

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

Spécialité : Ecologie marine
Ecole doctorale : Diversité du Vivant

Présentée par
Audrey JAEGER

Pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université Pierre et Marie Curie

ETUDE ISOTOPIQUE DES VARIATIONS SAISONNIERES ET A LONG TERME DE L'ECOLOGIE ALIMENTAIRE DES OISEAUX MARINS DE L'OCEAN AUSTRAL

Soutenue le 2 décembre 2009

Devant le jury composé de :

Stuart Bearhop, Senior Lecturer, University of Exeter, examinateur
Yves Cherel, Directeur de Recherche, CNRS, directeur de thèse
Dominique Davoult, Professeur, Université Pierre et Marie Curie, examinateur
Frédéric Ménard, Directeur de Recherche, IRD, rapporteur
Vincent Ridoux, Professeur, Université de La Rochelle, rapporteur

Monsieur et cher éléphant, il n'est pas douteux non plus que votre disparition signifiera le commencement d'un monde entièrement fait pour l'homme. Mais laissez-moi vous dire ceci, mon vieil ami : dans un monde entièrement fait pour l'homme, il se pourrait bien qu'il n'y eût pas non plus place pour l'homme. C'est ainsi, monsieur et cher éléphant, que nous nous retrouvons, vous et moi, sur le même bateau, poussé vers l'oubli par le même vent puissant du rationalisme absolu. Dans une société, vraiment matérialiste et réaliste, poètes, écrivains, artistes, rêveurs et éléphants ne sont plus que des gêneurs.

Romain Gary

Lettre à l'éléphant (1968)

REMERCIEMENTS

Le travail de synthèse que nécessite la rédaction d'une thèse est difficile, mais à présent que je me retrouve face à mes remerciements, je me sens toute aussi impuissante. Par où commencer ? Un ordre chronologique ? Très bien... cela va m'amener à un début original, mais ce n'est pas grave, je me lance !

Pour m'avoir permis de mener ce projet à bien et de vivre de tels moments, je tenais donc à remercier :

Le manchot que j'ai croisé un petit matin sur une plage de Kerguelen au début de l'année 2005. Je lui ai fait la promesse de revenir le déplumer un jour ou l'autre... me voilà donc en quête d'un nouveau voyage aux pays de mes rêves... Merci à **Charly Bost** pour la réalisation de ce rêve, pour ce début dans la recherche et globalement pour ton soutien indéfectible.

Le remerciement suivant revient bien justement à mon directeur de thèse, **Yves Cherel**. Les mots me manquent pour exprimer ma gratitude. L'idée de voler de ses propres ailes est un peu effrayante, mais j'ai l'impression d'avoir grandi, d'avoir acquis une certaine confiance grâce à toi. D'un point de vue relationnel, j'ai trouvé une relation cordiale, une écoute et ce que j'ai aimé par-dessus tout une franchise à toute épreuve. J'ai énormément appris à tes côtés.

Merci pour tout.

Mon co-directeur de thèse **Pierre Richard** pour sa gentillesse, ses relectures et surtout de m'avoir permis de réaliser mon travail de paillasse dans les meilleures conditions possibles.

Pour la récolte de mes nombreuses plumes, merci aux VCAT d'Amsterdam : **Matthieu, JB, Mimine** ; de Crozet : **Chouchen, Ghislain, Hélène, Maud** ; de Kerguelen : **Léo, Benoît, Yohan, Stéphane, Quentin** et de Terre Adélie : **Samuel, Anne et Elodie**.

En parlant de VCAT, merci à **la 56^{ième} et 57^{ième} mission de Kerguelen** et à **la 45^{ième} mission de Crozet, à Fred B, Popochat et Vincent**. Vous avez partagé avec moi les plus beaux moments de ces trois années.

Le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Vincent Bretagnolle), l'**Institut Polaire Paul Emile Victor** en général et le programme 109 (Henri Weimerskirch) en particulier, **les Terres**

Australes et Antarctiques Françaises, l'ANR REMIGE (Henri Weimerskirch) et la **région Poitou-Charentes** pour leur soutien logistique et financier.

L'école doctorale **Diversité du Vivant** et en particulier **Marie Donatien** pour sa disponibilité et sa gentillesse.

Pour avoir passé mes TRES nombreux échantillons au spectro, **Gaël Guillou, Pierre Richard et Lucette Joassard**. Vraiment un grand merci.

Pour leur collaboration de près ou de loin à ce travail, **Carole Vallet, Philippe Koubbi, Maëlle Connan, Pierrick Blanchard, Vincent Lecomte, Clara Peron, Matthieu Authier, Dominique Besson, Cédric Cotté, Camille Fontaine, David Pinaud, Karine Delord, Henri Weimerskirch, Richard Phillips.**

D'avoir accepté d'examiner ce travail, les rapporteurs et membres du jury, **Stuart Bearhop, Dominique Davoult, Frédéric Ménard, Vincent Ridoux.**

Pour nous faciliter le travail au quotidien avec beaucoup de patience et de gentillesse, **Evelyse, Delphine, Christophe, Micheline, Martine, André et tous les autres.**

Pour mes premiers pas dans l'encadrement de stages, mes deux petits stagiaires **Karine Heerah et Florent Capoulun.**

Merci à **Vincent, Hélène et Maud** pour certaines photos introduisant les différents chapitres de ce mémoire et merci à **Régis** pour le magnifique dessin qui illustre ma thèse.



Merci à **Maud** de s'être occupée de moi pendant les douloureux moments de rédaction de thèse.

Ces dernières années ont été riches en rencontres chizéennes, taafiennes et métropolitaines. Je ne me risquerai pas à toutes les citer au risque d'en oublier, mais merci à tous pour ces moments, certains inoubliables...

Et là j'ai failli, j'avais dit que mes remerciements seraient chronologiques mais on finit toujours par le meilleur... merci à **mes parents, à ma sœur et à tarnagasse**. Je n'aurais rien fait de tout cela sans votre amour.

Et puis, je les ai tellement aimées ces terres australes qu'il fallait bien que j'en ramène un « petit » bout... merci à **Hervé** de partager à présent ma vie.
Je tourne une page et j'en ouvre une autre: vivement la suite !

Elle qui croyait par son éducation, par ses études, tout savoir de la vie animale découvre sur ces arpents de terre que la vie naturelle est un bien meilleur professeur parce qu'elle ne donne pas la même réponse à toutes les questions et qu'elle laisse le savoir germer et mûrir comme tout ce qui est vrai et vivant.

J.M.G. Le Clézio

Prix Nobel de littérature 2008

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	11
A- Cadre, objectifs et structure de la thèse	12
1. L'écologie alimentaire : un lien entre les fluctuations climatiques et la démographie des populations	12
2. Les objectifs de la thèse	14
3. Structure de la thèse	16
B- L'océan Austral	18
1. Les limites de l'océan Austral et ses terres	18
2. L'hydrologie de l'océan Austral	20
C- Les oiseaux de l'océan Austral	23
1. Une biomasse et une diversité parmi les plus riches de la planète	23
2. Des contraintes variées selon le cycle de vie annuel	23
2.1. Reproduction, mue et migration	23
2.2. La reproduction et le « central place foraging »	24
3. Des stratégies alimentaires variées	25
3.1. Niche trophique et ségrégation alimentaire	25
3.2. Les deux guildes d'oiseaux de l'océan Austral	26
D- La méthode des isotopes stables	27
1. Principe de la méthode	27
1.1. Définitions	27
1.2. Le fractionnement	28
2. Application à l'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux marins	29
2.1. Le carbone	29
2.2. L'azote	30
2.3. La niche isotopique	30
3. Taux de renouvellement des protéines	32
4. Dosage isotopique et notation	33
4.1. La spectrométrie de masse	33
4.2. Expression des abondances isotopiques	35
PARTIE METHODOLOGIQUE	36
A- Introduction	37
B- Article 1 : $\delta^{13}\text{C}$ de référence des masses d'eau de l'océan Austral	40
1. Abstract	43
2. Introduction	44
3. Materials and Methods	45
4. Results	46
5. Discussion	47
6. Acknowledgments	48
C- Article 2 : Protocole pour les analyses isotopiques des plumes de procellariiformes	49
1. Abstract	52
2. Introduction	53
3. Materials and methods	55
4. Results	56

5. Discussion	58
5.1. Body feathers, wing feathers and the non-breeding isotopic niche of albatrosses	58
5.2. Body feathers and inter- and intra-individual niche variations	59
5.3. Non- breeding isotopic niche of the wandering albatross	61
6. Acknowledgments	62
D- Conclusion	63
PARTIE BIOLOGIQUE	65
A- Introduction	66
B- Article 3 et 4 : variations saisonnières de l’écologie alimentaire des grands procellariiformes de l’océan Austral	69
1. Article 3 : Cas de quatre espèces de procellariiformes se reproduisant à Crozet	69
1.1. Abstract	74
1.2. Introduction	75
1.3. Materials and Methods	77
1.4. Results	80
1.5. Discussion	84
1.6. Acknowledgments	88
2. Article 4 : Comparaisons de l’écologie alimentaire de grands procellariiformes à reproductions annuelle et biennale de différentes localités	89
2.1. Abstract	93
2.2. Introduction	94
2.3. Materials and Methods	96
2.4. Results	97
2.5. Discussion	101
2.6. Acknowledgments	106
C- Article 5 : variations à long terme de l’écologie alimentaire des manchots de l’océan Austral	107
1. Abstract	110
2. Introduction	111
3. Materials and Methods	113
3.1. Feather samples	113
3.2. Stable isotope analysis	113
3.3. Data analysis	114
4. Results	115
4.1. Short-term isotopic variations	115
4.2. Long-term isotopic variations	116
5. Discussion	117
5.1. Short-term isotopic variations	117
5.2. Long-term isotopic variations	119
6. Acknowledgments	121
D- Etudes annexes	123
1. Ségrégation des niches trophiques de deux espèces jumelles : cas des albatros fuligineux	123
1.1. Introduction	123
1.2. Résultats et discussion	124
1.3. Conclusion	126

2. Variations intra-populationnelles des aires d'alimentation du grand albatros	126
2.1. Introduction	126
2.2. Résultats et discussion	127
2.3. Conclusion	128
E- Conclusion	129
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	131
A- Synthèse et perspectives méthodologiques	132
1. Les $\delta^{13}\text{C}$ de référence des différentes zones alimentaires des oiseaux marins de l'océan Austral	133
2. La validité du protocole pour l'analyse isotopique des plumes de procellariiformes	134
3. Relations entre $\delta^{13}\text{C}$ et productivité primaire, et entre $\delta^{15}\text{N}$ et qualité des proies	136
B- Synthèse et perspectives biologiques	137
1. Les variations saisonnières de l'écologie alimentaire des grands procellariiformes	137
1.1. Les plumes de poussin	137
1.2. Les plumes d'adultes	139
2. Les variations à long terme de l'écologie alimentaire des manchots	142
C- Comparaison des méthodes directes et indirectes	143
1. Les méthodes directes d'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux marins en période de repos sexuel	143
2. La méthode des isotopes stables	144
2.1. Une faible précision	144
2.2. Une méthode multi-factorielle	144
2.3. Une méthode multi-échelle	145
3. Des méthodes complémentaires	146
D- Conclusion	147
BIBLIOGRAPHIE	149
ANNEXES	169
A- Article 6	170
B- Article 7	188

COMMUNICATION ET ARTICLES

Articles présentés dans ce mémoire

- Jaeger A**, Blanchard P, Richard P, Cherel Y (2009) Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Marine Biology* 156:1233-1240.
- Jaeger A**, Connan M, Richard P, Cherel Y (sous presse) Stable isotopes quantify seasonal changes and levels of population- and individual-specialization in seabird trophic niche. *Marine Ecology Progress Series*
- Jaeger A**, Lecomte V, Weimerskirch H, Cherel Y (soumis) Satellite tracking validates the use of latitudinal carbon isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Biology Letters*
- Jaeger A**, Cherel Y (soumis) Isotopic investigation of contemporary and historic changes in penguin isotopic niches and carrying capacity of the Southern Indian Ocean. *Ecology*
- Jaeger A**, Jaquemet S, Phillips R, Wanless R, Richard P, Cherel Y (en préparation) Annual or biennial breeding of large southern seabirds related to their inter-nesting isotopic niche.

Articles inclus en annexe

- Jaeger A**, Vallet C, Delord K, Koubbi P, Bost CA (soumis) Foraging habitat of the Adélie penguin at Dumont d'Urville, Adélie Land (East Antarctica). *Deep-sea Research I*
- Bost CA, **Jaeger A**, Huin W, Koubbi P, Halsey LG, Hanuise N, Handrich Y (2008) Monitoring prey availability via data loggers deployed on seabirds: advances and present limitations. Tsukamoto K, Kawamura T, Takeuchi T, Beard TD, Kaiser Jr, Kaiser MJ Eds. *Proceedings of the 5th World Fisheries Congress*, Yokohama, Japon. *Fisheries for Global Welfare and Environment*, pp. 121-137

Communications

- Jaeger A**, Vallet C, Koubbi P, Bost CA (2007) Foraging habitat of the Adélie penguin, at Dumont d'Urville in Adélie land (East Antarctica). *6th International Penguin Conference*, Tasmania, Australia.
- Jaeger A**, Richard P, Cherel Y (2008) An isotopic investigation of seasonal variations in feeding ecology of large Procellariiforms from the Southern Ocean. *4th International Albatross and Petrel Conference*, Cape Town, South Africa.

INTRODUCTION GENERALE





A- Cadre, objectifs et structure de la thèse

1. L'écologie alimentaire : un lien entre les fluctuations climatiques et la démographie des populations

Les conditions environnementales présentent d'importantes variations à différentes échelles spatiales et temporelles. Notre environnement connaît, de plus, depuis quelques décennies des changements climatiques majeurs. Il est à présent reconnu que ces fluctuations environnementales affectent la plupart des éléments et processus écologiques (Stenseth et al. 2002). Les écologues se sont intéressés très tôt à l'influence des variations des paramètres abiotiques locaux (température, précipitation, vent) sur les paramètres démographiques des populations, puis des processus à plus large échelle spatio-temporelle ont été considérés. Les oscillations El Niño – La Niña ont ainsi été reliées aux fluctuations des communautés floristiques et faunistiques terrestres (Holmgren et al. 2001, Jaksic et al. 1997) mais également aux principales composantes de l'écosystème marin (Barber & Chavez 1983). Des séries chronologiques à long terme ont également permis de relier les récents changements climatiques aux profondes modifications de la démographie de certaines populations (Walther et al. 2002, Weimerskirch et al. 2003, Atkinson et al. 2004). De nombreuses corrélations entre les variations des facteurs environnementaux physiques et les variations de certaines populations ont ainsi été décrites à différentes échelles spatio-temporelles (Stenseth et al. 2002).

Les facteurs abiotiques peuvent agir de manière directe sur les populations, mais ils les affectent, le plus souvent, de manière indirecte, par leur influence sur la disponibilité des ressources alimentaires (Figure 1). Les conditions abiotiques et trophiques d'un milieu dans lesquelles évoluent les animaux façonnent, en effet, les traits d'histoire de vie des individus ; ils déterminent l'énergie disponible pouvant être allouée à différentes fonctions (survie, croissance, reproduction) (Stearn 1992). Cette acquisition et allocation d'énergie influencent donc la fécondité et la survie des individus (adultes et immatures) et en conséquence le recrutement et la taille des populations (Stearn 1992). Les conditions trophiques d'un milieu n'influencent pas de manière linéaire les populations car en réponse aux fluctuations environnementales, les individus ont mis en place des stratégies alimentaires (Stephens & Krebs 1986). Les variations relevées au niveau des paramètres démographiques des



populations sont donc la résultante des différentes actions directes et indirectes des facteurs physiques sur l'ensemble de l'écosystème et des comportements alimentaires mis en place par ces populations (Figure 1, Boggs 1992).

Des espèces aux stratégies alimentaires distinctes pourront répondre de manière différente à des fluctuations climatiques similaires. Par exemple, en péninsule Antarctique, les eaux océaniques présentent des variations annuelles de densités en krill (*Euphausia superba*) et en salpes (*Salpa thompsoni*) selon l'étendue de la glace de mer de l'hiver précédent (Loeb et al. 1997). Les années à forte étendue de glace, le krill domine la communauté zooplanctonique car ses larves peuvent se nourrir en abondance des diatomées qui poussent sur la glace. Le recrutement et l'abondance du krill sont donc meilleurs les années à forte étendue de glace de mer. Les salpes, au contraire, sont des organismes filtreurs et sont favorisés en mer ouverte lorsque l'étendue de glace est faible (Loeb et al. 1997). **Connaître comment les organismes exploitent leur milieu, c'est-à-dire leur écologie alimentaire, est donc une étape essentielle dans la compréhension des processus reliant environnement et populations** (Boogs 1992). Pour reprendre l'exemple précédent, sans la connaissance des habitudes alimentaires des salpes et des juvéniles de krill, les processus sous-jacents aux corrélations observées entre étendue de glace de mer et leurs densités n'auraient pu être élucidés.

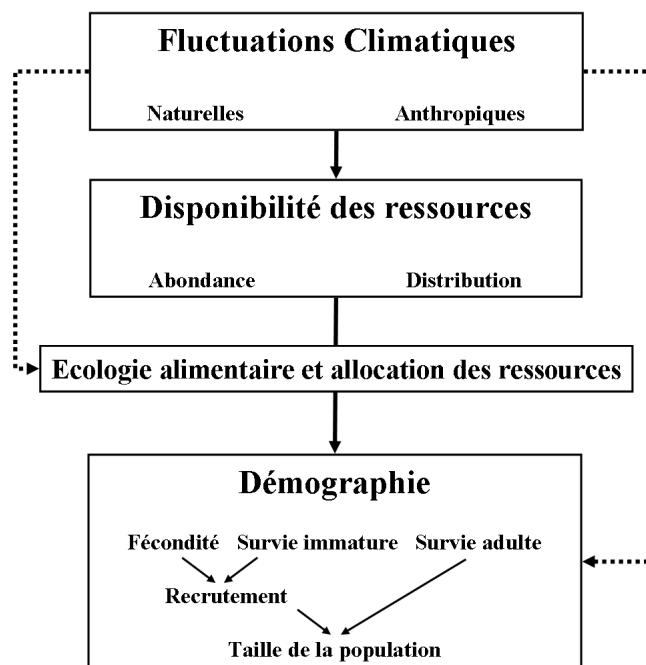


Figure 1 Place de l'écologie alimentaire à l'interface entre l'étude des facteurs abiotiques et l'étude des populations



2. Les objectifs de la thèse

Un nombre croissant d'études a fait état de corrélations entre les variations de la démographie de certaines populations d'oiseaux marins de l'océan Austral et les variations de leur environnement physique à différentes échelles temporelles (Barbraud & Weimerskirch 2001a, b, Wilson et al. 2001, Jenouvrier et al. 2003, Weimerskirch et al. 2003, Jenouvrier et al. 2005). Par exemple, à court terme, le succès reproducteur et la condition corporelle du pétrel bleu (*Halobaena carulea*) ont été corrélés à la température des eaux de surface de l'hiver précédent (Guinet et al. 1998). A long terme, d'importantes variations de la population de manchots empereurs de Terre Adélie (*Aptenodytes forsteri*) ont été relevées et corrélées à des variations de l'étendue de la glace de mer (Barbraud & Weimerskirch 2001b). Les processus sous-jacents responsables de ces variations de populations demeurent, néanmoins, hypothétiques. **Un obstacle majeur à une meilleure compréhension causale des liens existant entre variations environnementales et démographies des populations de prédateurs marins est le manque d'informations disponibles sur leur écologie alimentaire à ces deux échelles temporelles (court et long terme).**

Les méthodes « classiques » ou « directes » de l'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux marins se sont focalisées sur la période de reproduction. Les oiseaux marins sont, en effet, plus facilement accessibles à l'observation et l'échantillonnage lorsqu'ils se reproduisent car ils se regroupent en grandes colonies le long des côtes de certaines îles de l'océan Austral ou le long du continent antarctique. C'est ainsi que leurs contenus stomachaux ont été prélevés pour étudier leur régime alimentaire (Ridoux 1994), qu'ils ont été équipés de balises Argos ou GPS, de capteurs de plongées, de sondes stomachales pour étudier leur distribution en mer et leur zone d'alimentation (Jouventin & Weimerskirch 1990, Weimerskirch et al. 1993, Weimerskirch et al. 1994, Angelier et al. 2008). Néanmoins, à la fin de la reproduction, les oiseaux marins désertent les colonies et se dispersent en milieu océanique jusqu'au prochain épisode de reproduction. Les oiseaux de l'océan Austral ont d'importantes capacités de dispersion et leur période de repos sexuel est généralement longue. En conséquence, les techniques directes se sont longtemps révélées inefficaces pour étudier leurs stratégies alimentaires en dehors de la période de reproduction. **Peu d'informations sont donc disponibles sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral en période de repos sexuel.** De nombreuses études ont pourtant mis en évidence le rôle clé de la période de repos sexuel dans la dynamique des populations d'oiseaux marins (Guinet et al.



1998, Barbraud & Weimerskirch 2003, Grosbois & Thompson 2005, Sandvik et al. 2005, Jenouvrier et al. 2006, Rolland et al. 2008). Par exemple, le succès reproducteur de l'albatros à sourcils noirs est négativement corrélé à la température océanique de surface de leur zone d'hivernage (Rolland et al. 2008).

Devant l'enjeu que constitue l'approfondissement des connaissances de l'écologie alimentaire pendant la période de repos sexuel, les méthodes d'étude se sont diversifiées et des techniques dites « indirectes » ont été développées. L'une d'elles, **la méthode des isotopes stables, s'est avérée particulièrement utile pour étudier l'écologie alimentaire des oiseaux marins hors de la saison de reproduction** (Cherel et al. 2000a, 2006). Elle repose sur le principe que la composition isotopique en carbone et en azote des tissus d'animaux reflète de manière prédictible celle de leur alimentation au moment de leur synthèse (Hobson & Clark 1992a). La composition isotopique en carbone des animaux est, en effet, similaire à celle de leurs proies alors que la composition en azote varie mais de manière prévisible à chaque niveau trophique (Minagawa & Wada 1984, Wada et al. 1987, DeNiro & Epstein 1978). A la base du réseau trophique océanique, les ratios isotopiques présentent des variations spatiales prévisibles, les isotopes du carbone ont ainsi été utilisés pour caractériser leur aire d'alimentation et les isotopes de l'azote afin de déterminer leur niveau trophique (Newsome et al. 2007). En choisissant un élément synthétisé hors de la période de reproduction, comme les plumes, l'habitat et le régime alimentaires des oiseaux marins peuvent ainsi être étudiés durant cette période (Cherel et al. 2006). **Le premier objectif de cette thèse est ainsi d'étudier les variations saisonnières de l'écologie alimentaire des oiseaux de l'océan Austral en se focalisant sur la période de repos sexuel par le biais de la méthode des isotopes stables.**

Il demeure également, encore aujourd'hui, un manque d'informations sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral avant les années 1980. Les premiers albatros ont été suivis par satellite en 1990 (Jouventin & Weimerskirch 1990), ces techniques d'étude se sont développées de manière accrue dans les années qui suivirent grâce aux progrès de l'informatique et de l'électronique. Avant cela, la connaissance de la distribution des oiseaux se limitait aux observations faites en mer depuis les bateaux (Griffiths et al. 1982, Hyrenbach et al. 2007) et aux relectures de bagues (Weimerskirch et al. 1985). En parallèle, l'étude du régime alimentaire de ces oiseaux de l'océan Austral a débuté dans les années 80 (Croxall & Prince 1980, Ridoux 1994). D'importantes variations de la température de l'air accompagnées de profondes modifications de la démographie des prédateurs marins de



l'océan Austral dans les années 1970 ont été mises en évidence récemment (Barbraud & Weimerskirch 2001b, Weimerskirch et al. 2003). L'obtention d'informations plus anciennes sur l'écologie alimentaire de ces prédateurs paraît donc essentielle pour comprendre les mécanismes sous-jacents à ces profonds bouleversements climatiques, voire écosystémiques. La méthode des isotopes stables s'est là encore révélée être un bon outil grâce à l'étude des ratios isotopiques de tissus de spécimens conservés dans les musées (Thompson et al. 1995, Chamberlain et al. 2005, Becker & Beissinger 2006, Hilton et al. 2006). **Le second objectif de cette thèse est donc d'étudier les variations à long terme des ratios isotopiques des oiseaux de l'océan Austral afin d'élucider les processus sous-jacents aux variations de leurs populations.**

3. Structure de la thèse

L'une des critiques récurrentes adressée à la méthode des isotopes stables est que les conditions d'application de cette méthode font appel à des hypothèses parfois mal maîtrisées. L'objectif premier de cette thèse est biologique, mais la part méthodologique y tient donc également une place importante. **Les résultats de ce mémoire sont ainsi divisés en deux parties, l'une méthodologique, l'autre biologique.**

Dans la partie méthodologique, deux postulats non vérifiés jusqu'à présent sont testés pour éviter certains biais dans l'interprétation des données biologiques. Le premier postulat part du principe que, étant donné que les ratios isotopiques à la base du réseau trophique présentent des signatures isotopiques en carbone distinctes suivant les différentes masses d'eau de l'océan Austral, les ratios isotopiques du carbone des tissus de prédateurs devraient refléter ces variations et permettre de retracer leurs zones d'alimentation. Néanmoins, de nombreuses sources de variations des ratios isotopiques du carbone le long du réseau trophique pourraient être à l'origine de biais dans le positionnement de ces aires d'alimentation. **Le premier objectif de la partie méthodologique est donc de donner des valeurs de référence des ratios isotopiques de carbone des différentes masses d'eau de l'océan Austral à partir des tissus d'oiseaux (article 1).** Le second postulat repose sur le principe que les plumes d'oiseaux reflétant la signature isotopique de leur alimentation au moment de leur synthèse, généralement en dehors de la période de reproduction, l'analyse isotopique des plumes d'oiseaux apporterait des informations essentielles sur cette période peu connue de repos sexuel. Néanmoins, aucune étude n'a encore évalué l'importance des



variations intra-individuelles des ratios isotopiques des différents types de plumes (primaires *versus* plumes de couverture) ou au sein d'un même type de plume (plumes de couverture *versus* plumes de couverture), ni leurs impacts sur l'interprétation des résultats. **Le second objectif de la partie méthodologique est donc de mettre en place un protocole d'analyse des plumes d'oiseaux avant d'entamer toute analyse isotopique à grande échelle (article 2).**

La partie biologique est également divisée en deux sections suivant les deux objectifs majeurs de cette thèse. **La première section s'attarde sur les variations saisonnières de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral en se focalisant sur la période peu connue de repos sexuel.** Cette section est elle-même subdivisée en deux points, le premier portant sur l'étude des variations saisonnières de l'écologie alimentaires de ces oiseaux **à l'échelle d'une communauté (article 3)** et le second **à l'échelle de métapopulations (article 4).** **La seconde section de cette partie biologique concerne l'étude des variations de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral à plus large échelle temporelle, en utilisant des spécimens de musées (article 5).**

Suivant la tendance actuelle, le présent travail repose sur la présentation d'une série d'articles scientifiques rédigés en anglais et présentés sous leur structure classique. Pour éviter toute redondance dans la présentation des résultats et pour une meilleure lisibilité, les différentes publications ont été insérées à la synthèse et non reléguées en annexes, et un résumé en français des principaux résultats précède chaque article. Avant de passer aux parties suivantes, les différentes composantes de ce sujet de thèse (l'océan Austral, les oiseaux marins de l'océan Austral et la méthode isotopique) sont décrites dans la fin de cette introduction générale pour une meilleure compréhension de la suite du mémoire. Enfin, après la présentation des différents articles, une discussion générale suivie d'une conclusion closent ce travail en intégrant les principaux résultats dans une synthèse, et en proposant des perspectives de recherche.



B- L'océan Austral

1. Les limites de l'océan Austral et ses terres

Pendant longtemps, l'océan Austral n'eut pas de limites océanographiques autres qu'arbitraires. Certains le caractérisaient par les limites sud des océans Atlantique, Indien et Pacifique, d'autres au contraire le considéraient comme le cœur de l'océan mondial qui se prolongeait par trois « baies » : les océans Atlantique, Indien et Pacifique. Alors que les frontières des océans sont habituellement définies par des continents, la véritable individualité de l'océan Austral est hydrologique (Deacon 1937). Un des plus grands courants au monde, le courant circumpolaire antarctique, ceinture, en effet, le continent antarctique qui se retrouve encerclé par une large bande d'eau froide (Orsi 1995). Cette structure hydrologique forme une véritable frontière naturelle avec les autres océans (Laws 1985). Plutôt qu'une définition qui reposera sur ces caractéristiques océanographiques, l'Organisation Hydrographique Internationale (OHI, 2000) a préféré une limite fixe, l'océan Austral représentant toutes les eaux au sud de 60° de latitude. Cette définition n'est pourtant pas universelle ; en Australie par exemple, l'océan Austral comprend non seulement la zone définie par l'OHI, mais englobe aussi toute l'étendue maritime située entre l'Antarctique et les côtes sud de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande. Les scientifiques préfèrent, quant à eux, utiliser les limites sud (Knox 1994) ou nord (Laws 1985) du courant circumpolaire comme frontières car ce courant structure toutes les composantes physiques et biologiques de l'écosystème austral. **Dans cette thèse, l'océan Austral est constitué de toutes les masses d'eau situées au sud de la limite nord du courant circumpolaire car cette limite est caractérisée par d'importants gradients de température et de salinité (front subtropical) séparant les eaux subantarctiques et antarctiques des eaux plus chaudes et salées de la circulation subtropicale** (Orsi 1995).

L'océan Austral est une zone presque exclusivement océanique, les terres australes sont composées d'une vingtaine d'îles ou groupe d'îles situées entre 37° et 60° de latitude sud. Elles appartiennent en majorité au domaine subantarctique, sauf les plus nordiques au climat tempéré, et les plus australes que leurs caractères rattachent à l'Antarctique. Ces terres sont minuscules (de 7 à 12173 km²) à l'échelle de l'océan Austral (76 millions de km²). La caractéristique de toutes ces îles est l'extrême uniformité du climat avec une faible amplitude



thermique (climat de type océanique). La nébulosité y est importante ainsi que les précipitations. Ces îles sont soumises au régime des grands vents d'ouest, d'une permanence et d'une violence rares, limitant au maximum la faune terrestre. Aucun n'arbre n'y pousse hormis quelques arbrisseaux pour les îles les plus septentrionales. Elles sont, en revanche, le refuge d'une abondante faune marine qui vient s'y reproduire en colonies assez denses.

Ces terres australes se répartissent en trois secteurs (Figure 2), un secteur atlantique : îles Tristan da Cunha, Gough, Falkland, Géorgie du Sud, Sandwich du Sud, Orcades du Sud (Grande-Bretagne) et île Bouvet (Norvège) ; un secteur indien : îles Amsterdam, Saint Paul, Crozet, Kerguelen (France), îles Marion et du Prince Edward (Afrique du Sud) et île Heard (Australie) ; un secteur pacifique : îles Bounty, Antipodes, Auckland, Campbell (Nouvelle-Zélande) et île Macquarie (Australie). La France possède donc 4 îles australes dans le secteur indien, et revendique également la souveraineté de la Terre Adélie sur le continent antarctique ; ces terres sont regroupées sous le nom de Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Des bases scientifiques y sont installées depuis les années 1950 et grâce au soutien logistique et financier de l’Institut Français Polaire Paul Emile Victor (IPEV), un suivi des populations d’oiseaux marins de ces terres est effectué permettant un accès relativement aisé à ces oiseaux en période de reproduction. **Le présent travail s'est ainsi focalisé sur les territoires français, mais, grâce à des collaborations étrangères, d'autres localités ont pu être échantillonnées dans les secteurs indien et atlantique** (cf. section B.2 de la partie biologique).

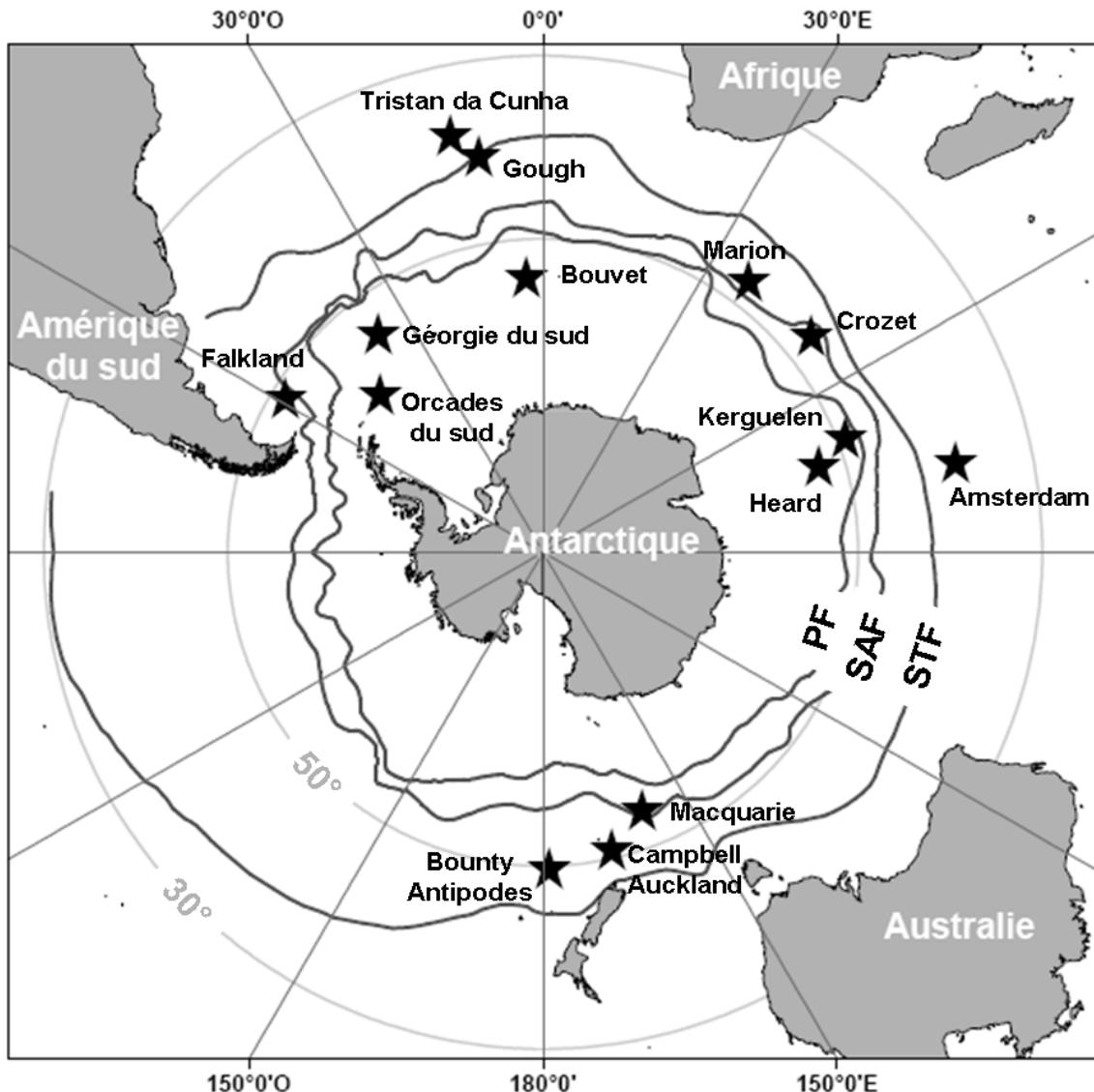


Figure 2 Carte représentant les terres et îles de l'océan Austral ainsi que ces principaux fronts océaniques (PF : front polaire, SAF : front subantarctique, STF : front subtropical).

2. L'hydrologie de l'océan Austral

La calotte glaciaire antarctique déverse dans l'océan Austral des masses importantes de glaces et d'eaux de fonte qui modifient sensiblement, au voisinage du littoral, les propriétés de l'eau de mer. Les eaux littorales antarctiques sont donc très froides et relativement peu salées. Leur basse température tend à les alourdir alors que leur faible salinité les allège. Selon les saisons, l'un ou l'autre de ces facteurs antagonistes l'emporte. Pendant l'été austral, l'eau littorale est moins froide et salée car les apports d'eau de fonte sont importants, de sorte qu'elle reste en surface et se répand vers le nord, c'est l'eau antarctique de surface (EAS).



Elle rencontre au nord une eau plus chaude et salée d'origine tempérée, l'eau subantarctique de surface (ESaS). Le mélange de ces deux eaux donne une eau de température et de salinité intermédiaires, plus dense que les deux autres, et qui s'enfonce ; c'est l'eau antarctique intermédiaire (EAI), et le phénomène qui lui donne naissance est appelé convergence antarctique créant ainsi un front de température, le front polaire. Le même phénomène se forme plus au nord entre l'eau subantarctique de surface et l'eau subtropicale de surface (EStS), c'est la convergence subtropicale ou front subtropical (Figure 3). Pendant l'hiver austral, au contraire, l'eau littorale antarctique est très froide et fortement salée en raison de la congélation de la banquise qui expulse du sel. Cette eau littorale est donc très dense et va plonger le long de l'escarpement continental se répandant sur le plancher océanique, c'est l'eau antarctique de fond (EAF) qui va alimenter toutes les eaux de fond des autres océans par le biais de la circulation thermohaline. L'eau antarctique de surface a un mouvement net vers le nord (dérive d'ouest) alors que le courant côtier antarctique va vers le sud (dérive d'est), ce qui donne naissance à la divergence antarctique avec une ascension compensatrice d'eau profonde à son niveau, l'eau circumpolaire profonde, qui s'insinue entre les eaux antarctiques de surface et de fond (Figure 3).

Cette thèse portera en partie sur la distribution océanique des oiseaux marins. Ces derniers, même pour ceux qui exploitent plus en profondeur les ressources marines, ne se trouvent que dans les eaux de surface ; **nous nous limiterons donc à un plan en deux dimensions** (Figure 4). Au vu des précédentes définitions, en surface, l'océan Austral est un océan annulaire ceinturant le continent antarctique et ses eaux de surface forment des bandes concentriques autour de ce continent (Figure 2 et 4). Elles sont au nombre de trois : **les eaux subtropicales, subantarctiques *lato sensu* et antarctiques**, délimitées respectivement par **les fronts subtropical et polaire**. Les eaux subantarctiques de surface *lato sensu* peuvent néanmoins être divisées en deux parties par le front subantarctique qui délimite au sud les eaux de la zone polaire frontale et au nord les eaux de la zone subantarctique *stricto sensu*. La position latitudinale du front subantarctique présente d'importantes variations jusqu'à frôler la convergence subtropicale si bien qu'en certains endroits les eaux subantarctiques *stricto sensu* ne se limitent qu'à une fine bande. C'est le cas dans le secteur Indien des Terres Australes et Antarctiques Françaises où nous ne considéreront donc qu'une seule masse d'eau, les eaux subantarctiques de surface *lato sensu*, entre le front polaire et la convergence subtropicale (Figure 4).

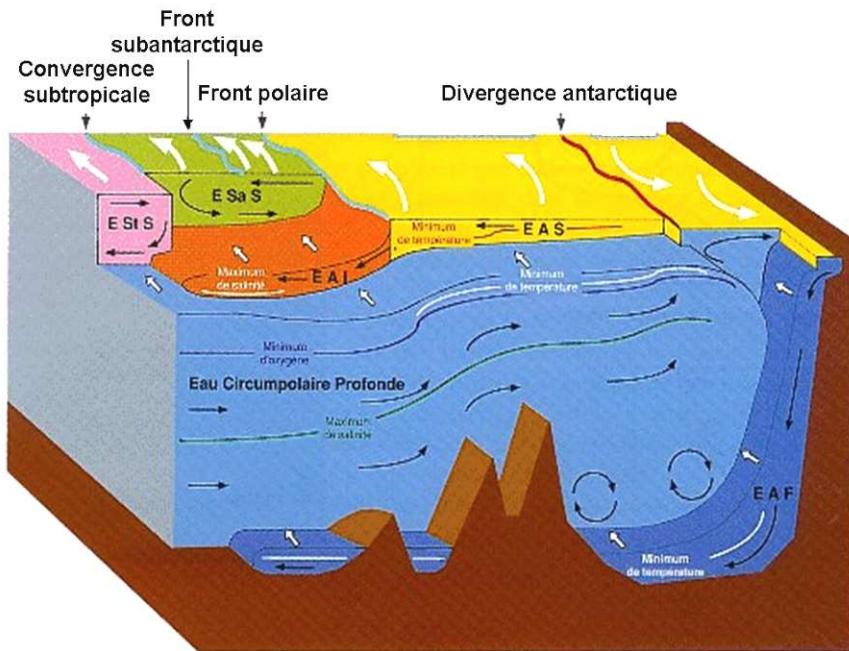


Figure 3 Bloc diagramme présentant les différentes masses d'eau et structures océaniques de l'océan Austral (en coupe nord-sud jusqu'au continent antarctique). EAF : eau antarctique de fond, EAS : eau antarctique de surface, EAI : eau antarctique intermédiaire, ESaS : eau subantarctique de surface, EStS : eau subtropicale de surface.

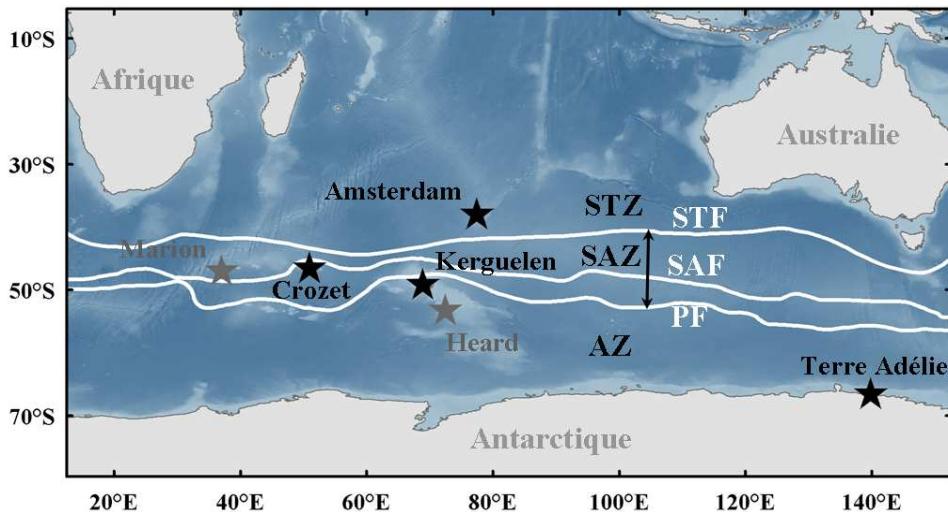


Figure 4 Carte du secteur indien de l'océan Austral avec la position des quatre districts des Terres Australes et Antarctiques Françaises (noir) et des autres îles du secteur (gris). La position des principaux fronts océaniques et les zones considérées dans la suite du mémoire sont aussi indiquées (PF : front polaire, SAF : front subantarctique, STF : front subtropical, AZ : zone antarctique, SAZ : zone subantarctique, STZ : zone subtropicale).



C- Les oiseaux de l'océan Austral

1. Une biomasse et une diversité parmi les plus riches de la planète

L'océan Austral supporte une forte biomasse de prédateurs dont une avifaune marine parmi les plus riches et diversifiées de la planète. Totalisant plus 360 millions d'individus reproducteurs (Van Franeker et al. 1997), ces oiseaux sont répartis en quatre ordres principaux : les sphénisciformes (manchots), les procellariiformes (albatros, pétrels, pétrels plongeurs et océanites), les charadriiformes (skuas, sternes et goélands) et les pélécaniformes (cormorans). Les deux premiers ordres dominent très largement la communauté, les procellariiformes en terme de diversité spécifique (Warham 1990) et les sphénisciformes en terme de biomasse (Williams 1995). Le présent travail s'est donc limité à ces deux ordres. Les procellariiformes étant une famille très diversifiée, seules les plus grandes espèces aux stratégies alimentaires proches (albatros et pétrel à menton blanc) ont été considérées. **Les modèles d'étude de cette thèse sont donc les grands procellariiformes et les manchots.**

2. Des contraintes variées selon le cycle de vie annuel

2.1. Reproduction, mue et migration

La théorie des traits d'histoire de vie prédit que les organismes adoptent des décisions leur permettant d'optimiser leur valeur sélective, c'est-à-dire leur capacité à transmettre leur patrimoine génétique aux générations suivantes (Stearns 1992). Les individus sont ainsi contraints de réaliser les meilleurs compromis possibles pour répartir l'énergie entre différents budgets : maintenance, croissance, reproduction et survie (Stearns 1992). Les oiseaux, lors de leur cycle de vie annuel, sont contraints par trois grands processus exigeant des demandes énergétiques très importantes : ils doivent se reproduire, muer et migrer (King 1974). Afin d'optimiser la dépense énergétique (Stearns 1992), la réalisation de ces différents processus est généralement séparée dans le temps (King 1974). La reproduction est bien évidemment essentielle au maintien des populations. La mue est également primordiale pour les oiseaux car ils doivent pallier l'usure des plumes pour le maintien de leur isolation thermique et la maintenance d'une bonne voilure. Ils renouvellent ainsi régulièrement une partie ou



l'ensemble de leur plumage. Les stratégies migratrices sont très variables d'une espèce à l'autre, l'interprétation écologique de leur réalisation réside dans l'assurance d'un maintien des ressources énergétiques suffisant pour assurer les différents traits d'histoire de vie tout au long de l'année (Lack 1954).

Chez les oiseaux marins de l'océan Austral, la séquence de réalisation de ces différentes fonctions est variable selon leur milieu de vie. Les manchots sont secondairement retournés au milieu aquatique, la conductivité de l'eau étant 4 fois supérieure à celle de l'air, ils ne peuvent muer dans l'eau. Les manchots muent donc à terre et jeûnent pendant une période de 3 à 4 semaines juste avant ou juste après la reproduction (Williams 1995). Leur cycle de vie est donc divisé en trois phases distinctes, la reproduction, la mue et la migration. Par opposition, les oiseaux marins volants de l'océan Austral se reproduisent, puis migrent et muent en parallèle (Warham 1990, 1996). Leur cycle de vie est donc divisé en deux périodes majeures, la reproduction et la période de repos sexuel. La mue des manchots est complète d'une année sur l'autre alors qu'elle peut s'étendre sur deux ou trois cycles de repos sexuel pour les albatros (Brooke 1981). Le plumage de ces derniers est composé de plumes impliquées dans le vol (primaires, secondaires, tertiaires et rectrices), et d'autres qui ont un rôle d'isolant (plumes de couverture). La mue des plumes de vol des procellariiformes est relativement bien documentée et se réalise en deux à trois cycles de repos sexuel en raison de leur taille, du coût énergétique et du temps nécessaires à leur synthèse (Langston & Rohwer 1996). **La mue des plumes de couverture a été moins étudiée chez ces espèces, le peu d'informations disponibles indiquent cependant qu'elle a également lieu pendant la période de repos sexuel et qu'elle semble complète d'un cycle sur l'autre** (Marchand & Higgins 1991).

2.2. *La reproduction et le « central place foraging »*

Le milieu offrant des ressources en quantité limitée et présentant une distribution spatiale et temporelle hétérogènes, la sélection naturelle favorisera les organismes adoptant des stratégies qui optimisent l'utilisation de ces ressources (Stearns 1992). Ces stratégies sont prédictes par la théorie de l'approvisionnement optimal (Stephens & Krebs 1986). Un certain nombre de décisions seront prises par les individus visant à maximiser leur taux net de gains énergétiques en augmentant le rapport bénéfice/coût (Stephens & Krebs 1986). Ces décisions peuvent porter aussi bien sur la répartition spatio-temporelle de l'effort de prospection et de la



zone d'alimentation que sur le choix du type et de la quantité de proies ingérées (Stephens & Krebs 1986), ou même sur l'évitement des phénomènes de compétition ou de prédation (Brown 1988).

Pour les oiseaux marins s'ajoute une contrainte supplémentaire durant la période de reproduction, celle de devoir retourner régulièrement à terre pour assurer les soins parentaux tout en se nourrissant en mer («central place foraging», Orians & Pearson 1979). Dans le cadre d'un approvisionnement optimal, un animal cherchant sa nourriture à partir d'un lieu central (colonie) doit intégrer cette contrainte de retours réguliers à la colonie, énergiquement coûteuse. Il doit faire face à des décisions comportementales comme concentrer son effort de recherche sur un possible «patch» ou continuer à se déplacer rapidement pour trouver un meilleur «patch», en fonction de la distance à laquelle il se trouve par rapport à sa colonie (Schoener 1979). La disponibilité des ressources n'est pas spatialement uniforme, mais relative à la distance du lieu central, ce qui nécessite d'intégrer cette contrainte de distance selon la période d'étude. **En période de reproduction, les oiseaux marins auront donc tendance à rester à une distance «raisonnée» de la colonie, fonction des capacités de dispersion des individus, alors qu'en dehors de la reproduction, ils auront le loisir de se disperser sans la contrainte de retours fréquents à la colonie.**

3. Des stratégies alimentaires variées

3.1. Niche trophique et ségrégation alimentaire

Partant du postulat que les ressources alimentaires utilisées sont limitantes, le principe d'exclusion compétitive repose sur le principe suivant : «deux ou plusieurs espèces présentant des modes d'utilisation des ressources identiques ne peuvent continuer à coexister dans un environnement stable, la plus apte éliminant l'autre» (Hardin 1960). **Le concept de niche écologique** s'adapte particulièrement bien à ce principe d'exclusion. Elle est définie comme «l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se maintient la population» (Hutchinson 1957). Elle représente donc un hyper volume à n-dimensions, **la niche trophique** est la partie de ce volume qui fait référence à toutes les dimensions liées à l'utilisation des ressources. Selon le principe d'exclusion compétitive, deux espèces coexistantes ne peuvent donc avoir la même niche trophique. Cette ségrégation trophique entre espèces au sein d'une même communauté se réalise selon les **trois dimensions**



principales (Hutchinson 1957). La première dimension est dite **spatiale**, elle correspond à l'habitat dans lequel l'espèce exploite ses ressources selon l'axe horizontal (latitude, longitude) ou l'axe vertical (profondeur, hauteur, altitude). La seconde dimension est **temporelle**, elle concerne la chronologie du cycle reproducteur, la variabilité saisonnière des effectifs de la population, le cycle journalier et la durée des trajets alimentaires qui déterminent les pics de demande alimentaire. Enfin la troisième dimension est **trophique**, elle concerne les différences de régime alimentaire (différence spécifique ou de taille des proies).

3.2. Les deux guildes d'oiseaux de l'océan Austral

Répondant au principe d'exclusion compétitive, les nombreuses espèces d'oiseaux marins de l'océan Austral se sont adaptées à l'hétérogénéité de ce milieu en développant des stratégies alimentaires variées limitant la compétition pour leurs ressources. Il apparaît tout d'abord deux grands types de stratégies pour prospecter le milieu océanique ce qui discrimine ces oiseaux en deux guildes. Au sein de ces guildes, différentes stratégies alimentaires ont également été adoptées. La première guilde, celle des oiseaux plongeurs, s'est adaptée de façon à prospecter dans la colonne d'eau en profondeur alors que la seconde guilde, celle des oiseaux volants, prospecte la surface océanique. La première est composée de cormorans, de pétrels plongeurs et des manchots. Les manchots, qui présentent les adaptations les plus poussées à la prospection en profondeur, ont perdu la capacité au vol et ont développé de remarquables adaptations à la nage et à l'apnée. Les capacités de dispersion avec la nage étant réduites par rapport au vol (Hedenstrom 2003), les oiseaux plongeurs auront un déplacement horizontal plus restreint. Par opposition, les oiseaux volants sont limités dans leur capacité à atteindre les proies en profondeur, ils doivent donc parcourir de plus grandes distances pour prospecter un volume d'eau comparable. Les albatros et pétrels, par exemple, ont acquis de remarquables capacités au vol avec une dépense d'énergie minimale lors du vol (Arnould et al. 1996) par le biais d'adaptations comportementales (Weimerskirch et al. 2000), et physiologiques (Pennycuick 1982). Ils auraient également la capacité de percevoir certains produits de décomposition du phytoplancton pour orienter leur recherche alimentaire (Nevitt et al. 2008). Cette seconde guilde est composée d'albatros, de pétrels, d'océanites, de sternes, de skuas et d'une espèce de goéland.



D- La méthode des isotopes stables

« It takes sometime and practice to learn how to use isotopes just as it takes time and practice to learn how to use a taxonomic key or to use statistics »
« Learning to work with isotopes provides a different way to view ecological connections »

(Fry 2006)

La première citation reflète la nécessité de se familiariser avec la méthode isotopique qui fait appel à des notions de chimie, thermodynamique, biochimie et physiologie rarement utilisées en écologie des prédateurs supérieurs faisant, quant à elle, généralement référence à des niveaux d'intégration biologiques supérieurs. Dans cette section, les notions de base de la méthode isotopique sont donc reprises pour une bonne compréhension de la suite du mémoire. La seconde citation reflète le fait que les champs de connaissance ouverts par cette méthode sont souvent nouveaux et apportent une vision différente des techniques classiques d'étude en écologie. Elle n'a pu ainsi éviter de recueillir un certain scepticisme de la part de quelques scientifiques. Dans toute la suite de la synthèse, je me suis efforcée de présenter les avantages de la méthode isotopique tout en critiquant et mettant en avant ces limites rarement disponibles dans la littérature scientifique et pourtant indispensables à une bonne interprétation des résultats.

1. Principe de la méthode

1.1. Définitions

Les isotopes sont des types d'atomes d'un même élément chimique qui diffèrent par leur nombre de neutrons. Ils se divisent en deux catégories, certains présentent une structure instable et émettent des radiations en revenant à un état énergétique inférieur, ce sont les isotopes radioactifs. D'autres sont énergétiquement stables et ne subissent aucune modification de leur structure nucléaire, ce sont **les isotopes stables** (ils ne représentent donc aucun danger pour la santé humaine en terme de radiations). Les isotopes radioactifs permettent par exemple de dater des événements car ils ont un taux de dégradation constant



(Becker et al. 1991), en revanche les isotopes stables servent de traceurs dans le cycle des différents éléments permettant de résoudre de nombreux problèmes en écologie (Fry 2006).

1.2. Le fractionnement

Les propriétés chimiques des isotopes d'un même élément sont identiques car ils ont le même nombre d'électrons. En revanche, comme le noyau ne comporte pas le même nombre de neutrons, **la masse des isotopes d'un même élément varie** (Figure 5) ce qui engendre des séparations partielles entre les isotopes légers et lourds lors des réactions cinétiques ou d'équilibre. Ce processus est appelé le fractionnement. Lors des réactions cinétiques, les isotopes lourds réagissent moins vite que les légers, ils s'accumulent dans les substrats, il y a enrichissement du substrat et, par opposition, déplétion du produit en isotopes lourds (Figure 5). Lors des réactions d'équilibre, il y a enrichment des isotopes lourds dans la phase où les énergies de liaison sont les plus fortes.

Le fractionnement est le processus qui contrôle la distribution des isotopes dans notre environnement. Sans ce phénomène, il n'y aurait qu'une distribution uniforme des isotopes sans grand intérêt scientifique. Connaissant le rapport isotopique initial du système étudié et les lois mathématiques des phénomènes physico-chimiques, on peut prévoir l'évolution de ce rapport isotopique au cours du temps, c'est-à-dire au cours de l'avancement du processus physico-chimique. La mesure de la composition isotopique dans l'état actuel du système permet également d'identifier le processus responsable du fractionnement isotopique observé.

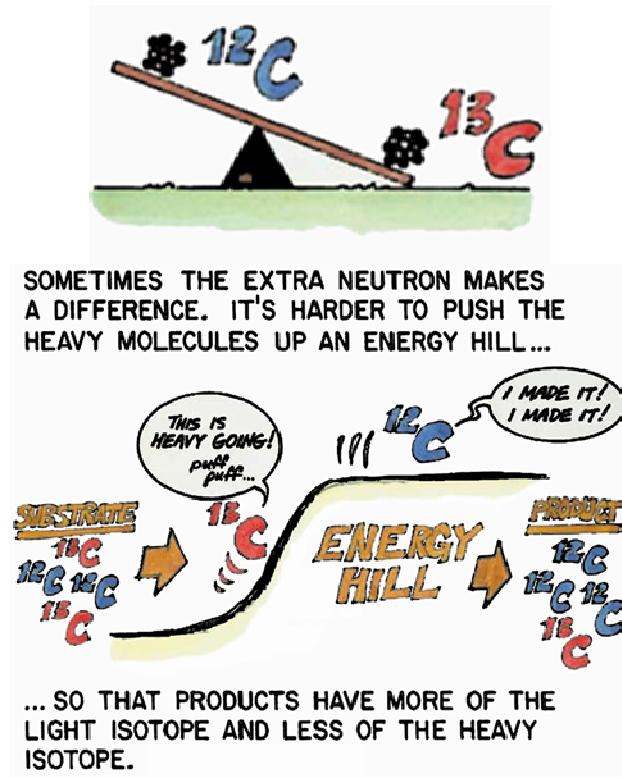


Figure 5 Dessin illustrant la différence de masse entre deux isotopes et les conséquences sur les réactions enzymatiques (Fry 2006)



2. Application à l'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux marins

Les récentes avancées dans le domaine de la spectrométrie de masse ont permis de développer le dosage isotopique en série. Les applications de la méthode des isotopes stables se sont ainsi diversifiées (hydrologie, géologie, paléoclimatologie, physiologie, astronomie, médecine, écologie...). Depuis les années 70, un nombre croissant de publications a démontré l'utilité des isotopes stables du carbone et de l'azote dans l'étude de l'écologie alimentaire des prédateurs (Kelly 2000). Elle repose sur le fait que **la composition en isotopes stables des tissus des consommateurs est reliée de manière prédictible à la composition isotopique de leur nourriture** (DeNiro & Epstein 1978). Le taux d'enrichissement isotopique entre le prédateur et sa proie est déterminé et diffère selon l'élément chimique considéré, ce qui pourra fournir différents types d'informations sur l'alimentation du prédateur.

