



LA ROCHELLE UNIVERSITE

ÉCOLE DOCTORALE
Euclide

Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) UMR 7372
du CNRS-La Rochelle Université

THÈSE

présentée par :

Eugénie TESSIER

Sous la direction de Charles-André BOST et Yves CHEREL

soutenue le 18 décembre 2019

pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

**Stratégies de recherche alimentaire et distribution des proies :
le cas des oiseaux plongeurs à respiration aérienne en milieu océanique**

JURY :

RIDOUX Vincent
TRATHAN Philip
LEA Mary-Anne
LEBOURGES-DHAUSSY Anne
SPITZ Jérôme
BOST Charles-André
CHEREL Yves

Professeur, LIENSs, La Rochelle Université, Président du jury
OBE, DSc, British Antarctic Survey, Cambridge, Rapporteur
Associate Professor ; IMAS, Université of Tasmania, Rapporteur
Ingénieur de Recherche, LEMAR-IRD Plouzané, Examinatrice
Chargé de Recherche CNRS, CEBC, CNRS-La Rochelle Université, Examineur
Directeur de recherche CNRS, CEBC-La Rochelle Université, Directeur de thèse
Directeur de recherche CNRS, CEBC-La Rochelle Université, Directeur de thèse

Stratégies de recherche alimentaire et distribution des proies : le cas des oiseaux plongeurs à respiration aérienne en milieu océanique

Résumé :

En milieu océanique, la ressource est distribuée de façon hétérogène. De ce fait, les proies sont souvent regroupées en bancs (« patchs »). En 2014, le projet MyctO-3D-Map a permis de récolter au large de Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Françaises) des données simultanément sur la distribution des proies en milieu pélagique et sur le comportement de plongée de prédateurs marins. L'objectif de cette thèse était d'évaluer les stratégies de recherche alimentaire d'oiseaux plongeurs (manchots) en fonction de la distribution de leurs proies. À l'échelle de la plongée, les manchots royaux, *Aptenodytes patagonicus*, et les gorfous macaronis, *Eudyptes chrysolophus*, ajustent leur comportement en fonction de leur succès alimentaire lors de la plongée précédente. Lorsqu'ils rencontrent une zone favorable les manchots ont tendance à diminuer leur temps de surface et replonger à la même profondeur. Les manchots, comme de nombreux autres prédateurs plongeurs, effectuent des séquences de plongées répétées appelées « bouts ». Pendant les séries de *prey capture attempt bouts* (PCA bouts), où ces prédateurs réalisent des plongées successives de tentative de captures de proies, les gorfous macaroni et les manchots royaux modifient leur comportement de plongée en fonction de la longueur de la séquence. Plus la séquence est longue, plus l'activité de prospection est importante et plus les phases descendantes et ascendantes sont rapides. De plus, la densité de PCA bouts était similaire à la densité de patchs de poissons par km. Ces résultats suggèrent que l'unité de prospection alimentaire pour les manchots royaux serait le PCA bout. À l'échelle de la zone entière prospectée par les manchots royaux, ces prédateurs se dirigent vers une zone moins riche en biomasse mais où les patchs de poissons sont plus accessibles.

Cette étude est l'une des rares ayant pu comparer des données acoustiques récoltées de façon simultanée aux données de recherche alimentaires chez des manchots pistés en mer. La distribution des patchs de poissons et plus encore leur accessibilité est donc un élément clé influençant le comportement de prospection alimentaire des prédateurs plongeurs, que ce soit à plus ou moins fine échelle.

Mots clés : écologie comportementale, recherche alimentaire, distribution des proies, acoustique active, manchots, océan austral.

Foraging strategies and prey distribution: the example of air-breathing predators foraging in the pelagic environment

Summary:

In the pelagic environment, the resource is heterogeneously distributed. Therefore, prey are aggregated in patch. In 2014, the program MyctO-3D-Map collected information on both prey distribution and foraging behaviour of diving predators (penguins). The aim of this thesis was to evaluate the foraging strategies of diving predators breeding at Kerguelen Island according to prey distribution. At the dive scale, king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) and macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*) adjusted their foraging behaviour depending on the foraging behaviour of the preceding dive. Our results suggested that when penguins encountered a favourable area, they decreased surface time and dived to the same depth as the previous dive. Penguins performed dives in discrete series called bouts, similarly to several other diving predators. In prey capture attempt bouts (PCA bouts), king and macaroni penguins modified their diving behaviour with the length of PCA bouts: longer PCA bouts were associated with higher foraging activity and shorter transit phases. Moreover, the density of PCA bouts was similarly to the density of fish patches. These results suggested that the functional foraging unit for king penguins was the PCA bout. At the scale of the entire prospected area, king penguins moved towards area less rich in biomass, but where prey patches are more accessible.

