* 39, 118-123.
- von Frisch, K. 1967 *Dance language and orientation of the honey bee*. Harvard University Press.

- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Ward, P. & Zahavi, A. 1973 Importance of certain assemblages of birds as information-centers for food-finding. *Ibis* 115, 517-534.
- Warham, J. 1972 Breeding seasons and sexual dimorphism in rockhopper penguins. *Auk* 89, 86-&.
- Warham, J. 1975 The Crested Penguins. In *The biology of penguins* (ed. B. Stonehouse). London: Macmillan.
- Warham, J. 1990 *The petrels: their ecology and breeding systems*. London: Academic Press.
- Warham, J. 1996 *The behaviour, population biology and physiology of the petrels*: Academic Press.
- Watanuki, Y., Takahashi, A., & Sato, K. 2003 Feeding area specialization of chick-rearing Adelic Penguins *Pygoscelis adeliae* in a fast sea-ice area. *Ibis* 145, 558-564.
- Waugh, S. M. & Weimerskirch, H. 2003 Environmental heterogeneity and the evolution of foraging behaviour in long ranging greater albatrosses. *Oikos* 103, 374-384.
- Weimerskirch, H. 2007 Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 54, 211-223.
- Weimerskirch, H., Akesson, S., & Pinaud, D. 2006 Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology* 37, 23-28.
- Weimerskirch, H., Ancel, A., Caloin, M., Zahariev, A., Spaggiari, J., Kersten, M., & Chastel, O. 2003a Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *Journal of Animal Ecology* 72, 500-508.
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J. C., & Goya, E. 2010 Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. *Plos One* 5.
- Weimerskirch, H., Brothers, N., & Jouventin, P. 1997 Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D.amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: Conservation implications. *Biological Conservation* 79, 257-270.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C., & Barbraud, C. 2003b Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science* 15, 249-256.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., Jaquemet, S., Potier, M., & Marsac, F. 2004 Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology-Progress Series* 275, 297-308.
- 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, R. P. 2000 Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* 406, 955-956.
- Weimerskirch, H., Zotier, R., & Jouventin, P. 1989 The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu* 89, 15-29.
- Wenink, P. W. & Baker, A. J. 1996 Mitochondrial DNA lineages in composite flocks of migratory and wintering dunlins (*Calidris alpina*). *Auk* 113, 744-756.
- White, G. C. & Garrott, R. A. 1990 *Analysis of wildlife radio-tracking data*. San Diego, California: Academic Press.
- Wienecke, B., Raymond, B., & Robertson, G. 2010 Maiden journey of fledgling emperor penguins from the Mawson Coast, East Antarctica. *Marine Ecology-Progress Series* 410, 269-282.
- Wienecke, B., Robertson, G., Kirkwood, R., & Lawton, K. 2007 Extreme dives by free-ranging emperor penguins. *Polar Biology* 30, 133-142.
- Williams, T. D. 1995 *The Penguins*. Oxford: Oxford University Press.
- Williams, T. M., Friedl, W. A., & Haun, J. E. 1993 The physiology of bottle-nosed dolphins (*Tursiops truncatus*) – Heart-rate, Metabolic-rate and plasma lactate concentration during exercise. *Journal of Experimental Biology* 179, 31-46.

- Wilson, R. P. 1995 Foraging Ecology. In *The Penguins* (eds. C. M. Perrins, W. J. Bock, & J. Kikkawa). Oxford: Oxford University Press.
- Wilson, R. P. 2010 Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living *Pygoscelid* penguins. *Functional Ecology* 24, 646-657.
- Wilson, R. P., Alvarez, B., Latorre, L., Adelung, D., Culik, B., & Bannasch, R. 1998 The movements of gentoo penguins *Pygoscelis papua* from Ardley Island, Antarctica. *Polar Biology* 19, 407-413.
- Wilson, R. P., Ducamp, J. J., Rees, G., Culik, B. M., & Niekamp, K. 1992a Estimation of location: global coverage using light intensity. In *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals* (eds. I. M. Priede & S. M. Swift). Chichester: Ellis Howard.
- Wilson, R. P., Gremillet, D., Syder, J., Kierspel, M. A. M., Garthe, S., Weimerskirch, H., Schafer-Neth, C., Scolaro, J. A., Bost, C. A., Plotz, 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, R. P., Hustler, K., Ryan, P. G., Burger, A. E., & Noldeke, E. C. 1992b Diving birds in cold water – Do Archimedes and Boyle determine energetic costs. *American Naturalist* 140, 179-200.
- Wilson, R. P., Kreye, J. A., Lucke, K., & Urquhart, H. 2004 Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *Journal of Experimental Biology* 207, 2649-2662.
- Wilson, R. P. & McMahon, C. R. 2006 Measuring devices on wild animals: what constitutes acceptable practice? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4, 147-154.
- Wilson, R. P., Scolaro, J. A., Gremillet, D., Kierspel, M. A. M., Laurenti, S., Upton, J., Gallelli, H., Quintana, F., Frere, E., Muller, G., Straten, M. T., & Zimmer, I. 2005 How do Magellanic Penguins cope with variability in their access to prey? *Ecological Monographs* 75, 379-401.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. 2006 Magnetoreception. *Bioessays* 28, 157-168.
- Woehler, E. J. 1993 The distribution and abundance of Antarctic and sub-Antarctic penguins. In . Cambridge: Scientific Committee on Antarctic Research.
- Woehler, E. J. 2006 Status and conservation of the seabirds of Heard Island and the McDonald Islands. In *Heard Island: Southern Ocean Sentinel* (eds. K. Green & E. J. Woehler), pp. 128-165: Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Wolanski, E. & Hamner, W. M. 1988 Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science* 241, 177-181.
- Wood, A. G., Naef-Daenzer, B., Prince, P. A., & Croxall, J. P. 2000 Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *Journal of Avian Biology* 31, 278-286.
- Worton, B. J. 1989 Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70, 164-168.
- Yoda, K., Kohno, H., & Naito, Y. 2004 Development of flight performance in the brown booby. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271, S240-S242.
- Zimmer, I., Wilson, R. P., Beaulieu, M., Ancel, A., & Plotz, J. 2008a Seeing the light: depth and time restrictions in the foraging capacity of emperor penguins at Pointe Geologie, Antarctica. *Aquatic Biology* 3, 217-226.
- Zimmer, I., Wilson, R. P., Gilbert, C., Beaulieu, M., Ancel, A., & Ploetz, J. 2008b Foraging movements of emperor penguins at pointe geologie, Antarctica. *Polar Biology* 31, 229-243.
- Zollner, P. A. & Lima, S. L. 1999 Orientational data and perceptual range: real mice aren't blind. *Oikos* 84, 164-166.

Annexes – A) Production scientifique

Articles publiés ou en cours de publication, dans le cadre de cette thèse :

Annexe A1 : Thiebot J.-B., Pinaud D. (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. Publié, *Endangered Species Research*, 10: 341–353

Annexe A2 : Bost C.-A., Thiebot J.-B., Pinaud D., Cherel Y., Trathan P.N. (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period ? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. Publié, *Biology Letters*, 5: 473–476

Annexe A3 : Thiebot J.-B., Cherel Y., Trathan P.N., Bost C.-A. (2010) Inter-population segregation in the wintering areas of macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series* (sous presse)

Annexe A4 : Thiebot J.-B., Cherel Y., Trathan P.N., Bost C.-A. Winter tracking of rockhopper penguins shows population-scale foraging segregation for an oceanic seabird during the inter-breeding period (soumis, *Journal of Animal Ecology*)

Annexe A5 : Thiebot J.-B., Cherel Y., Crawford R.J.M., Trathan P.N., Bost C.-A. Space oddity: multi-scale segregation during winter in *Eudyptes* penguins on an ocean-scale (à soumettre, *PLoS One*)

Annexe A6 : Thiebot J.-B., Lescroël A., Pinaud D., Trathan P.N., Bost C.-A. (2010) Larger foraging range but constant habitat selection in non-breeding versus breeding sub-Antarctic penguins. *Antarctic Science* (sous presse; résumé étendu sous presse, *Cybium*)

Annexe A1

Vol. 10: 341–353
doi: 10.3354/esr00261

ENDANGERED SPECIES RESEARCH
Endang Species Res

Published online March 3, 2010

Contribution to the Theme Section 'Biologging technologies: new tools for conservation'



Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data

Jean-Baptiste Thiebot*, David Pinaud

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

ABSTRACT: The development of biologging techniques has been instrumental in studying the behaviour of wild animals and interpreting it with respect to the bio-physical features of their habitat. Light-based geolocation currently appears to be the only technique suitable for the study of far-ranging small species, particularly marine species, over long periods, but it provides locations with low precision. In this study, we sought to improve the exploitation of these data. Specifically, the goals were to (1) correct rather than reject estimates, especially during equinox periods, (2) perform reproducible time-saving routine analyses, and (3) determine the spatial likelihood of the estimations to adapt inferences on habitat use by the population. We therefore applied an existing data-processing method based on spatial template fitting, using Markov Chain Monte Carlo and state-space modelling (Kalman filter) improved by a facultative sea surface temperature-matching procedure and a land mask. The main functions used for geolocation are grouped under the R package 'TripEstimation', freely available online. We focused on a typical example of animal movement that at present can only be ethically obtained from light-based geolocation. The method made it possible to estimate realistic positions during equinox periods and to routinely process the 12 available datasets. We thus obtained the most probable location for each sunrise/sunset as well as the posterior distribution around each estimated location, allowing an intuitive habitat use investigation at a scale of 100 km. This paper describes the method used and provides the complete and comprehensively annotated commands required for its use.

KEY WORDS: Light-based geolocation · Habitat use · Method · Kalman filter · State-space model · Sea surface temperature · Large-scale movements

—Resale or republication not permitted without written consent of the publisher—

INTRODUCTION

The development of biologging techniques has brought considerable benefit to the challenge of studying the behaviour of wild animals, especially marine species, in their environment (e.g. Jouventin & Weimerskirch 1990, Gunn et al. 1994, Wilson et al. 2002, Takahashi et al. 2004, Bailleul et al. 2007, Sato et al. 2007, Hays 2008). Among marine animals, pelagic seabirds have been a major subject in biologging studies (Jouventin & Weimerskirch 1990, Wilson et al. 2002, Phillips et al. 2006, Pinaud & Weimerskirch 2007). However, most of the tracking studies carried out on seabirds have taken place during their breeding period, when the animals are highly motivated to

return to their colonies (Bost et al. 1997, Pinaud & Weimerskirch 2007). Although the interbreeding period is known to be a critical phase for adult survival in many seabird species due to low prey availability (Croxall & Davis 1999), our knowledge of their distribution during this period remains poor. The rare studies performed over this period have shown a distinct wintering strategy for pelagic seabirds (Wilson et al. 1998, Weimerskirch & Wilson 2000, Croxall et al. 2005, Shaffer et al. 2006, Bost et al. 2009). Winter tracking is indeed challenging, due to the disturbance caused by conventional remote sensing units to the animal during a longer period (Wilson et al. 2002, Bost et al. 2004), and with respect to the demands of the technology (attachment, waterproofness, battery duration and

*Email: thiebot@cebc.cnrs.fr

© Inter-Research 2010 · www.int-res.com

memory capacity of the logger). This challenge increases in the case of diving species, as these highly streamlined animals are adapted to travel efficiently in a dense, viscous environment (Culik et al. 1994, Wilson et al. 2004). The development of ultra-miniaturised light-based geolocation loggers has therefore been a crucial step in tracking at-sea movements of diving species over long periods (Bost et al. 2009). The principle of the light-based geolocation technique is the calculation of a position from ambient light level readings with reference to time. The estimation of latitude is made from day (or night) length and longitude from the time of local midday (or midnight) relative to Greenwich Mean Time (GMT; Wilson et al. 1992, Hill 1994). Although this elegant method is convenient in many ways (small, antenna-free, inexpensive loggers), the precision of the estimated locations is not as high as that obtained from satellite transmitters (Musyl et al. 2001, Phillips et al. 2004, Nielsen et al. 2006, Nielsen & Sibert 2007, Wilson et al. 2007, Lam et al. 2008). The main reason is that the calculation of latitude is unreliable for 2 to 3 wk around each equinox, when day length is equivalent everywhere on Earth. In addition, light signals can be affected by several attenuation factors, including season, latitude, cloud cover, 'pollution' from artificial light sources, shading, changes in sensor orientation and behaviour of the studied animal, especially for diving species. Light-based estimations can subsequently be biased by other factors (distance travelled per day, clock drift). All of these factors thus limit the use of this technique (Wilson et al. 1992, Hill 1994, Teo et al. 2004, Ekstrom 2007).

Results obtained from biologging make ecological sense when put in the context of the studied phenomenon. For this reason, using habitat features at optimal scales is the key to understanding why animals behave as they do (Steele 1976, 1989, Haury et al. 1978, Hunt & Schneider 1987, Kotliar & Wiens 1990, Fauchald 1999, Fauchald et al. 2000, Bradshaw et al. 2002, Fritz et al. 2003, Pinaud & Weimerskirch 2007, Galuardi et al. 2008). The exploitation of light-based geolocation data is particularly limited in ecology because of a lack of precise knowledge on their reliability. The main purpose of the present work was therefore to extract more from these light-based geolocation data.

Three objectives were specifically identified. First, improving location reliability with advanced analytic tools rather than simply rejecting unrealistic estimates, especially during equinox periods, was necessary so as to avoid information gaps on some parts of the trip. Second, since relatively high numbers of individuals are generally studied by light-level geolocation (see Croxall et al. 2005) due to its lower cost, data analysis is highly time-consuming. An automated data-processing method with consistent objective criteria would there-

fore reduce the time needed, as well as improving reproducibility of the results among observers. Finally, determining spatial likelihood of geolocation estimates was vital to adapt to optimal scale inferences on habitat use by a population. Rather than developing a new tool, we based our work on the 'TripEstimation' package developed for the software R (R Development Core Team 2008). Other similar frameworks exist (e.g. Nielsen & Sibert 2007, Lam et al. 2008), but this package is presently the only one available on the Comprehensive R Archive Network devoted to the estimation of animal movement from archival tags. All these methods share the same approach, involving state-space models. Patterson et al. (2008) defined this statistical approach as

A time-series model that predicts the future state of a system from its previous states probabilistically, via a process model. The [state-space] model describes mathematically how observations of the state of the system are generated via an observation model. (p. 87)

It is therefore possible to use the 'hidden state' of this process as a statistical correction to the observation information in order to infer the likelihood of an animal's position (e.g. Sibert & Fournier 2001, Sibert et al. 2003, Jonsen et al. 2005, Patterson et al. 2008). We added to this statistical approach the step of sea surface temperature (SST) matching as suggested by Smith & Goodman (1986) (see Delong et al. 1992, Hill 1994, Teo et al. 2004, Shaffer et al. 2005, Nielsen et al. 2006, Wilson et al. 2007). We focus on data obtained from a particularly relevant case study of light-based geolocation tracking. We describe the framework we applied, provide the R codes used with thorough annotations, show the stepwise progress in trip reconstitution and finally highlight the ecological exploitation of the model outputs.

MATERIALS AND METHODS

Study model and loggers used. Light-based geolocation data were obtained from the inter-breeding migration of 12 macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* from the Kerguelen Islands, southern Indian Ocean, in 2006 (see Bost et al. 2009). To track the penguins during their winter migration, we used MK9 Global Location Sensing (GLS) loggers manufactured by the British Antarctic Survey (Cambridge). A logger was fitted to one leg of each penguin using flexible leg bands specially designed by C. Bost (Centre National de la Recherche Scientifique, France). These loggers measure dim light level every minute and record the maximum value at the end of every 10 min period. In addition, ambient sea temperature is recorded with a resolution of 0.0625°C and an accuracy of $\pm 0.5^\circ\text{C}$. As it takes 10 min for the temperature sensor reading to stabilise, the logger records tem-

perature once during every 20 min period of continuous immersion. To conserve memory, another record is taken if there is a subsequent dry event followed by a further 20 min of continuous immersion. The number of records per day was therefore related to the number of bouts spent by the animal at the sea surface. Although one may expect that sensors attached to the leg of a penguin at sea would always be submerged and record water temperature at various depths, there is some factual knowledge that suggests the contrary. First, macaroni penguins perform dives with a mean depth of about 50 m in winter (Green et al. 2005), which is the layer depth of the pelagic ocean surface that usually demonstrates thermic homogeneity as a result of wind-induced mixing (Pickard & Emery 1990, Park et al. 2008). Second, in macaroni penguins, the highest frequencies of maximum dive depth are reached for dives shallower than 10 m (Green et al. 2005, dives < 2.4 m removed). Finally, even if these animals are submerged about 60% of their at-sea time budget (Green et al. 2005), they are tightly linked to the surface for travelling, resting after diving, sleeping and preening (Wilson 1995). As a consequence, there are good chances to stabilise the temperature reading at the surface, and the logger may sometimes emerge, at least for brief moments. These small GLS loggers are increasingly being used to study a variety of species (Fox 2009), especially because of their low cost and mass. They weigh 6 g in the air, which corresponds to less than 0.14% of the mean penguin body mass (from Bost et al. 2009).

After logger recovery, we used the 'BAS Track' software provided by the British Antarctic Survey to decompress data from the logger into light and temperature files. This software also enables the correction of any clock drift in line with start and download times of the logger entered by the observer.

Light-based geolocation using the 'TripEstimation' package. The method presented is based primarily on the 'TripEstimation' package developed by M. Sumner & S. Wotherspoon for the software R (R Development Core Team 2008) that we adapted to the file format provided by the 'BAS Track' extractor (see Supplement 1 at www.int-res.com/articles/suppl/n010p341_app/). This package provides estimation algorithms and a supporting code for light-based geolocation, which results in the estimation of 2 fixes d^{-1} , i.e. one at dawn and another at dusk. However, its application is somewhat confusing since it lacks sufficient help and examples. The R codes are therefore given in the supplement with thorough annotations; terms in inverted commas hereafter refer to R objects in these codes. First, some settings were needed before running the estimation (Table 1): maximum realistic spatial range for the trip, spatial resolution of the probabilistic calculation grid (Ekstrom template, see Ekstrom 2007), mean speed over 12 h, speed vari-

ance, number of simulations, and light recording parameters that mostly depend on the logger specifications. Mean speed was set according to previous telemetric studies on a closely related species (Raya Rey et al. 2007), following a log-normal distribution, with speed variance equal to half mean speed, as recommended by the authors of the package. The date and time that delimited the calibration periods of the logger prior to deployment and after recovery at known locations were then specified. Calibration had to last several days (5 to 7 d is recommended by the manufacturer), and the precise calibration location had to be known. Using these calibration data, the 'mkCalibration' function of the package permitted the choice of some twilight segments for light calibration. Then, using date and time of start and end of the trip, light-level transition segments recorded during the whole trip were interactively selected. For datasets showing ill-defined light signals, this selection could be made manually by clicking on clear segments among those plotted (saved in the 'twindex' object). Datasets that were not noisy could be processed automatically using the rolling mean and variance functions of the 'Trading' package. Both methods are given in the script provided in the supplement. Difference in light signal quality was assumed to be related to the behaviour of the species, e.g. if the legs were kept under the feathers, thereby shading the light sensor. The geolocation model could afterwards be run using the 'solar.model' function in the package. This model is a state-space model including the specific behavioural and probabilistic parameters previously tuned. State-space models, consisting of a state and of an observation equation, are generally used to estimate the state of the system through the observation equation, over a discrete time scale. These estimations are based on incomplete observations and assume a perfect knowledge of the behaviour of the system (i.e. of the parameters of the state equation), while the observation equation relates this state to measurements of the system (Harvey 1989), here the light signals. In the simplest case of a linear state-space model, the Kalman filter (Kalman 1960) provides a method for recursively forecasting the values of the state vector from the past observations (see Brillinger 1981, Sibert & Fournier 2001, Sibert et al. 2003, Jonsen et al. 2005, Royer et al. 2005, Nielsen & Sibert 2007, Patterson et al. 2008, Lam et al. 2008, Véran & Lebreton 2008 for applications). The interest of Kalman filtering in our case is that it can build a likelihood of the data to realise the estimates, and therefore furnish a probabilistic approach to an animal's location. In doing so, one attempts to investigate process (the location) based on patterns (light levels and time), but this may result in many possible solutions and thus low relevance of the estimates. For this reason this likelihood is combined later with other information (land, SST).

Table 1. Synthesis of the geolocation process: sources, chronology, objects (code, meaning, value) and outputs. SST: sea surface temperature; GMT: Greenwich Mean Time; MCMC: Markov Chain Monte Carlo; POET website: <http://poet.jpl.nasa.gov/>

Code in the R script	Description	Value/format
Sources and settings		
<i>lig; temp</i>	Light/time and temperature/time data files, obtained from 'BAS Track' extractor	.lig; .tem
<i>lon.min; lon.max; lat.min; lat.max</i>	Longitude (°E) and latitude (°N) coordinates of the realistic spatial range of the tracked animal	20; 135; -70; -35
<i>xx; yy</i>	Spatial resolution of the probabilistic calculation grid	0.5°
<i>low.d; high.d</i>	Date and time of the start and end of the trip	
<i>bathyfile</i>	Name and path of the bathymetry file that will be used as a land mask	.asc
<i>seuil.low; seuil.high; ecart</i>	Range of acceptable temperatures recorded to remove aberrant values (low and high thresholds), and tolerance window around the recorded value to realise the SST matching	-1°C; 15°C; 2°C
<i>filemaster; dossier</i>	Number associated with the request made on the POET website to download SST files, and path to the folder where the SST files were downloaded	7241
<i>d1preC; d2preC; d1postC; d2postC</i>	GMT dates and times of start/end of the calibration periods (before deployment and after recovery)	yyyy-mm-dd hh:mm:ss
<i>pos.preC; pos.postC</i>	Location where calibrations were made (°E longitude, °N latitude in decimal degrees)	(70.30, -49.06); (70.184, -49.360)
<i>speed.mu; speed.sigma; behav.dist</i>	Mean speed over 12 h time, variance and distribution	2 km h ⁻¹ ; 1 km h ⁻¹ , log-normal
<i>light.sigma; k.sigma; ekstrom</i>	Light recording parameters: variance in light data, variance for light attenuation, and parameters to use for Ekstrom algorithm limits (minimal and maximal solar elevation, and sigma for outside that range)	7; 10; (-10.8, 7)
<i>nsim</i>	Number of simulations	1000 (default value)
Calibration and segment definitions		
<i>calib</i>	Calibration of the light signals using data from 1 of the 2 calibration periods	Enter indices of the segments to be used
<i>twindex</i>	Light segments (dawn and dusk) selected by clicking or automatically – see 'Materials and methods' for details	
<i>Model preparation: construction and application of the masks</i>		
<i>topo; temp</i>	Land and SST masks applied for each light segment	
Model running		
<i>d.model</i>	Light-based geolocation model with all supplementary constraints (spatial range, travelling behaviour, land, SST)	
<i>plg</i>	Locations that satisfy the masks for each light segment	
<i>ch</i>	Locations of maximum likelihood after running MCMC simulations	
Model outputs		
<i>ch</i>	Model outputs: chains of estimates, maximum likelihood estimates, summary of the functions and parameters used	R data
<i>finLoc</i>	File containing maximum likelihood locations at each time step	.txt
<i>ciLong</i>	95 % confidence interval for each location	
<i>ffz</i>	Grid of density estimates in each cell	
<i>spix</i>	Cell size of the <i>ffz</i> grid	0.1°
(map)	Map of the most probable track over all the trip estimations	Graphic

In order to initialise the estimation, some starting points that satisfy the land and SST masks had to be found: the light level likelihood was evaluated across the grid, and the maximum was saved for each twilight segment as the 'plg' object. An initialisation version of the 'metropolis' sampler was then used to find valid locations for the starting point of the trip. This function provides a direct implementation of the Metropolis-Hastings algorithm (Metropolis et al. 1953, Hastings 1970), to run location estimates using Markov Chain Monte Carlo (MCMC). MCMC is a Bayesian simulation approach which enables the user to make inferences about unknown states and parameters of the model by simulating values of the states and parameters conditional on previously generated values until the chain of samples converges to the posterior distribution (see Geman & Geman 1984, Gilks et al. 1996, Patterson et al. 2008, Sumner et al. 2009). Finally, the estimation model runs over the simulations, and the maximum likelihood estimates are saved for each simulation in the 'ch' object.

Improvement of the estimations using temperature data. To reduce the spatial range of possible locations, especially during equinox periods, we used the temperature recorded by the loggers as a supplementary spatial constraint in the model. Basically, we developed a matching procedure between logger SST records and a surrounding SST map. We integrated this facultative procedure in the same geolocation model with the aim of producing locations only once, in a parsimonious approach (i.e. not as an independent filter applied successively). As light-based longitude estimates are more accurate and robust than light-based latitude estimates (Gunn et al. 1994, Musyl et al. 2001, Phillips et al. 2004, Teo et al. 2004), we used this supplementary constraint to re-estimate latitude. This is the general use of SST in temperate regions, since on a large scale, the surface of open oceans is structured in an SST gradient, with SSTs becoming cooler towards the poles. This global feature permits the location of the latitude of any individual temperature record in a given large-scale situation in a hemisphere (see Shaffer et al. 2005). The southern Indian Ocean presents a strong latitudinal SST gradient on its surface (Holliday & Read 1998), which is a good opportunity to use the logger temperature records to adjust the latitude estimations. We used weekly averaged Reynolds satellite SST data with 1° resolution (Reynolds & Smith 1994) as a template, downloaded from the POET-PODAAC website (<http://poet.jpl.nasa.gov/>). The temporal resolution chosen was a compromise: on the one hand, a short-time range is a better indicator of local conditions to best correct the 2 daily fixes; on the other hand, meso-scale oceanographic activity in this

region produces a non-linear variation of SST along latitude, which had to be smoothed according to the meso-scale structures velocity (Swart et al. 2008). Spatial resolution was also chosen according to the necessity to merge meso-scale oceanographic activity, which adds strong heterogeneity at scales of 100 km (Swart et al. 2008). Data preparation for this additional step consisted in removing unrealistic values, since trying to improve light-based geolocation estimates without relevant supplementary information is nonsensical. Temperature records by the loggers of more than 15°C and less than -1°C were considered anomalous for the region delimited (Holliday & Read 1998) and were therefore removed. Moreover, 1 matching parameter ('ecart') had to be adjusted. This value represents the tolerance window around the recorded value needed to realise the SST match. Each weekly averaged SST map acted as a mask, derived from the records made during the corresponding week, to constrain the light-based latitude estimates. These SST maps were called successively in a loop, using the numbers generated chronologically when they were downloaded from POET-PODAAC (<ftp://podaac.jpl.nasa.gov/tmp/esip/>). To assess the importance of the 'ecart' parameter on latitude estimates, we conducted the process using 7 different 'ecart' values: 0.1, 0.2, 0.5, 1, 2, 3 and 5°C. Finally, it is noteworthy that this SST-matching procedure could be bypassed if temperature records were not available and the subsequent steps could be performed, regardless.

Confidence envelope of the reconstituted trip. Improving geolocation estimates but also determining their error distributions are main goals in the field of electronic tagging (Gunn & Block 2001). The iterative method proposed in the 'TripEstimation' package produces 1000 location estimations for each light-level transition. All of these estimations are saved in the 'ch' object and plotted together. This plot is useful to reveal the posterior distribution for each transition, as a longitudinal and latitudinal range of possible locations of the animal along its trip. A more interesting application in ecology is to plot the number of estimations obtained per spatial unit (i.e. the local density of estimations: 'ffz'), which reflects a useful proxy of the probability that a location falls in a cell of the grid. This is possible at the scale of a single trip; however, the major interest of this proxy should appear at the population level, when density grids obtained for several simultaneous trips of individuals are mapped and added. Such a superimposed map may reveal spatial strategies, with areas most frequently used being highlighted. This is a major ecological outcome of this method, and is simple to perform by saving all the outputs in the same grid.

RESULTS

The 12 available data sets were processed using this method. Logger temperature records contained $2.19 \pm 2.33\%$ (mean \pm SD of the 12 datasets) of unreasonable values, this ratio representing up to 7.4% for 1 logger. In particular, many records of 127°C were found. The results of the estimation of the winter migration of 1 ind., using different constraints, are detailed in Fig. 1. The trip estimation obtained from light signals with range, start/end point, speed and land mask constraints resulted in unrealistic local movement patterns, especially close to the island and at the maximum range locations, where the animal was during the equinox periods (see also Fig. 2a). Processing the Kalman filter resulted in a trip with a smoothed appearance, particularly noticeable for equinox periods (see Fig. 1). Finally, the use of SST records as an additional and concomitant constraint in the model led to a substantial reduction of the latitudinal range. Mean speed, time at sea, maximum range and total distance travelled by the penguins were calculated for the estimated winter trips of 12 ind. and appear in Table 2. The location estimations given by each iteration of the model were saved and the posterior distribution for both longitude and latitude for 1 ind. along its trip was drawn (Fig. 2a,b, respectively; same individual as shown in Fig. 1). This allowed us to calculate for each point the longitudinal and latitudinal range of possible locations of an animal along its trip (Fig. 2c). Mean \pm

SD values among 12 ind. (see Table 3) were 1.53 ± 0.37 decimal degrees in longitude and $1.01 \pm 0.37^\circ$ in latitude (114 ± 28 and 113 ± 41 km, respectively), with a mean maximum of 2.65° (197 km) in longitude and 1.76° (196 km) in latitude. Mean longitudinal and latitudinal width were not significantly different (Welch 2-sample *t*-test, $t = 0.3348$, $df = 12.919$, $p = 0.7431$); however, the mean SD of latitudinal width was significantly higher than that of the longitudinal width (Welch 2-sample *t*-test, $t = -7.0264$, $df = 21.502$, $p = 5.4 \cdot 10^{-7}$). Longitudinal and latitudinal width for a same individual were not correlated (Pearson's product-moment correlation, $t = 0.3164$, $df = 10$, $p = 0.7582$).

The 7 series of results obtained using different 'ecart' values led to contrasted latitude estimate patterns (Table 4, Fig. 3). Note that lower values gave more uneven patterns, but with comparable latitude estimates during dispersion and return migrations. Conversely, higher values gave more smooth patterns, with a tendency to separate both migrations: eastward movement (dispersion) was estimated more southerly, and westward movement (return) more northerly. According to these results, an 'ecart' value of 2°C seemed in this case the best compromise between a smoothed trip pattern and realistic locations.

Finally, the local density of estimations by sector could be drawn on a map for this individual along its entire winter trip (Fig. 4a). Superimposing the densities obtained for all individuals resulted in a map accentuating hotspots of habitat use by the population (Fig. 4b).

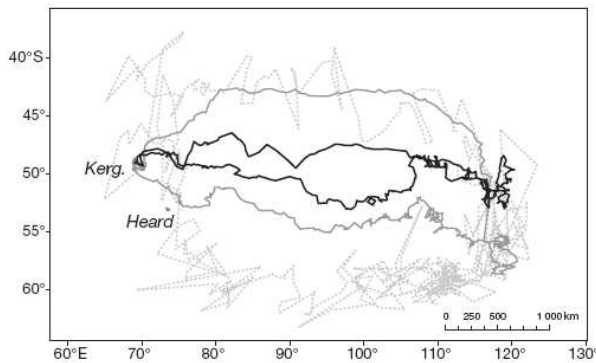


Fig. 1. *Eudyptes chrysotopus*. Example of a winter trip of 1 macaroni penguin from the Kerguelen Islands ('Kerg.') estimated using additive constraints: 1: light-based estimates using range, start and end point, speed and land mask constraints (dashed line); 2: most probable track using Kalman filter and previous constraints (thin solid, grey line); 3: most probable track using all previous constraints and latitude adjustment by sea surface temperature (SST) matching (solid, black line). Heard: Heard Island

DISCUSSION

The method presented here allowed us to analyse 12 datasets of light signals obtained from a flightless, swimming seabird, the macaroni penguin. Ecological aspects of these results are discussed by Bost et al. (2009). Regarding the method, the objective was to make better use of light-based geolocation data obtained over extensive periods, by a template-fit probabilistic approach combining several spatial grids of information. A similar approach was proposed by Nielsen & Sibert (2007) and Lam et al. (2008), albeit using a different statistical framework. We do not claim that the method we used is better, but rather show that this existing tool is also suited for light-based geolocation. We hope that the R codes we append here with explanations will encourage others involved in this research area to

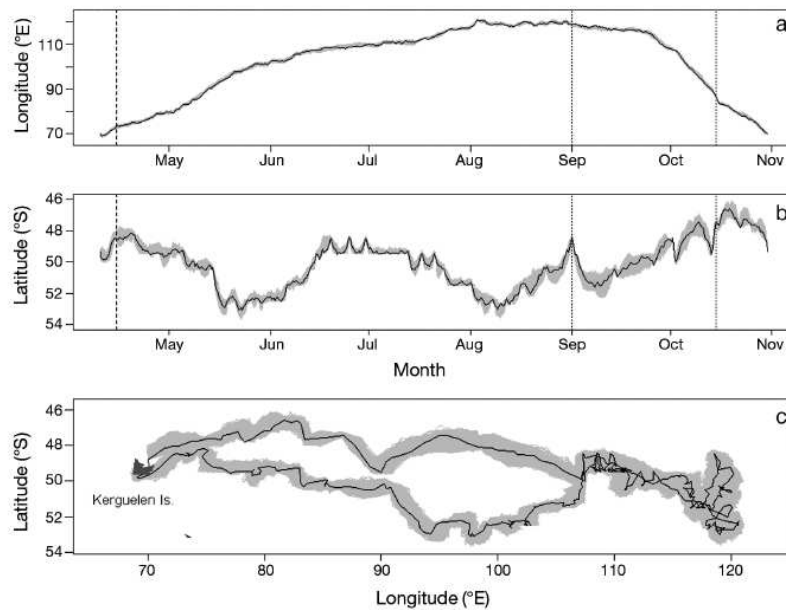


Fig. 2. Most probable estimations of longitude (a) and latitude (b) along the trip (black line), surrounded by all the estimations provided by the model (grey area). Vertical lines delimit 3 wk around equinoxes of spring (dashed) and fall (dotted). (c) Most probable trip plotted in longitude and latitude (black line) over all the trip estimations (grey area)

try this approach, especially those who deploy loggers similar to ours. An innovative aspect of our method is the use of an MCMC Bayesian simulation approach to estimate unknown states and parameters of the model.

Useful outcomes of this approach also encompass the direct ecological inference made possible from the local density of estimates (see also Nielsen & Sibert 2007, Lam et al. 2008).

Table 2. *Eudyptes chrysolophus*. Mean speed, time at sea, maximal range and total distance travelled calculated from the estimated trip for $n = 12$ ind.

Individual no.	Mean speed (km h ⁻¹)	Time at sea (d) ^a	Maximal range (km) ^a	Total distance travelled (km) ^a
1039	2.21	160	2868	10518
1065	1.96	169	2013	10885
1067	2.62	181	3680	13434
1339	2.19	201	3143	10834
1340	2.05	192	2158	9481
1343	1.98	200	1846	9681
1344	1.99	194	1460	9504
1345	2.39	204	3561	11907
1347	2.29	191	3443	10563
1349	2.09	201	3030	10263
1350	1.93	187	812	8739
1351	1.95	197	977	9354

^aData from Bost et al. (2009)

Production of realistic-only locations: a conservative approach

Our early concern about rejecting unrealistic estimates has been overcome. With the use of likelihoods derived from a combination of several sets of information (including light levels, the animal's travelling behaviour, and land and SST masks) reducing the field of corresponding locations, no unrealistic position was produced. This is therefore a conservative approach, with no removal of any location estimate (see also Nielsen & Sibert 2007, Lam et al. 2008). Equinox periods and diving behaviour of the

Table 3. *Eudyptes chrysolophus*. Mean \pm SD and maximal width (decimal degrees; km) of the posterior distribution for latitude and longitude of the trips for $n = 12$ ind.

Individual	Longitude $^{\circ}$; km			Latitude $^{\circ}$; km		
	Mean width	SD	Maximal width	Mean width	SD	Maximal width
1039	1.50; 112	0.32; 24	2.11; 157	1.01; 112	0.38; 42	1.86; 207
1065	1.59; 118	0.45; 33	3.40; 253	1.08; 120	0.34; 38	1.69; 188
1067	1.52; 113	0.33; 25	2.01; 150	1.11; 123	0.36; 40	1.71; 190
1339	1.53; 114	0.37; 28	2.79; 208	1.02; 113	0.33; 37	1.57; 175
1340	1.57; 117	0.34; 25	2.55; 190	0.98; 109	0.39; 43	1.87; 208
1343	1.46; 109	0.28; 21	1.86; 138	0.96; 107	0.41; 46	1.92; 213
1344	1.49; 111	0.32; 24	2.22; 165	1.05; 117	0.34; 38	1.79; 199
1345	1.58; 117	0.42; 31	3.29; 245	0.82; 91	0.38; 42	1.81; 201
1347	1.56; 116	0.47; 35	3.30; 246	1.13; 126	0.42; 47	1.90; 211
1349	1.46; 109	0.35; 26	2.45; 182	1.02; 113	0.36; 40	1.62; 180
1350	1.58; 117	0.35; 26	2.38; 177	1.12; 125	0.39; 43	1.84; 205
1351	1.52; 113	0.48; 36	3.45; 257	0.87; 97	0.29; 32	1.54; 171

Table 4. Mean \pm SD of latitudinal range of the estimates along 1 entire track for 7 values of the 'ecart' parameter

'ecart' value ($^{\circ}$ C)	Mean ($^{\circ}$)	SD ($^{\circ}$)	Maximum ($^{\circ}$)
0.1	0.22	0.24	0.87
0.2	0.29	0.25	0.91
0.5	0.46	0.27	1.35
1	0.62	0.30	1.54
2	0.82	0.38	1.81
3	1.02	0.37	2.03
5	1.25	0.26	1.98

studied species proved not to be insurpassable obstacles for light-based geolocation when our framework was applied. Features of the loggers we used also enabled us to avoid the problem of light attenuation due to diving behaviour, since light records retained were the maximum value measured by the loggers over 10 min, and the mean dive duration of the macaroni penguin is around 140 s during winter (Green et al. 2005). In the case of a non-air-breathing species, or animals performing very long and deep dives, diving behaviour may be the source of increased light-based geolocation difficulties. However, other methods have already shown that it is possible to overcome this issue (e.g. Sibert et al. 2003, Teo et al. 2004, Field et al. 2005, Lam et al. 2008).

Reproducible and time-saving process

Thanks to the lower cost of the loggers in a light-based geolocation study, numerous datasets are generally available (see Croxall et al. 2005). Thus, the time required to analyse these datasets can be an issue. The process followed here has been shown to be time-saving when there are numerous datasets to analyse. There are 2 basic reasons for this time gain. First, once parameters are set and calibration segments are chosen, little or no intervention is needed, thus allowing several datasets to run simultaneously, or successively in routine. Second, this process does not require visual inspection of each trip obtained to reject unrealistic esti-

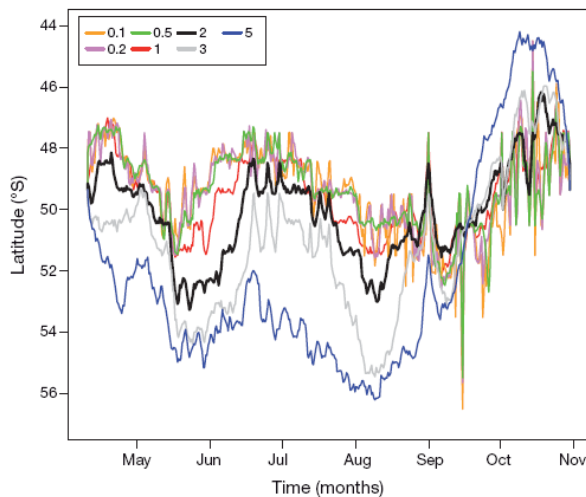


Fig. 3. Maximum likelihood latitude estimates along 1 track for 7 values of the 'ecart' parameter

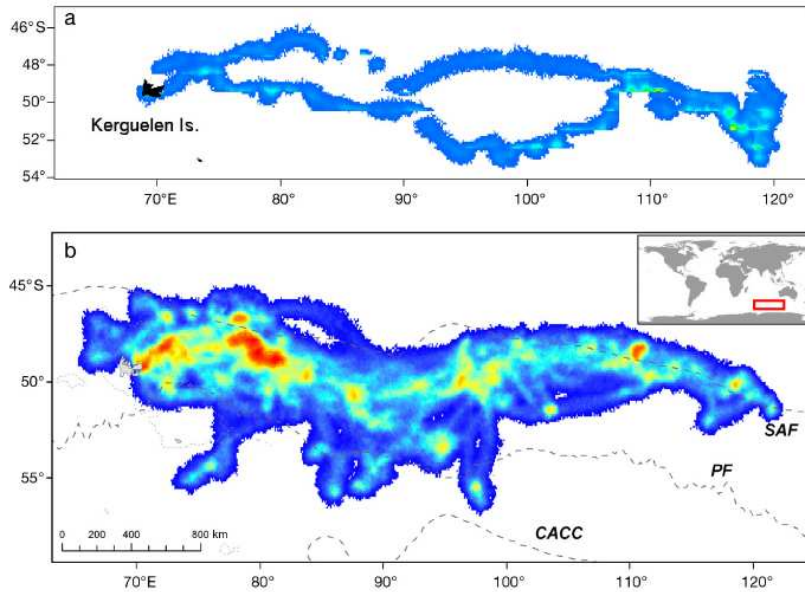


Fig. 4. *Eudyptes chrysolophus*. Local density of location estimates given by the model for (a) 1 ind. and (b) 12 ind. (from blue: low density, to red: high density), revealing a proxy of habitat use by the individual/population studied. Main oceanographic frontal structures of the southern Indian Ocean are illustrated in (b). Dashed lines show SAF: Sub-Antarctic Front; PF: Polar Front; CACC: conventional southern boundary of the Circum-Antarctic Current

mates from subsequent analyses, unlike with some geolocation software. We therefore feel that we can recommend the use of this approach for optimising the processing of numerous datasets. An important advantage lies in the fact that parameters are based upon objective criteria that refer to the studied species, region and logger, and remain constant for all the individuals processed. The results obtained following this method are thus reproducible and nearly independent of the observer.

Information extracted from the confidence envelope: from individual to population

A useful outcome of this method is the availability of a posterior distribution of the geolocation estimation, as shown in Figs. 2 & 3. Our results confirm that the use of a combination of constraints with a probabilistic approach allows the user to determine the spatial likelihood of the estimates (see also Sibert et al. 2003, Nielsen & Sibert 2007, Lam et al. 2008). The fact that the longitudinal and

latitudinal widths of the distributions are similar suggests that the Gaussian assumptions of the Kalman filter (Kalman 1960) lead us to estimate the longitude and latitude of the locations with a comparable likelihood. However, the latitudinal width of the distribution was significantly more variable, and this is doubtlessly related to the sensibility of latitude calculation to equinox periods (see Fig. 2b). Moreover, in a Kalman filter framework, x and y parameters are serially uncorrelated; as a consequence, we observed no correlation between longitude and latitude error estimates.