2.1. Le carbone

Les isotopes du carbone les plus courants sont l'isotope léger ^{12}C (98.9% du carbone atmosphérique) et l'isotope lourd ^{13}C qui est plus rare (1.1%). L'enrichissement en isotope lourd (^{13}C) le long du réseau trophique, lié principalement à l'excrétion préférentielle en $^{12}\text{CO}_2$ lors de la respiration, est relativement faible (~1‰) (DeNiro & Epstein 1978, Fry et al. 1984, Hobson et al. 1993). **Les principales sources de fractionnement des isotopes du carbone se produisent à la base du réseau trophique et sont liées aux processus de photosynthèse** (Kelly 2000). Les plantes terrestres de type C₃ et C₄ possèdent ainsi des ratios isotopiques propres car elles utilisent deux enzymes distinctes pour fixer le CO₂ atmosphérique qui discriminent les isotopes de manière différente (O'Leary 1988, Boutton 1991). Bien que le phytoplancton soit de type C₃, il possède une signature propre par rapport aux plantes terrestres C₃ en liaison avec l'utilisation du bicarbonate comme source de CO₂ (O'Leary 1988, Boutton 1991). Les sources d'alimentation terrestres ou marines peuvent ainsi être déterminées en dosant le ratio isotopique des tissus d'un consommateur. De la même manière, en milieu marin, les sources benthiques peuvent être différencier des sources pélagiques (Fry 1983, Boutton 1991, Hobson et al. 1994) et en milieu pélagique les masses d'eau peuvent présenter des signatures isotopiques en carbone distinctes (Kroopnick 1985, Lynch-Stieglitz 1995). En milieu océanique, les ratios isotopiques du carbone permettent



donc de fournir l'origine géographique de la source de nourriture d'un consommateur (Hobson et al. 1994, Thompson & Furness 1995).

2.2. L'azote

Les isotopes de l'azote les plus courants sont l'isotope léger ^{14}N (99.6% dans l'atmosphère) et l'isotope lourd ^{15}N qui est plus rare (0.4%). Contrairement au carbone, **la principale source de variations des ratios isotopiques de l'azote est liée à un enrichissement en ^{15}N d'environ 3 à 4 % d'un niveau trophique à l'autre** (Minagawa & Wada 1984, Wada et al. 1987, Fry 1988). Ce phénomène pourrait être relié aux enzymes responsables de la désamination et de la transamination des acides aminés qui favorisent les groupes aminés "légers" (contenant ^{14}N) (Macko et al. 1986). Cela a pour conséquence un enrichissement des tissus en ^{15}N du fait de l'excrétion préférentielle du ^{14}N sous forme de déchets azotés (ammoniaque, urée, et acide urique) (Minagawa & Wada 1984). Le taux d'enrichissement en ^{15}N étant fixe d'un niveau trophique à l'autre, les ratios isotopiques de l'azote d'un consommateur permettent donc de connaître son niveau trophique au sein d'un réseau trophique et ainsi d'obtenir des informations sur le type de proies qu'il consomme (Rau et al. 1992, Schoeninger et al. 1997, Hobson et al. 2007).

2.3. La niche isotopique

L'étude des ratios isotopiques des tissus d'oiseaux marins permet d'estimer leur zone d'alimentation pour le carbone et leur niveau trophique pour l'azote (Figure 6, Hobson et al. 1994, Thompson & Furness 1995, Cherel et al. 2000a, 2005). La matière organique particulière des différentes masses d'eau de l'océan Austral possède, en effet, une signature isotopique en carbone distincte (Trull & Armand 2001). Le ratio isotopique en carbone des tissus d'oiseaux permet ainsi de localiser leur zone de nutrition (Quillfeldt et

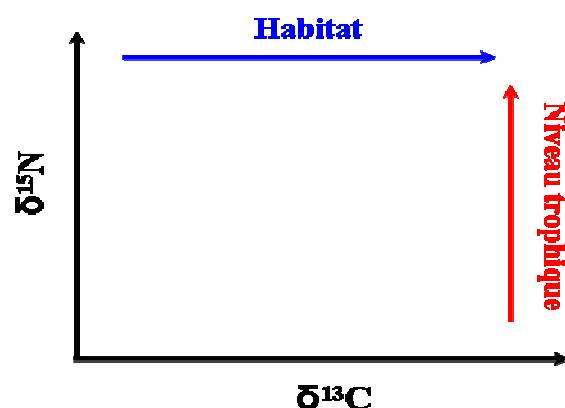


Figure 6 Graphique à deux dimensions représentant la niche isotopique définie par les ratios isotopiques du carbone et de l'azote décrivant respectivement l'habitat et le régime alimentaire.



al. 2005, Cherel & Hobson 2007, Phillips et al. 2009). A l'inverse, le ratio isotopique de l'azote dans l'océan Austral varie peu spatialement, mais présente un enrichissement le long du réseau trophique qui permet de connaître la position trophique du prédateur (Cherel et al. 2000a, Cherel 2008). Ces deux ratios isotopiques permettent donc d'identifier deux des dimensions de la niche trophique : l'habitat d'alimentation et les proies consommées. **Par assimilation du concept de niche trophique, la niche isotopique a récemment été définie** (Newsome et al. 2007). C'est un espace à n-dimensions dont les axes représentent les différents ratios isotopiques. **Dans cette étude, les ratios isotopiques en carbone (l'habitat d'alimentation) et en azote (le niveau trophique) décrivent une niche isotopique à deux dimensions** (Figure 6).

Les variations des ratios isotopiques peuvent être utilisées pour évaluer la taille de la niche trophique d'une espèce ou d'un individu (Figure 7, Bolnick et al. 2003). La variance des ratios isotopiques d'une population est ainsi assimilée à la taille totale de la niche trophique de cette population (« trophic niche width », TNW). Cette TNW est décomposée en une composante intra-individuelle (« within-individual component », WIC, moyenne des variances entre individus) et en une composante inter-individuelle (« between-individual component », BIC, variance des moyennes entre individus) (Bolnick et al. 2002). La taille totale de la niche trophique est ainsi la somme de sa composante intra- et inter-individuelle ($TNW = WIC + BIC$). Une population est isotopiquement spécialiste si sa TNW est faible (<1%), et inversement si sa TNW est importante, la population est isotopiquement généraliste. Dans ce dernier cas, le généralisme d'une population peut être dû à des individus isotopiquement généralistes (Figure 7 A, forte WIC) ou à des individus isotopiquement spécialistes qui présentent des comportements différents (Figure 7 B, forte BIC).

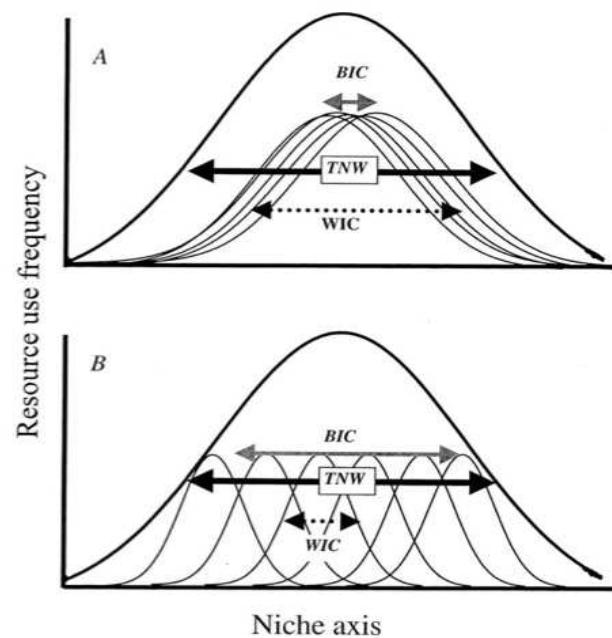


Figure 7 Les deux cas de figure d'une population généraliste: (A) individus généralistes et (B) individus spécialistes sur différentes ressources. (TNW: taille totale de la niche trophique, WIC: composante intra-individuelle et BIC: composante inter-individuelle).



3. Taux de renouvellement des protéines

L'analyse isotopique de différents tissus issus du même consommateur peut fournir, à partir d'un unique évènement d'échantillonnage de l'animal, une intégration temporelle variable de l'écologie alimentaire de cet individu (Tieszen et al. 1983, Hobson & Clark 1992a). Ceci est dû au fait que le turn-over des isotopes stables dans un tissu est relié à l'activité métabolique dans ce tissu (Hobson & Clark 1992a). Il existe deux grands types de tissus, ceux qui sont métaboliquement inertes et ceux qui sont actifs (Tableau 1). La composition isotopique d'un **tissu métaboliquement inerte** tel que les plumes reflète la nourriture ingérée par l'oiseau uniquement durant la période de synthèse du tissu (Mizutani et al. 1990, 1992, Hobson & Clark 1992a, Thompson & Furness 1995). En effet, durant leur période de croissance, les plumes sont connectées au système sanguin et les isotopes assimilés par l'alimentation sont incorporés dans la structure protéique de la plume. Une fois que les plumes ont été totalement synthétisées, leurs connections vasculaires s'atrophient et elles deviennent métaboliquement inertes (Mizutani et al. 1990). Etant constituées quasi exclusivement de protéines pures (principalement sous forme de kératine), les plumes constituent un indicateur fiable de la composition isotopique des protéines alimentaires (Mizutani et al. 1992).

Les tissus métaboliquement actifs intègrent l'alimentation d'un individu sur une période temporelle variable selon le taux de renouvellement des protéines de ce tissu, plus le taux de renouvellement est rapide, plus la fenêtre temporelle d'enregistrement et d'intégration de l'alimentation sera faible (Tableau 1, Hobson & Clark 1992a, 1993). Le plasma intégrera, par exemple, la signature isotopique de l'alimentation d'un individu sur une période d'environ 7 jours alors que les cellules sanguines, dont le renouvellement des protéines est plus lent, sur une période d'environ deux mois (Hobson & Clark 1992a).

Les différentes fractions du sang et les plumes ont été largement utilisées pour décrire l'écologie alimentaire des oiseaux marins (Cherel et al. 2000a, Cherel et al. 2005b, Cherel et al. 2006, Cherel 2008, Philips et al. 2009). Elles sont, en effet, facilement échantillonnées sur le terrain avec un impact minimum sur les oiseaux (une quantité infime est nécessaire pour l'analyse isotopique) tout en décrivant l'alimentation des oiseaux sur des échelles temporelles variables. **Dans cette étude, les plumes ont largement été utilisées.** Reflétant l'alimentation de l'animal au moment de leur synthèse, elles sont particulièrement utiles pour étudier l'écologie alimentaire des grands procellariiformes pendant la période de repos sexuel puisque



c'est à ce moment qu'ils renouvellent leur plumage (articles 2, 3 et 4). Les plumes représentent également un bon moyen de remonter le temps, elles sont métaboliquement inertes après leur synthèse et se conservent donc longtemps après leur formation. De nombreux spécimens d'oiseaux étant conservés dans les musées, d'importantes séries temporelles de plumes sont disponibles pour étudier les variations à long terme de l'écologie alimentaire des oiseaux (article 5). Les différentes fractions du sang ont également été utilisées durant ce travail pour des raisons méthodologiques (article 1).

Tableau 1 Intégration temporelle des ratios isotopiques de l'alimentation par différents tissus d'un oiseau.

Intégration temporelle	
Tissus métaboliquement actifs	
plasma	1 semaine
sang total	2 à 4 semaines
cellules sanguines	2 mois
collagène des os	vie entière
Tissus métaboliquement inertes	
plumes / ongles	période de croissance

4. Dosage isotopique et notation

Le principe du dosage des isotopes repose sur leur différence de masse. Même infime ($1,67 \cdot 10^{-27}$ kg entre ^{13}C et ^{12}C), cette propriété va permettre grâce à un accéléromètre et un aimant de séparer les différents isotopes d'un élément, c'est la **spectrométrie de masse isotopique**. Tout au long de cette thèse, la spectrométrie de masse de rapports isotopiques à flux continu a été utilisée (IsoPrime, MicroMass, Angleterre et Delta V Advantage, Thermo Fischer Scientific, Allemagne).

4.1. La spectrométrie de masse

Avant toute analyse, les échantillons subissent une étape de préparation, variable selon le type de tissu. Il a été démontré que la quantité de lipides contenus dans un tissu pouvait influencer la valeur du ratio isotopique en carbone de ce tissu (DeNiro & Epstein 1977, Tieszen et al. 1983, Cherel et al. 2005a). Contrairement aux acides aminés qui proviennent en



majorité directement de la nourriture et ne subissent ainsi que peu de transformations métaboliques, les lipides ont de nombreuses voies de néosynthèse. Des fractionnements isotopiques difficilement quantifiables peuvent ainsi se produire lors de certaines étapes de synthèse *de novo* de ces lipides contribuant à les appauvrir en ^{13}C (DeNiro & Epstein 1977). Les mesures des ratios isotopiques des tissus se font donc sur les protéines et non sur le tissu entier dont les lipides diminueraient le ratio isotopique en carbone. Les plumes sont recouvertes d'une fine pellicule de cire, principalement constituée de lipides, dont les oiseaux s'enduisent pour leur imperméabilité et leur isolation. La quantité de lipides sanguins est non négligeable, elle influence les ratios isotopiques du plasma, mais pas du sang total (Cherel et al. 2005a). Pour les plumes et le plasma, une étape de délipidation est donc indispensable, alors qu'elle ne l'est pas pour le sang total. Les plumes sont ainsi lavées dans des bains de chloroforme et méthanol et les lipides plasmatiques sont extraits dans du cyclohexane (Thompson & Furness 1995). Une fois délipidés, les échantillons sont séchés à l'étuve puis le plasma est pilé et les plumes coupées en petits morceaux à l'aide de ciseaux (Jaeger et al. 2009). Les tissus réduits en poudre sont ensuite pesés (0.3 à 0.5 mg) grâce à une microbalance et conservés à l'abri de l'air dans une capsule d'étain ultrapropre. Cette étape de préparation finie, les capsules d'étain sont prêtes pour le spectromètre de masse isotopique.

Le principe de la spectrométrie de masse à flux continu se résume en 4 étapes qui sont la combustion, la réduction, la séparation et enfin l'analyse. Lors de l'étape de combustion, les capsules d'étain sont brûlées grâce à de l'oxygène gazeux et une température élevée (1800°C) pour libérer le carbone et l'azote de l'échantillon à analyser en gaz CO_2 et N_2 . La phase de réduction consiste à éliminer l'eau et l' O_2 du flux gazeux par le passage dans un tube de cuivre. La troisième étape a pour but de séparer le CO_2 du N_2 produits lors de la combustion par le principe de la chromatographie en phase gazeuse. Une fois séparés, l'azote et le carbone seront ionisés et passeront à travers un champ électrique qui va les accélérer. Les isotopes du carbone ou de l'azote seront ensuite différentiellement déviés par un champ magnétique en fonction de leur masse. Le champ magnétique et le champ électrique sont réglés de façon à ce que la trajectoire des différents isotopes rencontre des collecteurs qui reçoivent un signal électrique d'intensité proportionnelle à la quantité de molécules reçues. Ce signal est ensuite amplifié et traduit en tension électrique dans un amplificateur d'electrométrie, puis mesuré par un voltmètre qui retransmet l'information à un ordinateur. Ce dernier calcule à partir de la tension reçue au voltmètre, l'abondance des isotopes. **La précision des mesures est de l'ordre de 0.15% pour le carbone et 0.20% pour l'azote.** Le spectromètre de masse



isotopique est couplé à un analyseur élémentaire (EA 3024, EuroVector, Italie et Flash EA 1112, Thermo Fisher Scientific, Allemagne) qui permet de calculer les abondances en carbone et azote de l'échantillon. Le rapport C/N a été utilisé comme un indicateur de la qualité des délipidations effectuées et donc comme contrôle de la fiabilité de la mesure isotopique. Le ratio en C/N des lipides étant plus élevé que celui des protéines, plus ce rapport est faible moins l'échantillon analysé contient de lipides.

4.2. Expression des abondances isotopiques

Les abondances isotopiques peuvent être exprimées à partir de leurs rapports (R), par exemple, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, ou de leurs taux de fractionnement α entre 2 phases. Ces valeurs sont généralement proches de 1 avec de faibles variations. Pour faciliter les comparaisons entre différents échantillons, on préfère utiliser la notation δ qui exprime l'écart (en ‰) par rapport à un standard: $\delta X = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}})-1] \times 1000$. **Les composés enrichis en isotopes lourds auront un δX supérieur, inversement s'il y a déplétion le δX sera inférieur.** Les standards sont utilisés internationalement, normalisés par l'Agence Internationale de l'Energie Atomique et choisis dans le réservoir terrestre le plus abondant de l'élément mesuré. Pour le carbone, il s'agit du V-PDB (Vienna Pee-Dee Belemnite), rostre de bélémnite fossile (*Belemnita americana*). Les teneurs isotopiques en azote sont, quant à elles, exprimées par rapport à l'azote atmosphérique N₂. Les standards du carbone sont très enrichis en ^{13}C , les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ mesurées sont donc généralement négatives. A l'inverse, l'azote atmosphérique est appauvri en ^{15}N par rapport aux tissus d'animaux, leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont donc positives.

PARTIE METHODOLOGIQUE





A- Introduction

L'utilisation des analyses isotopiques du carbone et de l'azote des tissus d'animaux et de leurs proies pour étudier leur écologie alimentaire et les relations trophiques au sein des communautés offre de nombreux avantages par rapport aux approches conventionnelles (*cf.* Discussion générale, Peterson & Fry 1987, Fry 2006). Cependant, la fiabilité de l'approche isotopique dépend directement de notre compréhension des processus contribuant à l'abondance des isotopes stables dans les tissus des consommateurs (Hobson & Clark 1992b). La connaissance de l'ensemble des facteurs de fractionnement dans les systèmes biologiques complexes est difficile, les scientifiques utilisent donc généralement la méthode isotopique de manière empirique (Fry 2006).

L'ensemble des auteurs ayant étudié les différences en $\delta^{15}\text{N}$ entre les tissus d'animaux et leurs proies s'accordent sur un taux d'enrichissement en ^{15}N entre 3 à 5‰ (Minagawa & Wada 1984, Owens 1987, Mizutani et al. 1991, 1992, Cherel 2005a, b), les ratios isotopiques des tissus de prédateurs sont ainsi couramment utilisés pour étudier leur régime alimentaire (Kelly 2000). Par opposition, le taux d'enrichissement en ^{13}C est plus variable, de 0 à 4 ‰ (Tieszen et al. 1983, Mizutani et al. 1992, Hobson & Clark 1992b). Présentant des variations spatiales prévisibles à la base du réseau trophique, les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de prédateurs sont utilisées pour retracer l'origine géographique de leurs proies (Kelly 2000). Cependant, sans maîtrise de toutes les sources de variations affectant les ratios isotopiques en carbone des oiseaux marins depuis la base du réseau trophique, il est indispensable d'obtenir des valeurs de référence en $\delta^{13}\text{C}$ des différentes masses d'eau du système à étudier à partir des tissus de ces prédateurs et non de la base du réseau trophique. Dans l'océan Austral, la signature isotopique en carbone de la matière organique particulière présente des variations spatiales caractéristiques (Trull & Armand 2001), peu d'études ont toutefois tenté de caractériser ces variations à partir des tissus de prédateurs (Cherel & Hobson 2007, Phillips et al. 2009).

La première problématique d'ordre méthodologique qui s'est donc posée était d'obtenir des valeurs de référence en $\delta^{13}\text{C}$ (« isoscapes ») pour les différentes masses d'eau de l'océan Austral à partir des tissus d'oiseaux. Deux méthodes peuvent être utilisées pour décrire des isoscapes à partir des tissus d'oiseaux, une validation spatiale des valeurs isotopiques ou l'utilisation d'espèces dont la distribution est connue. La validation spatiale semble la plus correcte, la pose de balises satellitaires ou d'appareils enregistreurs



(« loggers ») sur les oiseaux permet d'obtenir leurs trajets alimentaires qui sont ensuite comparés aux signatures isotopiques de leurs tissus. Avant le début de ce doctorat, en 2003, une campagne de terrain à Crozet avait été organisée sur le grand albatros à cette fin. Malheureusement, tous les oiseaux équipés ($N=11$) s'étaient alimentés en zone subantarctique, ce qui n'a pas permis de caractériser les valeurs isotopiques des différentes masses d'eau de l'océan Austral. A défaut, la deuxième méthode de description d'isoscapes a été utilisée pour les premières études biologiques de cette thèse (article 3). Les ratios isotopiques d'oiseaux dont les aires d'alimentation étaient connues ont servi à définir les valeurs isotopiques de référence des différentes masses d'eau. En 2008, une deuxième campagne de terrain a été organisée à Crozet qui a permis de caractériser l'évolution spatiale des $\delta^{13}\text{C}$ de l'océan Austral à partir du suivi satellitaire d'un plus grand nombre de grands albatros ($N=45$). Les résultats de cette campagne sont présentés dans le premier article de cette partie méthodologique (article 1).

La seconde problématique consistait en la mise en place d'un protocole d'analyse pour le dosage isotopique des plumes d'oiseaux marins de l'océan Austral, l'essentiel de cette thèse reposant, en effet, sur le dosage isotopique de ce tissu (*cf.* section D.3. de l'Introduction générale). Dans la littérature, aucun protocole d'analyse fixe et fiable n'était disponible pour l'analyse isotopique des plumes d'oiseaux alors que le choix d'un type de protocole peut influencer les résultats des analyses isotopiques. Certains auteurs ont préféré l'utilisation de rémiges pour le dosage isotopique (Bearhop et al. 1999, Cherel et al. 2000a, Hedd & Monteverchi 2006, Cherel et al. 2008b), d'autres de plumes de couverture (Thompson & Furness 1995, Bearhop et al. 2000, Cherel et al. 2006, Phillips et al. 2009), sans savoir si le type de plumes a une influence sur les valeurs isotopiques calculées. Par exemple, la mue des plumes de couverture pourrait être décalée par rapport à celle de vol et les deux types de plumes présenter ainsi des signatures isotopiques distinctes si elles sont synthétisées dans des masses d'eau différentes. Peu d'informations étant disponibles sur la mue des plumes de couverture et sur la séquence de renouvellement des différents types de plumes, il était important de comparer les ratios isotopiques des primaires et des plumes de couverture. Une autre source de biais dans l'interprétation des résultats est qu'il est possible de doser le ratio isotopique d'une seule plume ou d'un lot homogénéisé de plumes (Phillips et al. 2009). La mue des plumes de procellariiformes étant séquentielle, ce choix influencera la fenêtre temporelle d'intégration de l'alimentation et donc la variance calculée. Une plume reflète, en effet, l'alimentation sur une période temporelle plus courte qu'un lot de plumes. Les ratios



isotopiques des plumes de couverture et des primaires du grand albatros ont ainsi été comparés et des simulations d'analyse avec une ou un lot de plumes ont été réalisées dans le deuxième article de cette partie afin de définir un protocole d'analyse (article 2).

Le grand albatros a été choisi comme modèle d'étude des deux articles méthodologiques car il parcourt de grandes distances en période d'incubation et de repos sexuel (Weimerskirch et al. 1993, Weimerskirch & Wilson 2000). Il couvre ainsi d'importants gradients isotopiques permettant potentiellement de définir les valeurs isotopiques de référence de toutes les masses d'eau de l'océan Austral (article 1), et de présenter de fortes variations intra-individuelles des ratios isotopiques de ses plumes nécessaires pour évaluer l'importance de ces variations sur le choix d'un protocole d'analyse (article 2).



B- Article 1 : $\delta^{13}\text{C}$ de référence des masses d'eau de l'océan Austral

Trois auteurs avaient précédemment essayé de décrire les valeurs isotopiques de référence en carbone des masses d'eau de l'océan Austral à partir des tissus d'oiseaux. Quillfeldt et al. (2005) n'ont malheureusement pas tenu compte de l'effet tissu ce qui biaise les valeurs obtenues, les ratios isotopiques en carbone d'un individu variant d'un tissu à l'autre. Cherel & Hobson (2007) ont utilisé des ratios isotopiques d'espèces inféodées à des masses d'eau données, mais sans connaître précisément leurs zones d'alimentation. Phillips et al. (2009) ont enfin comparé la distribution spatiale hivernale d'oiseaux aux ratios isotopiques de leurs plumes. La comparaison ne pouvait malheureusement être correctement validée car il est impossible de savoir à quel moment du trajet alimentaire la plume a été synthétisée.

Aucune étude à ce jour n'avait donc encore validé spatialement les isoscapes de l'océan Austral (et aucune jusqu'ici n'avait utilisé la méthode directe de suivi des déplacements des prédateurs pour valider leurs signatures isotopiques).

Dans cette étude, 45 grands albatros ont été suivis par satellite (balises Argos) en période d'incubation lors d'un voyage alimentaire. Au retour de ce trajet alimentaire, des prises de sang ont été réalisées sur ces mêmes albatros et le plasma a été récupéré. Le plasma a un temps d'intégration de 7 à 10 jours (Hilderbrand et al. 1996) qui correspond environ à la durée des voyages alimentaires des grands albatros en période d'incubation (Weimerskirch et al 1993). Une comparaison directe entre les trajets alimentaires fournis par les satellites et les zones d'alimentation fournis par la méthode isotopique a donc pu être réalisée. Cette comparaison nécessitait différentes étapes préalables de transformation des données satellites. Les ratios isotopiques décrivent les zones d'alimentation et non la distribution globale de l'individu, les données Argos ont donc été transformées en temps passé par secteur qui est un bon indice des zones d'intensification de recherche alimentaire (Figure 1.1). La longitude et la latitude du secteur où chaque individu avait passé le plus de temps ont été relevées et comparées à leur $\delta^{13}\text{C}$ plasmatique.

Les longitudes où les individus passent le plus de temps ne présentent aucune corrélation avec leur $\delta^{13}\text{C}$ alors que les latitudes y sont positivement corrélées. Néanmoins, les albatros se nourrissent tout au long de leur trajet alimentaire (Weimerskirch et al. 2005) et les ratios isotopiques en carbone reflètent toutes les proies ingérées lors de ce trajet. Une



deuxième analyse a donc été réalisée en calculant une latitude moyenne d'alimentation pour chaque albatros (*cf.* article 1) qui se trouve également corrélée avec les $\delta^{13}\text{C}$ plasmatiques (Figure 1.2). La précision de la méthode isotopique et les sources de variations possibles sont telles qu'il est préférable de décrire des masses d'eau d'alimentation plutôt que des latitudes bien définies. La droite de régression issue de cette corrélation a permis de calculer les $\delta^{13}\text{C}$ de référence des fronts polaire et subtropical qui délimitent les trois grandes masses d'eau de l'océan Austral dans le secteur Indien. Ces valeurs semblent cohérentes, une fois le fractionnement différentiel entre tissus corrigé, avec les précédentes isoscapes définies sur d'autres tissus et espèces de l'océan Austral, le sang total de manchots (Cherel & Hobson 2007) et les plumes de manchots et procellariiformes (article 3).

En conclusion, les ratios isotopiques en carbone des tissus d'oiseaux de l'océan Austral permettent de définir latitudinalement leurs masses d'eau d'alimentation, sans caractérisation longitudinale possible. Les protéines du sang, du plasma et des plumes ayant des taux de renouvellement différents (*cf.* section D.3. de l'Introduction générale), les isoscapes décrites à partir de ces différents tissus permettent l'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux de l'océan Austral **à différentes échelles temporelles et spatiales. Ces valeurs de référence semblent, enfin, applicables aux différentes espèces d'oiseaux de l'océan Austral.**



Biology Letters soumis

Satellite tracking validates the use of latitudinal carbon isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean

**Audrey Jaeger¹ • Vincent Lecomte¹ • Henri Weimerskirch¹ • Pierre
Richard² • Yves Cherel¹**

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

² Laboratoire Littoral, Environnement et Sociétés, UMR 6250 du CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France



1. Abstract

Stable isotopes are increasingly used to trace wildlife movements. A fundamental prerequisite of animal isotopic tracking is a good knowledge of spatial isotopic variations in the environment. No readily accessible reference maps of the isotopic landscape (“isoscapes”) are available for marine predators. Here, we validate for the first time an isotopic gradient for higher trophic levels by using a unique combination of a large number of satellite-tracks and subsequent blood isotopic signatures from a wide-ranging oceanic predator. Plasma $\delta^{13}\text{C}$ values of wandering albatrosses ($n=45$) were highly and positively correlated to the Southern Ocean latitudes at which satellite-tracked individuals foraged. The well-defined latitudinal baseline carbon isoscapes in the Southern Ocean is thus reflected in the tissue of consumers, but with a positive shift due to the cumulative effect of a slight ^{13}C -enrichment at each trophic level. The data allowed us to estimate the isotopic position of the main oceanic fronts in the area, and thus to delineate robust isoscapes of the main foraging zones for top predators. The combination of device deployments with sampling of relevant tissues for isotopic analysis appears a powerful tool to investigate consumers’ isoscapes at various spatio-temporal scales.

Key words: Antarctica, latitude, plasma, stable isotope, wandering albatross



2. Introduction

Stable isotopes are increasingly used to determine the habitat, feeding zones and migratory connectivity of animals. Isotopic tracking of consumers relies on the assimilation and fixation of intrinsic isotopic markers from their food into their tissues. The power of isotopes as markers of animal feeding habitats relates to the extent and pattern of their spatial variations in the environment. A fundamental prerequisite of animal isotopic tracking is a good knowledge of landscape spatial isotopic variations (hereafter “isoscapes”). In terrestrial systems, the geographical origins and migratory patterns of animals can be inferred from reference isoscape continental maps depicting the geospatial distribution of the underlying environmental isotopes (Bowen et al. 2005). In marine systems, baseline gradients in stable carbon isotopes occur at very large spatial scales (Rau et al. 1982), but no detailed maps of isoscapes are available, being thus a main limitation of the isotopic method (Cherel et al. 2008b). Hence, a call was recently made for developing approaches that combine the tracking of marine consumers using electronic devices with isotopic analysis of relevant tissues (Phillips et al. 2009).

Here we report the isotopic carbon signature of top predators that were simultaneously satellite-tracked, our main goal being to validate and quantify the relationship between predator $\delta^{13}\text{C}$ values and latitudes in the Southern Ocean (Cherel & Hobson 2007). We chose a large seabird, the wandering albatross *Diomedea exulans*, as a predator model, because the species forages widely from Antarctic to subtropical waters during the incubation period (Weimerskirch et al. 1993). The geographical range of wandering albatrosses therefore spans baseline gradients in carbon isotopic composition of oceanic waters (Trull & Armand 2001), thus potentially inducing large inter-individual variations in bird $\delta^{13}\text{C}$ values. We used plasma collected at the end of the trips as a relevant tissue to investigate the albatross foraging habitat, because the turnover of carbon in plasma is high with half-lives of about 4 days (Hilderbrand et al. 1996), a shorter period than the duration of incubating trips that average 10-14 days (Weimerskirch et al. 1993).



3. Materials and Methods

Field study was carried out on Possession Island ($46^{\circ}30'S$, $51^{\circ}45'E$), Crozet Archipelago, during the incubation period from 15 January to 13 March 2008. Using the Argos system, 45 wandering albatrosses were satellite-tracked for a single foraging trip. Birds were fitted with solar panel-powered satellite transmitters (PTTs-100, Microwave Telemetry Inc. Columbia, USA). From satellite locations, the times spent by sector (resolution: 1° square) (see Figure 1.1 for three representative tracks) were estimated for each individual albatross and used as a proxy of its main foraging areas (Bost et al. 1997). The latitude and longitude of the 1° square where the bird spent the longest period of time were noted for each trip. Since no significant correlation was found between longitude and plasma isotopic signature (see results), mean foraging latitude for each bird was also calculated by multiplying each 1° latitude band by the proportion of time spent at this latitude (longitude integrated), and the ratios were then summed. As the western Indian Ocean is marked by the strong confluence of the Subantarctic and Subtropical Fronts (STF) (Park & Gambéroni 1997), the Subantarctic Zone (SAZ, where Crozet Islands are located) is defined as the area between the STF and the Polar Front (PF). The Subtropical Zone (STZ) is the area north of STF and the Antarctic Zone (AZ) as the area south of PF (Figure 1.1).

Blood was collected from the 45 tracked birds at their return to the colony. Whole blood was centrifuged and plasma samples were subsequently kept at -20°C until isotopic analysis. Since lipids can affect plasma $\delta^{13}\text{C}$ values (Cherel et al. 2005a), they were removed from plasma using cyclohexane. Samples were then air dried, powdered, weighed with a microbalance, and packed in tin containers. Carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$) were determined by a continuous flow mass spectrometer (Thermo Fisher, Delta V Advantage) coupled to an elemental analyser (Thermo Fisher, Flash EA 1112). Results are presented in the conventional δ notation relative to PeeDee belemnite marine fossil limestone. Data were analyzed using Matlab (7.0). Values are mean \pm SD.



4. Results

The duration of foraging trips of incubating wandering albatrosses averaged 10.8 ± 6.0 days. As expected, their satellite tracks encompassed a large latitudinal area, from Antarctic to subtropical waters (Figure 1.1), and their corresponding plasma $\delta^{13}\text{C}$ values ranged widely, from -25.0 to $-19.1\text{\textperthousand}$ (average: $-21.2 \pm 1.3\text{\textperthousand}$).

In a first analysis, the latitude and longitude of the sector where each albatross spent the longest period of time during its single trip were compared to its plasma $\delta^{13}\text{C}$ value. Plasma carbon signature was positively correlated to latitude (Spearman's correlation, $R=0.60$, $p<0.0001$), but not to longitude ($R=0.02$, $p=0.878$) of that sector. In a second analysis, mean feeding latitudes of the 45 albatrosses were compared to their plasma $\delta^{13}\text{C}$ values (Figure 1.2). Plasma carbon signature was again highly and positively correlated to latitude (Spearman's correlation, $R=0.67$, $p<0.0001$). The corresponding calculated regression ($y = 0.28x - 8.36$) allowed estimating the isotopic position of the main fronts for plasma, i.e. $\sim -22.7\text{\textperthousand}$ for PF at $\sim 51^\circ\text{S}$, and $\sim -20.2\text{\textperthousand}$ for STF at $\sim 42^\circ\text{S}$.

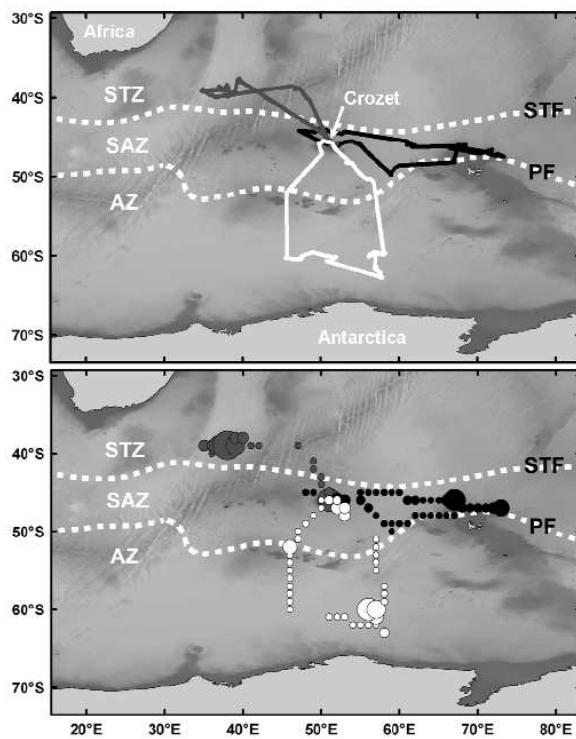
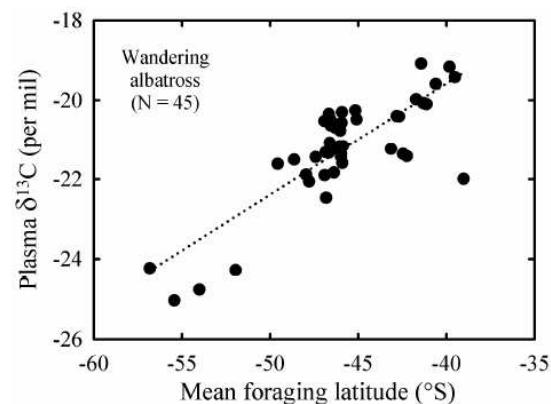


Figure 1.1 Representative satellite tracks of 3 wandering albatross trips during incubation that illustrate foraging in the Subtropical (STZ), Subantarctic (SAZ) and Antarctic (AZ) zones. Upper panel showed the rough tracks and lower panel the amount of time spent by albatrosses in a $1^\circ \times 1^\circ$ grid all along their trips (dot sizes are proportional to the time spent by sector relative to the whole trip). Abbreviations, PF: Polar Front; STF, Subtropical Front.

Figure 1.2 Plasma $\delta^{13}\text{C}$ values of wandering albatrosses versus their mean foraging latitudes calculated from their satellite tracking.





5. Discussion

Here we validate for the first time an isotopic gradient on top consumers by using a unique combination of satellite-tracks and isotopic signatures from a wide-ranging oceanic predator. The assumption that gradient in marine $\delta^{13}\text{C}$ values at the base of the food web should also be reflected in organisms at higher trophic levels was previously investigated, but either there was no control for organisms and tissue types (Quillfeldt et al. 2005), animals were not tracked (Cherel & Hobson 2007), or sampling was made on feathers (Phillips et al. 2009). Feathers did not allow an accurate comparison of device and isotopic tracking, because the precise timing of their synthesis during the extended seabird moulting period is not known. As expected, the well-defined latitudinal, but not longitudinal (Cherel & Hobson 2007), baseline carbon isoscapes in the Southern Ocean allows estimating the latitudes at which consumers forage. However, the overall latitudinal $\delta^{13}\text{C}$ decrease between subtropical and Antarctic waters is lower in predators than at the base of the food web (~5-6 versus ~8‰) and, at a given latitude, predators are ^{13}C -enriched over baseline levels (Trull & Armand 2001; Cherel & Hobson 2007; this study). These differences reflect the cumulative effect of a slight ^{13}C -enrichment at each trophic level (McCutchan et al. 2003), together with different life history traits between short-lived phytoplankton and long-lived predators that integrate and buffer all along the food web short-term variations in baseline isotopic levels.

Relationship between foraging latitude and isotopic signature can be partially hindered by at least one intrinsic methodological limitation: wandering albatrosses are known to feed all along their foraging trips on both prey patches and isolated prey (Weimerskirch et al. 2005). Hence, the single plasma signature per trip integrated not only prey taken at the “mean foraging latitude” but also elsewhere during the trip. For example, $\delta^{13}\text{C}$ values of prey caught in subantarctic waters near the colony lowered (increased) the carbon signature of albatrosses that also fed in subtropical (Antarctic) waters. Within that context, the highly positive correlation between the “diluted” plasma $\delta^{13}\text{C}$ values and mean foraging latitudes (Figure 1.2) is particularly relevant, underlining the strength of the latitudinal isoscapes within the Southern Ocean.

The spatial accuracy of the determination of consumers’ foraging areas using their $\delta^{13}\text{C}$ values operates more at a large geographical scale, that of water masses and fronts, than latitudes *per se* (Cherel & Hobson 2007; Phillips et al. 2009). The isotopic positions of PF and STF were estimated at -22.7 and -22.5‰ and -20.2 and -19.7‰, using albatross plasma and



penguin blood, respectively (Cherel & Hobson 2007, this study). The 0.2-0.5‰ more positive values for whole blood than plasma is probably related to tissue-specific characteristics (e.g. metabolic routing, turn-over rates and discrimination factors). In the same way, feathers are consistently ~1.2‰ ^{13}C -enriched over blood components (Quillfeldt et al. 2008a), and, accordingly, the feather isotopic positions of the PF and STF was estimated at -21.2‰ and -18.3‰, respectively (authors' unpublished data). These isotopic locations of fronts can be used as reference isoscape values to estimate the foraging zones of Southern Ocean consumers using blood and keratin-based tissues that are commonly and non-destructively sampled in the field. Whole blood and feathers are metabolically active and inert tissues, respectively, enabling investigating different time periods corresponding to the seabird breeding and poorly known inter-nesting period, respectively (Cherel et al. 2008b).

In summary, tracking animals offer us an excellent opportunity to describe marine isoscapes within their foraging areas. We concur with Phillips et al. (2009) to recommend this approach by combining on the same individuals and at the same time device deployments with sampling of relevant tissues to increase our knowledge of the marine environment at various spatio-temporal scales. The primary advantage of the stable isotope method is that initial marking of individuals is not necessary and that every capture provides information on origin. In this sense, every capture becomes a recapture (Hobson 2008), and the method also reduces both animal stress and field work. Once validated with tracking investigations, the isotopic method can be successfully applied at low costs on a large number of individuals and species, thus complementing the use of more expensive electronic devices at the population and community levels, respectively.

6. Acknowledgments

The authors thank M. Berlincourt and H. Mahéo for their help in the field, G. Guillou for stable isotope analysis, and D. Besson, K. Delord, K. Heerah and M. Louzao for processing data. The present work was supported financially and logistically by the programme REMIGE - ANR Biodiversité 2005-011, the Fondation Prince Albert 2 de Monaco, and the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV Programme N° 109).



C- Article 2 : Protocole pour les analyses isotopiques des plumes de procellariiformes

Le dosage des ratios isotopiques de plumes d'oiseaux s'est révélé une méthode particulièrement efficace pour décrire l'écologie alimentaire des oiseaux marins durant la période peu connue et pourtant cruciale de repos sexuel (Cherel et al. 2000a, 2006, Quillfeldt et al. 2005, Phillips et al. 2009). Malgré cet intérêt croissant, peu d'études ont évalué l'importance des variations intra-individuelles des ratios isotopiques des différents types de plumes ou au sein des plumes d'un même type (Thompson & Furness 1995, Becker et al. 2007) et aucune étude, à notre connaissance, ne s'est intéressée à l'impact de ces variations sur l'interprétation des résultats. Le but de cet article était donc d'évaluer ces variations intra-individuelles et de proposer un protocole pour les analyses isotopiques des plumes de procellariiformes.

Les ratios isotopiques de quatre plumes de couverture, d'une nouvelle et d'une ancienne primaires de 23 grands albatros de Crozet ont été déterminés et comparés. Les trois types de plumes présentent des signatures isotopiques similaires, ce qui signifie, que les grands albatros présentent d'une année sur l'autre la même niche isotopique en période de repos et que le type de plumes a peu d'influence sur les ratios isotopiques en carbone et en azote. Les primaires étant essentielles pour le vol de ces oiseaux (Weimerskirch et al. 1995), il serait préférable de généraliser l'utilisation des plumes de couverture, non impliquées dans le vol, pour les oiseaux présentant un même type de mue que le grand albatros.

Deux types de protocoles précédemment utilisés ont ensuite été simulés afin d'évaluer l'impact du choix de protocoles sur le résultat des analyses isotopiques. Dans un premier temps, la moyenne des ratios isotopiques des quatre plumes de couverture dosées pour chaque individu a été considérée, simulant ainsi le protocole le plus couramment utilisé, à savoir une analyse isotopique réalisée sur un lot de plumes homogénéisées (Bearhop et al. 1999, Cherel et al. 2000a, Hedd & Montevecchi 2006, Cherel et al. 2008b). Dans un second temps, les ratios isotopiques d'une seule plume par individu ont été conservés simulant un protocole d'analyse où une seule plume par individu est dosée. La variance observée entre échantillons (individus) est beaucoup plus faible avec le premier protocole (Figure 2.1). En effet, les plumes étant synthétisées de manière successive lors de la période de repos sexuel, un lot de plumes intégrera l'alimentation sur une période de temps beaucoup plus importante qu'avec



une seule plume, ce premier protocole gomme donc d'éventuelles variations intra-individuelles (WIC). Lors du calcul de la variance des différentes populations, seule la composante inter-individuelle (BIC) de la niche trophique (TNW) pourra alors être évaluée. Un biais potentiel peut apparaître avec ce protocole : en intégrant une plus grande période temporelle, les ratios isotopiques d'un lot de plumes peuvent décrire une moyenne de plusieurs zones d'alimentation et ne pas correspondre à une réalité (*cf.* article 3). Par opposition, le dosage d'une seule plume par individu permet d'évaluer la TNW sans distinction possible entre la BIC et la WIC. L'évaluation des variations intra-individuelles dans l'utilisation des ressources étant primordiale en biologie évolutive et de la conservation (Bolnick et al. 2003), l'idéal serait de doser séparément plusieurs plumes pour un même individu ce qui permettrait d'évaluer et de distinguer les BIC et WIC. Cependant, ce genre de protocole accroît considérablement le nombre d'échantillons à préparer et à doser, ainsi que le coût total de l'étude. **Nous avons donc proposé un protocole en deux étapes permettant de minimiser le coût d'une étude tout en maximisant les informations récoltées** (Figure 2.2). La première étape consiste à doser une seule plume par individu. Si la variance entre échantillons (TNW) est faible, la WIC est minime et le processus peut s'arrêter, la population et les individus étant isotopiquement spécialistes. En revanche, si la variance observée est importante (la population est isotopiquement généraliste), il est nécessaire de doser plusieurs plumes par individu pour calculer la WIC et déterminer si cette variance est liée à des différences inter-individuelles (individus isotopiquement spécialistes) ou intra-individuelles (individus isotopiquement généralistes) de comportement alimentaire.

Enfin, cette étude, bien que méthodologique, a permis d'apporter des informations biologiques sur l'écologie alimentaire des grands albatros en période de repos sexuel. Premièrement, pendant la mue, les albatros se nourrissent majoritairement dans les eaux subtropicales à un haut niveau trophique, probablement aux dépens de céphalopodes, comme en période de reproduction (Ridoux 1994). Deuxièmement, il apparaît des différences sexuelles dans le comportement alimentaire en période de repos sexuel. Comme en période de reproduction (Weimerskirch et al. 1993), les mâles se nourrissent à des latitudes plus australes que les femelles. Troisièmement des différences alimentaires apparaissent au sein des femelles (Figure 2.1) ; il apparaît deux groupes, les premières se nourrissent au peu plus au nord mais dans la même masse d'eau que les mâles alors que les secondes se nourrissent dans un secteur aux ratios isotopiques en carbone et en azote plus élevés correspondant probablement à une zone néritique productive (qui reste à déterminer).



Marine Biology (2009) **156**: 1233-1240

Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult

Audrey Jaeger¹ • Pierrick Blanchard² • Pierre Richard³ • Yves Cherel¹

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

² Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174 du CNRS-Université Paul Sabatier Toulouse III, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

³ Laboratoire Littoral, Environnement et Sociétés, UMR 6250 du CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France



1. Abstract

To determine whether stable isotope measurements of body feathers can be used to investigate the isotopic niche of moulting (inter-nesting) adult seabirds, we examined the stable-carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopic composition of body feathers of breeding wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) from Crozet Islands, southern Indian Ocean. We first showed that the isotopic composition of body feathers was not significantly different from that of wing feathers, being thus a safe alternative to flight feathers whose collection impairs the birds' flying ability. Second, we looked at the variances in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values resulting from the isotopic measurement of a single feather, four different feathers, and a pool of four feathers per bird, to delineate the best isotopic analytical procedure. A two-step protocol is proposed that allows investigating both the intra- and inter-individual components of the niche width of the species. In a first step, isotopic measurements on a single feather per bird are used to define isotopic specialist from isotopic generalist populations. In a second step and for generalist populations only, measurements on additional (three) feathers per bird are used to delineate type A from type B isotopic generalists (Bearhop et al. 2004). Third, from a biological point of view, our data showed different moulting isotopic niches for adult males and females, and also within female wandering albatrosses. Since the isotopic composition of body feathers in this species reflects that of wing feathers, our results suggest that, after validation, body feathers have the potential for investigating the foraging ecology of other Procellariiforms and seabirds during the poorly known inter-nesting period.



2. Introduction

There is increasing evidence that both environmental variability and human factors during the inter-nesting period shape population dynamics of seabirds (Barbraud and Weimerskirch 2003; Grosbois and Thompson 2005; Rolland et al. 2008). A major obstacle in identifying the underlying biological mechanisms is the lack of information on seabird distribution and ecology during the non-breeding season, when individuals migrate far from their breeding grounds. This is particularly relevant for the conservation of highly pelagic Procellariiforms (albatrosses and petrels), which are among the most threatened taxa of birds (BirdLife International 2008). The stable isotopic analysis of their feathers has become a powerful method to investigate the inter-nesting foraging ecology of adult seabirds (Cherel et al. 2000a, 2006; Quillfeldt et al. 2005). Since feather keratin is metabolically inert after synthesis, the isotopic composition of feathers reflects diet during moult (Hobson and Clark 1992a; Bearhop et al. 2002), which occurs primarily during the non-breeding period (Warham 1990, 1996; Bridge 2006). Stable carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $\delta^{15}\text{N}$) isotope ratios of consumers define their isotopic niche along two dimensions, with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values reflecting the consumers' foraging habitat and trophic position, respectively (Newsome et al. 2007). Despite the increasing use of the stable isotope method on seabird feathers over recent years, only a few studies investigated the extent to which isotopic signatures vary among and within feather types and no work looked at their consequences on isotopic interpretations.

Most isotopic studies on seabird feathers focused on wing (i.e. primaries and secondaries) and body feathers (Thompson and Furness 1995; Bearhop et al. 2000, Cherel et al. 2006). Wing feathers are sampled either on killed birds (Hebert et al. 2008), on opportunistically-collected dead birds (Bearhop et al. 1999; Cherel et al. 2002b; Davoren et al. 2002), or, more commonly, on live birds (Cherel et al. 2000a, 2008; Hedd and Monteverchi 2006). In many cases, the killing of wild birds cannot be morally defensible, and sampling of wing feathers on live birds is questionable from an ethical point of view because of the resulting impairment of flying ability (Weimerskirch et al. 1995). Also, wing feathers from museum specimens are difficult to procure, while body feathers are generally more readily obtained (Thompson et al. 1995; Norris et al. 2007). Within this context, body feathers offer an alternative to the use of wing feathers. The chronology of body feather moult is often poorly understood however and few studies tested the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of both body and



wing feathers from the same individual seabirds to validate their use (Thompson and Furness 1995; Becker et al. 2007).

Stable isotopes are also well suited to investigate the intra- and inter-individual components of niche width, with variance in δ -space among individuals being a useful proxy for niche width (Bearhop et al. 2004; Newsome et al. 2007). The total niche width (TNW) of a population can be partitioned into two components: the within (intra)-individual component (WIC) and the between (inter)-individual component (BIC), such that $TNW = WIC + BIC$ (Bolnick et al. 2003). In most studies using body feathers (Thompson et al. 1995; Bearhop et al. 2000; Cherel et al. 2006), stable isotope measurements were performed on a homogenised pool of several feathers, thus integrating the individuals' feeding ecology across the entire moult cycle and blurring its spatio-temporal variations. This procedure focuses on the BIC, but not on the WIC component of TNW, while WIC has also important ecological, evolutionary and conservation implications (Bolnick et al. 2003).

The main goal of the present study was to test the use of body feathers of adult seabirds for investigating their foraging ecology during moult. We focused on two methodological considerations to recommend best practices, namely: 1) are the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of body feathers identical to those of wing feathers? 2) what is the appropriate feather sampling and analytical protocol to investigate inter- and intra- individual variations of the isotopic niche? We chose the wandering albatross *Diomedea exulans* as a seabird model because the species disperses widely during the non-breeding period, from tropical to Antarctic waters (Weimerskirch and Wilson 2000). The geographical range of moulting albatrosses therefore spans natural gradients and discontinuities in carbon isotopic composition of oceanic waters that are reflected in the isotopic signatures of seabird tissues (Quillfeldt et al. 2005, Cherel and Hobson 2007), thus potentially inducing large intra- and inter-individual variations in the feather $\delta^{13}\text{C}$ values of wandering albatrosses. We also looked at the isotopic niches of female and male wandering albatrosses, because they are known to differ in their feeding ecology, with females favouring foraging in warmer (northern) waters and males in colder (southern) waters (Weimerskirch et al. 1993, 1997; Weimerskirch and Wilson 2000). Since lower-plankton food bases tend to be enriched in ^{13}C relative to higher-latitude waters (François et al. 1993; Trull and Armand 2001), we expected higher feather $\delta^{13}\text{C}$ values in females than in males of wandering albatrosses.



3. Materials and methods

Field study was carried out during the wandering albatross 2003 incubation period (January-March) on Possession Island ($46^{\circ}30'S$, $51^{\circ}45'E$), which is located in the south-western Indian Ocean. According to physical oceanography, the archipelago lies in the middle of the Polar Frontal Zone, between the Subantarctic Front in the north and the Polar Front in the south. The western Indian Ocean is marked by the strong confluence of the Subantarctic and Subtropical Fronts in the north of the archipelago, with subtropical waters being located north of this broad frontal structure (Park and Gambéroni 1997).

Wandering albatrosses are biennal breeders, with parents successful in rearing their single chick breeding in alternate years, while those failing during incubation or during the early stages of the chick-rearing period breeding again the next year (Tickell 1968). In albatrosses, including the wandering albatross (Weimerskirch 1991), all wing, body and tail moult has been at sea between nesting episodes (Warham 1990, 1996). Moult of wing feathers is a long-term process with up to three generations of feathers being present among the primaries (Warham 1990; Weimerskirch 1991). Data on moult of body feathers of Procellariiform seabirds are few, but contour feathers are replaced gradually over several months, and not all necessarily changed each year (Warham 1996).

Feathers were sampled from 23 breeding wandering albatrosses (11 females and 12 males). The tip of two primaries from two generations (one brown old feather and one black newly-moulted feather) and four whole body feathers (randomly sampled on the birds' back) were collected from each individual albatross. Prior to isotopic analysis, feathers were cleaned of surface lipids and contaminants using a 2:1 chloroform:methanol solution following by two successive methanol rinses. Tips of primaries and whole body feathers were then air dried and cut into small fragments. Sub-samples were then weighed (from 0.3 to 0.4 mg) with a microbalance, packed in tin containers, and nitrogen and carbon isotope ratios were subsequently determined by a continuous flow mass spectrometer (Micromass Isoprime) coupled to an elemental analyser (Euro Vector EA 3024). Results are presented in the usual δ notation relative to PeeDee Belemnite and atmospheric N₂ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicate measurement errors < 0.15‰ and < 0.20‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

Data were analyzed using Matlab (7.0), except generalized linear models (GLM) that were performed using Statistica (7.0). Values are mean \pm SD.



4. Results

The isotopic signatures of body feathers and of old and new primaries are showed in Table 2.1. A generalized linear model with three types of feathers as explanatory variables and individuals as random variables indicated that there was no effect of feather types on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ distributions ($P = 0.452$ and 0.216 , respectively).

The isotopic composition of one body feather and of four (pooled or not) body feathers for each individual bird was measured to assess the wandering albatross niche width and its intra- and inter-individual components (following Bolnick et al. 2003), and to compare different analytical protocols (Table 2.1 and Figure 2.1). Using one body feather per bird, isotopic variances allowed calculating TNW that amounted to 0.8 and 0.7\% for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively. Using a pool of four body feathers per bird, isotopic variances allowed calculating BIC that amounted to 0.4 and 0.3\% for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Accordingly, repeatability (a measure describing the proportion of variance in a character that occurs among rather than within individuals; Lessells and Boag 1987) between four body feathers of each individual was low (0.4 and 0.3\% for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively). Finally, the use of four (not pooled) body feathers per bird indicated that WIC amounted to 0.4\% for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values.