This survey is one of the few that compares simultaneously acoustic data and foraging behaviour of penguins. The distribution of fish patch and their accessibility is one of the most important parameter influencing the foraging behaviour of diving predators.

Keywords: behaviour ecology, foraging, prey distribution, active acoustic, penguins, Southern Ocean.

C.E.B.C (Centre d'Études Biologiques de Chizé)



405 Route de Prissé-la-Charrière



79360 Villiers-en-Bois



Liste publication

- **Tessier, E.**, Bost, C.-A., in revision. Behavioural adjustments during foraging in two diving seabirds: king and macaroni penguins. *Marine Biology*. (Annexe 1)
- **Tessier, E.**, Cherel, Y., Béhagle, N., Cotté, C., Duhamel, G., Roudaut, G., Scheffer, A., Bost, C.-A., in revision. Foraging decision of marine predators : availability or density of prey? *Journal of Marine Science*. (Annexe 2)

Liste poster et communication

- **Tessier, E.**, Cherel, Y., Béhagle, N., Roudaut, G., A., Bost, C.-A., *Investigating spatial concordance between diving predators and prey: king penguins and myctophid fish*. Poster présenté à l'occasion de la conférence *Ecology and Behaviour* à Chizé (19-23 juin 2017) et à l'occasion du 2^{ème} SCAR Symposium on Antarctic Biology à Louvain (10-14 juillet 2017).
- Présentation à l'occasion de la rencontre internationale de recherche en écologie à long terme et LTER-France (Réseau Zones Ateliers et observatoires de zone critique) à Nantes (2-4 octobre 2017) : **Tessier E.**, Cherel Y., Bost C.-A., *Investigate the distribution of marine predators as a tool to better understand the ecosystem : a study case in the Kerguelen pelagic ecosystem*.
- Présentation à l'occasion de la *Seabird Conference* à Liverpool (3-6 septembre 2018) : **Tessier, E.**, Cherel, Y., Béhagle, N., Roudaut, G., A., Bost, C.-A., *Foraging decisions of marine predators: availability or density of prey?*
- Présentation à l'occasion des 14^{ème} journées scientifiques du Comité National Français des Recherche Arctiques et Antarctiques à Strasbourg (25-27 avril 2018) : **Tessier E.**, Cherel, Y., Béhagle, N., Roudaut, G., A., Bost, C.-A., *Densité ou disponibilité des proies mésopélagiques : quels facteurs déterminent le comportement de prospection alimentaire des prédateurs marins*.
- Présentation à l'occasion de la 10th Internationale Penguin Conference à Dunedin (Nouvelle-Zélande) (24-28 août 2019) : Bost C.-A., Orgeret F., Labrousse S., **Tessier E.**, Thiebot J.-B., Weimerskirch H., *First odyssey into the Southern Ocean: The early life of juvenile penguins*

Liste activités complémentaires

- Enseignement contractuel à l'Université de la Rochelle pour l'année scolaire 2018/2019 (43 h HETD).
- Participation à la Fête de la Science au CEBC (5-6 octobre 2018).

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Phil Trathan et Marie Anne Lea pour avoir accepté de relire mon travail de thèse.

Un grand merci à l'équipe « Prédateurs Marins » pour m'avoir accueilli au sein de l'équipe. Je tiens à remercier tout particulièrement mes deux directeurs de thèse, Charly et Yves, pour m'avoir fait confiance et m'avoir soutenu pendant ces trois années. Merci de m'avoir permis de partir dans les Terres Australes, à Kerguelen. Ce voyage fut riche en rencontres naturalistes et humaines, que ce soit lors du trajet en bateau ou lors de mon séjour à terre.

Je voudrais aussi remercier les personnes qui m'ont m'aidé pour le traitement des données acoustiques : Nolwenn Béhagle, Anna Conchon, Gildas Roudaut ainsi que toute l'équipe de l'IRD de Plouzané. Du côté de l'océanographie, je tiens à remercier Cedric Cotté pour son aide.

Le CEBC est un laboratoire un peu particulier au vu de son emplacement, mais où converge un nombre considérable de personnes. Pendant ces trois années, j'ai pu rencontrer de nombreuses personnes. Merci à Sophie et Juliette, à Lucas, Erika, Léa, Baptiste, Julie, Martin, Julien, Florian, Pierre-Loup, Christophe, Candice, Tim et Meumeu et Alexandre qui ont fait que je me souviendrai longtemps de Chizé.