The production of the posterior distributions is valuable in an ecological investigation of habitat use because it makes it possible to work with the trips at the most appropriate spatial scale, directly integrating the errors. This is especially useful for making correlations with environmental variables. The information gained here about estimated trips shows their strengths as well as their limitations, both of which crucial in spatial analyses. A chief element in this approach is that the posterior distribution was drawn without having to double-tag animals with better reso-

lution devices, a procedure which would not have been ethically possible in our case (Hull 1997, Wilson et al. 2002, 2004, Bost et al. 2004). Although latitudinal and longitudinal ranges of the posterior distribution cannot be seen as mean errors of geolocation estimations versus satellite-transmitter locations as given by Phillips et al. (2004) on albatrosses, our results are likely to reflect that the probabilistic approach in a template-fitting method can reduce location possibilities, especially with respect to latitude estimates. At the individual level, the local density of estimations by sector (Fig. 4a) may reflect the major wintering grounds used by the animal along its entire winter migration. At a population level, superimposing location estimations given by the model for all individuals (Fig. 4b) therefore makes it possible to infer a proxy of population habitat utilisation during winter, and may highlight migration corridors, if any exist. We propose the use of this local density of location estimation given by the model as an intuitive proxy of probability of habitat use. This proxy may be used as a substitute for the commonly used Kernel density contours home-range method (Worton 1989). Several authors have also proposed modelling methods for estimating home range instead of kernel density contours (e.g. Horne et al. 2007, Dalziel et al. 2008, Pedersen et al. 2008). The method we used to highlight habitat utilisation hotspots is indeed theoretically more appropriate in this case than the Kernel density estimations, as final locations were not observed fixes but the most likely spatial positions regarding the input parameters of the model. No assumption is made in our case to choose the smoothing factor h , as the smoothing depends directly on the distribution of the estimation. Hemson et al. (2005) criticised the Kernel method, notably because it gives high failure rates for $n > 100$ locations and for intensive use of core areas by the animals. These authors concluded that these biases

...limit the applicability of Kernel density estimates to fewer situations than the literature suggests, and cast doubts over the method's reliability and comparability as a home-range estimator. (p. 455)

This supports our proposal to use the simple intuitive estimator of habitat utilisation to make adapted ecological inference from most likely positions. However, we acknowledge that results of both methods gave very similar patterns with our dataset (see Bost et al. 2009).

Finally, the spatial distribution of location probabilities may be beneficial in habitat modelling. Spatially-organised data on habitat parameters such as chlorophyll concentration may be better exploited in a spatially weighted approach, giving adapted importance to each cell in the model according to the local density of locations.

Relevance of the SST-based adjustment

The dramatic latitudinal difference observed between the 2 parts of the trip obtained with light-only based geolocation (see Figs. 1 & 3 with highest values of 'ecart' parameter) is presumably due to the opposite directions of the 2 phases in the animal's movement (westward versus eastward). Such longitudinal movement affects day length as recorded by the logger and subsequently latitude estimation (Wilson et al. 1992, Hill 1994). This bias is inherent to light-based geolocation and shows the relevance of an adjustment by SST, particularly in thermally well-structured regions. In the case of fast-moving animals like flying seabirds, the bias is expected to be higher and the need to adjust locations using SST records is emphasised. Unfortunately, the relevance of SST adjustment in this specific case is reduced since SST cannot be recorded so frequently for flying seabirds, and this adjustment will therefore not be applicable over the whole trip.

Larger 'ecart' values provide more latitude possibilities, leading light-based estimation to prevail over SST-based estimation. Conversely, as this value decreases, fewer possible matching latitudes will be found. However, our results show that with a low 'ecart' value, there is an increased probability of obtaining unrealistic latitude variation patterns due to close matching of latitude to SST records, which can be erroneous. Because the logger is closely attached to the bird, heat from the skin or feathers might indeed cause erroneous location adjustment in this cold region. As logger temperature records need to be reliable, loggers should always be tested prior to deployment to ensure their validity or to be able to handle potential bias in temperature recording.

One drawback of the use of SST in this method is that, although SST is slightly higher close to the coast, this was not distinguishable at the spatial scale used. We attribute this to the fact that the trips often appeared to start northward (see Figs. 2 & 3), so that the higher temperatures found this way would match the records.

This SST-matching procedure was useful in our case, although some bias could not be overcome. To inform potential users of this method about the SST-matching procedure in other cases, we review 5 main limitations and sources of error deriving from the use of SST (see also Teo et al. 2004). First, the template used is generally derived from telemetric data (Teo et al. 2004, Shaffer et al. 2005, Nielsen et al. 2006). Therefore, the area of satellite (or other) coverage may limit the use of such templates. In polar regions, sea ice may strongly limit the availability of telemetric data, and densely clouded regions (e.g. sub-polar and tropical regions) may also lead to limited usefulness of these data. Optimal use of light-based geolocation remains in temperate regions (Wilson

et al. 1992, Hill 1994), and in these regions, at least, accurate telemetric-derived templates are usually easy to obtain (Reynolds & Smith 1994). Second, the temperature-matching procedure is more complicated in the case of deep-diving and non-air-breathing animals, because ambient sea temperature recorded at depth differs from SST. In such cases, the SST-matching procedure will bias a light-based estimation rather than improve it. The only way to improve locations by temperature would be to know the utilisation of the vertical water column by the species and use a temperature template adapted to the most visited layer. This more complicated procedure should be improved by pressure-correction on the temperature records. In our case, we were able to assimilate the ambient temperature readings to the SST, thanks to the diving behaviour of our study model. Third, we were able to make optimal latitudinal correction thanks to the strong latitudinal thermal gradient of the studied region. On a large scale, this latitudinal gradient is present everywhere, and though less pronounced, still allows latitudinal adjustment. However, on a meso-scale, if isotherms are diagonal instead of latitudinal, the longitude estimation has a strong effect on the accuracy of the SST-based latitude estimation (see Teo et al. 2004). In the specific case of locally longitudinal isotherms, the estimation of latitude by SST is insignificant: it should thus be helpful to refine longitude with temperature records. This longitude adjustment combined with a fine land mask could provide improvements in certain specific but intensively studied habitats like coastal upwellings (e.g. Benguela and Humboldt marine systems). Fourth, the use of SST adjustment may become complicated and less relevant in non-linear oceanographic gradient conditions, because several spatial matchings are possible. A major question thus concerns the scale chosen in space and time for the template (see Bradshaw et al. 2002, Galuardi et al. 2008), so as to avoid excessive smoothing wherein fine-scale gradients are merged and SST adjustment is subsequently worthless. Some marine systems are typically structured in strong non-linear gradients (eddies, semi-closed gulfs), and it seems that another information source (such as depth, salinity, magnetic field) should be used in such cases to improve light-based geolocation estimates. Conversely, in quiescent open oceanic regions, high resolution templates should be used to avoid merging fine-scale weak gradients. Finally, in the highest latitude regions (over polar circles), light-based geolocation is not very attractive for tracking animal movements, since over the year, permanent day and night alternate with equinox periods. Improving light-based geolocation estimates by the SST-matching procedure as presented here (and/or other additional constraints) might be useful to estimate animal movement, particularly over long periods. However, low reliability of temperature records under conditions

below 0°C is indicated by the manufacturer of the loggers we used. Improvement of this reliability at low temperatures would therefore be valuable to spatially extend the use of light-based geolocation.

CONCLUSIONS

The method applied here met our goals. Light-based geolocation was performed using the 'TripEstimation' package that included specific behavioural parameters for predicting and correcting autoregressive estimations. The estimations were improved by a facultative SST-matching procedure which produced the most probable locations along entire trips. The strengths of this approach encompass the calculation of realistic locations during equinox periods, while avoiding the time-consuming and subjective step of inspecting the validity of all locations, and the production of a spatial posterior distribution that allows optimal interpretation of habitat use. Finally, the use of a freely available package with extensive free software is also a non-negligible advantage. This method could be used for any animal group data, although travelling speed, frequency of temperature records and diving behaviour lead us to suggest that SST-improved light-based geolocation is probably better applicable to data obtained from animals of mid- to large size, such as pinnipeds (other than elephant seals), penguins, sea turtles, sea snakes and shallow-diving fishes. Drag effects of the device and its attachment have probably restricted the use of this technique over long periods on mid-sized animals such as penguins in the past, but with logger miniaturisation it should become widespread among researchers working on penguins. Interestingly, Wilson (1995) wrote

Perhaps more than for any other group of birds our knowledge of penguin foraging ecology has been gained as a consequence of technological advances... (p. 81)

This remark is still valuable today, as research for conservation now looks towards tracking animals over extended periods to obtain information on the habitats they depend on during all the periods of their life cycle (Wilson et al. 1998, Weimerskirch & Wilson 2000, Croxall et al. 2005, Phillips et al. 2006, Shaffer et al. 2006, Bost et al. 2009), promoting the need for still further miniaturisation and improved performance and reliability. Manufacturers are obviously key to such improvements but it is also imperative that methods which improve quality and reliability of the results be developed. The method and R codes presented here should therefore benefit habitat-use ecologists. This method could be especially useful to improve the design of marine protected areas in key habitats of vulnerable predators during critical periods of their life cycle.

Acknowledgements. This study was financially and logistically supported by the French Polar Institute (Program IPEV 394, directed by C.A. Bost), the National Agency for Research (program ANR Biodiv 07 'GLIDES'), the French Southern Territories administration (TAAF) and UPMC Paris VI University. We thank C.A. Bost for use of his GLS dataset, as well as Y. Charbonnier and S. Mortreux for conducting fieldwork. We are grateful to 2 anonymous referees for their constructive comments, which greatly improved the manuscript, and also to A. Pape and S. Tartu for their help with the English. Our research on a vulnerable animal species was approved by the Ethics Committee of the French Polar Institute and Polar Environment Committee.

LITERATURE CITED

- ▶ Bailleul F, Charrassin JB, Ezraty R, Girard-Ardhuin F, McMahon CR, Field IC, Guinet C (2007) Southern elephant seals from Kerguelen Islands confronted by Antarctic sea ice: changes in movements and in diving behaviour. *Deep-Sea Res II* 54:343–355
- ▶ Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y and others (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 150:21–33
- ▶ Bost CA, Charrassin JB, Clerquin Y, Ropert-Coudert Y, Le Maho Y (2004) Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. *Mar Ecol Prog Ser* 283:293–297
- ▶ Bost CA, Thiebot JB, Pinaud D, Cherel Y, Trathan PN (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biol Lett* 5:473–476
- ▶ Bradshaw CJA, Hindell MA, Michael KJ, Sumner MD (2002) The optimal spatial scale for the analysis of elephant seal foraging as determined by geo-location in relation to sea surface temperatures. *ICES J Mar Sci* 59:770–781
- ▶ Brillinger DR (1981) Some aspects of modern population mathematics. *Can J Stat* 9:173–194
- ▶ Croxall JP, Davis LS (1999) Penguins: paradoxes and patterns. *Mar Ornithol* 27:1–12
- ▶ Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA, Afanasyev V, Briggs DR (2005) Global circumnavigations: tracking year-round ranges of nonbreeding albatrosses. *Science* 307:249–250
- ▶ Culik B, Bannasch R, Wilson RP (1994) External devices on penguins: How important is shape? *Mar Biol* 118:353–357
- ▶ Dalziel BD, Morales JM, Fryxell JM (2008) Fitting probability distributions to animal movement trajectories: using artificial neural networks to link distance, resources, and memory. *Am Nat* 172:248–258
- ▶ Delong RL, Stewart BS, Hill RD (1992) Documenting migrations of northern elephant seals using day length. *Mar Mamm Sci* 8:155–159
- ▶ Ekstrom P (2007) Error measures for template-fit geolocation based on light. *Deep-Sea Res II* 54:392–403
- ▶ Fauchald P (1999) Foraging in a hierarchical patch system. *Am Nat* 153:603–613
- ▶ Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-dependent predator–prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81:773–783
- ▶ Field IC, Bradshaw CJA, Burton HR, Sumner MD, Hindell MA (2005) Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Oecologia* 142:127–135
- ▶ Fox JW (2009) Geolocator manual v7. British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, Cambridge
- ▶ Fritz H, Said S, Weimerskirch H (2003) Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270: 1143–1148
- ▶ Galuardi B, Nielsen A, Lutcavage M (2008) Optimizing smoothed sea surface temperature for improving archival tag geolocation. *Mar Ecol Prog Ser* 365:35–44
- ▶ Geman S, Geman D (1984) Stochastic relaxation, Gibbs distributions and the Bayesian restoration of images. *IEEE Trans Pattern Anal Mach Intell* PAMI-6:721–741
- ▶ Gilks WR, Richardson S, Spiegelhalter DJ (1996) Markov Chain Monte Carlo in practice. Chapman & Hall, London
- ▶ Green JA, Boyd IL, Woakes AJ, Warren NL, Butler PJ (2005) Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 296:183–196
- ▶ Gunn JS, Block BA (2001) Advances in acoustic, archival and satellite tagging of tunas. In: Block BA, Stevens ED (eds) Tunas: ecological physiology and evolution. Academic Press, San Diego, CA, p 167–224
- ▶ Gunn J, Polacheck T, Davis T, Sherlock M, Bettehem A (1994) The development and use of archival tags for studying the migration, behaviour and physiology of southern bluefin tuna, with an assessment of the potential for transfer of the technology to groundfish research. *ICES Mini Symposium on Fish Migration*, ICES, Copenhagen, p 1–23
- ▶ Harvey AC (1989) Forecasting, structural time series models and the Kalman filter. Cambridge University Press, Cambridge
- ▶ Hastings WK (1970) Monte Carlo sampling methods using Markov chains. *Biometrika* 57:97–109
- ▶ Haury LR, McGowan JA, Wiebe PH (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: Steele JH (ed) Spatial pattern in plankton communities. Plenum Press, New York, NY, p 277–327
- ▶ Hays GC (2008) Sea turtles: a review of some key recent discoveries and remaining questions. *J Exp Mar Biol Ecol* 356:1–7
- ▶ Hemson G, Johnson P, South A, Kenward R, Ripley R, Macdonald D (2005) Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *J Anim Ecol* 74:455–463
- ▶ Hill RD (1994) Theory of geolocation by light levels. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds) Elephant seals: population ecology, behaviour and physiology. University of California Press, Berkeley, CA, p 227–236
- ▶ Holliday NP, Read JF (1998) Surface oceanic fronts between Africa and Antarctica. *Deep-Sea Res I* 45:217–238
- ▶ Horne JS, Garton EO, Krone SM, Lewis JS (2007) Analyzing animal movements using Brownian bridges. *Ecology* 88: 2354–2363
- ▶ Hull CL (1997) The effect of carrying devices on breeding royal penguins. *Condor* 99:530–534
- ▶ Hunt GL Jr, Schneider DC (1987) Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In: Croxall J (ed) Seabirds: feeding biology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, p 7–41
- ▶ Jonsen ID, Flemming JM, Myers RA (2005) Robust state-space modelling of animal movement data. *Ecology* 86: 2874–2880
- ▶ Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343:746–748
- ▶ Kalman RE (1960) A new approach to linear filtering and prediction problems. *J Basic Eng Trans ASME Ser D* 82:35–45
- ▶ Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253–260

- Lam CH, Nielsen A, Sibert JR (2008) Improving light and temperature based geolocation by unscented Kalman filtering. *Fish Res* 91:15–25
- Metropolis N, Rosenbluth AW, Rosenbluth MN, Teller AH, Teller E (1953) Equations of state calculations by fast computing machines. *J Chem Phys* 21:1087–1091
- Musyl MK, Brill RW, Curran DS, Gunn JS and others (2001) Ability of archival tags to provide estimates of geographical position based on light intensity. In: Sibert JR, Nielsen JL (eds) *Electronic tagging and tracking in marine fisheries*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 343–367
- Nielsen A, Sibert JR (2007) State-space model for light-based tracking of marine animals. *Can J Fish Aquat Sci* 64: 1055–1068
- Nielsen A, Bigelow KA, Musyl MK, Sibert JR (2006) Improving light-based geolocation by including sea surface temperature. *Fish Oceanogr* 15:314–325
- Park YH, Puda JL, Durand I, Garabato ACN (2008) Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Res II* 55:582–593
- Patterson TA, Thomas L, Wilcox C, Ovaskainen O, Matthiopoulos J (2008) State-space models of individual animal movement. *Trends Ecol Evol* 23:87–94
- Pedersen MW, Righton D, Thygesen U, Andersen K, Madsen H (2008) Geolocation of North Sea cod (*Gadus morhua*) using hidden Markov models and behavioural switching. *Can J Fish Aquat Sci* 65:2367–2377
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V (2006) Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: relationships with oceanography and fisheries. *Biol Conserv* 129:336–347
- Pickard G, Emery WJ (1990) *Descriptive physical oceanography: an introduction*. Pergamon Press, Oxford
- Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *J Anim Ecol* 76:9–19
- Raya Rey A, Trathan PN, Pütz K, Schiavini A (2007) Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 330: 285–295
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna
- Reynolds RW, Smith TM (1994) Improved global sea surface temperature analyses using optimum interpolation. *J Clim* 7:929–948. <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/IGOSS/>
- Royer F, Fromentin JM, Gaspar P (2005) A state-space model to derive bluefin tuna movement and habitat from archival tags. *Oikos* 109:473–484
- Sato K, Watanuki Y, Takahashi A, Miller PJO and others (2007) Stroke frequency, but not swimming speed, is related to body size in free-ranging seabirds, pinnipeds and cetaceans. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:471–477
- Shaffer SA, Tremblay Y, Awkerman JA, Henry RW and others (2005) Comparison of light- and SST-based geolocation with satellite telemetry in free-ranging albatrosses. *Mar Biol* 147:833–843
- Shaffer SA, Tremblay Y, Weimerskirch H, Scott D and others (2006) Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:12799–12802
- Sibert JR, Fournier DA (2001) Possible models for combining tracking data with conventional tagging data. In: Sibert JR, Nielsen JL (eds) *Electronic tagging and tracking in marine fisheries reviews: methods and technologies in fish biology and fisheries*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p 443–456
- Sibert JR, Musyl MK, Brill RW (2003) Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) near Hawaii determined by Kalman filter analysis of archival tagging data. *Fish Oceanogr* 12:141–151
- Smith P, Goodman D (1986) Determining fish movements from an 'archival' tag: precision of geographical positions made from a time series of swimming temperature and depth. NOAA Tech Memo NMFS SWFC 60: 1–13
- Steele JH (1976) Patchiness. In: Cushing DH, Walsh JJ (eds) *The ecology of the seas*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p 98–115
- Steele JH (1989) The ocean 'landscape'. *Landscape Ecol* 3:185–192
- Sumner MD, Wotherspoon SJ, Hindell MA (2009) Bayesian estimation of animal movement from archival and satellite tags. *Plos One* 4:e7324
- Swart NC, Ansong IJ, Luljeharms JRE (2008) Detailed characterization of a cold Antarctic eddy. *J Geophys Res C* 113:C01009
- Takahashi A, Sato K, Naito Y, Dunn MJ, Trathan PN, Croxall JP (2004) Penguin-mounted cameras glimpse underwater group behaviour. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271: S281–S282
- Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng KC, Block BA (2004) Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Mar Ecol Prog Ser* 283:81–98
- Véran S, Lebreton JD (2008) The potential of integrated modelling in conservation biology: a case study of the black-footed albatross (*Phoebastria nigripes*). *Can J Stat* 36:85–98
- Weimerskirch H, Wilson RP (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* 406:955–956
- Wilson RP (1995) Foraging ecology. In: Perrins CM, Bock WJ, Kikkawa J (eds) *The penguins*. Oxford University Press, Oxford, p 81–106
- Wilson RP, Ducamp JJ, Rees G, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Friede IM, Swift SM (eds) *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Howard, Chichester, p 131–134
- Wilson RP, Alvarez B, Latorre L, Adelung D, Culik B, Bannasch R (1998) The movements of gentoo penguins *Pygoscelis papua* from Ardley Island, Antarctica. *Polar Biol* 19:407–413
- Wilson RP, Gremillet D, Syder J, Kierspel MAM and others (2002) Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Mar Ecol Prog Ser* 228:241–261
- Wilson RP, Kreye JA, Lucke K, Urquhart H (2004) Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *J Exp Biol* 207:2649–2662
- Wilson SG, Stewart BS, Polovina JJ, Meekan MG, Stevens JD, Galuardi B (2007) Accuracy and precision of archival tag data: a multiple-tagging study conducted on a whale shark, *Rhincodon typus*, in the Indian Ocean. *Fish Oceanogr* 16:547–554
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164–168

Editorial responsibility: Rory Wilson,
Swansea, UK

Submitted: April 3, 2009; Accepted: November 29, 2009
Proofs received from author(s): January 27, 2010

Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin

C. A. Bost^{1,*}, J. B. Thiebot¹, D. Pinaud¹, Y. Cherel¹ and P. N. Trathan²

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

²British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK

*Author for correspondence (bost@cebc.cnrs.fr).

Although penguins are key marine predators from the Southern Ocean, their migratory behaviour during the inter-nesting period remains widely unknown. Here, we report for the first time, to our knowledge, the winter foraging movements and feeding habits of a penguin species by using geolocation sensors fitted on penguins with a new attachment method. We focused on the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus* at Kerguelen, the single largest consumer of marine prey among all seabirds. Overall, macaroni penguins performed very long winter trips, remaining at sea during approximately six months within the limits of the Southern Ocean. They departed from Kerguelen in an eastward direction and distributed widely, over more than 3.10^6 km². The penguins spent most of their time in a previously unrecognized foraging area, i.e. a narrow latitudinal band (47–49° S) within the central Indian Ocean (70–110° E), corresponding oceanographically to the Polar Frontal Zone. There, their blood isotopic niche indicated that macaroni penguins preyed mainly upon crustaceans, but not on Antarctic krill *Euphausia superba*, which does not occur at these northern latitudes. Such winter information is a crucial step for a better integrative approach for the conservation of this species whose world population is known to be declining.

Keywords: foraging; wintering; penguins; Southern Ocean; stable isotopes; bio-logging

1. INTRODUCTION

Penguins constitute a key group of consumers in the Southern Ocean, where they number approximately 23.6 million breeding pairs, form more than 90 per cent of seabird biomass and consume approximately 18.1 million tonnes of marine resources per year (Woehler 1995). Many penguins are seasonal breeders that disperse far away from the colonies during the inter-nesting period (hereafter called winter). Current environmental changes, especially in winter, are known to affect seabird

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2009.0265> or via <http://rsbl.royalsocietypublishing.org>.

Received 1 April 2009
Accepted 21 April 2009



This journal is © 2009 The Royal Society

population numbers and demography (Barbraud & Weimerskirch 2003). Therefore, a major challenge is to identify the underlying biological mechanisms during winter, but this is currently limited by a lack of information on seabird distribution during this period. This is particularly relevant for penguins because the swimming and diving habits of these flightless predators complicate accurate visual identification at sea.

Here we report the complete wintering-at-sea distribution of a penguin species, the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*, during its inter-breeding period by using miniaturized global location sensors (GLS) and stable isotopes. Breeding in summer on sub-Antarctic islands, macaroni penguins are the most numerous penguin species (Woehler 1995) and the seabird with the highest consumption of marine resources worldwide (de Brooke 2004). After they moult at the end of the breeding season, they leave their colonies, so that no birds are seen on land for over six months, throughout the winter. A major question therefore is: where do these penguins go, and what do they eat during winter?

2. MATERIAL AND METHODS

Fieldwork was conducted at Kerguelen Islands (49.06° S, 70.30° E), in the southern Indian Ocean. The Kerguelen population of macaroni penguins comprises approximately 1.8×10^6 pairs, i.e. approximately 18 per cent of the world population (Woehler 1995). Our study birds were equipped with GLS (MK9, BAS) that weigh approximately 6 g in air. The loggers were attached to newly smooth plastic leg bands (designed at Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique). All the instrumented penguins were first colour marked on the chest in December 2005 while on their nest to be sure of their breeding status. GLS were subsequently deployed on marked birds after their moult (March to April 2006), a few days before they left for their winter migration. Devices were retrieved at the beginning of the next breeding season (October 2006). According to Phillips *et al.* (2004), accuracy of the locations calculated from the loggers is expected to be approximately 180 km. GLS record ambient light (measured every minute, then the maximum value in any 10 min period is archived) and sea temperature (with an accuracy of $\pm 0.5^\circ\text{C}$) (Phillips *et al.* 2004). Penguin locations were estimated using the 'TRIP ESTIMATION' package (R Development Core Team 2008) improved by a sea-surface temperature matching protocol (see the electronic supplementary material). Sea-surface chlorophyll *a* concentration was extracted from monthly SeaWiFS Project images. Following Cherel *et al.* (2007), penguins were blood-sampled in spring to measure their isotopic niche, with blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values reflecting the birds' foraging habitat and trophic position, respectively, at the end of the winter period. Values are mean \pm s.d.

3. RESULTS

Loggers were deployed on 21 adult individuals in autumn, of which 14 (67%) were recaptured in their colony the next spring, all (but one) with devices, of which 12 downloaded successfully. The mean body mass of males ($n=7$) and females ($n=5$) in spring was 5005 ± 267 and 3744 ± 140 g, respectively. Location analysis indicated that the penguins left the colony over 35 days (9 April to 15 May), were away for approximately six months (190 ± 14 days) and returned synchronously to the colony in October (24 October ± 6 days). Once at sea, birds moved quickly away from Kerguelen waters towards the east (figure 1). They overall performed a very long movement, the maximal foraging range (2416 ± 1008 km) being reached after approximately three months at sea (109 ± 34 days). The minimum

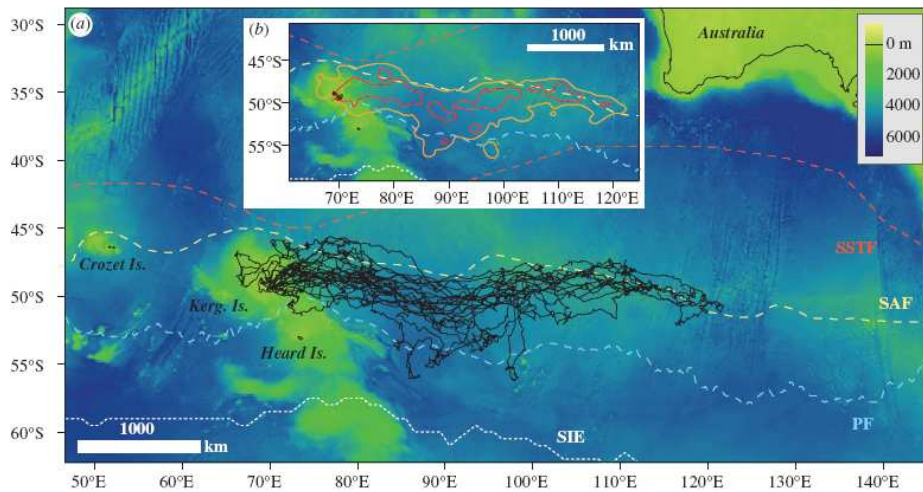


Figure 1. (a) Winter-at-sea movements of 12 macaroni penguins from Kerguelen tracked by GLS from April to October 2006. Bathymetric range is indicated in the right upper corner. SSTF, Subtropical Front; SAF, Sub-Antarctic Front; PF, Polar Front; SIE, maximal sea ice extent. (b) Kernel density distribution of penguins. The density contours encompass 50 (red) to 95 per cent (yellow) of the total distribution.

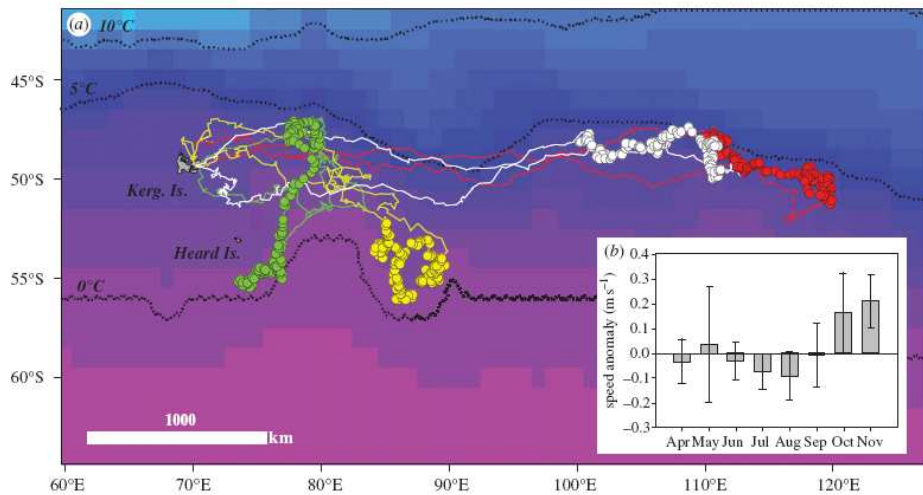


Figure 2. (a) Two distinctive at-sea distributions of macaroni penguins during winter (July to August 2006): direct paths towards Antarctic waters ($n = 2$, green and yellow circles) and long distance path in the Polar Frontal Zone (PFZ) ($n = 2$, white and red circles). The lines correspond to the routes taken by the same birds from their departure until their return. (b) (right corner) Distribution of speed anomalies of at-sea penguins (April to November 2006).

horizontal distance covered over the whole movement averaged $10\,430 \pm 1277$ km. Monthly travelling speed varied during the winter (ANOVA, $F_7 = 4.65$, $p = 0.0002$). It reached its lowest values in July to August, and highest value in October (figure 2), during which birds swam back to Kerguelen and covered their greatest distance monthly (1743 ± 669 km).

Biol. Lett.

Macaroni penguins distributed widely during winter, over more than 3.10^6 km². They spent most of the time in a narrow latitudinal band (47–49° S), within the central Indian Ocean (70–100° E) and further east (approx. 110° E). By far, the major targeted oceanic domain was the Polar Frontal Zone (PFZ), i.e. between the Polar Front and the Sub-Antarctic Front (81.9% of the time at sea), followed

by the Sub-Antarctic Zone (11.5%), i.e. between the Sub-Antarctic Front and the South Subtropical Front, and the Antarctic Zone (south of Polar Front, 6.6%) (figure 1). Surface chlorophyll *a* concentration was low over the whole range of penguin distribution ($0.17 \pm 0.10 \text{ mg m}^{-3}$), and it did not differ between the main winter area used and Kerguelen shelf waters (0.16 ± 0.02 versus $0.17 \pm 0.08 \text{ mg m}^{-3}$, Mann-Whitney, $U = 489$, $p = 0.379$).

No significant sexual differences were found in the number of days spent at sea, distance travelled, maximal foraging range, and mean and maximal travelling speeds (see the electronic supplementary material).

Two distinct movement patterns occurred according to the individuals (figure 2). Most penguins ($n = 7$) had an extended eastward foraging range, remaining all the time within the PFZ in waters with sea surface temperatures ranging from 2°C to 6°C . The others ($n = 5$) showed a shorter foraging range with a more southward migration towards colder tongues (1°C) of Antarctic waters. The blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of macaroni penguins in spring averaged -21.4 ± 0.3 and 7.6 ± 0.6 per cent, respectively, with no statistical differences between males and females or differences between eastward and southward birds (statistics not shown).

4. DISCUSSION

Here, we report for the first time, to our knowledge, the complete at-sea movements of a penguin species during the inter-breeding period, using miniaturized GLS. Our work shows it is now possible to investigate the at-sea movements of sensitive penguins during the winter. The recovered birds were healthy and in good condition as indicated by their body mass which was similar to usual values at the same stages (4685–5240 g for the males at arrival at colony, 3960 g for the females at the beginning of incubation; Williams 1995). A key methodological issue was that the loggers were fixed on a leg band that did not harm the birds over the long term. Our recovery rate (67%) is a minimal one as it is based on only three visits to the colony and the site fidelity is not absolute. Previous investigations using satellite tags prevented following the penguins' behaviour during the complete inter-breeding period because of the large device size and hydrodynamic drag induced by the antenna (Bost *et al.* 2004). Our attachment method is thus a crucial step allowing the investigation of the dispersion patterns of penguins, which have remained widely unknown until now.

A first major finding is that all birds exhibited the same migratory behaviour. Macaroni penguins dispersed from Kerguelen in an eastward direction. Birds neither crossed the northern limit of the Southern Ocean nor foraged in the pack-ice zone; instead, they remained mostly within the PFZ. None of the studied penguins came ashore during the winter, thus remaining consistently at sea during approximately six months, which is in agreement with winter diving data (Green *et al.* 2005).

A second major finding is that macaroni penguins showed unexpected large-scale dispersal over winter. To our knowledge, the study is the first to highlight

the importance of a large oceanic zone in the central Indian Ocean ($100\text{--}110^\circ\text{E}$, $47\text{--}49^\circ\text{S}$) for the nutrition of an apex predator. Macaroni penguins showed slower daily swimming speeds when they were closest to their farthest distance away from Kerguelen in mid-winter. Penguins slow down when increasing their foraging effort (Wilson 1995), thus suggesting that the central Indian Ocean is a favourable foraging ground. No specific oceanographic features were found in the area, which was characterized by a low phytoplankton concentration. However, low biological productivity in the habitat does not preclude abundant food sources for penguins in the PFZ in winter. Primary and secondary marine production can be spatially and temporally uncorrelated (Grémillet *et al.* 2008).

In winter, macaroni penguins from the southern Atlantic Ocean dive longer and to greater depths than in summer, suggesting either a change in location of the prey or even a change in prey type (Green *et al.* 2005). Blood $\delta^{15}\text{N}$ values of southern Indian Ocean birds in spring was low and identical to that of chicks that were fed with crustaceans in summer ($7.5 \pm 0.3\text{‰}$; Cherel *et al.* 2007), thus indicating that they preyed mainly upon crustaceans in late winter. It is likely that they targeted the most abundant sub-Antarctic swarming macrozooplanktonic species (Cherel *et al.* 2007). Interestingly, their northern geographical range precluded feeding on Antarctic krill *Euphausia superba* in winter, and instead it indicates that birds from the southern Indian Ocean do not depend on this key Antarctic resource.

Macaroni penguins are sexually dimorphic (Williams 1995). Nevertheless, no sexual differences were found in the present work, indicating that males and females spent the austral winter in the same foraging grounds where they fed on the same prey. A recent isotopic investigation described two distinct winter strategies, with most macaroni penguins dispersing within the Sub-Antarctic/PFZ and a few individuals foraging in colder waters (Cherel *et al.* 2007). Indeed, our GLS data suggest two distinct dispersion strategies, with most birds showing an extended trip within the PFZ, and the remaining individuals performing shorter trips during which they foraged in part in cold Antarctic waters.

In conclusion, this work highlights the winter importance of the PFZ for migrating macaroni penguins, thus complementing previous investigations showing that this domain is a main foraging ground for other top consumers in summer. The world population of macaroni penguins has declined throughout its range over the last 20 years (BirdLife International 2008). Delineating the foraging areas during the inter-breeding period is a key step for a better understanding of predator biology and their conservation.

The Ethics Committee of IPEV approved the field procedure.

The authors thank Y. Charbonnier and S. Mortreux for their help in the field, and G. Ballard for his advice about the logger-attachment procedure. The study was supported by Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, programmes no. 394 (C.A.B.) and 109 (H. Weimerskirch) and by ANR 07 Biodiv 'Glides' and ANR 05 Biodiv-11 'REMIGE'.

- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2003 Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, 2111–2116. (doi:10.1098/rspb.2003.2488)
- BirdLife International 2008. See <http://www.birdlife.org/>.
- Bost, C. A., Charrassin, J. B., Clerquin, Y., Ropert-Coudert, Y. & Le Maho, Y. 2004 Exploitation of the marginal ice zone by king penguins during winter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 283, 293–297. (doi:10.3354/meps283293)
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C. & Vanpé, C. 2007 Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialisation in diving predators from the Southern Ocean. *J. Anim. Ecol.* 76, 826–836. (doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01238.x)
- de Brooke, M. L. 2004 The food consumption of the world's seabirds. *Proc. R. Soc. Lond. B* (Suppl.) 271, S246–S248. (doi:10.1098/rsbl.2003.0153)
- Grémillet, D., et al. 2008 Spatial match–mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *J. Appl. Ecol.* 45, 610–621. (doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01447.x)
- Green, J. A., Boyd, I. L., Woakes, A. J., Warren, N. L. & Butler, P. J. 2005 Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296, 183–196. (doi:10.3354/meps296183)
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V. & Briggs, D. R. 2004 Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, 265–272. (doi:10.3354/meps266265)
- R Development Core Team 2008 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Wilson, R. P. 1995 Foraging ecology. In *The Penguins* (ed. T. D. Williams), pp. 81–106. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Williams, T. D. 1995 *The Penguins*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Woehler, E. J. 1995 Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. In *The penguins* (eds P. Dann, I. Norman & P. Reilly), pp. 266–295. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty & Sons.

Electronic supplementary material

Table 1. Details of long distance foraging trips performed by instrumented macaroni penguins during the non-breeding season (Kerguelen Islands, South Indian Ocean, 2006).

bird	Sex	Departure (d/mo/yr)	return (d/mo/yr)	Track duration (d)	Distance (km)	Maximum foraging range		Total distance travelled (km)	Time spent in the PFZ (%)
						°eastward limit	°southern limit		
1039	M	13/05/2006	19/10/2006	160	2888	109.90	-56.26	10518	80.17
1065	M	14/05/2006	29/10/2006	169	2013	98.02	-52.64	10885	88.71
1067	F	13/05/2006	01/11/2006	181	3680	121.78	-52.34	13434	82.91
1339	F	16/04/2006	02/11/2006	201	3143	113.64	-51.43	10834	73.45
1340	M	11/04/2006	19/10/2006	192	2158	100.42	-53.42	9481	95.84
1343	F	11/04/2006	27/10/2006	200	1846	96.03	-54.65	9681	94.57
1344	M	09/04/2006	19/10/2006	194	1480	89.89	-56.10	9604	74.62
1345	M	10/04/2006	31/10/2006	204	3561	119.88	-52.16	11907	63.68
1347	M	11/04/2006	18/10/2006	191	3443	118.32	-52.69	10663	88.16
1349	F	13/04/2006	30/10/2006	201	3030	112.13	-52.13	10283	100.00
1350	M	12/04/2006	15/10/2006	187	812	80.73	-50.10	8739	69.95
1351	F	13/04/2006	26/10/2006	197	977	83.60	-55.49	9354	70.89
Mean				189.75	2416	103.69	-53.27	10430	81.91
SD				13.61	1008	14.25	1.94	1277	11.65

Annexe A3

Inter-population segregation in the wintering areas of macaroni penguins

Jean-Baptiste Thiebot^{1*}, Yves Cherel¹, Phil N. Trathan², Charles-André Bost¹

Marine Ecology Progress Series (in press)

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UPR 1934 du CNRS, 79360 Villiers-en-bois, France

²British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK

*Email: thiebot@cebc.cnrs.fr

RUNNING HEADLINE: Winter distribution of macaroni penguins

ABSTRACT: How top-avian predators are distributed at-sea during the inter-breeding period remains poorly known. We focused here on the pelagic seabird that is the single greatest avian consumer of marine resources: the macaroni penguin. Our aims were (i) to investigate where these penguins are distributed whilst at-sea during winter, and (ii) to determine how their distribution and trophic ecology varies on one colony between successive years and between two colonies from neighbouring localities at the same time. We surveyed 30 penguins from Crozet and Kerguelen Islands (southern Indian Ocean). Animals from Kerguelen were tracked in 2006 and 2007, and those from Crozet in 2007. Habitat use was investigated using miniaturized light-based geolocators, and trophic ecology by the use of stable isotope analyses. Results showed large-scale patterns of distribution over deep oceanic waters of the Polar Frontal Zone characterized by a temperature of 3.0–3.5°C during July. Birds from Kerguelen had a consistent inter-annual winter distribution at the population-level. Birds tracked from Crozet were distributed in distinct areas, separate from the birds from Kerguelen. Trophic ecology (blood $\delta^{15}\text{N}$ value) was very similar between years and colonies, and indicated that these penguins preyed upon low trophic-level prey, most probably swarming crustaceans, at the end of winter. We conclude that inter-annual fidelity in winter habitat provides evidence of highly favourable and predictable foraging areas, while the distinct inter-colony distributions suggest very heterogeneous distribution of profitable feeding areas to this species in the southern Indian Ocean.

KEY WORDS: non-breeding period, philopatry, segregation, *Eudyptes chrysolophus*, habitat use, stable isotopes, secondary production

INTRODUCTION

For over two centuries, marine predators and their planktonic prey have been a major focus in attempting to describe and understand pelagic ecosystems (Hardy 1936, Murphy 1936). These two trophic groups provide complementary approaches into marine systems, with different insights deriving from different ends of the pelagic food web. For example, even before the existence of satellite-derived data, marine predators were used as cues or bio-indicators to evaluate the biological productivity of certain pelagic areas, with implications for both oceanography and fishing (Pocklington 1979, Furness & Camphuysen 1997). Today, surface indicators gained from satellite remote sensing are generally recognised as extremely valuable to such studies of oceanography and fishing (e.g. Behrenfeld & Falkowski 1997, Grémillet et al. 2008). However, all such proxies suffer from a number of drawbacks under certain conditions (see Timmermans et al. 2008 and references inside), and winter period particularly gathers many of these adverse conditions. Therefore, using pelagic predators may be a unique

opportunity to reveal high-seas productive foraging areas that are available during winter (Bost et al. 2004).

For most land-based marine predators, their activity schedules are unconstrained by the nutritional status of either their mate or their offspring during winter (Phillips et al. 2005). During this period, these animals no longer behave like central-place foragers, and their winter movements may therefore better reflect the large-scale spatial distribution of predictable foraging areas according to the theory of ideal-free distribution (Fretwell & Lucas 1970). The use of electronic devices deployed on marine animals to track their at-sea movements has considerably increased our knowledge of pelagic ecosystems (see review in Ropert-Coudert & Wilson 2005). More recently, even the more challenging winter inter-breeding period is becoming better understood, thanks to device miniaturisation and technological advances (Grémillet et al. 2000, Bost et al. 2009, Ballard et al. 2010, Egevang et al. 2010).

In this study we focused on the single largest marine consumer among seabirds: the

macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus* (Brooke 2004). We evaluated whether the winter foraging areas available to these predators when free from breeding constraints, were (1) predictable between successive years, and (2) distributed homogeneously. Penguins are difficult to reliably monitor through direct observation during at-sea surveys due to their short surface time and low profile above the sea surface, which make them cryptic organisms when foraging. Understanding their at-sea distribution and investigations of their feeding habits over long temporal scales (of order months) has therefore required technological advances and miniaturisation.

To address our principal hypotheses we used movement data collected using miniaturized electronic geolocation devices, together with ecotrophic interaction data using stable isotope analyses. The combination of the two methods was tested on macaroni penguins from Kerguelen Islands in winter 2006 and proved to be successful (Bost et al. 2009). This allowed us to compare the at-sea distribution, habitat use and trophic ecology of wintering birds from the same locality between two successive years, and between two neighbouring localities during the same year. Seabirds from the same colony generally exhibit highly coherent at-sea distribution within years and foraging site philopatry between years (Phillips et al. 2005, Trathan et al. 2006), often resulting in better food localisation and exploitation (Ward & Zahavi 1973, Clark & Mangel 1984), perhaps due to cultural effects (e.g. Grémillet et al. 2004). Conversely, conspecifics from different colonies often show divergent patterns (Grémillet et al. 2004, Trathan et al. 2006). Our first prediction was therefore that a constant ecological niche is targeted by these animals. We therefore investigated their foraging habitat using available environmental variables and information about the trophic ecology of these populations during winter. Our second prediction was that parapatric birds may exhibit a mutually exclusive spatial distribution in order to mitigate high levels of potential intraspecific competition. Therefore, temporal and spatial variation in penguins' distribution should reveal site philopatry between successive years.

MATERIALS AND METHODS

Studied sites and species. Macaroni penguin colonies were studied at Kerguelen and Crozet, two archipelagos situated 1400 km apart in the southern Indian Ocean. These islands are together with the neighbouring Heard Is. the main breeding localities known for this species in the southern Indian Ocean (c. 1 to 1.8 million pairs each, BirdLife International 2010). This region is strongly influenced by the Antarctic Circumpolar Current, flowing eastward and including a latitudinal succession of oceanographic fronts (e.g. Belkin & Gordon 1996, Park et al. 2009). In this study we focused on four of them (from north to

south): the Subtropical Front (delimited here by its southern limit SSTF), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF) and the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SACC). These boundaries delimit four main water masses in the studied area (from north to south): the Subtropical Zone (STZ, north of the SSTF), the Subantarctic Zone (SAZ, between the SSTF and SAF), the Polar Frontal Zone (PFZ, between the SAF and PF) and the Antarctic Zone (AZ, between the PF and SACC). It is noteworthy that the location of these oceanographic fronts varies seasonally and their surface definition is not always absolute; moreover, the SAZ is actually poorly-defined in the Crozet region, where other oceanic influences such as the Agulhas Current retroflexion takes place (Belkin & Gordon 1996, Park et al. 2009).