Using one randomly selected body feather per bird, females ($n = 11$) and males ($n = 12$) had significantly different $\delta^{13}\text{C}$ but not $\delta^{15}\text{N}$ values (two-sample t tests, $t = 3.60$ and 1.84 , $P = 0.017$ and 0.080 , respectively). Pooling the data from the four feathers for each bird and using the resulting average value per bird decreased variances (Table 2.1 and Figure 2.1), thus leading again to statistically significant sexual differences in $\delta^{13}\text{C}$ but not in $\delta^{15}\text{N}$ values ($t = 6.61$ and 1.72 , $P < 0.0001$ and $= 0.103$). Further analysis showed that female birds can be split into two distinct groups according to the isotopic signatures of their feathers (Table 2.1, Figure 2.1). Indeed, three groups of birds were identified by a hierarchical clustering analysis (simple linkage method) using three variables (sexes, and the average $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of four feathers per bird): females (groups 1 and 2), and males (group 3). The three groups segregated by both their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (ANOVA, $F_{2,20} = 59.93$ and 19.47 , both $P < 0.0001$) (Figure 2.1, lower panel). Post hoc Tukey HSD multiple comparison tests indicated that the three groups had statistically different $\delta^{13}\text{C}$ values, and that $\delta^{15}\text{N}$ values differed between group 1 females and the two other groups. On the other hand, $\delta^{15}\text{N}$ values were not significantly different between group 2 females and group 3 males (statistics not shown).



Since variances in isotopic values were higher when using one body feather per individual than with a pool of body feathers (see above), we modelled the minimum number of birds that must be sampled in the field to reach statistical significance ($P < 0.05$; two-sample t tests) between sexes. Males and females showed a carbon isotopic difference amounting to 1.1‰. Such a moderate value is higher than analytical errors (Jardine and Cunjak 2005; Mill et al. 2008) and within the range of enrichment factors in $\delta^{13}\text{C}$ between consumers and their diet (McCutchan et al. 2003), being thus about the minimal difference that can be confidently interpreted in terms of biological variations among groups. We considered two different sampling and analytical schedules: firstly the isotopic value of one randomly selected body feather (amongst the four feathers available per bird), and secondly the average $\delta^{13}\text{C}$ value of the four body feathers of each bird (corresponding to the sampling of several body feathers in the field that were subsequently pooled before isotopic measurements). Repetitive t tests showed that the minimal sample sizes to significantly differentiate females from males were eight and four birds in each group when using the $\delta^{13}\text{C}$ values of one body feather and four pooled body feathers, respectively (Figure 2.2).

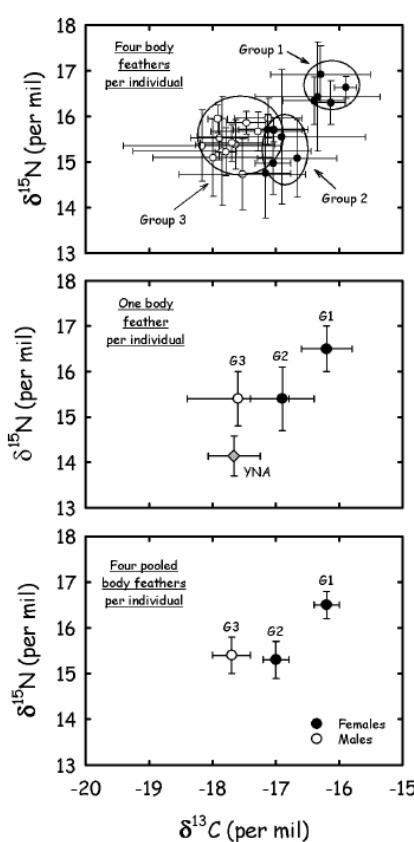


Figure 2.1 Body feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of wandering albatross females and males from Crozet Islands. Upper panel: mean values of 23 individuals with four body feathers per bird (for groups 1-3, see text); medium panel: mean values of groups 1-3, with one randomly selected body feather per bird; lower panel: mean values of groups 1-3, with 4 pooled body feathers per bird. The signature of chicks of yellow-nosed albatross (YNA) breeding at Amsterdam Island illustrates the $\delta^{13}\text{C}$ values of a species known to forage in subtropical waters (Pinaud et al. 2005). Abbreviations: G1, Group 1; G2, Group 2; G3, Group 3. Values are mean \pm SD

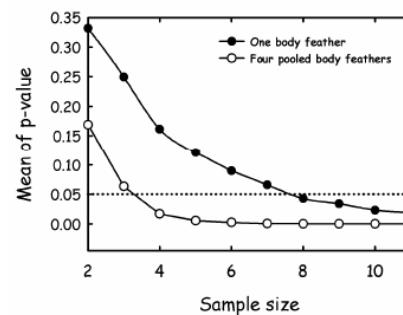


Figure 2.2 Mean of p-value of repetitive t-tests versus sample size (number of individuals of wandering albatrosses taken randomly). Repetitive t-tests for different sample sizes were performed on female and male $\delta^{13}\text{C}$ values of body feathers ($\delta^{13}\text{C}$ females - $\delta^{13}\text{C}$ males = 1.1‰), with either one body feather randomly selected per bird (filled symbols) or four pooled body feathers per bird (open symbols)



Table 2.1 Feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of wandering albatross females and males from Crozet Islands. Values are mean \pm SD

Feather type	Females			Males	Females and males
	Group 1 (n = 5)	Group 2 (n = 6)	All females (n = 11)	Group 3 (n = 12)	All birds (n = 23)
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)					
Body feathers (n = 4 pooled feathers per bird)	-16.2 \pm 0.2	-17.0 \pm 0.2	-16.6 \pm 0.4	-17.7 \pm 0.3	-17.2 \pm 0.7
Body feathers (n = 1 per bird)	-16.2 \pm 0.4	-16.9 \pm 0.5	-16.6 \pm 0.6	-17.6 \pm 0.8	-17.1 \pm 0.9
New primaries (n = 1 per bird)	-16.7 \pm 0.4	-16.9 \pm 0.5	-16.9 \pm 0.4	-17.4 \pm 1.3	-17.2 \pm 1.0
Old primaries (n = 1 per bird)	-16.9 \pm 0.6	-17.6 \pm 0.8	-17.2 \pm 0.8	-17.9 \pm 0.9	-17.6 \pm 0.9
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)					
Body feathers (n = 4 pooled feathers per bird)	16.5 \pm 0.3	15.3 \pm 0.4	15.9 \pm 0.7	15.5 \pm 0.4	15.6 \pm 0.6
Body feathers (n = 1 per bird)	16.5 \pm 0.5	15.4 \pm 0.7	15.9 \pm 0.8	15.4 \pm 0.6	15.7 \pm 0.8
New primaries (n = 1 per bird)	15.8 \pm 0.9	14.9 \pm 1.2	15.3 \pm 1.1	15.9 \pm 0.9	15.6 \pm 1.1
Old primaries (n = 1 per bird)	16.1 \pm 1.0	15.6 \pm 0.9	15.8 \pm 0.9	15.5 \pm 0.6	15.7 \pm 0.8

5. Discussion

5.1. Body feathers, wing feathers and the non-breeding isotopic niche of albatrosses

The extent to which isotopic signatures vary among the feathers of an individual has clear implications for the use of feathers for isotope measurements. Feathers synthesized at different times of the moult cycle have been used to depict temporal changes in the isotopic niche of adult seabirds during the inter-nesting period and, in rare cases, between the non-breeding and breeding periods (Bearhop et al. 2000; Quillfeldt et al. 2005; Hedd and Monteverchi 2006). Few methodological studies compared the isotopic composition of different feather types from the same individuals (Thompson and Furness 1995; Becker et al. 2007). In a single experimental investigation on captive seabirds kept on a constant diet, no significant variation occurred in the $\delta^{15}\text{N}$ values of wing and body feathers, but, for an unclear reason, slightly lower $\delta^{13}\text{C}$ values were found in wing than in body feathers (Becker et al. 2007). As expected in wandering albatrosses, the isotopic composition of wing (both old and new feathers) and body feathers were not statistically different, which is in agreement with all wing, body and tail moult occurring at sea between nesting episodes in albatrosses (Warham 1990, 1996). Hence, body feathers provide a promising alternative to wing feathers to investigate the isotopic niche of moulting albatrosses.

A general prerequisite of the use of body feathers in seabirds is that the overall timings of body and wing feather replacements overlap. At large time scales, seabirds have a range of



moulting patterns with wing and body feather generally occurring during the inter-nesting period, but some species also moult during the breeding season (Warham 1996; Bridge 2006). Consequently, the use of body feathers should be validated for each particular species / group of species. At small time scales, it is likely that different feathers integrate the birds' feeding ecology during different time periods because most body feathers do not grow in synchrony and feather types differ greatly in size (e.g. wing versus body feathers). Within this context, the collection of several body feathers is probably the best non-destructive way to gain isotopic information on the plumage of live birds as a whole (Thompson and Furness 1995, present study). However, moult of body feather is poorly understood relative to moult of wing feathers (e.g. primaries), thus underlining the need of additional work on the chronology of body feather replacement in seabirds, including Procellariiforms.

5.2. Body feathers and inter- and intra-individual niche variations

In seabirds, the usual procedure is to analyse a homogenized sample from several pooled body feathers for each individual (Thompson et al. 1995; Bearhop et al. 2000; Cherel et al. 2006). Indeed, it can be advantageous to analyse a single sample from feathers that is indicative of the isotopic signature of the plumage as a whole for a given individual (Thompson and Furness 1995). From a procedural perspective, this reduces both the time and cost of preparing and analysing samples. From a scientific perspective, the isotopic information of each individual is effectively integrated over the long term. The negative aspects of pooling feathers are however twofold. Firstly, a single average isotopic signature for the whole plumage cannot indicate possible distinct isotopic foraging areas during moult. In the extreme, an average isotopic signature can be useless, with no birds moulting in the corresponding isotopic area. Secondly, the within (intra)-individual component (WIC) of the total niche width (TNW) cannot be investigated by using a single average value for the whole plumage. Alternatively, as showed in the present study, measuring the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of several body feathers for each individual allowed determining both WIC and the between (BIC) individual components of TNW for a given population (Bearhop et al. 2004). The procedure, however, increases the number of samples thus consuming both more time and money. A third possibility in analysing feathers is to use the isotopic composition of one body feather per bird only, thus decreasing the sample number. The procedure allows estimating TNW, but with no discrimination between the pooled BIC and WIC. Another disadvantage of



analysing a single feather per individual is that variances in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values are higher than when working on a sample of pooled feathers per individual, thus partially blurring isotopic segregation between groups (Table 2.1, Figure 2.1, middle and lower panels). Indeed, modelling showed that the number of wandering albatrosses that needed to be sampled before significant differences ($P < 0.05$) between females and males was higher when measuring $\delta^{13}\text{C}$ values on a single body feather than on a pool of four feathers (Figure 2.2).

In summary, neither analysing a pool of body feathers or several body feathers or a single feather for a single individual allow an accurate determination of both BIC and WIC of TNW at low time and money costs. In theory, the procedure must depict the three groups of populations that can be defined from their WIC and BIC. First, low and high BIC values indicate specialist and generalist populations, respectively. Second, generalist populations can be split into type A and type B generalists marked by a low and a high WIC, i.e. individuals all having a wide range of foraging habitats/feeding habits (generalist individuals) and individuals each specializing on a different but narrow range of foraging habitats/feeding habits (specialist individuals), respectively (Bolnick et al. 2003; Bearhop et al. 2004). We consequently suggest the following two-step protocol to investigate both BIC and WIC, and thus TNW of populations of seabirds with a moulting pattern identical to that of the wandering albatross (Figure 2.3). The first analytical step involves the measurement of the isotopic composition of a single feather per bird to quantify TNW of the population. If $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variances are small, indicating an isotopic specialist population, no more measurements are needed, because WIC is almost negligible. A crude limit between small and large variances could be about 1‰, a value higher than analytical errors and that can be confidently interpreted in terms of biological meanings. If $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variances are large, indicating an isotopic generalist population, WIC must be quantified to characterize type A and type B generalists. This can be achieved by measuring the isotopic composition of more feathers per bird, each body feather representing a separate sample (here three additional feathers, thus giving a total of four feathers and thus four separate isotopic measurements per individual). The protocol thus minimizes both the numbers of sampled birds and isotopic measurements, and it maximises the amount of biological information collected from a few feathers only.

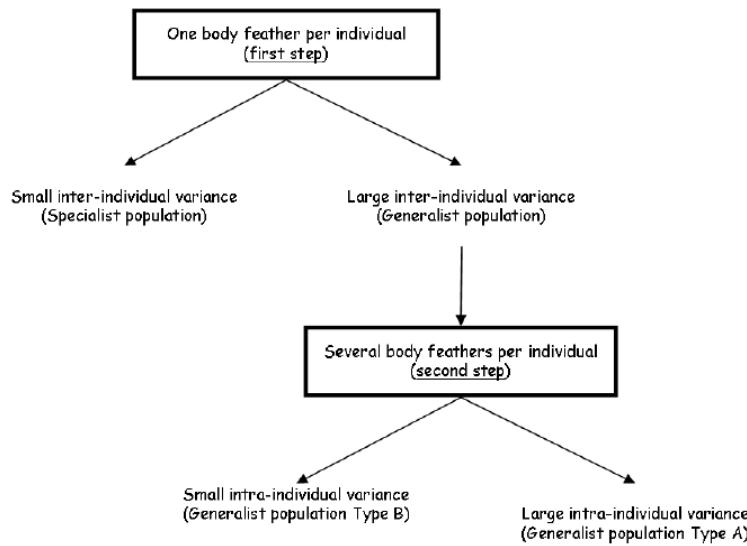


Figure 2.3 Two-step analytical procedure enabling the use of stable isotope variance in whole body feathers to infer inter- and intra-individual variation in seabird isotopic niche during moult. The procedure allows to discriminate between isotopic specialist and generalist populations (first step), and between type A and type B generalists (second step). Specialist and generalist populations (types A and B) follow the definitions in [Bearhop et al. \(2004\)](#)

5.3. *Non-breeding isotopic niche of the wandering albatross*

Overall, the $\delta^{13}\text{C}$ values of wandering albatrosses indicate that they mainly foraged outside the Southern Ocean during the non-breeding period. Only a few individual feathers ($n = 14$, about 15%, for a total of 92 feathers) had an isotopic signature indicating moulting in waters south or at the Subtropical Front, and no feather had a very low Antarctic signature ($< -23\text{\textperthousand}$; Quillfeldt et al. 2005; Cherel et al. 2006). The isotopic data are thus in general agreement with the few birds tracked during the inter-nesting period (Nicholls et al. 1995; Prince et al. 1998), but not with some individuals spending most of the time in subantarctic and Antarctic waters (Weimerskirch and Wilson 2000). As expected, males had lower $\delta^{13}\text{C}$ values than females and all (but one) feathers with a subantarctic origin were from males. Such a sexual spatial segregation agrees with the tracking and observations at sea of wandering albatrosses during both the breeding and non-breeding periods (Weimerskirch and Jouventin 1987; Weimerskirch et al. 1993, 1997; Weimerskirch and Wilson 2000). Interestingly, the $\delta^{13}\text{C}$ values of male wandering albatrosses were not significantly different from those of the subtropical control group, i.e. chicks of yellow-nosed albatrosses (Figure



2.1, middle panel), indicating foraging mainly in oceanic subtropical waters during the inter-nesting period.

A new finding from the present study is that females can be split into two groups according to both their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. The isotopic signature of some females was very close to those of adult yellow-nosed albatrosses from Amsterdam Island and of black-browed albatrosses from Kerguelen Islands (Cherel et al. 2000a, authors' unpublished data), suggesting an overall identical moulting area. Indeed, banding recoveries of the three albatross populations showed that some birds visit southern Australian waters during the inter-nesting period (Weimerskirch et al. 1985; Cherel et al. 2000a). The second group of females had high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, suggesting they fed in productive neritic waters with different isotopic baseline levels. Overall, feather $\delta^{13}\text{C}$ values thus support the hypothesis that two types of dispersal occur in wandering albatrosses during the non-breeding season, with some birds visiting neritic waters and others favouring the oceanic domain (Weimerskirch et al. 1985). They furthermore suggest that the former strategy is more common in females and the latter in males. Clearly, however, more information is needed to be precise about the foraging patterns of moulting albatrosses either by comparing the isotopic niches of various populations and species (Cherel et al. 2007) or/and by using geolocation loggers over the long term (Grémillet et al. 2000; Croxall et al. 2005).

6. Acknowledgments

We thank G. Guillou for running stable isotope samples. The present work was supported financially and logically by the program REMIGE - ANR Biodiversité 2005-011, the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, programme no. 109, H. Weimerskirch), and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).



D- Conclusion

Ces deux articles méthodologiques ont permis à la fois de vérifier certaines hypothèses d'application de la méthode isotopique qui étaient mal maîtrisées jusqu'à présent et pouvant être à l'origine d'erreurs dans l'interprétation des résultats, mais aussi de poser les bases d'une réflexion plus globale sur les biais et avantages de cette méthode indirecte.

Le premier article a permis de valider les valeurs isotopiques en carbone des différentes masses d'eau de l'océan Austral grâce au suivi satellitaire de grands albatros.

Connaissant, les taux d'enrichissement différentiels en ^{13}C des différents tissus d'un oiseau, nous avons pu définir des isoscapes pour chacun de ces types de tissus (plasma, sang total et plumes). De plus, par comparaison avec d'autres isoscapes décrites sur d'autres espèces (manchots, autres albatros et pétrels), ces valeurs de référence semblent généralisables aux différentes espèces d'oiseaux marins de l'océan Austral. La comparaison des méthodes de suivi satellitaire et isotopique a nécessité l'adaptation des données fournies par les balises Argos aux données isotopiques ce qui a conduit à une réflexion sur le type d'informations qu'apportaient l'une et l'autre méthodes, sur leur complémentarité, leur biais et avantages respectifs. Ces réflexions n'étaient pas l'objet de l'article et seront donc présentées dans la discussion générale de ce mémoire.

Le second article a permis de définir un protocole d'analyse isotopique pour les plumes de procellariiformes, protocole inexistant jusqu'à présent. Les ratios isotopiques des plumes de couverture étant similaires à ceux des primaires, pour des raisons éthiques et pratiques, le reste des analyses isotopiques de la thèse a été effectué sur les plumes de couverture. La variation intra-individuelle de comportement alimentaire étant une composante rarement étudiée et pourtant essentielle (Bolnick et al. 2003), nous avons proposé un protocole en deux étapes permettant d'étudier ces variations (*cf.* Figure 2.3). Certaines critiques ont été émises lors de l'application de cette méthode à l'étude d'un groupe d'espèces de procellariiformes, critiques qui ne remettent pas en cause ce protocole mais en limitent cependant les interprétations (*cf.* article 3).

Le choix du modèle d'étude (le grand albatros) s'est révélé particulièrement utile pour définir les différentes isoscapes de l'océan Austral (article 1), alors que les conclusions du second article requièrent plus de nuances. La taille de la niche trophique (TNW) du grand albatros, calculée à partir des ratios isotopiques des plumes, est relativement faible (0.8‰ pour le carbone et 0.7‰ pour l'azote), c'est donc une espèce isotopiquement spécialiste en



période de repos sexuel. Il serait possible pour une espèce isotopiquement généraliste comme l'albatros fuligineux à dos clair (*cf.* article 3 et 4), que les variations intra-individuelles des ratios isotopiques des différentes plumes soient plus importantes. Sans connaissance précise de la séquence de mue des différentes plumes chez ces espèces, il serait donc utile de comparer à nouveau la signature isotopique des plumes de couverture et de vol pour une espèce isotopiquement généraliste.

Le protocole d'analyse isotopique décrit dans le second article est applicable aux espèces présentant le même type de mue que le grand albatros. **Les manchots** qui feront l'objet du dernier article de cette thèse présentent un modèle de mue tout à fait différent. Ils restent à terre pour muer jeûnant pendant toute la période de mue (2 à 4 semaines). Cette période est anticipée par une longue période d'hyperphagie en mer (20 à 40 jours) durant laquelle les manchots constituent d'importantes réserves énergétiques. Comme les ratios isotopiques des plumes d'oiseaux reflètent l'alimentation pendant la mue, chez les manchots, ils refléteront l'alimentation pendant ce voyage de pré-mue. Les plumes d'un même oiseau sont donc censées présenter des ratios isotopiques très similaires reflétant l'alimentation durant toute la période d'hyperphagie. Nous avons vérifié cette hypothèse en dosant les ratios isotopiques du carbone et de l'azote des plumes de sept manchots royaux (4 plumes par individu). La moyenne des écarts-types des différents individus est très faible, 0.17‰ pour le carbone et 0.14‰ pour l'azote, ce qui est en deçà de la précision des mesures spectrométriques. A la différence des procellariiformes, doser une plume ou un lot de plumes de manchots apportera donc le même type d'information. Le protocole d'analyse mis en place pour les plumes de manchots était ainsi de doser pour chaque oiseau un homogénat de deux plumes (article 5).

PARTIE BIOLOGIQUE





A- Introduction

Des corrélations entre les variables environnementales et démographiques des populations d'oiseaux marins de l'océan Austral ont été mises en évidence à différentes échelles temporelles (annuelle, saisonnière et à long terme) (Barbraud & Weimerskirch 2001b, Wilson et al. 2001, Jenouvrier et al. 2003, 2005, Weimerskirch et al. 2003). La compréhension des mécanismes sous-jacents reste malheureusement limitée en raison du manque de connaissances de l'écologie alimentaire de ces prédateurs à ces échelles temporelles (*cf.* section A de l'Introduction générale). Les deux principaux objectifs biologiques de cette thèse étaient ainsi d'utiliser une méthode indirecte, celle des isotopes stables, là où les techniques directes faisaient défaut, c'est-à-dire dans l'étude des variations saisonnières et à plus long terme de l'écologie alimentaire de ces oiseaux. Des études isotopiques annexes ont également été développées durant ce doctorat, elles devraient faire l'objet d'articles scientifiques, mais par manque de temps dans ce mémoire, seuls les résultats préliminaires sont présentés en français. **Cette partie biologique sera donc divisée en trois sections : les études portant sur (B) les variations saisonnières, (C) les variations à long terme et (D) des sujets annexes de l'écologie alimentaire des oiseaux de l'océan Austral.**

L'objectif majeur de la première section était d'apporter de nouveaux éléments dans la connaissance de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral durant la période peu connue de repos sexuel. L'étude de l'écologie alimentaire des manchots pendant cette période ayant déjà fait l'objet d'une publication (Cherel et al. 2007), seuls les grands procellariiformes ont été considérés dans cette partie. Les oiseaux volants, tels que les procellariiformes, muent généralement en dehors de la période de reproduction (Warham 1990, 1996), les ratios isotopiques des plumes d'adultes définiront donc leur niche isotopique pendant la période de repos sexuel (Cherel et al. 2000a, 2006). A l'inverse, les plumes de poussins sont synthétisées à la colonie en période d'élevage, les ratios isotopiques des plumes de poussins définiront la niche isotopique des parents lors de l'élevage du poussin. Les plumes d'adultes et de poussins de différentes espèces de grands procellariiformes ont ainsi été prélevées afin de caractériser les masses d'eau d'alimentation et les niveaux trophiques des grands procellariiformes en période de reproduction et de repos sexuel, puis pour chaque espèce de comparer les deux périodes afin d'évaluer l'importance des variations saisonnières. Les connaissances de l'écologie alimentaire de ces oiseaux étant bien plus développées pendant la période de reproduction, les ratios isotopiques des plumes de poussins



ont également servi de valeurs contrôles pour aider à l'interprétation des valeurs isotopiques des plumes d'adultes. Enfin, les niches isotopiques décrites en période de reproduction et de repos sexuel ont permis d'étudier la structuration trophique entre différentes espèces de grands procellariiformes pendant ces deux périodes ainsi que les tailles des niches trophiques et les spécialisations individuelles (*cf.* article 2). **Ces études ont été réalisées à deux échelles spatiales, à l'échelle d'une communauté (article 3) et à l'échelle de métapopulations (article 4).** N'ayant jamais été utilisé sur un cas biologique concret, le protocole mis en place dans l'article 2 a, en effet, d'abord été testé sur une échelle réduite, l'écologie alimentaire et la structuration trophique de quatre espèces de procellariiformes se reproduisant à Crozet ont été étudiées (le grand albatros, les albatros fuligineux à dos clair et à dos sombre et le pétrel à menton blanc). Une fois ce protocole validé, l'étude a été étendue à huit espèces de grands procellariiformes (le grand albatros, les albatros de Tristan, d'Amsterdam, à sourcils noirs, à bec jaune, à tête grise, fuligineux à dos clair et le pétrel à menton blanc) se reproduisant dans quatre localités du secteur Indien de l'océan Austral (Crozet, Kerguelen, Amsterdam et Marion) et deux du secteur Atlantique (Gough et la Géorgie du Sud). Ces deux secteurs présentent des conditions géographiques et océanographiques particulières qui peuvent engendrer, pour une même espèce d'oiseaux marins, des comportements alimentaires distincts. Les variations de l'écologie alimentaire des espèces de grands procellariiformes selon leur origine ont ainsi pu être appréhendées. Les comportements alimentaires de ces espèces de procellariiformes en période de repos sexuel ont enfin été reliés à leur fréquence de reproduction, annuelle ou bisannuelle.

L'objectif de la seconde section était de fournir des éléments sur d'éventuelles modifications à long terme de l'écologie alimentaire des oiseaux marins et de leur environnement biologique. De profondes modifications de l'écosystème de l'océan Austral ont été relevées (de la Mare 1997, Gilles 2002, Atkinson et al. 2004) et associées à d'importants changements de la démographie de ces prédateurs marins (Barbraud & Weimerskirch 2001b, Weimerskirch et al. 2003). Les mécanismes sous-jacents à ces variations restent mal connus du fait du manque de données à long terme des variables physiques et biologiques de l'environnement marin. Des changements écosystémiques majeurs sembleraient, néanmoins, être à l'origine de ces variations de populations car des espèces aux écologies alimentaires et sites de nidification variés sont affectées de la même manière. En bout de chaîne trophique, les oiseaux marins sont influencés par l'ensemble des modifications affectant le réseau trophique et l'environnement physique. Les ratios



isotopiques des tissus d'oiseaux seront donc influencés par les variations isotopiques affectant les différents maillons de l'écosystème. C'est ainsi que la méthode isotopique a été utilisée pour étudier les variations affectant les écosystèmes et par là tenter d'expliquer les modifications de la démographie de ces populations de prédateurs (Hirons et al. 2001, Becker & Beissinger 2006, Hilton et al. 2006, Norris et al. 2007). Les ratios isotopiques du carbone et de l'azote ont respectivement servi d'indicateurs des modifications de productivité primaire et de niveau trophique des proies qu'ils consomment. **Ces relations ont ainsi été utilisées pour une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents des variations de démographie des oiseaux marins de l'océan Austral (article 5).** Seules les variations à long terme de l'écologie alimentaire des manchots ont été étudiées dans cette section car les grands procellariiformes conservés dans les musées sont peu nombreux ($N=48$ pour 7 espèces depuis 1874) alors que les manchots y sont présents en plus grand nombre permettant des répliques pour une même année. De plus, le rayon d'action des manchots lors du voyage alimentaire de pré-mue étant limité, il est peu probable qu'ils aient changé de masses d'eau pour s'alimenter et que d'éventuelles modifications du ratio isotopique en carbone des plumes de manchots soient dues à la fois à des changements de productivité primaire et d'aires d'alimentation. Ces deux sources de variations sont, en revanche, tout à fait envisageables pour les procellariiformes ; quantifier la part de l'une par rapport à celle l'autre deviendrait impossible ce qui limiterait les interprétations sur d'éventuelles variations des $\delta^{13}\text{C}$. Enfin, seules les plumes de manchots adultes ont été analysées car le nombre de poussins conservés dans les musées est très faible (22 poussins contre 130 adultes) et la période de mue est une période cruciale pour la démographie de ces prédateurs (Cherel et al. 1994).

Dans la troisième section, deux études isotopiques annexes sont présentées, la première permet de définir, **pendant la période de repos sexuel, les mécanismes de ségrégation trophique de deux espèces jumelles,** les albatros fuligineux à dos clair et à dos sombre. La seconde étude porte sur les variations intra-populationnelles du mode d'utilisation des ressources des grands albatros, elle s'intéressera en particulier à **l'influence du sexe et du statut reproducteur sur l'écologie alimentaire des individus en période de reproduction.**



B- Article 3 et 4 : variations saisonnières de l'écologie alimentaire des grands procellariiformes de l'océan Austral

1. Article 3 : Cas de quatre espèces de procellariiformes se reproduisant à Crozet

Le protocole pour l'analyse isotopique des plumes de procellariiformes mis en place dans l'article 2 a été appliqué à un échantillon de la communauté de grands procellariiformes des îles Crozet afin d'étudier (1) leurs niches isotopiques et leur ségrégation pendant les périodes de reproduction et de repos sexuel, (2) les variations saisonnières de l'écologie alimentaire de chaque espèce et (3) la taille de leurs niches trophiques et leurs spécialisations individuelles. Des plumes d'adultes et de poussins de grand albatros (WA), d'albatros fuligineux à dos clair (LMSA) et à dos sombre (SA) et de pétrel à menton blanc (WCP) ont ainsi été prélevées en 2005-2006.

(1) Les plumes de poussins ont permis de décrire la niche isotopique des adultes en période d'élevage du poussin (Figure 3.2). Il est important de rappeler que cette niche isotopique intègre l'alimentation des deux parents sur plusieurs de leurs trajets alimentaires. Elle ne reflète donc pas la distribution globale des individus ni le spectre total de leur proie mais révèle une moyenne des habitats d'alimentation utilisés par les adultes pour nourrir leurs poussins en période d'élevage. Les $\delta^{13}\text{C}$ des poussins de WA et de SA révèlent que les adultes s'alimentent majoritairement dans les eaux subantarctiques et leur $\delta^{15}\text{N}$ que les WA se nourrissent à un niveau trophique supérieur à celui des SA. Ces résultats sont cohérents avec ce que l'on connaît de leur régime alimentaire, les WA se nourrissent essentiellement de céphalopodes alors que les SA d'un mélange de céphalopodes, poissons et carcasses d'autres oiseaux (Ridoux 1994) qui ont des niveaux trophiques inférieurs aux céphalopodes (Cherel et al. 2002a, 2007, 2008a). Les valeurs isotopiques des poussins de LMSA et de WCP présentent des signatures isotopiques intermédiaires entre une alimentation antarctique et subantarctique. Ces espèces sont effectivement connues pour effectuer deux types de trajets alimentaires, des trajets courts autour de la colonie et des trajets longs en Antarctique (Ridoux 1994, Weimerskirch 1998, Catard et al. 2000). Les poussins sont donc nourris à partir des proies récupérées sur les deux types de trajets (Cherel et al. 2005b), et leurs signatures isotopiques



en carbone se retrouvent de ce fait intermédiaires entre des signatures antarctiques et subantarctiques.

Les plumes d'adultes montrent que le WA et le SA se nourrissent en secteur océanique subtropical alors que le LMSA reste dans l'océan Austral (Figure 3.2). Comme en période de reproduction, les WA se nourrissent sur un niveau trophique supérieur de celui des SA. Les WCP présentent des signatures isotopiques en carbone et en azote élevées qui sont typiques de masses d'eau particulièrement riches comme les zones néritiques. Quelques reprises de bagues de WCP de Crozet confirment, en effet, que cette population visite les zones néritiques (Weimerskirch et al. 1985). Ces reprises de bagues nous permettent également de caractériser cette zone néritique qui semble être le plateau continental ouest sud-africain (Weimerskirch et al. 1985).

Les niches isotopiques des adultes et des poussins des différentes espèces de procellariiformes décrites ici sont significativement distinctes, ceci souligne **une importante ségrégation trophique tout au long de l'année de ces espèces** (Figure 3.2). Seuls les WCP et les LMSA en période de reproduction présentent des niches isotopiques similaires ce qui révèle une des limites de la méthode isotopique. Ces deux espèces se nourrissent certainement dans les mêmes masses d'eau mais aux dépens de proies différentes (Ridoux 1994). La signature isotopique en azote de leurs proies étant certainement proches, les niches isotopiques de ces deux espèces sont identiques bien que leurs niches trophiques soient différentes (*cf.* Discussion générale).

(2) En comparant les niches isotopiques des poussins et des adultes, on peut évaluer l'importance des variations saisonnières de l'écologie alimentaire de ces oiseaux et décrire pour la première fois trois grandes tendances. **Toutes les espèces nourrissent majoritairement leur poussin à partir de proies pêchées dans l'océan Austral, mais elles présentent trois types différents de migration pendant la mue, les oiseaux migrant dans les eaux océaniques subtropicales (WA et SA), les oiseaux migrant en secteur néritique (WCP) et les oiseaux « résidents » de l'océan Austral (LMSA).**

(3) Le protocole décrit dans l'article 2 a été mis en place pour l'analyse isotopique des plumes d'adultes. Il est impossible de comparer les TNW calculées à partir des plumes de poussins et d'adultes car la mue des poussins est quasi-synchrone. Toutes les plumes d'un même poussin présenteraient donc approximativement la même signature isotopique ($WIC \approx 0$), la TNW mesurée à partir des plumes de poussins ne correspondrait qu'à d'éventuelles différences isotopiques entre poussins (BIC). Seules les TNW des adultes ont donc été



calculées. Les écart-types des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des différents poussins ont néanmoins été observés car ils pourraient révélés des différences de comportement alimentaire entre les paires qui nourrissent leur poussin pendant la période de croissance des plumes de poussins (*cf.* section A.2 de la Discussion générale). Les ratios isotopiques des poussins de WCP présentent, en effet, un écart-type plus important. Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de trois plumes supplémentaires ont été déterminées afin de vérifier notre prédition, les différentes plumes d'un même poussin présentent bien des ratios isotopiques quasi-similaires (Figure 3.4). Les paires ou adultes de WCP présentent des spécialisations de leurs aires d'alimentation, certaines paires se nourrissent essentiellement en secteur antarctique, d'autres exclusivement en secteur subantarctique et enfin pour certaines paires, un parent se nourrit en zone antarctique et l'autre en subantarctique, le poussin présente ainsi une signature isotopique intermédiaire (Figure 3.4). Les adultes de WCP présenteraient donc des spécialisations alimentaires en période d'élevage du poussin.

Le calcul des TNW à partir des plumes d'adultes montre que **l'essentiel des populations est isotopiquement spécialiste durant la période de repos sexuel** (Table 3.1). **Il apparaît cependant une population isotopiquement généraliste : les LMSA (adultes)**, pour lesquelles trois plumes supplémentaires ont été analysées afin de déterminer si ce généralisme est lié à des individus isotopiquement généralistes ou des différences entre individus isotopiquement spécialistes (*cf.* article 2). **Les individus LMSA sont isotopiquement généralistes en période de mue** (Figure 3.3). Les plumes de ces derniers se ségréguent en trois groupes (Figure 3.3). Le premier groupe présente des ratios isotopiques en carbone typique des eaux antarctiques accompagnés de ratios isotopiques en azote proche de ceux de manchots Adélie qui se nourrissent majoritairement aux dépens de krill (Cherel 2008). Le troisième groupe présente des $\delta^{13}\text{C}$ des eaux subantarctiques avec des $\delta^{15}\text{N}$ similaires à ceux des SA en période de reproduction, ils doivent donc se nourrir d'un mélange de poissons et céphalopodes. Le second groupe présente des valeurs intermédiaires entre les groupes 1 et 3, ces plumes doivent donc être synthétisées pendant la migration d'une zone à l'autre et ainsi intégrer les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des groupes 1 et 3. Ce point a été confirmé par le dosage de trois parties distinctes d'une plume du groupe 2, la partie basale et médiane de la plume présente des signatures isotopiques du groupe 3 et la partie distale (la première synthétisée) du groupe 1 (Figure 3.3). Les individus de LMSA se nourrissent donc dans deux zones et deux niveaux trophiques distincts en période de repos sexuel, en Antarctique de



crustacés certainement du krill antarctique et en secteur subantarctique certainement de poisson et céphalopodes.

Le protocole établi dans l'article 2 a ainsi permis d'apporter des informations totalement nouvelles sur les stratégies alimentaires des WCP en période de reproduction et des LMSA en période de repos sexuel. Cette dernière population illustre, de plus, la limitation du protocole d'analyse consistant à doser le ratio isotopique d'un lot de plumes homogénéisées pour chaque individu (*cf.* article 2). Les ratios isotopiques mesurés sur un lot de plumes donneraient une seule zone d'alimentation au niveau du front polaire (Figure 3.3) qui ne correspondrait à aucune réalité biologique mais à une intégration arithmétique des deux zones d'alimentation antarctique et subantarctique.



Marine Ecology Progress Series Sous presse

Stable isotopes quantify seasonal changes and levels of population- and individual-specialization in seabird trophic niche

Audrey Jaeger¹ • Maëlle Connan¹ • Pierre Richard³ • Yves Cherel¹

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

² Laboratoire Littoral, Environnement et Sociétés, UMR 6250 du CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France



1.1. Abstract

Niche variation is a widespread phenomenon that has important implications for ecological interactions and conservation biology, but few studies have quantified the trophic niche width (TNW) and its within- and between- individual components. We used stable isotopes of body feathers to firstly investigate seasonal isotopic niche changes of four southern Procellariiforms and secondly the degree to which individuals is specialized relative to their population. Firstly, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of chicks and adults indicated a well-defined trophic segregation within the seabird assemblage during both the breeding and poorly-known moulting (inter-nesting) periods, and they underlined marked species-specific seasonal changes. One species (light-mantled sooty albatross) remained within the Southern Ocean both during breeding and body feather moult, while the three others migrated either to oceanic subtropical waters (wandering and sooty albatrosses) or high isotopic marine areas (e.g. productive neritic waters; white-chinned petrel) during the moulting period. Secondly, isotopic variances and TNW were generally low, indicating that birds belong to isotopic specialist populations within a given period. Variances and TNW were larger for white-chinned petrel chicks and light-mantled sooty albatross adults, respectively, indicating isotopic generalist populations and revealing two new foraging behaviours. Individual WCP chicks segregate by their feather isotopic signatures, thus indicating individual/pair specialization of parent birds during the chick-rearing period. The light-mantled sooty albatross population includes mostly isotopic generalist individuals during the moulting period, with individuals using different habitats and diets. The study highlights the utility of feather isotopic signature for determining TNW and points out the necessity to develop such new approaches to better depict niche variations at both the population and individual levels.

Keywords: Body feather, Generalist, Inter-nesting period, Procellariiform, Southern Ocean, Specialist



1.2. Introduction

Stable isotope analysis has emerged as a key tool for ecologists, and the concept of isotopic niche is a powerful way to investigate ecological niches (Newsome et al. 2007). Stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotope ratios of consumers define the isotopic niche along two dimensions, with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values reflecting the consumers' foraging habitat and trophic position, respectively. Consumer tissues are stepwise-enriched in ^{15}N relative to their food and consequently $\delta^{15}\text{N}$ measurements serve as indicators of a consumer's trophic level (McCutchan et al. 2003). By contrast, $\delta^{13}\text{C}$ values vary little along the food chain and are mainly used to determine carbon sources in a trophic network (McCutchan et al. 2003) and foraging habitats in the marine environment (Hobson et al. 1994, Cherel & Hobson 2007).

Isotopic analysis of feathers is beginning to yield important insights into ecology of birds, including resource partitioning within communities (Cherel et al. 2008b) and determination of migratory connectivity and seasonal interactions (Rubenstein & Hobson 2004). The basic underlying principle is that the isotopic composition of feathers reflects diet at the time of feather growth, because keratin is metabolically inert after synthesis (Rubenstein & Hobson 2004). Feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of chicks are representative of the species isotopic niche during breeding. In contrast, the stable isotopic signature of adult feathers is a powerful tool to investigate poorly-known inter-nesting seabird foraging habitats and diets (Cherel et al. 2006, Hedd & Montevecchi 2006, Gladbach et al. 2007), because adult moult occurs primarily during the non-breeding period (Warham 1990, 1996, Bridge 2006). Chick and adult feathers therefore allow the determination of seasonal changes in species isotopic niche (Cherel et al. 2000a). Characterization of seasonal niche variations in seabirds is of paramount importance, because environmental variability and human factors (e.g. fisheries) during the inter-nesting period shape their population dynamics (Barbraud & Weimerskirch 2003, Grosbois & Thompson 2005, Rolland et al. 2008). This is particularly relevant for the highly pelagic Procellariiforms (albatrosses and petrels), which are among the most threatened taxa of birds (BirdLife International 2008).

Niche variation is a widespread phenomenon among species. A bias in most studies is that conspecific individuals are considered as ecologically equivalent, while there is increasing evidence that individuals within a population vary considerably in the way they use habitats and resources. Documenting the incidence and degree of niche variation and



individual specialization is therefore a first step towards understanding their basis and implication for community ecology and conservation biology (Durell 2000, Bolnick et al. 2003). Stable isotopes are well suited for quantifying foraging strategies at both the individual and population levels, with variance in isotopic ratios among individuals being a useful proxy for trophic niche width (Bearhop et al. 2004). Hence, a preliminary feather isotopic investigation described diverse species-specific and individual foraging strategies in seabirds (Cherel et al. 2006), but the procedure did not allow a quantification of the within-(WIC) and between-(BIC) individual components of trophic niche width (TNW) (Bolnick et al. 2003). We consequently developed a two-step procedure using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of adult body feathers as continuous niches axes (Bolnick et al. 2002) to determine trophic niche at the population and individual levels during the moulting period (Jaeger et al. 2009).

Our main goal was to apply this recently described procedure on some threatened species of albatrosses and petrels, focusing on the poorly documented but crucial inter-nesting period. The work was conducted on an assemblage of large Procellariiforms breeding at Crozet Islands, southern Indian Ocean, including the white-chinned petrel (WCP, *Procellaria aequinoctialis*) and three albatrosses (the wandering, WA, *Diomedea exulans*, sooty, SA, *Phoebetria fusca*, and light-mantled sooty, LMSA, *Phoebetria palpebrata*, albatrosses). The species are impacted by both commercial fisheries and environmental changes and recent estimations revealed increase (LMSA), recovering (WA) or sharp decreases (SA, WCP) of their breeding populations (Barbraud et al. 2008, Delord et al. 2008). We first determined the species isotopic niche and trophic structure of the assemblage during breeding using chick body feathers. In a second step, species isotopic niches during moult were determined using adult body feathers. Thirdly, breeding and moulting isotopic niches were compared in order to assess seasonal changes in species foraging ecology. Fourthly, adult TNW (and WIC and BIC) were used to quantify the degree of specialization on habitat/diet at the population and individual levels during the moulting period.



1.3. Materials and Methods

Field study was carried out on Possession Island ($46^{\circ}30'S$, $51^{\circ}45'E$), Crozet Archipelago. The south-western Indian Ocean is marked by the strong confluence of the Subantarctic and Subtropical Fronts; consequently, the Subantarctic Zone includes here water masses between the Subtropical Front and the Polar Front (Park & Gambéroni 1997), where Crozet Islands are located (Fig. 1). The Southern Ocean is defined as the ocean south of the Subtropical Front, and the Subtropical and Antarctic Zones, as the zones north of the Subtropical Front and south of the Polar Front, respectively (Fig. 1).

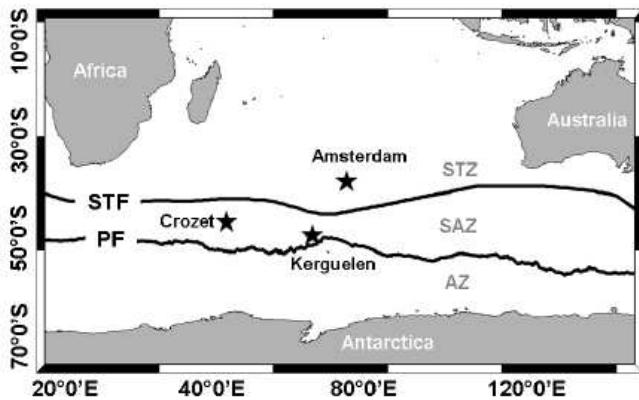


Figure 3.1 Map showing the location of Crozet Archipelago ($46^{\circ}30'S$, $51^{\circ}45'E$) and main Indian Southern Ocean oceanic structures: STF, Subtropical Front; PF, Polar Front; STZ, Subtropical Zone; SAZ, Subantarctic Zone; AZ, Antarctic Zone.

The assemblage of albatrosses breeding at Possession Island is mainly composed of WA, SA, and LMSA with ~580, ~100 and ~1370 breeding pairs in 2005, respectively (Delord et al. 2008). The WCP population at Possession Island was recently estimated at ~5800 pairs (Barbraud et al. 2008). The four species belong to same guild of large Procellariiforms that forage over wide ocean areas during the breeding period. They breed sympatrically during summer, but the long breeding cycle of WA also includes the winter months. The three albatross species are biennial breeders if they successfully raised their chicks, while WCP breed annually (Warham 1990).

Body feathers grown during the inter-nesting period were used because their isotopic composition was not significantly different from that of wing feathers in breeding albatrosses, being thus a safe alternative to flight feathers whose collection impairs the birds' flying ability (Jaeger et al. 2009). Back body feathers were sampled from 10 to 21 randomly chosen individuals for each group of chicks and adults (Table 1). All species were studied within the same year (2005). Chick feathers were sampled at the end of the chick-rearing period (March-April for SA, LMSA & WCP, and September for WA) and adult feathers during incubation (October-December).

Following Jaeger et al. (2009), $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variations were used to define the level of within season specialization on habitat and diet, respectively. Isotopic measurements were



first made on a single whole body feather per bird to define isotopic specialist populations (low trophic niche width, TNW) from isotopic generalist populations (high TNW), with TNW being the variance among all feathers of a given species. In a second step and for generalist populations only, measurements on three additional feathers per bird were used to delineate isotopic individual specialists (low within-individual component, WIC; high between-individual component, BIC) from isotopic individual generalists (high WIC, low BIC). WIC is the average variance of four individual feathers and BIC the variation among means of four individual feathers (Bolnick et al. 2003). The relative degree of individual specialization was subsequently measured as the proportion of TNW explained by within-individual variation, WIC/TNW (WIC/TNW varies from 0 [maximum variation among individual] to 1 [no variation among individuals]; Bolnick et al. 2002, 2003). Using the isotopic method, an individual specialist is here a bird with a diet/habitat that does not differ in mean isotopic value within a particular season, whereas an individual generalist refers to a bird that shows high within season-variability in diet/habitat.

Three important limitations linked to moult timing and chronologies need to be taken into account. Firstly, the little information available about the moulting process of large Procellariiforms indicates that body feathers are replaced gradually over several months, probably during the whole inter-nesting period (Warham 1996). In the present work, the duration of the inter-nesting period depends on the species, spanning one winter (WCP), a full year (WA), and a full year plus a winter (SA and LMSA). Moreover, the precise timing of synthesis of each body feather during the inter-nesting period is not known. Consequently, the temporal window covered by analyzing one (or several) body feathers is probably different between individuals and between species. We therefore describe isotopic niches for each species' respective body feather moult period, and realize that those periods may not represent the same proportion of the inter-nesting periods among species. Future research needs to determine whether the temporal extent of body feather moult is sufficient to appropriately reflect the whole inter-nesting period.

Secondly, the duration of growth of one given body feather of adults and chicks is not known. In seabirds, flight feathers grow at an approximate 6 mm daily (Bridge 2006), and, in birds, body feathers grow at a slower rate than primaries (Widelitz et al. 2003). Consequently, a 6-10 cm-long body feather takes at least 2-3 weeks to grow. Thirdly, the isotopic signature of chick feathers represents that of food brought back at the colony by the two parents. Moreover, chick body feathers grow during a more restricted period (second part of chick-



rearing period) than adult feathers. Hence, the timing of growth of body feathers overlaps greatly during chick moult, thus precluding an accurate estimate of TNW, WIC and BIC. TNW of chicks was therefore not calculated, but we looked carefully at their isotopic variances, as they may indicate either individual or/and pair specializations of the adults during the chick-rearing period.

To help interpretation of the $\delta^{13}\text{C}$ values of the wide-ranging Procellariiforms, feather isotopic values of three species spanning a latitudinal gradient in carbon stable isotopes (Cherel & Hobson 2007) were used (Fig. 2 & 3). They were chicks of the yellow-nosed albatross (YNA) from Amsterdam Island ($37^{\circ}5'S$) and of snow petrel (SP) from Adélie Land ($66^{\circ}4'S$) that indicated foraging in the Subtropical (Pinaud et al. 2005) and high-Antarctic Zones (Ridoux & Offredo 1989), respectively (authors' unpublished data, $n = 12$ and 18 , $\delta^{13}\text{C} = -17.7 \pm 0.4$ and $-23.4 \pm 0.2\text{‰}$, respectively). The third control species, the king penguin, is known to forage at the Polar Front (Bost et al. 1997) (authors' unpublished data, $n = 12$ adults, $\delta^{13}\text{C} = -21.2 \pm 0.4\text{‰}$).

Prior to isotopic analysis, feathers were cleaned of surface lipids and contaminants using a 2:1 chloroform:methanol solution during 2 min following by two successive methanol rinses. Each whole body feather was air dried and then homogenized by cutting it into very small pieces that were pooled. One sub-sample of each homogenized feather was then weighed (~0.4 mg) with a microbalance, packed in tin containers, and nitrogen and carbon isotope ratios were determined by a continuous flow mass spectrometer (Micromass Isoprime) coupled to an elemental analyser (Euro Vector EA 3024). Results are presented in the usual δ notation relative to PeeDee Belemnite and atmospheric N_2 for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicate measurement errors $< 0.15\text{‰}$ and $< 0.20\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. All data were analyzed statistically using Matlab (7.0). All analysis related to species isotopic niche description and segregation were performed with one feather per individual. Values are mean \pm SD.



1.4. Results

Isotopic niches and segregation during the breeding and inter-nesting periods

During breeding, sympatric albatrosses and WCP were segregated by both the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of their chicks (one single feather per individual; Kruskal-Wallis, $H_{3,47} = 36.82$ and 37.47, respectively, both $p < 0.0001$). Chick $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values characterized three distinct isotopic niches that differed by at least one isotopic axis. Feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of LMSA and WCP were not significantly different (Multiple comparison tests of mean ranks, both $p = 1.000$), but their $\delta^{13}\text{C}$ values differed by $\sim 2\text{\textperthousand}$ from those of WA and SA chicks (all $p < 0.001$), with the two latter species segregating by their $\delta^{15}\text{N}$ ($0.8\text{\textperthousand}$, $p = 0.033$) but not their $\delta^{13}\text{C}$ ($p = 1.000$) values (Table 3.1, Figure 3.2).

The species were also segregated by their feather isotopic signatures during the adult moulting period (Kruskal-Wallis, $H_{3,42} = 37.42$ and 38.73, both $p < 0.0001$, for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, respectively), which defined four distinct isotopic niches. The $\delta^{13}\text{C}$ values of WA and SA adults were not statistically different (Multiple comparison tests of mean ranks, $p = 1.000$), but all the other feather $\delta^{13}\text{C}$ values differed significantly (Multiple comparison tests of mean ranks, all $p \leq 0.027$). WA and SA however segregated by their $\delta^{15}\text{N}$ values (Multiple comparison tests of mean ranks, $p = 0.042$). Feather $\delta^{15}\text{N}$ values of LMSA and SA, and of WA and WCP were not statistically different (Multiple comparison tests of mean ranks, $p \geq 0.206$), but the four other pair comparison tests were significant (Multiple comparison tests of mean ranks, all $p \leq 0.042$) (Table 3.1, Figure 3.2).

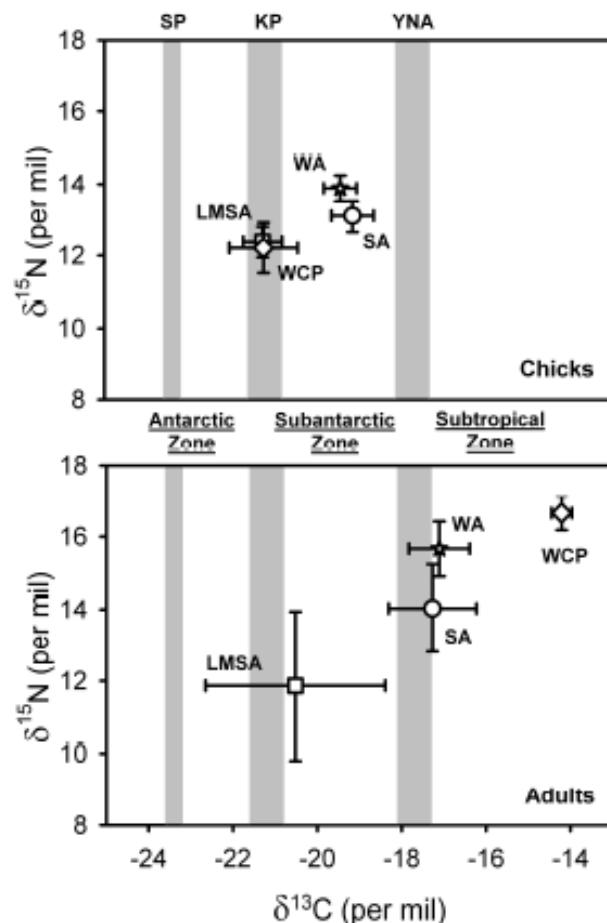
Seasonal variations in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values within each species showed contrasting patterns (Table 1, Figure 3.2). Isotopic signatures of feathers of LMSA adults and chicks were not significantly different (Mann-Whitney, $p = 0.173$ and 0.597 for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, respectively), while they differed greatly for the three other species (all $p < 0.001$). Both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of adult feathers were higher than in chick feathers in SA, WA, and WCP. WCP showed the largest isotopic increases between chick and adult feathers (7.0 and 4.5%, respectively) when comparing to WA and SA (2.3 and 2.1%, and 1.8 and 1.4% for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, respectively).



Table 3.1 Stable carbon and nitrogen isotope values of body feathers of large Procellariiforms from Possession Island. *** and NS indicate a significant difference and no statistical difference, respectively (Mann-Whitney *U* test, $p < 0.001$ and $p > 0.05$, respectively) between chick and adult feathers of a given species. TNW, and BIC and WIC were calculated using one and four adult body feathers, respectively (see text). Values are mean \pm SD

Species	Status	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	TNW (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	WIC (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	BIC (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	WIC/TNW ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)
Wandering albatross	Chicks	21	-19.4 \pm 0.4	13.9 \pm 0.3	0.47 / 0.51	-	-	-
	Adults	12	-17.1 \pm 0.7 ***	15.7 \pm 0.7 ***				
Sooty albatross	Chicks	10	-19.1 \pm 0.5	13.1 \pm 0.5	0.44 / 0.25	-	-	-
	Adults	12	-17.0 \pm 0.6 ***	14.5 \pm 0.5 ***				
Light-mantled sooty albatross	Chicks	10	-21.3 \pm 0.5	12.4 \pm 0.4	3.89 / 3.58	2.57 / 2.11	1.32 / 1.47	0.66 / 0.59
	Adults	10	-20.5 \pm 2.1 NS	11.9 \pm 2.1 NS				
White-chinned petrel	Chicks	10	-21.2 \pm 0.8	12.2 \pm 0.7	0.05 / 0.20	-	-	-
	Adults	10	-14.2 \pm 0.2 ***	16.7 \pm 0.5 ***				

Figure 3.2 Stable carbon and nitrogen isotope values of body feathers of large Procellariiforms from Possession Island. Chick feathers (upper panel) and adult feathers (lower panel) show the species isotopic niches during the breeding and inter-nesting periods, respectively. Estimated foraging zones are indicated between the two panels. The signature of snow petrels (SP), king penguins (KP) and yellow-nosed albatrosses (YNA) illustrates the $\delta^{13}\text{C}$ values of species known to forage in the high-Antarctic Zone, at the Polar Front and in the Subtropical Zone, respectively (grey lines represent the species $\delta^{13}\text{C}$ standard deviations). Abbreviations: LMSA, light-mantled sooty albatross; SA, sooty albatross; WA, wandering albatross; WCP, white-chinned petrel. Values are mean \pm SD





Isotopic variances and TNW during breeding and moulting periods

Two important features arose considering isotopic chick variances and adult TNW of albatrosses and petrels (Table 3.1). First, variances and TNW were generally low for both adults and chicks. Second, two exceptions were the very large TNW of LMSA adults and the relatively high variance of WCP chicks when compared to other adult and chick groups, respectively. Following our two-step protocol (Jaeger et al. 2009), the isotopic signature of three additional body feathers (for a total of four feathers per individual) were therefore measured on LMSA adults and WCP chicks. Individual WCP chicks segregated by both their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Kruskal-Wallis, $H_{9,30} = 37.25$ and 35.37 , both $p < 0.0001$), thus indicating individual/pair specialization (Figure 3.4). Interestingly, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of all body feathers were linearly and positively correlated ($n = 40$, General Linear Model with individuals as random factor, $p < 0.0001$).

The WIC/TNW ratio of LMSA adults was moderate, indicating both significant intra- and inter-individual variations in their moulting isotopic niche. Most individual birds showed large variances, thus inducing large inter-individual overlaps in their isotopic niches (Figure 3.3, upper panel). A hierarchical clustering analysis (Ward's method) performed using the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of all the 40 body feathers identified three groups of feathers, which segregated by their isotopic signatures (Kruskal-Wallis, $H_{2,37} = 25.29$ and 21.75 for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, respectively, both $p < 0.0001$). Most of the feathers clustered within group 3 (70%), followed by group 1 (20%), with feathers from the former group having much higher $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values than those of the latter (Multiple comparison tests of mean ranks, both $p = 0.001$). A few feathers (group 2, 10%) had intermediate isotopic signatures (Table 3.2, Figure 3.3, lower panel).