The macaroni is a relatively small and sexually dimorphic penguin (Warham 1975). The species is very numerous on a global scale (Woehler 1993) consuming each year about 9.2 million tonnes of marine resources, i.e. more than 13% of the total amount of food taken by the world's seabirds (Brooke 2004). It feeds mainly on crustaceans and myctophid fish (Croxall & Prince 1980, Ridoux 1994, Chérel et al. 2007, Deagle et al. 2008). Macaroni penguins breed on subantarctic islands, in small to huge colonies, such as those found at South Georgia and at the Crozet and Kerguelen archipelagos. They spend their entire inter-breeding season (5 to 7 months) exclusively at-sea (Warham 1975). The habitat that they exploit during this period is poorly documented, with only occasional at-sea sightings of birds, usually with unknown status and origin (Stahl et al. unpub. obs.). To date, only one study has successfully tracked the species throughout the winter over one single season, demonstrating the usefulness and relevance of the method (Bost et al. 2009).

Tracking technique. To track animals during the complete winter inter-breeding period, we used light-based geolocation techniques (Wilson et al. 1992, Hill 1994) deploying BAS MK4 miniaturized geolocators (GLS, British Antarctic Survey, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK), following Bost et al. (2009). These devices measure dim light level every minute and record the maximum value at the end of every 10 min period, together with time value, enabling geolocation to be determined. In addition, ambient sea temperature is recorded once during every 20 min period of continuous immersion with a resolution of 0.0625°C and an accuracy of $\pm 0.5^\circ\text{C}$. At both study colonies, we equipped moulting birds with GLS using specially designed leg-bands (see Bost et al. 2009). On the east coast of Kerguelen ('Cap Cotter' colony), we selected 21 birds in April 2006 (11 male and 10 female; identified using bill morphometrics given by Williams & Croxall 1991), and 16 birds in April 2007 (8 male and 8 female), without targeting the same nests between years. On Crozet at the 'Jardin Japonais' colony (north coast of Possession Island), we selected a total of 18 birds

in April 2007 (9 male and 9 female). We did not retain reference tags on the colonies (for ground-truthing) over winter in order to maximize the number of equipped birds. Following Cherel et al. (2007), animals were blood-sampled on their recapture with the aim of measuring their foraging area and trophic level during the previous months using stable isotopic ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), respectively. Control birds (i.e., not carrying a GLS device) were also sampled when they returned to land ($n = 6, 20$ and 10 for Kerguelen 2006, Kerguelen 2007 and Crozet 2007, respectively). Tracked birds were weighed before the winter trip (except for animals from Kerguelen in 2006) and on their return, to evaluate their mass gain. Control birds were also weighed at their return on Crozet ($n=20, 10$ males and 10 females) to test for a possible effect of the device on the foraging success of the equipped birds.

Analysé of the tracks: description and comparison. Geolocation data were analyzed following Thiebot & Pinaud (2010) assuming a mean travel speed of 2 km h^{-1} in order to estimate the most probable track, using the package ‘tripEstimation’ in R 2.9.0 (R Development Core Team 2009, <http://cran.r-project.org/web/packages/tripEstimation/index.html>). Two fixes per day (one every 12 h) were produced along the tracks, with a mean spatial accuracy of 180 km calculated on albatrosses (Phillips et al. 2004) that may be better for the slower penguins (114 km, estimated by Thiebot & Pinaud 2010). Tracks were described and compared using a set of common parameters, based on the start and end dates of the trip, this was derived from the time of the first and last temperature records from each logger. Knowing the duration of the trip allowed us to calculate the time spent at sea; the minimum distance travelled; the maximum distance reached from the colony (hereafter called ‘maximum range’), and, the proportion of time spent in each water mass calculated from the individual location estimates. Values are expressed as the mean \pm standard deviation (SD). Parametric (t test) and non-parametric (Wilcoxon and Kruskal-Wallis rank sum tests) statistical tests were used to detect significant differences among years, localities, sexes and time spent in each water mass; the statistical threshold was set at $p = 0.05$. The spatial overlap of the winter home-ranges for the two colonies was evaluated from the 95 % kernel density contours (Wood et al. 2000). Kernels were relevant to capture the utilization distribution of the birds since similar tracking duration between individuals and identical frequency of locations produced by geolocation technique provide similar numbers of locations per individual: consequently, no individual was over-represented on the common grid used for the density contours. The package ‘adehabitat’ (<http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html>) was used for the kernel calculations, with a constant smoothing parameter (search radius) $h = 2^\circ$, as

recommended for these data (BirdLife International 2004). We used the function ‘kerneloverlap’ in this package, with the method ‘Utilization Distribution Overlap Index’ (UDOI), as recommended by Fieberg & Kochanny (2005). A maximum theoretical overlap was calculated in each case between both home-ranges to serve as a yardstick to evaluate how much the observed distribution was different from it. This was made by simulating an opposite bearing for the trips from one colony, Kerguelen 2007. In this simulated situation, longitude only was modified in order to conserve the thermal preference of the birds (i.e., latitude); we then calculated the respective overlap between this simulated distribution and the two other tracking datasets, from birds instrumented at Kerguelen in 2006 and at Crozet in 2007.

Identification of the wintering period.

To characterize the wintering foraging areas, commuting/migration periods had to be distinguished along the tracks. To achieve this, we first had to determine what we considered to be the wintering period. This was a trade-off between having a sufficiently large period enabling us to describe a significant habitat use by the birds, but which was not too large to result in temporal smoothing and homogenisation of the habitat parameters. We therefore used a one-month window according to the spatial likelihood of the locations obtained by geolocation technique (Wilson et al. 1992, Hill 1994, Thiebot & Pinaud 2010), and the level of environmental change usually found between seasons (Clarke 1988). To determine which month to consider, we relied on changes in mean swimming speed. Since periods of intense foraging behaviour can be detected via a decreased mean speed of the animal along its track and an increased time spent per sector, or increased sinuosity (Weavers 1992, Wilson 1995), we used the monthly mean speed of the birds we tracked to distinguish the migration phases from the wintering foraging areas (see Bost et al. 2009). One-way ANOVA was used to determine if there were significant differences (with $p \leq 0.05$) in the monthly speeds. Due to the inherent inaccuracies associated with the geolocation technique, sinuosity could not be investigated in this study.

Habitat use during winter. We used the concept of the ecological niche defined as an hyper-volume delineated by environmental variables (Hutchinson 1957). To quantify marine habitat utilization specifically during winter, we extracted from the 95, 75 and 50% kernel density contours the values of mapped variables. These variables used were bathymetry (BATHY) and its gradient (BATHYG), sea-surface temperature (SST) and its gradient (SSTG), SST anomalies (SSTA), sea-surface chlorophyll *a* concentration (CHLA), mixed-layer depth (MLD) and eddy kinetic energy (EKE). MLD was a mean of the annual data obtained since 1941. The temporal resolution selected for dynamic variables was one month, and the spatial grid 1° in accordance with the

geolocation technique accuracy. These spatial data were obtained from the NOAA's ETOPO (http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/gdas/gd_designagr_id.html?dbase=GRDET2), the Bloomwatch 180 (<http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowserWW180.jsp>), the LOCEAN (<http://www.locean-ipsl.upmc.fr/~cdblod/mld.html>) and the AVISO (<http://las.aviso.oceanobs.com/las/servlets/dataset>) websites. Differences between variables utilization among years and colonies were investigated upon the available environment. This available environment was defined as the rectangle containing the maximum foraging distance from the colony in both longitudinal directions, and the maximum latitudinal extension of the observed distribution. The temperature differences from the GLS devices were compared over monthly timescales using Tukey's 'Honest Significant Difference' multiple comparison of means test, with a 95% family-wise confidence level.

RESULTS

GLS devices were recovered when macaroni penguins returned to their colonies at the beginning of the next breeding season. Minimal recovery rates of the equipped birds were 67% (14/21) and 63% (10/16) on Kerguelen in 2006 and 2007, respectively, and 67% (12/18) on Crozet. These recoveries depend upon the opportunities to visit the colonies, which were less frequent at Kerguelen in 2007. Recapture rates were not significantly different between sexes ($W = 415$, $p = 0.462$). Data were successfully extracted from 12 devices from Kerguelen in 2006 (7 from males, 5 from females) and 7 in 2007 (3 from males, 4 from females), and from 11 devices from Crozet (4 from males, 7 from females). While no sexual differences in their winter distribution was obvious, the low numbers of males and females precluded statistical investigation of potential sexual differences in the inter-breeding behaviour of birds in relation to years and localities.

Overview of the whole tracks

The at-sea distribution of all tracked macaroni penguins is shown in Fig. 1, using kernel density contours. This indicates large-scale movements of the animals over deep oceanic waters without any return to land during the inter-breeding period. Individual tracks showed that birds went neither to warmer waters north of the SSTF nor to colder waters south of the SACC.

Importantly, macaroni penguins from Kerguelen and Crozet were completely segregated whilst at sea during the inter-breeding period. Individuals from Kerguelen in 2006 and 2007 dispersed eastwards, mostly between 45°S and 55°S with a limited latitudinal range. This eastward movement appeared relatively coherent both at the individual level within the same year, and at the

population level between two successive years (2006 and 2007). Tracks were generally linear, suggesting a commuting strategy. Conversely, individuals from Crozet generally headed south-westwards, albeit one dispersed southwards and another almost eastwards. They consequently exhibited a greater latitudinal range than Kerguelen birds.

Timing and statistics of the migrations

There was no significant difference in the timing of departure between years for individuals from Kerguelen (mode on 19 April in both years; $W = 28.5$, $p = 0.141$, Table 1). Conversely, the timing of departure peaked on 30 April 2007 at Crozet, a date significantly later than at Kerguelen on the same year (Table 1, $W = 85$, $p = 0.001$). Within each population, the timing of departure was similar between sexes. Dates of return were also similar between the two years at Kerguelen (24 and 22 October 2006 and 2007, respectively; $W = 56$, $p = 0.560$), while it was significantly later, on the 31 October at Crozet ($t = 3.45$, $p = 0.004$). Within each colony, males tended to return before females, but this had no significant effect on their overall mean trip duration ($t = 0.82$, $p = 0.422$) which lasted ~6 mo (186 ± 10 d). The time spent at sea was similar between years at Kerguelen ($t = 0.43$, $p = 0.670$) and between the two localities ($t = -0.88$, $p = 0.399$).

The total distance travelled during the whole winter averaged 9671 ± 1280 km. It was similar between years ($W = 58$, $p = 0.196$) and localities ($W = 18$, $p = 0.069$), and was almost identical between sexes within each colony. The maximal foraging range averaged 1778 ± 902 km from the colony. At Kerguelen, it was significantly greater in 2006 than in 2007 ($t = 2.38$, $p = 0.029$), but it was similar between Kerguelen and Crozet in 2007 ($t = -1.74$, $p = 0.106$). No major difference in maximal foraging ranges was found between sexes.

Regarding the proportion of time spent in each oceanic water mass, it is noteworthy that no bird went into the STZ (see Fig. 2). There were substantial differences of time spent in each of the three water masses for birds from Kerguelen in 2006 (Kruskal-Wallis $X^2 = 28.2$, $p < 0.0001$) and 2007 (Kruskal-Wallis $X^2 = 16.4$, $p = 0.0003$), and from Crozet in 2007 (Kruskal-Wallis $X^2 = 13.9$, $p = 0.001$). On average, birds spent the bulk of their migration time (60–70%) within the PFZ. The proportion of time spent within each water mass was consistent among years (Wilcoxon tests, $p > 0.38$ for each water mass) and was also similar between colonies (Wilcoxon tests, $p > 0.12$ for each water mass).

The UDOI was calculated between the 95% kernel density contours of paired localities. Spatial overlap was very high (0.82) between the two successive years of study for Kerguelen, but no overlap was found with Crozet (UDOI = 0). Overlap of the longitudinally reversed distribution

of Kerguelen 2007 data was very weak (0.01) with observed data of 2006, while it amounted to 0.22 with observed data from Crozet.

Habitat use during the winter period

In each colony there were substantial differences in the monthly travel speeds along the track (ANOVA's, Kerguelen 2006: $F_7 = 4.65$, $p = 0.0002$; Kerguelen 2007: $F_7 = 2.07$, $p = 0.007$; Crozet 2007: $F_7 = 4.71$, $p = 0.0003$). Mean individual travelling speeds were 50.9 (42.8–69.0) km d^{-1} . Fig. 3 shows that penguins generally travelled faster when they were leaving and returning to their colonies, and conversely, they were slower in August and July for Kerguelen 2006, and in June and July for Kerguelen 2007 and Crozet 2007. For comparative purposes, we therefore focused on July to characterize the winter habitat of macaroni penguins in the southern Indian Ocean.

Available habitats of the macaroni penguins were similar between the three contexts (Table 2a). However, large SD in the utilized parameters (Table 2b) precluded drawing major conclusions about the penguins' respective habitat. All macaroni penguins from Kerguelen and Crozet used deep oceanic waters, mainly within the range 3000–4000 m, with slightly deeper waters targeted in 2007 for the Kerguelen birds, and a much wider range of depths used by those from Crozet. Bathymetry gradients were highly variable in all cases. Thus, no clear differences emerged between years and colonies. SST in the 50% kernel density contour was 1°C lower in 2007 than in 2006, and similar between the two colonies. However, when considering temperatures directly recorded from the GLS devices (Fig. 4), values were approximately similar (in the range 3.0 – 3.5°C) between years and colonies in the middle of winter, while they were different at both the beginning and end of the migrations. This suggests a high dependence of macaroni penguins with respect to the hydrothermal structure during winter. SST gradient was high in all cases, between 0.4 and 0.5; it was similar between years at Kerguelen, but was lower for Crozet birds. SSTA selected was highly variable; hence, no clear difference was found between years and colonies. CHLA targeted by the birds was low and consistent between years and colonies. On average, birds went into areas of high EKE, with very similar values between consecutive years at Kerguelen and a lower EKE at Crozet. MLD selected by birds was highly variable in all cases, and thus no clear differences emerged between years; however, inter-colony comparisons revealed very different means, with a shallower MLD for Crozet wintering area.

Isotopic signature

Overall, the isotopic signatures of macaroni penguins were similar for control and

tracked birds at the beginning of the breeding season (Wilcoxon and t tests, $p > 0.54$ in each case). The only exception was the higher $\delta^{15}\text{N}$ value of control penguins at Kerguelen in 2006 ($t = -4.21$, $p = 0.0005$). Consequently, the values of control and tracked birds were pooled to compare the isotopic signatures between years and colonies, except for the $\delta^{15}\text{N}$ value at Kerguelen in 2006. There were no significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ ($t = 1.37$, $p = 0.179$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($t = 0.569$, $p = 0.577$) values between birds sampled at Kerguelen in 2006 and 2007, and there were also no significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ ($t = 1.64$, $p = 0.113$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($t = 0.19$, $p = 0.853$) values between birds sampled at Kerguelen and Crozet in 2007 (Table 3). No isotopic differences were found between males and females in any population (data not shown).

DISCUSSION

The pioneering inter-annual and inter-colony comparisons carried out in this work support and generalize the previous finding that macaroni penguins undergo large scale movements during winter (Bost et al. 2009). Our study highlights two new major findings. Firstly, macaroni penguins show strong inter-annual fidelity to their wintering site at the population level (Kerguelen in 2006 and 2007). Secondly, Kerguelen and Crozet birds were completely segregated at sea during the 2007 inter-breeding period. Tracked penguins did not radiate equally around their colonies, rather, they followed coherent, directional patterns of movement that were more typical of migration phenomena (Dingle & Drake 2007). Our results (Figs. 1, 3 & 4) suggest that macaroni penguins target predictable foraging areas in winter, thus concentrating their foraging effort within a restricted part of their potential range and suitable habitats (Wilson 1995, Bost et al. 1997). It is also worth noting that none of the tracked birds came ashore during the winter, thus remaining at sea for over ~6 months, confirming previous studies based on land-based observations (Warham 1975) and winter diving data (Green et al. 2005).

Methodological comments

Our instrumentation of birds appears to have produced no adverse effects of device attachment, despite the very long trip duration, and in comparison with non-instrumented birds (Stahl et al. 1985). Leg-attached devices do not modify the diving performances of foot-propelled diving seabirds (Ropert-Coudert et al. 2009), suggesting also very low impact on flipper-propelled species. The percentage of instrumented macaroni penguins re-sighted after their winter trip was close to the return rates observed for a congeneric species (Raya Rey et al. 2007). We could not check the return rate of instrumented birds more than 3 times at the beginning of the breeding season due to logistic constraints. Further, re-sighting was

compromised because the colour marking of birds with dye (see Bost et al. 2009) was partly erased after ~6 months immersion at sea and leg-mounted devices could be hidden by the feathers. Consequently, as colonies are large and site-fidelity not complete in this species (Warham 1975), it is likely that some instrumented penguins were missed. Thus, the recapture rates were conservative and should be seen as minimum values.

Environmental differences between years and colonies are possibly less significant from an ecological point of view than from a statistical point of view, leading to the conclusion that macaroni penguins exhibit a strictly oceanic habitat use during winter. Fig. 4 strongly suggests that even though temperature conditions varied during departure and return, due to colony location or inter-annual variability, birds nevertheless targeted similar winter thermal conditions between years and between colonies. The GLS device temperature data suggest that macaroni penguins are thermal specialists, utilising predictable temperature ranges in winter.

Our study reveals only weak differences between the sexes in the horizontal movements of winter migrating penguins (cf. Ballard et al. 2010), thus suggesting a similar spatial niche for males and females. However, more subtle differences between sexes may appear when the vertical dimension of their niche is investigated (Green et al. 2005), indicating that sexual segregation may occur through a differential depth use by macaroni penguins.

Inter-annual comparison

All macaroni penguins tracked from Kerguelen went eastwards from the Kerguelen Plateau and exhibited a coherent migratory pattern both within and between years, suggesting site philopatry in this species in winter as well as in summer (Trathan et al. 2006). Winter site philopatry has already been shown for some flying seabirds (Phillips et al. 2005) but it was not known if diving ones, which may potentially have a greater impact on marine resources (Woelher 1993, Brooke 2004) behaved in the same way. The highly coherent migration paths observed for the individuals from Kerguelen suggests a low impact of intra-specific competition on the exploitation of resources (Fretwell & Lucas 1970). Consequently, the area located within the PFZ eastwards from Kerguelen is expected to host high levels of productivity and marine resources that are able to sustain hundreds of thousands to millions of macaroni penguins. Interestingly, the wintering area highlighted for these birds from Kerguelen (mostly spanning over 70–120°E and 45–55°S) is encompassed within that of post-moult female Elephant seals *Mirounga leonina* from the same locality, another major diving predator of the Southern Oceans (Bailleul et al. 2010). This strengthens the hypothesis that these are very

profitable winter foraging areas for apex predators in this oceanic region.

There was a significant difference in the maximal range reached between the two study years, possibly due to individual differences in the sampled animals (as suggested by the difference in SD in both years, see Table 1). Nevertheless, the strong consistency in the post-breeding migration pattern obtained from Kerguelen birds suggests a long-term foraging strategy during the extended wintering period, which might be a general pattern in long-lived marine predators (Bradshaw et al. 2004, Phillips et al. 2005). According to Mueller & Fagan (2008), a species' use of memory mechanisms that assume prior knowledge of a target location is explained both by life-history traits and resource dynamics, which together shape population-level patterns. Resources with little spatial variability should facilitate sedentary ranges, whereas resources with predictable seasonal variation in spatial distributions should generate consistent migratory patterns, such as those obtained in this study. Consistent inter-breeding migratory patterns exhibited by macaroni penguins from Kerguelen in two successive years therefore suggests the existence of a highly profitable, predictable but maybe non-permanent foraging ground available to apex predators in the area located within the PFZ eastwards from Kerguelen during winter.

Inter-colony comparison

Latitudinal predictability of the winter distribution of macaroni penguins was highlighted previously (see above, 'Methodological comments' section). However, even if tracked birds globally spent about two thirds of their inter-breeding period within the PFZ, those from Crozet tended to be distributed more widely in latitude (Figs. 1 & 2), as previously suggested by their isotopic signature (Cherel et al. 2007). Macaronis from Crozet probably benefited from the greater width of the PFZ in the Crozet region (Fig. 1) allowing them to diversify their trip heading when compared to animals from Kerguelen. Nevertheless, it must be remembered that oceanic fronts are dynamic structures, with seasonal as well as inter-annual movements, and their location during winter is less-well documented than during summer (Belkin & Gordon 1996, Park et al. 2009).

Conversely, the longitudinal distribution of macaroni penguins during winter can be totally distinct at neighbouring breeding sites. Birds from Kerguelen and Crozet were totally segregated in their longitudinal range during the complete winter inter-breeding period, with individuals from Kerguelen heading eastwards and those from Crozet mostly departing in a south-westwards direction. Interestingly, this absolute segregation was not the result of two distant home-ranges, but rather appeared as a mutual exclusion leading to a spectacular tight juxtaposition (Fig. 1). However,

this pattern was mainly due to a single individual from Crozet which foraged between the two archipelagos during winter. Consequently, the area between the two archipelagos was virtually free of tracked birds during the interbreeding period. Why macaroni penguins did not forage there is difficult to interpret, but the most likely explanation may be because of unfavourable oceanographic conditions and consequent low abundance and/or availability of the main targeted marine resources in this area in winter, since animals from both colonies foraged at the same trophic level. Such spatial heterogeneity of prey in the southern Indian Ocean during winter is largely supported by the few studies that have been carried out outside the Austral summer, which strengthened the link with contrasted local oceanographic regimes (e.g. Pakhomov & Froneman 2000). However, the two Crozet birds that exhibited respectively a south-eastwards and eastwards trajectory, came back to breed in time and one of them showed a high body mass gain (data not shown). These results strongly suggest that marine secondary production during winter cannot be reliably inferred from surface chlorophyll concentrations, as CHLA levels were low within the highlighted foraging areas (Table 2). On the other hand, we cannot exclude the presence of penguins from other colonies in the area between Crozet and Kerguelen (see the 'Conclusion and perspectives' section below).

Finally, spatial segregation of marine populations and species (e.g. Grémillet et al. 2004, Cherel et al. 2007) is generally attributable to the evolution of niche shifts in order to reduce local competition that then increases an individual's probability of foraging success (Schoener 1986). Our study shows that two neighbouring populations of marine predators whose concomitant at-sea distribution are mutually exclusive (Fig. 1) can have the same trophic niche (Table 3). This strongly suggests parsimony in segregation mechanisms involved between parapatric organisms.

Stable isotopes

Taking into account the protein turnover rate in whole blood, the isotopic signature of macaroni penguins provided dietary information over the last 2–3 winter months at sea (Cherel et al. 2007). Geolocation analyses indicated that all the tracked birds began their return migration two months or less before they arrived back at the colony. Most birds returned to the colony with an approximately linear trajectory and with high travelling speeds (Fig. 3). Hence, the blood isotopic signature integrates the feeding ecology over the last weeks on the wintering areas and along the return pathway. Overall the three groups of tracked birds showed identical $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, which were similar to those of macaroni penguins previously sampled in 2002 at Kerguelen and Crozet Islands (Cherel et al. 2007, 2008). Such

consistency in the isotopic niche of consumers suggests little inter-annual variation in their trophic niche, which is in agreement with the consistent migratory behaviour of Kerguelen penguins that were tracked over two consecutive winters. Given this result, it is interesting that macaroni penguins from Kerguelen and Crozet had identical $\delta^{13}\text{C}$ values (reflecting their foraging habitat), even though they wintered in different areas. The Southern Ocean is marked by a latitudinal, not a longitudinal, $\delta^{13}\text{C}$ gradient at the base of the food chain that is reflected in consumers at higher trophic levels (Jaeger et al. in press). Hence, the spatial accuracy of consumer $\delta^{13}\text{C}$ values operates at the spatial scale of water masses (Cherel & Hobson 2007). Indeed, the $\delta^{13}\text{C}$ values of macaroni penguins are in agreement with both Kerguelen and Crozet birds foraging within the PFZ in winter.

GLS devices record valuable spatial information, but provide no indication of the feeding habits of the tracked birds. In spring, macaroni penguins arrive at the colony after a period of hyperphagia during which they build up large energy reserves in anticipation of their subsequent breeding fasts. The low blood $\delta^{15}\text{N}$ values at this time indicate that birds from Kerguelen and Crozet feed on low trophic-level prey during this critical period of their annual cycle (Cherel et al. 2007). It is likely that wintering macaroni penguins prey upon swarming crustaceans, including the euphausiids *Euphausia vallentini* and *Thysanoessa* spp. and the hyperiid amphipods *Themisto gaudichaudii* and *Primno macropa*. These pelagic crustaceans form the bulk of the food of the species in summer at both Kerguelen and Crozet (Ridoux 1994, Cherel et al. 2007, 2008). Since the macaroni penguin is a major seabird consumer (Brooke 2004), our study highlights the importance over winter of some sub-Antarctic crustaceans that have a trophic role similar to that of Antarctic krill *E. superba* further south, in high-Antarctic waters (Bocher et al. 2001).

Conclusion and perspectives

This study has compared the interbreeding distribution of 30 macaroni penguins from two successive years and two neighbouring breeding sites. It firstly revealed that macaroni penguins showed a strong inter-annual fidelity to their wintering site at the population level. Secondly, parapatric birds were completely segregated at sea during the same winter period. Finally, this study adds strength to the use of marine predators, such as seabirds, to investigate the distribution of pelagic resources during winter. Our study also highlights that the PFZ is a major feeding habitat of marine top predators during the winter period.

One exciting question is to know where other populations of macaroni penguins are similarly distributed and to what extent they are segregated. Studies from neighbouring colonies on Crozet and Kerguelen archipelagos, as well as from

neighbouring localities where numerous macaroni penguins also breed, such as at Heard Is. and at Prince Edward Is. (see Fig. 1), would reveal whether those animals mix with the animals reported here. In the same way, the winter food and feeding ecology of the huge population of macaroni penguins that breed in South Georgia (southern Atlantic Ocean) remains essentially unknown (but see Green et al. 2005), while these birds seem to distribute also in the PFZ during winter (BAS unpublished data). Such studies would allow us to refine our predictions about the spatial distribution of marine resources in winter within the Southern Ocean.

Macaroni penguins currently show a global decline, the causes of which are not well understood (Cresswell et al. 2008, Crawford et al. 2009, BirdLife International 2010). One important factor seems to be their body condition at the start of breeding, i.e. the level of body reserves accumulated during their winter inter-breeding trip (Crawford et al. 2006). The areas frequented during the inter-breeding period and the levels of secondary production encountered within these areas are probably key factors in this phenomenon. Therefore, in an era of rapid environmental change studies of such areas are urgent. Hence, future studies should focus on marine productivity in the areas used by wintering predators to better understand the recent decline of macaroni penguins.

Acknowledgements. The Ethics Committee of IPEV approved the field procedure. The authors thank H. Maheo, M. Berlincourt, Q. Delorme, A. Knochel, R. Perdriat, J. Nezan, S. Mortreux and Y. Charbonnier for their help in the field, and C. Péron, A. Goarant, M. Louzao, C. Cotté and M. Authier for their help and advice on analyses. The present work was supported financially and logistically by the ANR 07 Biodiv 'Glides', the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV, programmes no. 394, C.A. Bost, and 109, H. Weimerskirch), and the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

LITERATURE CITED

- Bailleul F, Authier M, Ducatez S, Roquet F, Charrassin JB, Chérel Y, Guinet C (2010) Looking at the unseen: combining animal bio-logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological niche of a deep diving predator. *Ecography* doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06034.x
- Ballard G, Toniolo V, Ainley DG, Parkinson CL, Arrigo KR, Trathan PN (2010) Responding to climate change: Adélie Penguins confront astronomical and ocean boundaries. *Ecology* 91:2056–2069
- Behrenfeld MJ, Falkowski PG (1997) Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol Oceanogr* 42:1–20
- Belkin IM, Gordon AL (1996) Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *J Geophys Res* 101:3675–3696
- BirdLife International (2004) Tracking ocean wanderers: the global distribution of albatrosses and petrels. BirdLife International, Cambridge
- BirdLife International (2010) Species factsheet: *Eudyptes chrysolophus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 2/7/2010
- Bocher P, Chérel Y, Labat JP, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 223:261–276
- Bost CA, Clerquin Y, Ropert-Coudert Y, Le Maho Y (2004) Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. *Mar Ecol Prog Ser* 283:293–297
- Bost CA, Georges JY, Guinet C, Chérel Y, Pütz K, Charrassin JB, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y (1997) Foraging habitat and food intake of satellite tracked king penguins during the austral summer at Crozet archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 150:21–33
- Bost CA, Thiebot JB, Pinaud D, Chérel Y, Trathan PN (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biol Lett* 5:473–476
- Bradshaw CJA, Hindell MA, Sumner MD, Michael KJ (2004) Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Anim Behav* 68:1349–1360
- Brooke, M de L (2004) The food consumption of the world's seabirds. *Proc R Soc Lond, B* 271:S246-S248
- Chérel Y, Ducatez S, Fontaine C, Richard P, Guinet C (2008) Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Mar Ecol Prog Ser* 370:239–247
- Chérel Y, Hobson KA (2007) Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 329:281–287
- Chérel Y, Hobson KA, Guinet C, Vanpé C (2007) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialisation in diving predators from the Southern Ocean. *J Anim Ecol* 76:826–836
- Clark CW, Mangel M (1984) Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *Am Nat* 123:626–641
- Clarke A (1988) Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comp Biochem Physiol B* 90:461–473
- Crawford RJM, Dyer BM, Cooper J, Underhill LG (2006) Breeding numbers and success of *Eudyptes* penguins at Marion Island, and the influence of mass and time of arrival of adults. *CCAMLR Sci* 13:175–190
- Crawford RJM, Whittington PA, Upfold L, Ryan P, Petersen SL, Dyer BM, Cooper J (2009) Recent trends in numbers of four species of penguins at the Prince Edward Islands. *Afr J Mar Sci* 31:419–426
- Cresswell KA, Wiedenmann J, Mangel M (2008) Can macaroni penguins keep up with climate- and fishing-induced changes in krill? *Polar Biol* 31:641–649
- Croxall JP, Prince ED (1980) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linn Soc* 14:103–131
- Deagle BE, Gales NJ, Hindell MA (2008) Variability in foraging behaviour of chick-rearing macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* and its relation to diet. *Mar Ecol Prog Ser* 359:295–309
- Dingle D, Drake VA (2007) What is Migration? *BioScience* 57:113–121
- Egevang C, Stenhouse IJ, Phillips RA, Petersen A, Fox JW, Silk JRD (2010) Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:2078–2081
- Fieberg J, Kochanny CO (2005). Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *J Wildl Manage* 69:1346–1359
- Fretwell SD, Lucas HJ Jr (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor* 19:16–36
- Furness RW, Camphuysen CJ (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *J Mar Sci* 54:726–737
- Green JA, Boyd IL, Woakes AJ, Warren NL, Butler PJ (2005) Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 296:183–196
- Grémillet D, Dell’Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from

- neighbouring colonies. *Mar Ecol Prog Ser* 268:265–279
- Grémillet D, Lewis S, Drapeau L, van Der Lingen CD, Huggett JA, Coetzee JC, Verheye HM, Daunt F, Wanless S, Ryan PG (2008) Spatial match–mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *J Appl Ecol* 45:610–621
- Grémillet D, Wilson RP, Wanless S, Chater T (2000) Blackbrowed albatrosses, international fisheries and the Patagonian Shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 195:269–280
- Hardy AC (1936) Plankton ecology and the hypothesis of animal exclusion. *Proc Limnol Soc*, Session 1935-6 2:64–70
- Hill RD (1994) Theory of geolocation by light levels. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds) *Elephant seals: population ecology, behaviour and physiology*. University of California Press, Berkeley
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22:417–427
- Jaeger A, Lecomte V, Weimerskirch H, Richard P, Chereil Y (in press) Seabird satellite tracking validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Rapid Comm Mass Spectrom*
- Mueller T, Fagan WF (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117:654–664
- Murphy RC (1936) *Oceanic birds of South America*. American Museum of National History, Macmillan, New York
- Pakhomov EA, Froneman PW (2000) Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997. *Polar Biol* 23:410–419
- Park YH, Vivier F, Roquet F, Kestenare E (2009) Direct observations of the ACC transport across the Kerguelen Plateau. *Geophys Res Lett* 36:L18603
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Bennett VJ (2005) Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* 86:2386–2396
- Pocklington R (1979) An oceanographic interpretation of seabird distributions in the Indian Ocean. *Mar Biol* 51:9–21
- R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria
- Raya Rey A, Trathan PN, Schiavini A (2007) Inter-annual variation in provisioning behaviour of Southern Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Staten Island, Argentina. *Ibis*, 149:826–835
- Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar Ornithol* 22:1–192
- Ropert-Coudert Y, Kato A, Poulin N, Grémillet D (2009) Leg-attached data loggers do not modify the diving performances of a foot-propelled seabird. *J Zool* 279:294–297
- Ropert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front Ecol Environ* 3:437–444
- Schoener TW (1986) Resource partitioning. In: Kikkawa J, Anderson DJ (eds) *Community ecology pattern and process*. Blackwell, Carlton
- Stahl JC, Derenne P, Jouventin P, Mouglin JL, Teulière L, Weimerskirch H (1985) Le cycle reproducteur des gorfous de l'archipel Crozet: *Eudyptes chrysolophus*, le Gorfou macaroni et *Eudyptes chrysocome*, le Gorfou sauteur. *Oiseau Rev Fr Ornithol* 55:27–43
- Thiebot JB, Pinaud D (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. *Endang Species Res* 10:341–353
- Timmermans KR, van der Woerd HJ, Wernand MR, Sliting M, Uitz J, de Baar HJW (2008) In situ and remote-sensed chlorophyll fluorescence as indicator of the physiological state of phytoplankton near the Isles Kerguelen (Southern Ocean). *Polar Biol* 31:617–628
- Trathan PN, Green C, Tanton J, Peat H, Poncet J, Morton A (2006) Foraging dynamics of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia during brood-guard. *Mar Ecol Prog Ser* 323:239–251
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. *Ibis* 115:517–534
- Warham J (1975) *The Crested Penguins*. In: Stonehouse B (ed) *The biology of penguins*. Macmillan, London
- Weavers BW (1992) Seasonal foraging ranges and travels at sea of little penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. *Emu* 91:302–317
- Williams TD, Croxall JP (1991) Annual variation in breeding biology of macaroni penguins, *Eudyptes chrysolophus*, at Bird Island, South Georgia. *J Zool* 223:189–202
- Wilson RP (1995) Foraging ecology. In: Perrins CM, Bock WJ, Kikkawa J (eds) *The Penguins*. Oxford University Press, Oxford
- Wilson RP, Ducamp JJ, Rees G, Culik BM, Niekamp K (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Priede IM, Swift SM (eds) *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Howard, Chichester
- Woehler EJ (1993) The distribution and abundance of Antarctic and sub-Antarctic penguins. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge
- Wood AG, Naef-Daenzer B, Prince PA, Croxall JP (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *J Avian Biol* 31:278–286

TABLES

Table 1. *Eudyptes chrysolophus*. Winter migration parameters for tracked birds from Kerguelen (2006 and 2007) and Crozet (2007). In each column, number of individuals is given between brackets. Values are mean \pm SD

		Departure date (dd/mm)	Return date (dd/mm)	Days at sea (d)	Min. distance travelled (km)	Max. range from colony (km)
Kerguelen 2006	All (12)	19/04 \pm 14	24/10 \pm 6	189 \pm 15	10431 \pm 1278	2417 \pm 1008
	Males (7)	20/04 \pm 16	19/10 \pm 6	185 \pm 16	10229 \pm 1060	2331 \pm 1019
	Females (5)	19/04 \pm 13	30/10 \pm 3	194 \pm 13	10714 \pm 1622	2536 \pm 1099
Kerguelen 2007	All (7)	19/04 \pm 5	22/10 \pm 5	187 \pm 9	9782 \pm 1111	1597 \pm 485
	Males (3)	15/04 \pm 4	21/10 \pm 3	185 \pm 9	9194 \pm 457	1871 \pm 611
	Females (4)	21/04 \pm 5	23/10 \pm 6	189 \pm 7	10223 \pm 1312	1392 \pm 302
Crozet 2007	All (11)	30/04 \pm 1	31/10 \pm 5	184 \pm 5	8772 \pm 789	1196 \pm 462
	Males (4)	30/04 \pm 2	28/10 \pm 8	181 \pm 7	8930 \pm 1205	1241 \pm 328
	Females (7)	30/04 \pm 1	01/11 \pm 2	185 \pm 3	8682 \pm 536	1170 \pm 547

Table 2. *Eudyptes chrysolophus*. Winter environmental variables within (a) respective available habitat and (b) three kernel density contours of tracked birds from Kerguelen (2006 and 2007) and Crozet (2007), during the month when the mean travel speed of individuals was lowest (SST: sea-surface temperature, SSTA: sea-surface temperature anomaly, CHLA: sea-surface chlorophyll *a* concentration, MLD: mixed-layer depth, EKE: eddy kinetic energy), Area: total area within the kernel density contours. Values are mean \pm SD

(a)										
	Bathymetry (m)	Bathymetry gradient	SST ($^{\circ}$ C)	SST gradient	SSTA ($^{\circ}$ C)	CHLA ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	EKE ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$)	MLD (m)	Area (km^2)	
KERGUELEN 2006	3790 \pm 955	0.13 \pm 0.14	2.3 \pm 1.1	0.92 \pm 2.60	-0.07 \pm 0.48	0.16 \pm 0.07	171 \pm 232	155 \pm 30	9 809 442	
KERGUELEN 2007	3604 \pm 982	0.16 \pm 0.17	3.1 \pm 0.9	0.77 \pm 4.52	-0.16 \pm 0.47	0.18 \pm 0.03	186 \pm 257	155 \pm 35	8 812 761	
CROZET 2007	3839 \pm 1173	0.17 \pm 0.16	3.1 \pm 0.8	0.37 \pm 4.62	-0.15 \pm 0.50	0.19 \pm 0.03	179 \pm 264	149 \pm 26	7 274 024	
(b)										
Kernel density contour	Bathymetry (m)	Bathymetry gradient	SST ($^{\circ}$ C)	SST gradient	SSTA ($^{\circ}$ C)	CHLA ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	EKE ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$)	MLD (m)	Area (km^2)	
KERGUELEN 2006	95%	3209 \pm 860	0.17 \pm 0.20	5.5 \pm 2.3	0.37 \pm 0.14	0.02 \pm 0.52	0.17 \pm 0.05	167 \pm 34	201 \pm 223	2 281 876
	75%	3216 \pm 654	0.18 \pm 0.23	4.6 \pm 1.7	0.42 \pm 0.13	-0.03 \pm 0.46	0.16 \pm 0.04	156 \pm 22	163 \pm 155	1 320 166
	50%	3197 \pm 580	0.10 \pm 0.13	4.1 \pm 1.2	0.44 \pm 0.11	-0.09 \pm 0.36	0.16 \pm 0.04	156 \pm 18	149 \pm 141	708 168
KERGUELEN 2007	95%	3524 \pm 341	0.14 \pm 0.19	4.4 \pm 1.6	0.45 \pm 0.11	-0.02 \pm 0.65	0.16 \pm 0.04	168 \pm 30	270 \pm 247	1 119 081
	75%	3690 \pm 336	0.14 \pm 0.19	3.5 \pm 0.9	0.49 \pm 0.11	-0.22 \pm 0.59	0.16 \pm 0.03	159 \pm 20	315 \pm 259	524 569
	50%	3754 \pm 322	0.19 \pm 0.23	3.2 \pm 0.7	0.49 \pm 0.13	-0.21 \pm 0.64	0.16 \pm 0.03	152 \pm 20	371 \pm 324	227 313
CROZET 2007	95%	3572 \pm 988	0.17 \pm 0.15	3.8 \pm 2.1	0.45 \pm 0.19	-0.18 \pm 0.52	0.18 \pm 0.03	120 \pm 25	184 \pm 275	2 168 219
	75%	3455 \pm 1012	0.15 \pm 0.13	3.4 \pm 1.5	0.40 \pm 0.17	-0.22 \pm 0.35	0.18 \pm 0.03	121 \pm 25	140 \pm 262	1 206 509
	50%	3336 \pm 1019	0.14 \pm 0.13	3.6 \pm 1.1	0.35 \pm 0.09	-0.18 \pm 0.29	0.18 \pm 0.03	116 \pm 24	92 \pm 172	629 483

Table 3. *Eudyptes chrysolophus*. Stable isotopic signature of whole blood from tracked birds on their spring return to the breeding colonies. Values are mean \pm SD

Locality	n	Blood $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Blood $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C/N
Kerguelen 2006	14	-21.4 \pm 0.3	7.6 \pm 0.6	3.5 \pm 0.2
Kerguelen 2007	7	-21.6 \pm 0.3	7.4 \pm 0.3	3.5 \pm 0.1
Crozet 2007	10	-21.6 \pm 0.7	7.5 \pm 0.8	3.4 \pm 0.2

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. *Eudyptes chrysolophus*. At-sea distribution of macaroni penguins during the winter inter-breeding period for birds from two colonies, one at Kerguelen (2006: red colour, and 2007: yellow colour) and one at Crozet (green colour) in the southern Indian Ocean. Depth contours are displayed in the background. The 95 % (thin lines) and 50 % (bold lines) kernel density contours are also displayed. Within the inset boxes (one for each study site and year) two representative interpolated tracks are shown. The black lines represent the mean positions of the oceanographic fronts, from north to south the Southern boundary of the Subtropical Front (SSIF), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF), and the Southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SACC)

Fig. 2. *Eudyptes chrysolophus*. Proportions of locations in the different water masses for tracked birds from Kerguelen (2006 and 2007) and Crozet (2007). SAZ, PFZ and AZ indicate the Subantarctic, Polar Frontal and Antarctic zones, respectively. Values are mean \pm SD. Absolute number of locations was 4712, 2606 and 4083 for Kerguelen 2006, Kerguelen 2007 and Crozet 2007, respectively

Fig. 3. *Eudyptes chrysolophus*. Mean monthly deviation from mean trip speed of the tracked individuals from Kerguelen (2006 and 2007) and Crozet (2007). Values are mean \pm SD

Fig. 4. *Eudyptes chrysolophus*. Monthly temperatures recorded by GLS devices during the inter-breeding dispersal of macaroni penguins from Kerguelen in 2006 and 2007, and from Crozet in 2007. Symbols of the same shape indicate the same origin for the birds; the same colour indicates same year. In each month, values not sharing the same superscript letter are significantly different. The low numbers of tracked individuals in November precluded any statistical comparisons. Values are mean \pm SD

FIGURES

Fig. 1.

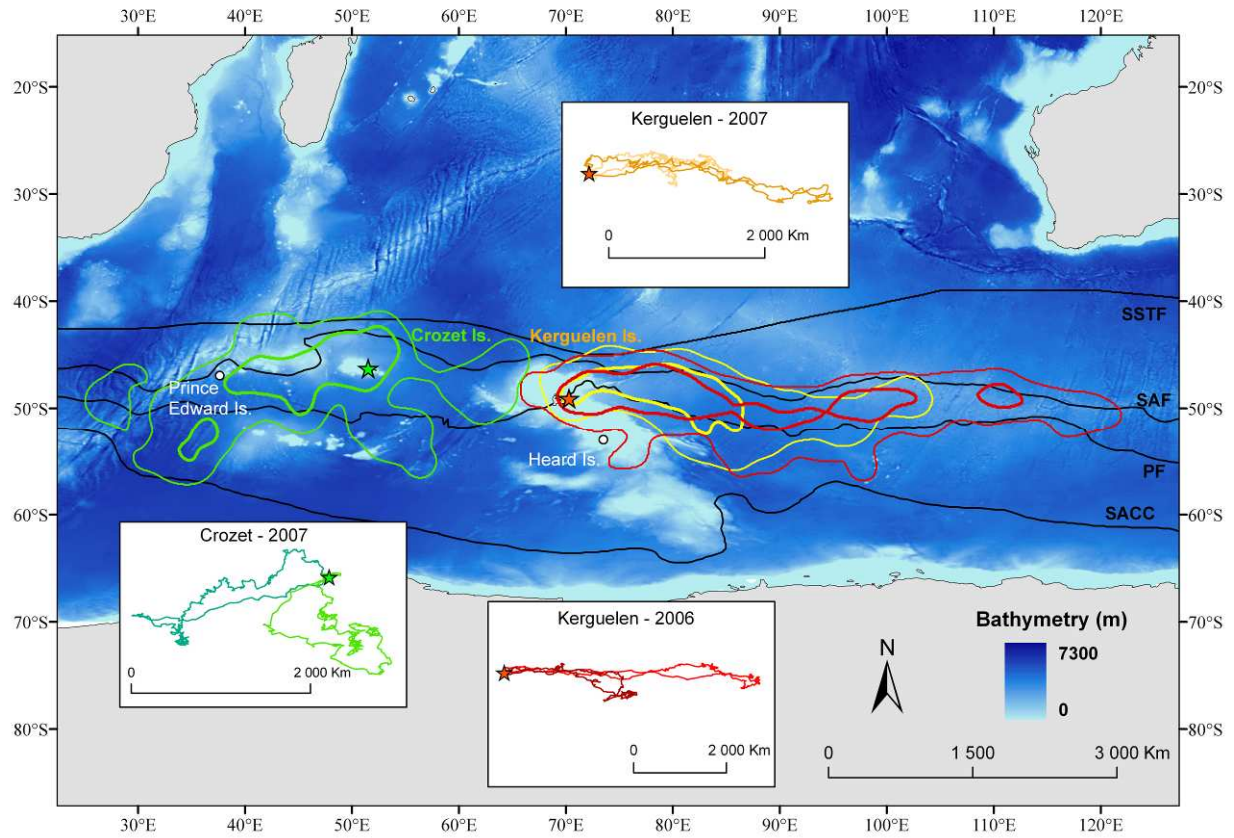


Fig. 2.

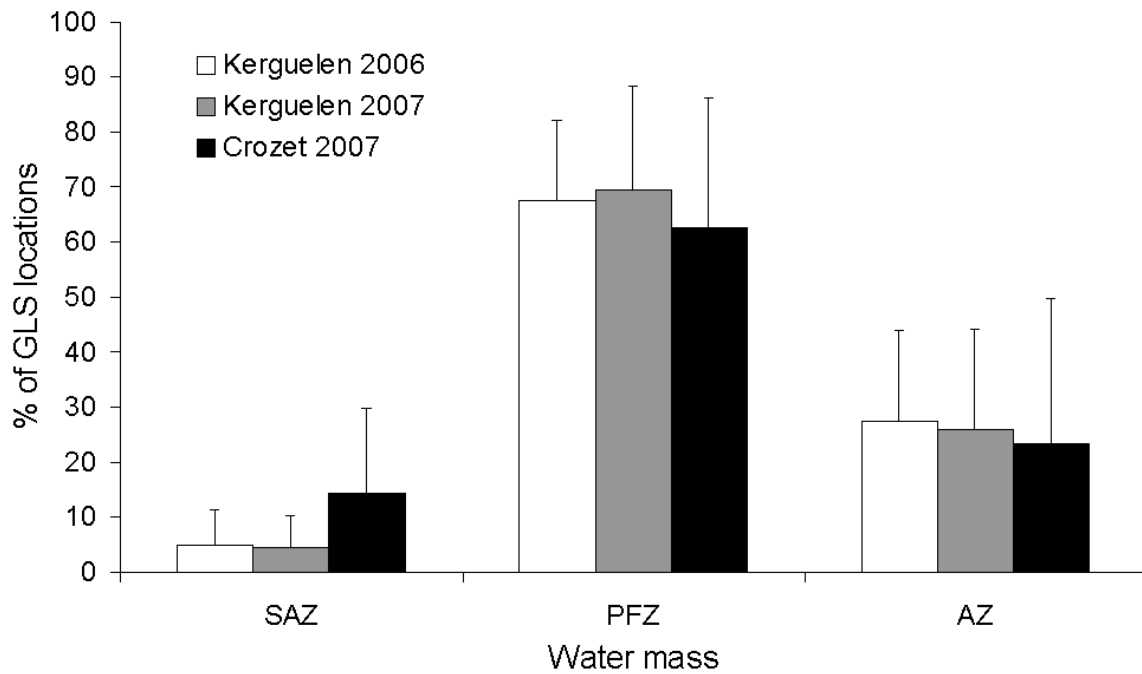


Fig. 3.

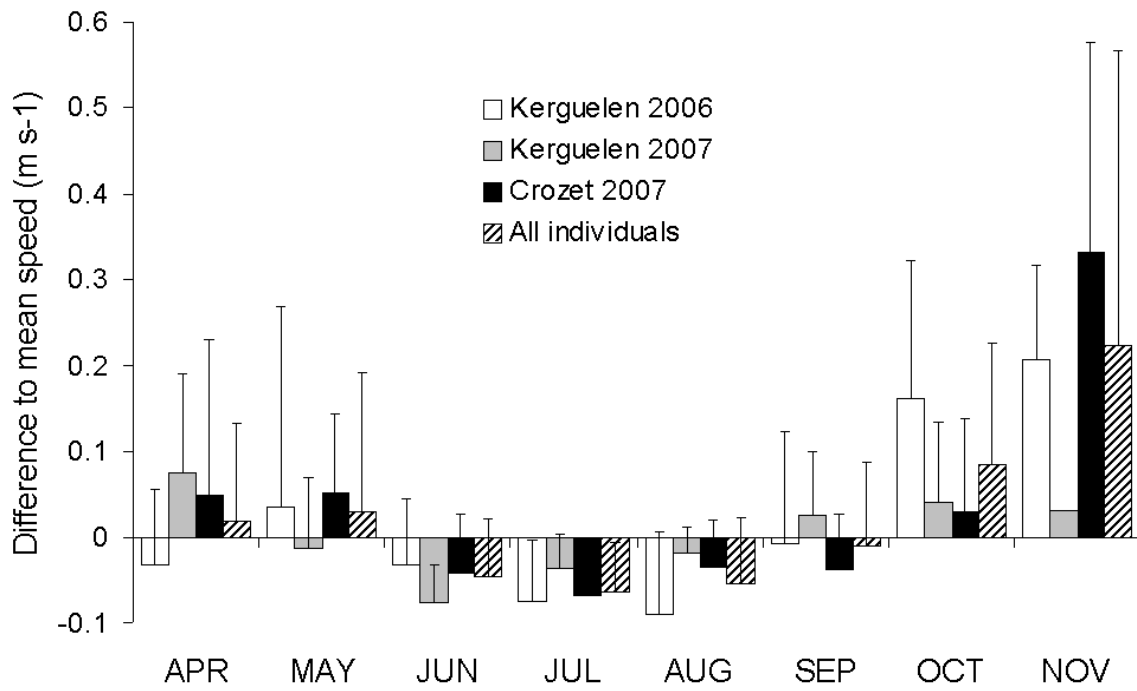
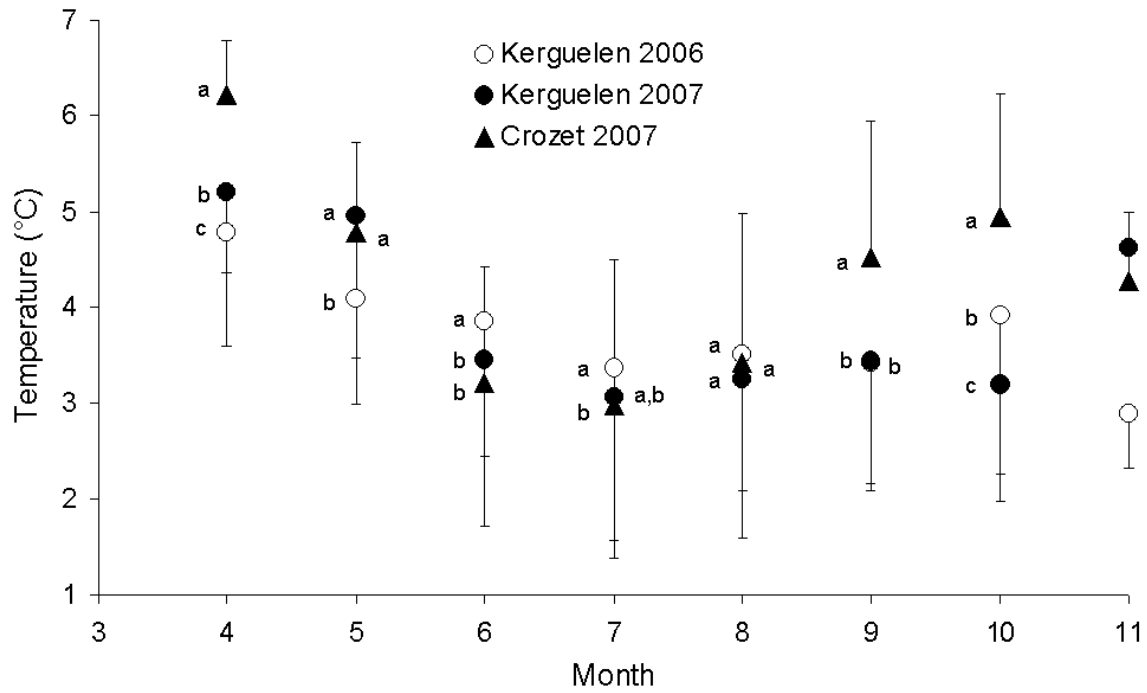


Fig. 4.



Annexe A4

Winter tracking of rockhopper penguins shows population-scale foraging segregation for an oceanic seabird during the inter-breeding period

JEAN-BAPTISTE THIEBOT, YVES CHEREL, PHILIP N. TRATHAN* and CHARLES-ANDRÉ BOST

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UPR 1934 du CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

**British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK*

Correspondence: Jean-Baptiste Thiebot, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UPR 1934 du CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France. Tel : +33 5 49 09 78 69. Fax: +33 5 49 09 65 26. E-mail: thiebot@cebc.cnrs.fr

Key-words: resource partitioning, niche theory, habitat use, stable isotopes

Running headline: segregation in non-breeding marine predators

Summary

1. Many animals, including seabirds, are no longer central-place foragers outside the breeding season. At such times they are expected to disperse and forage over larger areas than when constrained by breeding. This period therefore provides an opportunity to study possible large-scale segregation mechanisms, predicted by niche theory and thought to mitigate competition.

2. We compared the at-sea distribution of three different populations of rockhopper penguins from the southern Indian Ocean, within the same inter-breeding period (austral winter 2007). We investigated their migration schedule, habitat use and trophic ecology in order to reveal segregation mechanisms in time, space and diet, using both light-based geolocation tracking and stable isotope analysis (blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values). We considered this at three different levels: between individuals within populations, between neighbouring populations of the same species (the eastern rockhopper penguins *Eudyptes filholi* from Crozet and Kerguelen), and between neighbouring populations of closely-related species (the eastern and northern rockhopper penguins *E. moseleyi* from Amsterdam).

3. The three populations showed large-scale inter-breeding movements (mean maximum range from 946 ± 264 to 2520 ± 635 km) within the southern Indian Ocean. Penguins foraged over deep oceanic waters (3000–3500 m) near the Subantarctic Front, without returning to their colony during the whole inter-breeding period. Coherent patterns were observed within each population, generally with no marked sexual or individual strategies. Only the Kerguelen birds that had to contend with both spatial and temporal overlap with their neighbouring populations showed significant individual strategies.

4. Population-level comparisons revealed total spatial segregation between the neighbouring populations of eastern rockhopper penguins. Their identical blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values indicated that birds from Crozet and Kerguelen nevertheless foraged in similar habitats and at the same trophic level (crustacean-eaters). In contrast, neighbouring populations of sibling species (eastern and northern rockhoppers) showed marked spatial overlap in distribution, but with a temporal delay of *c.* 2 months in migration, enabling them to effectively avoid significant overlap.

5. Our results highlight population-level resource partitioning for rockhopper penguins from neighbouring localities. Differential prey distribution/availability, contrasted hydrological context and existence of divergent cultural effects potentially explain such patterns.

Introduction

Between two successive breeding periods, most central-place foraging animals are no longer constrained to their breeding grounds. They migrate or disperse to reach areas favourable to replenish their energetic reserves, where they may also face strong environmental constraints that may severely affect specific demographic categories, especially, for example, breeders (Fretwell 1972). In seabirds

this inter-breeding period has received little attention, even though it is of crucial importance in an organisms' life-cycle. This is probably because animals are difficult to study whilst at sea (e.g. Bost *et al.* 2009). The complexity in studying individuals during this period makes investigation of their habitat use equally difficult. Seabirds foraging strategies at this time have consequently been inadequately described, and have mostly focused on

coastal and neritic species (Grémillet *et al.* 2000): oceanic species remain elusive and challenging to study. The distribution of oceanic seabirds at this time should nevertheless reflect adaptive strategies developed to mitigate potentially high levels of competition that might occur otherwise between individuals from the same population or from neighbouring populations, particularly as this is a time when food availability is thought to be low (Croxall 1984). Direct at-sea surveys may give valuable overviews of year-round habitat use for far-ranging seabirds. However, such methods suffer from important sampling issues (reviewed in Tasker *et al.* 1984), including the unknown origin and breeding status of individuals observed, and low detection probabilities for some animals such as penguins.

In this study we focus on the inter-breeding exodus of three populations of rockhopper penguins *Eudyptes* spp. in the southern Indian Ocean. Rockhopper penguins have been taxonomically reviewed and split into three species (Banks *et al.* 2006). They are among the most widespread, abundant, but rapidly declining avian predators in the Southern Ocean (BirdLife International 2010). It is thought probable that the areas frequented and the conditions experienced during their inter-breeding period will offer insights into understanding their decline (Crawford *et al.* 2006). Nevertheless, very little is known about their inter-breeding movements: at-sea observations are rare (Enticott 1986; Gartshore 1987) and (partial) winter tracking in the southern Atlantic has only been carried out for two populations of *E. chrysocome* Forster, 1781 (Pütz *et al.* 2002; Raya Rey *et al.* 2007a).

Our objectives were therefore to investigate the migratory movements and schedules of rockhopper penguins, including their habitat use and trophic ecology during their inter-breeding period, in order that we could quantify the wintering trophic niche of neighbouring populations. Recognising that an ecological niche is an hyper-volume delineated by biological and physical environmental variables (Hutchinson 1957), our objectives were to elucidate whether segregation mechanisms occur during the inter-breeding period (1) at the level of individuals within a given population, (2) between neighbouring populations of the same species, namely two populations of the eastern rockhopper penguin *E. filholi* Hutton, 1878, from Crozet and Kerguelen, and/or (3) between neighbouring populations of sibling species, namely eastern rockhoppers from Kerguelen and northern rockhopper *E. moseleyi* Mathews & Iredale, 1921 from Amsterdam Island. At the population level, it has been shown that seabirds generally exhibit highly coherent at-sea distribution patterns from a given colony (e.g. Phillips *et al.* 2005), due to better food localisation and exploitation (Ward & Zahavi 1973; Clark & Mangel 1984), and possible cultural effects (e.g. Grémillet *et al.* 2004). On the other

hand, divergent patterns have been found between neighbouring localities (Grémillet *et al.* 2004; Trathan *et al.* 2006). Our first prediction was therefore that within each population, little individual specialisation would exist during the inter-breeding period, and hence mitigation of intra-specific competition would occur through widening of ecological niches in comparison with the breeding period (Schoener 1986; Cherel *et al.* 2007), and/or through the location and exploitation of profitable feeding grounds that could host the entire population (Fretwell & Lucas 1970). We also predicted that there would be only minimal spatial overlap in wintering grounds for parapatric populations, which presumably have similar migration schedules and trophic ecology, thus minimizing any potential competition. Finally, we predicted that spatial overlap could occur between neighbouring populations of sibling species, as segregation mechanisms already operate in their trophic (Tremblay & Cherel 2003) and breeding ecology (Warham 1975).

Our study was facilitated by recent technological developments in miniaturized light-based geolocation loggers (Wilson *et al.* 1992; Hill 1994; Phillips *et al.* 2004), and stable isotope analysis of animal tissues (Kelly 2000; Cherel *et al.* 2007) enabling us to study penguin ecology at-sea over extended periods and areas. Importantly, we had the unique opportunity to study all three neighbouring populations during the same year.

Materials and methods

STUDY SPECIES AND SITES

Our three rockhopper penguin study populations breed in the southern Indian Ocean. This oceanic region is strongly influenced by the Antarctic Circumpolar Current (ACC), flowing eastward and comprising a latitudinal succession of water masses separated by narrow oceanographic fronts (Belkin & Gordon 1996; Park *et al.* 2009). From north to south the fronts comprise the Subtropical Front (delimited here by its northern and southern limits: NSTF and SSTF, respectively), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF) and the southern boundary of the ACC (SACC). These fronts delimit four water masses in the study area: from north to south, the Subtropical Zone (STZ, between the NSTF and SSTF), the Subantarctic Zone (SAZ, between the SSTF and SAF), the Polar Frontal Zone (PFZ, between the SAF and PF) and the Antarctic Zone (AZ, south the PF). It has long been recognised that these fronts are dynamic structures, showing seasonal as well as inter-annual variability in flow and position, also that their position during winter is much less well characterised than during summer (Belkin & Gordon 1996; Park *et al.* 2009).

Rockhopper penguins are small (*c.* 55 cm long, body mass: 2.13–3.8 kg, Williams 1995) and sexually dimorphic (Warham 1975) penguins. The eastern rockhopper penguin populations we studied breed on the Crozet and Kerguelen subantarctic archipelagos, two localities where respectively

about 120,000–150,000 and 150,000–200,000 individuals breed each year (Jouventin, Stahl & Weimerskirch 1988). The northern rockhopper penguin breeds on a few southern subtropical islands, and the population we studied occurs on Amsterdam Island, where *c.* 50,000 individuals breed (Guinard, Weimerskirch & Jouventin 1998). The two sibling species apparently show a very similar ecological niche, and previous studies have revealed that they principally feed on neritic and oceanic macro-zooplankton in summer, with the northern species having a more complex diet including small fish and squid (Tremblay & Chérel 2003). Their breeding cycles (Warham 1975; Duroselle & Tollu 1977; Stahl *et al.* 1985) differ in that the northern species lays eggs two months earlier and has a breeding season *c.* 50 d longer than the eastern rockhopper penguin (*i.e.*, from late-July to mid-March compared with mid-November to mid-May, respectively).

TRACKING TECHNIQUE

All three populations were studied during the same inter-breeding season corresponding to the austral winter in 2007. To track the animals during this entire period with minimal disturbance, we used miniaturized MK4 geolocators (British Antarctic Survey, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK) attached to specially designed leg-bands, following Bost *et al.* (2009). These loggers record time and light level, from which times of dawn and dusk and day length can be derived, allowing estimates of geographic position (Wilson *et al.* 1992; Hill 1994). The loggers also record local seawater temperature, allowing latitude to be estimated (given the strong zonal structure of the ACC) during periods when it was difficult to estimate latitude from light level, such as during the equinoxes. Twenty-two moulting birds (11 males and 11 females, sex was determined using bill morphometrics) were equipped at Crozet (Possession Island) and 20 (10 males and 10 females) at Kerguelen (Mayès Island) in May 2007, as were 20 (14 males and six females) at Amsterdam in late February 2007.

Following Chérel *et al.* (2007), animals were sampled on recapture to determine the carbon and nitrogen stable isotope signatures in whole blood. These $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values allowed foraging zone and trophic level to be estimated for the months preceding sampling, corresponding to the end of the inter-breeding period. We also sampled control birds (*i.e.*, those not carrying a device) when they returned to land ($n = 3, 20, 12$ at Crozet, Kerguelen and Amsterdam, respectively). Tracked and control birds were also weighed at first capture in autumn and at recapture in spring to estimate their relative body condition.

ANALYSE OF TRACKS: DESCRIPTION AND COMPARISON

Geolocation data were analyzed following the methods of Thiebot & Pinaud (2010) allowing us to

estimate the most probable migration pathways of individuals, using the package ‘Trip Estimation’ in R 2.9.0 (R Development Core Team 2009). We specified a mean speed of $2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ to constrain movement estimates, following Raya Rey *et al.* (2007). Two fixes per day (one every 12 h) were produced along each track. Tracks were described and compared using a common set of parameters. These comprised (a) the start/end date of migration (corresponding to the first and last water temperature sensor record from each logger) allowing us to calculate the time spent at sea; (b) the minimum distance travelled; (c) the maximum distance reached from the colony (hereafter called the ‘maximum range’); and (d) the proportion of time spent in different water masses, this was calculated from the location estimates. Values are expressed as means \pm standard deviation (SD). Parametric (ANOVA, *t*-test) and non-parametric (Kruskal-Wallis and Wilcoxon rank sum tests) statistical tests were used to detect significant differences among localities and/or sexes; the significance probability threshold used was set at $P = 0.05$. The variance of parameters measured at the population level gave an indication of individual specialisation. Spatial overlap for the population home-ranges between different breeding localities was evaluated from overlap of the 95 % kernel density contour (Wood *et al.* 2000). The R package ‘adehabitat’ was used for kernel calculations, we consistently used a smoothing parameter (search radius) of $h = 2^\circ$, as recommended for such data (BirdLife International 2004). We used the function ‘kerneloverlap’ in this package to estimate home-range overlap, using the method ‘Utilization Distribution Overlap Index’ (UDOI), as recommended by Fieberg & Kochanny (2005). A theoretical overlap was also investigated to compare with our data. This was made by simulating an opposite bearing for trips. In this simulated situation, only longitude was modified in order to conserve the thermal preferendum of the species (*i.e.*, latitude); we then calculated the respective overlaps with the simulated population distribution.

HABITAT USE DURING INTER-BREEDING PERIOD

Core use of the inter-breeding period was distinguished from outward and inward migration in order that we could better characterize the main foraging areas targeted by penguins. To achieve this, the temporal resolution over which to consider ‘wintering’ had to be evaluated as the trade-off between periods adequate to describe significant habitat use, but not so long that temporal merging and homogenisation of habitat parameters occurred. Changes in the mean travel speed of animals should facilitate this, allowing us to distinguish between migration and wintering. This is based on the premise that periods of intense prey search can be detected via a decreased mean travel speed along a track, or an increased time spent searching per

sector or path sinuosity (Weavers 1992). Given the spatial resolution of locations obtained using geolocation techniques (Phillips *et al.* 2004; Thiebot & Pinaud 2010) and the expected degree of environmental variability in the study region (Clarke 1988), we used monthly mean travel speed to distinguish migration phases from core winter habitat use (see Bost *et al.* 2009). Due to the relative inaccuracy of geolocation techniques (180 km, Phillips *et al.* 2004), sinuosity was not investigated in this analysis.

The environmental characteristics of the marine habitats used by birds were extracted from the areas corresponding to the 95, 75 and 50% kernel density contours for each of the three populations. The environmental variables investigated were bathymetry (BATHY) and its gradient (BATHYG), sea-surface temperature (SST) and its gradient (SSTG), SST anomalies (SSTA), sea-surface chlorophyll *a* concentration (CHLA), mixed-layer depth (MLD) and eddy kinetic energy (EKE). The spatial grid of these variables was 1° in accordance with the geolocation technique accuracy, and the temporal resolution selected for dynamic variables was one month. These spatial data were obtained from the NOAA's ETOPO

(http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/gdas/gd_designagr.id.html?dbase=GRDET2), the Bloomwatch 180 (<http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowserWW180.jsp>), the AVISO (<http://las.aviso.oceanobs.com/las/servlets/dataset>) and the LOCEAN (<http://www.locean-ipsl.upmc.fr/~cdblod/ml.d.html>) websites. MLD was a mean of the annual data obtained since 1941. Differences between core winter areas (50% density contours) for mean values of each environmental variable were determined using Tukey's 'Honest Significant Difference' multiple comparison of means method, with a 95% family-wise confidence level. Concurrent temperature records (accuracy: 0.5 °C) made directly by the loggers were also used.

Results

GLS devices were recovered when rockhopper penguins returned to their colonies at the beginning of the next breeding season. Logistic constraints restricted the period over which field workers were able to recapture birds at the start of the following breeding season; thus just five, seven and eight days were available at Crozet, Kerguelen and Amsterdam, respectively. Consequently, only minimal recovery rates were achieved; these were 55% at Crozet (12/22), 70% at Kerguelen (14/20), and 65% at Amsterdam (13/20). Finally, data could only be extracted successfully from 11 loggers from Crozet (five from males, six from females), 14 from Kerguelen (nine from males, five from females) and 11 from Amsterdam (seven from males, four from females).

OVERVIEW OF TRACKS

The global at-sea distribution of our study rockhopper penguins is shown in Fig. 1 using kernel density contours. This shows large-scale movement of all birds over deep oceanic waters without any return to land (including to their breeding colonies) during the whole inter-breeding period. Rockhopper penguins did not move outside the southern Indian Ocean in winter. No bird went north of the NSTF, and very few location estimates occurred south of the PF. Individuals from Crozet all departed westwards or north-westwards, crossing the area encompassing the Prince Edward Islands to reach the edge of the Southwest Indian Ridge, after which birds moved slowly with the main eastward flow of the ACC along the SAF, north of the Crozet region. In contrast, individuals from Kerguelen all headed eastwards to the Southeast Indian Ridge. They moved in a direct, linear manner and over a wider scale, when compared to birds from Crozet. Of the Kerguelen birds, five (two female and three male) showed a more north-easterly dispersal and reached the STZ. Individuals from Amsterdam all headed southeast in a very coherent pattern, along the Southeast Indian Ridge, after which they moved eastwards, with the majority south of the SSTF, before returning to their colony. Generally, tracked individuals from Amsterdam and Kerguelen showed a spatial overlap during their winter migration, while birds from Crozet foraged in a distinct area. No differences between sexes were found in the spatial habitat use of any of the three populations.

TIMING AND STATISTICS OF MIGRATION

In keeping with their normal breeding chronology, birds from Crozet and Kerguelen departed later from their breeding colonies than did those from Amsterdam; this was later by *c.* 2 months, without difference between sexes (see Table 1). On their return, birds from Crozet arrived about 17 d before those from Kerguelen. In these two populations, males came back on average 1 week earlier than females. Time spent at sea therefore tended to be longer for females than for males (t tests, $P = 0.06$ and $P = 0.006$, for birds from Crozet and Kerguelen, respectively). The population from Amsterdam was the first to leave the colony after moult was complete, with females departing after males. This population was also the first to come back to land, with males arriving about 10 days before females. No differences in time spent at sea were detected between sexes (Wilcoxon test, $P > 0.77$). Overall, the mean time spent at sea differed significantly between the three populations (Kruskal-Wallis $X^2_2 = 30.3$, $P < 0.0001$): it was greatest for Kerguelen birds and least for Amsterdam birds for which it was 2 mo shorter. The minimum distance travelled during the whole trip (see Table 1) was also greatest for Kerguelen birds, and shortest for Amsterdam birds (ANOVA, $F_2 = 60.9$; $P < 0.0001$), but was not significantly different between sexes in any locality (statistics not shown). The maximum range reached from the

colony was also the greatest at Kerguelen, but smallest at Crozet (ANOVA, $F_2 = 33.8$; $P < 0.0001$) and was not significantly different between sexes for any locality (statistics not shown).

In considering the proportion of time spent in each ocean water mass, individuals from Crozet spent the greatest proportion of time in the SAZ and PFZ. Only one individual went into the STZ, and none to the AZ. The birds from Kerguelen also spent the majority of their time in the SAZ, though they spent less time in the PFZ. Three birds from Kerguelen also reached the AZ. The Kerguelen birds that headed eastwards used the STZ significantly less and the SAZ and the PFZ significantly more than those that had a more northwards heading (see Fig. 2; *t* tests, STZ: $t_4 = -6.23$, $P = 0.003$, SAZ: $t_{8,30} = 3.12$, $P = 0.014$ and PFZ: $t_{11,9} = 3.74$, $P = 0.003$). The birds from Amsterdam almost exclusively used the STZ and SAZ (see Fig. 2); two of them travelled into the PFZ, but none reached the AZ. Between the three populations, the greatest proportions of time spent in the STZ were reached by birds from Amsterdam (Kruskal-Wallis $X^2_2 = 21.7$, $P < 0.0001$). All three populations spent similar proportions of time into the SAZ (ANOVA, $F_2 = 0.95$, $P = 0.397$). Birds from Crozet spent a higher proportion of their time in the PFZ than did those from Kerguelen ($W_{16,0} = 103$, $P = 0.163$); birds from Amsterdam were excluded from this analysis due to the paucity of time they spent in the PFZ.

SPATIAL OVERLAP BETWEEN POPULATIONS

The UDOI calculated between the 95 % kernel density contours of paired localities was 0 for all except the Amsterdam-Kerguelen pair, for which it reached 0.33 (Table 2a). On a monthly scale, during the four months of simultaneous presence at sea of populations from Amsterdam and Kerguelen, overlap was maximal in July (UDOI = 0.28) and was nil to very weak for all other months (Table 2b). Nevertheless, the overlap of the 95 % kernel density contours of these two populations during July was mainly due to the locations of the more northerly animals from Kerguelen (Fig. 3). Sea-surface temperature recorded by loggers provided more detailed data (see Fig. 4), revealing that the birds from Amsterdam and the northerly-heading birds from Kerguelen were actually in waters of similar temperature during only one or two weeks of the whole inter-breeding period.

Maximum theoretical overlap was high in all paired localities (Table 2c): in our simulated situation, the Crozet-Kerguelen pair reached an overlap of 0.61 and the Crozet-Amsterdam pair reached 0.31. Conversely, the theoretical value for the Kerguelen-Amsterdam pair was the same as for the observed situation.

HABITAT USE DURING THE WINTER PERIOD

In each locality there were significant differences in monthly speeds along the tracks (Crozet: Kruskal-

Wallis $X^2_6 = 26.7$, $P = 0.0002$, Kerguelen: Kruskal-Wallis $X^2_6 = 25.8$, $P = 0.0002$, Amsterdam: ANOVA, $F_5 = 8.96$, $P < 0.0001$). Monthly differences in trip mean speed (Fig. 5) showed that penguins from the three populations generally travelled faster when leaving and returning to the colonies, and that they tended to reach a minimum monthly travelling speed two months before their average return date to the colonies. Rockhopper penguins from Crozet and Kerguelen both reached their minimum travel speeds in September, while those from Amsterdam reached a minimal monthly travel speed in May, as anticipated given their early breeding chronology. These two periods, September (eastern rockhoppers) and May (northern rockhoppers) were therefore considered to describe the winter habitat of the respective species.

The characteristics of the marine habitats used by the three penguin populations during these months are synthesized in Table 3. Due to the high number of environmental data extracted from the core areas (50% density kernel), all tested differences between localities were significant with $P < 0.01$, unless otherwise stated (Tukey's tests). All the three populations used deep oceanic waters, mainly ranging between 3000 and 3500 m, with individuals from Crozet using waters that had the shallowest and most variable depths, and those from Kerguelen waters with the deepest depths. Bathymetry gradient was not used equally: animals from Crozet targeted areas that had greater slope (four to five times more sloping) than the two other populations. SST values selected by rockhopper penguins from Amsterdam were 4°C higher and less variable than for the two other populations, which both showed preferences for similar temperatures. SST gradients selected by rockhopper penguins were highest for Crozet birds and lowest as well as less variable for Amsterdam penguins. All three populations were found in waters that were highly heterogeneous with strong SSTA, especially the birds from Crozet; birds from Amsterdam tended to select the most negative SSTA anomalies. No general signals were evident for values of CHLA: all populations were distributed in highly variable environments and hence no clear-cut trends were apparent. Birds from Kerguelen selected waters with deeper MLD, compared to birds from the two other populations. Finally, a gradient in EKE was observed, with birds from Amsterdam selecting waters with lower EKE values, compared with birds from Crozet that selected waters with higher and more variable values.

ISOTOPIC RATIOS

At each locality, no significant differences in blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were evident for instrumented rockhopper penguins compared to control birds, nor between males and females (see electronic supplementary material). Isotopic values for all birds from each locality were therefore pooled

(Table 4). Overall, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values showed low variances whatever the locality. A statistical comparison between the two synchronous populations of eastern rockhopper penguins showed that their blood $\delta^{13}\text{C}$ values were lower for Kerguelen than for Crozet birds ($t_{10,4} = 4.08$, $P = 0.002$), while their $\delta^{15}\text{N}$ values were not significantly different ($W = 94$, $P = 0.081$). The comparison between the two populations whose spatial distribution overlapped in winter indicated that their isotopic niches were nevertheless different, with Kerguelen birds having lower blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values than Amsterdam penguins (both $W = 850$ and $P < 0.0001$).

Discussion

To our knowledge, this study is only the second to fully document the spatial distribution and trophic ecology of closely-related populations of a seabird during the inter-breeding period, and the very first dealing with congeneric diving seabirds. The only previous investigation showed that individual Cory's shearwaters breeding in different localities wintered in one or more of three relatively small areas associated with coastal upwellings, with birds from different colonies being mixed on their wintering grounds (Gonzales-Solis *et al.* 2007; Ramos *et al.* 2009). In contrast, rockhopper penguins show a complete different strategy. First, each individual penguin used only one wintering area. Second, all individuals from a given locality followed the same overall migratory pattern. Third, all birds foraged in oceanic waters, and not in productive coastal areas. Fourth, penguin populations segregated almost totally through either spatial or temporal mechanisms, thus minimizing potential competition between birds from different localities.

IMPACTS ON THE STUDY ANIMALS

Penguins are especially sensitive to band attachment on either their leg or flipper (e.g. Dugger *et al.* 2006). Although the attachment of our custom designed bands produced some temporary skin irritation on some penguins, no significant adverse effects were observed in terms of trip duration and body mass increase compared to control birds, and to the literature (see electronic supplementary material, also Warham 1975; Duroselle & Tollu 1977; Stahl *et al.* 1985).

Survival rates after the inter-breeding period are poorly documented for rockhopper penguins (but see Raya Rey, Trathan & Schiavini 2007). Importantly, the high return rates (55-70%) of our equipped birds are conservative estimates, which take into account not only their true survival rates but also two additional constraints. Firstly, our study colonies are large and nest site fidelity is not absolute in rockhopper penguins (Warham 1975), thus inducing a dilution effect on the recapture of equipped birds. Second, colonies are remote from the islands' main station, thus precluding their continuous survey to recapture equipped birds. We

are therefore confident that the attachment procedure did not induce any significant deleterious effects on the penguins over the winter period. Significantly, no bird recaptured after winter had lost its device, thus underlining the usefulness of the attachment method for long-term investigations on diving seabirds (Bost *et al.* 2009).

MIGRATION PATTERNS

Previously, the at-sea distribution of both the eastern and northern rockhopper penguins during the inter-breeding period were essentially unknown, with only limited at-sea sightings of individuals of unknown origin reported (Enticott 1986; Gartshore 1987). Our results revealed very large scale movements of eastern and northern rockhopper penguins over oceanic areas during the inter-breeding period. Birds did not land at all and remained within the boundaries of the southern Indian Ocean during the winter months, being similar in their at-sea behaviour to the congeneric macaroni penguin *E. chrysolophus* Brandt, 1837 tracked from Kerguelen using a similar approach (Bost *et al.* 2009). Two previous investigations focused on the winter distribution of the third species of rockhopper penguin, the southern rockhopper penguin *E. chrysocome* that breeds in the southern Atlantic Ocean (Pütz *et al.* 2002; Raya Rey *et al.* 2007a). Birds were satellite-tracked, thus precluding the record of the whole inter-breeding period. Interestingly, however, the southern rockhopper penguin primarily targeted shallow and highly productive waters around the Falkland Islands and South America during the winter months (Pütz *et al.* 2002; Raya Rey *et al.* 2007a). This strategy is in marked contrast with that of the eastern and northern rockhopper penguins that exclusively favoured deep oceanic waters, whatever the size of the neritic area in the vicinity of their colonies (large, medium and narrow at Kerguelen, Crozet and Amsterdam, respectively).

For rockhopper penguins, the duration of the inter-breeding migration varies among localities, the higher the latitudes, the shorter the breeding season and thus the longer the winter dispersal (Warham 1975). Accordingly, the inter-breeding migration was two months longer for birds breeding at the subantarctic Crozet and Kerguelen archipelagos than at the subtropical Amsterdam Island. All three populations of eastern and northern rockhopper penguins showed directional movement in winter and did not radiate equally around their colonies. These relatively coherent, directional movements are generally considered more typical of migration phenomena (Dingle & Drake 2007). Birds from Crozet were the only population whose migration started against the main flow of the ACC. This may help explain why their maximal range was the lowest, when compared to penguins from Kerguelen and Amsterdam. Rockhopper penguins begin their winter migration after the completion of their moulting fast which takes place on land and during which adult penguins experience their

highest nutritional stress and loss of body mass (Cherel *et al.* 1994). Post-moult penguins thus have to replenish their body condition by foraging intensively, potentially explaining why all populations showed slower travelling speeds on their outward than on their inward journeys (Green *et al.* 2009).

Finally, our results suggest that eastern and northern rockhopper penguins travelled to population-specific predictable foraging areas where they concentrated their foraging effort in a restricted part of the possible winter range. The SAZ, or more widely the vicinity of the SAF, was the main oceanic zone targeted east of Kerguelen and west of Crozet, although the latitudinal position of the colony seemed to influence the time spent per oceanic sector (Fig.1, Fig. 2). Noticeably, the southern rockhopper penguin also forages in the SAZ in winter (Raya-Rey *et al.* 2007). According to Mueller & Fagan (2008), a species' use of memory mechanisms that assume prior knowledge of a target's location is explained both by life-history traits and by resource dynamics, which together shape population-level patterns. Here, potential seasonal variations in resource abundance on the winter foraging sites would not affect population-level patterns since penguins are able to forage there only in winter.

ISOTOPIC NICHES

Blood isotopic signatures obtained in early spring are generally considered to be representative of the trophic niche of seabirds over the last ~2 months, thus corresponding to the end of the inter-breeding period at sea for our study penguins (Cherel *et al.* 2007). Tracking data show that this period integrates time spent at both the core wintering area and the short, fast and linear return migration. The tracking and isotopic signatures show strong support for each other at the end of winter, with the blood $\delta^{13}\text{C}$ values defining three foraging areas, indicating that the main mechanism segregating rockhopper populations operates at the spatial scale. Based on latitudinal variation in $\delta^{13}\text{C}$ values for marine organisms in the Southern Ocean (Cherel & Hobson 2007; Quillfeldt *et al.* 2010), our data underline a spatial gradient between the southern and colder foraging zone of birds from Kerguelen (49°S) to the subtropical feeding area of the northern rockhoppers from Amsterdam Island (38°S), with birds from Crozet (46°S) having an intermediate position.

The main objective of using the stable isotope method was to investigate the penguins' feeding ecology in winter, thus complementing the use of electronic devices that cannot record dietary information. The eastern rockhopper penguins from Crozet and Kerguelen had identical $\delta^{15}\text{N}$ values, thus indicating that both populations fed at the same trophic level in winter. Their $\delta^{15}\text{N}$ values were slightly higher than those of crested penguins that mainly feed on crustaceans in summer, but much lower than those of king penguins and fur seals that

prey upon mesopelagic fish (Cherel *et al.* 2007). Taken together, the isotopic comparison strongly suggests that adult eastern rockhopper penguins complemented a crustacean-based diet in winter by foraging on myctophids. Finally, the northern rockhopper penguin segregated isotopically from the eastern species. Its higher $\delta^{15}\text{N}$ value potentially results from two non-exclusive explanations, first the elevated $\delta^{15}\text{N}$ baseline level evident in the subtropical zone compared to that in the subantarctic zone (Cherel & Hobson 2007), and second different diets in warm and cold waters (Tremblay & Cherel 2003), as macrozooplanktonic and micronektonic species differ between water masses.

RESOURCE PARTITIONING

The concept of an ecological niche as a hyper-volume (Hutchinson 1957) allows understanding of how closely related organisms manage to coexist by exploiting different ranges of environmental resources (e.g. Wilson 2010). This volume is generally defined using three main axes: the trophic, spatial and temporal dimensions. In marine organisms, ecological segregation has been shown to occur along these three dimensions (e.g. Buttemer & Dawson 1993; Field *et al.* 2005; Cherel *et al.* 2007). In our study case, the trophic dimension has already been discussed above; we examine hereafter the spatial and temporal axes.

The spatial dimension reflected marked segregation of conspecific rockhoppers at the population-scale: habitats targeted by penguins from Crozet and Kerguelen were similar (including trophic niche), but were spatially totally segregated foraging areas. Such a phenomenon is generally attributed to the evolution of niche spatial shifts in order to reduce local competition and increase an individual/species probability of foraging success (Pianka 1981; Schoener 1986). However, the highly coherent migration patterns observed for rockhopper penguins from the same colony suggests it is unlikely that intraspecific competition is a major factor driving these mutually exclusive spatial patterns. We speculate that spatial segregation between the populations from Crozet and Kerguelen might be explained in three ways. Firstly, the known ability of rockhopper penguins to adjust their diet geographically (Tremblay & Cherel 2003) suggests that the region between Crozet and Kerguelen is a very unfavourable feeding zone in winter, and that more favourable areas are to be found elsewhere over the oceanic ridges (see Fig. 1). Changes in the availability of preferred prey is likely in this region in winter (e.g. Pakhomov & Froneman 2000) and emphasize the importance of seasonality and the role of oceanographic structure on the distribution of plankton and nekton prey. Secondly, contrasted local hydrological conditions around each colony (e.g. current force and direction) would contribute to divergent migration pathways for the different populations (Luschi *et al.*

2003), suggesting it would be interesting to undertake a fine-scale hydrological study along both outbound migration pathways. Thirdly, the two populations may be responding to contrasting life history traits: historical aspects of the environment may explain the emergence of population-based cultural patterns. To support this latter hypothesis, it would be necessary to investigate: (1) The environmental conditions since each population colonised its respective locality in order to understand the constraints each one had to cope with at this time (de Dinechin *et al.* 2009), and (2) whether the severe decline of prominent competitors (e.g. large whales) during the last centuries may have led to a spatially skewed distribution of food in certain regions (e.g. Conroy 1975).

Conversely, the at-sea distribution of the birds from Amsterdam and Kerguelen overlapped spatially during a portion of their inter-breeding period. The core winter habitats used by these two populations revealed contrasting environmental conditions (see Table 3: notably warmer, thermally more homogeneous areas with less eddy kinetic energy for the birds from Amsterdam). This highlights the fact that the difference in migration onset between these two populations leads them to different available habitats even in overlapping geographical areas. A major seasonal change in this geographic area is probably key to understanding this dynamic which may then allow the area to sequentially support different migrating populations (Mueller & Fagan 2008). We note that the temporal segregation in the use of overlapping areas by birds from both Amsterdam and Kerguelen provides a spectacular case of resource partitioning for populations of sibling species after the release of breeding constraints. This phenomenon appears to be possible because of the separate phenologies of these recently split populations, probably driven by the different environmental conditions at their respective breeding localities (Warham 1975; Duroselle & Tollu 1977; de Dinechin *et al.* 2009).