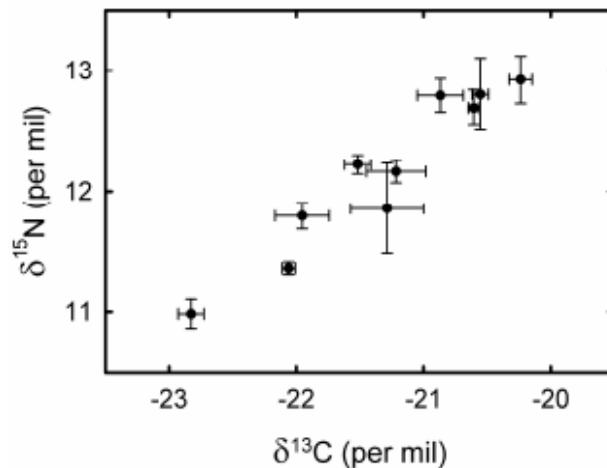


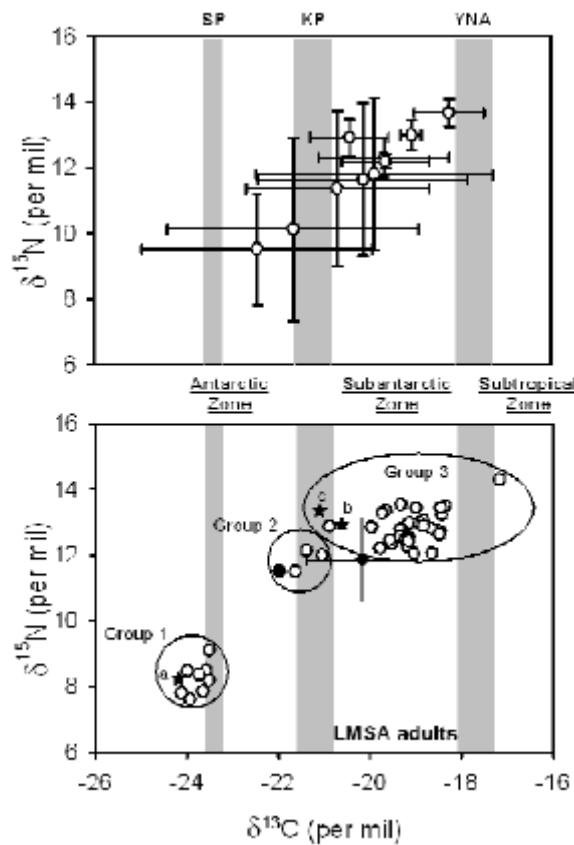
Figure 3.4 Stable carbon and nitrogen isotope values of ten chicks of white-chinned petrel (WCP) from Possession Island. Values are mean \pm SD from four body feathers per bird



Table 3.2 Stable carbon and nitrogen isotope values of individual body feathers of adults of light-mantled sooty albatross from Possession Island. Body feathers were grouped using a hierarchical clustering analysis (see text). Values in the same column not sharing a common superscript letter are significantly different ($p < 0.001$; see text). Values are mean \pm SD

	Number of feathers n (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Group 1	8 (20.0)	-23.7 \pm 0.2 ^a	8.2 \pm 0.5 ^a
Group 2	4 (10.0)	-21.2 \pm 0.3 ^b	12.1 \pm 0.6 ^b
Group 3	28 (70.0)	-19.0 \pm 0.6 ^c	12.9 \pm 0.5 ^b
Total	40 (100.0)	-20.2 \pm 2.0	11.9 \pm 1.9

Figure 3.3 Stable carbon and nitrogen isotope values of adults of light-mantled sooty albatross (LMSA) from Possession Island. Upper panel shows the mean \pm SD from four body feathers per bird ($n = 10$). Lower panel shows the isotopic signature of all the individual body feathers ($n = 40$). Black stars and black dot illustrate the signature of three different parts of the same body feather (a: distal, b: middle, c: proximal), and the mean value for that feather, respectively. Black diamond represents the calculated mean (\pm SD) with each individual value resulting from the mean (= pool) of 4 body feathers per bird. Estimated foraging zones are indicated between the two panels. The signature of snow petrels (SP), king penguins (KP) and yellow-nosed albatrosses (YNA) illustrates the $\delta^{13}\text{C}$ values of species known to forage in the high-Antarctic Zone, at the Polar Front and in the Subtropical Zone, respectively (grey lines represent the species $\delta^{13}\text{C}$ standard deviations)





1.5. Discussion

Isotopic niches during the breeding and inter-nesting periods

The mean isotopic signatures of chick and adult body feathers highlighted trophic segregation and contrasted seasonal strategies of Southern Ocean Procellariiforms. During breeding, chick $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values defined two foraging areas and two trophic levels, respectively, thus allowing characterization of three distinct isotopic niches for the four species. The first segregating mechanism operates at the spatial scale. Using latitudinal variations in $\delta^{13}\text{C}$ values of marine organisms in the Southern Hemisphere (Cherel & Hobson 2007, Quillfeldt et al. 2008a), the data indicate that LMSA and WCP foraged in more southern waters than WA and SA. The second mechanism operates through resource partitioning, with WA feeding at a higher trophic level than SA. Accordingly, WA chicks are mainly fed with large squids (Cherel & Weimerskirch 1999), while SA food is mostly composed of smaller squids and carrion of planktivorous seabirds (Ridoux 1994), which have lower nitrogen signatures (Cherel et al. 2002a, 2007, 2008a). In contrast, the $\delta^{15}\text{N}$ values of LMSA and WCP chicks were almost identical. Their diet differed however, with LMSA feeding more on cephalopods and WCP more on fish (Ridoux 1994), thus illustrating the limit of the stable isotope method that is at its most powerful when combined with conventional approaches (Bearhop et al. 2004).

The feather isotopic signature of chicks integrates the feeding ecology of both parent birds when they feed for their offspring. The chick isotopic niche is thus potentially different from the adult isotopic niche during the chick-rearing period and it cannot detail sexual foraging differences and the diet of adult birds when they feed for themselves (Weimerskirch et al. 1997, Cherel et al. 2005b). Nonetheless, the chick isotopic niche pointed out the origin of the food assimilated by the chicks, thus underlining the key habitats used by adult birds when they forage for their offspring. WA and SA adults were satellite-tracked in the Subantarctic and Subtropical Zones during the chick-rearing period (Weimerskirch 1998), but the chick $\delta^{13}\text{C}$ values are subantarctic, showing little influence of subtropical prey and reflecting a diet primarily based on squids (and penguins) taken by the adults in the vicinity of the Crozet islands (Ridoux 1994, Weimerskirch et al. 1997). Another strategy was used by LMSA and WCP. The carbon signature of their chicks was intermediate between subantarctic and Antarctic values, suggesting that both subantarctic and Antarctic prey were important for



the chick nutrition. Indeed, both satellite-tracking and the presence of Antarctic krill *Euphausia superba* in food samples showed that birds forage within the Antarctic and Subantarctic Zones at that time (Ridoux 1994, Weimerskirch 1998, Catard et al. 2000).

In contrast to the breeding period, albatrosses and petrels were all segregated during the inter-nesting period, with mean adult feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values characterizing four statistically distinct isotopic niches. Comparison of the $\delta^{13}\text{C}$ values with those of the control species demonstrated that LMSA moulted within the Southern Ocean, while both WA and SA moulted in oceanic subtropical waters. The inter-nesting isotopic niche of WA was identical in 2003 (Jaeger et al. 2009) and 2005 (this study), suggesting little inter-annual variations in its feeding ecology. Interestingly, while WA and SA foraged in the same habitats during both the breeding and inter-nesting periods, the same segregating mechanism operates during the two periods in two different water masses, with WA always feeding at a higher trophic level than SA. Finally, the inter-nesting isotopic niche of WCP was very distinctive and characterized by high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, which strongly suggest foraging in a productive area marked by high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ baseline levels. Indeed, the few band recoveries of Crozet birds showed that WCP visit the Benguela upwelling system in winter (Weimerskirch et al. 1985), and the carbon signature of WCP was identical to that of Cape gannets that forage over the South African shelf (Jaquemet & McQuaid 2008). Noticeably, the winter $\delta^{15}\text{N}$ value of WCP is higher than that of Cape gannets, which is in agreement with WCP feeding on larger fish and cephalopods, and gannets preferring smaller epipelagic shoaling fish, both species also relying on fishery discards (Jackson 1988, Pichegru et al. 2007).

In conclusion, comparison of chick and adult isotopic niches within each species underline three different year-round strategies for albatrosses and petrels. “Southern Ocean resident” species, like LMSA, forage all year long within the limits of the Southern Ocean. Most species however migrate north of the Subtropical Front, with the “oceanic migrants” (e.g. WA and SA) foraging predominantly in oceanic subtropical waters, and the “neritic migrants” (WCP) primarily wintering over productive shelf waters. This classification is in agreement with the few studies using geolocators to track birds from South Georgia, which showed that the grey-headed albatross can be classified as a Southern Ocean resident, and WCP and the black-browed albatross as neritic migrants (Croxall et al. 2005, Phillips et al. 2005b, 2006).



Isotopic specialists and generalists

Despite the wide range of individual dietary specializations, indices of the degree of specialization are available for only a few species, including some seabirds (Bolnick et al. 2003, Woo et al. 2008). The present work shows that TNW of most adult Procellariiforms was low, indicating that populations were isotopic specialists and that WIC was almost negligible at that time. For example, the very low TNW of WCP adults indicates that the population moults in an isotopically restricted area where all the birds had similar feeding habits, as previously suggested for moulting black-browed albatrosses (Cherel et al. 2000a). Larger variances of WCP chicks and larger TNW of LMSA adults were two exceptions to these general features.

The moderate variance of WCP chicks indicates an isotopic generalist population during the breeding period. Individual WCP chicks segregate by their feather isotopic signatures, thus indicating individual/pair specialization. This unexpected finding raises new questions about the summer biology of WCP. Our results indicate consistent foraging behaviour of adult individuals/pairs during chick moult (i.e. during the mid- to late- chick-rearing period), an issue that was rarely investigated in the past (Quillfeldt et al. 2008a, Woo et al. 2008). The linear and positive relationship between chick $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values suggests a mixing of two isotopically distinct sources (Fry 2006). Based on the known feeding ecology of WCP (Ridoux 1994, Catard et al. 2000), the two sources were likely to be Antarctic krill in high-Antarctic waters and various fish and squid in subantarctic waters, the two kinds of prey having lower and higher $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, respectively (Cherel et al. 2008a).

LMSA adults presented a very large inter-nesting TNW with a higher WIC than BIC, as illustrated by the high overlap among individual isotopic niches. LMSA were thus isotopic generalists both at the population and individual levels, and the method shed a new light about their feeding ecology during moult. The large range of $\delta^{13}\text{C}$ values show that LMSA dispersed widely, from the Antarctic to the Subantarctic Zones and, in rare cases, in the Subtropical Zone (one feather). Two main foraging areas were nevertheless primarily used, i.e. subantarctic waters (group 3 feathers) followed by high-Antarctic waters (group 1). Since latitudinal variation in baseline $\delta^{15}\text{N}$ level is relatively low in the Southern Ocean (Loureys et al. 2003), the large $\delta^{15}\text{N}$ difference between the two groups of LMSA feathers indicates feeding on different prey in the two foraging zones. Firstly, in Antarctica (group 1), birds fed most likely on Antarctic krill, their feather nitrogen isotopic value (8.2‰) being close to the



blood $\delta^{15}\text{N}$ ratio of Adélie penguins when they prey upon euphausiids (7.9‰, Cherel 2008). Secondly, LMSA fed on higher trophic level prey, most likely fish and squid, when they forage in northern subantarctic waters (group 3). A few LMSA feathers had intermediate isotopic signatures (group 2), suggesting either that some birds moulted in a latitudinal area intermediate between the high-Antarctic and Subantarctic Zones (hypothesis 1), or, alternatively, that feathers grew while the birds shifted from one zone to the other, thus integrating the two different environments (hypothesis 2). To test the two hypotheses, we measured the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of three different parts (proximal, medium and distal parts) of six body feathers from six individual birds. Five feathers showed low intra-feather $\delta^{13}\text{C}$ variances (<0.5‰), indicating that their growth period took place within a given water mass (four and one in the Subantarctic and Subtropical Zones, respectively). Isotopic variances within the remaining feather were much higher (1.9 and 2.9‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively), with the resulting average values being intermediate (-22.0 and 11.5‰) and identical to those of feather group 2. A hierarchical clustering analysis (Ward's method) classified the distal (oldest) part with feather group 1 and the median and proximal (youngest) parts with group 3 (Figure 3.3). Hence, the bird migrated from the Antarctic to the Subantarctic Zones and used the two well-defined isotopic moulting areas and diet, thus verifying hypothesis 2.

The moulting niche of LMSA illustrates well the utility of measuring the isotopic signature of several body feathers per bird in the case of isotopic generalist populations (Jaeger et al. 2009). The usual way of pooling several body feathers cannot provide information about one of the two contrasted moulting environments of LMSA, i.e. feeding on krill in Antarctica (Figure 3.3). The data also showed that using individual feathers can exhibit the same negative integrative aspect, but at a smaller time scale. From a practical point of view, individual body feathers depicted well the foraging behaviour of moulting LMSA, with group 2 (intermediate isotopic values that integrate the signature of the two habitats and diets) constituting no more than 10% of the total number of feathers. Hence, analyzing several whole body feathers for generalist populations is a good compromise to maximize ecological information, while minimizing the numbers of sampled birds and isotopic measurements (Jaeger et al. 2009). Future research needs to determine the timing and temporal extent of body feather moult during the inter-nesting period to facilitate interpretation of feather stable isotope ratios at a higher temporal resolution.



1.6. Acknowledgments

The authors thank Y. Perrot and G. Dorémus for collecting albatross and petrel feathers in the field, and G. Guillou for running stable isotope samples. The manuscript benefited from thoughtful comments by S. Oppel and three anonymous reviewers. The present work was supported financially and logistically by the program REMIGE – ANR Biodiversité 2005-011 (H. Weimerskirch), the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, programme no. 109, H. Weimerskirch) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).



2. Article 4 : Comparaisons de l'écologie alimentaire de grands procellariiformes à reproductions annuelle et biennale de différentes localités

A la différence du milieu terrestre, les variables physiques caractérisant les habitats des organismes marins ne présentent pas de brusques variations, mais varient de manière plus progressive. Les principales régions biogéographiques marines et la répartition des espèces sont ainsi principalement définies à partir des différentes masses d'eau. Dans l'océan Austral, la répartition des espèces est concentrique en fonction des isothermes circumpolaires (Mackintosh 1960). Les différences latitudinales de comportement alimentaire entre les différentes espèces d'oiseaux marins de l'océan Austral ont été étudiées de manière intensive alors que les différences de comportement alimentaire d'une même espèce dans différentes localités l'ont été beaucoup moins et en particulier chez les procellariiformes (Tremblay & Cherel 2003). L'océan Austral est pourtant divisé en trois secteurs (pacifique, indien et atlantique) qui présentent des conditions océanographiques physiques (Orsi 1995) et biologiques (Atkinson et al. 2004) différentes pouvant engendrer d'importantes variations de l'écologie alimentaire de ces populations d'oiseaux marins. Le premier objectif de cet article était donc de caractériser les niches isotopiques des principales espèces de grands procellariiformes de l'océan Austral pendant la période de reproduction et de repos sexuel et de comparer les niches isotopiques de ces espèces dans différentes localités de l'océan Austral. Ces différences de conditions océanographiques avec d'éventuelles conséquences sur l'écologie alimentaire d'oiseaux marins ont été utilisées pour caractériser les points communs entre les stratégies alimentaires mises en place par les espèces se reproduisant annuellement puis entre les espèces se reproduisant tous les deux ans. La finalité étant d'évaluer si l'existe une relation entre les conditions trophiques du milieu offertes pendant la période de repos sexuel et la fréquence de reproduction. Le deuxième objectif de cet article était donc de déterminer s'il existe des liens entre les comportements alimentaires des oiseaux pendant la période de repos sexuel et leur reproduction annuelle ou bisannuelle.

Des plumes de poussins et d'adultes de huit espèces de grands procellariiformes, cinq à reproduction bisannuelle (le grand albatros WA, les albatros de Tristan TA, d'Amsterdam AA, à tête grise GHA et fuligineux à dos clair LMSA) et trois à reproduction annuelle (les



albatros à sourcils noirs BBA et à bec jaune YNA et le pétrel à menton blanc WCP) se reproduisant dans quatre localités du secteur Indien de l'océan Austral (Crozet, Kerguelen, Amsterdam et Marion) et deux du secteur Atlantique (Gough et la Géorgie du Sud) ont été prélevées.

Les trois grands types de comportement alimentaire mis en évidence dans l'article 3 à l'échelle d'une localité (Crozet) peuvent être étendus à une plus large échelle spatiale (Figure 4.2). En période de reproduction, l'ensemble des espèces se nourrissent majoritairement dans la masse d'eau dans laquelle se trouve la colonie. Les espèces se reproduisant à Kerguelen, Marion, Crozet et en Géorgie du Sud alimentent leurs poussins principalement de proies pêchées dans l'océan Austral alors que celles se reproduisant à Gough et Amsterdam de proies de la zone subtropicale. En période de repos sexuel, il y a trois types de comportements, les oiseaux migrant en secteur océanique subtropical (WA), les oiseaux migrant en secteur néritique (WCP, YNA BBA) et les oiseaux « résidants » de l'océan Austral (LMSA et GHA).

Les variations de comportement alimentaire d'une espèce suivant les différentes localités de l'océan Austral sont faibles en période de repos sexuel (Figure 4.4) alors qu'elles sont plus importantes en période de reproduction (Figure 4.3). Les ratios isotopiques des plumes de poussins sont similaires quelle que soit la localité en secteur Indien, mais elles diffèrent avec ceux de la Géorgie du Sud. En secteur Indien, certaines espèces présentent des doubles stratégies, elles effectuent des trajets courts autour de la colonie et des trajets longs en Antarctique (*cf. article 3*). En Géorgie du Sud, ce type de comportement n'existe pas, les espèces effectuent exclusivement des trajets antarctiques ou exclusivement des trajets subantarctiques, ce qui est certainement lié à la proximité des masses d'eau antarctiques dans ce secteur. Enfin, trois espèces (BBA, GHA et WCP) présentent un chevauchement inhabituel de leur niche isotopique ce qui pourrait être lié à la super-abondance de krill autour de la Géorgie du Sud qui réduirait la compétition interspécifique en période estivale de reproduction (Phillips et al. 2005a). Il est enfin important de souligner que des espèces ayant des ratios isotopiques en carbone similaires pourraient toutefois présenter des ségrégations longitudinales de leur zone d'alimentation qui ne seraient pas révélées avec la méthode isotopique car les $\delta^{13}\text{C}$ ne varient pas avec la longitude (*cf. article 1*).

Enfin, en période de repos sexuel, la comparaison des niches isotopiques des différentes espèces bisannuelles puis des différentes espèces annuelles permet de révéler des caractéristiques trophiques similaires au sein de chaque groupe. Les premières muent dans des



secteurs océaniques alors que les secondes présentent des signatures isotopiques en carbone et en azote élevées qui sont typiques des eaux néritiques très productives où la disponibilité des proies est plus élevée. Des relectures de bague pour ces espèces ont en effet été réalisées sur les plateaux patagonien, sud africain et australien. En conclusion, les espèces annuelles migrent dans des secteurs productifs en comparaison des espèces biennales qui restent en domaine océanique où la disponibilité des proies est moindre. En période de repos sexuel, le gain énergétique par intervalle de temps est donc plus élevé chez les espèces à reproduction annuelle. L'énergie nécessaire tirée lors de cette période par les espèces annuelles pour recouvrir une bonne condition corporelle et remplacer une partie ou l'ensemble de son plumage se réalise dans un intervalle de temps suffisamment court pour permettre des épisodes de reproduction annuels.



En préparation

Annual or biennial breeding of large southern seabirds related to their inter-nesting isotopic niche

**Audrey Jaeger¹ • Sébastien Jaquemet² • Richard Phillips³ • Ross Wanless⁴ •
Pierre Richard⁵ • Yves Cherel¹**

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

² Laboratoire ECOMAR, Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151,
97715 Saint-Denis Cedex, Ile de La Réunion, France

³ British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross,
Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, United Kingdom

⁴ DST/NRF Centre of Excellence at the Percy FitzPatrick Institute, University of Cape
Town, Rondebosch 7701, South Africa

⁵ Laboratoire Littoral, Environnement et Sociétés, UMR 6250 du CNRS-Université de
La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France



2.1. Abstract

Large birds are particularly constrained to share time and energy between rearing a large chick during breeding and renew long flight feathers during inter-nesting. Some southern large Procellariiform have adopted an unusual strategy to negotiate these different life-history trade-offs, they defer their breeding every two years (biennial breeding). Surprisingly, other species with similar body size breed every year (annual breeding). We investigated the influence of inter-nesting foraging methods on the annual and biennial breeding thanks stable isotope analysis of feathers of eight southern large Procellariiform. In order to study the feeding ecology of these seabirds in different oceanographic contexts, each species was sampled in different breeding localities in the Indian and Atlantic sectors of the Southern Ocean. Three main year-round feeding strategies were highlighted, some species remain in the Southern Ocean during breeding and molt, and others are oceanic migrants or neritic migrants. Species present generally similar inter-nesting foraging methods in the different breeding localities studied, annual breeders move to areas of high food availability or feed on high trophic level prey although biennial breeders remain in oceanic water of lower food availability. In other words, some species take more time to molt and recover body condition and thus defer their breeding biennially although others forage in highly productive waters or upon highly energetic diet during inter-nesting and can breed annually.

Key words: albatross, molt, petrel, Southern Ocean, stable isotope



2.2. Introduction

Albatrosses and some petrels exhibit extremely low reproductive rates and long lives. They only lay one egg and rear one chick per year without laying a replacement egg if they fail. Some species are, moreover, biennial breeders, pairs brood one chick only every other year. Biennial breeding are unusual among animal species and several hypotheses were offered in explanations, it should be due to physiological or ecological constraints. As albatrosses were extremely large birds and growth to a larger size should require more time, the albatross chick rearing is very long. Long breeding season reduces the energetic recovering gap between raising one chick and returning to the colony the following season. This should impose breeding deferring. Although the relationship between bird size and breeding frequency have been demonstrated (Jouventin & Dobson 2002), large size and breeding duration alone was not sufficient to explain biennial breeding. Species with similar size or breeding season exhibit biennial and annual breeding (Weimerskirch et al. 1986, Ryan et al. 2007).

Another relationship has thus been established between the distance of feeding zone during the breeding season and breeding frequency (Jouventin & Dobson 2002). The cost of distant foraging trips during the breeding period substantially lower the body condition of parents after rearing, recovering their body condition might require biennial breeding (Jouventin & Dobson 2002). The inter-breeding season is also crucial in seabird biology (Barbraud & Weimerskirch 2003; Grosbois & Thompson 2005). It permits the restoration of a convenient body condition to a following successful reproductive event (Chastel et al. 1995) and the replacement of feathers necessary for maintenance of good flight, insulation, protection and communication (Stettenheim 1976). A third hypothesis may be, thus, that foraging methods and food availability could be important factors influencing the duration of the inter-breeding period and consequently the annual or biennial breeding (Weimerskirch et al. 1986; Ryan et al. 2007). This last assumption remains however largely untested principally due to the lack of information on inter-nesting feeding ecology.

The stable isotopic analysis of seabird feathers has become a powerful method to investigate the poorly known inter-nesting foraging ecology of adult seabirds (Cherel et al. 2000a, 2006; Quillfeldt et al. 2005). Stable carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $\delta^{15}\text{N}$) isotope ratios of consumers define their isotopic niche along two dimensions, with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values reflecting the consumers' foraging habitat and trophic position, respectively



(Newsome et al. 2007). Feather keratin is metabolically inert after synthesis, the isotopic composition of adult feathers reflects diet during moult (Hobson and Clark 1992a; Bearhop et al. 2002), which occurs primarily during the non-breeding period (Warham 1990, 1996; Bridge 2006). Breeding feeding ecology of southern seabirds was extensively studied compared to inter-nesting. Chick feather stable isotopic ratios reflecting parent breeding feeding ecology (Jaeger et al. in revision a), they were used as control of isotopic values of adult feather to help their interpretation. Our main aim is thus thank the stable isotopic analysis of adult feathers to compare foraging methods of annual and biennial breeders during the inter-nesting period.

We thus examined the adult and chick feather isotopic ratios of three annual breeders, the white-chinned petrel (WCP, *Procellaria aequinoctialis*), and the yellow-nosed (YNA, *Thalassarche chlororhynchos*) and black-browed (BBA, *Diomedea melanophris*) albatrosses, and of three biennial breeders, the light-mantled sooty (LMSA, *Phoebetria palpebrata*), the grey-headed (GHA, *Thalassarche chrysostoma*) and the complex of wandering albatrosses (wandering albatross WA, *Diomedea exulans exulans*; amsterdam albatross AA, *D. exulans amsterdamsis*; and tristan albatross TA, *D. exulans dabbenena*). The oceanic features as position of fronts (Orsi 1995) and food availability (Atkinson et al. 2003) are very different between breeding localities of the Southern Ocean particularly among Atlantic and Indian sectors. As this might impact the feeding ecology of seabirds (Weimerskirch et al. 1986), annual and biennial breeders were studied in six different breeding localities in the Indian (Amsterdam, Crozet, Kerguelen, Marion islands) and Atlantic Southern Ocean (Gough Island and South Georgia).

The different objectives of the present study is thus to (1) characterize isotopic niches during breeding and inter-nesting period of six southern large Procellariiforms focusing on the poorly-known latter event, (2) study potential isotopic niche variations of these species between different breeding localities and (3) regard the influence of inter-nesting foraging methods on annual and biennial breeding.



2.3. Materials and Methods

Field study was carried out on six southern islands, Marion (47°S, 37°E), Crozet (46°S, 51°E), Kerguelen (49°S, 70°E) and Amsterdam (37°S, 77°E) in the Indian Southern Ocean and South Georgia (54°S, 38°W) and Gough (40°S, 9°W) in the Atlantic Southern Ocean (Figure 4.1). The Southern Ocean was characterized by three frontal structures delineated four water masses. South of the Polar Front (PF) was termed Antarctic zone (AZ); between the PF and the Subantarctic Front (SAF) was termed polar frontal zone (PFZ); between the SAF and the Subtropical Front (STF) was termed subantarctic zone (SAZ); north of the STF was termed subtropical zone (STZ) (Figure 4.1, Park & Gambéroni 1997). The Southern Ocean is defined as the ocean south of the Subtropical Front (Orsi 1995). Amsterdam and Gough islands are characterized by subtropical flora and fauna although four other islands are subantarctic.

Six body feathers were sampled randomly on the bird back from 3 to 21 randomly chosen individuals for each group of chicks and breeding adults (Table 4.1). Body feathers were preferred because their isotopic composition was not significantly different from that of wing feathers in breeding albatrosses, being thus a safe alternative to flight feathers whose collection impairs the birds' flying ability (Jaeger et al. 2009). Chick feathers were sampled at the end of the chick-rearing period during the 2005-2006 breeding event for Gough and Marion islands and during the 2004-2005 breeding event for all other localities. Adult feathers were sampled during the 2005-2006 breeding event (October-May) except LMSA from Kerguelen sampled during the 2007-2008 austral summer (December 2007).

Following Jaeger et al. (2009), adult feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variations were used to define inter-nesting specialization on habitat and diet, respectively. Isotopic measurements were first made on a single whole adult body feather per bird to define isotopic specialist populations (low trophic niche width, TNW) from isotopic generalist populations (high TNW), TNW being simply the variance among all feathers of a species (Bolnick et al. 2003).

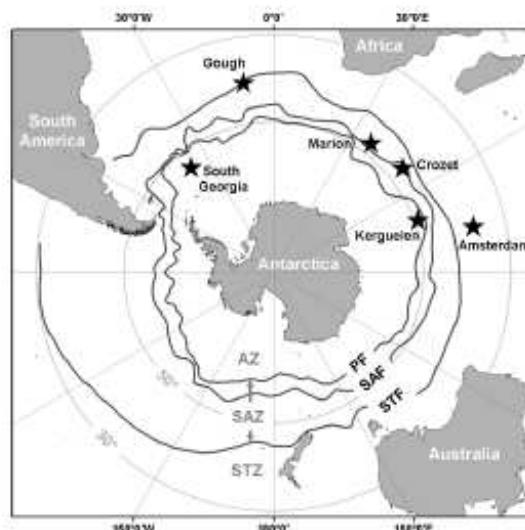


Figure 4.1 Map showing the location of albatross and petrel breeding localities studied and main Southern Ocean oceanic structures: STF, Subtropical Front; SAF, Subantarctic Front; PF, Polar Front; STZ, Subtropical Zone; SAZ, Subantarctic Zone; AZ, Antarctic Zone.



In a second step and for generalist populations only, measurements on three additional adult feathers per bird were used to delineate individual specialists (low within-individual component, WIC; high between-individual component, BIC) from individual generalists (high WIC, low BIC). WIC is the average variance of four individual feathers and BIC the variation among means of four individual feathers. The relative degree of individual specialization was subsequently measured as the proportion of TNW explained by within-individual variation, WIC/TNW (WIC/TNW varies from 0 [maximum variation among individual] to 1 [no variation among individuals]; Bolnick et al. 2003). As chick body feathers grow during an unknown but probably a restricted period (second part of chick-rearing period) than adults, intra-individual variances of chick body feather might be low ($WIC \approx 0$). Analysing three others chick body feather should thus induce incomparable TNW, WIC or BIC values. TNW were thus measured only on adult feathers.

Prior to isotopic analysis, feathers were cleaned of surface lipids and contaminants using a 2:1 chloroform:methanol solution during 2 min following by two successive methanol rinses. Each whole body feather was air dried and reduced in small pieces. Sub-samples were then weighed (~0.4 mg) with a microbalance, packed in tin containers, and nitrogen and carbon isotope ratios were determined by a continuous flow mass spectrometer (Micromass Isoprime) coupled to an elemental analyser (Euro Vector EA 3024). Results are presented in the usual δ notation relative to PeeDee Belemnite and atmospheric N₂ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicate measurement errors < 0.15‰ and < 0.20‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. To help interpretation of the $\delta^{13}\text{C}$ values of the wide-ranging Procellariiforms, isoscapes defined by Jaeger et al. (in revision b) were used (Figure 4.2). All data were analyzed statistically using Matlab (7.0). Values are mean \pm SD.

2.4. Results

Breeding and inter-nesting isotopic niches

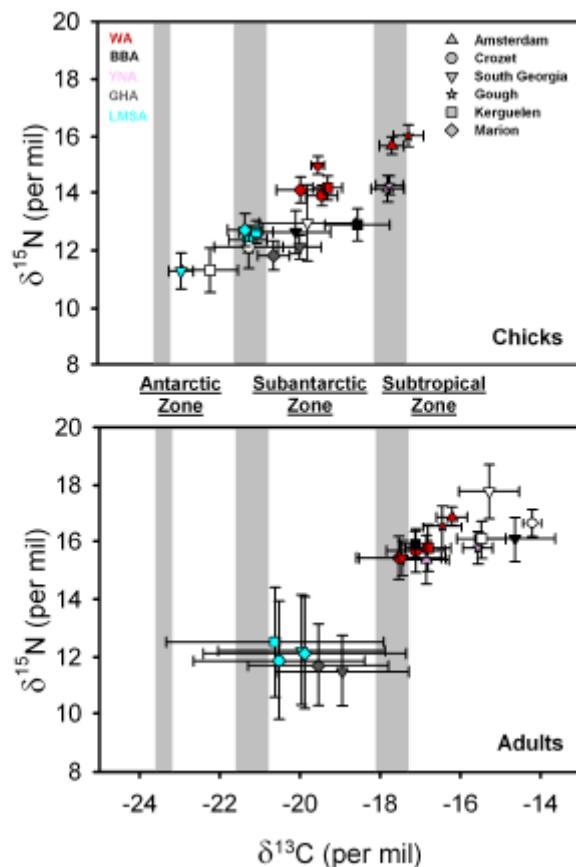
Hierarchical cluster analysis (Ward's method) performed on carbon and nitrogen isotopic ratios of chick feathers defined seven distinct isotopic niches among 19 seabird populations during breeding (Figure 4.2 upper panel, MANOVA, $P < 0.0001$). Five groups presented distinct carbon isotopic ratios (Figure 4.3, Tukey multiple comparison tests, all $P \leq$



0.0001) and four groups distinct nitrogen isotopic ratios (Tukey multiple comparison tests, all $P \leq 0.0001$), first AA and TA, second all WA and YNA populations, third WCP from Kerguelen and LMSA from South Georgia and fourth all other populations. Hierarchical cluster analysis (Ward's method) on adult feather isotopic ratios defined five distinct isotopic niches during inter-breeding (Figure 4.2 lower panel, MANOVA, $P < 0.0001$). Three groups presented distinct carbon isotopic ratios (Figure 4.4, Tukey multiple comparison tests, all $P \leq 0.0001$) and three groups had distinct carbon isotopic ratios (Tukey multiple comparison tests, all $P \leq 0.017$), first GHA and LMSA populations, second WCP from South Georgia and third all other populations.

Seasonal variations in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values within each species showed contrasting patterns (Figure 4.2). LMSA and GHA feather isotopic signatures of adults and chicks were not significantly different (t -test, all $P \geq 0.056$) except LMSA from South Georgia (t -test, $P = 0.001$ for $\delta^{13}\text{C}$), while they differed greatly for the other species (t -test, all $P \leq 0.001$).

Figure 4.2 Stable carbon and nitrogen isotope values of chick and adult body feathers of large Procellariiform species from six southern breeding localities. Chick feathers (upper panel) and adult feathers (lower panel) show the species isotopic niches during the breeding and inter-nesting periods, respectively. Estimated foraging zones are indicated between the two panels. They were described with isoscapes (Jaeger et al. in revision b), grey lines represent the isoscapes $\delta^{13}\text{C}$ standard deviations. Abbreviations: WA, wandering albatross complex; BBA, black-browed albatross; YNA, yellow-nosed albatrosses; GHA, grey-headed albatross; LMSA, light-mantled sooty albatross; WCP, white-chinned petrel. Values are mean \pm SD



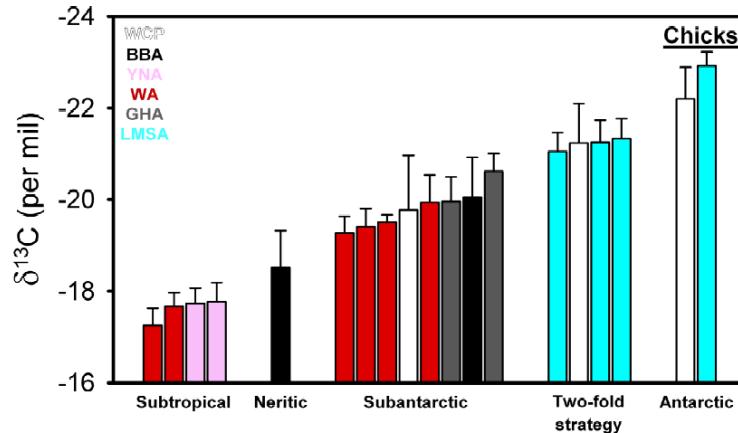


Figure 4.3 Histogram of stable carbon isotope values of chick body feathers of large Procellariiform species from six southern breeding localities regrouping along their breeding feeding areas. Abbreviations: WA, wandering albatross complex; BBA, black-browed albatross; YNA, yellow-nosed albatrosses; GHA, grey-headed albatross, LMSA, light-mantled sooty albatross; WCP, white-chinned petrel.

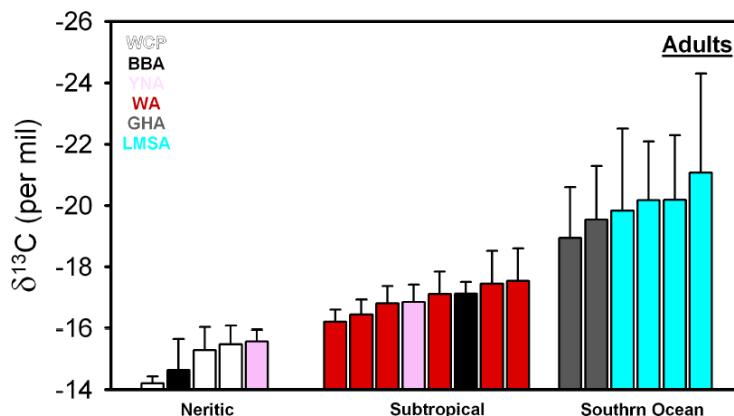


Figure 4.4 Histogram of stable carbon isotope values of chick body feathers of large Procellariiform species from six southern breeding localities regrouping along the duration of their inter-nesting feeding areas. Abbreviations: WA, wandering albatross complex; BBA, black-browed albatross; YNA, yellow-nosed albatrosses; GHA, grey-headed albatross, LMSA, light-mantled sooty albatross; WCP, white-chinned petrel.

Variances in adult feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were used as proxies of the species TNW during inter-nesting. Two important features arose considering TNW of chicks and adults of albatrosses and petrels (Table 4.1 & 4.2). First, TNW was generally low ($\leq 1.1\text{\textperthousand}$). Second, two exceptions were the very large TNW of LMSA and GHA adults from all breeding localities. Following our two-step protocol (Jaeger et al. 2009), isotopic signatures of three additional body feathers (for a total of four feathers per individual) were measured only on GHA adults to measure their WIC and BIC (Table 4.3), individual specialization of LMSA being already studied at Crozet (Jaeger et al. in revision a).



Table 4.1 Stable carbon isotopic ratios (‰, upper values) and trophic niche width (TNW, ‰, lower values) of body feathers of six large Procellariiforms from six southern breeding localities. Values of stable carbon isotopic ratios in the same lines not sharing a common superscript letter are significantly different ($P < 0.05$). Values are mean \pm SD (sample size).

Species	Status	South Georgia	Kerguelen	Crozet	Marion	Amsterdam	Gough
Wandering albatross	Chicks	-19.5 \pm 0.2 (10) ^{a,b}	-19.3 \pm 0.4 (15) ^a	-19.4 \pm 0.4 (21) ^a	-19.9 \pm 0.6 (12) ^b		
	Adults	-17.4 \pm 1.1 (10) ^a 1.1	-16.8 \pm 0.6 (12) ^a 0.3	-17.1 \pm 0.7 (12) ^a 0.5	-17.5 \pm 1.0 (12) ^a 0.9		
Amsterdam albatross	Chicks					-17.7 \pm 0.3 (16)	
	Adults					-16.2 \pm 0.4 (15) 0.1	
Tristan albatross	Chicks						-17.2 \pm 0.4 (12)
	Adults						-16.4 \pm 0.5 (12) 0.2
Light-mantled sooty albatross	Chicks	-22.9 \pm 0.3 (10) ^a	-21.0 \pm 0.4 (15) ^b	-21.3 \pm 0.5 (10) ^b	-21.3 \pm 0.5 (7) ^b		
	Adults	-20.0 \pm 2.1 (5) ^a 4.1	-20.6 \pm 2.7 (10) ^a 9.9	-20.5 \pm 2.1 (10) ^a 3.9	-19.9 \pm 2.5 (7) ^a 6.9		
Grey-headed albatross	Chicks	-20.0 \pm 0.6 (10) ^a			-20.6 \pm 0.4 (12) ^b		
	Adults	-18.9 \pm 1.7 (10) ^a 2.7			-19.5 \pm 1.8 (11) ^a 3.1		
Black-browed albatross	Chicks	-20.1 \pm 0.8 (10) ^a	-18.5 \pm 0.8 (18) ^b				
	Adults	-14.6 \pm 0.9 (10) ^a 0.8	-17.1 \pm 1.0 (13) ^b 1.0				
White-chinned petrel	Chicks	-19.8 \pm 0.8 (3) ^a	-22.2 \pm 0.7 (14) ^b	-21.2 \pm 0.8 (10) ^c			
	Adults	-15.3 \pm 0.8 (10) ^a 0.5	-15.5 \pm 0.7 (14) ^a 0.5	-14.2 \pm 0.2 (10) ^b 0.1			
Yellow-nosed albatross	Chicks					-17.8 \pm 0.4 (12) ^a	-17.7 \pm 0.3 (14) ^a
	Adults					-16.9 \pm 0.6 (10) ^a 0.3	-15.6 \pm 0.4 (12) ^b 0.1

Table 4.2 Stable nitrogen isotopic ratios (‰, upper values) and trophic niche width (TNW, ‰, lower values) of body feathers of six large Procellariiforms from six southern breeding localities. Values of stable carbon isotopic ratios in the same lines not sharing a common superscript letter are significantly different ($P < 0.05$). Values are mean \pm SD (sample size).

Species	Status	South Georgia	Kerguelen	Crozet	Marion	Amsterdam	Gough
Wandering albatross	Chicks	15.0 \pm 0.3 (10) ^a	14.2 \pm 0.4 (15) ^b	13.9 \pm 0.3 (21) ^b	14.1 \pm 0.4 (12) ^b		
	Adults	15.4 \pm 0.6 (10) ^a 0.3	15.8 \pm 0.8 (12) ^a 0.5	15.7 \pm 0.7 (12) ^a 0.5	15.4 \pm 0.7 (12) ^a 0.5		
Amsterdam albatross	Chicks					15.7 \pm 0.3 (16)	
	Adults					16.9 \pm 0.3 (15) 0.1	
Tristan albatross	Chicks						16.0 \pm 0.4 (12)
	Adults						16.5 \pm 0.7 (12) 0.5
Light-mantled sooty albatross	Chicks	11.3 \pm 0.6 (10) ^a	12.6 \pm 0.4 (15) ^b	12.4 \pm 0.4 (10) ^b	12.7 \pm 0.7 (7) ^b		
	Adults	12.2 \pm 1.9 (5) ^a 3.1	12.5 \pm 1.9 (10) ^a 5.2	11.9 \pm 2.1 (10) ^a 3.6	12.1 \pm 2.0 (7) ^a 3.9		
Grey-headed albatross	Chicks	12.1 \pm 0.4 (10) ^a			11.8 \pm 0.5 (12) ^a		
	Adults	11.5 \pm 1.2 (10) ^a 1.5			11.7 \pm 1.4 (11) ^a 2.0		
Black-browed albatross	Chicks	12.6 \pm 0.7 (10) ^a	12.9 \pm 0.5 (18) ^a				
	Adults	16.1 \pm 0.8 (10) ^a 0.5	15.8 \pm 0.6 (13) ^a 0.3				
White-chinned petrel	Chicks	12.9 \pm 1.0 (3) ^a	11.3 \pm 0.7 (14) ^b	12.2 \pm 0.7 (10) ^a			
	Adults	17.8 \pm 1.0 (10) ^a 0.9	16.1 \pm 0.7 (14) ^b 0.4	16.7 \pm 0.5 (10) ^b 0.2			
Yellow-nosed albatross	Chicks					14.1 \pm 0.4 (12) ^a	14.2 \pm 0.3 (14) ^a
	Adults					15.4 \pm 0.9 (10) ^a 0.7	15.8 \pm 0.5 (12) ^a 0.3



Table 4.3 Trophic niche width (TNW, ‰) and its within-individual component (WIC, ‰) and between individual component (BIC, ‰) for both stable carbon and nitrogen isotopic values of feathers from two generalist population albatross species (see text for calculation).

Species	N	TNW (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	WIC (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	BIC (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	WIC / TNW ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)
Light-mantled sooty albatross					
Crozet	10	3.9 / 3.6	2.6 / 2.1	1.3 / 1.5	0.7 / 0.6
Grey-headed albatross					
South Georgia	10	2.7 / 1.5	1.4 / 1.3	1.3 / 0.2	0.5 / 0.8
Marion	11	3.1 / 2.0	1.5 / 1.3	1.6 / 0.7	0.5 / 0.6

Species isotopic niche variation between localities and between annual and biennial breeder

For biennial and annual breeders, tow-way ANOVAs were used to study the effects of species and breeding localities on chick and adult $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. Firstly, during both breeding and inter-nesting periods, species had a significant effect on biennial and annual breeder $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (tow-way ANOVA, all $P \leq 0.008$). Secondly, localities did not affect carbon and nitrogen isotopic values of biennial breeders during both seasons (tow-way ANOVA, all $P \geq 0.572$) although they significantly affected carbon and nitrogen values of annual breeders during both the breeding and inter-nesting periods (tow-way ANOVA, all $P \leq 0.042$).

2.5. Discussion

Feather isotopic ratios of chick and adult seabirds were used to investigate inter-population variations of species isotopic niches and to examine relations between annual or biennial species and their inter-nesting isotopic niches. Firstly, breeding and inter-nesting isotopic niches were detailed for each species in different localities. Secondly, potential differences in feeding ecology of species between breeding localities were investigated. Thirdly, isotopic niches and feeding methods of biennial and annual breeders were compared.

Breeding isotopic niches

During breeding, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values defined different foraging areas and trophic levels thus allowing characterization of distinct isotopic niches for species. The first segregating mechanism operates at the spatial scale. Using latitudinal variations in $\delta^{13}\text{C}$



values of marine organisms in the Southern Hemisphere (Cherel & Hobson 2007, Jaeger et al. in revision b), data indicated that species used five distinct carbon isotopic sectors corresponding to four main feeding areas: oceanic subtropical, subantarctic and antarctic waters, and neritic waters (Figure 4.3). Firstly, subtropical species (YNA and AA/TA) fed their chicks with prey caught in oceanic subtropical water. Secondly, there is one neritic feeder. BBA from Kerguelen showed $\delta^{13}\text{C}$ values typical of Kerguelen shelf waters (author's unpublished data); previous isotopic study had already characterized this habitat (Cherel et al. 2000a). Thirdly, most species fed on subantarctic prey between the STF and PF, that concerned all GHA and WA populations, and BBA and WCP from South Georgia. Fourthly, $\delta^{13}\text{C}$ of LMSA from South Georgia and WCP from Kerguelen indicated main Antarctic feeding grounds. Fifth, LMSA from Indian southern localities and WCP from Crozet exhibited intermediate values between Antarctic and subantarctic water that could indicate polar front feeding. These species are, however, known to perform a two-fold strategy, they both fed in Antarctic during long trips and in subantarctic waters during short trips (Weimerskirch 1998, Catard et al. 2000). Chick feather isotopic values integrated therefore both foraging areas and exhibited intermediate values.

Breeding foraging habitats of southern Procellariiforms were extensively studied compared to inter-nesting period. Although chick feather isotopic values integrate the feeding ecology of pairs when they feed for their offspring and thus potentially differ to adult isotopic niche, chick carbon isotopic values are in agreement with previous tracking studies of adults during the chick-rearing period. Subtropical species (YNA, AA and TA) foraged in subtropical waters at the vicinity of the subtropical front (Cuthbert et al. 2005, Pinaud & Weimerskirch 2007). BBA fed on the Kerguelen shelf (Cherel et al. 2000b). Most species fed in sub-antarctic waters, GHA from Marion and South Georgia (Nel et al. 2001, Xavier et al. 2003), all WA populations (Weimerskirch et al. 1993, Prince et al. 1998, Nel et al. 2002, Pinaud & Weimerskirch 2007), BBA and WCP from South Georgia (Prince et al. 1998, Phillips et al. 2006). Finally in our seabird population samples, two fed mainly in Antarctic waters during chick rearing, LMSA from South Georgia and WCP from Kerguelen (Phillips et al. 2005a, Peron et al. unpublished data).

The second mechanism during breeding operates through resource partitioning, with WA/TA/AA feeding at a higher trophic level than other albatrosses and petrel. Accordingly, WA chicks are mainly fed with large squids (Cherel & Klages 1998), while other seabird species food is mostly composed of smaller squids and fish (Cherel & Klages 1998.) that have



lower nitrogen signatures. Although they had higher $\delta^{15}\text{N}$ values, TA/AA and YNA must feed on similar trophic level to WA and other mollymawks, respectively. These differences were due to higher $\delta^{15}\text{N}$ baseline level in warmer subtropical waters when compared to subantarctic waters (Quillfeldt et al. 2005).

Inter-breeding isotopic niches

During inter-nesting, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of adult feathers indicated that seabirds also exhibited various foraging areas and trophic levels. Firstly, stable carbon isotopic ratios characterized three main feeding areas, Southern Ocean, and subtropical and neritic waters. First, all WA populations fed in subtropical waters similarly to BBA from Kerguelen and YNA from Amsterdam. Second, all WCP populations, YNA from Gough and BBA from South Georgia exhibited high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, suggesting foraging in productive neritic waters marked by high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ baseline levels. Band recoveries of WCP from Crozet (Weimerskirch et al. 1985) and BBA from South Georgia (Tickell 1967) showed that they visit the Benguela upwelling system in winter, and their carbon signature was identical to that of Cape gannets that forage over the South African shelf (Jaquemet & McQuaid 2008). YNA from Gough and WCP from Kerguelen have similar carbon and nitrogen isotopic values to South Georgian BBA, they thus must feed also around South African shelf in the Benguela upwelling system. By contrast, WCP from South Georgia have distinct isotopic niche suggesting a distinct inter-nesting foraging habitat. They fed also on neritic waters but around the Patagonian shelf (Phillips et al. 2006). Third, all LMSA and GHA populations remain in the Southern Ocean during inter-nesting that is in agreement with a previous study using geolocators on South Georgian GHA (Croxall et al. 2005). They presented however large variances in isotopic values that supposed intra-specific variation in foraging areas. LMSA from Crozet were, indeed, isotopic generalists both at the population and individual levels. Birds use two well-defined isotopic moulting areas and diet, they feed in Antarctic zone mainly upon Antarctic krill and in subantarctic zone upon fish and squid (Jaeger et al. in revision a). The large variance of other LMSA populations suggested similar inter-nesting feeding behaviour at South Georgia, Kerguelen and Marion. The isotopic values of three additional body feathers (for a total of four feathers per individual) were therefore measured and WIC, BIC, WIC/TNW were calculated for GHA (Table 4.3) according to Jaeger et al. (2009). GHA adults presented a very large inter-nesting TNW and WIC suggesting, as for



LMSA, that both populations and individuals are isotopic generalists. GHA individuals remain mainly in subantarctic zone and visited also antarctic and subtropical waters.

Secondly, nitrogen isotopic values are difficult to compare among systems because there is considerable variation among water masses in the $\delta^{15}\text{N}$ of the base of the food web from which organisms draw their nitrogen (Post 2002). We thus studied nitrogen values in each system defined by carbon values. First, as adult feather LMSA and GHA had similar $\delta^{15}\text{N}$ values than their chick feathers, they fed on a mix of fish, squid and crustaceans similarly to the breeding season. Second, WA have similar values to chick of AA/TA, they thus fed as during breeding on a high trophic level (mainly of squids) on subtropical water during inter-nesting. Surprisingly, adults of BBA from Kerguelen and YNA from Amsterdam have also similar values to chick of AA/TA suggesting that they have a higher $\delta^{15}\text{N}$ during inter-nesting than breeding. There are two possible explanations (1) BBA from Kerguelen and YNA from Amsterdam fed on a higher trophic level during inter-nesting or (2) they fed on a distinct water mass than WA with similar $\delta^{13}\text{C}$ values but different $\delta^{15}\text{N}$ baseline levels suggesting productive neritic water. As all species presented low seasonal variations of their trophic level, we preferred the second hypothesis. Moreover, banding recoveries of BBA from Kerguelen and YNA from Amsterdam were exclusively made along australian coast; these two albatross populations must thus fed on prey caught in australian neritic water. Adult of AA and TA exhibit unexpected higher nitrogen value than WA. As they have also higher carbon isotopic ratios, they probably fed in a different system with different isotopic baseline levels. Due to the lack of isoscapes (spatial variation pattern of isotopic ratios) in lower latitudes, it was difficult to conclude about their inter-nesting diet or foraging habitat. They probably showed low seasonal variations of their trophic level as their closely related species (WA) and fed on high trophic level during the inter-nesting period but concerning their foraging habitat, they could feed in lower latitude than WA or visit neritic waters. Further investigations are required. Third, differences among South African and Patagonian shelf migrants did not reveal major changes of seabird trophic level but also different isotopic baseline. Inter-nesting WCP around southern Brazil (probably breeding at South Georgia) fed on a mix of squid and fish (Colabuono & Vooren 2007). WCP, YNA from Gough and BBA from South Georgia may show low seasonal variations of their trophic level, they probably feed on a mix of fish and squid as breeding event.

In conclusion, comparison of chick and adult carbon isotopic ratios within each species confirmed three different year-round strategies recently defining (Jaeger et al. in revision a).



“Southern Ocean resident” species (LMSA and GHA) forage predominantly all year long within the limits of the Southern Ocean. Most species however migrate north of the Subtropical Front, with the “oceanic migrants” (WA, TA, AA) foraging predominantly in oceanic subtropical waters and visiting occasionally coastal water, and the “neritic migrants” (WCP, BBA, YNA) primarily wintering over productive shelf waters. Although it is difficult to compare $\delta^{15}\text{N}$ in various systems with different nitrogen isotopic ratio at the base of their food web, most species show low seasonal variations of their trophic level.

Species isotopic niches among breeding localities

During breeding, each species exhibits low variations of their isotopic niche between breeding localities, they generally feed in similar water masses and upon similar trophic level. Some differences appeared, however, among Indian colonies and South Georgia. Seabirds (WCP and LMSA) from South Georgia did not present a two-fold strategy as Indian seabirds certainly due to closely Antarctic and shelf waters compared to Indian southern localities. Moreover, there is an overlap of South Georgian seabird (BBA, WCP and GHA) isotopic niches. A possible explanation is the reduction of inter-specific competition due to the superabundance of krill in the Atlantic Southern Ocean region compared to Indian sector (Atkinson et al. 2003). During inter-nesting, WA, LMSA, GHA present similar isotopic niche whatever the breeding localities although WCP, YNA and BBA present distinct isotopic niche but all suggest neritic water foraging. Although species in different breeding localities present low differences in their isotopic niches, they may be present different foraging areas. They feed in same water masses (i.e. in similar latitudes) but may present longitudinal segregation of their foraging areas because spatial distributions of carbon isotopic ratios show no longitudinal variations (Cherel & Hobson 2007).

Comparison of annual and biennial breeder feeding ecologies

A basic determinant of fitness entails the allocation of resources among various activities involved in survival and reproduction. Competition among these activities for limited resources such as time or energy gives rise to life-history tradeoffs, wherein investment in one activity occurs only at the expense of another (Stearns 1992). Two such activities that play an important role in all avian life histories are breeding and molt (King



1974), they are consequently rarely concomitant (Payne 1972). For large birds as albatrosses, constraints to share time and energy between these two activities are greater because growth to a larger size and replacement of long feathers take more time and energy. The breeding period of albatross and petrels of the Southern Ocean is thus very long and reduce the crucial inter-nesting time where they molt and recover a convenient body condition to a following successful reproductive event. Some large seabird species exhibit thus biennial breeding to deal with these constraints but others with similar size and similar duration of their breeding period nest annually. Inter-nesting foraging methods were thus tested as a possible explanation of differences between these both strategies. The inter-nesting foraging methods among annual and biennial breeders of this study present, indeed, some correspondences. All biennial breeders (LMSA, GHA, WA, AA and TA) forage mainly in oceanic waters although all annual breeders molt in neritic productive waters where availability of prey is higher. There are two exceptions of this general trend BBA from Kerguelen and YNA from Amsterdam, they forage in subtropical waters but on high trophic level preys that probably produce a high gain of energy for these small species of albatrosses. Species of the wandering albatross complex feed at a similar trophic level but biennial breeding may be imposed due to their larger size and long chick rearing period. In conclusion, southern large procellariiforms of this study present different ways of negotiating their major life-history trade-offs. Some species take more time to molt and recover body condition and thus defer their breeding biennially although others forage in highly productive waters or on highly energetic diet during inter-nesting and breed annually.

2.6. Acknowledgments

The authors thank M. Authier, Y. Charbonnier, L. Denonfoux, G. Dorémus, B. Gangloff, S. Mortreux, Y. Perrot and J-B. Thiebot for collecting albatross and petrel feathers in the field. Great thanks to G. Guillou and L. Jouassard for running stable isotope samples. The present work was supported financially and logistically by the program REMIGE – ANR Biodiversité 2005-011 (H. Weimerskirch), the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, programme no. 109, H. Weimerskirch).