CONCLUSIONS AND PERSPECTIVES

This study highlights a remarkable spatial segregation between parapatric populations of an oceanic predator during the inter-breeding period. It also shows a partial spatial overlap of two sibling species whose delayed phenology allows a high degree of temporal segregation, thus minimizing potential trophic competition on a common wintering ground. The level of individual variation was low within each population, with all birds exhibiting the same migratory behaviour. Surprisingly, eastern rockhopper penguins from Crozet Islands winter in the vicinity of the Prince Edward Islands where the species also breeds in high numbers (Crawford *et al.* 2009). An intriguing question is therefore where do other populations of eastern rockhopper penguins from neighbouring islands (*i.e.* Prince Edward and Heard Islands) go during the inter-breeding period. Spatial

segregation of the Crozet and Kerguelen birds suggests different wintering areas, but this needs further investigation. Our study was conducted during a single year, thus precluding investigating potential inter-annual changes in the wintering grounds. Long-term studies examining habitat and resource partitioning over longer time scales would therefore be extremely valuable.

Oceanic waters in the SAZ were found to be the core foraging area for both northern and eastern rockhopper penguins, in contrast to recent reports showing that the congeneric macaroni penguin favours oceanic waters of the PFZ during winter (Bost *et al.* 2009). In all cases, however, the use of GLS tags on penguins highlights the nutritional importance of vast oceanic areas in the central Indian Ocean that were not previously recognized as foraging “hot spots” for wintering animals. The world population of rockhopper penguins has declined throughout its range over the last century though causes of this decline are not well understood (Hilton *et al.* 2006; Crawford *et al.* 2009; Cuthbert *et al.* 2009; BirdLife International 2010). One key factor appears to be the body condition of birds when they commence breeding at the start of each breeding season, thus highlighting the importance of both body reserves built up during the previous inter-breeding period and the availability itself of resources on the wintering grounds (Crawford *et al.* 2006). Monitoring secondary production levels within the “hot spots” delineated in this work may be a potentially useful step to better understand population declines.

Acknowledgements

The Ethics Committee of IPEV approved the field procedure. The authors thank H. Mahéo, M. Berlincourt, Q. Delorme, A. Knochel, R. Perdriat, Y. Charbonnier and N. Mignot for their help in the field, D. Pinaud, C. Péron, A. Goarant, M. Louzao, C. Cotté and M. Authier for their help and advices, and G. Guillou and P. Richard for stable isotope analysis. The present work was supported financially and logistically by the ANR 07 Biodiv ‘GLIDES’, the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV, programmes no. 394, C.A. Bost and 109, H. Weimerskirch), and the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

References

- Banks, J., Van Buren, A., Cherel, Y. & Whitfield, J.B. (2006) Genetic evidence for three species of rockhopper penguins, *Eudyptes chrysocome*. *Polar Biology*, **30**, 61–67.
- Belkin, I.M. & Gordon, A.L. (1996) Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *Journal of Geophysical Research*, **101**, 3675–3696.
- BirdLife International (2010) Species factsheets: *Eudyptes chrysocome* and *Eudyptes moseleyi*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 2/7/2010.
- Bost, C.A., Thiebot, J.B., Pinaud, D., Cherel, Y. & Trathan, P.N. (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biology Letters*, **5**, 473–476.
- Buttner, W.A. & Dawson, W.R. (1993) Temporal pattern of foraging and microhabitat use by Galapagos marine Iguanas, *Amblyrhynchus cristatus*. *Oecologia*, **96**, 56–64.
- Cherel, Y., Charrassin, J.B. & Challet, E. (1994) Energy and protein requirements for molt in the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *American Journal of Physiology*, **266**, R1182–R1188.

- Cherel, Y. & Hobson, K.A. (2007) Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **329**, 281–287.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Guinet, C. & Vanpé, C. (2007) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialisation in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 826–836.
- Clark, C.W. & Mangel, M. (1984) Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *The American Naturalist*, **123**, 626–641.
- Clarke, A. (1988) Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comparative Biochemistry And Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology*, **90**, 461–473.
- Conroy, J.W.H. (1975) Recent increases in penguin populations in the Antarctic and the Subantarctic. In: *The biology of penguins* (ed. Stonehouse, B.), pp. 321–336. Macmillan, London.
- Crawford, R.J.M., Whittington, P.A., Upfold, L., Ryan, P., Petersen, S.L., Dyer, B.M. & Cooper, J. (2009) Recent trends in numbers of four species of penguins at the Prince Edward Islands. *African Journal of Marine Science*, **31**, 419–426.
- Crawford, R.J.M., Dyer, B.M., Cooper, J. & Underhill, L.G. (2006) Breeding numbers and success of *Eudyptes* penguins at Marion Island, and the influence of mass and time of arrival of adults. *CCAMLR Science*, **13**, 175–190.
- Croxall, J.P. (1984) Seabirds. In: *Antarctic ecology*, Vol. 2 (ed. Laws, R.M.), pp. 533–619. Academic Press, London.
- Cuthbert, R., Cooper, J., Burle, M.H., Glass, C.J., Glass, J.P., Glass, S., Glass, T., Hilton, G.M., Sommer, E.S., Wanless, R.M. & Ryan, P.G. (2009) Population trends and conservation status of the Northern Rockhopper Penguin *Eudyptes moseleyi* at Tristan da Cunha and Gough Island. *Bird Conservation International*, **19**, 109–120.
- Dingle, D. & Drake, V.A. (2007) What is Migration? *BioScience*, **57**, 113–121.
- de Dinechin, M., Ottvall, R., Quillfeldt, P. & Jouventin, P. (2009) Speciation chronology of rockhopper penguins inferred from molecular, geological and palaeoceanographic data. *Journal of Biogeography*, **36**, 693–702.
- Dugger, K.M., Ballard, G., Ainley, D.G. & Barton, K.J. (2006) Effects of flipper bands on foraging behaviour and survival of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Auk*, **123**, 858–869.
- Duroselle, T. & Tollu, B. (1977). The rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome moseleyi* of Saint Paul and Amsterdam Islands. In: *Adaptations within Antarctic ecosystems* (ed. Llano, G.), pp. 579–604). Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Enticott, J.W. (1986) Distribution of penguins at sea in the southeastern Atlantic and southwestern Indian oceans. *Cormorant*, **13**, 118–142.
- Field, I.C., Bradshaw, C.J.A., Burton, H.R., Sumner, M.D. & Hindell, M.A. (2005) Resource partitioning through oceanic segregation of foraging southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Oecologia*, **142**, 127–135.
- Fieberg, J. & Kochanny, C.O. (2005). Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 1346–1359.
- Fretwell, S.D. (1972) Populations in a Seasonal Environment. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.J. Jr (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
- Gonzalez-Solis, J., Croxall, J.P., Oro, D. & Ruiz, X. (2007) Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 297–301.
- Gartshore, N.A. (1987) Rare bird sightings at the Prince Edward Islands, December 1983–May 1987. *Cormorant*, **15**, 48–58.
- Grémillet, D., Dell’Omo, G., Ryan, P.G., Peters, G., Ropert-Coudert, Y. & Weeks, S.J. (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series*, **268**, 265–279.
- Grémillet, D., Wilson, R.P., Wanless, S. & Chater, T. (2000) Blackbrowed albatrosses, international fisheries and the Patagonian Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, **195**, 269–280.
- Green, J.A., Boyd, I.L., Woakes, A.J., Warren, N.L. & Butler, P.J. (2005) Behavioural flexibility during year-round foraging in macaroni penguins *Marine Ecology Progress Series*, **296**, 183–196.
- Green, J.A., Boyd, I.L., Woakes, A.J., Warren, N.L. & Butler, P.J. (2009) Evaluating the prudence of parents: daily energy expenditure throughout the annual cycle of a free-ranging bird, the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. *Journal of Avian Biology*, **40**, 529–538.
- Guinard, E., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. (1998) Population changes and demography of the Northern Rockhopper Penguin on Amsterdam and Saint Paul Islands. *Waterbirds*, **21**, 222–228.
- Hill, R.D. (1994) Theory of geolocation by light levels. In: Le Boeuf, B.J. & Laws, R.M. (eds) *Elephant seals: population ecology, behaviour and physiology*. University of California Press, Berkeley.
- Hilton, G.M., Thompson, D.R., Sagar, P.M., Cuthbert, R.J., Cherel, Y. & Bury, S. (2006) A stable isotopic investigation into the causes of decline in a sub-Antarctic predator, the rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome*. *Global Change Biology*, **12**, 611–625.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22**, 417–427.
- Jouventin, P., Stahl, J.C. & Weimerskirch, H. (1988) La conservation des oiseaux dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises. Livre rouge des oiseaux menacés des régions françaises d’outre-mer, Monographie n°5. International Council for Bird Preservation.
- Kelly, J.F. (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1–27.
- Luschi, P., Hays, G.C. & Papi, F. (2003) A review of longdistance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos*, **103**, 293–302.
- Mueller, T. & Fagan, W.F. (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, **117**, 654–664.
- Pakhomov, E.A. & Froneman, P.W. (2000) Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997. *Polar Biology*, **23**, 410–419.
- Park, Y.H., Vivier, F., Roquet, F. & Kestenare, E. (2009) Direct observations of the ACC transport across the Kerguelen Plateau. *Geophysical Research Letters*, **36**, L18603.
- Phillips, R.A., Silk, J.R.D., Croxall, J.P., Afanasyev, V. & Briggs, D.R. (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, **266**, 265–272.
- Pianka, E.R. (1981) Competition and niche theory. In: May RM (ed) *Theoretical ecology: principles and applications*. Blackwell, Oxford, pp 114–141
- Pütz, K., Ingham, R.J., Smith, J.G., Lüthi, B.H. (2002) Winter dispersal of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* from the Falkland Islands and its implications for conservation. *Marine Ecology Progress Series*, **240**, 273–284.
- Quillfeldt, P., Masello, J.F., McGill, R.A.R., Adams, M. & Furness, R.W. (2010) Moving polewards in winter: a recent change in the migratory strategy of a pelagic seabird? *Frontiers in Zoology*, **7**, 15.
- R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Ramos, R., Gonzalez-Solis, J., Croxall, J.P., Oro, D. & Ruiz, X. (2009) Understanding oceanic migrations with intrinsic biogeochemical markers. *PLoS ONE*, **4**, e6236
- Raya Rey, A., Trathan, P.N., Pütz, K. & Schiavini, A. (2007) Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, **330**, 285–295.
- Raya Rey, A., Trathan, P.N. & Schiavini, A. (2007) Inter-annual variation in provisioning behaviour of Southern Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Staten Island, Argentina. *Ibis*, **149**, 826–835.

- Schoener, T.W. (1986) Resource partitioning. In: Kikkawa, J., Anderson, D.J. (eds) Community ecology pattern and process. Blackwell, Carlton, pp 91–126.
- Stahl, J.C., Derenne, P., Jouventin, P., Mougin, J.L., Teulière, L. & Weimerskirch, H. (1985) Le cycle reproducteur des gorfous de l'archipel Crozet: *Eudyptes chrysolophus*, le Gorfou macaroni et *Eudyptes chrysocome*, le Gorfou sauteur. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, **55**, 27–43.
- Tasker, M.L., Jones, P.H., Dixon, T. & Blake, B.F. (1984) Counting seabirds at sea from ships – a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk*, **101**, 567–577.
- Thiebot, J.B. & Pinaud, D. (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. *Endangered Species Research*, **10**, 341–353.
- Trathan, P.N., Green, C., Tanton, J., Peat, H., Poncet, J. & Morton, A. (2006) Foraging dynamics of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia during brood-guard. *Marine Ecology Progress Series*, **323**, 239–251.
- 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.
- Ward, P. & Zahavi, A. (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis*, **115**, 517–534.
- Warham, J. (1975) The crested penguins. In: The biology of penguins (ed Stonehouse, B.), pp. 189–269. Macmillan, London.
- Weavers, B.W. (1992) Seasonal foraging ranges and travels at sea of little penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. *Emu*, **91**, 302–317.
- Wilson, R.P. (2010) Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. *Functional Ecology*, **24**, 646–657.
- Wilson, R.P., Ducamp, J.J., Rees, G., Culik, B.M., & Niekamp, K. (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. In: Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals (eds. Priede, I.M. & Swift, S.M.), pp. 131–134. Ellis Howard, Chichester.
- Wood, A.G., Naef-Daenzer, B., Prince, P.A. & Croxall, J.P. (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *Journal Of Avian Biology*, **31**, 278–286.

Table 1. Winter migration parameters of rockhopper penguins from three tracked populations

Locality		Crozet	Kerguelen	Amsterdam
Peak of departure: dd/mm (range)	All	13/05 (10–15/05)	11/05 (07–13/05)	16/03 (10–21/03)
	Males	13/05 (10–15/05)	11/05 (09–12/05)	16/03 (10–16/03)
	Females	13/05 (11–13/05)	11/05 (07–13/05)	20/03 (16–21/03)
Peak of return: dd/mm (range)	All	08/11 (30/10–16/11)	25/11 (11–26/11)	25/07 (17/07–06/08)
	Males	04/11 (30/10–11/11)	17/11 (11–26/11)	25/07 (17–26/07)
	Females	08/11 (7/11–16/11)	25/11 (11/11–25/11)	31/07 (26/07–06/08)
Days at sea (d ± SD)	All	179 ± 6	195 ± 5	132 ± 5
	Males	175 ± 7	192 ± 5	131 ± 3
	Females	183 ± 3	198 ± 2	134 ± 7
Minimal distance travelled (km ± SD)	All	8237 ± 533	10127 ± 708	7305 ± 693
	Males	8058 ± 586	9995 ± 801	7540 ± 607
	Females	8387 ± 484	10364 ± 487	6893 ± 713
Maximal range from colony (km ± SD)	All	946 ± 264	2520 ± 635	2088 ± 421
	Males	913 ± 332	2478 ± 697	2199 ± 445
	Females	973 ± 222	2595 ± 571	1895 ± 342

Table 2. (a) Overlap indices (UDOI) calculated between the 95 % kernel density contours of paired localities; (b) monthly UDOI between Kerguelen and Amsterdam populations; (c) theoretical overlap estimated from simulated tracks with opposite bearing

(a)

	Crozet	Kerguelen	Amsterdam
Crozet	–	0.00	0.00
Kerguelen	0.00	–	0.33
Amsterdam	0.00	0.33	–

(b)

Month	UDOI
May	0.00
June	0.04
July	0.28
August	>0.00

(c)

	Crozet	Kerguelen	Amsterdam
Crozet	–	0.61	0.31
Kerguelen	0.61	–	0.33
Amsterdam	0.31	0.33	–

Table 3. Mean values (\pm SD) of environmental variables within three kernel density contours of each tracked population, during the month when the mean speed of the individuals was lowest (SST: sea-surface temperature, SSTA: sea-surface temperature anomaly, CHLA: Chlorophyll *a* concentration, MLD: mixed-layer depth, EKE: eddy kinetic energy), and total area inside the kernel density contours

Environmental variables	CROZET (September)			KERGUELEN (September)			AMSTERDAM (May)		
	95%	75%	50%	95%	75%	50%	95%	75%	50%
Bathymetry (m)	3 389 \pm 933	3 166 \pm 919	2 946 \pm 936	3 499 \pm 356	3 516 \pm 317	3 497 \pm 313	3 370 \pm 349	3 227 \pm 273	3 114 \pm 235
Bathymetry gradient	0.18 \pm 0.18	0.23 \pm 0.21	0.30 \pm 0.25	0.06 \pm 0.04	0.06 \pm 0.03	0.06 \pm 0.03	0.06 \pm 0.03	0.07 \pm 0.04	0.07 \pm 0.03
SST ($^{\circ}$ C)	8.4 \pm 4.0	8.4 \pm 3.3	7.9 \pm 2.6	8.4 \pm 3.0	7.9 \pm 2.4	7.5 \pm 1.8	11.8 \pm 2.0	11.8 \pm 1.3	11.8 \pm 0.8
SST gradient	0.37 \pm 0.16	0.39 \pm 0.15	0.41 \pm 0.15	0.24 \pm 0.17	0.27 \pm 0.15	0.31 \pm 0.13	0.14 \pm 0.10	0.10 \pm 0.06	0.08 \pm 0.03
SSTA ($^{\circ}$ C)	0.12 \pm 0.92	-0.01 \pm 1.06	-0.14 \pm 1.32	-0.06 \pm 0.67	0.03 \pm 0.61	0.11 \pm 0.53	-0.23 \pm 0.38	-0.29 \pm 0.28	-0.33 \pm 0.25
CHLA (mg.m ⁻³)	0.64 \pm 1.52	0.62 \pm 1.39	0.62 \pm 1.35	0.42 \pm 1.11	0.41 \pm 1.10	0.41 \pm 1.09	0.48 \pm 1.13	0.46 \pm 1.12	0.46 \pm 1.10
MLD (m)	124 \pm 25	119 \pm 22	114 \pm 16	215 \pm 76	206 \pm 67	206 \pm 68	107 \pm 21	110 \pm 20	115 \pm 20
EKE (cm.s ⁻¹)	316 \pm 527	368 \pm 585	380 \pm 593	159 \pm 185	173 \pm 181	188 \pm 173	87 \pm 125	75 \pm 101	77 \pm 99
Area (km ²)	1 818 506	856 796	428 398	3 829 354	1 993 363	961 710	2 168 219	1 127 824	585 769

Table 4. Whole blood isotopic ratios in carbon and nitrogen for rockhopper penguins on their return to their breeding colonies

Locality	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C/N
Crozet	9	-20.9 \pm 0.5	8.0 \pm 0.3	3.5 \pm 0.3
Kerguelen	34	-21.6 \pm 0.4	8.3 \pm 0.6	3.5 \pm 0.3
Amsterdam	25	-18.1 \pm 0.3	12.5 \pm 0.5	3.4 \pm 0.1

Fig. 1. At-sea distribution during the inter-breeding period of the three populations of rockhopper penguins from Crozet (green colours), Kerguelen (red colours) and Amsterdam (yellow colours), with depth contours shown in the background; coloured stars show the respective colony locations. 95 % (thin lines) and 50 % (bold lines) kernel density contours are shown. Boxes show detail of two representative interpolated tracks of individuals from each study site. Other localities named in the text (Prince Edward and Heard Is.) are also shown. The black lines represent the mean positions of the oceanographic fronts, from north to south the Northern and Southern boundaries of the Subtropical Front (NSTF and SSTF, respectively), the Subantarctic Front (SAF) and the Polar Front (PF).

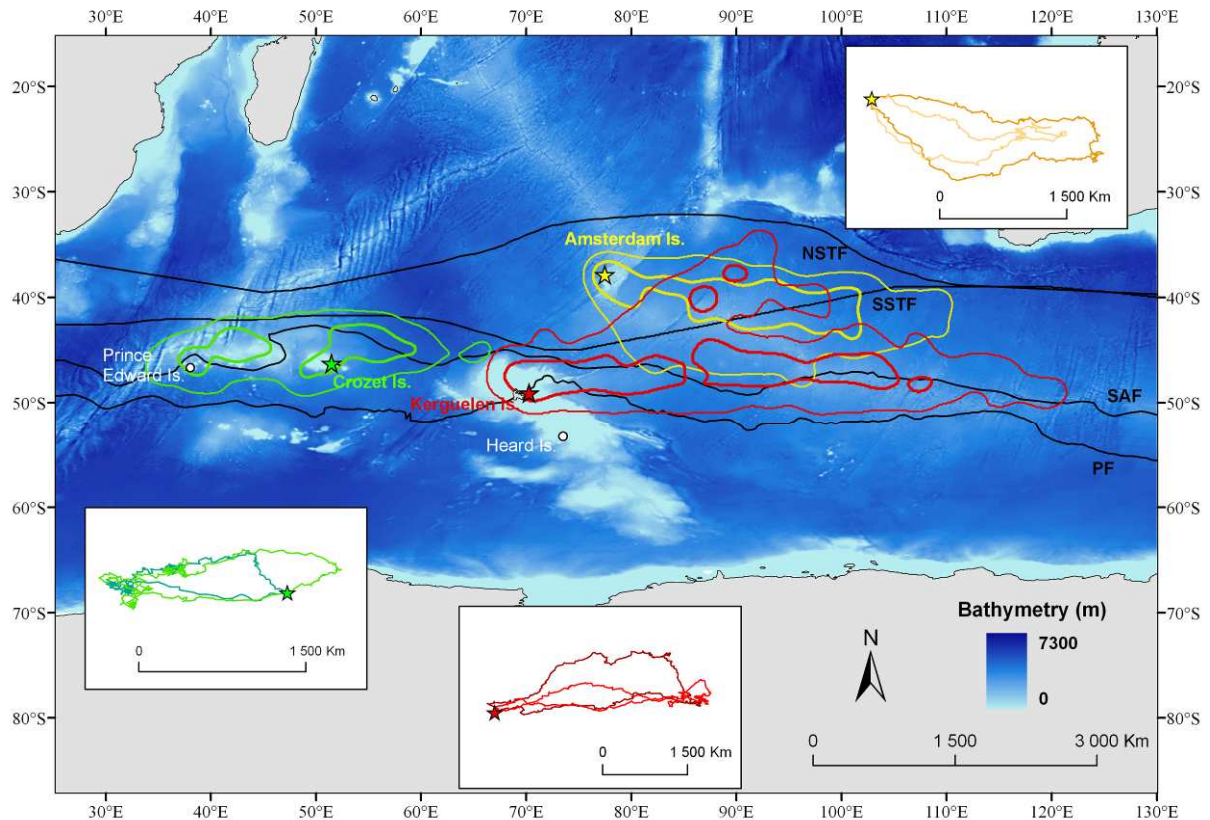


Fig. 2. Mean proportion (\pm SD) of locations occurring within the different water masses of the Southern Ocean for rockhopper penguins tracked from Crozet (CRO), Kerguelen (KER: all individuals; KER – N: individuals having a more northerly bearing; KER – E: those with an easterly heading) and Amsterdam (AMS). STZ, SAZ, PFZ and AZ refer to the Subtropical, Subantarctic, Polar Frontal and Antarctic zones, respectively.

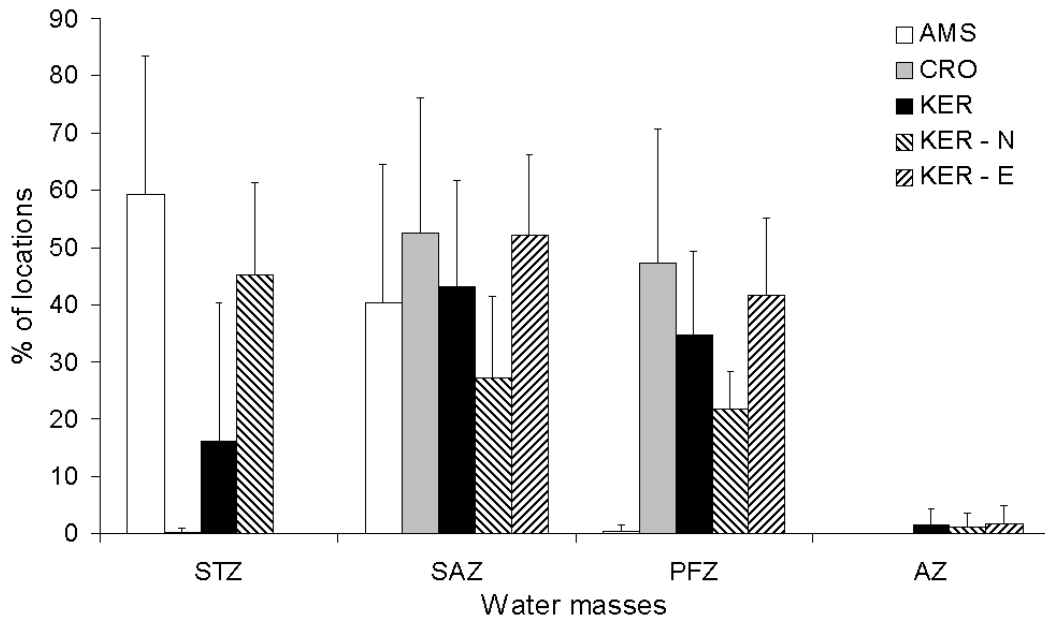


Fig. 3. At-sea distribution of rockhopper penguins from Kerguelen (red colours, animals dispersing) and Amsterdam (yellow colours, animals returning to the colony) during the month of July, when the spatial overlap between these two populations was maximal; coloured stars show the respective colony locations. The location estimates (dots) and the 95 % (thin lines) and 50 % (bold lines) kernel density contours are displayed for the two populations, with depth contours shown in the background. The black lines represent the mean positions of the oceanographic fronts, from north to south the Northern and Southern boundaries of the Subtropical Front (NSTF and SSTF, respectively), the Subantarctic Front (SAF) and the Polar Front (PF).

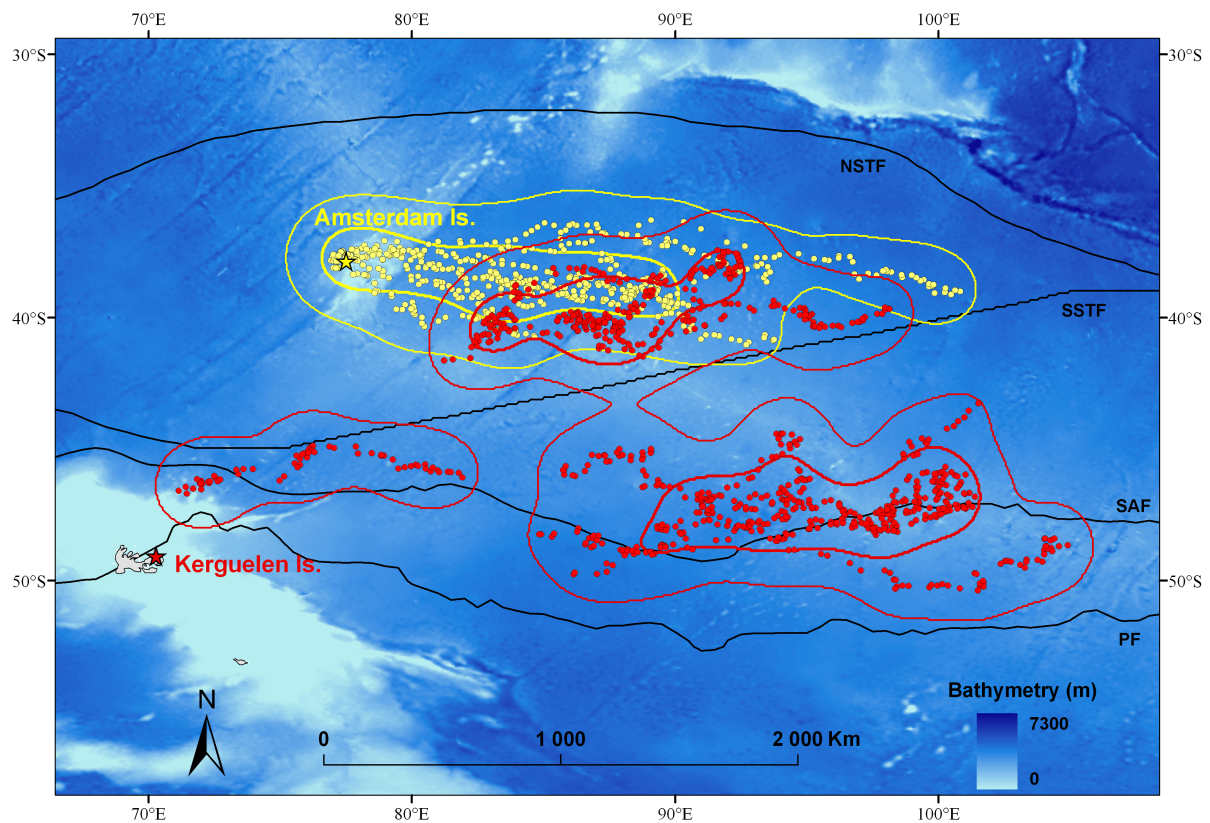


Fig. 4. Sea-surface temperature recorded by the loggers deployed on rockhopper penguins from Amsterdam and Kerguelen, during their coincident time at sea: from early May (departure of the first animal from Kerguelen) to early August (return of the last animal from Amsterdam). Sea temperature is averaged over one week intervals and given as means \pm SD. Animals from Kerguelen were divided into two groups, according to their bearing on leaving the breeding colony: northeastwards (“north”) or nearly eastwards (“east”).

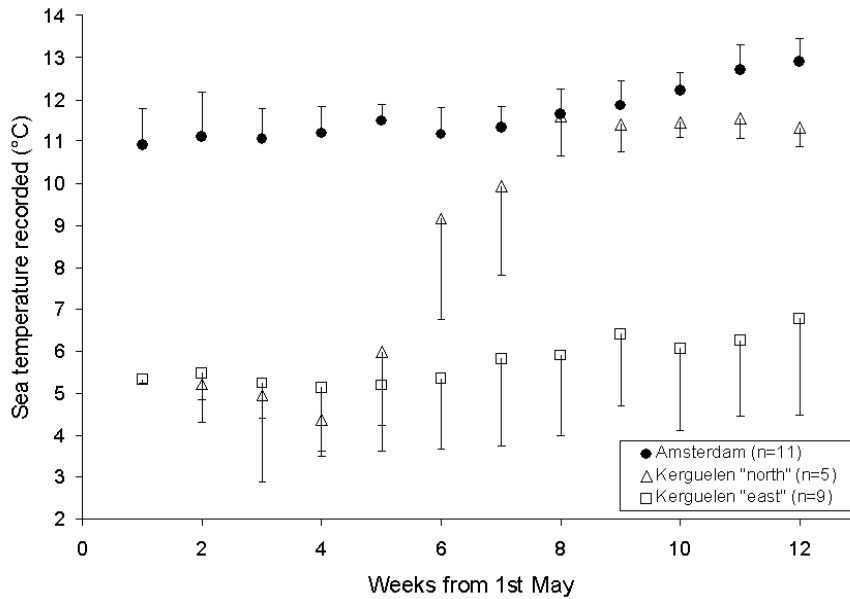
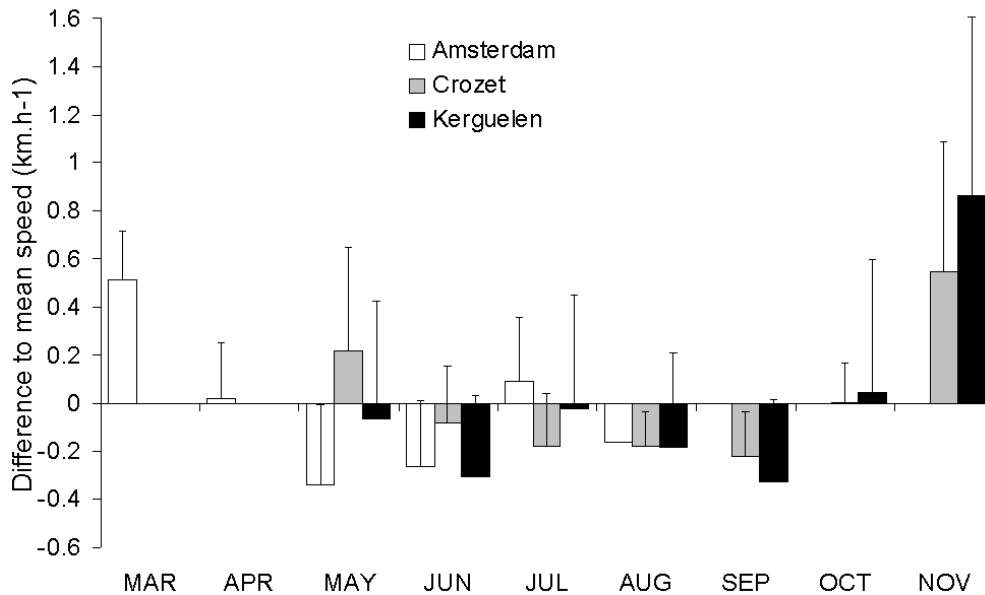


Fig. 5. Monthly anomalies in the mean travelling speed of rockhopper penguins during the inter-breeding period (only one bird from Amsterdam was still swimming back to the colony in August); values are means \pm SD.



Supplementary material

S1. Detail of isotopic signatures for control animals and for tracked males versus females at the three localities. Values are means \pm SD with n in parentheses.

Locality	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
	Controls	Tracked males	Tracked females	Controls	Tracked males	Tracked females
Crozet	-20.8 ± 0.5 (3)	-20.7 ± 0.4 (3)	-21.1 ± 0.7 (3)	8.2 ± 0.4 (3)	7.8 ± 0.3 (3)	8.0 ± 0.2 (3)
Kerguelen	-21.6 ± 0.4 (20)	-21.5 ± 0.3 (9)	-21.6 ± 0.2 (5)	8.3 ± 0.6 (20)	8.2 ± 0.5 (9)	8.5 ± 0.4 (5)
Amsterdam	-18.2 ± 0.4 (12)	-17.9 ± 0.1 (9)	-18.3 ± 0.3 (4)	12.3 ± 0.5 (12)	12.5 ± 0.5 (9)	13.2 ± 0.2 (4)

S2. Overall mass gain for animals tracked from each locality. Values are mean \pm SD.

Locality	n	Mass Gain (g)
Crozet	10	730 ± 315
Kerguelen	14	766 ± 241
Amsterdam	11	273 ± 461

S3. Detail of isotopic signatures for animals from Kerguelen that showed divergent dispersion from the colony: northeastwards ('NE') versus eastwards ('E'). Values are means \pm SD.

Locality	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Kerguelen NE	5	-21.5 ± 0.3	8.3 ± 0.4
Kerguelen E	9	-21.5 ± 0.3	8.3 ± 0.5

Space Oddity: Multi-scale Segregation during Winter in *Eudyptes* Penguins on an Ocean-scale

Running Head: Winter segregation in *Eudyptes* penguins

Authors and Affiliations

Jean-Baptiste Thiebot^{1*}, Yves Cherel¹, Rob Crawford², Bruce Dyer², Phil N. Trathan³, Charles-André Bost¹

1 Centre d'Études Biologiques de Chizé, UPR 1934 CNRS, 79360 Villiers-en-bois, France, **2**, **3** British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK

* E-mail: thiebot@cebc.cnrs.fr

Introduction

In the southern oceans live the guild of the crested penguins (genera *Eudyptes* and *Megadyptes*). This original marine predators community is widespread, common, numerous and diversified, from the subtropics to Antarctica (Warham 1975, Williams 1995). The highly homogeneous and primitive genus *Eudyptes* comprise medium-sized, crested penguins sharing a number of ecological similarities, regarding breeding biology, nesting environment, diet and foraging behavior in the horizontal as well as vertical dimensions (Warham 1975, Brown & Klages 1987, Tremblay & Cherel 2003). Particularly, in the southern Indian Ocean are found three closely related species, namely the macaroni *E. chrysolophus*, the eastern *E. filholi* and the northern *E. moseleyi* rockhopper penguins, of which the two former ones are nearly always found breeding in sympatry. These two species show high overlap in diet (Ridoux 1994), breeding cycle (Stahl et al 1985), foraging behavior (Williams 1995) and often mix on the breeding sites. However, closely related organisms have to segregate in their resource use in order to co-exist (Pianka 1981, Schoener et al. 1986). For logistic reasons, and due to their marine ecology, these crested penguin species have been mainly studied during their breeding period, when they are tightly linked to their breeding grounds to provision their offspring (Warham 1975, Stahl et al. 1985, Brown & Klages 1987, Ridoux 1994, Wilson et al. 1997, Tremblay & Cherel 2003, Deagle et al. 2008). The comparison of these studies shows only partial ecological segregation of these species regarding breeding biology, diet and foraging behaviour. Much less is known outside the breeding period, when these animals are therefore free from breeding constraints and

migrate away from their breeding localities, remaining at-sea for about 6 months each year and returning to the colonies only in spring to start a new breeding season (Warham 1975, Bost et al. 2009). Segregation mechanisms may operate more intensely at this time when food availability is presumably the lowest (Croxall 1984). Penguins may therefore exhibit more contrastingly the strategies developed in order to mitigate niche overlap during this inter-breeding period. Recently, Cherel et al. (2007) provided the first evidence of a complete segregation between *E. chrysolophus* and *E. filholi*, based on their respective trophic ecology during winter, with animals sampled on one site of the southern Indian Ocean. In this work we intended to carry out further investigations about ecological segregation between *Eudyptes* penguins on an ocean-scale: is there a spatial segregation associated with this trophic partitioning, allowing this original and super-abundant community to partition its use of the southern Indian Ocean's resources? Further from testing this hypothesis of spatial segregation in the *Eudyptes* community, we aimed at revealing more specifically, at which ecological level this spatial segregation does occur: between sympatric species, between parapatric populations, and/or into populations?

Surveying at-sea spatial distribution of medium-sized organisms such as penguins cannot be reliably carried out through direct observation in at-sea surveys due to their short surface time and low profile above the sea surface, which make them cryptic organisms when foraging, and more again during winter. Understanding their at-sea distribution and investigating their feeding habits therefore required technological advances and miniaturisation, perhaps more than for any other group of birds (Wilson,

1995), furthermore over long temporal scales (of order months). We used modern animal-borne electronic devices to determine their geographical position over time whilst at-sea. This methodology based on such electronic devices deployed on marine animals to track their at-sea movements has considerably increased our knowledge of pelagic ecosystems during the two last decades (see review in Ropert-Coudert & Wilson 2005).

Based on the distribution of remotely-tracked animals from different localities of the southern Indian Ocean, our main prediction was that the trophic segregation highlighted during winter (Cherel et al 2007) is associated with the use of different foraging grounds (i.e., spatial segregation) during winter. We expect this spatial partitioning to be detectable at the community level, since the *Eudyptes* species surveyed show globally similar foraging techniques and performances. Such a segregation would allow to explain how penguins that are no longer central-place foragers outside the breeding period can coexist, while during the breeding period, few suitable breeding grounds and breeding schedule constraints may rise niche overlap between organisms.

More specifically, still based on Cherel et al (2007), we predicted that sympatric *Eudyptes* species of the Indian Ocean (*E. chrysolophus* and *E. filholi*) showed a constant divergence in wintering areas, with *E. chrysolophus* wintering consistently more southerly than *E. filholi*, on all localities. Further, we expected a contrasted longitudinal use of space, according not only to the location of the colony but due to divergent departure bearings of the animals. This longitudinal segregation was attended due to spatial skewness of oceanic prey distribution and availability observed on a large scale (Koubbi 1993, Pakhomov & Froneman 2000) and cultural effects affecting migratory patterns at the population-scale, leading conspecifics from neighbouring colonies to often show divergent patterns (e.g. Grémillet et al. 2004, Trathan et al. 2006). According to these theories, migration bearings should be similar for sympatric species on a same locality, while different between different localities, even for same species. Divergent movement patterns between localities may confirm the existence of mechanisms developed in order to mitigate high competition levels that would occur otherwise on the more profitable feeding grounds.

Finally, into each population, we compared at-sea distribution during winter between individuals into each population. The existence of such contrasted distribution patterns into the populations was expected due to the sexual dimorphism consistently observed into the genus *Eudyptes* (Warham

1975), that may be linked to trophic specializations between males and females.

Materials and Methods

Study sites and species

The study took place in the southern Indian Ocean. This oceanic region experiences the strong influence of the Antarctic Circumpolar Current, which flows eastwards and is divided latitudinally by a succession of oceanographic fronts (e.g. Belkin & Gordon 1996, Park et al. 2009). In this study we focused on four of them: from north to south the Subtropical Front (delimited here by its northern and southern limits: NSTF and SSTF, respectively), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF) and the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SACC). These natural boundaries delimit four main water masses: from north to south, the Subtropical Zone (STZ, between NSTF and SSTF), the Subantarctic Zone (SAZ, between the SSTF and SAF), the Polar Frontal Zone (PFZ, between the SAF and PF) and the Antarctic Zone (AZ, between the PF and SACC). It has to be acknowledged that the location of these oceanographic fronts varies seasonally and annually, therefore mapping them as lines is only indicative. Moreover, the SAZ is actually poorly-defined in the Crozet region, where other oceanic influences such as the Agulhas Current retroflexion take place (Belkin & Gordon 1996).

Three species of the genus *Eudyptes* were studied, on four sites. Macaroni *E. chrysolophus* and eastern rockhopper *E. chrysocome* penguins were studied on Marion (46°54'S, 37°44'E), Crozet (46°24'S, 51°45'E) and Kerguelen (49°20'S, 69°20'E) Islands, three localities situated in the PFZ (see Fig. 1). Northern rockhopper penguins *E. moseleyi* were studied on Amsterdam Island, situated in the STZ. The macaroni penguin is the greatest consumer of marine prey amongst all seabirds (Brooke 2004). It is very numerous on a global scale (Woehler 1993), consuming each year about 9.2 million tonnes of marine resources, out of the total of 69.8 million tonnes taken by all of the world's seabirds (Brooke 2004). It feeds mainly on crustaceans and myctophid fish (Croxall & Prince 1980, Ridoux 1994, Cherel et al. 2007, Deagle et al. 2008). Macaroni penguins breed on subantarctic islands, in an almost circumpolar distribution. The sibling Royal penguin, *Eudyptes schlegeli*, is sometimes seen as a subspecies of the macaroni, and completes its circumpolar distribution on Macquarie Island in the Pacific sector of the Southern Ocean. Macaronis spend their entire inter-breeding season (5 to 7 months) exclusively at-sea (Warham 1975). The habitat they exploit during this

period is poorly documented, with only occasional at-sea sightings of birds, usually of unknown status and origin (Stahl et al. unpub. obs.). To date only one study has successfully tracked the species throughout the winter over one single season, demonstrating the usefulness and relevance of the method employed (Bost et al. 2009). Rockhopper penguins are smaller than the macaronis. They were recently split into three species (Banks et al. 2006). Very little is known for these species as well about their movements outside the breeding period, with scarce at-sea sightings (Enticott 1986; Bourne & Curtis 1986; Gartshore 1987) and partial winter tracking of two populations of the southern species *E. chrysocome* (Pütz et al. 2002; Raya Rey et al. 2007a). This southern species is restricted to the marine region surrounding the tip of South America, and therefore was not considered in this study. The eastern species *E. filholi* is more widespread and found commonly on subantarctic islands of the Atlantic, Indian and Pacific oceans, while the northern species *E. moseleyi* breeds on the rare islands lying in the subtropical areas of the southern Atlantic and Indian oceans. These two latter sibling species show very similar ecological niche, and previous studies revealed that they both principally feed on neritic and oceanic macro-zooplankton in summer, although the northern species shows a more complex diet including more fish and squids (Tremblay & Cherel 2003). Their breeding cycles (Warham 1975; Duroselle & Tollu 1977; Stahl et al. 1985) differ in that the northern species lays eggs three months earlier and has a breeding season 30–50 d longer than the eastern one (Table 1).

Tracking technique

Penguins were instrumented with one of the two following positioning devices, when they just had finished moulting on land, before departing for their inter-breeding exodus at sea. Animals from Marion ($n = 21$) were equipped with ARGOS Platform Terminal Transmitters (PTTs), a type of device emitting signals to satellite that allow the calculation of its position even if the animal is not recaptured (Argos User Manual 2000). These PTTs were fitted medially to the lower back to reduce drag, and fixed to the back feathers using cyanoacrylate glue (Loctite 401) and secured cable ties. Devices represented. Animals from Crozet ($n = 40$), Kerguelen ($n = 57$) and Amsterdam ($n = 20$) were equipped with miniaturized light-based geolocation positioning devices (GLSs, British Antarctic Survey, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK, see details in Table 2). These devices were leg-mounted using specially designed flexible leg bands, following Bost et al (2009). GLS loggers

record ambient light level and time, allowing the estimation of latitude and longitude from day length, date and local noon (Wilson et al. 1992, Hill 1994). These devices also recorded sea temperature. It was needed to recover the GLSs in order to exploit the data collected. Geolocation data were analyzed following Thiebot & Pinaud (2010) assuming a mean daily swimming speed of 2 km h^{-1} (from Raya Rey et al. 2007) in order to estimate the most probable track, using the package 'Trip Estimation' in R 2.9.0 (R Development Core Team 2009). Two fixes per day (one every 12 h) were produced along the trip. Accuracy of location estimates in this case is not as good as with PTTs (tens to hundreds kms versus $< 1\text{km}$ in the best cases, respectively; reviewed in Wilson et al. 2002, see also Phillips et al. 2004, Thiebot & Pinaud 2010), but it has to be acknowledged that the larger satellite tags are more likely to produce adverse effects on the foraging efficiency of these diving birds over prolonged periods (Bost et al. 2004, Wilson et al. 2004). Total number of animals instrumented amounted to 141, with most of these (104 individuals) surveyed during the same year, in 2007.

Unreliable Argos localisations were removed using the algorithm from Freitas et al (2008), with a upper-threshold speed of 2.1 m.s^{-1} according to measurements made by Brown (1987). In order to standardize the frequency of localisations available along the tracks, we re-sampled the tracks obtained and realised linear interpolations to reach the lower frequency provided by the GLSs (1 localisation every 12 h). Localisations gained from the PTTs were thereafter analysed as if they were obtained from GLSs, in order to standardise exploitation of all the tracks. From the dataset obtained for each individual we could calculate common parameters (distribution in longitude and latitude, mean swimming speed, bearing of the animal at departure, bearing of the farthest point reached) that were useful to describe and compare the animals trajectories. Bearings were circular data measured in degrees, with 0° corresponding to northwards direction; positive values stood for eastwards directions and negative values for westwards ones, with the southwards direction being equal to ± 180 .

Investigation protocol

In this study our aim was to investigate spatial segregation mechanisms, that may operate at several ecological scales. We therefore adopted a hierarchical approach, described below.

We first aimed at having a global overview of the at-sea distribution and partitioning of the *Eudyptes* community in the south Indian Ocean. We therefore had to

investigate at-sea distribution overlap of the birds pooled by locality of origin, regardless of the species.

We then investigated at closer view, on each locality, the at-sea segregation of the birds between the sympatric species. Into each of the three localities where two *Eudyptes* species are sympatric (Marion, Crozet and Kerguelen Islands), we measured the overlap of both species spatial distribution. Because macaroni and eastern rockhopper penguins are not absolutely synchronous in their breeding biology, we also had a closer view to their at-sea overlap by considering it on a monthly base. We also aimed at quantifying spatially the hypothesis from Cherel et al 2007, predicting that macaroni penguins winter more southerly than rockhoppers. We therefore compared between these two species the distribution of the birds along latitude, their bearing at departure and the bearing of the farthest point reached. We also compared sea temperature recorded by the GLS devices that were fitted on each species, in order to reveal the exploitation of different water masses. We thereafter tested the hypothesis that a difference in distribution in latitude (bearing and range utilized) of the sympatric animals may be linked to oceanic current vector force and direction, since it may be a major factor contributing to divergent migration schemes in diving marine animals (e.g. Luschi *et al.* 2003). We therefore compared meridional (i.e., latitudinal) current vectors corresponding to the peak date of departure of each species on each site.

The next step was to compare, in each species, at-sea distribution between parapatrics. Since latitude use may be similar into a same species between localities due to its thermal preferences, we rather compared parapatrics distribution along longitude, bearing at departure and bearing of the farthest point reached. We also compared zonal (i.e., longitudinal) current vectors occurring at the same time between localities. We then wondered how at-sea distribution of a species varied between the localities : was it predictable from one site to another? To measure if a species showed a constant habitat selection between the different colonies where birds originated, we used a habitat suitability model. We focused on those birds that were concomitantly tracked in 2007. The habitat suitability model was based on the at-sea distribution of the birds from one site, and its results were displayed on the whole study area in order to compare predictions with the actual locations of the birds from the different sites. We chose the site that had an intermediate position, hence neighbouring the two other sites: we therefore took Crozet as the reference locality for the habitat modelling. Due to seasonality in this oceanic region (Clarke 1988), we had

to select a month during which to model winter habitat. Since periods of intense foraging can be detected via a decreased mean speed of the animal along its track and an increased time spent per sector, or increased sinuosity (Weavers 1992, Wilson 1995, Bost et al. 1997), the month considered to model the inter-breeding foraging habitat of the penguins corresponded to when they reached their minimal monthly swimming speed (see Bost et al. 2009).

The last step of investigation was carried out into each of the seven populations. Given the marked sexual dimorphism exhibited by all species of the genus *Eudyptes* (Warham 1975), we could expect some difference of at-sea distribution between individuals according to sex. We therefore calculated the overlap of kernel density contours between the complete at-sea distribution of individuals of both sexes. Furtherly, we tested the assumption of sexual spatial segregation specifically during the month of minimum swimming speed. We therefore had to investigate the influence of sex of the individuals in the clustering of two groups from the spatial distribution of all individuals for each population, and also compared bearing of the animals at departure and bearing of the farthest point reached between sexes.

Analytic tools used

For all analyses we used R 2.9.0 (R Development Core Team 2009) and additional packages '*adehabitat*', '*sp*', '*trip*', '*circstat*', '*stats*' and '*argosfilter*'. Mapping of the tracks was realised using ArcGis 9.2.

Spatial overlap of the penguins winter home-range was evaluated from the 95 % kernel density contours (Wood et al. 2000). We set the smoothing parameter (search radius) $h = 2^\circ$ for all tracks, as recommended for data gained by GLSs (BirdLife International 2004). We used the method '*Utilization Distribution Overlap Index*' (UDOI), as recommended by Fieberg & Kochanny (2005). These authors reviewed that UDOI equals 0 when two home-ranges do not overlap, and equals 1 if both home-ranges are uniformly distributed and have 100% overlap. However, UDOI can be >1 if the two home-ranges are non-uniformly distributed and have a very high degree of overlap.

We used simple parametric (t-test, ANOVA) and non-parametric (Wilcoxon and Kruskal-Wallis rank sum tests) statistics to compare parameters between species, sites and/or sexes. We also used Watson's two-sample test of homogeneity to compare circular data (bearings). In all tests threshold was set at $p = 0.05$. When differences were statistically different between more than two

groups, we used Tukey's 'Honest Significant Difference' multiple comparison of means post-hoc test, with a 95% family-wise confidence level, to precise which groups were significantly different between them.

Meridional and zonal current vectors force were downloaded from the Bloomwatch 180 (<http://coastwatch.pfel.noaa.gov/coastwatch/CWBrowerWW180.jsp>) website. These files had a spatial resolution of 0.25°. We set spatial boundaries at 1° in each direction around the study sites, and used available daily files that were the closest to the mean peak departure date of the species: 18 april for *E. chrysolophus*, 09 may for *E. filholi* and 14 march for *E. moseleyi*, all three files for the year 2007.

The habitat suitability modelling method we used was the Mahalanobis Distances Factor Analysis (MADIFA, Calenge *et al.* 2008). It is a method developed to build habitat suitability maps from presence-only data, such as tracking data (for a comparison of methods see Tsoar *et al.* 2007). In a MADIFA, two principal components analyses (PCAs) successively summarize the information regarding respectively: (a) the environment described by spatial variables; and (b) the relationship between the locations of animals and the environment. Environmental variables used were bathymetry (BATHY) and its gradient (BATHYG), sea-surface temperature (SST) and its gradient (SSTG), SST anomalies (SSTA), sea-surface chlorophyll *a* concentration (CHLA), mixed-layer depth (MLD) and eddy kinetic energy (EKE). MLD was a mean of annual data obtained since 1941. Temporal resolution selected for dynamic variables was one month, and the spatial grid 1° in accordance with the geolocation technique accuracy. These spatial data were obtained from the NOAA's ETOPO (http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/gdas/gd_de signagrid.html?dbase=GRDET2), the Bloomwatch 180, the LOCEAN (<http://www.locean-ipsl.upmc.fr/~cdblod/mld.html>) and the AVISO (<http://las.aviso.oceanobs.com/las/servlets/dataset>) websites.

Finally, to cluster distribution data into a defined number of groups we used the *k*-means method. This classification aims to partition the points into *k* groups such that the sum of squares from points to the assigned cluster centres is minimized. At the minimum, all cluster centres are at the mean of their Voronoi sets (the set of data points which are nearest to the cluster centre). We used for each individual mean longitude and latitude during the month of minimum mobility, and sex was coded -1 for males and 1 for females, so that clusters with balanced

sex-ratio should show a mean sex value close to 0.

Results

General results

From the 141 animals instrumented we could finally exploit 87 tracks. The majority of all these tracks (62 out of 87) were collected during the 2007 inter-breeding season. The use of PTTs allowed to collect localisations for 11 macaronis from Marion, over periods of 14.7 to more than 205 d (mean \pm SD: 90.6 \pm 73.5 d). Devices used in 2008 allowed to considerably increase the average transmitting period (171.5 \pm 32.4 d in 2008). For rockhoppers, 10 PTTs transmitted localisations of animals from Marion, and worked out from 4.9 to 120.8 d (mean \pm SD: 60.9 \pm 45.9 d, and 99.8 \pm 20.6 for birds tracked in 2008). Nevertheless, no device could be recovered for any bird surveyed with a PTT. For all the following, it should therefore be remembered that tracks from Marion were not always complete. On Crozet and Kerguelen, a maximum of 3 sessions on each colony allowed to recapture 36 (65.5 %) macaronis, and 30 devices finally provided data to be downloaded successfully for the whole at-sea period, ranging from 159 to 206 d. On Amsterdam, Crozet and Kerguelen, a number of 3–8 visits on the colonies allowed to recapture 39 (62.9 %) returning rockhoppers, and 36 devices finally provided data for the whole at-sea period.

A general view of the tracks (Fig. 1) revealed that *Eudyptes* penguins performed long-range movements during the inter-breeding period, mainly in longitude. This penguin community appeared globally well segregated in space at the scale of the southern Indian Ocean: *Eudyptes* penguins (regardless of the species) from different localities showed little spatial overlap in their at-sea distribution (Table 3). UDOI between paired localities was nil in most cases and only animals from Marion and Crozet on one hand, and those from Kerguelen and Amsterdam on the other hand, partially overlapped.

Distribution of the sympatric species

Sympatric *Eudyptes* species showed a consistent and relatively high overlap of their respective global at-sea distribution in each locality (UDOI = 0.419, 0.494 and 0.466 for Marion, Crozet and Kerguelen, respectively). The more realistic overlap measured on a monthly base revealed generally much lower values on each locality during winter, although overlap was still high at both ends of the trips (Fig 2). Bearing of penguins at their departure and at their maximum range were similar between macaroni and

rockhoppers from a same site (Table 4). However, macaroni penguins were consistently distributed more southerly than the rockhoppers on each locality studied (Fig 3 abc: faut-il rajouter une marque sur les figure pour indiquer la latitude de chaque colonie?), and this difference in their respective latitudinal range was highly significant ($t_{6630} = -65.7$, $t_{5445} = -51.1$, $t_{8119} = -69.5$ for Marion, Crozet and Kerguelen, respectively, all $p < 0.00001$). Temperature recorded by the GLS devices confirmed that the two sympatric *Eudyptes* species surveyed were well segregated regarding the water mass into which they distributed, on a monthly scale (Fig 4: choisir synthese ou detail). Macaroni penguins distributed in colder waters than did eastern rockhoppers during all the inter-breeding period, with the exception of the month of November during which sympatric birds all swam back to their colonies. Analysis of meridional currents revealed that current force was significantly higher at Marion, lower at Crozet and similar at Kerguelen, during the peak departure date of macaroni penguins, than at the date when rockhopper penguins leave (Table 5).

Distribution of the parapatric populations

Macaroni penguins showed marked differential distribution along longitude according to their origin (Fig 5a). Notably, macaronis from Crozet and Kerguelen were nearly absolutely segregated in the longitude classes determined, while animals from Marion and Crozet overlapped in their respective longitude use. Macaronis surveyed from Marion peaked in their longitudinal distribution between 36°E and 40°E, those from Crozet between 48°E and 52°E, and those from Kerguelen between 76°E and 80°E, with a higher range than for the two former populations. This difference in mean longitudinal distribution was highly significant overall (ANOVA, $F_2 = 40831$, $p < 0.00001$) as well between each locality of origin (Tukey's post-hoc tests, all p values < 0.0001). Bearing at departure was not significantly different between macaroni penguins from the three sites (Table 6), while bearing of the furthest point reached from the colony was significantly different between macaronis from Marion and Kerguelen, and those from Crozet and Kerguelen. Zonal current force was significantly different between all sites at the mean departure date of macaroni penguins (Table 7). Minimal monthly swimming speed occurred in July for macaroni penguins (Fig 6). We therefore considered July as the representative month of intense foraging during the inter-breeding period for the macaronis. Based on location data from July 2007, winter habitat modelling of macaroni penguins from Crozet revealed a prime importance of SST on the first axis

summarizing the environment, and of BATHYG on the second axis (Table 8a). Then, the relation between animals and their environment showed the highest scores for SST and SSTG on the first axis, which was predominant in variance explanation. The projection of this habitat suitability model showed a band of maximum suitability level, following SST and SSTG optima, between 45 and 55°S (Fig 7a). High levels of suitability were found in the area lying south of the Marion-Crozet region, and east of Kerguelen, between 100 and 120°E. This band of maximum suitability interrupted west of 25°E, between 63 and 69°E and appeared much thinner in latitude (maximum 3°-wide) in the region adjacent to the east of Kerguelen. The locations obtained for the birds from Crozet during July logically matched with high levels of suitability predicted (Fig 7b) and importantly, so did those from Kerguelen (albeit for these latter, some locations were found more southerly than the predictions of high suitability). No bird location was available in July 2007 from Marion.

Rockhopper penguins (including those from Amsterdam) also showed marked differential distribution along longitude (Fig 5b). Among these, birds surveyed from Marion peaked in their longitudinal distribution between 36°E and 40°E, those from Crozet between 52°E and 56°E, those from Kerguelen between 88°E and 92°E, and finally those from Amsterdam 92°E and 96°E. Rockhoppers from Kerguelen appeared to have the wider longitudinal distribution, and overlapped markedly with birds from Amsterdam. Difference in mean longitude distribution was though highly significant for rockhoppers overall (ANOVA, $F_3 = 29193$, $p < 0.00001$) and between each locality of origin (Tukey's post hoc tests, all $p < 0.0001$). Bearing at departure was significantly different between rockhoppers from Crozet and Kerguelen, and bearing of the furthest point reached was significantly different between the birds of Marion and Crozet, and between those from Crozet and Amsterdam (Table 6). Zonal current force was significantly different between all sites at the mean departure date of rockhopper penguins, except between Crozet and Amsterdam and between Kerguelen and Amsterdam (Table 7). Minimal monthly swimming speed occurred in September for eastern and in May for northern rockhopper penguins (Fig 6). We therefore considered September and May as the representative months of intense foraging during the inter-breeding period for the eastern and the northern rockhopper penguins, respectively. In the same way as for the macaronis, suitable habitat modelling for rockhopper penguins during September 2007 showed the importance of CHLA and

SST to summarize the environment on the first principal component, but also of BATHY and BATHYG on the second axis (Table 8b). On the second PCA, variance of the relation between the animals and the environment was almost entirely captured on the first principal component, revealing prime influence of SSTG on the penguins' winter distribution. Mapping habitat suitability levels also showed in this case a main latitudinal band around 45°S, that separated into two branches east of 80°E: a thin, northerly one, situated around 38°S, and a larger, more southerly one found globally between 45 and 55°S (Fig 8a). Between these two branches (as well as north and south of them) occurred very low levels of suitability, and this region corresponded with where the highest values of MLD were found on the study area. Superimposing the locations obtained for the animals from Crozet for the month of September 2007 revealed a strong matching between these locations and high suitability levels in the area north of Crozet, while the animals from Kerguelen were more found on the edges of apparently more favourable regions. Importantly, these latter were distributed in two groups, closely following the dichotomic pattern predicted along latitude for habitat suitability in the area east of Kerguelen. Few birds locations were found in the thinner northerly suitable habitat, and much more were distributed in the larger, more southerly and apparently more favourable region (Fig 8b). Notably, no animal location was found in the centre of the low suitability level area. No bird location was available in September 2007 from Marion. We also superimposed on the prediction map the locations of animals from Amsterdam corresponding to their month of minimum swimming speed (May 2007: Fig 8c). These locations fell virtually all into the area of low habitat suitability level previously highlighted.

Distribution of the individuals in each population

In macaroni penguins, relatively coherent patterns of migration were obtained in all populations (Fig 1, Table 4). However, into each population we could distinguish different movements according to the individuals. Macaronis from Marion and Crozet showed large individual dispersion regarding bearing of maximum range, with south-westwards, southwards and also south-eastwards heading individuals (Fig 1, Table 4). At Kerguelen, two patterns of distribution were clearly observed in 2006: 7 (4 male, 3 female) animals had a large range and mostly longitudinal migration, while 5 (3 male, 2 female) showed more latitudinal movement, with smaller range (Bost et al. 2009). This dual strategy was also observed in 2007, with 4 (3 male, 1 female) individuals

having a more longitudinal distribution, and 3 (all female) others a higher latitudinal range. In rockhopper penguins, similar observations were made, and divergent patterns were particularly noticeable at Crozet and Kerguelen, with respectively longitudinal and latitudinal segregation of birds from a same population during winter (Figure 8b), each group being composed of animals from both sexes. For all species there were very high overlaps of at-sea distribution between sexes into each population (mean UDOI = 0.98 ± 0.22 , see Table 9 for each population). Further, into each population we could cluster distribution data in two groups that had contrasted mean longitude and latitude, with little influence of gender (Table 10). There were two exceptions: in macaronis from Crozet, the first cluster tended to be much female-biased, but so did the second cluster. In rockhoppers from Kerguelen, both clusters tended to be male-biased. Finally our data showed no significant difference in mean bearing at departure and bearing of the maximum range, according to sex, into any population (Table 11).

Discussion

The investigation carried out in this study at multiple ecological scales supports and generalizes the previous finding that *Eudyptes* penguins undergo large scale movements whilst at-sea during the whole inter-breeding period (Pütz et al. 2002, Raya Rey et al. 2007, Bost et al. 2009). Our study highlights that a community of oceanic seabirds such as exhibits spatial segregation at least at four ecological scales during their inter-breeding period. First, at the community level, little overlap was observed between localities of origin, regardless of the species. Second, between sympatric species, macaroni were distributed systematically more southerly at-sea than eastern rockhopper penguins on the three localities surveyed. Third, into all three species studied, parapatrics showed contrasted longitudinal distributions, although selecting similar environment. And finally, into each population could exist divergent migration patterns at the individual level, that could not be explained by the sex of the individuals.

Methodological comments

In this study two kinds of positioning devices were used: Argos PTTs and GLS loggers. Both of these had advantages and drawbacks. PTTs allowed better spatial accuracy and provided locations of the animals without the need to recover the devices. However, due to their relatively larger size and the presence of an antenna, drag effects were probably higher in this method, causing the device to be lost at sea.

Battery autonomy was another drawback of this method, and the combination of both explained why transmitting periods were shorter before 2008, when PTTs used were not as miniaturized and long-functioning as they were in 2008. Adverse effects of the devices on the foraging performance of the birds are therefore expected to have been larger before 2008. The use of miniaturized GLS loggers reduced considerably drag effect, and the much lower cost of these devices allowed to increase number of animals sampled during the same year. The necessity to recapture the birds to extract data from the loggers lead to not having data for each logger deployed; however, when data could be downloaded, the entire track could be estimated. Spatial accuracy was lower in this case, of about 1° in magnitude. One drawback of the geolocation method we used is that the estimated tracks generally start northward, because of the SST-matching procedure (see Thiebot & Pinaud 2010). This is probably the reason why little difference was measured in our study between the bearing at departure of sympatric or parapatric animals (Table 4 and Table 6). Birds from Marion rather seem to radiate more at their departure from the colonies, which may be related to the difference in methodology employed to track the birds. The habitat modelling technique used in our study seemed relevant to compare environmental niche used in winter by parapatric birds. One main objective of this method is to summarize information regarding the relationship between the locations of animals and the environment, in the second PCA, on a single ultra-predominant principal component (Calenge et al. 2008). In our study, this goal was successfully reached (Table 8), and the method provided easy-to-read habitat suitability maps, that enabled a clear view of the model's predictions for each species and allowed to superimpose easily the corresponding animals locations that were actually observed.

Distribution of the sympatric species

As inferred by Cherel et al. (2007), a latitudinal segregation in the at-sea distribution of sympatric *Eudyptes* penguins during the inter-breeding period was observed in our study. Macaroni penguins systematically wintered more southerly than did the rockhoppers, on the three localities surveyed. This was confirmed by the temperature records made throughout the inter-breeding migration by the GLS devices. Macaronis wintered in colder waters than did the rockhoppers, indicative of more southerly waters, and the difference of water temperature between the two species was the highest during the months in the center

of the inter-breeding period, when animals were not migrating from or to their breeding colonies. This difference in latitude distribution was not attributable to stronger meridional currents at the departure period of macaronis than rockhoppers, but rather seems to be a specific life-history trait. The inter-breeding period is actually a very important basis for subspeciation and speciation in seabirds (Friesen et al. 2007), which may strengthen the role of divergent migratory patterns into populations as basic mechanisms in the subspeciation of *Eudyptes* penguins. In the case of sympatric species, the slight delay observed in breeding phenology may be seen as an adaptive mechanism allowing to decrease inter-specific competition for food (Brown 1987) by decreasing overlap of the birds distribution during the departure period, when birds are in low body condition after a prolonged fasting period on land during moult (Green et al. 2009).

Distribution of the parapatric populations

Importantly, in each species, parapatric populations appeared segregated in their longitudinal distribution. Macaroni from Marion and Crozet nevertheless showed partial overlap, as did rockhoppers from Kerguelen and Amsterdam. There were some hotspots of longitudinal distribution of the birds, notably near the colonies, while between Crozet and Kerguelen a much lower density of birds locations was found (56–68°E, see Figure 5a and Figure 5b). More importantly, this longitudinal segregation was not only due to the respective location of the colonies, but also because bearing of the furthest point reached was different between many populations. Macaronis from Marion and Kerguelen migrated towards very different bearings, as did those from Crozet versus those from Kerguelen. Rockhoppers from Marion and Crozet had a different bearing of maximum range, and also those from Crozet versus those from Amsterdam. Zonal current force did not allow to understand the direction taken at the departure of the migration: in both species the population that departed against the main flow (Crozet) did not encountered lower current force when departing, compared to birds leaving with the flow. The direction taken at departure therefore seems to be an intrinsic character of each population, or better yet of each locality since bearing of sympatric species was not different.

The MADIFA approach revealed general importance of SST, SSTG, and also BATHYG and CHLA as main environmental factors affecting the *Eudyptes* penguins distribution during the inter-breeding period. High levels of MLD also seemed to negatively affect the habitat suitability of *E. filholi*: birds from

Kerguelen were distributed in the periphery of the area where the highest levels of MLD (over 200 m) were found. Even if there were no data available during the corresponding month and year of habitat modelling, macaroni penguins tracked from Marion in 2008 seemed to distribute accordingly to the model predictions (see Fig 1 and Fig 7), while no location of the rockhoppers from Marion was available during September even during another year. However for both species, the prediction map shows high suitability levels situated more southerly in the Marion region than in the Crozet region, which is consistent with the distribution of isotherms, SSTG and fronts in this sector (Belkin & Gordon 1996, Sokolov & Rintoul 2009). Finally, it is noteworthy that at-sea distribution of the birds from Amsterdam during the month of minimum mobility (May), falls within very low levels of habitat suitability predicted for *E. filholi* during September (see Fig 8c). This indicates either a major environmental change in this region between May and September, suggesting that suitable areas were found elsewhere in May, or/and that the two sibling species of rockhoppers actually show contrasted environmental niche.

Distribution of the individuals in each population

Our study showed limited individual specializations into each population, on a spatial point of view. Divergent patterns were more noticeable in Kerguelen populations, however these differences in spatial distribution could not be attributed to sex. Overlap of the distribution of both sexes was very high in each population, no difference in bearing at departure and at maximum range was found between sexes, and the clustering of each population into two groups during the

month of minimal mobility showed very little bias in sex into each cluster. There were exceptions in two populations, among three for which sex ratio was less balanced (macaronis from Crozet: 4 males, 7 females; rockhoppers from Kerguelen: 9 males, 5 females). This bias systematically affected the clusters towards the more represented sex: towards females for macaronis from Crozet, and towards males for rockhoppers from Kerguelen, suggesting that the effect of gender in these cases was related to sample sizes. Our study therefore reveals only weak differences between the sexes in the horizontal movements of winter migrating penguins (cf Ballard et al. 2010), which suggests a similar spatial niche for males and females. However, larger differences between sexes may appear in habitat use when the vertical dimension of their niche is investigated (Green et al. 2005), indicating that sexual segregation may occur through a differential depth use by crested penguins even if not reflected in horizontal movements.

Hypotheses on the origin of the niche partitioning in *Eudyptes* penguins
Cf. Discussion générale

Acknowledgments

The Ethics Committee of IPEV approved the field procedure. The authors thank H. Maheo, M. Berlincourt, Q. Delorme, A. Knochel, R. Perdriat, J. Nezan, S. Mortreux, Y. Charbonnier and N. Mignot for their help in the field, and C. Péron, A. Goarant, M. Louzao, C. Cotté and M. Authier for their help and advice on analyses.

Tables

Table 1. Migration schedule (mean departure and return dates, time at-sea \pm SD) of the three species surveyed: the macaroni *Eudyptes chrysolophus*, the eastern *E. filholi* and the northern *E. moseleyi* rockhopper penguins.

Species	Mean departure date	Mean return date	Time at sea (d)
<i>E. chrysolophus</i>	19 apr.	24 oct.	190 \pm 15
<i>E. filholi</i>	11 may	25 nov.	195 \pm 5
<i>E. moseleyi</i>	16 mar.	25 jul.	132 \pm 5

For *E. chrysolophus*, data are from Bost et al. (2009), with animals studied at Kerguelen; for *E. filholi* and *E. moseleyi* animals were studied at Kerguelen and Amsterdam, respectively (Thiebot & Bost, unpub. data).

Table 2. Summary of all animals equipped on all sites for the study of the three species surveyed: the macaroni *Eudyptes chrysolophus*, the eastern *E. filholi* and the northern *E. moseleyi* rockhopper penguins.

Species tracked	Locality	Year	Number of animals instrumented (σ - φ)	Colony	Device used (weight)	
<i>E. chrysolophus</i>	Marion	2005	2 (1-1)	Macaroni Bay North	PTT - Telonics	
		2007	6 (4-2)	Swartkop, Kildalkey, Bullard North	PTT - Telonics	
	Crozet	2008	6 (3-3)	Swartkop, Bullard North	PTT - Sirtrack	
		2007	18 (9-9)	Jardin Japonais	GLS - BAS MK4 (6 g)	
	Kerguelen	2006	21 (11-10)	Cap Cotter	GLS - BAS MK4 (6 g)	
		2007	16 (8-8)	Cap Cotter	GLS - BAS MK4 (6 g)	
		2006	2 (1-1)	Trypot	PTT - Telonics	
		2007	2 (?-?)	Trypot	PTT - Telonics	
	<i>E. filholi</i>	Marion	2008	6 (?-?)	Boogaard, Swartkop	PTT - Sirtrack
		Crozet	2007	22 (11-11)	Pointe Basse	GLS - BAS MK4 (6 g)
<i>E. moseleyi</i>	Kerguelen	2007	20 (10-10)	Île Mayes	GLS - BAS MK4 (6 g)	
	Amsterdam	2007	20 (14-6)	Entrecasteaux	GLS - BAS MK4 (6 g)	

Table 3. Index of overlap (UDOI) between the global at-sea distribution of *Eudyptes* penguins from the three localities surveyed (regardless of the species) during their inter-breeding period.

Locality	Crozet	Kerguelen	Amsterdam
Marion	0.195	0	0
Crozet	-	0	0
Kerguelen	-	-	0.065

Table 4. Bearing of the penguins at their departure and at their maximum range, and comparison between sympatric species from the respective localities (values are mean \pm SD).

Locality	Species (no. individuals)	Bearing at departure	Watson's Test Statistic	Bearing at range	Watson's Test Statistic
Marion	<i>E. chrysolophus</i> (11)	-0.13 \pm 1.80	0.0418, $p > 0.10$	168.95 \pm 64.47	0.0479, $p > 0.10$
	<i>E. filholi</i> (10)	-0.03 \pm 2.07		132.47 \pm 68.45	
Crozet	<i>E. chrysolophus</i> (11)	-0.61 \pm 1.04	0.103, $p > 0.10$	167.73 \pm 137.37	0.0309, $p > 0.10$
	<i>E. filholi</i> (11)	-0.66 \pm 1.34		19.09 \pm 113.83	
Kerguelen	<i>E. chrysolophus</i> (19)	0.54 \pm 1.71	0.0721, $p > 0.10$	93.25 \pm 5.92	0.119, $p > 0.10$
	<i>E. filholi</i> (14)	1.51 \pm 1.45		79.42 \pm 12.57	
Amsterdam	<i>E. moseleyi</i> (11)	0.36 \pm 1.75	-	100.62 \pm 4.41	-

Table 5. Meridional current occurring in the vicinity of the study sites during the respective peak of departure of the two sympatric species (values are mean \pm SD, and p values < 0.05 are shown in bold).

Locality	Species	Meridional current (cm. s ⁻¹)	Test
Marion	<i>E. chrysolophus</i>	0.049 \pm 0.058	$W_{105} = 4023$, $p = \mathbf{0.005}$
	<i>E. filholi</i>	0.025 \pm 0.024	
Crozet	<i>E. chrysolophus</i>	0.016 \pm 0.027	$t_{160} = -2.4336$, $p = \mathbf{0.016}$
	<i>E. filholi</i>	0.026 \pm 0.027	
Kerguelen	<i>E. chrysolophus</i>	0.000 \pm 0.050	$W_{141} = 2850$, $p = 0.304$
	<i>E. filholi</i>	-0.006 \pm 0.053	

Table 6. Bearing of the penguins at their departure from the respective localities and at their maximum range, and comparison between different sites for each species (values are mean \pm SD, and p values < 0.05 are shown in bold).

Species	Locality	ANOVA Bearing at departure	Adjusted p-values (Tukey's post hoc test)			ANOVA Bearing at range	Adjusted p-values (Tukey's post hoc test)		
			Marion	Crozet	Kerguelen		Marion	Crozet	Kerguelen
<i>E. chrysolophus</i>	Marion	$F_2 = 1.92,$ $p = 0.16$	-	-	-	$F_2 = 4.73,$ $p = 0.015$	-	-	-
	Crozet		0.76	-	-		0.99	-	-
	Kerguelen		0.51	0.15	-		0.038	0.041	-
<i>E. filholi / moseleyi</i>	Marion	$F_3 = 3.83,$ $p = 0.016$	-	-	-	$F_3 = 5.87,$ $p = 0.002$	-	-	-
	Crozet		0.82	-	-		0.001	-	-
	Kerguelen		0.13	0.012	-		0.21	0.11	-
	Amsterdam		0.95	0.48	0.32		0.67	0.024	0.85

Table 7. Zonal current occurring in the vicinity of the study sites simultaneously during the respective peak of departure of the two sympatric species (values are mean \pm SD, and p values < 0.05 are shown in bold).

Species	Locality	Zonal current (cm.s^{-1})	ANOVA	Adjusted p-values (Tukey's post hoc test)		
				Marion	Crozet	Kerguelen
<i>E. chrysolophus</i>	Marion	0.097 \pm 0.114	$F_2 = 32.3, p$ < 0.0001	-	-	-
	Crozet	0.048 \pm 0.059		0.0003	-	-
	Kerguelen	-0.005 \pm 0.040		< 0.0001	0.0001	-
<i>E. filholi / moseleyi</i>	Marion	0.132 \pm 0.109	$F_3 = 69.2, p$ < 0.0001	-	-	-
	Crozet	0.032 \pm 0.051		< 0.0001	-	-
	Kerguelen	-0.011 \pm 0.054		< 0.0001	0.0007	-
	Amsterdam	0.008 \pm 0.028		< 0.0001	0.11	0.33

Table 8. Summary of the MADIFA for (a) macaroni and (b) rockhopper penguins during the inter-breeding period: % of variance explained by the three first principal components of the PCAs and scores of the variables on those components.

(a)

First PCA		Component 1	Component 2	Component 3
% of variance		29.7	21.1	15.4
BATHY		-0.11	0.43	-0.52
BATHYG		0.03	-0.58	0.33
SST		-0.58	0.20	0.15
SSTG		0.40	-0.41	-0.40
SSTA		-0.28	-0.17	-0.19
MLD		0.43	0.25	-0.04
CHLA		-0.45	-0.32	-0.08
EKE		-0.16	-0.27	-0.63
Second PCA		Component 1	Component 2	Component 3
% of variance		79.0	10.9	5.0
BATHY		0.23	0.14	-0.02
BATHYG		-0.22	0.20	0.01
SST		0.95	0.42	-0.09
SSTG		-0.73	-0.01	0.20
SSTA		0.18	0.48	0.02
MLD		-0.16	-0.85	0.01
CHLA		0.32	0.73	0.33
EKE		0.14	0.12	0.96

(b)

First PCA		Component 1	Component 2	Component 3
% of variance		25.7	19.8	16.0
BATHY		0.34	0.62	0.05
BATHYG		-0.38	-0.56	0.23
SST		-0.48	0.33	-0.32
SSTG		0.02	0.11	-0.12
SSTA		0.15	0.07	0.73
MLD		0.31	-0.27	-0.53
CHLA		-0.56	0.24	-0.00
EKE		-0.29	0.20	0.10
Second PCA		Component 1	Component 2	Component 3
% of variance		99.5	0.26	0.18
BATHY		-0.06	-0.13	-0.24
BATHYG		0.04	-0.03	-0.11
SST		-0.01	-0.88	0.54
SSTG		-0.99	-0.01	0.02
SSTA		0.01	0.19	-0.40
MLD		-0.03	0.58	0.72
CHLA		0.00	-0.65	0.14
EKE		0.01	-0.13	-0.01

Variables abbreviations: BATHY: bathymetry, BATHYG: gradient of bathymetry, SST: sea-surface temperature, SSTG: gradient of sea-surface temperature, SSTA: sea-surface temperature anomaly, MLD: mixed-layer depth, CHLA: sea-surface chlorophyll *a* concentration, EKE: eddy kinetic energy.

Table 9. Utilization Distribution Overlap Index (UDOI) between animals of both sexes for each population surveyed.

Species	Locality	UDOI	No. of males	No. of females	No. of unknown sex
<i>E. chrysolophus</i>	Marion	0.72	5	5	1
	Crozet	0.73	4	7	0
	Kerguelen	1.25	10	9	0
<i>E. filholi</i>	Marion	1.27	2	2	6
	Crozet	0.97	5	6	0
	Kerguelen	1.03	9	5	0
<i>E. moseleyi</i>	Amsterdam	0.90	7	4	0

Table 10. Properties of the two clusters of distribution produced for each population during the month of minimum velocity, and number of individuals comprised in each cluster.

Species	Locality	Cluster	Longitude	Latitude	Sex	No. of individuals
<i>E. chrysolophus</i>	Marion	NA	NA	NA	NA	3
	Crozet	1	49.33	-48.01	0.14	5
		2	33.45	-53.39	0.50	6
	Kerguelen	1	82.53	-50.95	0.00	9
		2	102.00	-50.26	-0.11	10
	Marion	NA	NA	NA	NA	0
<i>E. filholi</i>	Crozet	1	42.60	-44.15	-0.20	5
		2	56.55	-44.31	0.33	6
	Kerguelen	1	89.91	-43.04	-0.33	8
		2	107.87	-47.52	-0.25	6
	Amsterdam	1	101.94	-42.27	-0.43	4
		2	93.38	-40.83	0.00	7

Longitude, latitude and sex represent the average value of each one of these parameters for each cluster (sex coding: -1 for males, 1 for females). For *E. chrysolophus* from Marion, data for only 3 individuals were available for the month of July; for *E. filholi* from Marion, no data were available for the month of September, hence no clustering was carried out for these populations.

Table 11. Comparison of migration bearing of birds from both sexes (M: males, F: females) into each population (values are mean \pm SD).

Species	Locality	Bearing at departure (°)			Bearing at max. range (°)		
		M	F	Watson's Test Statistic	M	F	Watson's Test Statistic
<i>E. chrysolophus</i>	Marion	0.14 \pm 1.87	-0.92 \pm 1.44	0.049, p > 0.10	164.97 \pm 50.15	153.26 \pm 71.65	0.081, p > 0.10
	Crozet	-0.79 \pm 0.93	-0.51 \pm 1.16	0.1039, p > 0.10	232.10 \pm 53.65	130.95 \pm 160.22	0.1104, p > 0.10
	Kerguelen	0.26 \pm 1.83	0.85 \pm 1.62	0.0304, p > 0.10	91.12 \pm 6.36	95.62 \pm 4.63	0.0994, p > 0.10
<i>E. filholi</i>	Marion	2.23 \pm 1.01	-1.48 \pm 2.32	0.125, p > 0.10	113.40 \pm 9.59	114.24 \pm 24.04	0.125, p > 0.10
	Crozet	-1.15 \pm 1.73	-0.24 \pm 0.86	0.1333, p > 0.10	-23.97 \pm 84.91	54.97 \pm 129.41	0.2424, 0.05 > p > 0.1
	Kerguelen	1.80 \pm 1.30	0.99 \pm 1.72	0.1147, p > 0.10	78.31 \pm 12.96	81.41 \pm 13.03	0.0512, p > 0.10
<i>E. moseleyi</i>	Amsterdam	0.02 \pm 1.75	0.96 \pm 1.83	0.0455, p > 0.10	102.59 \pm 3.96	97.17 \pm 2.91	0.0974, p > 0.10

Figures

Figure 1. Interpolated tracks of *Eudyptes* penguins during the inter-breeding period in the Southern Indian Ocean. Depth contours are displayed in the background. Three species were surveyed: macaroni *E. chrysolophus*, eastern *E. filholi* and northern *E. moseleyi* rockhopper penguins on four localities: Marion, Crozet, Kerguelen and Amsterdam Islands. Heard Island is also indicated, as named in the text. The black lines represent the mean positions of the oceanographic fronts, from north to south the Northern and Southern boundaries of the Subtropical Front (NSTF and SSTF, respectively), the Subantarctic Front (SAF), the Polar Front (PF), and the Southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SACC).

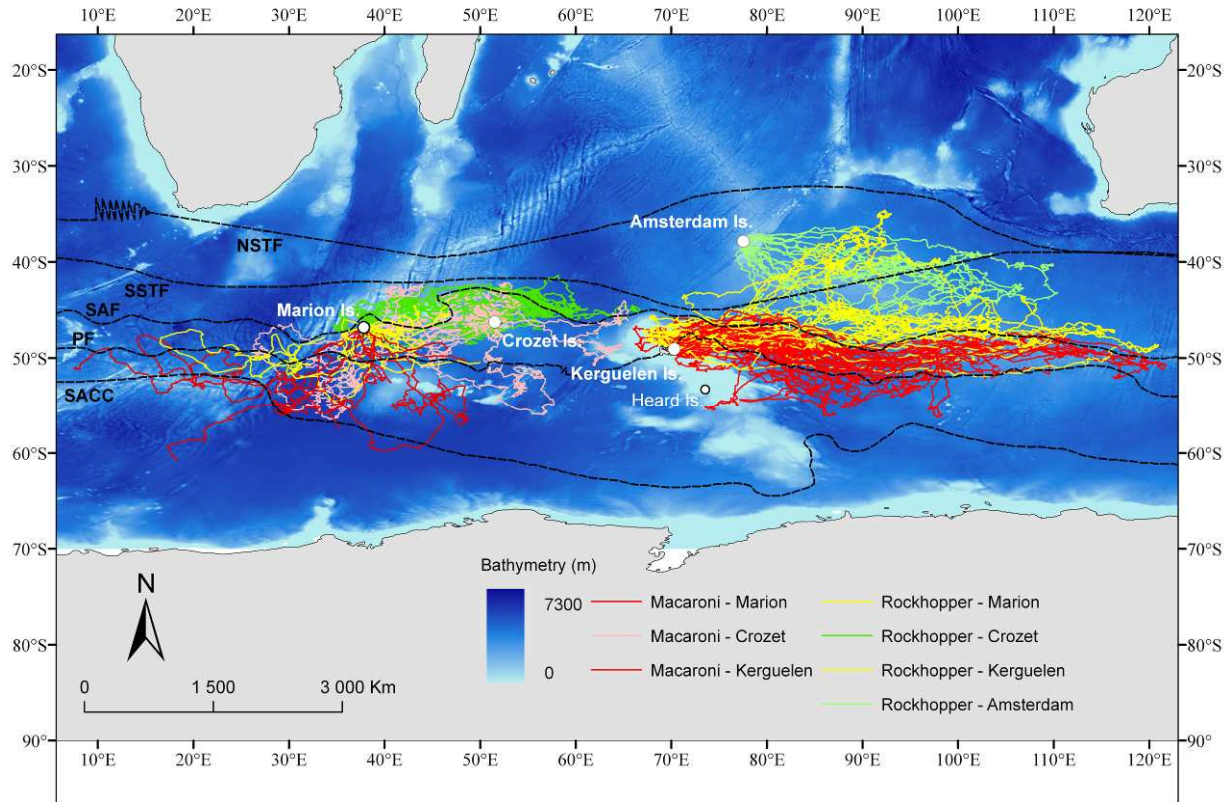


Figure 2. Monthly overlap index (UDOI) of sympatric *Eudyptes* species distribution surveyed on three localities. With PTTs it was not possible to know precisely when penguins entered the water, date of departure was thus estimated from observed movements in that case, which may be less precise than the wet/dry sensor of the GLSs: this may be why some data were available for rockhoppers from Marion for the end of April.

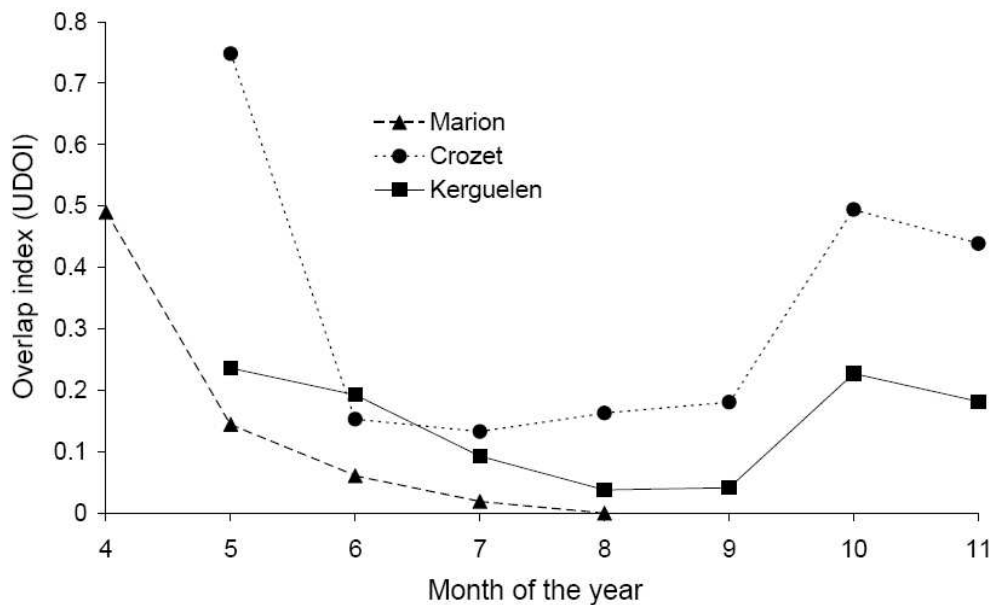


Figure 3. Latitudinal distribution of the two sympatric *Eudyptes* species from (A) Marion, (B) Crozet and (C) Kerguelen Islands.