C- Article 5 : variations à long terme de l'écologie alimentaire des manchots de l'océan Austral

Les isotopes du carbone et de l'azote des tissus de prédateurs servent classiquement à étudier leurs zones d'alimentation et leur niveau trophique (Newsome et al. 2007). La méthode isotopique a également récemment été appliquée sur les tissus des prédateurs conservés dans les musées afin d'évaluer les variations à long terme de leur écologie alimentaire mais aussi afin d'élucider les causes sous-jacentes aux variations de leurs populations (Hirons et al. 2001, Becker & Beissinger 2006, Hilton et al. 2006). Les ratios isotopiques en carbone des tissus de prédateurs sont, en effet, également considérés comme indicateurs du niveau de productivité primaire de leur milieu (Schell 2000). La vitesse de croissance phytoplanctonique et donc la productivité primaire (plus le milieu est productif plus les cellules phytoplanctoniques croissent vite) sont corrélées à leur $\delta^{13}\text{C}$ (Laws et al. 1995), ces variations se répercuteraient le long du réseau trophique sur les $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de prédateurs. Néanmoins, à notre connaissance, la relation entre niveau de productivité primaire et les $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de prédateurs n'avait jamais encore été testée. **Le premier objectif de cette étude était d'étudier la relation entre ratios isotopiques en carbone des plumes d'oiseaux et le niveau de productivité primaire de leur zone d'alimentation en utilisant la chlorophylle a de surface mesurée par satellite comme « proxy ».**

Les nouvelles et anciennes plumes de manchots vivants ont été récupérées pendant le cycle de mue de 2007 afin d'obtenir, pour les mêmes individus, la signature isotopique de leurs tissus sur deux années consécutives (2006 et 2007). La chlorophylle a de surface en 2006 et 2007 a pu ainsi être comparée aux ratios isotopiques en carbone des plumes de manchots de ces deux années. **Il apparaît une corrélation entre la chlorophylle a de surface et les ratios isotopiques en carbone des tissus de manchots** (Figure 5.1) ce qui validerait le postulat utilisé jusqu'à présent.

De profondes modifications (« régime shift ») des températures de l'air et des tailles de populations de prédateurs de l'océan Austral dans les années 70 ont été dégagées (Weimerskirch et al. 2003). **Le second objectif de cet article consistait à mettre en évidence de possibles liens biologiques entre les variations écosystémiques et les fluctuations démographiques des oiseaux marins de l'océan Austral observées dans les années 70 grâce à la méthode isotopique.** Les isotopes du carbone ont ainsi été utilisés



comme indicateurs d'éventuelles modifications de la productivité primaire du milieu (Schell 2000) et ceux de l'azote d'indicateurs d'éventuelles modifications du niveau trophique des proies consommées, signes de profonds changements écosystémiques de la composition faunistique d'un système (Norris et al. 2007). Des plumes de sept espèces de manchots, décrivant trois zones biogéographiques (antarctique, subantarctique et subtropicale), ont ainsi été prélevées sur d'anciens spécimens conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et ont été comparées aux plumes récoltées en 2007 sur les individus vivants.

Les prélèvements historiques de manchots ne sont pas réguliers dans le temps, quelques prélèvements ont eu lieu dans les années 1900 et l'essentiel dans les années 50 et 70. Les ratios isotopiques n'ayant donc pu être analysés comme des séries temporelles classiques, quatre groupes d'années ont été réalisés : 1900 qui est un lot contrôle avant tout réchauffement climatique, 1950 avant le régime shift, 1970 pendant ce régime et 2000 après ce régime. Les ratios isotopiques de ces groupes ont ensuite été comparés grâce à des analyses de variance. Les ratios isotopiques du carbone atmosphérique et dissous dans l'océan ayant évolués au cours du temps (effet Suess et de solubilité), des facteurs de correction ont été appliqués aux ratios isotopiques de carbone des plumes de manchots (Hilton et al. 2006). L'évolution à long terme des $\delta^{13}\text{C}$ des plumes de manchots et donc de la productivité primaire est variable selon les régions biogéographiques considérées. **Pendant le régime shift, en secteurs subantarctique et subtropical, la productivité primaire était inférieure à celle des années 1900 et actuelles (Figure 5.2), alors qu'en secteur antarctique aucune tendance temporelle des $\delta^{13}\text{C}$ n'est décelable.** Par opposition, aucune tendance générale des $\delta^{15}\text{N}$ n'a été mise en évidence. Seuls les manchots empereurs et les gorfous macaroni se nourrissent actuellement sur des proies d'un niveau trophique inférieur.

La plupart des populations de manchots de l'océan Austral, hormis le manchot royal, sont en déclin (Cooper 2003, Weimerskirch et al. 2003). En secteur Indien, les plus fortes variations ont eu lieu dans les années 70 (Weimerskirch et al. 2003). Le déclin des espèces subantarctiques et subtropicales pourrait être relié à une diminution de la production primaire qui aurait réduit la disponibilité de leur proie et donc la capacité de l'écosystème à soutenir de fortes populations de prédateurs. Le déclin des populations antarctiques ne peut, en revanche être relié à une diminution de la productivité primaire, d'autres mécanismes environnementaux sont à tester. Il pourrait, par exemple, être également lié une diminution de la disponibilité des proies (krill) mais plutôt en relation à une réduction de l'étendue de glace de mer en hiver (Barbraud & Weimerskirch 2001b).



Ecology, soumis

Isotopic investigation of contemporary and historic changes in penguin trophic niches and carrying capacity of the Southern Indian Ocean

Audrey Jaeger • Yves Cherel

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



1. Abstract

A temperature-defined regime shift occurred in the 1970s in the southern Indian Ocean, with simultaneous severe decreases in many predator populations. We tested a possible biological link between the regime shift and predator declines by measuring historical and contemporary feather isotopic signatures of seven penguin species with contrasted foraging strategies and inhabiting a large latitudinal range. We first showed that contemporary penguin isotopic variations and surface chlorophyll a concentration were positively correlated, thus allowing us to use historical predator $\delta^{13}\text{C}$ values to track temporal changes in the ecosystem carrying capacity. Having controlled for the Suess effect and for increase CO_2 in seawater, $\delta^{13}\text{C}$ values of Antarctic penguins did not change over time, while $\delta^{13}\text{C}$ values of subantarctic and subtropical species were lower in the 1970s. The data therefore suggest that a decrease in ecosystem carrying capacity was a likely contributor to the decline of subtropical and subantarctic (but not Antarctic) penguins that occurred in the 1970s. Feather $\delta^{15}\text{N}$ values did not show a consistent temporal trend among species, suggesting species-specific dietary changes rather than ecosystem-scale factors. Lower feather $\delta^{15}\text{N}$ values in the 2000s indicate that emperor and macaroni penguins recently fed less on fish and more on crustaceans, thus inducing a decrease in the nutritional quality of their food. The study illustrates the utility of the isotopic method to help disentangling among multi-factors affecting predator populations and it highlights the need of developing long-term tissue sampling and data bases on isotopic signature of key marine organisms.

Keywords: climate change, predators, museum specimens, primary productivity, stable isotopes, Southern Ocean



2. Introduction

The warming of Earth's climate since the 1970s has been at a rate greater than at any other time in the last thousand years, producing sharp biological and ecological consequences (Walther et al. 2002). Biodiversity is currently being lost at unprecedented rates due to human activities and climate change, with ~25% of mammals and ~12% of birds being globally threatened (Baillie et al. 2004). Sphenisciformes and Procellariiforms are among the world's most endangered orders of birds (Baillie et al. 2004), with many penguin, petrel and albatross populations declining in the Southern Ocean over the last decades (Croxall et al. 1998; Weimerskirch et al. 2003; Delord et al. 2008). Concurrent temporal variations of different seabird populations suggest common underlying driving causes. For example, population changes of top predators coincided with an atmospheric temperature-defined regime shift in the 1970s in the southern Indian Ocean. The exact causes of the population changes remain unknown, because of the lack of long-term data sets on oceanic physical and biological parameters during that period. However, an ecosystemic rather than species-specific explanation was hypothesized, because many species with contrasted foraging ecology (diving and flying predators) and living at different localities (from subtropical to Antarctic waters) were similarly affected (Weimerskirch et al. 2003).

Since the 1980s, the isotopic signature of seabird tissues has become a powerful tool to investigate their ecological niches along two dimensions, with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values reflecting the consumers' foraging habitat and trophic level, respectively (Newsome et al. 2007). Isotopic analysis of feathers has been extensively used to investigate the ecology of birds, the basic underlying principle being that the isotopic composition of feathers reflects feeding ecology during moult because keratin is metabolically inert after synthesis (Rubenstein & Hobson 2004). Since feathers can be safely collected on both live birds and museum specimens, feather isotopic signatures were consequently used to depict long-term changes in birds' feeding ecology and relationships with past and present environmental changes (Thompson et al. 1995; Chamberlain et al. 2005; Becker & Beissinger 2006). In the marine environment, $\delta^{13}\text{C}$ values of predators were also used as a proxy for ecosystem primary productivity (carrying capacity; Schell 2000), thus allowing investigating long-term ecosystemic changes using museum specimens (Hirons et al. 2001; Hobson et al. 2004; Hilton et al. 2006). However, a major (never tested) assumption was that $\delta^{13}\text{C}$ values of predators reflect marine productivity and not changes in their foraging habitats.



The first methodological aim of the present work was to test this assumption by sampling penguin feathers during two consecutive moults to relate their inter-annual differences in $\delta^{13}\text{C}$ values to inter-annual changes in surface chlorophyll a (Chl a) concentration (a proxy of primary productivity in the pelagic ecosystem; Moore & Abbott 2000; Behrenfeld et al. 2006). The second aim was to test the hypothesis of a change in the carrying capacity of the pelagic ecosystem of the southern Indian Ocean in response to the 1970s-regime shift by using feather isotopic signature of different penguin species. In agreement with an ecosystemic explanation, we expected a common isotopic pattern among species when compared samples collected before, during and after the regime shift. For doing this, we sampled archived museum specimens (historical records) together with living animals in the field (contemporary records). We focused on adult penguins for several practical and ecological reasons:

1. Unlike large procellariiforms and penguin chicks, specimens of adult penguins are relatively numerous in museums (Hilton et al. 2006).
2. Adult penguins moult immediately before or after breeding, during the productive austral summer *sensus lato*, and not during the less productive austral winter as most flying birds do.
3. Moult is the most critical period of the penguin cycle, because energetic constraints preclude them moulting at sea (Cherel et al. 1994). Penguins entirely renew their plumage while fasting on land. Consequently, their feather isotopic signature reflects the penguin isotopic niche during a well-defined temporal and spatial window (Cherel et al. 2005a), i.e. the restricted pre-moult feeding period during which they cannot disperse over wide marine areas.
4. Penguin species have contrasted foraging strategies and they live from Antarctica to the subtropics (e.g. Cherel et al. 2007, Cherel 2008). Their $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures reflect the latitudinal and inshore-offshore $\delta^{13}\text{C}$ baseline levels occurring in the Southern Ocean (Cherel & Hobson 2007). Concurrent sampling of different species living in different marine environments therefore make penguins ideal models to trace ecosystemic changes at various spatial scales.



3. Materials and Methods

3.1. Feather samples

Field study was conducted on the seven penguin species inhabiting the Terres Australes et Antarctiques Françaises: the emperor (EP, *Aptenodytes forsteri*) and Adélie (AP, *Pygoscelis adeliae*) penguins breeding in Adélie Land (Antarctica, 66°4'S, 140°0'E); the king (KP, *Aptenodytes patagonicus*), gentoo (GP, *Pygoscelis papua*), macaroni (MP, *Eudyptes chrysolophus*) and southern rockhopper (SRP, *Eudyptes chrysocome filholi*) penguins breeding at Possession Island (Crozet archipelago, 46° S, 52° E); and the northern rockhopper penguin (NRP, *Eudyptes moseleyi*) breeding at Amsterdam island (37°5'S, 77°3'E). Amsterdam Island is located north of the Subtropical Front in the Subtropical Zone, and Crozet Islands lay between the Subtropical and Polar Fronts within the Subantarctic Zone *sensus lato* (Park & Gambéroni 1997).

Contemporary feather samples were collected on moulting adult penguins. Penguin moult involves two distinct processes, new feather synthesis and old feather loss that overlap in mid-moult (Cherel et al. 1994). New and old feathers were therefore collected from the same individuals to investigate potential inter-annual changes in feather isotopic signature. Old and new feathers refer to moults that occurred during the 2005-2006 and 2006-2007 austral summers (here called 2006 and 2007), respectively. Since EP moults in remote icy areas, they were sampled during the 2007 breeding (not moulting) period. Historical feather samples (from 1875 to 1977) were obtained from specimens held in the ornithological collection of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris (France).

3.2. Stable isotope analysis

Prior to isotopic analysis, the tip (oldest part) of each feather was cut and discarded, because feather synthesis begins at sea and the use of dietary inputs vs. endogenous reserves influence feather $\delta^{15}\text{N}$ values (Cherel et al. 2005a). Following Jaeger et al. (2009), feathers were cleaned of surface lipids and contaminants using a 2:1 chloroform:methanol solution during 2 min following by two successive methanol rinses. They were then air dried and cut into small pooled fragments. Sub-samples were weighed (~0.4 mg) with a microbalance, packed in tin containers, and nitrogen and carbon isotope ratios were subsequently determined



by a continuous flow mass spectrometer (Micromass Isoprime) coupled to an elemental analyser (Euro Vector EA 3024). Results are presented in the usual δ notation relative to PeeDee Belemnite and atmospheric N₂ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicate measurement errors < 0.15‰ and < 0.20‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

3.3. Data analysis

Differences in the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of penguin feathers over the short term (2006 and 2007) were assessed using paired *t*-tests, because data followed Gaussian distributions (Table 5.1). A possible effect of ecosystem carrying capacity on penguin $\delta^{13}\text{C}$ values was tested by looking at surface Chl a concentrations measured by satellite and provided by NASA (<http://reason.gsfc.nasa.gov/Giovanni/>) during both 2006 and 2007. For each year, Chl a concentration data were extracted and averaged from a square centred on the islands (10° longitude per 10° latitude) and for a period of two months before the moulting period. The correlation between inter-annual differences in $\delta^{13}\text{C}$ and Chl a was subsequently assessed using a Spearman's correlation test (Figure 5.1).

In our long-term analysis using historical samples, the raw $\delta^{13}\text{C}$ values of penguin feathers were adjusted following Hilton et al. (2006) to take into account the two effects due to the increase in atmospheric CO₂ in response to human fossil fuel burning. Firstly, the resulting increase of aqueous CO₂ increases in turn phytoplankton fractionation, thus reducing its $\delta^{13}\text{C}$ isotopic values (Rau et al. 1992). Secondly, fossil carbon introduced into the atmosphere has a lower $\delta^{13}\text{C}$ than background carbon, thus inducing an accelerating decrease in $\delta^{13}\text{C}$ in the biosphere (the Suess effect; Keeling 1979). No correction factors were used in the short-term analysis, because calculated $\delta^{13}\text{C}$ change between 2006 and 2007 due to both Suess and aqueous CO₂ increasing effects was negligible (~0.01‰).

Historical samples were not regularly collected over time, with most of the penguins sampled in the 1950s and 1970s, a few in the 1900s and none between those years. Samples were therefore pooled in 4 groups of years: 1900s, 1950s, 1970s and 2000s (Tables 5.2 & 5.3). There were no significant trends within those groups (Pearson's correlations, all $p > 0.05$), except for feather NRP $\delta^{13}\text{C}$ values that decreased in the 1970s ($p = 0.004$). Non-parametric analyses of variances were subsequently performed to evaluate long-term changes in penguin $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values.



4. Results

4.1. Short-term isotopic variations

All penguin species, but one (SRP) showed distinct inter-annual moulting isotopic niches (Table 5.1). Depending on species, $\delta^{13}\text{C}$ values were 0.1-1.3‰ higher in 2007 than in 2006. Surface Chl a concentration was also 5-19% higher in 2007 than in 2006 in the different water masses of the southern Indian Ocean (from high-Antarctica to the subtropics), as indicated by the positive differences in Chl a concentration between 2007 and 2006. Interestingly, inter-annual differences in penguin feather $\delta^{13}\text{C}$ values were positively correlated with inter-annual differences in surface Chl a concentration (Figure 5.1).

Feather $\delta^{15}\text{N}$ values of three penguin species (AP, GP and NRP) were significantly ~1‰ higher in 2007 than in 2006, while the three remaining species (KP, MP and SRP) did not show any significant inter-annual differences in their feather nitrogen signatures (Table 5.1).

Table 5.1 Feather isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ values are not corrected by Suess and phytoplankton fractionation effects) of seven penguin species in 2006 and 2007. P values correspond to paired t -tests performed between the two years. Values are mean \pm SD.

N per year	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
	2006	2007	p value	2006	2007	p value	
Emperor penguin	17	-	-23.1 \pm 0.3	-	-	12.1 \pm 0.3	-
Adélie penguin	10	-24.1 \pm 0.4	-23.4 \pm 0.4	0.001	9.6 \pm 0.6	10.7 \pm 0.6	< 0.0001
King penguin	12	-22.0 \pm 0.5	-20.7 \pm 0.6	0.0001	11.4 \pm 0.3	11.3 \pm 0.5	0.557
Gentoo penguin	12	-19.5 \pm 0.5	-19.1 \pm 0.2	0.002	10.4 \pm 1	11.3 \pm 0.9	0.0001
Macaroni penguin	12	-21.4 \pm 0.3	-21.1 \pm 0.3	0.006	9.8 \pm 0.3	9.7 \pm 0.3	0.720
Southern rockhopper penguin	12	-21.2 \pm 0.3	-21.1 \pm 0.2	0.110	9.2 \pm 0.4	8.9 \pm 0.4	0.099
Northern rockhopper penguin	12	-18.4 \pm 0.3	-17.9 \pm 0.2	0.0002	10.3 \pm 0.3	11.3 \pm 0.4	< 0.0001

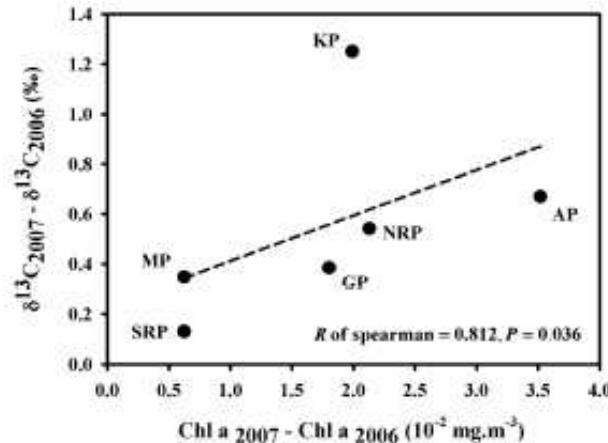


Figure 5.1 Spearman correlation between inter-annual differences in feather $\delta^{13}\text{C}$ values and inter-annual differences in sea-surface Chl a (see text for details) for each penguin species ($N = 6$). Abbreviations: AP: Adélie penguin; GP: gentoo penguin; KP: king penguin; MP: macaroni penguin; NRP and SRP: northern and southern rockhopper penguins, respectively.



4.2. Long-term isotopic variations

Corrected feather $\delta^{13}\text{C}$ values of subtropical (NRP) and three subantarctic species (GP, MP, SRP) had lower feather $\delta^{13}\text{C}$ values in the 1970s than in the 2000s (Table 5.2; Kolmogorov-Smirnov tests, both $p < 0.005$; multiple comparison tests of mean ranks, $p = 0.004$ and 0.001 , respectively). Older historical NRP samples (1900s) showed higher $\delta^{13}\text{C}$ values than in 1970s (multiple comparison tests of mean ranks, $p = 0.003$) and no significant differences with contemporary (2000s) samples (Multiple comparison tests of mean ranks, $p = 1.000$). For SRP, only two samples were available in 1900s but they confirmed latest analyses. In contrast, the two Antarctic species (EP and AP) and KP did not show significant temporal changes between 1950s and 2000s (EP and AP: multiple comparison tests of mean ranks, $p > 0.5$; KP: Kolmogorov-Smirnov test, $p = 0.100$).

In order to perform a global analysis including all subantarctic and subtropical species, we calculated $\delta^{13}\text{C}$ anomalies from $\delta^{13}\text{C}$ values, i.e. the mean feather $\delta^{13}\text{C}$ value was subtracted from each $\delta^{13}\text{C}$ value for a given penguin species. Latitudinal effect on $\delta^{13}\text{C}$ value (Cherel & Hobson 2007) was consequently blurred and all species can be compared in a single analysis (Figure 5.2). $\delta^{13}\text{C}$ anomalies in 1970s are significantly lower than anomalies in 1900s and 2000s (Multiple comparison tests of mean ranks, $p < 0.0001$) but 1900s and 2000s anomalies are not different ($p = 0.162$).

Historical feather $\delta^{15}\text{N}$ values were significant higher than contemporary samples for EP (in 1950s and 1970s) and MP (in 1970s) penguins (EP: multiple comparison tests of mean ranks, $p = 0.049, 0.016$ and 0.042 ; MP: Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0.025$). The five other penguin species did not present significant changes in their feather $\delta^{15}\text{N}$ values over time (statistics not shown; Table 5.3).

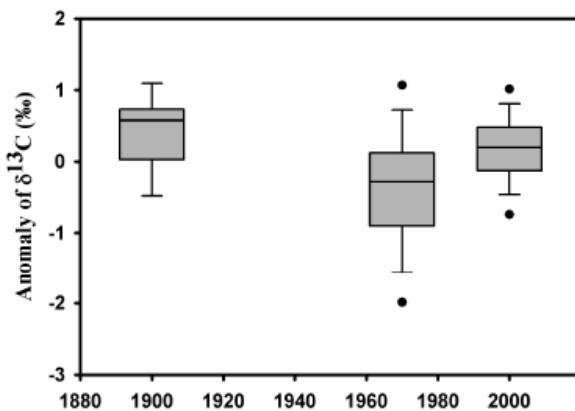


Figure 5.2 Long-term trend in feather $\delta^{13}\text{C}$ anomalies. Anomalies were calculated independently for each subantarctic and subtropical penguin species ($N = 5$). In 1970s, $\delta^{13}\text{C}$ anomalies were significantly lower than 1900s and 2000s ($p < 0.0001$).



Table 5.2 Historical (1900s, 1950s, 1970s) and contemporary (2000s) carbon isotopic signatures of penguins. Feather $\delta^{13}\text{C}$ values are corrected by Suess and phytoplankton fractionation effects. Values in the same line not sharing a common superscript letter are significantly different ($p < 0.05$; see text). Values are mean \pm SD.

	1900s		1950s		1970s		2000s	
	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)						
Emperor penguin			11	-23.1 \pm 0.4 ^a	3	-23.2 \pm 0.2 ^a	17	-22.9 \pm 0.3 ^a
Adélie penguin			5	-24.2 \pm 0.4 ^a	3	-23.9 \pm 1.1 ^a	22	-23.6 \pm 0.5 ^a
King penguin					16	-20.5 \pm 0.6 ^a	24	-20.7 \pm 0.9 ^a
Gentoo penguin					12	-19.2 \pm 1.2 ^b	24	-18.5 \pm 0.4 ^a
Macaroni penguin					18	-20.8 \pm 0.6 ^b	24	-20.5 \pm 0.4 ^a
Southern rockhopper penguin	2	-20.4 and -19.8			19	-20.9 \pm 0.5 ^b	54	-20.5 \pm 0.4 ^a
Northern rockhopper penguin	8	-17.4 \pm 0.6 ^a	2	-18.3 and -17.8	12	-18.9 \pm 1.0 ^b	54	-17.6 \pm 0.5 ^a

Table 5.3 Historical (1900s, 1950s, 1970s) and contemporary (2000s) nitrogen isotopic signatures of penguin feathers. Values in the same line not sharing a common superscript letter are significantly different ($p < 0.05$; see text). Values are mean \pm SD.

	1900s		1950s		1970s		2000s	
	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)						
Emperor penguin			11	12.6 \pm 0.5 ^b	3	13.0 \pm 0.3 ^b	17	12.1 \pm 0.3 ^a
Adélie penguin			5	10.1 \pm 1.6 ^a	3	10.5 \pm 1.3 ^a	22	10.1 \pm 0.8 ^a
King penguin					16	11.5 \pm 0.4 ^a	24	11.3 \pm 0.4 ^a
Gentoo penguin					12	10.9 \pm 1.0 ^a	24	10.8 \pm 1.0 ^a
Macaroni penguin					18	10.2 \pm 0.7 ^b	24	9.8 \pm 0.3 ^a
Southern rockhopper penguin	2	10.9 and 10.7			19	9.2 \pm 0.6 ^a	54	9.0 \pm 0.5 ^a
Northern rockhopper penguin	8	10.6 \pm 0.9 ^a	2	11.2 and 10.3	12	11.1 \pm 0.6 ^a	54	11.0 \pm 0.5 ^a

5. Discussion

In a first methodological step, we investigated short-term (contemporary) isotopic variations of penguin feathers and showed for the first time that changes in consumer $\delta^{13}\text{C}$ values is linked to changes in the carrying capacity of the ecosystem. In a second exploratory step, historical changes in penguin isotopic niche was investigated and the relationship relating penguin $\delta^{13}\text{C}$ values to ecosystem productivity used to depict long-term trends in the pelagic ecosystem of the southern Indian Ocean.

5.1. Short-term isotopic variations

Little is known about the penguin biology during the pre-moult period, because birds spend 2-3 weeks away at sea to build up energy reserves, hence, the use of indirect methods to investigate their feeding ecology at this time (Raclot et al. 1998; Tierney et al. 2008). Overall, the isotopic niches of moulting penguins agree well with previous blood isotopic investigations and birds' foraging areas and diets during the breeding period. Species



differences in feather $\delta^{13}\text{C}$ values reflect the oceanic $\delta^{13}\text{C}$ latitudinal gradient at the base of the food web. The low $\delta^{13}\text{C}$ values of EP and AP, intermediate values of KP, MP and SRP, and high value of NRP are representative of Antarctic, subantarctic and subtropical waters, respectively (Cherel & Hobson 2007). Otherwise, the high carbon signature of GP is related to its coastal habits, and thus illustrates the inshore-offshore gradient in organisms $\delta^{13}\text{C}$ values (Cherel & Hobson 2007). Species differences in feather $\delta^{15}\text{N}$ values reflect mainly their dietary habits, with EP, KP and GP preying primarily upon fish, and thus higher in the food web than AP, MP and SRP that feed on both fish and crustaceans (Cherel et al. 2007; Cherel 2008). Finally, the high nitrogen signature of NRP results from the higher $\delta^{15}\text{N}$ value characterizing the baseline level in warm oceanic waters (Cherel & Hobson 2007).

Carbon and nitrogen isotopic signatures of penguin feathers presented substantial inter-annual variations. Such short-term variations were rarely investigated and they were generally interpreted in terms of changes in the birds' feeding ecology (Tierney et al. 2008). However, feather $\delta^{13}\text{C}$ values of all the six penguin species showed the same trend, thus strongly suggesting a broad-scale explanation rather than species-specific changes in foraging habitats. Indeed, surface Chl *a* concentration was higher in 2007 than in 2006 over a large latitudinal gradient that includes high-Antarctic, subantarctic and subtropical waters, thus indicating that the carrying capacity of the southern Indian Ocean was higher in 2007 than in 2006. A major finding of the present work is that the inter-annual differences in penguin feather $\delta^{13}\text{C}$ values and surface Chl *a* concentration were positively correlated. Phytoplankton carbon fractionation is an inverse function of cell growth rate. Hence, as phytoplankton grows more rapidly, its $\delta^{13}\text{C}$ values increases (Laws et al. 1995). Since any change affecting the carbon isotopic baseline level is subsequently carried out throughout the food web (Cherel & Hobson 2007), $\delta^{13}\text{C}$ values of top predators have been used as bio-indicators of ecosystem productivity (Schell 2000). Our data reinforces this approach by suggesting a causal link between $\delta^{13}\text{C}$ values of top predators and productivity of the pelagic ecosystem. We think that the alternate explanation, i.e. inter-annual changes in penguin foraging locations, can be rejected for two reasons. Firstly and as already underlined, the same trend in feather $\delta^{13}\text{C}$ values was found in all species that span a large geographical range. Secondly, penguins are constrained in the vicinity of their colonies during the pre-moulting foraging period, because they moult ashore afterwards. Penguin $\delta^{13}\text{C}$ values were therefore subsequently used to monitor the carrying capacity of the southern Indian Ocean over the last century.



5.2. Long-term isotopic variations

The Southern Indian Ocean was marked by a temperature regime shift in the 1970s associated with population changes of predators, including penguins. Air temperatures increased between the mid 1960s and mid 1980s at various localities, including Adélie Land, Crozet and Amsterdam Islands (Weimerskirch et al. 2003). In the present work, penguin historical collection was not continuous over the last decades, but feather isotopic data illustrate key time-periods, with sampling in the 1970s reflecting the dynamic period of temperature decrease, while older (1900s and 1950s) and contemporary (2000s) samples correspond to the pre- and post- regime shift periods, respectively. Overall, isotopic niches of penguins did not change drastically over time, and segregating mechanisms operating in historical times are the same than those operating today (Cherel et al. 2007; Cherel 2008; this study). Some consistent isotopic changes were however depicted and they can be related either to broad geographical areas ($\delta^{13}\text{C}$) or species ($\delta^{15}\text{N}$).

A main finding of the present work is that, overall, feather $\delta^{13}\text{C}$ values of Antarctic penguins did not change over time, while the carbon isotopic signature of subantarctic and subtropical species presented lower values in the 1970s. Such consistent changes over species and localities indicate an ecosystemic explanation rather than temporal changes in penguin foraging habitats. Feather $\delta^{13}\text{C}$ values of EP and AP were not significantly different in 1950s, 1970s and 2000s, suggesting no major changes in the carrying capacity of high-Antarctic waters in the vicinity of Adélie Land over the last decades. In the same way, feather $\delta^{13}\text{C}$ values of the Polar Front forager KP (Charrassin & Bost 2001) were not statistically different in 1970s and 2000s, indicating no major changes in the productivity of Polar Front waters at this time. By contrast, historical and contemporary penguin $\delta^{13}\text{C}$ values suggest a lower carrying capacity of the pelagic ecosystem in both subantarctic (Crozet) and subtropical (Amsterdam) waters in the 1970s when compared to older and present times. Such a trend was also observed from feather $\delta^{13}\text{C}$ values of SRP from Kerguelen Islands, i.e. another subantarctic locality from the southern Indian Ocean (Hilton et al. 2006).

To our knowledge, no information is available on changes in primary productivity of the southern Indian Ocean over the last decades. At a large spatial scale, surface Chl a concentration decreased by 10% when comparing historical satellite record (1979-1986) and the present (1997-2002) in “Antarctica” (south of 30°S; Gregg et al. 2003). All the localities investigated in the present work are included in this too large “Antarctic” area including



subtropical, subantarctic and truly Antarctic waters from the three major oceans. Consequently, some discrepancies at smaller spatial scales can be expected. Indeed, large regional changes in surface Chl *a* associated with climate change were recently described along the Antarctic Peninsula between the same two periods (Montes-Hugo et al. 2009). Using predator $\delta^{13}\text{C}$ values as a proxy of ecosystem carrying capacity, our data highlight such differences at medium spatial scales, with no temporal changes in high-Antarctica, and primary productivity variations in subantarctic and subtropical waters of the Indian Ocean.

Two penguin species (EP and MP) showed long-term temporal changes in their feather $\delta^{15}\text{N}$ values, and inter-annual variations were also observed between the 2006 and 2007 feather nitrogen isotopic signatures (AP, GP and NRP). Feather $\delta^{15}\text{N}$ changes were species-specific, suggesting temporal variations in penguin diet rather than in ecosystem baseline $\delta^{15}\text{N}$ levels. Short-term $\delta^{15}\text{N}$ changes were previously observed in AP. They were interpreted as varying proportions of fish and krill in their diet, with the higher $\delta^{15}\text{N}$ value of fish over krill inducing a corresponding increase in predator $\delta^{15}\text{N}$ signature (Cherel 2008; Tierney et al. 2008). Our data therefore suggest that EP and MP fed less on fish and more on crustaceans in 2000s than in historical times. This proportional change is likely to induce a decrease in the nutritional quality of the diet, because fatty fish is the best food for penguins (Gailey-Phipps & Sladen 1982). In turn, poor food quality induces deleterious demographic consequences for penguins (Van Heezik & Davis), including MP, whose fledging mass is positively related to the proportion of fish in the diet (Cooper 2003).

Most penguin populations of the southern Indian Ocean decreased over the last decades (Cooper 2003; Weimerskirch et al. 2003). At Amsterdam, Crozet and Adélie Land, the most significant population changes occurred during the temperature regime shift that was more marked in the subtropical and subantarctic sites than in Antarctica (Weimerskirch et al. 2003). Accordingly, feather $\delta^{13}\text{C}$ values of subantarctic and subtropical (but not Antarctic) species were lower in the 1970s, suggesting a lower carrying capacity of the pelagic ecosystem at this time. Within that context, how to explain the population decreases of Antarctic penguins? Warming in the 1970s was associated with a regional transient decrease in sea ice extent (Barbraud & Weimerskirch 2001a), which is known to negatively impact the population of Antarctic krill, a keystone organism in the pelagic food web (Nicol 2006). Since AP feeds mainly on krill and EP on krill-eating prey (Cherel 2008), lower krill biomass is the likely explanation of the declines in penguin populations in Adélie land. Overall, the study therefore suggests that a lower secondary productivity, and thus a decrease in food availability, was the



main driving force explaining penguin population declines in various localities of the southern Indian Ocean during the regime shift. In contrast to other penguins, KP increased its population at Crozet (and elsewhere) at this time, probably a long-term response from the cessation of past exploitation during the nineteenth century (Delord et al. 2004). Feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of KP did not show temporal variations, suggesting neither species-specific nor ecosystemic change during the study period for this highly specialized penguin that forages on myctophid fish at the Polar Front (Cherel et al. 1993; Charrassin & Bost 2001).

The decrease in ecosystem productivity infer from penguin isotopic data was probably also involved in population changes of pinnipeds, albatrosses and petrels that occurred during the regime shift (Weimerskirch et al. 2003). However, more work is needed before extrapolating an ecosystemic explanation to procellariiforms, because firstly they are very wide-ranging organisms when compared to penguins, and secondly their populations are not only impacted by climatic changes, but also by anthropogenic factors, such as positive and negative effects due to fisheries (Rolland et al. 2008).

In conclusion, temporal changes in penguin feather $\delta^{13}\text{C}$ values indicate a transient decreasing carrying capacity of subtropical and subantarctic pelagic waters in the Indian Ocean in the 1970s. This lower primary productivity (and its associated coupling to consumers) may explain declines in the number of top predators occurring at that time. The study illustrates the usefulness of the isotopic tool to help disentangling among multi-factors affecting predator populations. It highlights the need of investigating several species spanning broad geographic areas, and the utility of developing long-term tissue sampling and data bases on isotopic signature of key marine organisms.

6. Acknowledgments

The authors thank S. Blanc, G. Dorémus, A. Jacquet, H. Mahéo, N. Mignot, and J-B. Thiébot for their help collecting contemporary penguin feathers in the field and L. Joassard for running stable isotope analysis. We are indebted to E. Pasquet and J. Cuisin for permission to collect historical penguin feathers from the specimens of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris. We are grateful to D. Thompson and G. Hilton for providing some isotopic data of southern and northern rockhopper penguins. The present work was supported financially and logistically by the program REMIGE-ANR Biodiversité 2005-011 (H.



Weimerskirch), the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, programme no. 109, H. Weimerskirch) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF).



D- Etudes annexes

1. Ségrégation des niches trophiques de deux espèces jumelles : cas des albatros fuligineux

1.1. Introduction

Les espèces jumelles ont toujours attiré l'attention des scientifiques car elles représentent les stades ultimes des mécanismes de spéciation et permettent ainsi de mieux appréhender les éléments évolutifs qui contrôlent la diversité spécifique des écosystèmes. L'avifaune de l'océan Austral compte de nombreux cas d'espèces jumelles (Watson 1975). La plupart d'entre elles présentent des ségrégations spatiales de leur habitat, les grands albatros, par exemple, se reproduisent dans des localités subantarctiques alors que l'albatros d'Amsterdam ou de Tristan dans des localités subtropicales, respectivement de l'océan Indien et de l'océan Pacifique. Ce mécanisme de spéciation péripatique est le plus courant, un petit nombre d'individus fonde une nouvelle population en marge de l'aire de répartition de l'espèce d'origine qui évolue en une nouvelle espèce. Cependant, quelques espèces se reproduisent en sympatrie dans certaines localités de l'océan Austral, comme les pétrels géants subantarctique (NGP) et antarctique (SGP), ou les albatros fuligineux à dos clair (LMSA) et à dos sombre (SA). Selon le principe d'exclusion compétitive, deux espèces sympatiques ne peuvent présenter la même niche trophique (Hardin 1960). Les espèces jumelles doivent donc présenter au moins un mécanisme de ségrégation parmi les trois dimensions principales de la niche trophique (temporelle, aire d'alimentation ou régime alimentaire). La dimension temporelle réduit les compétitions inter-spécifiques chez les pétrels géants, NRP se reproduisant un mois avant SRP (Hunter 1987), alors que le cycle de vie des albatros fuligineux est quasiment similaire (Berruti 1979). Ces derniers doivent donc présenter des différences de leur écologie alimentaire en période de reproduction et de repos sexuel. Il apparaît, effectivement, des ségrégations latitudinales de leur aire d'alimentation en période de reproduction (Cooper & Klages 1995), malheureusement aucune étude à ce jour n'a encore étudié les différences alimentaires des deux espèces d'albatros fuligineux en dehors de cette période. **L'objectif de cette étude était donc d'utiliser la méthode isotopique pour étudier les mécanismes de ségrégation trophique de ces deux espèces jumelles en période de**



repos sexuel. Les ratios isotopiques de plumes de poussins et d'adultes de SA et LMSA ont donc été mesurés dans des localités où ils se reproduisent en sympatrie (Crozet, Marion) et en allopatrie (Géorgie du Sud, Kerguelen, Amsterdam et Gough).

1.2. Résultats et discussion

En période de reproduction, les deux espèces d'albatros fuligineux présentent des niches isotopiques distinctes quelles que soient les localités de nidification (Figure 8 a, test post-hoc de Tukey, tous $P < 0.0001$), les LMSA se nourrissent plus au sud que les SA et/ou aux dépens de proies de niveau trophique inférieur. La population atlantique de LMSA (Géorgie du Sud) effectue, en effet, majoritairement des trajets antarctiques pour nourrir ces poussins et les populations de l'océan Indien effectuent des trajets courts subantarctiques autour de la colonie et des trajets longs antarctiques (*cf.* article 4). Les SA présentent des signatures isotopiques en carbone typiques des eaux subantarctiques (Crozet, Gough, Marion) ou subtropicales (Amsterdam). Les SA ont, de plus, des niveaux trophiques supérieurs au LMSA. Ces résultats pourraient être liés au fait que les SA mangent plus de céphalopodes (Cooper & Klages 1995) ou plus de carcasses d'oiseaux (Ridoux 1994) qui ont des niveaux trophiques supérieurs aux crustacés et poissons que mangent les LMSA.

En période de repos sexuel, toutes les populations de LMSA se nourrissent dans les

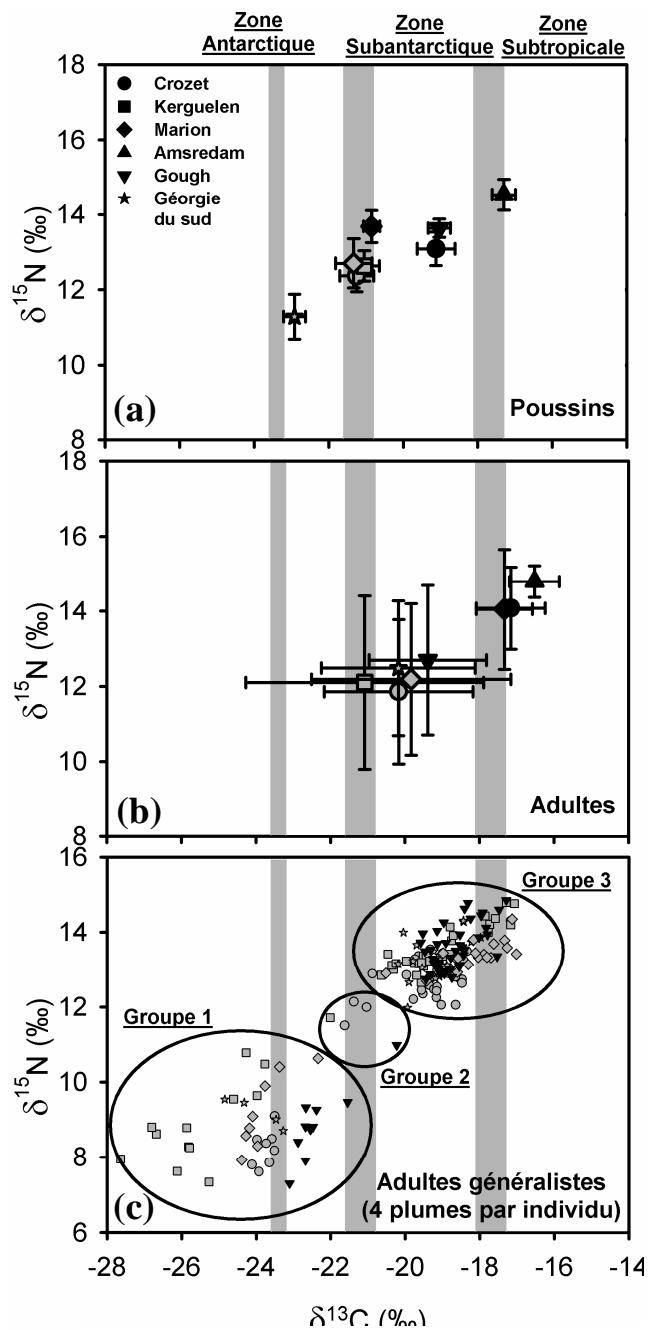


Figure 8 Moyenne et écart type des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des plumes de (a) poussins et (b) adultes et (c) $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des plumes de populations isotopiquement généralistes de SA (noir) et LMSA (gris) de six localités de l'océan Austral (symboles différents).



eaux de l'océan Austral alors que les populations de SA préfèrent les eaux subtropicales (Figure 8 b, test de comparaisons multiples de la moyenne des rangs, tous $P < 0.0001$). De la même manière qu'en période de reproduction, les SA se nourrissent donc plus au nord que les LMSA. Une population, les SA de Gough, fait exception à cette tendance générale, ses oiseaux muent dans les mêmes secteurs et sur des proies de même niveau trophique que les LMSA (test de comparaisons multiples de la moyenne des rangs, tous $P \geq 0.653$). Les ratios isotopiques des plumes de toutes les populations de LMSA et des SA de Gough présentent d'importantes variances, ce sont des populations isotopiquement généralistes. Suivant le protocole établi (article 2), trois plumes supplémentaires par individus ont été analysées (Figure 8 c) pour déterminer si les individus sont isotopiquement généralistes ou spécialistes.

Tableau 2TNW, WIC, BIC et WIC/TNW calculés à partir des ratios isotopiques en carbone et en azote (4 plumes par individus) de 5 populations isotopiquement généralistes d'albatros fuligineux.

Species	N	TNW (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	WIC (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	BIC (‰) ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)	WIC / TNW ($\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$)
Light-mantled sooty albatross					
South Georgia	5	4.1 / 3.1	2.4 / 1.9	1.6 / 1.2	0.6 / 0.6
Kerguelen	10	9.9 / 5.2	4.7 / 2.4	5.2 / 2.8	0.5 / 0.5
Crozet	10	3.9 / 3.6	2.6 / 2.1	1.3 / 1.5	0.7 / 0.6
Marion	7	6.9 / 3.9	6.0 / 3.6	0.9 / 0.3	0.9 / 0.9
Sooty albatross					
Gough	10	2.4 / 3.9	1.7 / 2.7	0.7 / 1.1	0.7 / 0.7

Toutes les populations présentent des individus isotopiquement généralistes (Tableau 2) avec deux zones d'alimentation préférentielles (*cf.* article 3). Les plumes du groupe 1 correspondent à une alimentation antarctique principalement basée sur du krill et les plumes du groupe 3 à une alimentation subantarctique sur des poissons et céphalopodes (*cf.* article 3). Les plumes du groupe 2 sont synthétisées lors de la migration de la zone antarctique et subantarctique et présente donc des signatures isotopiques en carbone et en azote intermédiaires (*cf.* article 3). Il est également important de noter deux singularités. Premièrement, les plumes de SA de Gough du groupe 1 ne présentent pas des signatures isotopiques aussi négatives que les différentes populations de LMSA suggérant qu'ils se nourriraient dans des latitudes moins australes. Deuxièmement, les plumes de LMSA de Kerguelen ont des signatures en carbone extrêmement négatives. De telles valeurs n'ont jamais été relevées dans les plumes des oiseaux des Terres Australes et Antarctiques Françaises même pour des oiseaux se nourrissant le long du continent antarctique (Cherel et



al. unpublished data). Des plumes de manchots Adélie se reproduisant à proximité de la station australienne Mawson (67°S, 62°E) présentent des valeurs aussi négatives, jusqu'à -27.2‰ (Tierney et al. 2008). Les LMSA de Kerguelen pourraient se nourrir dans ce secteur et ainsi présenter des signatures isotopiques distinctes des autres populations de LMSA.

1.3. Conclusion

Les deux espèces d'albatros fuligineux présentent des ségrégations latitudinales de leurs aires d'alimentation. Les LMSA se nourrissent dans des latitudes plus australes que les SA en période de reproduction tout comme en période de repos sexuel. **Les mécanismes de ségrégation de ces espèces jumelles reposent donc sur des différences de leur écologie alimentaire tout au long de leur cycle de vie.** Les SA de Gough présentent, cependant, le même type de stratégies alimentaires que les LMSA en période de repos sexuel, mais c'est une localité où seuls les SA se reproduisent. Lorsqu'il n'y a plus de compétition pour la ressource, lorsque les SA se reproduisent en allopatrie, ils adopteraient la même stratégie que les LMSA. A Amsterdam, les SA se reproduisent également en allopatrie et présentent, néanmoins, une niche isotopique subtropicale « classique ». Cette localité se situe au nord du front subtropical, les eaux avoisinant Amsterdam sont donc des eaux subtropicales alors qu'à Gough se sont des eaux subantarctiques. Ces environnements océanographiques distincts pourraient influencer le comportement alimentaire des SA mais d'autres investigations sont nécessaires.

2. Variations intra-populationnelles des aires d'alimentation du grand albatros

2.1. Introduction

En écologie, les individus d'une même population sont souvent considérés équivalents et interchangeables suggérant de faibles variations de la niche écologique et trophique de cette population. Certaines études ont pourtant démontré que la magnitude et l'implication des variations intra-populationnelles des modes d'utilisation des ressources étaient souvent sous-estimées (Bolnick et al. 2003). De nombreuses évidences de plasticité des niches trophiques d'une population selon le sexe (Slatkin 1984), les classes d'âge ou les stades ontogéniques



(Werner & Gilliam 1984, Polis 1984) ont, en effet, été dégagées illustrant l'importance des différences de stratégies alimentaires entre les individus d'une même population. Ces spécialisations individuelles ont d'importantes implications en écologie, évolution ou conservation. La théorie suggère que les variations de niche trophique au sein d'une population affectent sa stabilité, la force des compétitions inter-spécifiques et sa capacité à se diversifier et à générer de nouvelles espèces. Hormis l'étude des variations sexuelles - des différences de distribution en mer entre les deux sexes de populations de grands albatros ont été mises en évidence pendant la période de repos sexuel (Weimerskirch & Wilson 2000, article 2) et de reproduction (Weimerskirch et al. 1993, 1997) - **peu d'autres facteurs pouvant engendrer des différences de comportement alimentaire ont été dégagés chez les oiseaux marins de l'océan Austral.**

Une campagne de prélèvement de plumes et de sang a ainsi eu lieu à Crozet sur un grand nombre de grands albatros ($N=211$) de statut, stade, sexe et âge différents pendant l'été austral 2008. Le but de cette étude était d'utiliser la méthode isotopique pour développer l'examen des variations inter-individuelles à l'échelle de la population pendant la période de repos sexuel et de reproduction et de tester plusieurs facteurs qui pourraient être à l'origine de ces variations (âge, sexe, statut reproducteur). A ce jour, tous les échantillons n'ont malheureusement pas encore été dosés, seuls les ratios isotopiques de 45 échantillons de **sang** (23 femelles et 22 mâles) sont disponibles.

2.2. *Résultats et discussion*

Il apparaît de nettes différences sexuelles dans la signature isotopique des mâles et des femelles (Figure 9 a, test de Student, $P < 0.0001$ pour le carbone et $P < 0.0001$ pour l'azote). Les femelles présentent des signatures isotopiques supérieures aux mâles suggérant qu'elles se nourrissent plus au nord. Les $\delta^{13}\text{C}$ des femelles décrivent, en effet, une alimentation au nord de la zone subantarctique jusqu'en limite de la zone

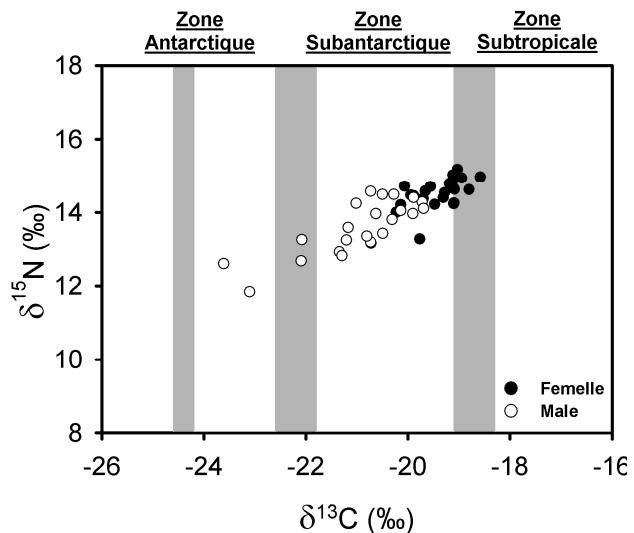


Figure 9 Ratios isotopiques en carbone et en azote du sang de 45 grand albatros en fonction de leur sexe.



subtropicale alors que ceux des mâles une alimentation plus au sud de la zone subantarctique et en zone antarctique. La signature isotopique en azote des mâles est plus faible que celle des femelles ce qui peut-être lié à des différences de régimes alimentaires ou plus probablement à des différences de $\delta^{15}\text{N}$ à la base du réseau trophique entre les différentes masses d'eau (antarctique, subantarctique et subtropicale).

Pour chaque individu, le dernier statut reproducteur connu (reproducteur avec succès, reproducteur malchanceux sur œuf ou sur poussin et non reproducteur) et celui de l'année en cours (reproducteur avec succès, reproducteur malchanceux sur œuf ou sur poussin) ont été comparés aux signatures isotopiques en carbone et en azote de leur sang, aucun effet n'apparaît (Kruskal-Wallis, tous $P \geq 0.252$).

2.3. Conclusion

Ces premiers résultats confirment les différences sexuelles de distribution en mer déjà relevées en période de reproduction (Weimerskirch et al. 1993, 1997). **Il n'apparaît néanmoins aucune relation entre le statut reproducteur précédent ou celui de l'année et la zone d'alimentation ou le niveau trophique des grands albatros en période de reproduction.** Ces premiers résultats nécessitent néanmoins d'être étendu à un plus grand nombre d'individus en incluant d'autres facteurs susceptibles d'influencer des variations inter-individuelles de comportement alimentaire (stade de développement, âge etc.) pendant la période de reproduction mais également de repos sexuel.



E- Conclusion

Dans cette partie biologique, de nouvelles connaissances de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral en période de repos sexuel et à long terme, ont été apportées. **Ce travail illustre ainsi l'utilité de la méthode isotopique pour résoudre des problèmes écologiques à différentes échelles spatiales et temporelles.**

A court terme, des plumes de grands procellariiformes vivants ont été récoltées pour étudier leur écologie alimentaire en période de reproduction (plumes de poussins) et de repos sexuel (plumes d'adultes) et ainsi évaluer l'importance des variations saisonnières de leur comportement alimentaire. La niche isotopique a également été utilisée pour appréhender les mécanismes de ségrégation trophique des communautés d'oiseaux. Ces études à court terme ont d'abord été menées en détail chez **une communauté d'oiseaux (Crozet)**. Le protocole mis en place dans l'article 2 a ainsi été validé sur un cas biologique, il a permis de dégager trois grandes stratégies alimentaires. Certaines espèces (1) demeurent dans l'océan Austral quelle que soit la période de l'année, d'autres se nourrissent dans cet océan en période de reproduction et migrent en secteur (2) océanique subtropical ou (3) néritique en période de repos sexuel. L'intérêt principal de ce protocole réside dans sa capacité à évaluer les variations intra-individuelles de comportement alimentaire et à éviter la description erronée de zone d'alimentation par intégration des ratios isotopiques de plusieurs zones d'alimentation (*cf. article 3*).

Puis les études à court terme ont été développées à plus large échelle spatiale. Les plumes d'adultes et de poussins ont été échantillonnés dans différentes localités de l'océan Austral pour comparer les niches isotopiques des espèces de différentes origines. En période de repos sexuel, une espèce semble avoir le même type de comportement alimentaire quelle que soit son origine. En période de reproduction, les affinités alimentaires des espèces sont similaires dans les différentes localités du secteur Indien, mais présentent de légères différences avec les oiseaux de Géorgie du Sud. Cette étude à large échelle spatiale a également permis de valider les trois stratégies alimentaires mises en évidence à Crozet sur d'autres espèces et localités. Enfin, des différences de comportement alimentaire entre les espèces à reproduction annuelle et biennale ont été dégagées. Les espèces annuelles semblent se nourrir dans des secteurs plus productifs que les espèces biennales ce qui leur permettrait de muer et de recouvrir une bonne condition corporelle dans un intervalle suffisamment court pour ne pas différer leur reproduction.



A long terme, les plumes de spécimens de manchots conservés dans les musées ont été récoltées et comparées aux plumes actuelles pour étudier de possibles évolutions de leur écologie alimentaire sur plusieurs décades. Ces oiseaux ont ainsi été utilisés comme bio-indicateurs écosystémiques afin d'élucider les processus sous-jacents aux corrélations observées entre variations populationnelles et variations des facteurs physiques de leur environnement. En secteurs subantarctique et subtropical, les oiseaux auraient été affectés, dans les années 1970, par une réduction de la productivité primaire (variations en $\delta^{13}\text{C}$) et donc de la disponibilité de leurs ressources plutôt que par des changements de régime alimentaire ($\delta^{15}\text{N}$ stable). En secteur antarctique, les variations de populations ne sont pas reliées à des variations de productivité primaire ou de régime alimentaire ($\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ stables), d'autres processus biologiques sont à examiner.

De la même manière que dans la partie méthodologique, une réflexion globale sur les apports et les limitations de la méthode indirecte des isotopes stables a été menée parallèlement à l'interprétation des résultats et sera présentée en discussion générale.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES





A- Synthèse et perspectives méthodologiques

Les isotopes stables servent de traceurs naturels pour observer, décrire et comprendre la circulation des éléments dans la biosphère ; ils permettent, par exemple, d'étudier les connections écologiques des biocénoses (Fry 2006). La méthode isotopique permet de définir les zones d'alimentation et les niveaux trophiques des consommateurs (dont les oiseaux), car l'abondance de certains isotopes varie peu le long du réseau trophique mais présente des distributions géographiques particulières (hydrogène, oxygène, carbone) alors que celle d'autres éléments croît le long du réseau trophique (azote). Il existe néanmoins de nombreuses sources de variations isotopiques pouvant altérer l'application de ces postulats. La compréhension de ces sources de variations nécessite des connaissances approfondies en chimie, physiologie et écologie. Ces connaissances étant rarement disponibles, de nombreuses hypothèses ont été émises pour pouvoir appliquer cette méthode indirecte. Certaines de ces hypothèses ont été jugées, parfois à juste titre, trop fragiles. Depuis le développement de son utilisation dans les années 1970, de nombreux travaux méthodologiques ont donc vu le jour afin d'appliquer la méthode isotopique de manière plus fiable (Kelly 2000). Certains auteurs ont, par exemple, étudié les différents taux de renouvellement des tissus d'oiseaux (Hobson & Clark 1992a), le taux de fractionnement isotopique entre diverses espèces d'oiseaux et leurs proies (Hobson & Clark 1992b, Mizutani et al. 1992, Bearhop et al. 2002, Becker et al. 2007) ou les variations spatiales des ratios isotopiques (Bowen et al. 2005, Quillfeldt et al. 2005, Cherel & Hobson 2007). D'autres auteurs ont étudié l'effet de l'âge, du tissu (Quillfeldt et al. 2008a), de l'état nutritionnel (Hobson et al. 1993, Cherel et al. 2005a), de la concentration en lipide (Kojadinovic et al. 2008) sur les concentrations isotopiques des tissus d'oiseaux. Dans l'objectif d'améliorer la fiabilité de la méthode, et pour limiter les biais dans l'interprétation de nos données, les hypothèses les moins étayées et pouvant engendrer le plus d'erreurs dans l'étude isotopique des tissus d'oiseaux marins de l'océan Austral ont été testées et publiées. Trois hypothèses majeures ont ainsi été vérifiées, deux ont fait l'objet principal d'une publication (articles 1 et 2) et la dernière a été soumise, combinée à des résultats biologiques (article 5).



1. Les $\delta^{13}\text{C}$ de référence des différentes zones alimentaires des oiseaux marins de l'océan Austral

Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des tissus d'oiseaux marins sont susceptibles de préciser dans quelles masses d'eau ils s'alimentent, mais une étape préalable essentielle est de définir la valeur isotopique en carbone de référence de chaque masse d'eau à partir des tissus de ces oiseaux. Dans l'océan Austral, ces valeurs de référence n'avaient jamais encore été validées de manière directe par le suivi satellitaire des trajets alimentaires des oiseaux. Durant ce doctorat, nous avons confirmé que les différentes masses d'eau de l'océan Austral possédaient une signature isotopique en carbone propre qui se retrouvait dans les tissus des oiseaux et en avons caractérisé les valeurs (gradient latitudinal, article 1). Chez les oiseaux marins, la principale source de variations des $\delta^{13}\text{C}$, outre des zones d'alimentation distinctes, est le type de tissu considéré. Nous avons essayé de contrôler cet effet et des valeurs de référence ont été décrites pour chacun des trois principaux tissus utilisés lorsque l'on étudie l'écologie alimentaire des oiseaux (les plumes, le sang total et le plasma, Tableau 3). Ces valeurs sont, de plus, applicables aux deux principaux ordres d'oiseaux de l'océan Austral, les procellariiformes (albatros, pétrels) et les sphénisciformes (manchots).

Tableau 3 Estimation des ratios isotopiques en carbone de référence des deux principaux fronts de l'océan Austral définies à partir des trois principaux types de tissus utilisés pour étudier l'écologie alimentaire des oiseaux marins.

	Front polaire	Front subtropical
Plasma	~ -22.7‰	~ -20.2‰
Sang total	~ -22.5‰	~ -19.7‰
Plumes	~ -21.2‰	~ -18.3‰

Nous n'avons pas trouvé de relation entre les $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de WA et la longitude. Les LMSA adultes de Kerguelen présentent, néanmoins, des valeurs extrêmement négatives que nous n'avons retrouvées chez aucune autre espèce de grands procellariiformes. Ces valeurs caractérisent sans doute la zone océanique de très hautes latitudes au sud de Kerguelen (*cf.* section D.1 de la partie biologique). Il est tout à fait envisageable que les $\delta^{13}\text{C}$ ne varient pas de manière systématique en fonction de la longitude, mais qu'au sein de chaque masse d'eau, il existe des sous-systèmes aux ratios isotopiques propres. Ce manque de données amoindri la précision de la méthode isotopique, seules trois grandes régions bio-géographiques (AZ, SAZ,



STZ) aux $\delta^{13}\text{C}$ distincts ayant été, jusqu'ici, identifiées. Lors de campagnes océanographiques, la détermination systématique des ratios isotopiques en carbone de la matière organique particulaire d'échantillons d'eau prélevés le long de « transects » (Trull & Armand 2001) longitudinaux permettraient d'évaluer avec précision d'éventuelles variations longitudinales des $\delta^{13}\text{C}$. Une fois ces tendances obtenues, des valeurs de référence à partir des tissus d'oiseaux de ces sous-systèmes permettraient de caractériser avec plus de précision les zones alimentaires des oiseaux marins de l'océan Austral.

2. La validité du protocole pour l'analyse isotopique des plumes de procellariiformes

L'application du protocole mis en place dans l'article 2 à des cas biologiques (articles 3 et 4) a démontré son utilité pour approfondir les connaissances de l'écologie alimentaire des oiseaux marins hors période de reproduction. Son originalité réside néanmoins essentiellement dans le fait qu'aucun protocole pour l'analyse isotopique des plumes prenant en compte la variabilité intra-individuelle de leurs ratios isotopiques ou les effets de ces variations sur les résultats obtenus n'étaient disponibles. La mue des procellariiformes adultes n'est pas synchrone, la synthèse de l'ensemble des plumes de couverture couvre une très longue période (au minimum plusieurs mois). Dans le cas de populations isotopiquement généralistes, différentes plumes ont alors la possibilité de présenter des ratios isotopiques distincts révélant les différentes zones alimentaires ou niveaux trophiques lors du repos sexuel de ces populations. Si la population est isotopiquement généraliste, le dosage de plusieurs plumes par individu peut donc constituer un avantage (*cf.* LMSA et GHA dans les articles 3 et 4). Dans le cas contraire, si les plumes d'individus d'une même population ne présentent pas de variations isotopiques, on peut en déduire que la population est isotopiquement spécialiste. Ce protocole a ainsi permis d'obtenir des informations sur la spécialisation ou le généralisme des populations et des individus.

Cette synthèse successive des plumes peut également être à l'origine de biais dans l'analyse des données isotopiques. Le protocole utilisé jusqu'à présent consistant à mesurer la signature isotopique d'un lot de plumes homogénéisées (Bearhop et al. 1999, Cherel et al. 2000a, Hedd & Montevecchi 2006, Cherel et al. 2008b), risque effectivement, dans le cas de population généraliste, d'intégrer la signature isotopique de plusieurs aires d'alimentation. Les ratios isotopiques résultants ne correspondraient donc à aucune réalité biologique et les



interprétations des aires d'alimentation ou des niveaux trophiques pourraient se révéler fausses (*cf.* article 3). Ce biais potentiel souligne l'intérêt d'utiliser le protocole mis au point au cours de cette thèse consistant à mesurer la signature isotopique plume par plume. A l'inverse de celles des adultes, les plumes de poussins sont synthétisées de manière quasi-synchrone. WIC est donc par définition quasi nulle et ne peut être estimée correctement ; la variance des ratios isotopiques observée entre les poussins est alors liée essentiellement à des différences de comportement alimentaire entre les couples ou parents des poussins, ce que nous avons observé chez les WCP.

Lors de la soumission de l'article 3, quelques limitations au protocole établi ont été mises en avant nécessitant de modérer les conclusions que nous pouvions apporter. **Premièrement**, une hypothèse assez forte lorsque l'on utilise la méthode isotopique est la nécessité d'avoir des ressources (habitats ou proies) présentant des signatures isotopiques distinctes. Dans le cas contraire, des populations présentant des régimes alimentaires différents auront des signatures isotopiques en azote similaires (*cf.* plumes de poussins de LMSA et WCP dans l'article 3). Dans tout ce mémoire, nous avons donc toujours utilisé les termes de niche isotopique et non de niche trophique lorsque l'on exploitait les données isotopiques afin d'éviter toutes confusions à ce niveau. De la même manière, le terme de spécialisation isotopique a toujours été préféré à celui de spécialisation trophique car des individus qui se nourriraient sur une longue période temporelle d'un mélange de proies similaire présenteraient de faibles variations inter-individuelles des rations isotopiques de leurs tissus même si ces proies ont des $\delta^{15}\text{N}$ différents. Un individu isotopiquement spécialiste peut donc être trophiquement généraliste (Martínez del Rio et al. 2009). **Deuxièmement**, ne connaissant pas le déroulement exact de la mue des plumes de couverture des adultes de procellariiformes (chronologie, durée), nous ne pouvons déduire que les valeurs isotopiques ou les tailles de niche trophique (TNW) décrites dans les articles 3 et 4 reflètent l'ensemble de la période de repos sexuel. Nos données semblent cependant cohérentes avec les premiers résultats obtenus par des systèmes électroniques fixés sur les oiseaux (GLS), mais il est plus correct de limiter nos conclusions à la période de mue que l'on peut considérer comme un bon indicateur de la période de repos sexuel mais nullement comme son égal. **Troisièmement**, les plumes de poussins nous ont permis de révéler des spécialisations alimentaires chez les adultes de WCP au moment de la reproduction, cette spécialisation ne s'étend néanmoins que sur la période de croissance des plumes. Le taux de croissance des plumes de poussins (et d'adultes) de procellariiformes n'a malheureusement jamais été déterminé, les études sur la



mue s'étant focalisées sur les primaires d'adultes. Il est donc difficile de déterminer la durée pendant laquelle les adultes de WCP présentent des comportements alimentaires différents.

Afin de ne plus être limité dans l'extrapolation temporelle des résultats isotopiques des plumes de poussins et d'adultes, il serait donc intéressant **d'approfondir les connaissances sur la mue des procellariiformes**. La date d'initiation de la mue, sa durée, le taux de croissance et la chronologie du renouvellement des différents types de plumes sont des informations indispensables afin d'élargir les conclusions apportées dans cette thèse. Des comparaisons inter-spécifiques semblent également nécessaires, certaines espèces ne possèdent, en effet, que quelques mois pour muer (WCP, BBA, etc.) d'autres plus d'une année (LMSA, GHA, etc.), et certains poussins sont émancipés en trois mois (WCP), d'autres en plus de huit mois (WA). Il est important de souligner que la mue des plumes de poussins est relativement aisée à étudier en comparaison de la mue des adultes. Un passage et des mesures régulières au nid ou au terrier sont envisageables pour les poussins, alors que les adultes ne sont plus accessibles au moment de leur mue, ils migrent à des milliers de kilomètres de leur localité d'origine. Les seuls individus en mue accessibles sont ceux observés en mer (Brown 1990), ceux échouées sur les plages (Cooper et al. 1991) ou ceux capturés accidentellement sur les pêches (Edwards 2008).

3. Relations entre $\delta^{13}\text{C}$ et productivité primaire, et entre $\delta^{15}\text{N}$ et qualité des proies

La méthode isotopique a également récemment été utilisée afin d'élucider les causes de variations historiques de populations (Thompson et al. 1995, Chamberlain et al. 2005, Becker & Beissinger 2006, Hilton et al. 2006, article 5). Les ratios isotopiques en carbone et en azote ont été respectivement utilisés comme indicateur des variations de productivité primaire du milieu et de la qualité des proies consommées. Ces relations, n'avaient, à notre connaissance, jamais été réellement validées. Bien que nous n'ayons que deux années d'étude et six espèces de manchots, nos résultats semblent confirmer que la productivité du milieu soit reliée aux $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de prédateurs (*cf.* article 5). La seconde relation n'a malheureusement pu être testée durant ce doctorat car nos données étaient insuffisantes. Quelques études ont relié le $\delta^{15}\text{N}$ à la condition corporelle des poussins (Forero et al. 2002, Cooper 2003) mais aucune encore n'a validé la relation entre $\delta^{15}\text{N}$, la qualité des proies et le succès reproducteur. De plus, bien que les poissons pélagiques (consommateurs secondaires et tertiaires) semblent être



des proies privilégiées par les oiseaux marins, des organismes de plus faibles niveaux trophiques (consommateurs primaires) sont également privilégiées par certains prédateurs. Le krill peut, par exemple, présenter une composition énergétique plus importante et donc potentiellement constituer une proie de meilleure qualité pour les oiseaux que certains poissons pélagiques et benthiques (Barrera-Oro 2002). Etant donné le potentiel des études isotopiques à long terme, il serait intéressant d'explorer la validité de cette relation en combinant des études isotopiques, démographiques, de contenus stomachaux et d'analyses biochimiques (contenus en lipides et protéines) et énergétiques des proies consommées. La qualité énergétique et les $\delta^{15}\text{N}$ des proies consommées pourraient être également comparées au succès reproducteur et à la condition corporelle des adultes sur différentes années

B- Synthèse et perspectives biologiques

1. Les variations saisonnières de l'écologie alimentaire des grands procellariiformes

1.1. Les plumes de poussin

L'écologie alimentaire des grands procellariiformes de l'océan Austral est relativement bien documentée pendant la période de reproduction, les suivis Argos ou GPS ont, par exemple, permis de déterminer avec précision la distribution en mer des individus, le couplage avec des sondes de températures stomachales de déterminer le moment précis où ils se sont alimentés durant le trajet, la récupération des contenus stomachaux d'étudier leur régime alimentaire, etc. Peu de nouvelles informations ont été apportées sur cette période durant cette thèse. La détermination des ratios isotopiques des plumes de poussins a néanmoins permis d'observer de manière très visuelle et synthétique (*cf.* Figure 3.2 et 4.2) les différentes stratégies alimentaires mises en place par les différentes espèces pour alimenter leur poussin et ce pour une même année de reproduction. Les mécanismes de ségrégation trophique au sein des communautés de grands procellariiformes pendant la période d'élevage du poussin ont ainsi pu être étudiés en limitant d'éventuelles variations inter-annuelles. De tels travaux sont beaucoup plus lourds à mettre en place avec des méthodes directes en raison du coût du matériel, de la quantité de travail de terrain et d'analyses des données. La méthode



isotopique a également permis d'apporter de nouvelles informations sur le comportement alimentaire des WCP en période d'élevage du poussin, nos résultats suggérant des spécialisations alimentaires à l'échelle des adultes/couples pendant cette période.

Le choix d'utiliser les plumes de poussins (articles 3 et 4) a, en fait, essentiellement été déterminé par notre intérêt à obtenir des valeurs isotopiques de référence aidant l'interprétation des ratios isotopiques des plumes d'adultes. Pour le carbone, avant la description des valeurs isotopiques de référence des différentes masses d'eau par une validation satellitaire (article 1), les ratios isotopiques de poussins d'espèces dont la distribution en mer était connue ont servi de valeurs contrôles (article 3). Pour l'azote, des valeurs de référence des différentes proies ou des différents niveaux trophiques des prédateurs sont également nécessaires afin de dériver des informations sur leur régime alimentaire car, malgré un enrichissement quasi-constant à chaque niveau trophique, les $\delta^{15}\text{N}$ à la base du réseau trophique sont variables dans l'espace et sont difficiles à déterminer (Schmidt et al. 2003). En comparant les $\delta^{15}\text{N}$ des plumes de poussins et leur régime alimentaire (Ridoux 1994), ces valeurs peuvent être obtenues. Combinées à de précédentes études isotopiques des prédateurs de l'océan Austral (Cherel et al. 2000, 2002a, 2007, 2008a, Cherel 2008), l'interprétation des $\delta^{15}\text{N}$ de certaines populations en a ainsi été facilitée. Malheureusement, la plupart des espèces de grands procellariiformes migre hors de l'océan Austral, dans des zones où les signatures isotopiques en azote à la base du réseau trophique diffèrent. Sans ces valeurs de base (rarement disponibles), la comparaison des $\delta^{15}\text{N}$ de populations se nourrissant dans des secteurs différents est difficile (Post 2002). Ce manque de connaissances a limité nos interprétations des valeurs isotopiques en azote pendant la période de repos sexuel. Cette limitation illustre parfaitement la nécessité d'obtenir de solides connaissances sur l'océanographie et la composition isotopique du milieu pour pouvoir appliquer la méthode isotopique (Cherel et al. 2008b). Nous avons proposé le dosage isotopique en carbone de la matière organique particulière d'échantillons d'eau prélevés le long de « transects » océanographiques (*cf.* section A.1 de cette partie), les ratios isotopiques de l'azote pourraient être analysées de manière relativement aisée en parallèle à ceux du carbone, ce qui a malheureusement rarement été réalisé dans l'océan Austral (Trull & Armand 2001, François et al. 1993)



1.2. Les plumes d'adultes

Les zones de repos sexuel des oiseaux marins de l'océan Austral demeuraient assez mal définies et leur régime alimentaire quasiment inconnu. Un point fort de cette thèse réside dans l'apport d'informations sur l'écologie alimentaire des grands procellariiformes issus de différentes localités de l'océan Austral en période de repos sexuel. Neuf espèces de grands procellariiformes ont été étudiés, huit albatros (à bec jaune, YNA, à sourcils noirs, BBA, à tête grise, GHA, de Tristan, TA, d'Amsterdam, AA, fuligineux à dos clair, LMSA, fuligineux à dos sombre, SA et le grand albatros, WA) et un pétrel (à menton blanc, WCP) se reproduisant dans six localités (Crozet, Kerguelen, Amsterdam, Marion, Gough, Géorgie du Sud). Le WCP a été inclus dans cette thèse car il présente des capacités de dispersion et des traits d'histoires de vie similaires aux albatros (Weimerskirch et al. 1999). Les ratios isotopiques des plumes de pétrels géants subantarctiques et antarctiques devaient également être étudiés, mais leur mue s'initiant pendant la période de reproduction (Hunter 1984), ils ont été exclus de ce travail. Les différentes zones d'alimentation pendant la période de mue dérivées des valeurs isotopiques des plumes d'adultes sont présentées de manière synthétique dans la Figure 10.

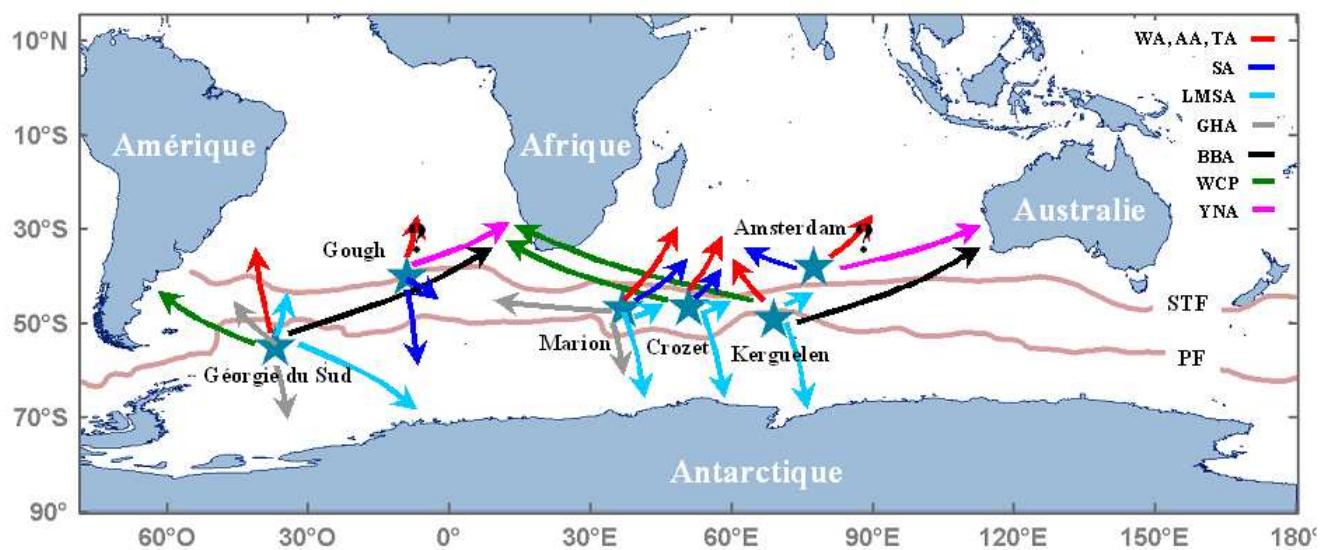


Figure 10: Carte synthétisant les informations obtenues sur les zones d'alimentation des grands procellariiformes au moment de leur mue. Les espèces à reproduction annuelle (YNA, WCP, BBA) migrent en secteur néritique alors que les espèces à reproduction biennales (WA, AA, TA, GHA, SA, LMSA) demeurent essentiellement en secteur océanique (les flèches indiquent la masse d'eau dans laquelle les espèces muent).



Certaines espèces (LMSA, GHA, WA, SA) muent dans des zones dont les ratios isotopiques avaient préalablement été définis (article 1), d'autres (BBA, WCP, YNA, AA, SA) présentent des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ très élevés typiques de zones néritiques productives ou de latitudes plus basses. Le manque de valeurs de référence des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des eaux au nord de l'océan Austral a rendu difficile la localisation précise de ces zones. Les quelques données disponibles sur l'écologie alimentaire des grands procellariiformes hors période de reproduction (GLS, reprises de bague) ont alors été nécessaires pour identifier la zone géographique correspondant à ces $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Il reste néanmoins deux populations (AA, SA) dont les ratios isotopiques n'ont pu être rattachés à aucune zone géographique particulière. Il apparaît à nouveau indispensable de développer l'étude océanographique des variations spatiales des ratios isotopiques à la base du réseau trophique pour toutes les zones océaniques et néritiques au nord de l'océan Austral ou de comparer, comme nous l'avons fait dans l'article 1, le suivi des prédateurs et la valeur isotopique de leurs tissus (Phillips et al. 2009).

Sur la figure 10, il est important de souligner le rôle majeur des eaux subtropicales et de trois zones néritiques (plateau ouest sud-africain, plateau patagonien et plateau australien) pour la mue des grands procellariiformes de l'océan Austral. Seules deux espèces et une population demeurent dans l'océan Austral en période de repos sexuel (GHA, LMSA, SA de Gough), la majorité des espèces muent, en effet, en dehors de ces eaux, certaines préférant les eaux océaniques subtropicales (SA, WA) et d'autres les eaux néritiques (YNA, WCP, BBA). Ces zones au nord de l'océan Austral sont le lieu d'intenses activités de pêche qui engendrent une mortalité massive de ces espèces d'oiseaux marins (Tuck et al. 2003). Au vu de leur spécialisation sur ces zones géographiques, ces aires devraient faire l'objet d'une attention toute particulière pour la conservation de ces espèces menacées (BirdLife International 2008). Il est également intéressant de noter que les différentes espèces présentent le même type de stratégies alimentaires en période de repos sexuel quelle que soit la localité dans laquelle elles se reproduisent (sauf les SA de Gough).

Hormis deux espèces (GHA, LMSA) et les SA de Gough, toutes les autres populations de grands procellariiformes se reproduisant dans l'océan Austral présentent donc des variations saisonnières marquées de leur zone d'alimentation. Ces variations saisonnières pourraient être le résultat de deux phénomènes. Premièrement, l'hiver austral est réputé pour sa rigueur tant climatique que trophique (Kottmeier & Sullivan 1987), les espèces qui ne possèdent qu'un hiver pour muer (Figure 11, BBA, WCP) migrent, en effet, en dehors de



l'océan Austral. Deuxièmement, ces ségrégations alimentaires pendant la période de reproduction et de repos sexuel pourraient permettre de limiter les compétitions intra-spécifiques entre les oiseaux à statuts reproducteurs différents. Une espèce biennale, dont la durée de repos sexuel et de reproduction sont d'un an chacune (Figure 11, WA), migre, en effet, en secteur océanique subtropical. En conséquence, lorsqu'une partie de la population de WA se reproduit et se nourrit majoritairement en secteur subantarctique, l'autre est en repos sexuel et s'alimente en secteur subtropical. Le même phénomène de réduction des compétitions intra-spécifiques peut être avancé pour les espèces qui demeurent dans l'océan Austral (LMSA, GHA, SA de Gough). La durée de la période de repos sexuel de ces espèces est plus longue que celle du grand albatros (environ 18 mois) et la reproduction est plus courte (un été austral) (Figure 11). Ces différentes espèces possèdent également la même stratégie alimentaire assez particulière en période de repos sexuel. Leurs individus présentent deux types de comportement ; ils se nourrissent à la fois en Antarctique essentiellement de krill et en zone subantarctique certainement d'un mélange de poissons et céphalopodes (article 4). Il est très peu probable que ces individus se nourrissent dans les eaux antarctiques l'hiver au vu de la barrière physique que constitue la glace de mer pour leur prospection, ils doivent donc le faire lors de l'été de leur période de repos sexuel. Durant cet été, une autre partie de la population se reproduit et, pour les GHA et SA de Gough, s'alimente en secteur subantarctique et, pour les LMSA de Géorgie du Sud, s'alimente également en secteur antarctique mais à un niveau trophique supérieur (mélange de poissons, crustacés et céphalopodes). Il apparaît donc une ségrégation trophique des individus reproducteurs et non-reproducteurs. Dans ce contexte, il faut néanmoins préciser que, pendant la reproduction, les populations de LMSA de Kerguelen, Crozet et Marion effectuent des trajets longs en Antarctique et des trajets courts autour de leur colonie. Il est donc difficile de conclure à une complète ségrégation trophique des reproducteurs et non-reproducteurs pour ces populations.

De manière intéressante, les premières données disponibles sur les zones d'hivernage des manchots suggèrent des stratégies alimentaires différentes à celles des grands procellariiformes présentés ici. Les différentes espèces de manchots semblent, en effet, demeurer dans l'océan Austral tout au long de l'année (Cherel et al. 2007, Bost et al. 2009), ceci pourrait être lié à leur plus faible capacité de dispersion (*cf.* Introduction générale).



	Année N		Année N+1	
	Eté	Hiver	Eté	Hiver
WCP BBA		—	—	—
WA	—	—	—	—
SA LMSA GHA	—	—	—	—

Figure 11 Schéma représentant le cycle de vie « simplifié » des grands procellariiformes se reproduisant dans l’océan Austral étudiés dans cette thèse. Les traits fins représentent les périodes de repos sexuel et les traits plus épais celles de reproduction.

2. Les variations à long terme de l’écologie alimentaire des manchots

La méthode isotopique nous a permis d’obtenir des informations inédites sur l’écologie alimentaire des prédateurs marins sur les dernières décennies, ce qu’aucune autre technique n’est capable de réaliser. Nous avons ainsi relevé des variations des ratios isotopiques en carbone des oiseaux indiquant des variations de productivité primaire de l’océan Austral, ce qui pourrait expliquer les mouvements de population observés. Dans l’article 5, nous avions choisi des oiseaux (les manchots) dont la capacité de dispersion est limitée afin de bien distinguer les effets de la productivité primaire des variations de zones alimentaires sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$. La seconde guilde d’oiseaux, celle des procellariiformes, a des capacités de dispersion bien plus importante ; en liaison avec des modifications de leur environnement, elle pourrait donc avoir changé d’aires d’alimentation. On peut très bien imaginer, par exemple, qu’un réchauffement des eaux de surface pousse les oiseaux de l’océan Austral à s’alimenter plus au sud. Après avoir quantifié l’effet de la productivité primaire grâce aux plumes de manchots, il serait donc possible d’étudier d’éventuelles modifications de la distribution des procellariiformes en dosant le ratio isotopique en carbone des plumes de spécimens conservés dans les musées. Les populations de procellariiformes ont, de plus, également connu de profondes modifications de leur démographie (Weimerskirch et al. 2003, Delord et al. 2008). Malheureusement peu de grands procellariiformes sont conservés au



Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (pour nos espèces, N=57, Jaeger et al. unpublished data), il serait donc nécessaire d'étendre la recherche à d'autres musées (Smithsonian ou American Museum of Natural History aux Etats-Unis, Natural History Museum en Angleterre, Australian Museum en Australie etc.).

C- Comparaison des méthodes directes et indirectes

1. Les méthodes directes d'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux marins en période de repos sexuel

Les précédentes données disponibles sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral en période de repos sexuel avaient été apportées par les observations faites en mer (Stahl et al. unpublished data, Hyrenbach et al. 2007) et les reprises de bagues (Weimerskirch et al. 1985). Bien que ces données nous aient été utiles pour replacer spatialement certaines valeurs isotopiques des plumes de procellariiformes, les observations faites en mer ne permettent pas d'obtenir des informations sur les individus tels que leur origine, leur âge ou leur statut reproducteur. Les reprises de bagues se limitent, quant à elles, généralement aux zones côtières et ne révèlent donc pas la distribution globale des individus ; elles demeurent, de plus, assez anecdotiques. De nouvelles techniques directes ont alors été développées depuis quelques années, de petits capteurs de lumière (GLS, « Global Location Sensing ») permettent, grâce à la durée du jour et à l'heure du midi solaire, de déterminer la latitude et la longitude de la position d'un animal avec une précision d'environ 180km (Phillips et al. 2004). Grâce à la taille de ces appareils (<10g) et à leur autonomie, ils ont été fixés aux oiseaux marins partant pour leur migration post-reproduction et ont permis de retracer avec succès leur distribution en mer pendant la période de repos sexuel (González-Solís et al. 2007). Quelques données sur la distribution hivernale des oiseaux marins de l'océan Austral fournies à partir de ces GLS sont, à présent, disponibles dans la littérature (Croxall et al. 2005, Phillips et al. 2005b, 2006, 2007), mais très peu encore concernent les oiseaux des Terres Australes et Antarctiques Françaises (Weimerskirch & Wilson 2000, Bost et al. 2009). Cette technique est assez révolutionnaire, elle permettra dans un avenir proche de connaître avec précision les zones d'alimentation des oiseaux marins. Elle pourra, par exemple, mettre en évidence des ségrégations longitudinales des aires d'alimentation des



espèces provenant de différentes localités que nous n'avons pu mettre en évidence avec la méthode isotopique. Cette technique ne peut néanmoins pas encore être utilisée sur les plus petites espèces de procellariiformes (petits pétrels, pétrel plongeurs, prions), les capteurs étant encore trop encombrants. L'application de la méthode isotopique à ces petites espèces pourrait donc se révéler particulièrement intéressante.

2. La méthode des isotopes stables

2.1. Une faible précision

La méthode isotopique est beaucoup moins précise qu'une méthode directe ; elle permet de définir les masses d'eau d'alimentation et les niveaux trophiques des oiseaux marins sans préciser les déplacements à fine échelle spatiale et les espèces proies consommées. Cette méthode ne peut être aussi précise que les techniques directes modernes car les processus responsables des variations isotopiques se placent à large échelle spatio-temporelle. Ce manque de précision est, également, relié à notre méconnaissance des variations spatiales océaniques des ratios isotopiques en carbone et en azote. Nous avons déjà insisté sur la nécessité de développer l'étude océanographique des variations spatiales des ratios isotopiques à la base du réseau trophique ou de comparer, comme nous l'avons fait dans l'article 1, le suivi des prédateurs et la valeur isotopique de leurs tissus (*cf. sections A.1 et B.1 de cette partie*).

2.2. Une méthode multi-factorielle

La méthode isotopique permet une approche multi-factorielle de l'écologie alimentaire des oiseaux marins, en intégrant les informations sur une échelle temporelle (choix du tissu), spatiale (isotopes stables du carbone), mais aussi trophique (isotopes stables de l'azote), de la zone où ils se sont nourris. L'obtention d'un résultat similaire avec la méthode directe nécessite la multiplication des appareillages. L'étude de la zone d'alimentation se fait généralement par la pose de balises ou de « loggers ». Pour un suivi temporel, les méthodes ne sont pas les mêmes en été (ARGOS) et en hiver (GLS). Ces méthodes ne définissent, de plus, que la distribution en mer des individus et non leur zone d'alimentation. Pour connaître le moment précis de l'ingestion de la proie, il faut coupler aux balises un capteur thermique



stomacal (Weimerskirch et al. 1994). Les informations trophiques ne pourront, enfin, être apportées que par une analyse du bol alimentaire de l'oiseau à son retour à la colonie. On constate ainsi que l'échantillonnage par les méthodes directes peut se révéler plus coûteux et plus intrusif pour l'animal que la simple collecte de plumes ou de sang pour le dosage isotopique. Ces techniques directes représentent également des manipulations de terrains contraignantes qui limitent le nombre d'échantillons. A l'inverse, un plus grand nombre d'individus peut être échantillonné avec la méthode indirecte puisqu'elle est peu coûteuse et facile à mettre en place sur le terrain, ce qui permet de travailler à l'échelle de la population ce qui est rarement réalisable avec les techniques classiques (Webster et al. 2002, Lindberg & Walker 2007).

2.3. Une méthode multi-échelle

La méthode isotopique permet également une approche multi-échelle de l'écologie alimentaire des oiseaux marins grâce à la conservation de l'information alimentaire dans les tissus métaboliquement inertes et à l'intégration temporelle variable de l'alimentation dans les différents tissus métaboliquement actifs de ces prédateurs. En un seul évènement de capture, le prélèvement de différents tissus permet d'étudier l'écologie alimentaire des oiseaux marins sur différentes échelles temporelles (plasma, culot sanguin, plumes). La méthode indirecte permet également d'étudier la variabilité alimentaire intra-individuelle au sein d'une population ce qui est assez lourd à réaliser avec les méthodes directes (Bearhop et al. 2004). En effet, en prélevant différents tissus d'un même individu aux taux de renouvellement variables, l'alimentation de l'individu sur différentes périodes temporelles peut être comparée. Si les tissus présentent des signatures isotopiques similaires, les individus sont isotopiquement spécialistes, à l'inverse, s'ils diffèrent, les individus seront isotopiquement généralistes (Bearhop et al. 2004). Les variabilités intra-individuelles des stratégies alimentaires à court terme (variabilité saisonnière) ou à plus long terme (variations interannuelles ou tout au long de la vie d'un individu) peuvent ainsi être étudiées (Bearhop et al. 2004). Les notions de qualité individuelle, questions clés dans l'étude de l'écologie de ces prédateurs peuvent également être abordées en comparant les ratios isotopiques sur plusieurs saisons de reproduction et leur succès reproducteur associé. Les tissus métaboliquement inertes peuvent, de plus, se révéler particulièrement utiles car ils enregistrent et conservent les ratios isotopiques de l'alimentation au moment de la synthèse de ce tissu. Cette caractéristique nous



a permis de remonter le temps et d'étudier les variations à long terme de l'écologie alimentaire des manchots de l'océan Austral afin d'élucider les causes des mouvements historiques de leurs populations (article 5). Ils permettent, enfin, de suivre les variations de l'alimentation sur toute ou une partie de la vie de l'animal en séquençant un tissu métaboliquement inerte à croissance régulière. Les vibrisses d'otarie révèlent par exemple les variations saisonnières de leur niche isotopique sur plusieurs années successives (Cherel et al. 2009).

3. Des méthodes complémentaires

Les deux types de méthodes n'ont pas vocation à apporter le même type d'informations. Les méthodes directes permettront d'étudier les stratégies alimentaires des oiseaux à fine échelle. Les variables physiques de leur environnement peuvent, par exemple, être comparées à leur zone de prospection alimentaire pour déterminer si ces prédateurs utilisent des habitats aux caractéristiques océanographiques particulières où la disponibilité de leur proie serait plus importante (*cf.* article 6) Les méthodes directes peuvent également permettre d'utiliser les oiseaux marins comme indicateurs de la distribution de leurs ressources en combinant le trajet alimentaire d'un individu et la récupération de son bol alimentaire à son retour à la colonie (*cf.* article 7). La méthode isotopique est une méthode intégrative, elle fournira une information moins précise, mais synthétique car elle permet de travailler à différentes échelles spatio-temporelles sur différents aspects de la niche trophique des populations. La figure 4.2 (*cf.* article 4) est un bon exemple de la multiplicité des informations fournies par la méthode isotopique. En une seule figure, c'est-à-dire à partir des mêmes mesures, mêmes échelles et surtout des mêmes individus, on peut obtenir des informations sur la zone d'alimentation et le niveau trophique de différentes espèces provenant de différentes localités en période de reproduction et de repos sexuel.

Les méthodes directes et indirectes offrent l'opportunité d'obtenir des informations complémentaires. L'utilisation en parallèle des deux types de méthodes permettrait, en effet, de suivre les variations spatio-temporelles de l'écologie alimentaire des oiseaux marins sur de multiples échelles (journée, mois année, la vie d'un individu ; latitude et longitude à large, méso et fine échelle), sur un grand nombre d'individus afin d'extrapoler les interprétations à l'échelle de la population. La combinaison des deux méthodes permet ainsi d'optimiser la quantité d'informations récoltées, peu d'études ont pourtant profité des avantages du couplage



des deux techniques. Ce genre d'investigation reste donc à développer dans l'avenir. Par exemple, la pose d'un GLS et le prélèvement de plumes à la récupération de l'appareil permet à la fois d'étudier la distribution globale des individus en période de repos sexuel, leurs zones d'alimentation et leurs niveaux trophiques (Phillips et al. 2004, Bost et al. 2009).

D- Conclusion

Durant ce doctorat, l'écologie alimentaire de neuf espèces de grands procellariiformes sur différentes localités de l'océan Austral a été étudiée. Nous avons également apporté de nouveaux éléments sur les causes sous-jacentes des variations historiques des populations de manchots. De nouvelles informations biologiques ont ainsi été apportées pour compléter les études menées sur l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral. Cette thèse illustre la relative facilité avec laquelle la méthode isotopique permet de mener de nombreuses études à différentes échelles spatiales et temporelles. Cette thèse nous a également permis de mener une réflexion plus globale sur les limitations et avantages de la méthode isotopique ainsi que sa complémentarité avec les méthodes directes. Nous avons, en particulier, souligné la nécessité d'approfondir les connaissances des valeurs isotopiques de référence des différentes masses d'eau océanique et de la mue des grands procellariiformes afin d'améliorer la précision de la méthode. Nous avons enfin proposé d'étendre les études saisonnières aux plus petites espèces d'oiseaux volants de l'océan Austral dont la distribution hivernale demeure quasiment inconnue, et les études à long terme à la famille des procellariiformes dont les populations ont également connu de profondes modifications sur les dernières décennies.

Pour finir, une importante collection de plumes constituées de nombreuses espèces d'oiseaux marins de l'océan Austral (16 espèces) provenant de différentes localités (sept îles) et couvrant une période temporelle assez vaste (de 1880 à 2007) a été assemblée durant ce doctorat. Cette collection pourrait être la base d'études autres qu'isotopiques. Les oiseaux marins ont, par exemple, été utilisés comme indicateurs des contaminations de l'environnement marin par les métaux lourds ou d'autres polluants (Thompson et al. 1992, 1993, Monteiro & Furness 1995). Les métaux lourds sont, en effet, des éléments très mal excrétés qui s'accumulent le long du réseau trophique et engendrent certains disfonctionnements des organismes occupant le haut de la chaîne alimentaire. La concentration en métaux lourds dans les plumes d'oiseaux étant un bon indice de la



contamination du système marin (Furness & Camphuysen 1997), le niveau de contamination actuel de l'océan Austral pourraient être évalué ainsi que ses variations longitudinales (secteurs indien et atlantique) et latitudinales (zones antarctique, subantarctique et subtropical). La comparaison des concentrations en métaux lourds des plumes de musées et actuelles permettrait enfin de suivre l'évolution historique des contaminations et de l'impact des activités humaines polluantes.

BIBLIOGRAPHIE





- A -

- Angelier F, Bost CA, Giraudeau M, Bouteloup G, Dano S, Chastel O (2008) Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: the Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*. *Gen Comp Endocrinol* 156:134-144
- Araujo MS, Bolnick DI, Machado G, Giaretta AA, dos Reis SF (2007) Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia* 152:643-654
- Arnould JPY, Briggs DR, Croxall JP, Prince PA, Wood AG (1996) The foraging behaviour and energetics of wandering albatrosses brooding chicks. *Antarct Sci* 8:229-236
- Atkinson A, Meyer B, Syübing D, Hagen W, Schmidt K, Bathmann UV (2002) Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter II: Juveniles and adults. *Limnol Oceanogr* 47:953-966
- Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature* 432:100-103
- August PV (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507

- B -

- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart SN (2004) 2004 IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Barber RT, Chavez FP (1983) Biological consequences of El Nino. *Science* 222:1203-1210
- Barbraud C, Marteau C, Ridoux V, Delord K, Weimerskirch H (2008) Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. *J Appl Ecol* 45:1460-1467
- Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proc R Soc B* 270:2111-2116
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001a) Contrasting effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *J Avian Biol* 32:297-302
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001b) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183-186
- Barrera-Oro E (2002) The role of fish in the Antarctic marine food web: differences between



- inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. *Antarct Sci* 14:293-309
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, MacLeod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73:1007-1012
- Bearhop S, Phillips RA, Thompson DR, Waldron S, Furness RW (2000) Variability in mercury concentrations of great skuas *Catharacta skua*: the influence of colony, diet and trophic status inferred from stable isotope signatures. *Mar Ecol Prog Ser* 195:261-268
- Bearhop S, Thompson DR, Waldron S, Russell IC, Alexander G, Furness RW (1999) Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *J Appl Ecol* 36:75-84
- Bearhop S, Waldron S, Votier SC, Furness RW (2002) Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol Biochem Zool* 75:451-458
- Becker B, Kromer B, Trimborn P (1991) A stable isotope tree-ring timescale of the Late Glacial/Holocene boundary. *Nature* 353:647-649
- Becker BH, Beissinger SR (2006) Centennial decline in the trophic level of an endangered seabird after fisheries decline. *Conserv Biol* 20:470-479
- Becker BH, Newman SH, Inglis S, Beissinger SR (2007) Diet-feather stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) fractionation in common murres and other seabirds. *Condor* 109:451-456
- Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Siegel DA et al. (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444:752-755
- Berruti A (1979) The breeding biologies of the sooty albatrosses *Phoebetria fusca* and *P. palpebrata*. *Emu* 79:161-175
- BirdLife International (2008) <http://www.birdlife.org/>
- Blain S, Queguiner B, Armand L, Belviso S, Bomblé B, Bopp L, Bowie A, Brunet C, Brussaard C, Carlotti F, Cristaki U, Corbière A, Durand I, Ebersbach F, Fuda JL, Garcia N, Gerringa L, Griffiths B, Guigue C, Guillerm C, Jacquet S, Jeandel C, Laan P, Lefèvre D, Lomonaco C, Malits A, Mosseri J, Obernosterer I, Park YH, Picheral M, Pondaven P, Remenyi T, Sandroni V, Sarthou G, Savoye N, Scouarnec L, Souhaut M, Thuiller D, Timmermans K, Trull T, Uitz J, van-Beek P, Veldhuis M, Vincent D, Viollier E, Vong L, Wagener T (2007) Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446:1070-1074



- Boggs CL (1992) Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Funct Ecol* 6:508-518
- Bolnick DI, Svanback R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1-28
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanback R (2002) Measuring the individual-level resource specialization. *Ecology* 83:2936-2941
- Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel 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, Cherel Y, Trathan PN (2009) Where do penguins go during the inter-breeding period? Using geolocation to track their winter dispersion of the macaroni penguin. *Biol Lett* 5:473-47
- Boutton TW (1991) Stable carbon isotope ratios of natural materials II: atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments. In Coleman DC, Fry B (eds) *Carbon isotope techniques*. Academic Press, San Diego. pp. 173-186
- Bowen GJ, Wassenaar LI, Hobson KA (2005) Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia* 143:337-348
- Boyd PW, Jickells T, Law CS, Blain S, Boyle EA, Buesseler KO, Coale KH, Cullen JJ, de Baar HJW, Follows M, Harvey M, Lancelot C, Levasseur M, Owens NPJ, Pollard R, Rivkin RB, Sarmiento J, Schoemann V, Smetacek V, Takeda S, Tsuda A, Turner S, Watson AJ (2007) Mesoscale iron enrichment experiments 1993–2005: synthesis and future directions. *Science* 315:612-617
- Bridge ES (2006) Influences of morphology and behavior on wing-molt strategies in seabirds. *Mar Ornithol* 34:7-19
- Brooke RK (1981) Modes of moult of flight feathers in albatrosses. *Cormorant* 9:13-18
- Brown RGB (1990) The wing-moult of Cory's Shearwater, *Calonectris diomedea*, off Nova Scotia. *Can Field-Nat* 104:306-307
- Brown JS (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, competition. *Behav Ecol Sociobiol* 22:37-47



- C -

- Catard A, Weimerskirch H, Cherel Y (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Mar Ecol Prog Ser* 194:249-261
- Chamberlain CP, Waldbauer JR, Fox-Dobbs K, Newsome SD, Koch PL, Smith DR, Church ME, Chamberlain SD, Sorenson KJ, Risebrough R (2005) Pleistocene to recent dietary shifts in California Condors. *Proc Nat Acad Sci USA* 46:16707-16711
- Charrassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar Ecol Prog Ser* 221:285-297
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* 76:2240-2246
- Cherel Y (2008) Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Mar Biol* 154:813-821
- Cherel Y, Bocher P, de Broyer C, Hobson KA (2002a) Food and feeding ecology of the sympatric thin-billed *Pachyptila belcheri* and Antarctic *P. desolata* prions at Iles Kerguelen, southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 228:263-281
- Cherel Y, Bocher P, Trouve C, Weimerskirch H (2002b) Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 228:283-299
- Cherel Y, Charrassin JB, Challet E (1994) Energy and protein requirements for molt in the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Am J Physiol* 266:R1182-R1188
- Cherel Y, Ducatez S, Fontaine C, Richard P, Guinet C (2008a) 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
- Cherel 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
- Cherel Y, Hobson KA, Bailleul F, Groscolas R (2005a) Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology* 86:2881-2888
- Cherel 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



- Cherel Y, Hobson KA, Weimerskirch H (2005b) Using stable isotopes to study resource acquisition and allocation in procellariiform seabirds. *Oecologia* 145:533-540
- Cherel Y, Hobson KA, Weimerskirch H (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122:155-162
- Cherel Y, Kernaleguen L, Richard P, Guinet C (2009) Whisker isotopic signature depicts migration patterns and multi-year intra- and inter-individual foraging strategies in fur seals. *Biol Lett On line*
- Cherel Y, Klages N (1998) A review of the food of albatrosses. In Robertson G, Gales R (eds) *Albatross biology and conservation*. Surrey Beatty, Chipping Norton, pp 113-136
- Cherel Y, Le Corre M, Jaquemet S, Ménard F, Richard P, Weimerskirch H (2008b) Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. *Mar Ecol Prog Ser* 366: 281-291
- Cherel Y, Phillips RA, Hobson KA, McGill R (2006) Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biol Lett* 2:301-303
- Cherel Y, Verdon C, Ridoux V (1993) Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. *Polar Biol* 13:355-357
- Cherel Y, Weimerskirch H (1999) Spawning cycle of onychoteuthid squids in the southern Indian Ocean: new information from seabird predators. *Mar Ecol Prog Ser* 188:93-104
- Colabuono FI, Vooren CM (2007) Diet of Black-browed *Thalassarche melanophrys* and Atlantic Yellow-nosed *T. chlororhynchos* albatrosses and White-chinned *Procellaria aequinoctialis* and Spectacled *P. conspicillata* petrels off southern Brazil. *Mar Ornithol* 35:9-20
- Cooper J (2003) Seabirds and seals at the Prince Edward Islands. *Afr J Mar Sci* 25:415-564
- Cooper J, Klages NTW (1995) The diets and dietary segregation of sooty albatrosses (*Phoebetria spp.*) at subantarctic Marion Island. *Antarct Sci* 7:15-23
- Cooper J, Underhill LG, Avery G (1991) Primary molt and transequatorial migration of the sooty shearwater. *Condor* 93:724-730
- Croxall JP, Prince PA (1980) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linnean Soc* 12:103-131
- Croxall JP, Prince PA, Rothery P, Wood AG (1998) Population changes in albatrosses at South Georgia. In Robertson G, Gales R (eds) *Albatross biology and conservation*. Surrey Beatty, Chipping Norton. pp 69-83
- Croxall JP, Silk JRD, Phillips RA, Afanasyev V, Briggs DR (2005) Global



circumnavigations: tracking year-round ranges of nonbreeding albatrosses. *Science* 307:249-250

Cuthbert R, Hilton GD, Ryan PG, Tuck GN (2005) At-sea distribution of breeding Tristan albatrosses *Diomedea dabbenena* and potential interactions with pelagic longline fishing in the South Atlantic Ocean. *Biol Conserv* 121:345-355

- D -

Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2002) Scale-dependent associations of predators and prey: constraints imposed by flightlessness of common murres. *Mar Ecol Prog Ser* 245:259-272

Deacon GER (1937) The hydrology of the Southern Ocean. *Discov Rep* 15:1-24

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 Biol* 27:793-800

Delord K, Besson D, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. *Biol Conserv* 141:1840-1856

DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 42:495-506

- E -

Edwards AE (2008) Large-scale variation in flight feather molt as a mechanism enabling biennial breeding in albatrosses. *J Avian Biol* 39:144-151

- F -

Forero MG, Hobson KA, Bortolotti GR, Donázar JA, Bertellotti M, Blanco G (2002) Food resource utilisation by the Magellanic penguin, evaluated through stable isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar Ecol Prog Ser* 234:289-299

François R, Altabet MA, Goericke R (1993) Changes in the $\delta^{13}\text{C}$ of surface water particulate



- matter across the Subtropical Convergence in the SW Indian Ocean. Global Biogeochem Cycles 7:627-644
- Fry B (2006) Stable isotope ecology. Springer Verlag, New York
- Fry B (1988) Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. Limnol Oceanogr 33:1182-1190
- Fry B (1983) Fish and shrimp migrations in the northern Gulf of Mexico analyzed using stable C, N, and S isotope ratios. Fish Bull 81:789-801
- Fry B, Anderson RK, Entzeroth L, Bird JL, Parker PL (1984) ^{13}C enrichment and oceanic food web structure in the northwest Gulf of Mexico. Contrib Marine Sci 27:49-63
- Furness RW, Camphuysen CJ (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. ICES J mar Sci 54:726-737
- Furness RW, Greenwood JJD (1993) Birds as Monitors of Environmental Change. Chapman & Hall, London.

—G—

- Gailey-Phipps JJ, Sladen WJL (1982) Survey on nutrition of penguins. J Am Vet Med Assoc 181:1305-1309
- Gille ST (2002) Warming of the Southern Ocean since the 1950s. Science 295:1275-1277
- Gladbach A, McGill RAR, Quillfeldt P (2007) Foraging areas of Wilson's storm-petrel *Oceanites oceanicus* in the breeding and inter-breeding period determined by stable isotope analysis. Polar Biol 30:1005-1012
- González-Solís J, Croxall JP, Oro D, Ruiz X (2007) Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. Front Ecol Environ 6:297-301
- Gregg WW, Conkright ME, Ginoux P, O'Reilly JE, Casey NW (2003) Ocean primary production and climate: global decadal changes. Geophys Res Lett 30:1809-1812
- Grémillet D, Wilson RP, Wanless S, Chater T (2000) Black-browed albatrosses, international fisheries and the Patagonian shelf. Mar Ecol Prog Ser 195:269-280
- Griffiths AM, Siegfried WR, Abrams RW (1982) Ecological structure of a pelagic seabird community in the southern ocean. Polar Biol 1:39-46
- Grosbois V, Thompson PM (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. Oikos 109:273-290
- Guinet C, Chastel O, Koudil M, Durbec JP, Jouventin P (1998) Effects of warm sea-surface



anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. Proc R Soc B 265:1001-1006

-H-

- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. Science 131:1292-1297
- Hebert CE, Bur M, Sherman D, Shutt JL (2008) Sulfur isotopes link overwinter habitat use and breeding condition in double-crested cormorants. Ecol Appl 18:561-567
- Hedd A, Monteverchi WA (2006) Diet and trophic position of Leach's storm-petrel *Oceanodroma leucorhoa* during breeding and moult, inferred from stable isotope analysis of feathers. Mar Ecol Prog Ser 322:291-301
- Hedenstrom A (2003) Scaling migration speed in animals that run, swim and fly. J Zool 259: 155-160
- Hilderbrand GV, Farley SD, Robbins CT, Hanley TA, Titus K, Servheen C (1996) Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. Can J Zool 74:2080-2088
- Hilton GM, Thompson DR, Sagar PM, Cuthbert RJ, Cherel Y, Bury SJ (2006) A stable isotopic investigation into the causes of decline in a sub-Antarctic predator, the rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome*. Global Change Biol 12:611-625
- Hirons AC, Schell DM, Finney BP (2001) Temporal records of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in North Pacific pinnipeds: inferences regarding environmental change and diet. Oecologia 129:591-601
- Hobson KA 2008 Using endogenous and exogenous markers in bird conservation. Bird Conserv Internat 18:S174-S199
- Hobson KA, Alisauskas RT, Clark RG (1993) Stable nitrogen isotope enrichment in avian tissue due to fasting and nutritional stress: implication for isotopic analyses of diet. Condor 95:388-394
- Hobson KA, Clark RG (1992a) Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. Condor 94:181-188
- Hobson KA, Clark RG (1992b) Assessing avian diets using stable isotopes II: factor influencing diet-tissue fractionation. Condor 94:189-197
- Hobson KA, Piatt JF, Pitocchelli J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. J Anim Ecol 63:786-798
- Hobson KA, Sease JL, Merrick RL, Piatt JF (1997) Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon.



Mar Mamm Sci 13:114-132

Hobson KA, Sinclair EH, York AE, Thomason JR, Merrick RE (2004) Retrospective isotopic analyses of Steller sea lion tooth annuli and seabird feathers: a cross-taxa approach to investigating regime and dietary shifts in the Gulf of Alaska. Mar Mammal Sci 20:621-638

Holmgren M, Scheffer M, Ezcurra E, Gutiérrez JR, Mohren GMJ (2001) El Nino effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. Trends Ecol Evol 16:89-94

Hunter S (1987) Species and sexual isolation mechanisms in sibling species of Giant Petrels *Macronectes spp.* Polar Biol 7:295-301

Hunter S (1984) Moult of the Giant Petrels *Macronectes halli* and *M. giganteus* at South Georgia. Ibis 126:119-132

Hutchinson (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp Quant Biol 22:415-427

Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H, Metzl N, Hunt GL Jr (2007) Community structure across a large-scale ocean productivity gradient: marine bird assemblages of the Southern Indian ocean. Deep-Sea Res I. 54:1129-1145

— J —

Jaksic FM (2001) Ecological effects of El Nino in terrestrial ecosystems of western South America. Ecography 24:241-249

Jackson S (1988) Diets of the white-chinned petrel and sooty shearwater in the southern Benguela Region, South Africa. Condor 90:20-28

Jaeger A, Blanchard P, Richard P, Cherel Y (2009) Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. Mar Biol 156: 1233-1240

Jaeger A, Connan M, Richard P, Cherel Y (in revision a) Stable isotopes quantify seasonal changes and levels of population- and individual-specialization in seabird trophic niche. Mar Ecol Prog Ser

Jaeger A, Lecomte V, Weimerskirch H, Richard P, Cherel Y (in revision b) Satellite tracking validates the use of latitudinal carbon isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. Biol Lett

Jaquemet S, McQuaid C (2008) Stable isotope ratios in Cape gannets around the southern coasts of Africa reveal penetration of biogeographic patterns in oceanic signatures.



- Estuar Coastal Shelf Sci 80:374-380
- Jardine TD, Cunjak RA (2005) Analytical error in stable isotope ecology. Oecologia 144:528-533
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. Polar Biol 29:413-423
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. J Anim Ecol 72:576-587
- Jenouvrier S, Caswell H, Barbraud C, Holland M, Stroeve J, Weimerskirch H (2009) Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. Proc Nat Acad Sci USA 106:1844-1847
- Jenouvrier S, Weimerskirch H, Barbraud C, Park YH, Cazelles B (2005) Evidence of a shift in cyclicity of Antarctic seabirds dynamics link to climate. Proc R Soc B 272:887-89
- Jouventin P, Dobson FS (2002) Why breed every year? The case of albatrosses. Proc R Soc B 269:1955-1961
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of Wandering albatrosses. Nature 343:746-748
- Jouventin P, Weimerskirch H (1988) Demographic strategies of southern albatrosses. Proc of XIX Int Ornithol Congr 19:857-865

-K-

- Keeling CD (1979) The Suess effect: ^{13}C arbon and ^{14}C arbon interactions. Environ Intern 2:229-300
- Kelly JF (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Can J Zool 78:1-27
- King JR (1974) Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In Paynter RA (eds) Avian Energetics. Publ. Nuttall Orn. Club 15, Cambridge. pp 1-85
- Kojadinovic J, Richard P, Le Corre M, Cosson RP, Bustamante P (2008) Effects of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in seabird muscle, liver and feathers. Waterbirds 31:169-178
- Kottmeier ST, Sullivan CW (1987) Late winter primary production and bacterial production in sea ice and seawater west of the Antarctic peninsula. Mar Ecol Prog Ser 36: 287-298
- Knox GA (1994) The biology of the Southern Ocean. Cambridge University Press,



Cambridge.

Kroopnick PM (1985) The distribution of $^{13}\text{CO}_2$ in the world oceans. Deep-Sea Res 32:57-84

— L —

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

Langston NE, Rohwer S (1996) Molt–breeding tradeoffs in albatrosses: life history implications for big birds. Oikos 76:498-510

Laws RM (1985) The ecology of the Southern Ocean. Am Scientist 73:26-40

Laws EA, Popp BN, Bidigare RR, Kennicutt MC, Macko SA (1995) Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and $[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$: theoretical considerations and experimental results. Geochim Cosmochim Acta 59:1131-1138

Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. Auk 104:116-121

Lindberg MS, Walker J (2007) Satellite telemetry in avian research and management: sample size considerations. J Wildl Manag 71:1002-1009

Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. Nature 387:897-900

Lourey MJ, Trull TW, Sigman DM (2003) Sensitivity of $\delta^{15}\text{N}$ of nitrate, surface suspended and deep sinking particulate nitrogen to seasonal nitrate depletion in the Southern Ocean. Global Biogeochem Cycles 17:1081-1098

— M —

Mackintosh NA (1960) The pattern of distribution of the Antarctic fauna. Proc R Soc B 153: 624-631

Macko SA, Fogel-Estep ML, Engel MH, Hare PE (1986) Kinetic fractionation of nitrogen isotopes during amino acid transamination. Geochim Cosmochim Acta 50:84-90

de la Mare WK (1997) Abrupt mid-twentieth-century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. Nature 389:57-60

Marchant S, Higgins PJ (1990) Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Oxford University Press, Melbourne.