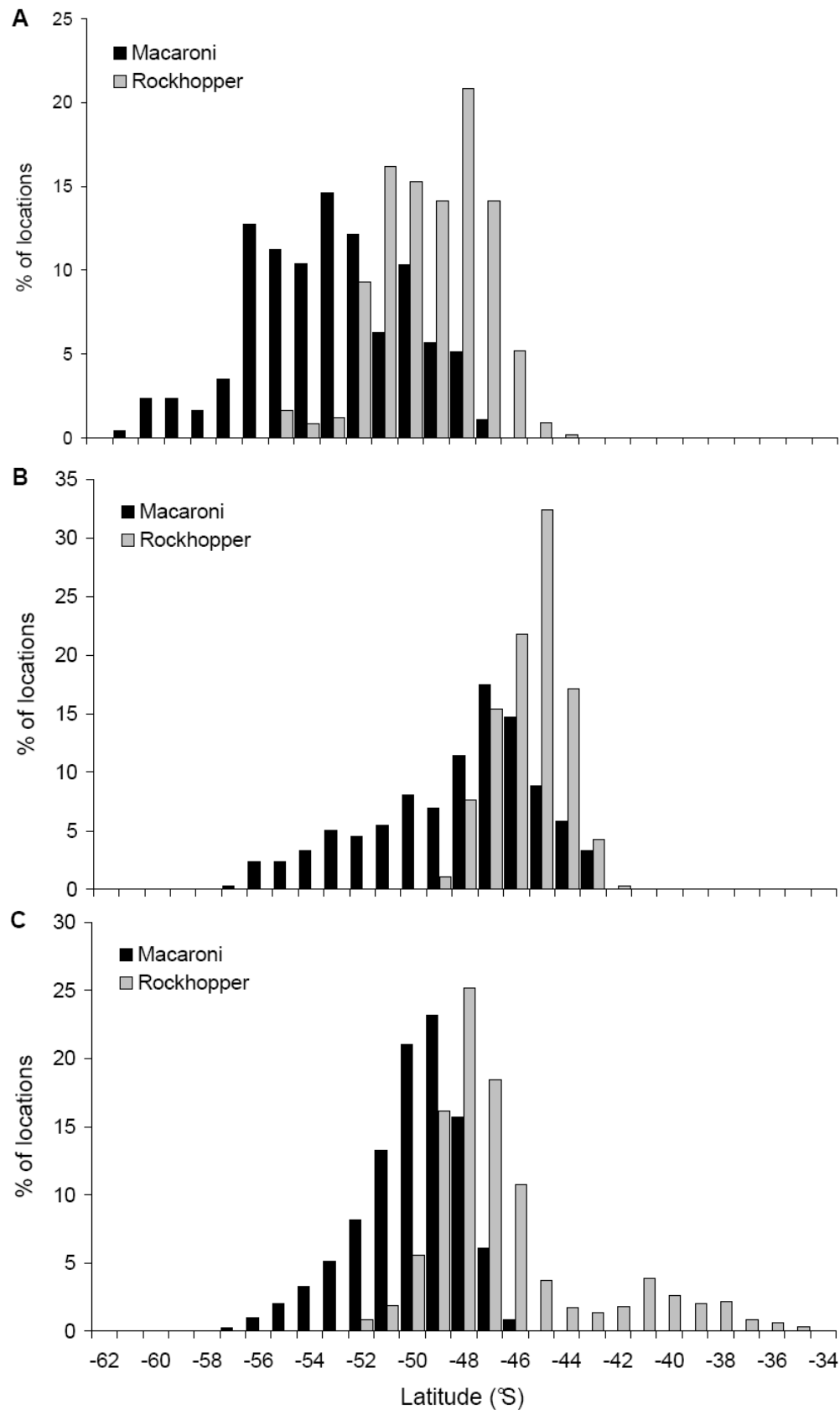


Figure 4. Mean temperature recorded by the GLS devices fitted on macaroni and rockhopper penguins. Animals from Crozet and Kerguelen; values are mean \pm SD. Different letters indicate significantly different ($p < 0.05$) monthly means between the two species.

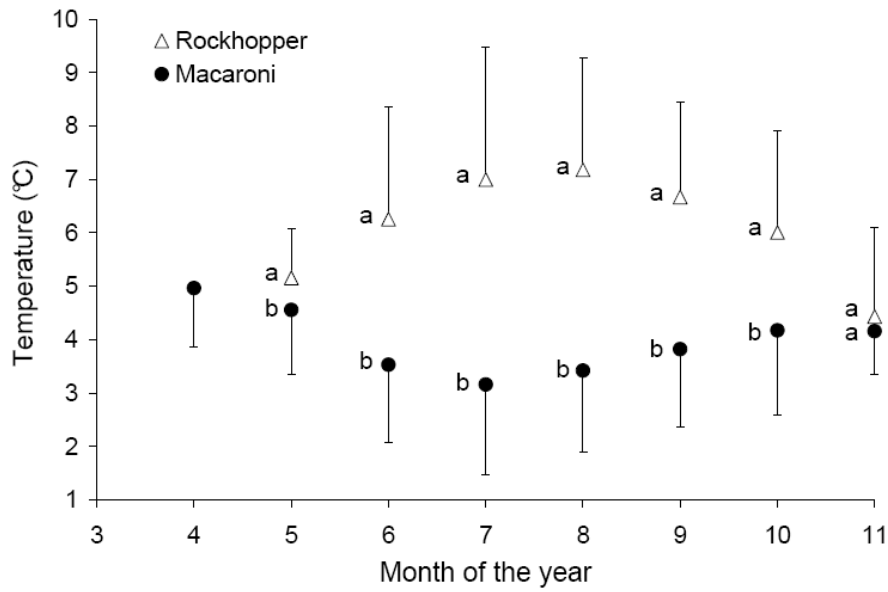


Figure 5. Longitudinal distribution of (A) macaroni and (B) rockhopper penguins from different sites. The eastern and northern rockhopper penguins are shown together on (B) for comparison. Shaded triangles on the x-axis indicate the location of the respective colonies.

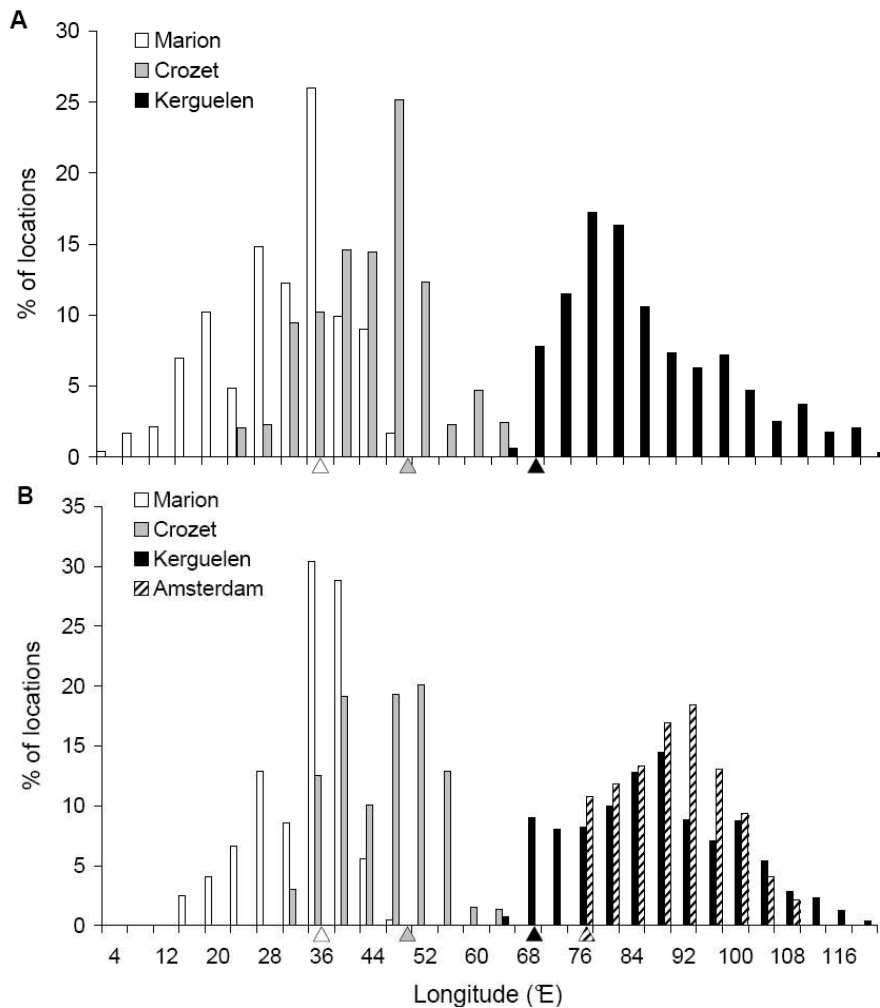


Figure 6. Mean swimming speed of the animals from the three *Eudyptes* species. Values are monthly mean \pm SD and show a minimum in July, September and May for *E. chrysolophus*, *E. filholi* and *E. moseleyi*, respectively.

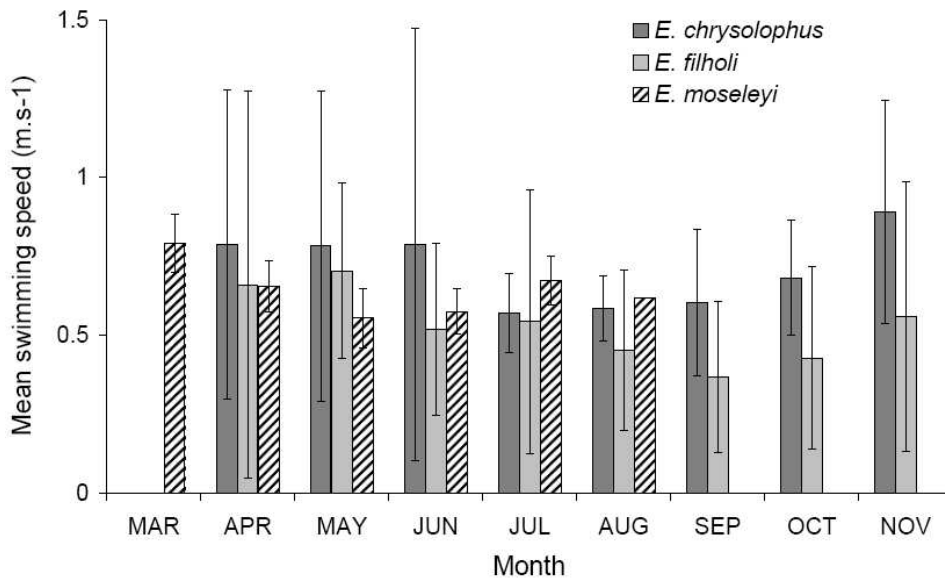


Figure 7. (A) Map of winter habitat suitability predicted for *E. chrysolophus*, with (B) winter distribution of conspecifics. Model was based on the distribution of animals from Crozet only, during the month with minimum swimming speed (July). Location of the colonies are indicated: Marion (grey circle), Crozet (white triangle) and Kerguelen (black triangle). Locations of the animals during the corresponding month are shown; no data available for Marion.

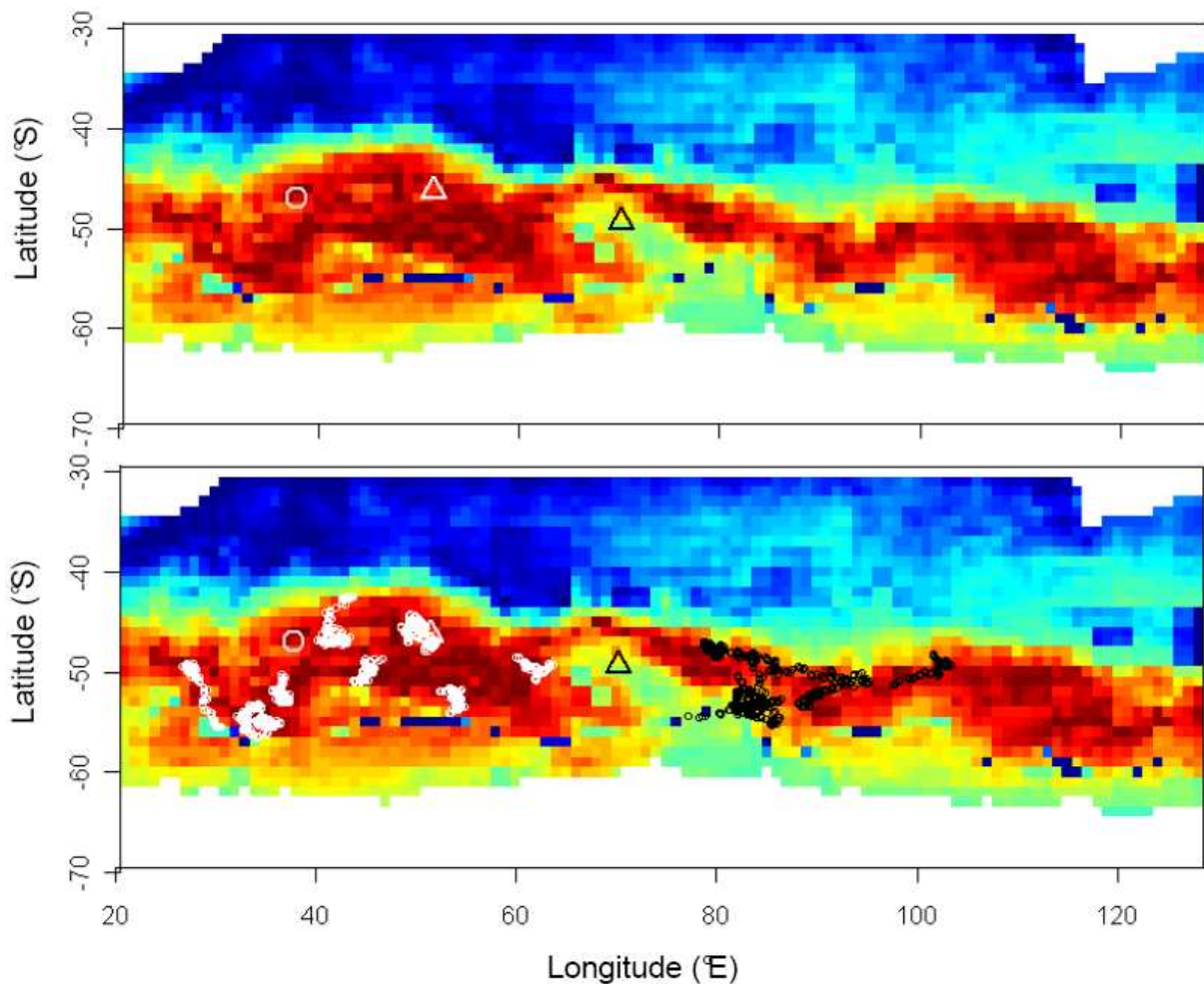
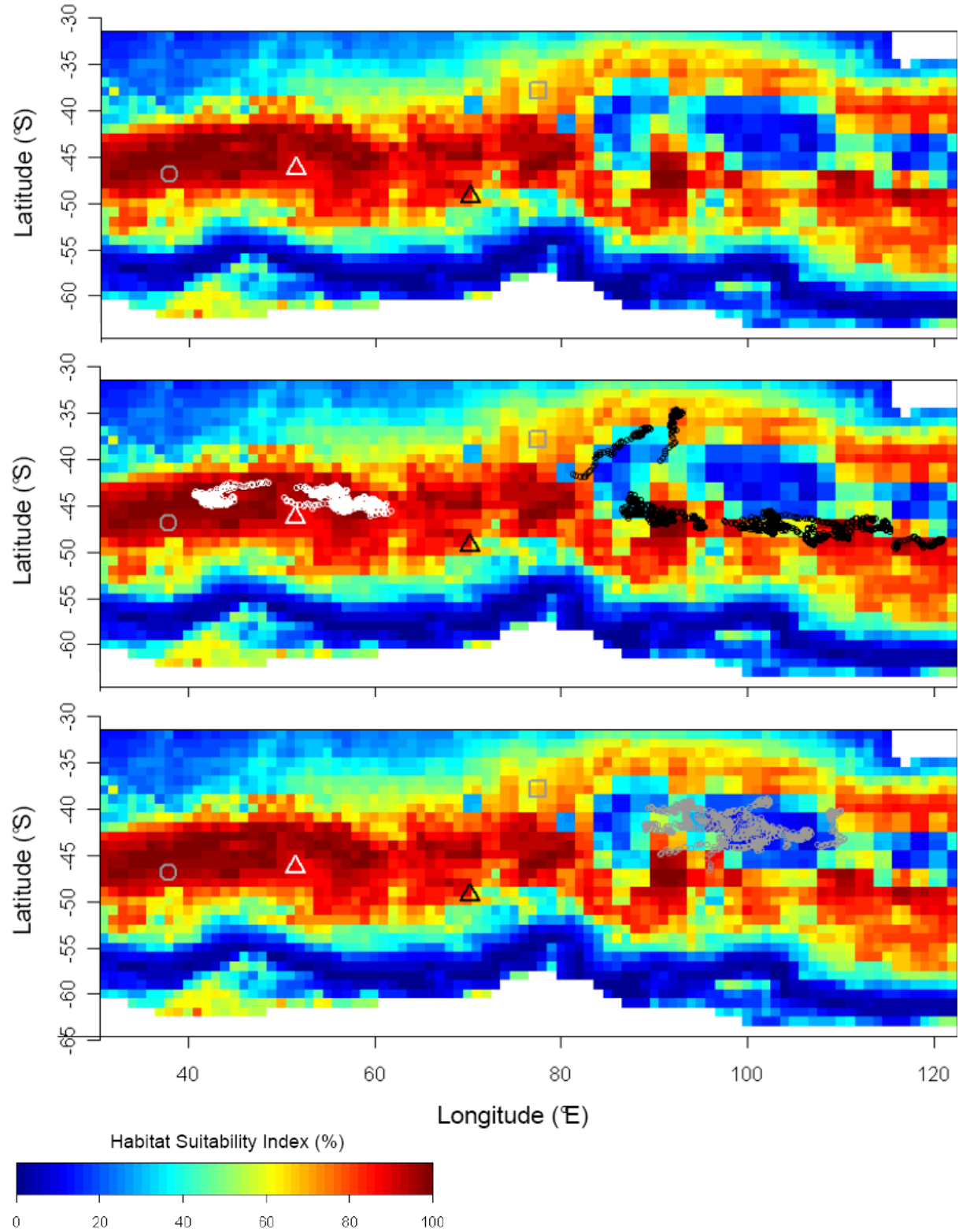


Figure 8. (A) Map of winter habitat suitability predicted for *E. filholi*, with (B) winter distribution of conspecifics and (C) distribution of *E. moseleyi*. Model was based on the distribution of animals from Crozet only, during the month with minimum swimming speed (September). Location of the colonies are indicated: Marion (grey circle), Crozet (white triangle), Kerguelen (black triangle) and Amsterdam (grey square). Locations of the animals during the corresponding month are shown; no data available for Marion. Distribution of animals from Amsterdam during the month with minimum swimming speed (May) is shown for comparison.



Annexe A6

Larger foraging range but similar habitat selection in non-breeding versus breeding sub-Antarctic penguins

JEAN-BAPTISTE THIEBOT*¹, AMELIE LESCROËL¹, DAVID PINAUD¹, PHILIP N. TRATHAN², CHARLES-ANDRE BOST¹

Antarctic Science (in press)

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

²British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK

*Email of the corresponding author: thiebot@cebc.cnrs.fr

Running title: HABITAT SELECTION BY PENGUINS

Abstract: For land-breeding marine organisms such as seabirds, knowledge about their habitat use has mainly been gained through studies of breeding individuals, that are constrained to return frequently to their breeding grounds. In this study we set out to measure whether (a) habitat selection in non-breeding period predicts habitat selection in the breeding period and (b) whether breeding individuals concentrated their activity on the closest suitable habitats. Macaroni *Eudyptes chrysolophus* and gentoo *Pygoscelis papua* penguins, two marine predators with contrasting foraging strategies, were tracked from the Kerguelen archipelago and their habitat selection investigated through Mahalanobis distances factorial analysis. This study presents the first data about gentoo penguins' juvenile dispersal. For both species, results showed 6.9 times larger maximum ranges and up to 12.2 times greater distances travelled during the non-breeding period. Habitat suitability maps suggested both species made similar environmental selections whatever the period. Macaroni penguins targeted pelagic areas beyond the shelf break while gentoo penguins always remained over the shelf. We consider the ecological significance of larger-scale movements made outside the breeding period and suggest that this non-breeding period is of particular interest when attempting to understand an animal's habitat selection.

Key words: ecological niche, penguins, central-place foragers, winter, juvenile, Kerguelen archipelago

Introduction

Knowledge about the habitat selection made by marine vertebrates has increased considerably in recent years, especially in the Antarctic and sub-Antarctic ecosystems, mainly as a consequence of the growing use of telemetry techniques (e.g. McConnell et al. 2002, Weimerskirch et al. 2007). Among marine vertebrates, seabirds have received a greater level of attention, possibly because they are ground-nesting and usually easy to manipulate and to recapture (e.g. Wilson et al. 2002). However, most seabird tracking data have been gathered during the breeding period, when animals are tightly linked to their breeding site in order to provision their offspring (e.g. Trathan et al. 2006, Weimerskirch 2007). Consequently, our knowledge about their habitat use outside the breeding period is very limited. Moreover, since these animals spend a substantial part of their life not linked to a central-place, including during juvenile periods and during inter-breeding life-cycle phases, filling this gap is a priority to investigate (e.g. Grémillet et al. 2000, Phillips et al. 2005, 2006, Bost et al. 2009). Outside the breeding period, seabirds are very much

less constrained in space and time, and no longer behave as central-place foraging animals (Croxall et al. 2005, Bost et al. 2009). Free from breeding constraints, such animals may therefore reach further areas. However, differences in habitat selection during the different periods remain poorly documented (Grémillet et al. 2000, Phillips et al. 2006).

In this study we investigated the habitat selections made by two marine predators breeding on the Kerguelen archipelago, in the Southern Indian Ocean. This archipelago is surrounded by a large peri-insular submarine plateau that offers a range of habitats (from shallow productive areas over the plateau, to the steep shelf slopes and outer abyssal plains) to the abundant and diverse community of seabirds that breed on the islands (Weimerskirch *et al.* 1988). Among this community, penguins (Spheniscidae) are a key group. These diving seabirds represent approximately 90% of the Southern Ocean's bird biomass and consume several million tons of marine resources annually (Williams 1995). The foraging range of penguins is constrained by their

relatively slow travelling mode (submerged swimming and porpoising), which strongly limits their dispersal from the colony, in comparison with flying seabirds. Moreover, this group includes species that have contrasted foraging strategies, for example the macaroni *Eudyptes chrysolophus* and the gentoo *Pygoscelis papua* penguins (Mori & Boyd 2004), two species that breed at Kerguelen.

Our main objectives were to determine whether habitat use in the inter-breeding period predicted habitat use during the breeding period, and whether the constraints imposed by breeding lead individuals to forage in the nearest suitable habitat. To accomplish this, we assessed habitat selection of macaroni and gentoo penguins in both periods. These are ideal species to compare, since they have contrasting life history patterns: the macaroni is a pelagic predator (diving typically to 40 m) while the gentoo generally forages closer to shore and has deeper diving capabilities (Mori & Boyd 2004, Tanton *et al.* 2004, Bost *et al.* 2009). We hypothesized that the habitat selected outside the breeding period would better inform our understanding of each species preferred foraging habitat than during the breeding period, due to the release of constraints associated with offspring and greater time availability. We made the prediction that habitat selection by breeding penguins is highly correlated with habitat selection by penguins during the inter-breeding period, but over a much smaller area.

In order to test these predictions, we compared the movements of remotely-tracked animals during and outside the breeding periods (Grémillet *et al.* 2000, Phillips *et al.* 2006). We modelled the habitat selected outside the breeding period, then applied this model to the area that was theoretically within the range of breeding birds. Finally, we compared the model predictions with the actual tracks of the breeding individuals to infer whether the latter behave similarly to non-breeding animals with a smaller foraging range.

Materials and methods

Study models

Macaroni penguins have the greatest prey biomass consumption of any seabird species in the world (Brooke 2004); they are also the most numerous penguin species with 11.8 million breeding pairs worldwide (Woehler 1993). Macaronis are a specialist predator, targeting small, swarming pelagic prey (mainly crustaceans), but also myctophid fish, especially in the Kerguelen region (Deagle *et al.* 2008). Gentoo penguins are one of the most widespread penguin species in the southern oceans and are one of the main avian benthic consumers of the sub-Antarctic (e.g. Croxall & Prince 1980). Interestingly, gentoos' ecology from neighbouring localities on Kerguelen may reflect the whole range of variation of the species with respect to foraging behaviour and diet (Lescroël *et al.* 2004, Lescroël & Bost 2005).

Remote tracking of the animals

For macaroni penguins, our investigation of habitat use outside the breeding period was based on the inter-breeding migration of 12 animals tracked using light-based geolocation methods (GLS) in 2006 (see Bost *et al.* 2009 for further details on the loggers used and attachment methods). Spatial accuracy of locations obtained with GLS technique is expected to be from tens to hundreds km (Wilson *et al.* 2002). Data on the breeding period were obtained between December 2000 and January 2001 during the chick-brooding stage, when males need to replenish their energetic reserves at sea after a prolonged fasting period ashore of about 39 d (Stahl *et al.* 1985). Three breeding males were instrumented with Argos Platform Terminal Transmitters (PTTs, Kiwisats 101, 45 s transmission rate); the PTTs were fitted medially to the lower back to reduce drag, and fixed to the back feathers using cyanoacrylate glue (Loctite 401) and secured cable ties. Devices represented 1.9% of bodymass and 2.7% of the birds cross sectional area (Williams 1995). PTTs provide locations with an accuracy that can be better than 1 km (for the classes of location coded 3, 2 and 1, see review in Wilson *et al.* 2002). Both PTTs and GLSs were deployed at the same colony: Cape Cotter, on Kerguelen mainland (Fig. 1).

Habitat use by gentoo penguins outside their breeding period was investigated using dispersing juveniles. Though these birds may have been less experienced at foraging than adults, we consider that their habitat selection was probably representative of other demographic categories, as our study birds clearly had to make choices between available habitats during these periods they carried the devices. We equipped six birds with Argos PTTs (Kiwisats 202, 45 s transmission rate) between January and March 2008 on the Kerguelen mainland; three individuals were tracked from the Estacade colony, a site facing eastwards to the open sea, and three from Pointe Denis, within the Morbihan Gulf. These devices were programmed to transmit for 24h every other day; a haul-out timer was set to activate after 12 hours continuously dry. They were attached in the same manner as for breeding macaronis, and represented 1.7% of bodymass and 3.8% of the birds cross sectional area. Habitat use by gentoos during the breeding period was investigated through 11 adults tracked with PTTs between September and October 2002 (eight individuals from Estacade colony and three from Longue Island, in the Morbihan Gulf). These animals were incubating eggs (n=8, with 5 of them from Estacade and 3 from the Gulf) or brooding young chicks (n=3, all from Estacade). These results have been published previously, see Lescroël & Bost (2005), who also provide details about the loggers used and the attachment methods.

For both species, data collection during breeding and non-breeding periods could not take place during the same year due to logistic constraints. As tracking datasets potentially reflect unique ecological conditions within a given year at

a given locality, we ensured that the non-breeding periods were not investigated during times of marked local thermal anomalies (sea-surface temperature anomalies data from the NASA's POET-PO.DAAC website <http://poet.jpl.nasa.gov/>). For the breeding periods investigated, we felt confident that thermal anomaly was a small concern, since previous studies showed consistent at-sea trips patterns among 7 consecutive years for breeding macaroni penguins (Trathan *et al.* 2006).

Habitat selection analysis

We considered that a suitable habitat comprised a combination of environmental factors that was favourable to the study animals (Guisan & Zimmermann 2000). Here, we used environmental variables that were: (a) available for all tracking data (year, season, locality, scale); and (b) thought to have a large and contrasting influence on foraging behaviour for each species. Given previous information about the respective foraging strategies of the two species (Mori & Boyd 2004, Lescroël & Bost 2005, Deagle *et al.* 2008), we focused on bathymetry, bathymetry gradient and distance to the colony. The use of the distance to the colony allowed to measure the difference of spatial scale of the movement according to the level of time constraint (from days, during the breeding period, to months or maybe years outside the breeding period). The spatial grid used for the model inputs and outputs were 0.1° (c. 10 km) for macaroni penguins, and 0.033° (c. 3 km) for gentoo penguins, to take into account that different devices were used to track the individuals outside the breeding period. The spatial resolution of the model predictions for the breeding period, were therefore dependent on the accuracy of the model's inputs.

Before analysing animal movements, PTT locations were filtered using the *'sdafilter'* function of R package *'argosfilter'* based on speed and spikes along the observed track. Specific speed thresholds used were 7.5 km h^{-1} for macaroni (Brown 1987) and 7.2 km h^{-1} for gentoo (Robinson & Hindell 1996) penguins. Filtering locations ensured that their accuracy adequately fitted into the spatial scale used for the model. Because we were unable to know the precise location of selected foraging places, or the success of the animals in these places, we used all the filtered locations in the habitat selection analysis, including the travelling parts of the trips. Due to the irregular nature of ARGOS locations, we also used a linear interpolation of ARGOS locations (once every hour) to avoid over-sampling in the models for areas where many locations were produced. Light-based geolocation data were approximately constant, with 2 locations produced each 24h (see Wilson *et al.* 2002 for a review).

Finally, we used a habitat suitability model to understand habitat selection outside the breeding period. Modelled habitat selection criteria were then applied within the theoretical foraging ambit of animals during the breeding period. Thus, we predicted favourable areas for breeding animals,

based on knowledge gained from non-breeding animals and under the assumption that their preferred habitat was constant within (macaronis and gentoos) and between (gentoos inside the Golfe du Morbihan) colonies. We used Mahalanobis Distances Factor Analysis (MADIFA, Calenge *et al.* 2008), a method developed to build habitat suitability maps from presence-only data, such as tracking data. The Mahalanobis distance is a commonly used environmental suitability index (see Calenge *et al.* 2008 and references inside) that expresses the distance between each available point on a map (defined by a set of environmental variables) and the mean of the ecological niche (supposed to reflect the environmental optimum for the studied species). For all points on the map, the MADIFA partitions the ecological space into a set of axes by the means of two successive principal components analyses (PCAs), so that the first axis maximises the average proportion of their squared Mahalanobis distances. The first PCA returns the directions partitioning the variance of standardized niche into orthogonal components. Then, the correlation structure is removed by rescaling the variance of all axes to one, and a second PCA performed on this new matrix returns linear combinations of the environmental variables so that the width of the niche is the smallest in comparison to the width of the cloud of available points (Calenge *et al.* 2008). Among the different methods available for the description of the ecological niche, we chose the MADIFA because it takes into account the environmental availability on the area where the niche was sampled, and consequently may provide better predictive accuracy (for a comparison of the results given by 6 presence-only data methods see Tsoar *et al.* 2007). This method is also convenient to use because it is easily available and implemented, runs on a free software, and finally because it is complementary to the commonly used ecological-niche factor analysis (ENFA). For all analyses we used R 2.9.0 (R Development Core Team 2009) and additional packages *'adehabitat'*, *'sp'*, and *'trip'*.

To perform the MADIFA we needed to define spatially the *'available environment'* considered for non-breeding animals. We selected the latitudinal range they travelled in, but extended the longitudinal boundaries of their observed dispersion to their maximal range plotted in both directions. During the breeding period, we defined the maximal theoretical foraging range for birds using time budget information (Williams 1995), speed (Brown 1987, Robinson & Hindell 1996) and the proportion of time spent travelling (38%, from Brown 1987). As there were apparent differences in habitat targeted by gentoos from the different localities (open ocean compared to Morbihan Gulf, see also Lescroël & Bost 2005), habitat suitability was modelled separately between localities.

Results

Movements of animals

On average, macaroni penguins left their colony for their inter-breeding migration on 19 April \pm 14 d, and returned 6 months later, on 24 October \pm 6 d. All birds migrated in a similar direction, moving eastwards away from their colony over the open ocean beyond the shelf; they remained in this habitat during the whole inter-breeding period. During the brood period, trips made by males lasted 16 d on average: individuals left their nests on approximately 2 January and returned around 17 January. Movements were generally eastwards and all birds reached oceanic areas beyond the Kerguelen Plateau, over depths of 2000 m (Fig. 2). Table I shows that the much longer duration of the inter-breeding trips compared to the brooding trips (188.8 ± 14.8 versus 16.6 ± 3.8 d, respectively; Wilcoxon rank sum test, $W = 0$, p -value < 0.01) was associated with a much greater maximum range (2416 ± 1008 versus 356 ± 120 km, Welch Two Sample t -test, $t = -6.888$, $df = 12.065$, p -value < 0.01) and greater minimum distance travelled (10431 ± 1278 versus 855 ± 281 km, $W = 0$, p -value < 0.01), without any overlap in the two groups compared in each case.

For gentoo penguins, juveniles first seemed to remain in the waters immediately adjacent to the colonies, since no movement could be inferred from the locations received and the transmitters never entered the 'haul-out' mode. This first phase was therefore excluded from the analyses. In a second phase, starting between 29 January and 31 March (7–33 d after deployment), juveniles dispersed further away from their colony. All transmitters generally operated for hundreds of hours during this juvenile dispersion (Table II). Surprisingly, for 4 of the 6 birds, transmissions all ended on 2 April. Juveniles from the open sea locality showed a linear dispersal pattern and appeared to target the shelf break with depths between 200 and 500 m (Fig. 3). One of these juveniles (coded 'JO-2' in Table II) reached in the first 20 d the vicinity of Heard Island, situated c. 430 km in the southeast of Kerguelen, where it remained until transmissions stopped. All juveniles from the Morbihan Gulf reached the open sea (after 8–25 d) and thereafter stayed close to the northeast and southeast coastlines, using bays and fjords shallower than 200 m (Fig. 3). For one of them (coded 'JI-2' in Table II), transmissions were lost on 2 April but started again nearly 6 months later, in September, for several days. For this latter bird we deleted the interpolated points during this gap in order to not overweight this area in our model, even if locations on each side of the gap were only 54.6 km apart. As there were apparent differences in habitat targeted by gentoos from the different localities (open ocean compared to Morbihan Gulf), habitat suitability was modelled separately for each locality.

On average, breeding gentoo penguins performed trips of 2.21 d duration in the open ocean locality and 3.65 d inside the Morbihan Gulf. Animals from the open ocean locality radiated in an

eastern direction from the colony, mainly over the 100–200 m isobaths, with one bird reaching the 500 m isobath. Adults from the Morbihan Gulf showed shorter maximum ranges, and stayed inside the Gulf, foraging between the islands neighbouring their colony. Tracking for the juvenile dispersal lasted much longer than the trips of breeding adults (Table II, 1278 ± 1890 versus 93.4 ± 36.6 h, respectively; $W = 10$, p -value = 0.02); this was associated with greater maximum range (173.0 ± 167.7 versus 25.1 ± 14.4 km, $W = 10$, p -value = 0.02) and greater minimum distances travelled (512.8 ± 302.5 versus 81.0 ± 52.0 km, $W = 11$, p -value < 0.03).

Habitat selection of macaroni penguins

The MADIFA model for the inter-breeding period of macaroni penguins, using two principal components, explained more than 96.8% of the total variance observed between the tracks and the environment (Table III, second PCA). The corresponding map of habitat suitability for macaroni penguins during inter-breeding period showed two main suitable areas (Fig. 4a), matching waters mainly 3000–3500 m deep, while depths shallower than 1500 m and deeper than 5000 m appeared as very unfavourable. The larger of the two suitable areas lays east of Kerguelen, corresponding to locations used by the tracked animals. The smaller one was found to the west of Kerguelen in the region between 30°E and 50°E, and was separated from the other by an unfavourable area in the vicinity of the western Kerguelen Plateau. Very low habitat suitability levels were also found over the entire Kerguelen Plateau.

For breeding macaronis, the maximum theoretical range from the colony was estimated to be 513 km for a 15 d chick-brooding trip. In the area delimited within this radius, the habitat selection model enabled us to build a map of habitat suitability for breeding macaronis (Fig. 4b). Here again, the area encompassing the Kerguelen Plateau showed low levels of suitability, with much higher levels of suitability found at the edges of the shelf. Tracks from the breeding animals superimposed on the modelled habitat showed that birds swam to the closest suitable area to their colony (Fig. 4b).

Habitat selection of gentoo penguins from the open sea locality

The MADIFA model for juvenile gentoo penguins from Estacade colony was dominated by bathymetry (Table IV, second PCA: 96.0% of the variance explained on the first principal component). Suitable areas were restricted to the Kerguelen Plateau, where depths were shallower than 1000 m (Fig. 5a). The highest suitability levels over the Plateau corresponded to specific isobaths around 500 m.

The maximum theoretical range from the colony calculated for breeding gentoo penguins (regardless of the colony location) was estimated to be 98.5 km for a 3 d trip. In the area delimited within this radius, the modelled environment

developed from the MADIFA enabled us to build a map of habitat suitability for the breeding gentoos (Fig. 5b). This map predicted a single strip of suitable habitat, oriented northwest-southeast, which passed near to the breeding colony. On each side of this strip there were areas of very low habitat suitability. Tracks from breeding adults superimposed on the modelled habitat showed they mostly utilised the area highlighted, with the highest ARGOS location densities over the areas of highest suitability. However, two very linear tracks occurred over areas predicted as much less suitable.

Habitat selection of gentoo penguins from the Morbihan Gulf

The MADIFA model for the Morbihan Gulf showed only slight differences from the analyses carried out for juveniles from the open sea colony (Table V). The map of habitat suitability for these dispersing juvenile gentoos (Fig. 6a) confirmed that the Kerguelen Plateau was the only suitable area available to them. However, in the case of the birds from the Morbihan Gulf the areas with the highest habitat suitability were found in shallower areas (less than 200 m deep), closer to the coasts of Kerguelen and Heard Island than was obtained for birds from the open sea locality.

For the breeding gentoos from the Gulf, the map of habitat suitability predicted from the MADIFA showed that the most favourable areas were fragmented and occurred across the Kerguelen Plateau, with the highest levels of habitat suitability found inside the Gulf and along the north coastline of Kerguelen (Fig. 6b). Tracks of breeding adults corresponded closely with the most favourable areas found inside the Gulf.

Discussion

This study measured the effects of breeding constraints on the foraging range and habitat selection of two contrasting penguin species, using both previously published data and new datasets describing animal movements, to develop habitat suitability maps. This study also provides the first data on the juvenile dispersal of gentoo penguins.

Our first prediction (that is, that the release of constraints associated with breeding will lead to a larger foraging range and greater distances travelled) was strongly supported by the results obtained from both models. Macaroni penguins showed an 11-fold increase in their at-sea time between chick-brooding and inter-breeding trips, this was associated with significantly greater maximum range (6.8 times more) and minimum distance travelled (12.2 times more). For gentoo penguins, the same pattern was also observed although the juvenile dispersal was not exhaustively covered by the telemetric survey: maximum range was at least 6.9 times more than for breeding individuals, while the distance travelled was at least 6.3 times more. Gentoo penguins are generally thought to be sedentary outside the breeding period, foraging at sea during the day but returning to the colony or a similar terrestrial habitat during the

night, with similar at-sea movements in the post-breeding period to those during the breeding season (Bost & Jouventin 1990, Wilson *et al.* 1998, Tanton *et al.* 2004). However, our data, the first describing the juvenile dispersal for this species, shows that juveniles migrate over a much larger scale than previously thought and over a larger scale than breeding adults.

Our second prediction (that is, that breeding animals only exploit the closest suitable habitats) was also largely supported by both study models. The tracks of breeding individuals appeared to closely match with the nearest suitable habitats predicted by the larger-scale behaviour of non-breeding birds. On Kerguelen, the two penguin species appear to segregate in space, with a spectacular contrasting use of the Kerguelen Plateau. Macaroni penguins appeared to target areas beyond the shelf break in both breeding and inter-breeding periods, while gentoo penguins appeared to be always restricted to the shelf area. This segregation in space reflects the different exploitation of the environment (diving mode and diet) between the gentoo, a plastic, inshore forager, and the pelagic specialist macaroni penguin (Lescroël & Bost 2005, Deagle *et al.* 2008).

The greatest discrepancy for our model was for breeding gentoo penguins from the open ocean colony, which did not always closely match with the predicted areas of habitat suitability (Fig. 6b). However, these tracks only consisted of a very few ARGOS locations (Lescroël & Bost 2005) and the patterns observed were produced by the linear re-interpolation of the tracks. Conversely, aggregations of ARGOS locations matched the areas of maximum suitability levels. Interestingly, these areas also matched the known distribution of benthic nototheniid fish targeted by gentoo penguins (Lescroël *et al.* 2004). For gentoo penguins from the Morbihan Gulf, suitable habitats predicted for breeding adults also corresponded to areas of high zooplankton production during the austral summer (Lescroël *et al.* 2004).

Why larger-scale migrations for non-breeding individuals?

Outside the breeding period, it has been shown that macaroni penguins remain consistently at sea, *i.e.* do not come ashore including to the breeding colony (Bost *et al.* 2009); in contrast gentoo penguins do return ashore during the winter (see above). Our results lead us to question why in both species, animals that are free from breeding constraints move over a larger scale, even when suitable habitat areas seem available within a smaller radius. In answer to this, we suggest that two important facts are crucial. Firstly, the habitat suitability index is only relative. Hence, the suitability of a specific area depends not only on the suitability calculated for the area itself, but also on the entire region considered to be available in the wider environment. More favourable habitats may therefore be found outside the spatial range displayed for breeding adults (compare Figs. 4a and

4b). Second, our results suggest habitat selection is constant, which implies that animals may actually track a specific set of environmental conditions. Prey availability is a key among these latter, and likely is not constant but rather varies according to the life cycle of the prey itself and to predators activity around the colony (Ashmole 1963, Birt et al. 1987, Charrassin et al. 2002, Ainley et al. 2004). According to the season, the suitable environmental conditions targeted by the predator may therefore occur distant from the colony. Such factors drive the breeding phenology of a species (Durant *et al.* 2005), and it is therefore probable that species have evolved so as to match their breeding season to time period that allows them to most easily find predictable prey in the vicinity of their colony. Further, larger scale movements outside the breeding period minimize any potential intra-specific competition for food at a time when food availability may be lower (Clarke 1988, Koslov *et al.* 1991).

Limits of this study

Although a reasonable number of individuals were equipped during both the inter-breeding period of macaroni penguins and the breeding period of gentoo penguins from the open sea, only a limited number of devices were available for breeding macaroni and juvenile gentoo penguins. These low numbers might be an issue where we wish to have an exhaustive or at least an unbiased sampling relevant to capture the patterns of the penguins' ecological niche (see Calenge *et al.* 2008). However, a similar directional foraging effort has been obtained previously using tracks of breeding macaronis, suggesting that a common population-level strategy operates (Trathan *et al.* 2006). This fact that penguins concentrate their foraging effort in certain areas was well predicted by our study, probably as a result of the broad base of habitat use gathered from the inter-breeding period tracks. The basis of the habitat model for gentoos was derived from tracking juveniles. Here again, the patterns obtained at the colony-level revealed reasonably coherent dispersal patterns associated with the topographic environment, even though the tracking duration was relatively short.