- Martin JH (1990) Glacial-interglacial CO₂ changes: the iron hypothesis. *Paleoceanogr* 5:1-13
- Martínez del Rio C, Sabat P, Anderson-Sprecher Richard, Gonzalez SP (2009) Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia* 161:149-159
- Matthews B, Mazumder A (2004) A critical evaluation of intrapopulation variation of δ¹³C and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* 140:361–371
- McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378-390
- Mill AC, Sweeting CJ, Barnes C, Al-Habsi SH, MacNeil MA (2008) Mass-spectrometer bias in stable isotope ecology. *Limnol Oceanogr: Methods* 6:34-39
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: further evidence and the relation between δ¹⁵N and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135-1140
- Mizutani H, Fukuda M, Kabaya Y (1992) ¹³C and ¹⁵N enrichment of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology* 73:1391-1395
- Mizutani H, Fukuda M, Kabaya Y, Wada E (1990) Carbon isotope ratio of feathers reveals feeding behavior of cormorants. *Auk* 107:400-403
- Mizutani H, Kabaya Y, Wada E (1991) Nitrogen and carbon isotope compositions relate linearly in cormorant tissues and its diet. *Isotopenpraxis* 4:166-168
- Monteiro LR, Furness RW (1995) Seabirds as monitors of mercury in the marine environment. *Water Air Soil Pollut* 80:851-870
- Montes-Hugo M, Doney SC, Ducklow HW, Fraser W, Martinson D, Stammerjohn SE, Schofield O (2009) Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. *Science* 323:1470-1473
- Moore JK, Abbott MR (2000) Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean. *J Geophys Res* 105:28709-28722

-N-

- Nel DC, Lutjeharms JRE, Pakhomov EA, Ansorge IJ, Ryan PG, Klages NTW (2001) Exploitation of mesoscale oceanographic features by Gray-headed Albatrosses *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 217:15-26
- Nel DC, Ryan PG, Nel JL, Klages NTW, Wilson RP, Robertson G (2002) Foraging



- interactions between wandering albatrosses *Diomedea exulans* breeding on Marion Island and long-line fisheries in the southern Indian Ocean. *Ibis* 144:141-154
- Nevitt GA, Losekoot M, Weimerskirch H (2008) Evidence for olfactory search by wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proc Nat Acad Sci USA* 105:4576-4581
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429-436
- Nicholls DG, Murray D, Battam H, Robertson G, Moors P, Butcher E, Hildebrandt M (1995) Satellite tracking of the wandering albatross *Diomedea exulans* around Australia and in the Indian Ocean. *Emu* 95: 223-230
- Nicol S (2006) Krill, currents, and sea-ice: *Euphausia superba* and its changing environment. *BioSci* 56:111-120
- Norris DR, Arcese P, Preikshot D, Bertram DF, Kyser TK (2007) Diet reconstruction and historic population dynamics in a threatened seabird. *J Appl Ecol* 44:875-884

— O —

- O'Leary MH (1988) Carbon isotopes in photosynthesis. *BioSci* 38: 328-336
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In Horn DJ, Stairs GR, Mitchell RD (eds) *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus. pp 155-177
- Orsi AH, Whitworth III T, Nowlin WD (1995) On the meridional extent and fronts of the antarctic circumpolar current. *Deep-Sea Res I* 42:641-673
- Owens NJP (1987) Natural variations in ¹⁵N in the marine environment. *Adv Mar Biol* 24:389-451

— P —

- Park YH, Gambéroni L (1997) Cross-frontal exchange of Antarctic Intermediate Water and Antarctic Bottom Water in the Crozet Basin. *Deep-Sea Res II* 44:963-986
- Payne RB (1972) Mechanisms and control of molt. In Farner DS, King JR (eds) *Avian biology*. Academic Press, New York. pp 103-155
- Pennycuick CJ (1982) The flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes) observed in South Georgia and its vicinity. *Phil Trans R Soc Lond B* 300:75-106



- Perissonotto R, Gurney L, Pakhomov EA (2000) Contribution of heterotrophic material to diet and energy budget of Antarctic krill, *Euphausia superba*. Mar Biol 136:129-136
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. Ann Rev Ecol Syst 18:293-320
- Phillips RA, Bearhop S, McGill RAR, Dawson DA (2009) Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the non-breeding period. Oecologia 160:795-806
- Phillips RA, Catry P, Silk JRD, Bearhop S, McGill R, Afanasyev V, Strange IJ (2007) Movements, winter distribution and activity patterns of Falkland and brown skuas: insights from loggers and isotopes. Mar Ecol Prog Ser 345:281-291
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP (2005a) Foraging and provisioning strategies of the light-mantled sooty albatross at South Georgia: competition and co-existence with sympatric pelagic predators. Mar Ecol Prog Ser 285:259-270
- 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
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Bennett VJ (2005b) Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. Ecology 86:2386-2396
- 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
- Pichegru L, Ryan PG, van der Lingen CD, Coetzee J, Ropert-Coudert Y, Grémillet D (2007) Foraging behaviour and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system. Mar Ecol Prog Ser 350:127-136
- Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. Mar Ecol Prog Ser 298:295-304
- 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
- Polis G (1984) Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? Am Nat 123:541-564
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology 83:703-718



Prince PA, Croxall JP, Trathan PN, Wood AG (1998) The pelagic distribution of South Georgia albatrosses and their relationship with fisheries. In Robertson G, Gales R (eds) Albatross biology and conservation. Surrey Beatty, Chipping Norton. pp 137-167

- Q -

Quillfeldt P, Bugoni L, McGill RAR, Masello JF, Furness RW (2008a) Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: implications for food web studies. *Mar Biol* 155:593-598

Quillfeldt P, McGill RAR, Furness RW (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. *Mar Ecol Prog Ser* 295:295-304

Quillfeldt P, McGill RAR, Masello JF, Weiss F, Strange IJ, Brickle P, Furness RW (2008b) Stable isotope analysis reveals sexual and environmental variability and individual consistency in foraging of thin-billed prions. *Mar Ecol Prog Ser* 373:137-148

- R -

Raclot T, Groscolas R, Cherel Y (1998) Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Mari Biol* 132:523-533

Rau GH, Sweeney RE, Kaplan IR (1982) Plankton $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep-Sea Res I* 29:1035-1039

Rau GH, Takahashi T, Marais DJD, Repeta DJ, Martin JH (1992) The relationship between organic matter $\delta^{13}\text{C}$ and $[\text{CO}_2(\text{aq})]$ in ocean surface water: data from a JGOFS site in northeast Atlantic Ocean and a model. *Geochim Cosmochim Acta* 56:1413-1419

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

Ridoux V, Offredo C (1989) The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biol* 9:137-145

Rolland V, Barbraud C, Weimerskirch H (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *J Appl Ecol* 45:4-13

Rubenstein DR, Hobson KA (2004) From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends Ecol Evol* 19:256-263



Ryan PG, Phillips RA, Nel DC, Wood AG (2007) Breeding frequency in Grey-headed Albatrosses *Thalassarche chrysostoma*. *Ibis* 149:45-52

- S -

Sandvik H, Erikstad KE, Barrett R, Yoccoz NG (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *J Anim Ecol* 74:817-831

Schmidt K, Atkinson A, Stubing D, McClelland JW, Montoya JP, Voss M (2003) Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: some uses and limitations of a stable isotope approach. *Limnol Oceanogr* 48:277-289

Slatkin M (1984) Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38:622-630

Schell DM (2000) Declining carrying capacity in the Bering Sea: isotopic evidence from whale baleen. *Limnol Oceanogr* 45:459-462

Schoener TW (1979) Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *Am Nat* 114:902-914

Schoeninger MJ, Iwaniec UT, Glander KE (1997) Stable isotope ratios indicate diet and habitat use in New World monkeys. *Am J Phys Anthropol* 103: 69-83

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

Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292-1296

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

Stettenheim P (1976) Structural adaptation in feathers. *Proc of XVI Int Ornithol Congr* 16:385-401

- T -

Thompson DR, Becker PH, Furness RW (1993) Long-term changes in mercury concentration in herring gulls *Larus argentatus* and common terns *Sterna hirundo* from the German North Sea coast. *J Appl Ecol* 30:316-320

Thompson DR, Furness RW (1995) Stable-isotope ratios of carbon and nitrogen in feathers indicate seasonal dietary shifts in northern fulmars. *Auk* 112:493-498

Thompson DR, Furness RW, Lewis SA (1995) Diets and long-term changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in northern fulmars *Fulmarus glacialis* from two northeast Atlantic colonies.



Mar Ecol Prog Ser 125:3-11

Thompson DR, Furness RW, Walsh PM (1992) Historical changes in mercury concentrations in the marine ecosystem of the north and north-east Atlantic Ocean as indicated by seabird feathers. J Appl Ecol 29:79-84

Tickell WLN (1968) The biology of the great albatrosses *Diomedea exulans* and *D. epomophora*. Antarct Res Ser 12:1-55

Tickell WLN (1967) Movements of Black-browed and Grey-headed Albatrosses in the South Atlantic. Emu 66:357-367

Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. Oecologia 57:32-37

Tierney M, Southwell C, Emmerson LM, Hindell MA (2008) Evaluating and using stable-isotope analysis to infer diet composition and foraging ecology of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*. Mar Ecol Prog Ser 355:297-307

Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. Mar Ecol Prog Ser 251:279-297

Trull TW, Armand L (2001) Insights into Southern Ocean carbon export from the $\delta^{13}\text{C}$ of particles and dissolved inorganic carbon during the SOIREE iron release experiment. Deep-Sea Res II 48:2655-2680

Tuck GN, Polacheck T, Bulman CM (2003) Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. Biol Conserv 114:1-27

- V -

Van Franeker JA, Bathmann UV, Mathot S (1997) Carbon fluxes to Antarctic top predators. Deep-Sea Res II 44:435-455

Van Heezik Y, Lloyd D (1990) Effects of food variability on growth rates, fledging sizes and reproductive success in the yellow-eyed penguin *Megadyptes antipodes*. Ibis 132:354-365

- W -

Wada E, Terakazi M, Kabaya Y, Nemoto T (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic



- Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. Deep-Sea Res 34:829-841
- Walther GR, Post E, Convey P et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature 416:389-395
- Warham J (1996) The behaviour, population biology and physiology of the petrels. Academic Press, London
- Warham J (1990) The petrels. Their ecology and breeding systems. Academic Press, London
- Watson GE (1975) Birds of the Antarctic and Sub-Antarctic. American Geophysical Union, Washington.
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT (2002) Links between worlds: unraveling migratory connectivity. Trends Ecol Evol 17:76-83
- Weimerskirch H (1998) Foraging strategies of Indian Ocean albatrosses and their relationships with fisheries. In Robertson G, Gales R (eds) Albatross biology and conservation. Surrey Beatty, Chipping Norton. p 168-179
- Weimerskirch H (1991) Sex-specific differences in molt strategy in relation to breeding in the wandering albatross. Condor 93:731-737
- Weimerskirch H, Catard A, Prince PA, Cherel Y, Croxall JP (1999) Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: from the tropics to Antarctica. Biol Conserv 87:273-275
- Weimerskirch H, Chastel O, Ackermann L (1995) Adjustment of parental effort to manipulated foraging ability in a pelagic seabird, the thin-billed prion *Pachyptila belcheri*. Behav Ecol Sociobiol 36:11-16
- Weimerskirch H, Cherel Y, Cuénot-Chaillet F, Ridoux V (1997) Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. Ecology 78:2051-2063
- Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet F (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. Proc R Soc B 255:91-97
- Weimerskirch H, Gault A, Cherel Y (2005) Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. Ecology 86:2611-2622
- Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Shaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. Proc R Soc B 267:1869-1874
- Weimerskirch H, Inchausti P, Guinet C, Barbraud C (2003) Trends in bird and seal



- populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarct Sci* 15:249-256
- Weimerskirch H, Jouventin P (1987) Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos* 49:315-322
- Weimerskirch H, Jouventin P, Mougin JL, Stahl JC, Van Beveren M (1985) Banding recoveries and the dispersal of seabirds breeding in French Austral and Antarctic Territories. *Emu* 85:22-33
- Weimerskirch H, Jouventin P, Stahl JC (1986) Comparative ecology of the six albatross species breeding on the Crozet Islands. *Ibis* 128:195-213
- Weimerskirch H, Salamolard M, Sarrazin F, Jouventin P (1993) Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk* 110:325-342
- Weimerskirch H, Wilson RP (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature* 406:955-956
- Werner E, Gilliam J (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu Rev Ecol System* 15:393-426
- Widelitz RB, Jiang TX, Yu M, Shen T, Shen JY, Wu P, Yu Z, Chuong CM (2003) Molecular biology of feather morphogenesis: a testable model for evo-devo research. *J Exp Zool* 298B:109-122
- Williams TD (1995) The penguins: Spheniscidae, birds families of the world series. Oxford University Press, Oxford
- Wilson PR, Ainley DG, Nur N, Jacobs SS, Barton KJ, Ballard JC, Comiso JC (2001) Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Mar Ecol Prog Ser* 213:301-309
- Woo KJ, Elliott KH, Davidson M, Gaston AJ, Davoren GK (2008) Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *J Anim Ecol* 77:1082-1091

-X-

- Xavier JC, Croxall JP, Trathan PN, Wood AG (2003) Feeding strategies and diets of breeding grey-headed and wandering albatrosses at South Georgia. *Mar Biol* 143:221-232

ANNEXES





A- Article 6

Deep-sea research I, En révision

Foraging habitat of the Adélie penguin at Dumont d'Urville, Adélie Land (East Antarctica)

**Audrey Jaeger¹ • Carole Vallet^{2,3} • Karine Delord¹ • Philippe Koubbi⁴ •
Charles-André Bost¹**

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

² Université d'Artois, Centre IUFM Nord - Pas de Calais, 10 rue Hippolyte Adam,
62230 Outreau, France

³ Université du Littoral Côte d'Opale, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences,
CNRS UMR 8187 LOG, 32 avenue Foch, 62930 Wimereux, France

⁴ Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), CNRS UMR 7093, Université
Paris VI, Station Zoologique, La Darse, BP 28, 06230 Villefranche-Sur-Mer, France



1. Abstract

The distribution and behaviour of foraging seabirds are strongly dependent on the physical features of the ocean. However few studies have been carried out on the factors influencing the at-sea distribution of penguins despite their key role in the marine ecosystems. We have studied the foraging distribution of satellite-tracked Adélie penguins over three consecutive summers (2004, 2005 and 2006) at Dumont D'Urville (Adélie Land, Antarctica) in relation to hydrological characteristics. Oceanographic surveys were performed at the same time in the penguins' foraging range. Their foraging habitat showed interannual variations in relation with changes in water density. The birds foraged preferentially in denser seawater but also, on a smaller scale, in colder waters. Overall, penguins concentrated their foraging effort at the edges of a wide inner shelf depression open to the north to oceanic waters. This foraging habitat corresponds to sectors where their major preys, *Euphausia superba* and *Pleuragramma antarcticum*, have a high probability of being found.

Keywords: Adélie penguin, Seabird; Foraging, Sea surface temperature, Sea surface density, Bathymetry.



2. Introduction

Seabirds forage in a highly heterogeneous physical and biological environment. Marine resources are patchily distributed over large areas and physical features show important variations on different spatial and temporal scales. Variation of biomass in the pelagic zone is dependent on the spatio-temporal scale of oceanic features. How seabirds cope with this heterogeneity has been extensively debated. At-sea studies have shown that seabirds forage preferentially in areas where physical processes cause predictably located aggregations of preys (Hunt et al., 1999; Van Franeker et al., 2002; Cotté et al., 2007). For flying birds, predictability of marine preys appears to be high on the large- (more than 1000km) and mesoscale (100-1000km) but on a smaller scale (1-100km) it depends on the physical structure considered (Weimerskirch, 2007). Swimming seabirds such as penguins are much more dependent on prey predictability compared to flying birds (Costa, 1991). Penguins travel more slowly and at higher energy cost (Costa, 1991; Green et al., 2005). Because their foraging range is thus limited, they have to rely particularly on physical to aggregate prey in a predictable way (Wilson and Wilson, 1990; Bost et al., 2007; Ropert-Coudert et al., 2006).

Studies of a Sub-Antarctic penguin at-sea distribution showed a strong dependence on major frontal zones where preys appear to be more available at the mesoscale level. The foraging activities of the royal penguin *Eudyptes Schlegeli* from Macquarie Island occur then in the vicinity of the Sub-Antarctic Front (Hull et al., 1997). Wherever their breeding location, king penguins exploit frontal areas such as the Polar Front and the Sub-Antarctic Front (Bost et al., 1997; Guinet et al., 1997; Charrassin and Bost, 2001). Previous work on Adélie penguins has documented the influence of the extent and density of sea-ice (Ainley et al., 1998; Clarke et al., 2002; Watanuki et al., 2002; Kato et al., 2003; Watanuki et al., 2003) and bathymetry (Wienecke et al., 2000; Clarke et al., 2006). However, no exhaustive information is available on the influence of physical factors on Adélie penguin foraging habitats despite the key role the birds play in Antarctic food webs (Ainley, 2002).

The objective of this paper is to investigate the physical foraging habitat of an Antarctic apex predator, the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*. This penguin is one of the most common penguins with a total population of about 2.4 million pairs distributed around the Antarctic (Woehler, 1995). Here we examine what are 1) the physical processes influencing the horizontal at-sea distribution of Adélie penguins in terms of bathymetry, surface temperatures and densities on a small scale and 2) how this habitat coincides with the prey



preferences. This was made possible by satellite tracking of breeding Adélie penguins in conjunction with a simultaneous oceanographic survey in the penguins' foraging area during three successive southern summers (2004, 2005 and 2006) in Adélie Land, East Antarctica.

3. Materials and methods

3.1. Study area

The colony of Adélie penguins studied is localized at the French station of Dumont d'Urville (Petrels Island, 66°39.9'S, 140°0.1'E) in Adélie Land. In the foraging sector used by Adélie penguins, the continental shelf is eroded locally by ancient glacial activity forming deep submarine valleys (Arnaud, 1974). A total of about 33 000 pairs of Adélie penguins breed annually at Dumont D'Urville (Jenouvrier et al., 2006).

3.2. Satellite tracking of Adélie penguin (Table 6.1)

The at-sea movements of Adélie penguins were tracked by using the ARGOS system (CLS Argos, Toulouse, France). From 2004 to 2006, a total of 34 breeding penguins was equipped. Eleven penguins were equipped in 2004 (12 to 23 January), ten in 2005 (4 to 12 January) and 13 in 2006 (4 to 22 January). The Adélie penguins were instrumented at the brooding stage, i.e. when guarding young chicks (2 to 4 weeks old). Birds were fitted with hydrodynamically streamlined platform transmitter terminals (PTTs, model Kiwisat 101, Sirtrack Ltd., NZ). The transmission interval was 45s. Birds were equipped before departure to sea after having been relieved on the nest by their partner. The PTTs were fitted to the lower back with the posterior antennas spring mounted to reduce drag (Bannasch et al., 1994). The devices were glued to the feathers of the back with cyanoacrylate glue (Loctite 401) and the attachment was secured with two cable-ties.

Table 6.1: Summary of penguin tracking features for each of the three years.

	2004	2005	2006
Number of instrumented penguin	11	10	13
Tracking dates	12-23 January	4-12 January	4-22 January
Mean maximal foraging distance (km \pm SD)	42 \pm 12	71 \pm 35	71 \pm 25
Mean distance travel (km \pm SD)	105 \pm 34	165 \pm 82	178 \pm 60
Mean trip duration (h \pm SD)	57 \pm 18	56 \pm 23	52 \pm 18
Mean swim speed (km.h ⁻¹ \pm SD)	4.0 \pm 0.8	4.6 \pm 0.8	4.8 \pm 0.6



3.3. Impact of the study

Externally attached devices have a considerable effect on the performance and energy expenditure of penguins (Wilson and Culik, 1992; Wilson et al., 2004). The PTTs weighed 208g and had a cross section of 3.74cm², i.e. 1.7-2.7% of the Adélie penguin cross sectional area (Culik and Wilson, 1991; Oehme and Bannash, 1989). To determine the effect of the instrumentation on a penguin's behaviour we compared trip duration and body mass change with data from uninstrumented birds (2006 season). The mean duration of instrumented penguins was 25% longer than that of control birds (PTT birds: 40.8 ± 6.6 h, n=11; control birds: 32.6 ± 14.9 h, n=15; z=2.09, P<0.03). Mass gain did not differ significantly between the two groups (PTT birds: 470 ± 300 g; control birds: 650 ± 460 g; U test, P<0.05)

3.4. Oceanographic measurements (Table 6.2)

Oceanographic data were obtained during three ICOTA (Coastal Ichthyology in Terre Adélie) cruises aboard the RS « L'Astrolabe » in 2004 (21 to 28 January), in 2005 (10 to 16 January) and in 2006 (9 to 18 January). During each cruise, a part of the sampling design consisted in positioning some stations according to the main area used by Adélie penguins as determined by real-time satellite tracking data. Several physical and biological parameters were studied during each cruise. Here we report only analyzes of physical measurements. The sea surface temperature and salinity were measured with a continuous temperature and salinity recorder of the CSIRO (Australia's Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation). Measurements were registered every minute at a depth of 4m. The seawater density at the atmospheric pressure was calculated using a Matlab function provided by the CSIRO. The bathymetry was obtained from the National Geographical Data Center (resolution: 4km).

Table 6.2: Summary of hydrological seawater features for each of the three years.

	2004	2005	2006
Oceanographic cruise dates	21-28 January	10-16 January	9-18 January
Temperature (°C ± SD)	0.11 ± 0.40	-0.52 ± 0.15	-0.21 ± 0.61
Salinity (± SD)	34.1 ± 0.17	34.0 ± 0.41	33.7 ± 0.07
Density (kg.m ⁻³ ± SD)	1027.39 ± 0.16	1027.32 ± 0.32	1027.08 ± 0.07



3.5. Data analysis

The tracks and preferential feeding areas of penguins were studied using the Argos locations. Geographical data were analysed using ELSA software (CLS Argos, Toulouse, France). Almost all categories of locations (A, B, 0, 1, 2 and 3) were included in the analyses. Swimming velocity was calculated by assuming straight line travel at constant speed between two successive locations (Weavers, 1992). Data giving average swimming speeds higher than 7km.h^{-1} , a value which corresponds to the mean maximal swimming velocity of Adélie penguins, were rejected (Wilson et al., 2002).

We evaluated the time spent by sector, which corresponds to areas where penguins increase their foraging effort (Weavers, 1992; Bost et al., 1997). We used the software Chronos (D. Filippi, CEBC) to evaluate the time spent by sector starting from the Argos locations on a regular grid (resolution: 1.5° by 1.5° for maps and 0.5° by 0.5° for analysis). The analyses of penguin tracks in relation with bathymetric and hydrological characteristics were processed using a Geographical Information Systems (GIS) (Arcview 8.3. with the Geostatistical analyst extension). Oceanographic sampling provides irregular and discrete water data, so geostatistics were used for interpolation of bathymetry, temperatures, salinities and water densities to create raster maps. The GIS was used to re-sample the raster of environmental parameters for further analysis to explain the time spent by sector. In order to study the influence of environmental variables on the at-sea penguin distribution, canonical analyses and particularly redundancy canonical analysis (RDA) were used and performed with CANOCO version 4.53 (Biometrics). Canonical analyses capture relationships between a set of predictor variables and a set of criterion variables. They allowed separating the respective effects of hydrological features (covariables) on penguin at-sea distribution (response). As salinity and density are strongly correlated, only densities and temperatures were retained as covariables in the analyses. In RDA, each canonical ordination axis corresponds to a direction in the multivariate scatter of objects (here matrix of a penguin time spent by sector) which is maximally related to a linear combination of the explanatory variables (here hydrological characteristics of seawater) (Legendre and Legendre, 1998). In an RDA ordination biplot, the angles between variables reflect their correlations.

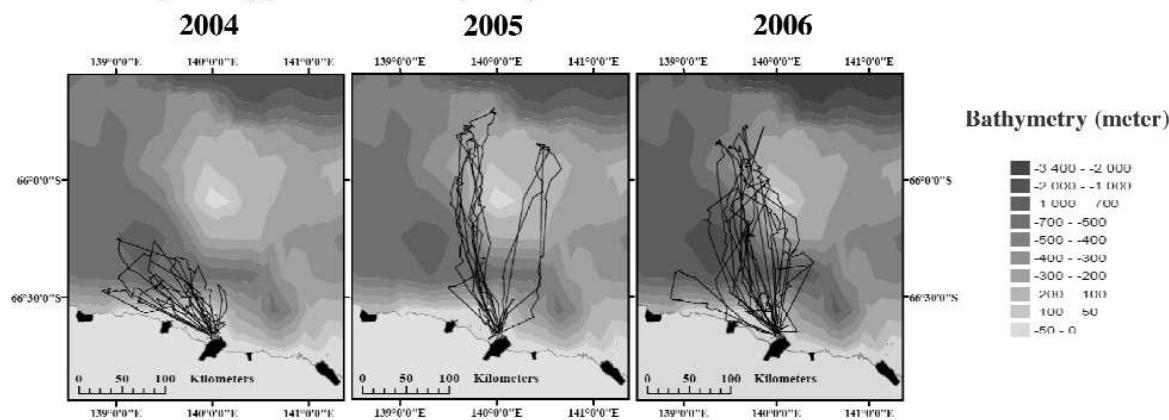


4. Results

4.1. Penguins' at-sea distribution

On the whole Adélie penguins foraged over the continental shelf and western slopes. However the foraging area differed strongly from year to year (Figure 6.1). In the summer 2004, the penguins adopted a somewhat restricted maximal foraging distance (Table 6.1, 42 ± 12 km). All trips were directed in the same sense, i.e. towards the west, and foraging activities occurred on the edges of or in the bathymetric depression. During the summer 2005 the penguins followed two main trajectories towards the north, one on each side of the bathymetric mount. In the summer 2006 the tracks were more disparate and directed towards the north and west. As a consequence, the maximal foraging distances were similar in 2005 (71 ± 35 km) and 2006 (71 ± 25 km) (Table 6.1) although covering a larger area in 2006.

Figure 6.1: Foraging tracks of Adélie penguins from Petrel Island at Dumont D'Urville during three consecutive guarding periods and bathymetry.



4.2. Time spent by sector and bathymetry

Whatever the year, there was a strong relationship between penguin foraging preferences and bathymetry. Over the three summers studied, 51% of the time at sea was spent in areas having depths between 200 and 500 m, 28% between 0-200 m and 21% up to 500 m (Figure 6.2). In 2006, birds foraged mostly and significantly in areas with 200-500 m depth (Tukey HSD multiple comparison tests, all $P < 0.050$). In 2005 and 2004 they spent more



time in such sectors but the differences were not all significant (Tukey HSD multiple comparison tests, $P<0.050$ only for differences between 200-500m and 0-200m areas in 2005; between 200-500m and 500-1000m in 2004). Although birds foraged intensively over the same bathymetry range (200-500m), they preferentially used different sectors among years. In 2004, they spent most of their time over the edges of the bathymetric depression located to the west closer to the colony. In contrast, they foraged further and to the north of the colony in 2005 and 2006 (Figure 6.1).

4.3. Hydrological characteristics

Sea-surface temperatures over the whole foraging area showed large interannual variations of range and spatial distribution (Figure 6.3, Table 6.2). In 2004, the surface temperatures were the highest ($0.11\pm0.40^\circ\text{C}$) over the whole study area. Colder waters were observed in the coastal zone west of the colony. In 2005, surface temperature waters were overall the lowest ($-0.52\pm0.15^\circ\text{C}$), with minimum temperatures between -1 and -0.9°C in the northwestern part of the study area. During this year, a large tubular iceberg of $40\times60\text{ km}^2$ was present in the northern area about 300km off Dumont D'Urville. In 2006, the surface seawater showed intermediate temperatures with the highest standard deviation ($-0.21\pm0.61^\circ\text{C}$).

Like temperatures, surface densities varied among years (Figure 6.3, Table 6.2). The densities were similar in 2004 ($1027.39\pm0.16\text{ kg.m}^{-3}$) and 2005 ($1027.32\pm0.32\text{ kg.m}^{-3}$). The highest densities reported in 2004 were limited to the coastal water towards the west of the colony. Higher density waters covered a larger area in 2005. In 2006, the surface densities were the lowest ($1027.08\pm0.07\text{ kg.m}^{-3}$) and more homogeneously distributed as shown by the small standard deviation. The variation of salinity followed that of density (Table 6.2). Surface salinities were therefore similar in 2004 (34.1 ± 0.17) and 2005 (34.0 ± 0.41). They were overall low in 2006 (33.7 ± 0.05). A strong relationship was observed between the density and salinity for each of the years (Pearson correlation coefficient, $R=0.996$ in 2004 and 2006; $R=0.990$ in 2005).

Figure 6.2: Percentage of cumulative Adélie penguin time spent by sector per year for three different ranges of bathymetry.

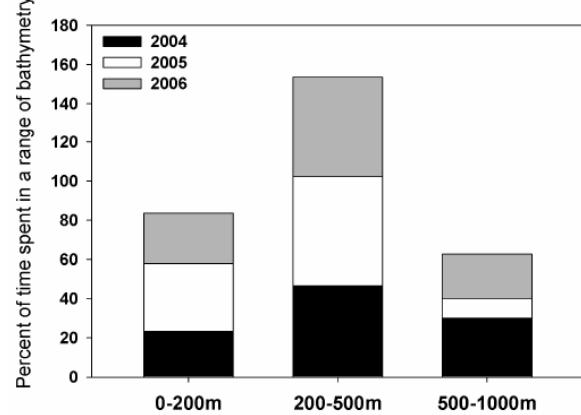
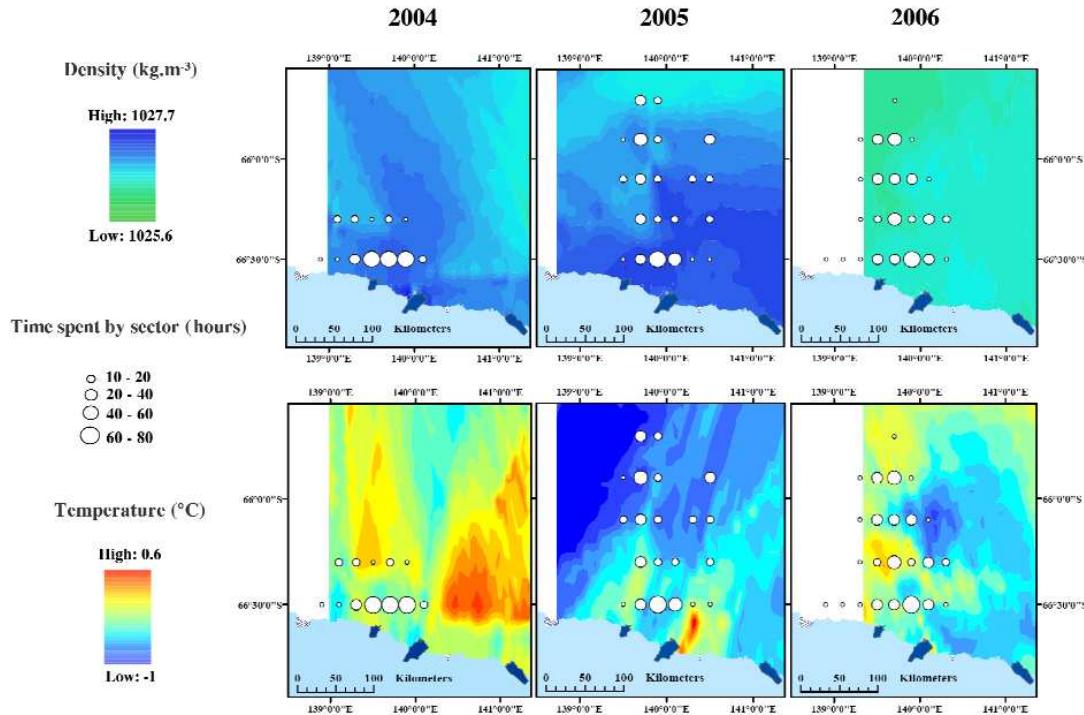




Figure 6.3: Adélie penguin time spent by sector obtained from tracks of all birds for three years along sea-surface density and sea-surface temperature.



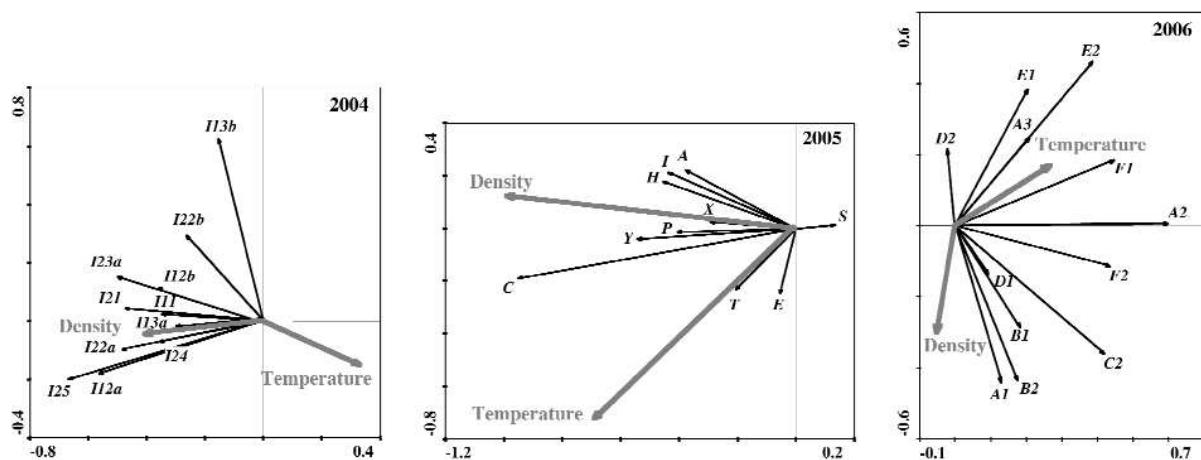
4.4. Time spent by sector and hydrological characteristics (Figure 6.4)

Seawater temperatures and densities where Adélie penguins foraged preferentially showed low interannual variations that contrast with variations of hydrological features. In 2004, penguins foraged preferentially in colder denser seawater. Their times spent by sector were closely correlated with seawater density and anticorrelated with temperature. In 2005, most of the birds foraged in denser water and six penguins out of ten in warmer seawater. Three out of ten birds foraged independently of temperature and one foraged in low temperature waters. In 2006, responses of penguins to hydrological features were non uniform. The angles between different response variables were large and correlations among times spent by sector of different penguins were thus low. Penguins exploited therefore water masses with different temperatures and densities. In 2006, most of the penguins' trips were correlated with temperature; others were independent of temperature. As for density, times spent by sector of five birds were correlated, four were anticorrelated and three were independent.



Figure 6.4: Redundancy canonical analysis (RDA) of penguin times spent by sector and environmental parameters (sea-surface density and temperature) for the three years. Penguins are identified separately with an alphanumeric code, for example *I13b*.

- **2004:** All of the time spent at-sea of penguins ($n=11$) was anticorrelated with temperature and correlated with density except for bird *I13b* (no correlation).
- **2005:** Times spent at-sea for eight penguins out of ten (excepting *S* and *E*) were correlated with density and six (*X*, *P*, *Y*, *T*, *E*) were correlated with temperature. Three times (*A*, *I*, *H*) were independent of temperature and one was anticorrelated with temperature (*S*).
- **2006:** Times spent at-sea for seven penguins out of 12 (*D2*, *E1*, *A3*, *E2*, *F1*, *A2*, *F2*) were correlated with temperature; the others were independent of temperature (*C2*, *D1*, *B1*, *B2*, *A1*). For densities, five of the times spent at-sea (*A1*, *B2*, *B1*, *C2*, *D1*) were correlated, four (*D2*, *E1*, *E2*, *A3*) were anticorrelated and three (*F1*, *A2*, *F2*) were independent of water density.



5. Discussion

5.1. Foraging habitat of Adélie penguins

Role of bathymetry

At Dumont d'Urville, Adélie penguins forage intensively in oceanographic areas with the same physical features: on the edges of the bathymetric depression in dense cold water. In fact, Adélie penguins concentrated their foraging effort in sectors having bathymetry between 200 and 500m depth over the three years studied. This preferential foraging area corresponds to the edges of an inner shelf depression. A strong link between Adélie penguin foraging habitat and bathymetry has already been reported for Adélie Land (Wienecke et al., 2000) and Béchervaise Island (Clarke et al., 2006). Shelf breaks are well known to be favourable seabird foraging areas (Hunt et al., 1999; Weimerskirch, 2007).



Role of water density

This three-summer study has pointed out the role of water density for Adélie penguin foraging. In 2004 the densest water was limited to a coastal sector and was oriented westward where all the penguins prospected. The canonical analysis showed that all penguins foraged mostly in the densest water sectors. In 2005, the majority of the penguins also foraged in the densest water north of the colony. Sectors of higher water density in 2005 covered indeed a larger area than in 2004 especially to the north. On the other hand, in 2006 the canonical analyses do not show such links. The correlation between penguin time spent by sector and water density did not show clear trends for 2004 and 2005. The responses for penguin at-sea distributions to the oceanographic features were non uniform for 2006. The low and homogeneous densities for this year can explain this result. In 2004 and 2005 there were seawater areas of high density. As a consequence the penguins foraged in these sectors. However no such distinguishing physical structure was observed in 2006 at Dumont d'Urville. This may explain why penguin tracks were not so uniquely directed and the canonical penguin response therefore non uniform. High water densities might thus be necessary to orient the penguins' at-sea distribution.

Role of sea temperature

The link between surface temperature and penguins' at-sea distribution was not as clear as for density. In 2004, all the penguins prospected preferentially in cold water. In 2005, the preferred sector for most of the penguin preferential sector was positively correlated linearly with temperature as shown by canonical analysis. However, the foraging effort of all the penguins was concentrated mainly in cold zones (Figure 6.3). This difference between maps and canonical analysis can be accounted for the presence of a large iceberg that produced very cold water that influenced an important part of the variance in canonical analyses. In 2006, 40% of the time spent at-sea occurred in sectors where water was warmer. Colder water within the penguin range was observed in the bathymetrically unfavourable sectors (0-200m). Thus the temperature does not seem to be the major factor responsible for the at-sea distribution of the Adélie penguins even if colder waters are privileged.

We suggest that there might be a hierarchy of physical factors determining the preferential foraging areas of Adélie penguins. Bathymetry plays the most important role;



then the birds orient their foraging habitat along sectors of higher water density. Finally, on a smaller scale, in sectors of favourable bathymetry and water density, temperature must have an influence because cold water appears to offer a better foraging habitat.

5.2. Foraging habitat of Adélie penguins and preys distribution

Euphausia superba, *E. crystallorophias* and adult/juvenile *Pleuragramma antarcticum* constitute a large part of Adélie penguin diet at Dumont D'Urville (Ridoux and Offredo, 1989; Wienecke et al., 2000; Cherel, 2008). Juveniles and adults of *P. antarcticum* are found at 200-500m depth (Hodgell et al., 2000) where the penguins foraged preferentially (Figure 6.2). Shelf breaks are generally recognized to be associated with an important concentration of preys such as *Euphausia superba* (Hosie and Cochran, 1994; Hosie et al., 1997; Hosie et al., 2000; Siegel, 2005; Nicol, 2006). Adélie penguins foraged mostly on the edge of a deep inner shelf depression (deeper than 1000m). These depressions are common over the Antarctic shelf. They allow exchange of deep waters with the oceanic zone and might act as pathways of offshore species like *E. superba* (Ridoux and Offredo, 1989) to the coast. Deep coastal canyons are known to benefit to the whole trophic web from plankton, because of induced oceanographic features which allow small-scale aggregations, to the top predators (Jefferson, 1991; Gowans and Whitehead, 1995; Harrison and Fenton, 1998). This topographic feature enables Adélie penguins to reach productive prey patches within a few kilometers (Watanuki et al., 1994; Fraser and Trivelpiece, 1996; Wienecke et al., 2000). In this study, Adélie penguins spent more than 25% percent of their foraging trip in water less than 200m deep, where the ice krill *E. crystallorophias* has a good probability of being found. Ice krill is indeed a neritic species observed specifically along the Antarctic shelf (Hosie and Cochran, 1994; Hosie et al., 1997; Hosie et al., 2000; Daly and Zimmerman, 2004). At Dumont D'Urville and generally, *E. crystallorophias* is an important component of Adélie penguin diet (Ridoux and Offredo, 1989; Ainley, 2002).

Few studies have succeeded linking the hydrological characteristics of seawater to the aggregation of Euphausiid or ichthyofauna. Although prey distributions are influenced by physical forcing and physiological constraints, they are patchily distributed, highly mobile and difficult to survey (Everson, 2000; Siegel, 2005). Thus, no obvious correlations have been reported between seawater temperature or density and krill density at small scales (Siegel, 2005). However, on a mesoscale, it appears that cold water represents rich nutrient zones and



thus rich phytoplankton zones attracting swarms of *E. superba* (Nicol et al., 2000). At Adélie Land cold dense seawater can therefore be associated with aggregation of Adélie penguins' preferential prey.

6. Conclusion

This study highlights strong links between Adélie penguin foraging areas and specific physical parameters. Overall, penguins intensively exploit sectors with the same bathymetric characteristics, i.e. on the edges of bathymetric depression in 200-500m depth. These areas are a privileged habitat of their major prey adult *E. superba* and adult/juvenile *Pleuragramma antarcticum*. Importantly, the presence of deep submarine canyons close to shore explains the existence of large colonies of Adélie penguins at Petrel Island. Inner shelf depressions play an important role in two factors that influence the breeding success of Adélie penguins: extend of spring and summer fast-ice and availability of preys (Wienecke et al., 2000; Clarke et al., 2006). During the chick rearing period, penguins must have easy access to preys. Heavy pack-ice or a large distance between the colony and the edge of the fast-ice restricts this access and so reduces breeding success (Ainley et al., 1998; Irvine et al., 2000; Clarke et al., 2002). Submarine canyons facilitate upwelling of warmer water so breaking of pack-ice occurs earlier and fast-ice extent in summer is limited (Michael et al., 2003). Also, the closer prey concentrations to shore are advantageous for penguins during chick rearing when food demand is highest (Chapell et al., 1993).

The three-summer study of penguin movements has shown large differences in at-sea distribution, attributable to interannual water density variability. High water densities might be thus necessary to orient penguins at-sea. Within these mesoscale sectors, Adélie penguins preferentially exploit the coldest water on a smaller scale. It is nevertheless difficult to determine if physical factors have a direct influence or not on the at-sea distribution of penguins. Learning could be an important component of foraging behaviour. The use of physical features that result in prey aggregations may require site-specific knowledge of their location (Hunt et al., 1999; Weimerskirch, 2007). Since bathymetry is a constant parameter, it would seem logical to conclude that it influences the at-sea movements of the penguins more than variable hydrological characteristics. Further studies are still required to identify the mechanisms whereby the penguins use specific physical features when searching for favourable prey aggregations.



7. Acknowledgments

We thank the Captain and crew of the RS « L'Astrolabe », Alain Pottier and Patrice Godon for onboard logistics and adaptation of l'Astrolabe to allow scientific work. We also thank Patrice Pruvost and Camille White for help with the field work. Special thanks go to Emmanuelle Sultan for help and comments. Funding was provided by IPEV (Programs 394 and 281 “ICOTA”), Zone Atelier Antarctique (INSU-CNRS) and REMIGE (ANR 2005 Biodiv-11) programs.

8. References

- Ainley, D.G., 2002. The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change. Columbia University Press, New York.
- Ainley, D.G., Wilson, P.R., Barton, K.J., Ballard, G., Nur, N., Karl, B., 1998. Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. *Polar Biology* 20, 311-319.
- Arnaud, P.M., 1974. Contribution à la bionomie benthique des régions antarctiques et sub-antarctiques. *Tethys* 6, 465-656.
- Bannasch, R., Wilson, R.P., Culik, B.M., 1994. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *Journal of Experimental Biology* 194, 83-96.
- Bost, C.A., Georges, J.Y., Guinet, C., Cherel, Y., 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, 31-33.
- Bost, C.A., Handrich, Y., Butler, P.J., Fahlman, A., Halsey, L.G., Woakes, A.J., Ropert-Coudert, Y., 2007. Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. *Deep –Sea Research II* 54, 248-255.
- Chappel, M.A., Shoemaker, V.H., Janes, D.N., Bucher, T.L., 1993. Diving behavior during foraging in breeding Adelie penguin. *Ecology* 74, 1204-1215.
- 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.



- Cherel, Y., 2008. Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Marine Biology* 154, 813-821.
- Clarke, J., Kerry, K., Irvine, L., Phillips, B., 2002. Chick provisioning and breeding success of Adélie penguins at Béchervaise Island over eight successive seasons. *Polar Biology* 25, 21-30.
- Clarke, J., Emmerson, L.M., Otahal, P., 2006. Environmental conditions and life history constraints determine foraging range in breeding Adélie penguins. *Marine Ecology Progress Series* 310, 247-261.
- Costa, D.P., 1991. Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *American Zoologist* 31, 111-131.
- Cotté, C., Park, Y.H., Guinet, C., Bost, C.A., 2007. Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274, 2385-2391.
- Culik, B., Wilson, R.P., 1991. Swimming energetics and performance of instrumented Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Journal of Experimental Biology* 158, 355-368.
- Daly, K.L., Zimmerman, J.J., 2004. Comparisons of morphology and neritic distributions of *Euphausia crystallorophias* and *Euphausia superba* furcula during autumn and winter west of the Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 28, 72-81.
- Everson, I., 2000. Krill, Biology, Ecology, and Fisheries. Blackwell Science Ltd., USA.
- Fraser, W.R., Trivelpiece, W.Z., 1996. Factors controlling the distribution of seabirds: winter-summer heterogeneity in the distribution of Adélie penguin populations. *Antarctic Research Series* 70, 257-272.
- Gowans, S., Whitehead, H., 1995. Distribution and habitat partitioning by small Odontocetes in the Gully, a submarine canyon on the Scotian Shelf. *Canadian Journal of Zoology* 73, 1599-1608.
- 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.
- Guinet, C., Koudil, M., Bost, C.A., Durbec, J.P., Georges, J.Y., Mouchot, M.C., Jouventin, P., 1997. Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. *Marine Ecology Progress Series* 150, 11-20.
- Harrison, G., Fenton, D., 1998. The Gully: a scientific review of its environment and



- ecosystem. Fisheries and Oceans. Canadian Stock Assessment Secretariat, Research Document 98/83, Ottawa, Canada, 221p.
- Hodgell, R.J., Crossley, A.C., Williams, R., Hosie, G.W., 2000. The distribution of Antarctic pelagic fish and larvae (CCAMLR Division 58.4.1). Deep-Sea Research II 47, 2519-2541.
- Hosie, G.W., Cochran, T.G., 1994. Mesoscale distribution patterns of macrozooplankton communities in Prydz Bay, Antarctica – January to February 1991, Marine Ecology Progress Series 106, 21-39.
- Hosie, G.W., Cochran, T.G., Pauly, T., Beaumont, K.L., Wright, S.W., Kitchener, J.A., 1997. The Zooplankton community structure of Prydz Bay, January-February 1993. Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology 10, 90-133.
- Hosie, G.W., Schultz, M.B., Kitchener, J.A., Cochran, T.G., Richards, K., 2000. Macrozooplankton community structure off East Antarctica (80-150°E) during the Austral summer of 1995/1996. Deep-Sea Research II 47, 2437-2463.
- Hull, C.L., Hindell, M.A., Michael, K., 1997. Foraging zones of Royal penguins during the breeding season, and their association with oceanographic features. Marine Ecology Progress Series 153, 217-228.
- Hunt Jr., G.L., Mehlum, F., Russell, R.W., Irons, D., Decker, M.B., Becker, P.H., 1999. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. Proceedings of the International Ornithological Congress 22, 2040-2056.
- Irvine, L., Clarke, J.R., Kerry, K.R., 2000. Poor breeding success of the Adélie penguin at Béchervaise Island in the 1998/99 season. CCAMLR Science 7, 151-167.
- Jefferson, T.A., 1991. Observations on the distribution and behavior of Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*) in Monterey Bay, California. Aquatic Mammals 17, 12-19.
- Jenouvrier, J., Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2006. Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. Polar Biology 29, 413-423.
- Kato, A., Watanuki, Y., Naito, Y., 2003. Annual and seasonal changes in foraging site and diving behavior in Adélie penguins. Polar Biology 26, 389-395.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Elsevier. Amsterdam.
- Michael, K., Hill, K., Kerry, K., Brocksma, H., 2003. Atlas of coastal sea ice in Eastern Antarctica. Antarctic CRC Research Report No. 29, Hobart.
- Nicol, S., 2006. Krill, currents and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment. BioScience 56, 111-120.



- Nicol, S., Pauly, T., Bindoff, N.L., Wright, S., Thiele, D., Hosle, G.W., Strutton, P.G., Woehler, E., 2000. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* 406, 504-507.
- Oehme, H., Bannash, R., 1989. Energetics of locomotion in penguins. In: Wieser, W., Gnaiger, E. (Eds.), *Energy Transformation in Cells and Organisms*. Stuttgart, Germany: Thieme Verlag, pp. 230-240.
- Ridoux, V., Offredo, C., 1989. The diet of five summer breeding seabirds in Adelie Land, Antarctica. *Polar Biology* 9, 137-145.
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Wilson, R.P., Cannell, B., 2006. Foraging strategies and prey encounter rate of free-ranging little penguins. *Marine Biology* 149, 139-148.
- Siegel, V., 2005. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: summary of recent findings. *Polar Biology* 29, 1-22.
- van Franeker, J.A., van den Brink, N.W., Bathmann, U.V., Pollard, R.T., de Barr, H.J.W., Wolff, W.J., 2002. Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila* sp.), to smallscale processes in the Antarctic Polar Front. *Deep-Sea Research II* 49, 3931–3950.
- Watanuki, Y., Mori, Y., Naito, Y., 1994. *Euphausia superba* dominates in the diet of Adélie penguins feeding under fast sea-ice in the shelf areas of Enderby Land in summer. *Polar Biology* 14, 429-432.
- Watanuki, Y., Kato, A., Sato, K., Niizuma, Y., Bost, C.A., Le Maho, Y., Naito, Y., 2002. Parental mass change and food provisioning in Adélie penguins rearing chicks in colonies with contrasting sea-ice conditions. *Polar Biology* 25, 672-681.
- Watanuki, Y., Takahashi, A., Sato, K., 2003. Feeding area specialization of chick-rearing Adélie Penguins *Pygoscelis adeliae* in a fast sea-ice area. *Ibis* 145, 558-564.
- Weavers, B.W., 1992. The seasonal foraging ranges and travels at-sea of little penguins *Eudyptula minor*, detrmined by radiotracking. *Emu* 91, 302-307.
- Weimerskirch, H., 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research II* 54, 211-223.
- Wienecke, B.C., Lawless, R., Rodary, D., Bost, C.A., Thomson, R., Pauly, T., Robertson, G., Kerry, K.R., Le Maho, Y., 2000. Adélie penguin foraging behaviour and krill abundance along the Wilkes and Adélie land coasts, Antarctica. *Deep-Sea Research II* 47, 2573-2587.
- Wilson, R.P., Culik, B., 1992. Package on penguins and device-induced data. In: Priede, I.G., Swift, S.M.(Eds.), *Wildlife Telemetry Remote Monitoring and Tracking of Animals*.



- Ellis Horwood, New York, pp. 573-580.
- Wilson, R.P., Wilson, M.P.T, 1990. Foraging ecology of breeding spheniscus penguins. In: Davis, L.S., Darby, J.T. (Eds.), Penguin Biology. Academic Press, San Diego, pp. 181-206.
- Wilson, R.P., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., 2002. Rush and grab strategies in foraging marine endotherms: the case for haste in penguins. Animal Behaviour 63, 85-95.
- Wilson, R.P., Kreye, J.M., Lucke, K., Urquhart, H., 2004. Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. Journal of Experimental Biology 207, 2649-2662.
- Woehler, E.J., 1995. Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. In: Dann, P., Norman, I., Reilly, P. (Eds.), The Penguins pp. 266-294.



B- Article 7

Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008, 121-137

In Tsukamoto K, Kawamura T, Takeuchi T, Beard TD, Kaiser MJ (eds)

Monitoring prey availability via data loggers deployed on seabirds: advances and present limitations

**Charles-André Bost¹ • Audrey Jaeger¹ • William Huin¹ • Philippe Koubbi² •
Hasley³ • Nicolas Hanuise^{1,4} • Yves Handrich⁴**

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

² Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), CNRS UMR 7093, Université Paris VI, Station Zoologique, La Darse, BP 28, 06230 Villefranche-Sur-Mer, France

³ School of Human and Life Sciences, Roehampton University, London, SW15 4JD, UK

⁴ Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC), UMR 7178 CNRS-ULP, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie (DEPE), 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France



1. Abstract

Seabirds constitute a key group of marine top-predators. While foraging seabirds prey mostly on schooling pelagic fish, crustaceans and squids. Because seabirds distribute over a wide spatial range they are sensitive to physical and biotic changes at several temporal scales. In the last 20 years bio-logging science has revolutionized our knowledge of how seabirds can act as monitors of prey stocks. One of the most interesting applications of data loggers on seabirds is determination of the distribution and availability of prey on which we have little knowledge such as mesopelagic fish, squid, and krill. There are now known to be several variables measurable by data loggers which estimate the number of prey caught by free-ranging seabirds. Such data loggers, in combined deployment on seabirds with time-depth or movement loggers (which record acceleration in one or more dimensions) provide data sets representing dependable indices of prey availability. While knowledge of seabird behaviour continues to improve, we still know little about the relationships between seabird behaviour and prey density/availability. Unravelling these relationships is a key step to calibrating the proxies of prey availability recorded by data loggers. Continuing to develop the use of instrumented seabirds as bio-indicators of marine resources is important in the quest to understand marine ecosystems and the conservation of top-predators.

Keywords: bio-indicator, data loggers, foraging ecology, monitoring; penguins, seabirds



1. Introduction

The concept of using seabirds as indicators of resource availability and distribution is not new. Fishermen in search of big fish interpret changes in the behaviour of seabirds like boobies and shearwaters, which are attracted to prey chased towards the water surface by species such as tuna (Batty 1989). Seabirds constitute a key group of marine consumers in several ecosystems because of the large amount of biomass they consume (de L. Brooke 2004). Seabirds forage at sea to sustain themselves, reconstitute their body reserves and to obtain food for their young. As marine predators they are dependent on the abundance of secondary and tertiary productivity but plays also a key role in the control of micronektonic species such as in “top-down” or “wasp-waist” ecosystems. The diet of seabirds is composed of combinations of small, schooling, pelagic fish, micro and macrozooplankton, and squids. Between species, diet diversity and foraging behaviours vary considerably. Many seabird species inhabiting high latitudes (auks, auklets) are mostly monophageous (Furness 1978; Cairns 1992; Montevercchi and Myers 1997). Several groups feed in the upper trophic levels and are top-predators (albatrosses, petrels). Some families are highly specialized to search at depth (penguins, cormorants, auks). Among such pursuit divers some are typically benthic foragers (cormorants) and some others feed primarily on pelagic prey (most penguins, diving petrels, auks).

Recently, the importance of seabirds as bio-monitors of the marine ecosystem has begun to be regarded in a new light. The role of seabirds to assess changes in ecosystems at different spatial and temporal scales was highlighted at the International Symposium entitled ‘Seabirds as indicators of marine ecosystems’ held in 2006 under the auspices of the Pacific Seabird Group (Piatt and Sydeman 2007). Seabirds can distribute

themselves far from their colonies over wide foraging ranges. As a consequence of their dependence on marine resources these predators are, potentially, highly sensitive to environmental change at various temporal scales. Because seabirds are forced to periodically return to their colonies on land they are among the components of marine food webs most accessible for research. Some seabird breeding populations can be easily monitored over periods of up to decades (e.g. Weimerskirch *et al.* 2003). Long-term studies have successfully related changes in demographic parameters to climatic variability that has had an effect on the marine environment (Aebisher *et al.* 1990; Guinet *et al.* 1998; Barbraud and Weimerskirch 2001; Croxall *et al.* 2002). Climate change has been reported to affect seabirds through changes in weather conditions and prey availability (e.g. sea ice and krill, Barbraud and Weimerskirch 2001; sea surface rising in the North Atlantic and decreases in sandeel stocks, Wanless 2006).

Seabird breeding success and population changes are strongly affected by fish stocks and fishery activities (Montevecchi and Myers 1997). Numerous models and empirical studies have shown that seabird and fishery harvests can be in competition (Furness 1978; Croll *et al.* 1998). Decreases in breeding success and population sizes in response to increased fishery activity have been demonstrated through seabird monitoring (e.g. Wanless 2006). Changes in reproductive performance and feeding rates of seabirds have been monitored over several decades to assess variation in food availability (Cairns 1992; Bost and Le Maho 1993; Monaghan 1996; Croxall *et al.* 1999). Some species of seabirds are however, able to buffer breeding success by increasing their foraging effort when prey density declines (Piatt *et al.* 2007).

Given that seabirds travel out to sea in order to feed and presumably strive to forage efficiently so as to maximise their



chances of reproductive success, their foraging behaviours could be effective indicators of short-term prey availability (Cairns 1987; Wilson 1992; Bost and Le Maho 1993). The marine distribution of seabirds is strongly related to increased productivity and prey abundance at physical processes such as frontal areas, shelf slopes and ice edges (Hunt *et al.* 1999; Ainley *et al.* 2005). Until the beginning of the nineties, knowledge of seabird activity and movement at sea was very limited. During the last twenty years the fast development of bio-logging technology (Naito 2004) has revolutionized our vision of seabirds as monitors of the marine environment. Behavioural (diving depth, travel speed, location), energetic (notably heart rate; Green *et al.* 2003; Grémillet *et al.* 2005), environmental (sea temperature, salinity) and biotic parameters (fluorescence, prey catching) can be continuously recorded by instrumented, free-ranging animals thanks to rapid progression towards high-resolution, multi-channel data loggers. These high-tech devices have large memory sizes (several tens of megabytes) and very fast acquisition rates (up to at least 32 Hz; Ropert-Coudert and Wilson 2005).

Over the last two decades there has also been growing evidence that foraging behaviours of instrumented predators can be used as bio-indicators of available resources (Wilson *et al.* 1994, 2002; Bost *et al.* 1997, 2007; Croll *et al.* 1998; Austin *et al.* 2006; Ropert-Coudert *et al.* 2006; Garthe *et al.* 2007; Grémillet *et al.* 2008). Several species of schooling fish that are of commercial interest are patchily distributed, highly mobile and hard to localize (e.g. Cushing 1988; Davoren *et al.* 2003; Piatt *et al.* 2007). Inter-year changes in their distribution, typical depth in the water column and recruitment are thus difficult to assess. Moreover, few data are available for some fish stocks that are still not commercially exploited. This is the case for some key species of food webs such as Antarctic krill (*Euphausia superba*;

Nicols *et al.* 2000) and pelagic fish (myctophids; Ichii *et al.* 2007). Most seabird prey are difficult to locate by traditional sampling techniques because of their patchy distribution, periodically inaccessibility (e.g. due to sea-ice) and thus the costs of adequate sampling.

The present paper discusses progressions in our understanding of marine resources gained through the instrumentation of seabirds. However, we do not promote the use of seabird derived parameters to detect new unexploited stocks of fish; modern fisheries are highly efficient, employing advanced technologies to locate fish stocks. Instead, we endeavour to show how independent information derived from seabirds at sea can help to 1) better assess changes in prey availability and ecosystems by giving relevant informations of spatial aggregation or presence of preys in unsampled areas or throughout the year, and 2) promote protection of prey stocks and the main foraging areas of seabirds in the context of ecosystem conservation. The majority of the data used in the present paper have been obtained through extensive work conducted over the last 20 years on several top-consumers in the southern oceans such as penguins and albatrosses.

2. Foraging at Sea

Seabirds forage in a heterogeneous environment where the resources are patchily distributed (Ashmole 1971; Weimerskirch 1997). Bio-logging studies have demonstrated that many seabirds exhibit high predictability in their directional movements at macro- and meso-scales. Tracked seabirds from polar and temperate marine regions generally leave their colony quickly and head in a set direction (Weimerskirch 2007). The destination of their trips usually corresponds to particular meso-scale features such as fronts, eddies or shelf breaks (Fig. 1), which hold predictable prey. Flighted birds

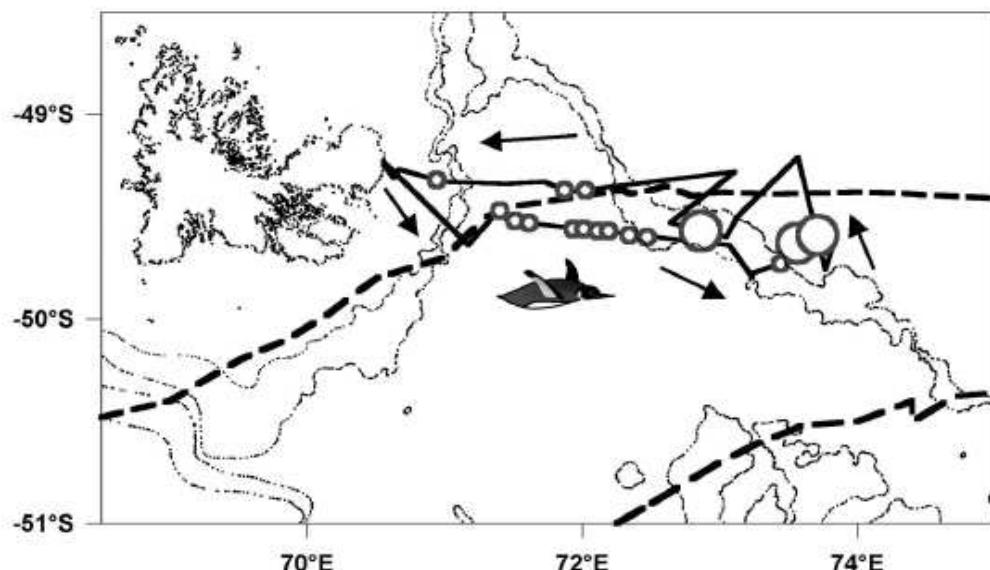


Fig. 1. Example of a foraging trip by a typical pelagic forager (king penguin), which was satellite tracked (Argos) at the polar frontal zone near Kerguelen Island, south Indian Ocean. The bird was instrumented with two loggers: a time-depth recorder and a stomach temperature recorder. The size of the circles corresponds to the amount of foraging activity estimated from the stomach temperature records. The dotted line corresponds to the limit of the polar front. Most of the foraging activity occurs at the limit of the maximal foraging range although significant activity is recorded over the whole trip including the return phase towards the colony.

searching for patchy prey can deviate from a straight line during travelling and decrease flight speed after catching prey. Such searching behaviour is called “area restricted searching” (ARS). Area-restricted searching is as a response to an increase in prey density, i.e. the discovery of a prey-rich area (Kareiva and Odell 1987; Fauchald and Tveraa 2003; Pinaud 2008).

In contrast to flighted seabirds, diving seabirds exploit the water mass in the three dimensions when searching for food. Highly specialized diving species such as penguins travel towards predictable physical features (Bost *et al.* 1997; Hull *et al.* 1997; Rodary *et al.* 2000; Lescroël and Bost 2005). Penguins are more constrained than flying species in terms of travelling speed and hence foraging distance. When foraging many penguin species rely on three main prey types accord-

ing to prey locality or availability: small crustaceans aggregated in swarms, small pelagic, schooling fish and pelagic squids (Croxall and Lishman 1987). Once penguins have left their colony they quickly find favourable areas by alternating shallow travelling dives with deeper prospecting and feeding dives (Wilson 1995). During the central phase of the foraging trip, travel speed decreases in relation to an increased frequency of deep dives and foraging effort (Bost *et al.* 1997; Cotté *et al.* 2007). Penguins are visual hunters (Wilson *et al.* 1992) and exhibit a diel pattern of diving with respect to light transmission at depth. Deepest dives are thus undertaken during daylight and only relatively shallow dives, if any, at night (Wilson *et al.* 1992; Bost *et al.* 2002). During the return phase, heading back to the colony, penguins increase their horizontal speed (Wilson 1995; Cotté *et al.* 2007).



3. Determining How Seabirds Feed

3.1. Feeding recorders

To date, three different biological variables recordable by data loggers have been determined as reliable proxies of the number of prey caught by free-ranging seabirds. The first of these variables recorded was stomach temperature, used to monitor feeding activity and success in large volant seabirds such as albatrosses (Wilson *et al.* 1992; Weimerskirch *et al.* 1994). Stomach temperature temporarily decreases after ingestion of a prey item (whose body temperature is below that of the predator). In species that ingest large prey (fish, squid), recording stomach temperature enables estimation of the mass of each prey. After the ingestion of such prey, a characteristic temperature drop occurs. It is followed by an approximate exponential rise as the prey is warmed to the bird normal body temperature. The integration of the curve from the timing of ingestion until the beginning of the asymptote allows calculating the mass of big prey (Wilson *et al.* 1992). The location of prey capture can provide new information on the distribution and patchiness of poorly understood species such as squids (Catry *et al.* 2004; Weimerskirch *et al.* 2005, 2007). The data logger is swallowed by the bird prior to a foraging trip and recovered by stomach lavage upon return (Wilson 1984). There is a risk that data are lost due to the bird regurgitating the logger at sea. However this can be circumvented by the addition of a back-mounted receiver that enables the logger to transmit recorded data to remote storage.

For diving predators such as penguins, accurate estimations of prey ingestion and prey size are more complicated. This is due to changes in abdominal temperature during the long periods of submersion associated with their foraging dives (Handrich *et al.* 1997), coupled with the relatively small size of prey caught. However, recording oesophago-

geal temperature (at a high temporal resolution) is more reliable for detecting small prey. In king penguins (*Aptenodytes patagonicus*), temperature drops of $\geq 0.06^{\circ}\text{C s}^{-1}$ in the oesophagus correspond to prey ingestion (Charrassin *et al.* 2001; Bost *et al.* 2007). Thus these temperature recordings have been used for quantifying penguin foraging success (Ancel *et al.* 1997; Charrassin *et al.* 2001; Bost *et al.* 2007). The data logger can either be attached to the back of the bird, with implanted leads linking the logger to the temperature probe in the oesophagus (Ropert-Coudert *et al.* 2000, 2001; Charrassin *et al.* 2001; Bost *et al.* 2007), or the logger can be swallowed by the bird before departure, with the leads suspended in the oesophagus by a thin thread glued to the beak. The third measurement suitable for detecting prey ingestion is beak-opening activity, which can be recorded using a Hall sensor (Fig. 2; Wilson *et al.* 2002a). On one mandible of the beak a Hall sensor is attached to record the magnetic field produced by a magnet attached to the other mandible. When the bird opens its beak (to catch a prey, drink, preen or vocalise), the strength of the magnetic field decreases. This can be calibrated with degree of beak opening. Penguins open their beaks underwater mostly to catch prey. Therefore it is potentially possible from Hall sensor data to know when a penguin has ingested a prey and furthermore, by calibrating beak opening angle with prey size, the size of the food ingested. The associated data logger has been implanted in larger penguins (e.g. *Aptenodytes*) or fitted to the back of smaller penguins (e.g. *Pygoscelis*, *Spheniscus*; Wilson *et al.* 2002a, b). The accuracy and reliability of the second and third proxies of prey ingestion, oesophageal temperature and beak opening angle, have been compared in captive penguins, for which both proxies were recorded simultaneously (Wilson *et al.* 2002a, b). Particularly when feeding rates are high, measuring periods of beak opening detects more ingestions than does measuring changes in oesophageal temperature

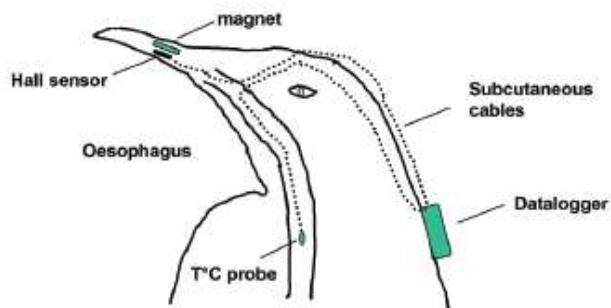


Fig. 2. View of a king penguin fitted with two kinds of feeding data loggers: a beak-opening recorder (Hall sensor) and an oesophagus temperature recorder. The leads connecting the Hall and temperature sensors to the data logger (attached to the back) were either implanted under the skin or attached to the feathers.

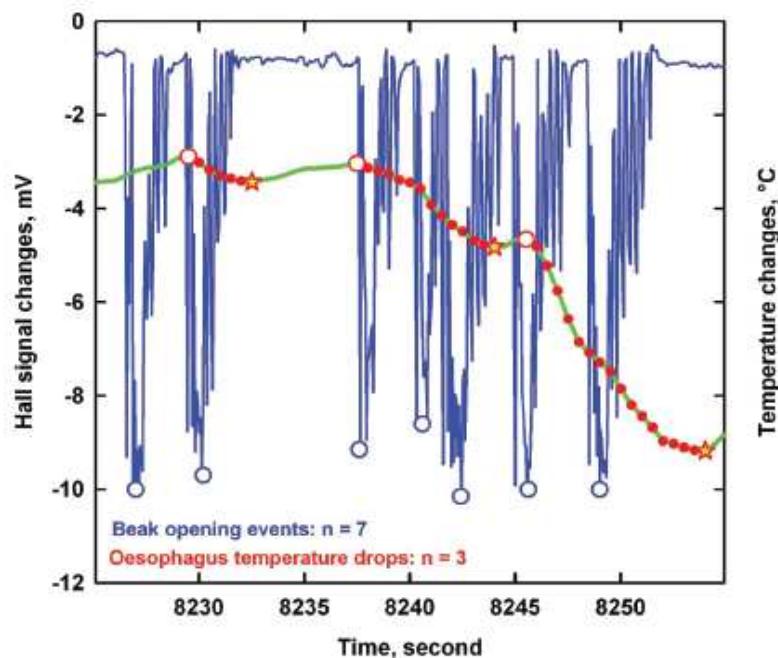


Fig. 3. Differences in response time of an oesophagus temperature sensor and a beak opening sensor (Hall sensor) on the same instrumented king penguin (this study). The blue circles correspond to the feeding events detected by the Hall sensor method. The red circles correspond to the feeding events detected by the oesophagus temperature method. The stars indicate the end of the ingestions events following Charrassin et al. (2001) criteria.

(Fig. 3). Recordings of beak-opening are reliable when applied to species feeding on small, aggregated prey such as pelagic fish

or euphausiids (Wilson *et al.* 2002a, b; Hanuise, Handrich and Bost, in prep.). Until now these two systems have mostly been

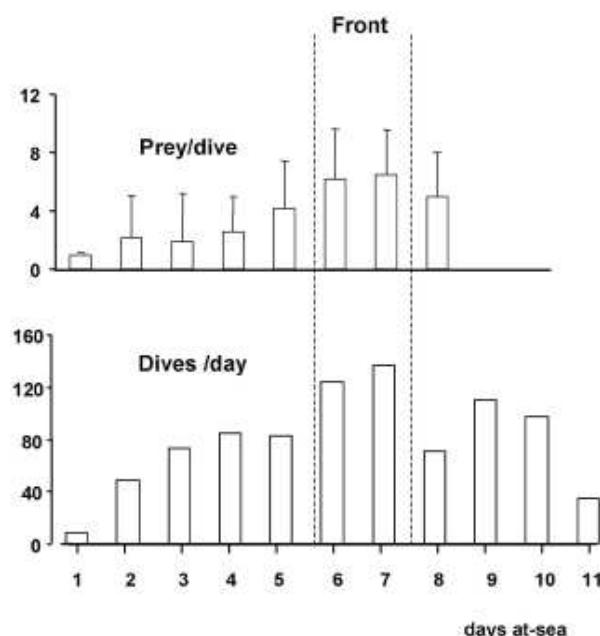


Fig. 4. Changes in feeding success per dive and diving frequency per day of a king penguin while travelling towards the polar front (Crozet Island, South Indian Ocean).

applied to penguins (Wilson *et al.* 2002a, b; Takahashi *et al.* 2004b; Bost *et al.* 2007). Deployed in conjunctions with an activity recorder (TDR Time-Depth-Recorder) such feeding recorders have allowed scientists to accurately monitor the change in penguins feeding activity. In turn these data have been used to assess the distribution and availability of mesopelagic fish (Fig. 4), whose distribution from conventional surveys are still very poorly known (Lancraft *et al.* 1989; Pakhomov *et al.* 1996).

4. Changes in Foraging Behaviour as Proxies of Feeding Success

Data loggers measuring proxies of prey ingestion are now used to assess 'catch per unit effort' (CPUE) in seabirds. However some ethical issues concerning instrumentation of the birds still exist and technical problems in data acquisition often occur. Birds need

to be immobilized or anaesthetized in order to be instrumented and the recovery of ingested loggers upon the return of the bird can be complicated. To recover an ingested logger a magnet embedded in silicone tubing is introduced via the oesophagus (Wilson and Kierspel 1998). In fact, methods of data logger recovery involve minimal stress so long as the logger and sensors remain intact and the fieldworker has experience in bird handling. Even with the logger attached to the back the feeding data recovered may often cover only part of the foraging trip if, for example, the leads break part way through deployment. This is because in diving birds, the mechanical stresses placed on the oesophagus temperature or beak opening sensors and leads are high. As a consequence the leads connecting the sensor to the logger are sometimes broken before the end of the foraging trip. An attractive alternative to the aforementioned proxies of prey ingestion is



the measurement of a behavioural variable that requires less invasive instrumentation. Data loggers that record feeding success are indeed mostly deployed on the same birds instrumented with loggers recording fine-scale movement in the 3 dimensions of the marine environment and hence foraging behaviour (e.g. GPS, accelerometers, TDR).

4.1. Volant seabirds

New insights into the foraging behaviours of wandering albatross (*Diomedea exulans*) were obtained through the combined deployment of GPS loggers and stomach temperature loggers (Weimerskirch *et al.* 2002, 2007). Multiple logger deployment on individual birds allowed an examination of whether albatrosses adapt their foraging behaviour after they have detected and hunted prey. Albatrosses are long-distance foragers that travel by gliding and soaring, dispersing over long distances to find prey, typically squid. Wandering albatross searching for such patchy prey should exhibit ARS behaviour after catching prey. Biologging studies have shown most albatross food consumption occurs during two modes of feeding (Weimerskirch *et al.* 2007): foraging during flight over a generally straight travel path over long distances (up to 3000 km per foraging trip during breeding; Weimerskirch 1997). Secondarily prey catching occurs while sitting on the water. However, wandering albatrosses do not catch more prey in areas where travel sinuosity is increased. At a small spatial scale, albatrosses can increase their foraging effort in response to the capture of prey but this behaviour is temporally limited. The ARS behaviour is only exhibited by wandering albatrosses when they are present around specific oceanographic features such as shelf breaks (Weimerskirch *et al.* 2007). Extrapolating information about prey capture and hence feeding success from changes in travelling sinuosity is thus complicate in species such as wandering albatross that forage over very large areas.

4.2. Diving birds

Accurate records of diving depths in relation to time (dive profiles) can be obtained relatively straightforwardly using high frequency (1 s to 4 ms) and high resolution (up to 22 bit) TDRs. Special attention must be provided to instrument diving predators with data loggers. This concerns especially penguins which are highly streamlined diving birds (Bannasch *et al.* 1994). Externally attached loggers can have deleterious effects on their behaviour and increase the energetic cost of movements, decreasing foraging efficiency (Wilson *et al.* 1986). Continuous advances in the development of miniaturized TDRs and accelerometers provide however reliable behavioural data that further elucidate the diving behaviour of predators (Ropert-Coudert and Wilson 2005). Diving behaviour has been classified from the temporal scale of a 'wiggle' within a dive to the scale of a foraging bout (a discrete series of foraging dives; Halsey *et al.* 2007). At the bottom of a foraging dive (bottom phase) a diving bird will search for, and attempt to capture, prey before ascending to the surface. During ascent, swimming angle and speed are constant, at least until close to the surface. However, foraging dive profiles can include a number of complexities. For example, maximum depth can vary considerably, while the periods of descent and ascent can include phases of horizontal travel, which create plateaus in the dive profile (Halsey *et al.* 2007). Several proxies of rate of prey capture have, however, been developed from details of diving behaviour (Ropert-Coudert *et al.* 2006; Bost *et al.* 2007; Sato *et al.* 2007).

4.3. Parameters at depth

4.3.1. Bottom duration

Model predictions have estimated the optimal duration spent in the bottom phase of a foraging dive in terms of overall prey capture

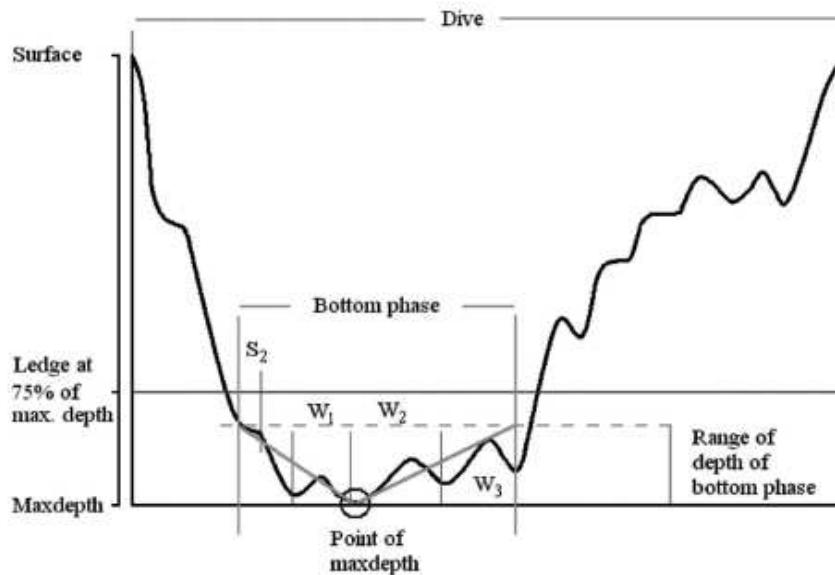


Fig. 5. Typical feeding dive of a king penguin. The different parameters of the dive are indicated as follows: S , step; W , wiggle. The ledge is a specific threshold corresponding to a percentage of maximum depth below which wiggles and steps are used to define the bottom phase of the dive (see Halsey *et al.* 2007).

rates (e.g. Houston and Carbon 1992; Mori *et al.* 2002). Diving predators should stay longer at depth when patch quality/density is higher. Preliminary results from the combined use of beak-opening records and oesophagus temperature records indicate that penguins stay longer at the bottom phase of dives when feeding success is high (Hanuse, Handrich and Bost, in prep.).

4.3.2. Number of wiggles in depth profiles

Wiggles correspond to short periods in the dive profile that are concave in shape (Halsey *et al.* 2007; Fig. 5). The exact definition of a wiggle, a period within a dive profile during which at three points the vertical speed passes below 0 m s^{-1} (Halsey *et al.* 2007), enables the exact number of wiggles within a dive to be counted, and for this process to be automated. Among penguins the number of ingestions recorded per dive is linearly related to the number of wiggles occurring

during the bottom phase and the ascent phase of the dives (king penguins and Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*; Bost *et al.* 2007; chinstrap penguins, *Pygoscelis Antarctica*; Takahashi *et al.* 2004b). Hence high resolution TDRs can be used to accurately assess the number of prey caught per dive, especially in divers feeding on small pelagic fish such as myctophids. King penguin wiggles correspond to prey ingestion events in the majority of dives by individuals (range 50–70%), determined from data sets including dive profiles and one or more proxies of prey ingestion (Bost *et al.* 2007; Hanuse, Handrich and Bost, in prep.).

4.3.3. Change in acceleration

Accelerometers can provide accurate information to monitor the fine-scale behaviour of divers at depth, potentially in three dimensions (Sato *et al.* 2002; Ropert-Coudert *et al.* 2006). A proxy of CPUE can be developed from the number of prey pursuits per



unit time submerged. Prey pursuits are indicated by clear changes in frequency and amplitude of wing or flipper beats during dives. The use of these data as proxies of prey (fish) capture assumes that an encounter with any potential prey will induce pursuit behaviour through an increased rate of flipper beating (Ropert-Coudert *et al.* 2006) and that the pursuit is successful. For instance in the little penguin (*Eudyptula minor*), which feeds on small schooling fish such as sprat, pilchard, garfish and anchovy in western Australia, ‘pursuit phases’ occur principally during the bottom periods of dives near the seabed. Plotting CPUE against time of day indicated a peak at midday with 90% limits between 05–06h and 18–19h. The higher rate of prey encounter during the middle of the day may be the consequence of greater light at depth, increasing the probability of prey detection by the predator (Ropert-Coudert *et al.* 2006).

Recently the deployment of accelerometers on cormorants, which dive for prey and continuously flap their wings during flight, have allowed finer-scale quantification of the number of prey caught. Furthermore, variation in the body mass of cormorants has been determined from accurate changes in wing stroke frequency after a series of dives (Sato *et al.* 2007).

5. Seabird-Derived Estimates of Prey Availability Compared to Survey Estimates

5.1. Comparison with conventional sampling

To validate the use of behaviours at sea as proxies of prey availability, independent data from extensive simultaneous surveys using relevant sampling methods are needed. Very few studies, however, have tackled the validity of estimates derived from seabird foraging and feeding data (Grémillet *et al.* 2004). This is because it remains difficult to combine effective monitoring of foraging

success with simultaneous and unbiased sampling of prey (Guinet *et al.* 2001; Bost *et al.* 2002). Recently Ichii *et al.* (2007) provided one of the first detailed reports on the distribution of Antarctic marine predators while simultaneously assessing the abundance of their prey (krill and myctophid fish) within their foraging areas. Brooding chinstrap penguins must return frequently to their chick to feed it and thus forage in shelf areas where high krill concentrations are found. Incubating chinstrap penguins are less time constrained and forage in more distant slope and oceanic areas. They have to spend more time foraging due to lower krill abundance. However, this is somewhat counterbalanced by the fact that the krill have a higher energy content (Ichii *et al.* 2007).

At Dumont D’Urville (Eastern Antarctica), ‘real-time’ sampling of euphausiids was carried out with net hauls in the same areas visited by tracked Adélie penguins (Jaeger, Koubbi and Bost, in prep.). When the penguins returned to their colonies, individuals were carefully stomach pumped to reconstitute their diet composition. In 2005, euphausiids comprised 80% of the penguin diet by number. Krill (*Euphausia superba*) was the modal prey, representing 69% of prey eaten in terms of reconstituted biomass. However, no krill were found in net hauls at the ‘hot spot’ of the tracked penguins. Overall data on prey sampling did not match the preferred foraging areas of the penguin (Fig. 6). The highest levels of krill biomass were not detected in the areas where the penguins concentrated their foraging effort. Such a lack of correspondence between penguin diet and net hauls has been reported previously (Bost *et al.* 1994; Hill *et al.* 1996) and may be a result of the inadequacy of some sampling methods, and the aggregative behaviour and mobility of prey swarms. Euphausiids are indeed difficult to sample with conventional methods using net hauls (Everson 2000; Siegel 2005). The difficult nature of sampling euphausiids highlights the

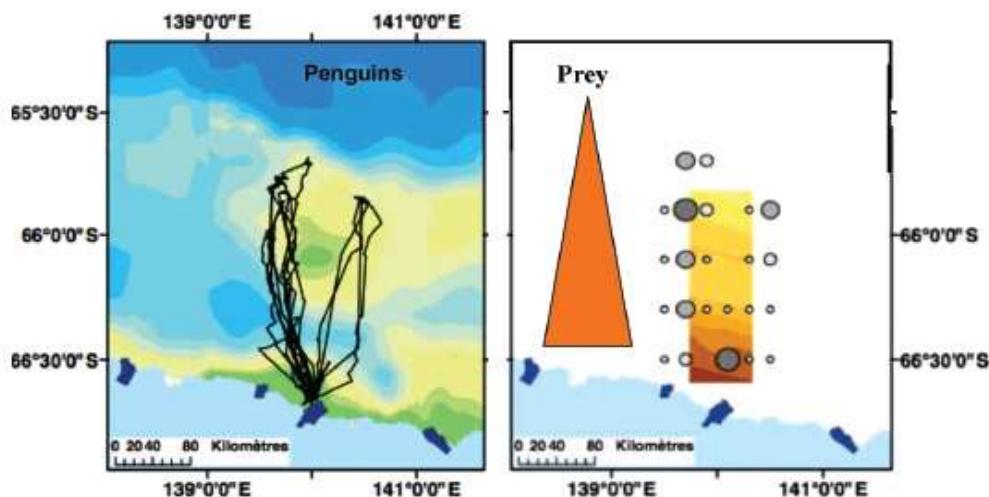


Fig. 6. Left: Foraging trips of 10 Adélie penguin satellite tracked at Dumont D'Urville, Antarctica (January 2005). Most of the birds performed extended trips toward the north (mean foraging range: 70 km). Right: Comparison of Adélie penguins foraging effort in terms of time spent by sector with the densities of adults euphausids [range: from 0 (light yellow) to 40 individuals (dark brown), 100 m⁻²]. The densities have been estimated from net haul data (Bongo net, diameter 0.61 m, mesh size: 500 µm).

need to use other sampling techniques such as multi-frequency echo-sounders (Everson 2000; Ichii *et al.* 2007) or wide-opening net hauls such as RMTs (Rectangular Mid-water Trawls), MOCNESS (Multiple Opening and Closing Nets, with an Environmental Sensing System), BIONESS (Bedford Institute of Oceanography Net and Environmental Sampling System) or KYMT nets (*Kaiyo Maru* Midwater Trawl) (Herman 1988; Green *et al.* 1998; Wiebe and Benfield 2003) coupled with powerful random sampling designs. Technical limitations in euphausiid sampling, however, do not always explain the mismatch between seabird foraging activity and prey abundance. This is especially so because conventional sampling does not estimate prey abundance in the same conditions as those experienced by predators (Ainley *et al.* 2005). Furthermore, prey densities may need to reach certain levels before seabirds aggregate (Schneider 1990; Piatt *et al.* 2007). Such aggregative response

of seabirds to their main prey can be also scale-dependant. Transects at sea have shown a clear response by seabirds to increased indices of prey abundance at the meso-scale (Hunt *et al.* 1999; Fauchald and Erikstad 2002; Ainley *et al.* 2005). However, at finer scales, seabird distributions have been directly related to prey biomass with only limited success (van Franeker *et al.* 2002; Fauchald and Erikstad 2002). A close relationship between the aggregative response of murres (*Uria* sp.), capelin abundance and patchiness has been found (Fauchald and Erickstad 2002). At the large scale, the overlap between capelin and murres increased with increasing capelin density. Such large-scale concordance between seabirds and capelins could indicate the profitability of this prey relative to other prey items. On the other hand, within the large-scale structures of capelin, the small-scale concordance observed between murres and capelin might reflect the search efficiency of murres



relative to the escape abilities of their main prey. A reduction of patchiness and abundance might reduce the search efficiency of seabirds foraging in a stochastic hierarchical patch system (Fauchald and Erickstadt 2002).

6. Discussion

Over the last twenty years, our knowledge of seabird foraging and feeding behaviour at sea has greatly advanced. We can now reconstruct movement and foraging success of an instrumented bird in the three dimensions of the ocean. Bio-logging studies have shown in detail how pelagic seabirds utilise specific oceanic features. Furthermore, seabird species have been found to adapt their foraging movements and effort over the course of a year (Charrassin *et al.* 2002). The number of prey ingested per unit of foraging time can now also be estimated for seabird predators.

Tracking instrumented seabird predators to get information on prey abundance offers several advantages. Firstly, bio-logging studies can provide a considerable amount of additive information on the distribution and availability of prey. Bio-logging studies can be routinely performed year round (although data collection during winter still remains more difficult). The cost of bio-logging studies is also moderate with respect to conventional surveys (Cairns 1992; Piatt *et al.* 2007). However, inter-individual variation (Weimerskirch *et al.* 2007) requires a number of birds to be instrumented to guarantee a representative sample of the foraging and feeding behaviour of a particular population. Further, attachment of relatively large instrument can have deleterious effect on seabird foraging energetics (Wilson *et al.* 1986) especially during extensive deployment periods or during periods of resource scarcity.

6.1. Applications to conservation

The use of instrumented seabirds as bio-indicators of marine resources is relevant when applying ecosystem management that fo-

cuses on conserving marine predators. Tagged seabirds can be used to determine a feeding 'hotspot' for a population during a particular year, which could be made off-limits to fisheries. Yearly monitoring of seabird foraging behaviour can also provide important information about changes in ecosystem functioning and structure (Hooker and Gerber 2004).

6.2. Can we estimate prey availability from the monitoring of instrumented predators at sea?

While understanding of the foraging patterns of seabird predators is rapidly improving, little work has been done on the validation of proxies derived from instrumented seabirds. We still know very little about the relationships between foraging behaviour at sea and the density/availability of prey (Ropert-Coudert and Wilson 2005; Enstipp *et al.* 2007). To our knowledge no study has however succeeded in quantitatively relating CPUE in seabirds of known origin and breeding status with valid, simultaneous measurements of prey density. The logistic constraints of surveys at sea are indeed considerable, especially in the Southern and Arctic ocean because of the remoteness of the areas and the difficult sea conditions (rough waters, wind, ice).

In captivity, recent experiments into the effects of prey-density and size on foraging behaviour have been performed using double-crested cormorants *Phalacrocorax auritus*, a benthic forager, in a large dive tank (Enstipp *et al.* 2007). This study has shown a linear relationship between the CPUE of a bird and prey density. Feeding success was highly dependent on fish density, with cormorants being less successful and diving longer when targeting schooling fish. However at low fish densities the birds had a disproportionately low CPUE (Enstipp *et al.* 2007). Future experimental studies on prey capture rates should increase our knowledge about seabird-prey interactions at a fine



scale, allowing refinement of predator-prey models.

Future studies should also address whether seabird foraging effort is related to prey abundance. As pointed out by Montevecchi (1993), the significance of prey availability is highly correlated to prey abundance (in term of biomass). Physical factors can induce increased prey availability at the meso-scale. Thus pursuit-diving marine birds such penguins and auks are dependent on the depth of the thermocline that favours much higher accessibility to their preferential prey (Charrassin and Bost 2001).

6.3. Next steps

An important endeavour is to scale up individual records of CPUE and location of prey capture from instrumented birds to estimations of the entire prey base of an ecosystem. This long-term objective requires the use of bio-logging technologies on a large number of individual seabirds in several colonies or populations to develop a standard, international monitoring program. Monitoring of a large number of birds will allow integration of the possible effects of breeding experience and bird quality on the monitoring data.

Filling in the gaps between records of CPUE by individual seabirds during the course of a foraging trip and simultaneous, independent prey estimations should be a priority as it is an essential step towards utilising seabird distributions at sea as accurate proxies of prey abundance. This requires the use of integrated multidisciplinary prey surveys at sea, conducted at several spatial scales. One possible way to collect data on density/distribution of prey that are difficult to sample would be the use of seabird-borne miniaturized digital cameras. Such technology has been one of the most exciting recent advances for obtaining new insights into the social behaviour of seabirds at sea (Takahashi *et al.* 2004a) and can be compared with underwater video profiler or

Visual Plankton Recorder. However, recording video footage at great depths, where light conditions are low, is still a challenge (Watanuki *et al.* 2008).

Quantification of the rate of energy acquisition from behavioural data is also needed (Butler 2000). Measurements of the energetic costs of foraging throughout the annual cycle, and relating this to changes in determined levels of prey density is particularly relevant. The use of heart rate, to estimate energy expenditure have already been recorded in seabirds for an entire year (Green *et al.* 2002; Grémillet *et al.* 2001). This is of particular significance since metabolic rate is likely to differ with level of activity, through the year at each phase of the breeding cycle and as food availability varies (Nagy *et al.* 2001; Grémillet *et al.* 2005). Accurate knowledge of adult field metabolic rate and chick energetic needs (Halsey, Handrich, Butler, Bost, submitted) will allow estimation of the energy gain and the foraging time needed per trip for a given individual whose energetic balance is in equilibrium (Cairns 1992). Finally, research is still required to accurately determine the relationships between seabird foraging parameters and temporal/spatial changes in prey abundance. The usefulness of seabirds as bio-indicators should be enhanced in forthcoming years, especially given the ever growing pressures on marine resources and ecosystems.

Acknowledgements

We are indebted to IPEV (Institut Polaire Français) for financial support towards Antarctic research programs. The Terres Australes et Antarctiques Françaises also provided logistical support. We would like to express our thanks to all our colleagues involved in research on top predator foraging ecology, especially H. Weimerskirch, Y. Cherel, C. Guinet, C. Cotté and D. Pinaud. We are grateful to an anonymous referee whose review greatly improved the paper.



References

- Aebisher NJ, Coulson JC, Coilebrook JM. Parallel long term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 1990; **347**: 753–755.
- Ainley DG, Spear LB, Tynan CT, Barth JA, Pierce SD, Ford RG, Cowles TJ. Physical and biological variables affecting seabird distributions during the upwelling season of the Northern California current. *Deep-Sea Res. II* 2005; **52**: 123–143.
- Ancel A, Horning M, Kooyman GL. Prey ingestion revealed by oesophagus and stomach temperature recordings in cormorants. *J. Exp. Biol.* 1997; **200**: 149–154.
- Ashmole NP. Seabird ecology and the marine environment. In: Farner DS, King JR (eds). *Avian Biology*. Vol. I. Academic press, New York. 1971: 223–286.
- Austin D, Bowen WD, McMillan JL, Iverson S. Linking movement, diving and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecol.* 2006; **87**(2): 3095–3108.
- Bannasch R, Wilson RP, Culik B. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *J. Exp. Biol.* 1994; **194**: 83–96.
- Barbraud C, Weimerskirch H. Emperor penguins and climate change. *Nature* 2001; **411**: 183–185.
- Batty L. Birds as monitors of marine environments. *Biol.* 1989; **36**(3): 151–154.
- Bost CA, Le Maho Y. Seabirds as bio-indicators of changing marine ecosystems: new perspectives. *Act. Oecol.* 1993; **14**: 463–470.
- Bost CA, Koubbi P, Genevois F, Ruchon L, Ridoux V. Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Islands. *Polar Biol.* 1994; **14**: 147–153.
- Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y, Pütz K, Charrassin JB, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y. Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1997; **150**: 21–33.
- Bost CA, Zorn T, Le Maho Y, Duhamel G. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguin diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2002; **227**: 51–62.
- Bost CA, Handrich Y, Butler PJ, Fahlman A, Halsey LG, Woakes AJ, Ropert-Coudert Y. Change in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. *Deep-Sea Res. II* 2007; **54**: 248–255.
- Butler PJ. Energetic cost of surface swimming and diving of birds. *Physiol. Biochem. Zool.* 2000; **73**(6): 699–705.
- Cairns DK. Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol. Oceanogr.* 1987; **5**: 261–271.
- Cairns DK. Bridging the gap between ornithology and fisheries science: use of seabird data in stock assessment models. *The Condor* 1992; **94**: 811–824.
- Catry P, Phillips RA, Phalan B, Silk JRD, Croxall JP. Foraging strategies of grey-headed albatrosses *Thalassarche chrysostoma*: integration of movements, activity and feeding events. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2004; **280**: 261–273.
- Charrassin JB, Bost CA. Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2001; **221**: 285–297.
- Charrassin JB, Kato A, Handrich Y, Sato K, Naito Y, Ancel A, Bost CA, Gauthier-Clerc M, Ropert-Coudert Y, Le Maho Y. Feeding behaviour of free-ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proc. R. Soc. Lond. B* 2001; **268**: 151–157.
- Charrassin JB, Le Maho Y, Bost CA. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins. *Mar. Biol.* 2002; **141**: 581–589.
- Cotté C, Park YH, Guinet C, Bost CA. Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proc. R. Soc. Lond.* 2007; **274**: 2385–2391.
- Croll DA, Tershy B, Hewitt R, Demer D, Fiedler P, Smith S, Armstrong W, Popp J, Kieckhefer T, Lopez V, Urban J, Ramirez J. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep Sea Res. II* 1998; **45**: 1353–1371.
- Croxall JP, Lishman GS. The food and feeding ecology of penguins. In: Croxall JP (ed). *Seabirds Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge. 1987: 101–131.
- Croxall JP, Reid K, Prince PA. Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to indifference in availability of the Antarctic Krill *Euphausia superba*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1999; **177**: 115–131.
- Croxall JP, Thathan PN, Murphy EJ. Environmental Change and Antarctic Seabird Populations. *Science* 2002; **297**: 1510–1514.
- Cushing DH. *The Provident Sea*. Cambridge University Press, Cambridge. 1988.



- Davoren GK, Monteveretti WA, Anderson JT. Search strategies of pursuit diving marine birds and persistence of prey patches. *Ecol. Monogr.* 2003; **73**(3): 463–481.
- de L Brooke M. The food consumption of the world's seabirds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 2004; **271**(suppl.): S246–S248.
- Enstipp MR, Grémillet D, Jones DR. Investigating the functional link between prey abundance and seabird predatory performance. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2007; **331**: 267–279.
- Everson I. *Krill, Biology, Ecology, and Fisheries*. Blackwell Science, MA, USA. 2000.
- Fauchald P, Erikstad KE. Scale-dependent predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2002; **231**: 279–291.
- Fauchald P, Tveraa T. Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. *Oecol.* 2006; **149**: 383–395.
- Furness RW. Energy requirements of seabirds communities: a bioenergetic model. *J. Anim. Ecol.* 1978; **47**: 39–53.
- Garthe S, Monteveretti WA, Davoren GK. Flight destinations and foraging behaviour of northern gannets (*Sula bassana*) preying on a small forage fish in a low-Arctic ecosystem. *Deep-Sea Res. II* 2007; **54**: 311–320.
- Green CH, Weihs PH, Pershing AJ. Assessing the distribution and abundance of zooplankton: a comparison of acoustic and sampling net method with D-BAD MOCNESS. *Deep-Sea Res. II*; 1998; **45**: 1219–1237.
- Green JA, Butler PJ, Woakes AJ, Boyd IL. Energy requirements of female Macaroni Penguins breeding at South Georgia. *Funct. Ecol.* 2002; **16**: 671–681.
- Green JA, Butler PJ, Woakes AJ, Boyd IL. Energetics of diving in macaroni penguins. *J. Exp. Biol.* 2003; **206**, 43–57.
- Grémillet D, Wanless S, Carsen DN, Linton D, Harris M, Speakman JR, Le Maho Y. Foraging energetic of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecol. Lett.* 2001; **4**: 180–184.
- Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, Mellet M, Kato A, Robin JP, Chaillon PE, Gendner JP, Lorentzen SH, Le Maho Y. Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Funct. Ecol.* 2004; **18**: 793–801.
- Grémillet D, Kuntz G, Woakes AJ, Gilbert C, Robin JP, Le Maho Y, Butler PJ. Year-round recordings of behavioural and physiological parameters reveal the survival strategy of a poorly insulated diving endotherm during the Arctic winter. *J. Exp. Biol.* 2005; **208**: 4231–4241.
- Grémillet D, Lewis S, Drapeau L, van Der Lingen CD, Hugget JA, Goetze JC, Verheyen HM, Daunt F, Wanless S, Ryan PG. Spatial match–mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *J. Appl. Ecol.* 2008; **45**: 610–621.
- Guinet C, Chastel O, Koudil M, Durbec JP, Jouventin P. Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the Blue petrel at Kerguelan Islands. *Proc. R. Soc. Lond. B* 1998; **265**: 1001–1006.
- Guinet C, Dubroca L, Lea MA, Goldsworthy S, Cherel Y, Duhamel G, Bonnadona F, Donnay JP. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic factors: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2001; **219**: 251–264.
- Halsey LG, Bost CA, Handrich Y. A thorough and quantified method for classifying seabird diving behaviour. *Polar Biol.* 2007; **30**: 991–1004.
- Handrich Y, Bevan R, Charrassin JB, Butler PJ, Pütz K, Lage J, Woakes A, Le Maho Y. Hypothermia in foraging king penguin. *Nature* 1997; **388**: 64–67.
- Herman AW. Simultaneous measurement of zooplankton and light attenuation with a new optical plankton counter. *Cont. Shelf Res.* 1988; **8**: 205–221.
- Hill HJ, Trathan PN, Croxall JP, Watkins JL. A comparison of Antarctic krill *Euphausia superba* caught by nets and taken by macaroni penguins *Eudyptes chrysophthalmus*: evidence for selection? *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1996; **140**: 1–11.
- Hooker SKH, Gerber LR. Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: The potential importance of megafauna. *Bioscience* 2004; **54**: 27–39.
- Houston AI, Carbone C. The optimal allocation of time over the diving cycle. *Behav. Ecol.* 1992; **3**: 255–265.
- Hull CL, Hindell MA, Michael K. Foraging zones of Royal Penguins during the breeding season, and their association with oceanographic features. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1997; **153**: 217–228.



- Hunt GL Jr, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds). Proc. 22nd International Ornithological Congress, Durban. 1999; 2040–2056.
- Ichii T, Bengtson JL, Boveng P, Takao Y, Jansen JK, Lisa M, Raring H, Cameron MF, Okamura H, Hayashi T, Naganobu M. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2007; 344: 277–297.
- Kareiva P, Odell G. Swarms of predators exhibit “prey taxis” if individual predators use area-restricted search. American Naturalist 1987; 130: 233–270.
- Lancraft TM, Torres JJ, Hopkins TL. Micronekton and macrozooplankton in the open waters near the Antarctic ice edge zones (AMERIEZ 1983 and 1986). Polar Biol. 1989; 9: 225–233.
- Lescroël A, Bost CA. Foraging under contrasted oceanographic conditions: the Gentoo Penguin at Kerguelen Archipelago. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2005; 302: 245–261.
- Monaghan P. Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. Oikos 1996; 77: 227–237.
- Montevecchi WA. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness RW, Greenwood JJD (eds). Birds as Monitors of Environmental Change. Chapman and Hall, London. 1993; 7–266.
- Montevecchi WA, Myers RA. Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north-west Atlantic: implications for climate change. ICES J. Mar. Sci. 1997; 54: 608–614.
- Mori Y, Takahashi A, Mehlum F, Watanuki Y. An application of optimal diving models to diving behaviour of Brünnich's guillemots. Anim. Behav. 2002; 64: 739–745.
- Nagy KA, Kooyman GL, Ponganis PJ. Energetic cost of foraging in free-diving emperor penguins. Phys. Biochem. Zool. 2001; 74(4): 541–547.
- Naito Y. Bio-logging science. Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. Issue. 2004; 58: 118–132.
- Nicol S, Pauly T, Bindoff NL, Wright S, Thiele D, Hosle GW, Strutton PG, Woehler E. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. Nature 2000; 406: 504–507.
- Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996; 134: 1–14.
- Piatt JF, Sydeman WJ. Seabirds as indicators of marine ecosystems. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2007; 352: 199–309.
- Piatt JF, Harding AMA, Shultz M., Speckman SG, Van Pelt TI, Drew GS, Kettle AB. Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2007; 352: 221–304.
- Pinaud D. Quantifying search effort of moving animals at several spatial scales using first-passage time analysis: effect of the structure of environment and tracking systems. J. Appl. Ecol. 2008; 45: 91–99.
- Rodary D, Bonneau W, Le Maho Y, Bost CA. Benthic diving in male emperor penguins *Aptenodytes forsteri* foraging in winter. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2000; 207: 171–181.
- Robert-Coudert Y, Wilson RP. Trends and perspectives in animal attached remote sensing. Front. Ecol. Environ. 2005; 3(8): 467–444.
- Robert-Coudert Y, Beaudat J, Kurita M., Bost CA, Kato K, Le Maho Y, Naito Y. Validation of oesophagus temperature recording for detection of prey ingestion on captive Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). Mar. Biol. 2000; 137: 1105–1110.
- Robert-Coudert Y, Kato A, Baudat J, Bost CA, Le Maho Y, Naito Y. Feeding strategies of free-ranging Adelie penguins *Pygoscelis adeliae* analysed by multiple data recording. Polar Biol. 2001; 24: 460–466.
- Robert-Coudert Y, Kato A, Wilson RP, Cannell B. Foraging strategies and prey encounter rate of free-ranging Little penguins. Mar. Biol. 2006; 149: 139–148.
- Sato K, Naito Y, Niizuma Y, Watanuki Y, Charrassin JB, Bost CA, Handrich Y, Le Maho Y. Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? J. Exp. Biol. 2002; 205: 1189–1197.
- Sato K, Daunt F, Watanuki Y, Takahashi A, Wanless S. A new method to quantify prey acquisition in diving seabirds using wing stroke frequency. J. Exp. Biol. 2007; 211: 58–65.
- Schneider DC. Seabirds and fronts: a brief overview. Pol. Res. 1990; 8: 17–21.
- Siegel V. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: summary of recent findings. Polar Biol. 2005; 29: 1–22.
- Takahashi A, Sato K, Naito Y, Dunn MJ, Trathan PN, Croxall JP. Penguin-mounted cameras glimpse underwater group behaviour. Proc. R. Soc. Lond. B 2004a; 271(suppl.): S281–S282.
- Takahashi A, Dunn MJ, Trathan PN, Croxall JP, Wilson RP, Sato K, Naito Y. Krill-feeding behaviour in a chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica* compared with fish-eating in Magellanic Penguins *Spheniscus*



- magellanicus*: a pilot study. *Mar. Ornith.* 2004b; **32**: 47–54.
- van Franeker JA, van den Brink NW, Bathmann UV, Pollard RT, de Baar HJW, Wolff WJ 2002. Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila* sp.) to small-scale processes in the Antarctic Polar Front. *Deep Sea Res. II* 2002; **49**: 3931–3950.
- Wanless S. Climate change and north-east Atlantic seabirds. *J. Ornithol.* 2006; **148**(suppl. 1): S155–S159.
- Watanuki Y, Daunt F, Takahashi A, Newell M, Wanless S, Sato K, Miyazaki N. Microhabitat use and prey capture of a bottom-feeding top predator, the European shag, shown by camera loggers. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2008; **356**: 283–293.
- Weimerskirch H. Foraging strategies of southern albatrosses and their relationship with fisheries. In: Robertson G, Gales R (eds). *Albatross Ecology and Conservation*. Surrey Beatty & Sons, Australia. 1997; 168–179.
- Weimerskirch H. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res. II* 2007; **54**: 211–223.
- Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuénat-Chaillet F. Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 1994; **255**: 91–97.
- Weimerskirch H, Bonnadonna F, Bailleul F, Mabille G, Dell'Osso G, Lipp HP. GPS tracking of foraging albatrosses. *Science* 2002; **295**: 1259.
- Weimerskirch H, Inchausti P, Guinet C, Barbraud C. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Ant. Sci.* 2003; **15**(2): 249–256.
- Weimerskirch H, Gault AS, Cherel Y. Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of Wandering albatrosses. *Ecology* 2005; **86**(10): 2611–2622.
- Weimerskirch H, Pinaud D, Pawlowski F, Bost CA. Does Prey Capture Induce Area-Restricted Search? A Fine-Scale Study Using GPS in a Marine Predator, the Wandering Albatross capture and GPS. *American Naturalist* 2007; **170**(5): 735–743.
- Wiebe PH, Benfield MC. From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Progr. Oceanogr.* 2003; **56**: 7–136.
- Wilson RP. An improved stomach pump for Penguins and other seabirds. *J. Field Ornithol.* 1984; **55**: 109–112.
- Wilson RP. Environmental monitoring with seabirds: do we need new additional technology? *S. Afr. J. Mar. Sci.* 1992; **12**: 919–926.
- Wilson RP. In: Williams TD (ed). *Foraging Ecology. In the Penguins*. Oxford University Press, Oxford, UK. 1995; 81–106.
- Wilson RP, Grant WS, Duffy DC. Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology* 1986; **67**: 1091–1093.
- Wilson RP, Cooper J, Plötz J. Can we determine when marine endotherms feed? *J. Exp. Biol.* 1992; **167**: 267–275.
- Wilson RP, Culik BM, Bannash R, Lage J. Monitoring Antarctic environmental variables using penguins. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994; **106**: 199–202.
- Wilson RP, Kierspel MAM. A method to retrieval of anchored stomach probes from seabirds. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1998; **163**: 295–297.
- Wilson RP, Steinfurth A, Ropert-Coudert Y, Kato A, Kurita M. Lip reading in remote subjects: an attempt to quantify and separate ingestion, breathing, and vocalisation in free-living animals. *Mar. Biol.* 2002a; **140**: 17–27.
- Wilson RP, Grémillet D, Syer J, Kierspel MAM, Garthe S, Weimerskirch H, Schäfer-Neth C, Scolaro JA, Bost CA, Plötz J, Nel D. Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2002b; **228**: 241–261.

Résumé

Une bonne connaissance de l'écologie alimentaire des espèces animales est essentielle afin de comprendre les processus sous-jacents aux corrélations observées entre les variations environnementales et les variations des effectifs de populations. Les méthodes « classiques » d'étude de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral (suivi Argos, analyses de contenus stomacaux etc.) se sont focalisées sur la période de reproduction car, contraints de revenir régulièrement à terre, c'est le seul moment de leur cycle où ces oiseaux sont facilement accessibles. Peu d'informations sont donc encore disponibles sur la période de repos sexuel alors qu'elle joue un rôle crucial dans la démographie de ces prédateurs. De la même manière, peu d'informations sur l'écologie alimentaire de ces prédateurs sont disponibles avant les années 1980. Le but de cette thèse était donc d'utiliser une méthode indirecte, la méthode des isotopes stables pour étudier (1) les variations saisonnières et (2) à long terme, de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral. Bien que les objectifs majeurs de la thèse étaient biologiques, la part méthodologique a également tenu une place importante. La méthode isotopique renseigne sur les aires d'alimentation (isotopes du carbone) et le niveau trophique (isotopes de l'azote) des prédateurs. Au cours de la première étape (méthodologique), des valeurs de référence des ratios isotopiques en carbone des différentes masses d'eau de l'océan Austral ont été obtenues (article 1), et un protocole d'analyse isotopique des tissus d'oiseaux a été développé (article 2). Dans une seconde étape (biologique), les variations saisonnières de l'écologie alimentaire de neuf espèces de procellariiformes ont été étudiées. Trois grandes tendances ont été dégagées (articles 3 et 4), certaines espèces demeurent dans l'océan austral tout au long de leur cycle, d'autres se nourrissent dans l'océan Austral en période de reproduction puis migrent au nord en secteur océanique subtropical ou néritique. Dans les études à long terme, les ratios isotopiques du carbone ont classiquement été utilisés comme indicateurs de la productivité primaire du milieu. Dans les années 1970, les prédateurs de l'océan Austral ont connu de profondes modifications de leur démographie ; les ratios isotopiques de tissus de manchots prélevés sur des spécimens conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris nous ont permis de remonter le temps et d'étudier les causes sous-jacentes à ces variations de populations (article 5). Nos résultats suggèrent qu'en secteurs subantarctique et subtropical, la productivité primaire de l'océan austral était plus faible dans les années 1970 réduisant ainsi la capacité du milieu à soutenir de fortes populations de prédateurs. En secteur antarctique, les ratios isotopiques des prédateurs sont stables depuis les années 1950, et d'autres facteurs tels que la réduction de l'étendue de glace pourraient être à l'origine des variations de populations d'oiseaux marins. Enfin, cette thèse a permis de mener une réflexion plus globale sur les limitations et avantages de la méthode isotopique ainsi que sur sa complémentarité avec les méthodes directes.

Mots clés : Azote, Carbone, Ecologie alimentaire, Isotopes stables, manchot, océan Austral, procellariiforme.

Title : Isotopic investigation of seasonal and long-term variations in Southern seabird feeding ecology

Abstract

Foraging ecology is a key issue for a better understanding of the biological mechanisms linking seabird demography and environmental changes. Conventional methods to investigate seabird feeding ecology (Argos tracking, stomach contents analysis etc.) focused on the breeding season when birds are easily accessible on land. Few data are available on the inter-nesting period when species disperse at-sea, while this period plays a key role on their demography. Moreover, historic changes in seabird feeding ecology are still unknown. Hence, using the stable isotope method, the aims of the thesis were to investigate (1) seasonal and (2) long-term variations of the feeding ecology of seabirds from the Southern Ocean. The objectives were therefore mainly biological, but methodological issues were also investigated. Stable isotopes are currently used as proxies of feeding areas (carbon) and trophic levels (nitrogen). In a first methodological step, carbon isotopic values characterizing water masses of the Southern Ocean were determined (1st article), and a protocol for isotopic analysis of seabird tissues was proposed (2nd article). In a second biological step, seasonal variations in the isotopic niche of nine southern procellariiforms were detailed allowing us to describe three major feeding strategies (3rd and 4th articles). Some species remain in Southern Ocean waters all along their cycle, while others feed in the Southern Ocean during breeding and migrate north in oceanic subtropical or neritic waters during the inter-nesting period. Long-term isotopic studies generally use carbon isotopes as proxies of primary productivity. A regime shift occurred in the Southern Indian Ocean in the 1970s, with severe decreases in many predator populations. Stable isotopic ratios of penguin tissues sampled on stuffed specimens from the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris allow us to investigate underlying causes of these population declines (5th article). In subantarctic and subtropical sectors, isotopic data suggest that a decrease in carrying capacity of the ecosystem was a likely contributor to the decline of penguins that occurred in the 1970s. Carbon isotopic ratios of Antarctic penguins did not change over time, however, suggesting that other factors (as a reduction in sea-ice extent) were the main driving cause of the population declines. Lastly, we compared the advantages and disadvantages of using both the stable isotope and direct methods to investigate the foraging ecology of seabirds.

Keywords : Carbon, Feeding, ecology, Nitrogen, Penguin, Procellariiform, Southern Ocean, Stable isotopes.