Outside the breeding period, we studied (supposedly) experienced adult macaroni penguins, while for gentoo penguins, we based our knowledge on non-experienced, 'naive' animals. We acknowledge that juveniles may not be as good predictors of the behaviour of breeding animals as may be non-breeding adults, as recently-fledged juveniles have to learn how to efficiently exploit their environment. However, the tracking of juvenile gentoo penguins amounted to more than 53 d on average, a duration previously seen as long enough to reflect habitat choices made by penguins free from breeding constraints (e.g. Raya Rey *et al.* 2007). We can also see this duration as long enough to assume that the juveniles did not die by inability to exploit their environment and find food, since apparently, these data allowed us to reasonably

predict suitable habitat areas for breeding adults. Moreover, since four of the six tracked birds stopped transmitting on the same day, and one of them started transmitting again several months later from a close marine location, we believe that tracking ended because of technical issues of unknown origin, and not due to any mortality of animals associated with their failure to find suitable habitat.

It is generally recognised that inter-annual variability in environmental conditions might impact the at-sea distribution of animals. However, according to Trathan *et al.* (2006), penguins show very consistent inter-annual at-sea distribution during the breeding season. Outside the breeding period, there are also a number of studies on seabirds that suggest site philopatry (Phillips *et al.* 2005, Raya Rey *et al.* 2007), adding strength to our conclusions and suggesting that, though few in number in most cases, our samples are representative.

Conclusions and perspectives

Our study confirms that the breeding period is associated with a reduction in the available habitat for central-place foraging animals such as seabirds, and importantly, suggests that mechanisms and criteria for habitat selection are the same during and outside the breeding periods, given the available environment. Environmental variability, including seasonal effects of prey, potentially drives the larger-scale movements observed outside the breeding period. These conclusions are relevant for the two species studied in this work, although these were two contrasting species. Further, this study highlighted that the respective optimal habitats of our study models are remarkably segregated, between the pelagic macaronis (Fig 4b), the shelf-associated gentoos from the open sea (Fig 5b) and the coastal gentoos from the Morbihan Gulf (Fig 6b). These major diving predators therefore seem to utilize a large range of the depths available in the marine environment surrounding Kerguelen Is., and such habitat partitioning along other ecological dimensions (such as diet) may elucidate how four sympatric penguin species coexist on Kerguelen (Weimerskirch *et al.* 1988).

Though beyond our practical abilities, it would have been interesting to have collected information about the actual foraging locations of the animals tracked, in order to exclude the travelling/exploring parts of their trips, and therefore allowing us to draw stronger conclusions about the favourable habitats experienced. The time of the year, as well as the size and distance of the locations of colonies of conspecifics may also have been valuable proxies for prey availability that could have been included into the models, so that habitat suitability levels would better reflect the at-sea ecology of these predators. Comparing the results we obtained for the non-breeding period with the tracking of non-breeding adults during the breeding season would also have been a useful control to help clarify which factor (season or

breeding status) was responsible for the long-range migration patterns observed.

Our study highlights the pelagic specialisation of macaroni penguins, possibly explaining why the colonies of this species are exclusively situated at the extreme ends of the Kerguelen archipelago (Weimerskirch *et al.* 1988). However, female macaroni penguins make daily trips to sea to feed their chicks before the chicks are thermally independent (Stahl *et al.* 1985). Given this short time available at-sea, they would not be able to reach pelagic areas. Therefore, it would be interesting to know to what extent they modify their habitat requirements during the breeding phase when time is in short supply.

For gentoo penguins, our results on juveniles showed that naïve animals from different environments (closed versus open sea) target different habitats. Therefore, we assume that genetic isolation between the penguins from both environments may take place in their separate breeding grounds possibly linked to their separate foraging grounds; feasibly this may be driven by the different prey targeted (Lescroël *et al.* 2004).

In both species studied, the recent population declines measured worldwide may be linked to food availability (Lescroël & Bost 2006, Cresswell *et al.* 2008). Consequently, knowledge about the habitats used by these species is essential if we are to understand what drives population processes, particularly in an era of rapid environmental change. Our study highlights that simply focusing on the breeding period is almost certainly insufficient to fully understand the ecological requirements of these species and their vulnerability to changes in marine resources.

Acknowledgements

The Ethics Committee of Institut Polaire Français Paul-Émile Victor approved all field procedures. The authors thank Y. Charbonnier, S. Mortreux, R. Perdriat, J. Nezan, V. Chartendreaux, E. Pettex, C. Marteau, J.-L. Chill and F. Le Bouard for their help in the field, and A. Goarant, A. Villers, C. Péron, and A. Pinot for their help and advice with analyses. The present work was supported financially and logistically by the ANR 07 Biodiv 'GLIDES', the Zone Atelier Antarctique (INSU-CNRS), the Institut Polaire Français Paul-Émile Victor (IPEV, programmes no. 394 and 109) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises administration.

References

- AINLEY, D.G., RIBIC, C.A., BALLARD, G., HEATH, S., GAFFNEY, I., KARL, B.J., BARTON, K.J., WILSON, P.R. & WEBB, S. 2004. Geographic structure of Adélie penguin populations: overlap in colony-specific foraging areas. *Ecological Monographs*, **74**, 159–178.
- ASHMOLE, N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, **103**, 458–473.
- BIRT, V.L., BIRT, T.P., GOULET, D., CAIRNS, D.K. & MONTEVECCHI, W.A. 1987. Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series*, **40**, 205–208.
- BOST, C.A. & JOUVENTIN, P. 1990. Evolutionary ecology of the Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*). In DARBY, J.T. & DAVIS, L.S., eds. *Penguin Biology*. Orlando: Academic Press, 85–112.
- BOST, C.A., THIEBOT, J.B., PINAUD, D., CHEREL, Y. & TRATHAN, P.N. 2009. Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track the winter dispersion of the macaroni penguin. *Biology Letters*, **5**, 473–476.
- BROOKE, M. DE L. 2004. The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **271**, S246–S248.
- BROWN, C.R. 1987. Traveling speed and foraging range of macaroni and rockhopper penguins at Marion Island. *Journal of Field Ornithology*, **58**, 118–125.
- CALENGE, C., DARMON, G., BASILLE, M., LOISON, A. & JULIEN, J.-M. 2008. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology*, **89**, 555–566.
- CHARRASSIN, J.B., PARK, Y.H., LE MAHO, Y. & BOST, C.A. 2002. Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters*, **5**, 317–319.
- CLARKE, A. 1988. Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comparative Biochemistry and Physiology B- Biochemistry & Molecular Biology* **90**, 461–473.
- CRESSWELL, K.A., WIEDENMANN, J. & MANGEL, M. 2008. Can macaroni penguins keep up with climate- and fishing-induced changes in krill? *Polar Biology*, **31**, 641–649.
- CROXALL, J.P., SILK, J.R.D., PHILLIPS, R.A., AFANASYEV, V. & BRIGGS, D.R. 2005. Global circumnavigations: Tracking year-round ranges of nonbreeding albatrosses. *Science*, **307**, 249–250.
- CROXALL, J.P. & PRINCE, E.D. 1980. Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biological Journal of the Linnean Society*, **14**, 103–131.
- DEAGLE, B.E., GALES, N.J., HINDELL, M.A. 2008. Variability in foraging behaviour of chick-rearing macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* and its relation to diet. *Marine Ecology Progress Series*, **359**, 295–309.
- DURANT, J.M., HJERMANN, D.Ø., ANKER-NILSSEN, T., BEAUGRAND, G., MYSTERUD, A., PETTORELLI, N. & STENSETH, N.C. 2005. Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecology Letters*, **8**, 952–958.
- GRÉMILLET, D., WILSON, R.P., WANLESS, S. & CHATER, T. 2000. Blackbrowed albatrosses, international fisheries and the Patagonian Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, **195**, 269–280.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.
- KOSLOV, A.N., SHUST, K.V., & ZEMSKY, A.V. 1991. Seasonal and inter-annual variability in the distribution of *Electrona carlsbergi* in the southern Polar Front area. *SC-CAMLR-SSP/7*. Hobart: CCAMLR, 320–337.
- 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. & BOST, C.A. 2006. Recent decrease in gentoo penguin populations at Iles Kerguelen. *Antarctic Science*, **18**, 171–174.
- LESCROËL, A., RIDOUX, V. & BOST, C.A. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen islands. *Polar Biology*, **27**, 206–216.

- MCCONNELL, B.J., FEDAK, M.A., BURTON, H.R., ENGLEHARD, G.H. & REIJNDERS, P. 2002. Movements and foraging areas of naive, recently weaned southern elephant seal pups. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 65–78.
- MORI, Y. & BOYD, I.L. 2004. Segregation of foraging between two sympatric penguin species: does rate maximisation make the difference? *Marine Ecology Progress Series*, **275**, 241–249.
- PHILLIPS, R.A., SILK, J.R.D., CROXALL, J.P., AFANASYEV, V. & BENNETT, V.J. 2005. Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology*, **86**, 2386–2396.
- PHILLIPS, R.A., SILK, J.R.D., CROXALL, J.P. & AFANASYEV, V. 2006. Year-round distribution of white-chinned petrels from South Georgia: Relationships with oceanography and fisheries. *Biological Conservation*, **129**, 336–347.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- RAYA REY, A., TRATHAN, P.N., PÜTZ, K. & SCHIAVINI, A. 2007. Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, **330**, 285–295.
- ROBINSON, S.A. & HINDELL, M.A. 1996. Foraging ecology of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Macquarie Island during the period of chick care. *Ibis*, **138**, 722–731.
- STAHL, J.C., DERENNE, P., JOUVENTIN, P., MOUGIN, J.L., TEULIÈRES, L., WEIMERSKIRCH, H. 1985. Le cycle reproducteur des gorfous de l'archipel Crozet: *Eudyptes chrysolophus*, le Gorfou macaroni et *Eudyptes chrysocome*, le Gorfou sauteur. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, **55**, 27–43.
- TANTON, J.L., REID, K., CROXALL, J.P. & TRATHAN, P.N. 2004. Winter distribution and behaviour of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia. *Polar Biology*, **27**, 299–303.
- TRATHAN, P.N., GREEN, C., TANTON, J., PEAT, H., PONCET, J. & MORTON, A. 2006. Foraging dynamics of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia during brood-guard. *Marine Ecology Progress Series*, **323**, 239–251.
- TSOAR, A., ALLOUCHE, O., STEINITZ, O., ROTEM, D. & KADMON, R. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions*, **13**, 397–405.
- WEIMERSKIRCH, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, **54**, 211–223.
- WEIMERSKIRCH, H., PINAUD, D., PAWLOWSKI, F. & BOST, C.A. 2007. Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *American Naturalist*, **170**, 734–743.
- WEIMERSKIRCH, H., ZOTIER, R. & JOUVENTIN, P. 1988. The avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu*, **89**, 15–29.
- WILLIAMS, T.D. 1995. *The Penguins*. PERRINS, C.M., BOCK, W.J., KIKKAWA, J., eds. Oxford, Oxford University Press, 295 pp.
- WILSON, R.P., ALVARREZ, B., LATORRE, L., ADELUNG, D., CULIK, B. & BANNASCH, R. 1998. The movements of gentoo penguins *Pygoscelis papua* from Ardley Island, Antarctica. *Polar Biology*, **19**, 407–413.
- WILSON, R.P., GRÉMILLET, D., SYDER, J., KIERSPEL, M.A.M., GARTHE, S., WEIMERSKIRCH, H., SCHAFER-NETH, C., SCOLARO, J.A., BOST, C.A., 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.
- WOEHLER, E.J. 1993. *The distribution and abundance of Antarctic and sub-Antarctic penguins*. Cambridge: Scientific Committee on Antarctic Research, 76 pp.

Tables

Table I. Tracking duration, minimum distance travelled and maximum range reached from the colony for individual winter ('W', from supplementary material of Bost *et al.* 2009) and brooding ('B') trips.

Macaroni penguin trip	Tracking duration (d)	Min. distance traveled (km)	Max. range reached (km)
W-1039	160	10 518	2 868
W-1065	169	10 885	2 013
W-1067	181	13 434	3 680
W-1339	201	10 834	3 143
W-1340	192	9 481	2 158
W-1343	200	9 681	1 846
W-1344	194	9 504	1 460
W-1345	204	11 907	3 561
W-1347	191	10 563	3 443
W-1349	201	10 263	3 030
W-1350	187	8 739	812
W-1351	197	9 354	977
B-1	20	966	390
B-2	13	536	222
B-3	17	1063	454

Table II. Tracking duration, minimum distance travelled and maximum range reached from the colony for individual gentoo penguins juvenile ('J') and adult ('A', from Lescoërl & Bost 2005) trips. Letters detail if bird originated from colonies facing open sea ('O') or inside the Morbihan Gulf ('I'), and '*' accounts for adults brooding chicks (other adults were incubating).

Individual	Tracking duration (h)	Min. distance traveled (km)	Max. range reached (km)
JO-1	324	355	165
JO-2	577	773	493
JO-3	48	10.5	5.4
JI-1	768	727	119
JI-2	5 089	448	91
JI-3	863	763	165
AO-2*	56	58	23
AO-3	130	197	44
AO-9	43	53	18
AO-10	92	93	46
AO-17*	127	138	38
AO-18	92	79	34
AO-19*	82	39	19
AO-20	104	76	31
AI-7	79	38	9
AI-8	165	107	11
AI-9	56	14	3

Table III. Summary of the MADIFA for macaroni penguins during the inter-breeding period: % of variance explained by each principal component of the PCAs and scores of the variables on those components.

First PCA	Component 1	Component 2	Component 3
% of variance	44.9	32.6	22.4
Bathymetry	0.69	-0.07	0.72
Gradient of Bathy.	-0.31	-0.93	0.21
Distance to colony	-0.65	0.37	0.66
Second PCA	Component 1	Component 2	Component 3
% of variance	55.6	41.3	3.2
Bathymetry	0.74	0.63	0.04
Gradient of Bathy.	-0.09	-0.09	-0.99
Distance to colony	-0.87	0.54	-0.04

Table IV. Summary of the MADIFA for dispersing juvenile gentoo penguins from the open sea locality: % of variance explained by each principal component of the PCAs and scores of the variables on those components.

First PCA	Component 1	Component 2	Component 3
% of variance	52.7	33.2	14.1
Bathymetry	0.71	-0.03	-0.71
Gradient of Bathy.	-0.08	-0.99	-0.05
Distance to colony	-0.70	0.09	-0.70
Second PCA	Component 1	Component 2	Component 3
% of variance	96.1	3.7	0.1
Bathymetry	0.98	-0.22	-0.30
Gradient of Bathy.	-0.04	0.06	-0.94
Distance to colony	-0.72	-0.67	0.21

Table V. Summary of the MADIFA for dispersing juvenile gentoo penguins from the Morbihan Gulf: % of variance explained by each principal component of the PCAs and scores of the variables on those components.

First PCA	Component 1	Component 2	Component 3
% of variance	51.9	33.2	14.8
Bathymetry	0.71	-0.03	0.71
Gradient of Bathy.	-0.09	-0.99	0.05
Distance to colony	-0.70	0.10	0.70
Second PCA	Component 1	Component 2	Component 3
% of variance	89.3	10.7	0.02
Bathymetry	0.99	0.46	-0.26
Gradient of Bathy.	-0.05	-0.04	0.96
Distance to colony	-0.68	0.49	0.28

Figures

Fig. 1. Map showing the location of Kerguelen and Heard Islands on the Kerguelen Plateau; isobaths for 200, 500, 1000 and 2000 m are shown). The colonies from where animals were instrumented are indicated by letters (A: Cape Cotter, B: Estacade, C: Pointe Denis, D: Longue Island).

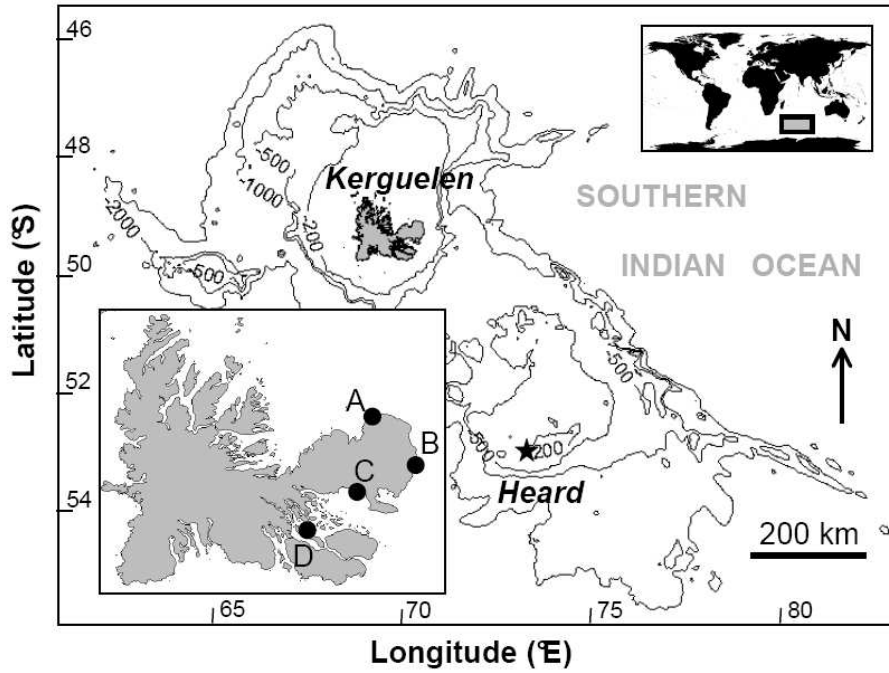


Fig. 2. Satellite-tracking of three adult male macaroni penguins from the Cape Cotter colony during the chick-brooding stage. Isobaths for 200, 1000, 2000 and 3000m are shown.

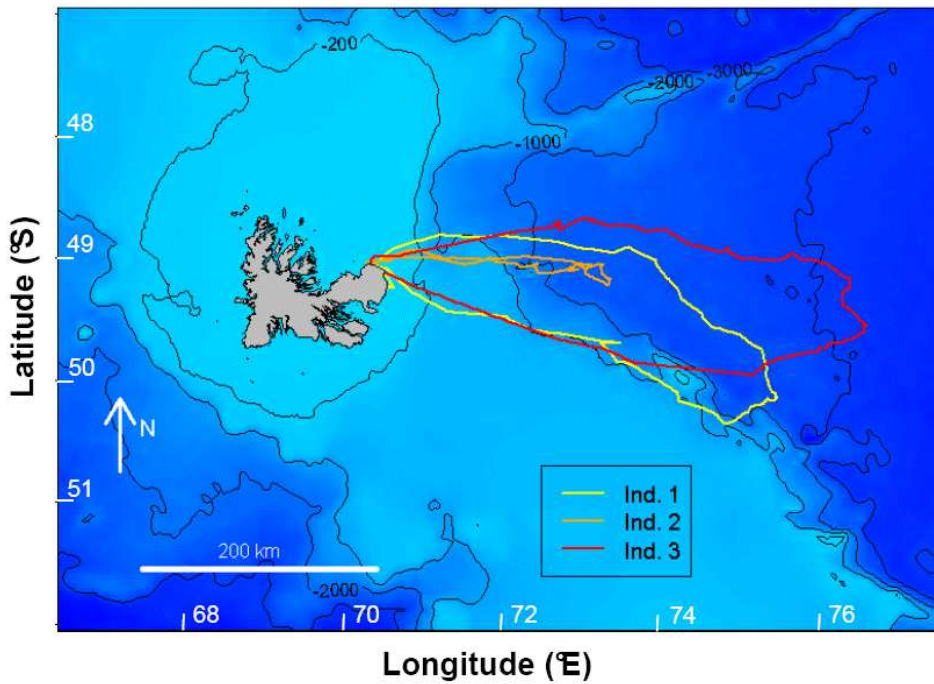


Fig. 3. Satellite-tracking of six juvenile gentoo penguins from Estacade (3 individuals, yellow tracks) and Pointe Denis (3 individuals, red tracks) during dispersal. Isobaths for 200, 1000, 2000 and 3000m are shown. The star shows the location of Heard Island.

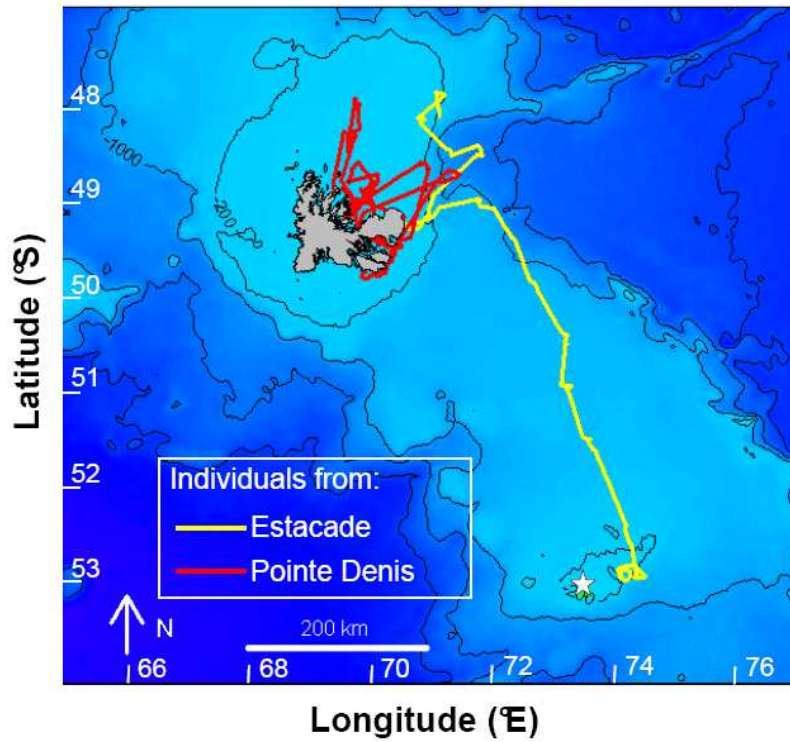


Fig. 4. Habitat suitability map for macaroni penguins during: **a** the inter-breeding period; and **b** the chick-brooding period, with superimposed tracks (white circles) of individuals at the corresponding stage of the year. The bold circle indicates the location of the colony.

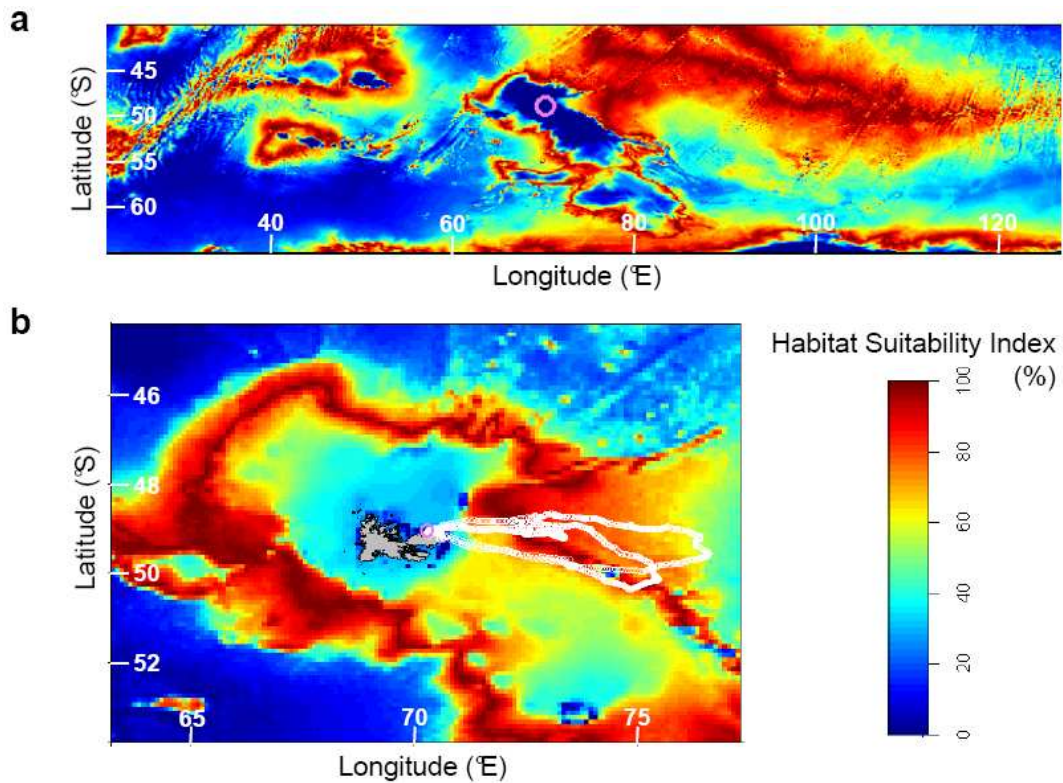


Fig. 5. Habitat suitability map for gentoo penguins from Estacade colony during: **a** the juvenile dispersal; and **b** the breeding period, with superimposed tracks (white circles) of individuals at the corresponding stage of the year. The bold circle indicates the location of the colony.

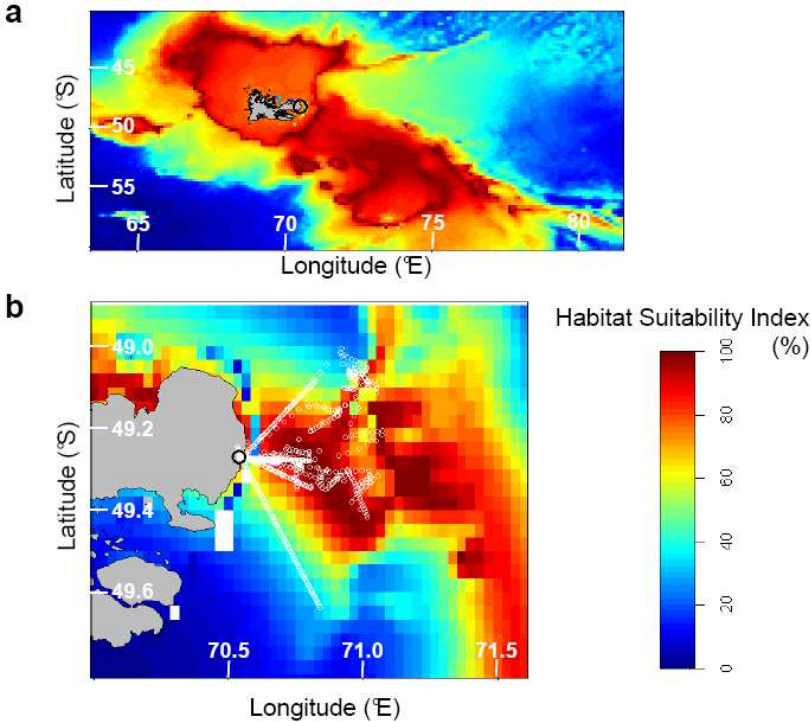
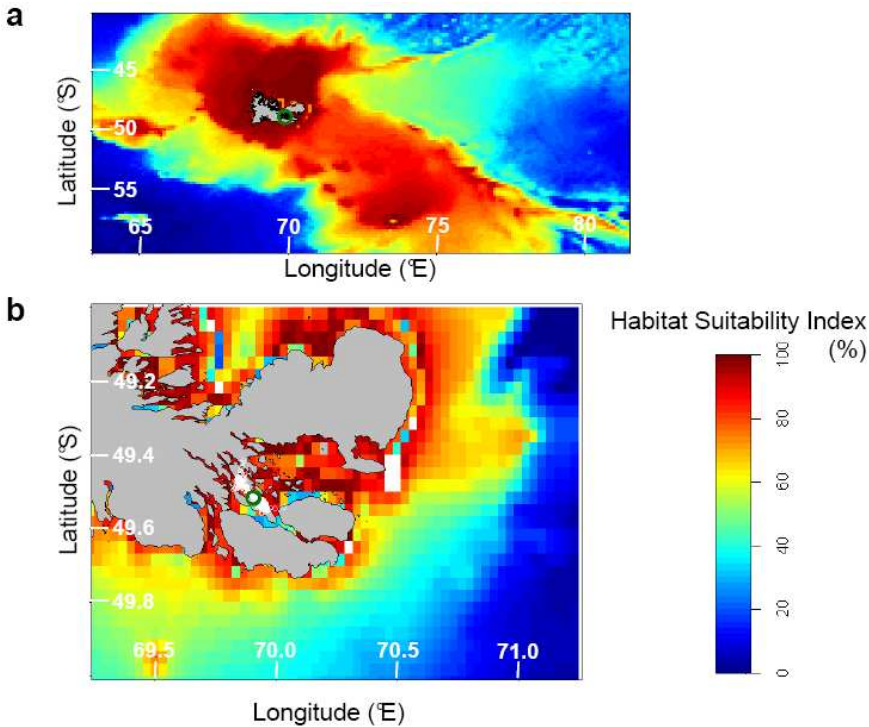


Fig. 6. Habitat suitability map for gentoo penguins from the Morbihan Gulf during: **a** the juvenile dispersal; and **b** the breeding period, with superimposed tracks (white circles) of individuals at the corresponding stage of the year. The bold circle indicates the location of the colony.



Annexes – B) Médiation scientifique

B.1- Communication orale à la conférence internationale "Biologging 3" (1–5 septembre 2008, Monterey, Californie, USA), avec l'aide financière de l'école doctorale Diversité du Vivant

“Winter distribution of vulnerable *Eudyptes* penguins: Use of Geolocation methods”

J.-B. Thiebot, D. Pinaud, Y. Cherel, P.N. Trathan, C.-A. Bost

B.2- Co-auteur d'une communication orale au workshop international "Del Cano collaboration : co-operation between marine research programmes on the Crozet and Prince Edward Islands" (9–10 août 2008, Glen Craig, Afrique du Sud)

“Overview of Crozet Island MPA Project: the ANR “GLIDES”project”

C.A. Bost, J.B. Thiebot, K. Delord, P. Koubbi, G. Duhamel, T. Micol, C. Martinez, H. Weimerskirch

B.3- Co-auteur d'une communication orale à la conférence internationale "5th Word Fisheries Congress " (20–24 octobre 2008, Yokohama, Japon)

“Potential of seabirds-attached remote sensing to monitor prey availability: advances and gaps”

C.A. Bost, A. Jaeger, C. Cotté, J.B. Thiebot, W. Huin, P. Koubbi, L. Halsey, Y. Handrich

B.4- Co-auteur d'une communication orale à la conférence internationale "The R User Conference 2009" (8–10 Juillet 2009, Agrocampus-Ouest, Rennes, France)

“Extracting oceanographic data via R: An application to habitat modelling of marine species”

M. Louzao, A. Goarant, C. Peron, J.-B. Thiebot, D. Pinaud, P. Koubbi, K. Delord, C. Barbraud, H. Weimerskirch, C.-A. Bost, G. Duhamel, P. Pruvost

B.5- Co-auteur d'une communication orale à la conférence internationale "5th Symposium by Japanese Society of Bio-Logging Science " (27 juillet 2009, Kyoto, Japon)

“Winter at-sea distribution of Sub-antarctic penguins by using biologging development”

C.-A. Bost, J.-B. Thiebot, D. Pinaud, P.N. Trathan, Y. Cherel

B.6- Communication orale au workshop international "Habitat use and species distribution modeling techniques" (2–4 Novembre 2009, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, France)

“Using habitat modelling to investigate spatial segregation of animal populations”

J.-B. Thiebot, D. Pinaud, P.N. Trathan, C.-A. Bost

B.7- Communication orale à la conférence internationale "1st international Science Symposium on the Kerguelen Plateau : Marine Ecosystem and Fisheries" (14–16 Avril 2010, Museum National d'Histoire Naturelle, Concarneau, France)

“Comparative use of the Kerguelen Plateau by two sympatric, contrasted diving predators during breeding versus non-breeding periods”

J.-B. Thiebot, D. Pinaud, A. Lescroël, Y. Cherel, P.N. Trathan, C.-A. Bost

B.8- Communication orale au workshop international "*Census of Antarctic Marine Life Biogeography Synthesis*" (SCAR–MARBIN, 18–21 Mai 2010, Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-mer, France)

“Global Investigations on the Distribution of Endangered Antarctic Seabirds: objectives, data and implications”

J.-B. Thiebot, K. Delord, H. Weimerskirch, P. Koubbi, T. Micol, C.-A. Bost

B.9- Communication orale à la conférence internationale "1st World Seabird Conference : Linking the Global Oceans" (7–11 Septembre 2010, Victoria, Colombie Britannique, Canada), avec l'aide financière du Conseil Général des Deux-Sèvres

“Winter distribution of *Endyptes* penguins in the Southern Indian Ocean”

J.-B. Thiebot, Y. Cherel, R.J.M. Crawford, P.N. Trathan, C.-A. Bost

B.10- Communication orale prévue à la conférence internationale "Biologging 4" (14–18 Mars 2011, Hobart, Tasmanie, Australie)

“Natal dispersal and diving behaviour ontogeny in juvenile Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* from Adélie Land”

J.-B. Thiebot, A. Lescroël, C. Barbraud, C.-A. Bost

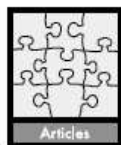
B.11- Médiatisation de l'article publié dans *Biology Letters*

- Discovery Channel (msnbc: America's #1 news site), 15 may 2009: "Penguins' secret ocean food stash found" (<http://www.msnbc.msn.com/id/30723670/>)

- Planet Earth online: (Natural Environment research council) , 20 may 2009: "Where do penguins go in winter?" (<http://planetearth.nerc.ac.uk/news/story.aspx?id=430>)

- Et aussi dans Science Magazine (Online ScienceSHOT), Süddeutsche Zeitung (German newspaper), New Scientist

C.1- Publication dans la revue *Journal of Avian Biology*



J. Avian Biol. 40: 584–590, 2009

doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04653.x

© 2009 The Authors. J. Compilation © 2009 J. Avian Biol.

Received 2 July 2008, accepted 3 February 2009

On the importance of estimating detection probabilities from at-sea surveys of flying seabirds

Christophe Barbraud and Jean-Baptiste Thiebot

C. Barbraud (correspondence) and J.-B. Thiebot, Centre d'Etudes Biol. de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France. E-mail: barbraud@cebc.cnrs.fr

The primary and accepted method used to estimate seabird densities at sea from ships is the strip transect method, designed to correct for the effect of random directional bird movement relative to that of the ship. However, this method relies on the critical assumption that all of the birds within the survey strip are detected. We used the distance sampling method from line-transects to estimate detection probability of a number of species of flying seabirds, and to test whether distance from the ship and bird body size affected detectability. Detection probability decreased from 0.987 (SE = 0.029) to 0.269 (SE = 0.035) with increasing strip half-width from 100 to 1400 m. Detection probability also varied between size-groups of species with strip half-width. For all size-groups, this probability was close to 1 for strip half-width of 100 m, but was 0.869 (SE = 0.115), 0.725 (SE = 0.096) and 0.693 (SE = 0.091) for strip half-width of 300 m, a typical strip width used in seabird surveys, for respectively large, medium and small size flying seabirds. For larger strip half-width, detection probability was higher for large sized species, intermediate for medium sized species and lower for smaller sized species. For strip half-width larger than 100 m we suggest that more attention should be paid to testing the assumption of perfect detectability, because abundance estimates may be underestimated when this assumption is violated. Finally, the effect of the speed of travel of flying seabird on the detection probability was estimated in a simulation study, which suggests that detection probability was underestimated with increasing flying speed.

C.2- Publication dans la revue *Polar Biology*, et médiatisation de cet article

Polar Biol (2010) 33:721–724
DOI 10.1007/s00300-009-0753-8

SHORT NOTE

King-size fast food for Antarctic fur seals

Yohan Charbonnier · Karine Delord ·
Jean-Baptiste Thiebot

Received: 7 October 2009 / Revised: 18 November 2009 / Accepted: 28 November 2009 / Published online: 15 December 2009
© Springer-Verlag 2009

Abstract The study of scats of adult male Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* (AFS) revealed occasional frequent capture of penguins. Although AFS adult males have been occasionally reported to kill king penguins *Aptenodytes patagonicus* at the shore, here we report the first observations of at-sea predation by AFS on adult king penguins in the Crozet archipelago, southern Indian Ocean. During our 20 days survey, we observed 17 penguins attacked and either severely injured or killed and consumed. Only AFS adult males were seen catching king penguins successfully. Some adult females and sub-adults also attempted to catch penguins, either at sea or in land, and so did subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* individuals. Our results confirm the ability of fur seals to catch and predate large seabirds, even at sea.

- BBC : http://news.bbc.co.uk/earth/hi/earth_news/newsid_8470000/8470133.stm
- Wildlife Extra

C.3- Publication dans la revue *Notornis*

Notornis, 2010, Vol. 57: 50-53
0029-4470 © The Ornithological Society of New Zealand, Inc.

SHORT NOTE

New petrel records on Île Saint-Paul, southern Indian Ocean

JEAN-BAPTISTE THIEBOT*
CHRISTOPHE BARBRAUD
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

R. PAUL SCOFIELD
Canterbury Museum, Rolleston Ave, Christchurch 8013, New Zealand

YVES CHEREL
VINCENT BRETAGNOLLE
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

C.4- Co-auteur d'une communication orale au "33^e Colloque Francophone d'Ornithologie" (5–6 Décembre 2009, Bibliothèque Nationale de France, Paris)

“Comparaison de deux méthodes de recensement des colonies de goélands nicheurs ”

M. Fortin, Y. Charbonnier, K. Delord, H. Gadenne, J.-B. Thiebot, C. Barbraud

C.5- Rédaction d'une fiche pédagogique sur la biologie de l'Otarie Subantarctique *Arctocephalus tropicalis* dans le cadre du projet ANR *Grand Sud*

Consultable sur :

<http://za-antarctique.univ-rennes1.fr/grandsud/ficheespece.php?espece=11>

C.6- Révision d'un article soumis à la revue *Marine Biology*

“Contrasted associations between seabirds and marine mammals across four biomes of the southern Indian Ocean”

J.-B. Thiebot, H. Weimerskirch

Abstract : Seabirds associations with marine mammals have been shown to be an efficient way by which the seabirds can detect and access prey patches. However, these associations have been documented locally in the literature and their relevance at the ecosystem level is unknown, mostly because they constitute relatively rare events and therefore few appropriate data exist. In this study, we aimed at quantifying and qualifying these interactions, based on long-term standardized at-sea observations carried out since 1978 until 2005 in the whole southern Indian Ocean. We (1) investigated whether the observed interspecific associations between foraging seabirds and marine mammals could be distinguished from chance using a bootstrap method, and (2) compared their occurrences between four oceanic biomes sampled (tropical, subtropical, subantarctic, Antarctic). The results indicate that in each biome, 5 to 10 seabird species were more frequently associated with marine mammals than expected due to chance. Tropical birds appeared to be associated almost exclusively with Delphinidae schools, whereas in the subtropical waters, all the significant associations occurred with marine mammals others than dolphins. In the subantarctic biome, seabirds were mostly associated with Pinnipeds, and the highly productive Antarctic waters provided opportunities for diverse but rare associations. This study suggests that the ecological links between foraging predators can be measured using a randomisation method, and provides conclusive and comparative information on the ecology of apex trophic levels organisms from pelagic communities.

C.7- Préparation d'un article pour la revue *Aquatic Biology*

“Flying fish abundance improves predicting marine top-predators activity”

J.-B. Thiebot, M. Authier, H. Weimerskirch, S. Jaquemet, S. Kaehler

Abstract : At-sea observations allow to collect unique information on marine air-breathing predators. Combining these surveys with satellite-derived data like sea-surface chlorophyll *a* concentration (CC) and sea-level altimetry (SLA) allow to infer the sea-surface productivity of marine sectors and describe the foraging areas of the predators. However these post-hoc data may not be sufficiently accurate to describe effective potential foraging areas to predators in dynamic areas since they only reflect proxies of suitable conditions. In this study we had the opportunity to record simultaneously marine top predators (seabirds) abundance, diversity and feeding activity, and a potential prey which could be estimated from above the surface (flying fish), in the Mozambique Channel. We therefore investigated which environmental variable (CC, SLA or flying fish abundance, FF) explained best the patterns observed on seabirds data, using prediction models. We used “Poisson One-Inflated” Bayesian approach to account for the numerous “1” in the dataset, and observed that abundance of seabirds was best described by CC, while seabird diversity and feeding activity was best linked to FF. Our results therefore supports the relevancy to use post-hoc parameters such as CC to describe more continuous time-series such as seabird abundance along transects. However, more stochastic series such as seabird diversity and feeding activity, that are more dependent on less predictable, fine-scale environmental structures, were best explained by higher-level biotic data. Monitoring flying fish abundance can be easily done during at-sea surveys in warm seas, we therefore recommend its use to describe more accurately the foraging ecology of seabirds at a fine scale because of a more direct ecological link.

Résumé : Les déplacements entrepris par les animaux dans leur milieu reflètent les ressources conditionnant leur survie dans ce milieu. En milieu marin, l'intensité des activités humaines (notamment la pêche) a entraîné des bouleversements écologiques, particulièrement aux échelons trophiques supérieurs. Cette thèse a donc visé à documenter les déplacements de prédateurs marins dont les effectifs baissent à un niveau local ou global. Nous avons étudié les déplacements en dehors de la période de reproduction (lorsque les animaux font généralement face à des conditions défavorables pour leur survie en mer) chez 5 espèces de manchots dont le rôle de consommateurs est capital sur un gradient de milieux de l'Océan Indien austral. Leurs déplacements ont été connus grâce à la géo-localisation par la lumière ou la télémétrie satellitaire, et leur écologie trophique par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. Nos travaux ont mis en évidence et caractérisé les zones océaniques exploitées durant la période inter-nuptiale par 3 espèces du genre *Eudyptes*. Des comparaisons inter-site, inter-espèce et interannuelle ont ensuite souligné des mécanismes spectaculaires de ségrégation écologique dans le temps, l'espace et dans les proies ciblées pour l'exploitation de ressources proches. Enfin, l'étude de la dispersion post-natale chez 2 autres espèces a révélé un habitat différent de celui des adultes et l'action probable de mécanismes innés. Ces études sont cruciales pour la conservation des espèces et des habitats concernés, et posent la question de la dynamique des patrons de déplacement observés, face aux pressions de compétition et au déplacement des habitats recherchés.

Mots-clés : migration, hiver, dispersion post-natale, ressources marines, ségrégation, niche écologique, conservation, Océan Austral, prédateurs marins, manchots, télémétrie, géo-localisation par la lumière, isotopes stables, *Eudyptes chrysolophus*, *Eudyptes filholi*, *Eudyptes moseleyi*, *Pygoscelis papua*, *Aptenodytes forsteri*

Abstract : Animal movements in their environment reveal the resources they depend on in this environment. Levels of human impact in the marine environment (mainly through fisheries) have broken ecological balance, this being obvious at higher trophic levels. Our work therefore aimed at depicting movements of locally to globally declining marine predators. We especially focused on movements outside the breeding period, when predators generally face heavy constraints for survival while at-sea for a prolonged period, in 5 penguin species being keystones as consumers in a gradient of environments in the southern Indian Ocean. Their movements were investigated using light-based geolocation or satellite telemetry, and their trophic ecology by carbon and nitrogen stable isotope analyses. Our work allowed to delineate and to characterize the oceanic sectors exploited during the whole inter-breeding period by 3 congeneric species of penguins (genus *Eudyptes*). Then, inter-site, inter-species and inter-annual comparisons highlighted population-based striking mechanisms of ecological segregation in space, time and on food. Finally, our studies on post-natal dispersion in 2 other penguin species revealed the prospection of a contrasted habitat compared to the adults situation, and the probable action of innate skills. Our studies appear crucial in the conservation of the studied species in the study area, and rise questions about the dynamics of the population-based movement patterns observed, considering competition pressures and mobility of the targeted habitats.

Key-words : migration, winter, post-natal dispersion, marine resources, segregation, ecological niche, conservation, Southern Ocean, marine predators, penguins, telemetry, light-based geolocation, stable isotopes, *Eudyptes chrysolophus*, *Eudyptes filholi*, *Eudyptes moseleyi*, *Pygoscelis papua*, *Aptenodytes forsteri*