J'aimerais remercier aussi les personnes qui partagent avec moi des moments plus ou moins sportifs en dehors de Chizé, et particulièrement Sandra et Séb pour nos soirées mémorables. Il n'y a rien de mieux pour décompresser.

Un grand merci à toute la troupe de prépa qui malgré la distance et le temps qui passe reste toujours aussi incroyable. Julien, Laurine, Benoît, Charlie, Florent, Thomas, Clémentine, Benji, Laura, Lucile, Charley, Claire et Christophe, merci pour tous ces bons moments, je sais que je peux toujours compter sur vous.

Un grand merci, tout particulier, à Eloi Charruault pour m'avoir épaulé, soutenu et encouragé durant ces trois années. Merci pour tes relectures et tes conseils sur la fin.

Merci également à toute la famille Charruault and co pour leur soutien et leur bonne humeur à chaque rencontre.

Pour finir, je souhaite aussi remercier ma famille qui m'a soutenu tout au long de cette thèse. Merci pour vos relectures, remarques et commentaires sur ce manuscrit.

Avant-propos

Lors de ma thèse, j'ai eu accès à des données pluridisciplinaires issues du suivi des prédateurs plongeurs, de l'analyse des bols alimentaires et de l'acoustique active.

Les prédateurs plongeurs. Les données de suivi télémétrique des manchots royaux et des gorfous macaronis ont été récoltées par les hivernants et les campagnards d'été entre 1998 et 2017 sur l'archipel de Kerguelen. J'ai moi-même participé à la pose et à la récolte de données pendant la campagne d'été de 2017 (janvier à avril).

Les contenus stomacaux. Le bol alimentaire a été récolté lors de la campagne MYCTO (2014) dans la colonie de Ratmanoff à l'est de la péninsule de la grande île de l'archipel de Kerguelen. Ces contenus stomacaux ont ensuite été triés, répertoriés et mesurés une fois de retour sur le laboratoire du Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC). De plus, des chalutages pélagiques ponctuels ont été effectués lors de la campagne océanique à l'est de Kerguelen. Les organismes ainsi récoltés ont été triés et mesurés sur place, sur le bateau par Yves Cherel et Guy Duhamel.

L'acoustique active. Ma thèse s'inscrit dans la continuité de la thèse réalisée par Nolwenn Béhagle dans le cadre de l'ANR MyctO-3D-Map et intitulée « Structuration acoustique du micronecton de l'écosystème océanique du sud-ouest de l'océan Indien ». J'ai donc utilisé les résultats développés par Nolwenn pour les intégrer dans mon étude pluridisciplinaire et les comparer avec le comportement de plongées des manchots en milieu pélagique. Lors de ma campagne en mer sur le *Marion Dufresne II* j'ai participé à la récolte des données acoustiques en 2017, notamment au sud de l'archipel de Crozet, à proximité du Front Polaire. Ces données seront utilisées ultérieurement conjointement entre le CEBC et le laboratoire LOCEAN.

Cette thèse a donc permis de mettre en relation de nombreuses données complémentaires dans l'analyse des relations proies-prédateurs en milieu pélagique.

Table des matières

CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. LA RECHERCHE ALIMENTAIRE : ASPECTS THÉORIQUES.....	3
1.1. MODÈLE D'EXPLOITATION DES « PATCHS »	3
1.2. APPROVISIONNEMENT À PARTIR D'UN LIEU CENTRAL	5
2. CAS PARTICULIER DU MILIEU OCÉANIQUE ET DES PRÉDATEURS PLONGEURS À RESPIRATION AÉRIENNE	6
2.1. CONTRAINTES ET ADAPTATIONS EN PLONGÉE	6
2.2. MODÈLES DE PLONGÉES OPTIMALES BASÉS SUR LES RÉSERVES DE DIOXYGÈNE.	8
3. DISTRIBUTION DES RESSOURCES MARINES, UNE CONNAISSANCE ENCORE LACUNAIRE.....	10
4. LE PROGRAMME MYCTO-3D-MAP	12
4.1. IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE DES MYCTOPHIDÉS	12
4.2. UTILISATION DES PRÉDATEURS PLONGEURS EN TANT QUE BIO-INDICATEURS	13
5. OBJECTIFS DE LA THÈSE	14
5.1. PLACE DE LA THÈSE DANS LE PROGRAMME MYCTO-3D-MAP	14
5.2. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THÈSE	16
CHAPITRE 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES	20
1. SITE D'ÉTUDE	21
1.1. L'OCÉAN AUSTRAL.....	21
1.2. L'ARCHIPEL DE KERGUELEN	22
1.3. LE PROGRAMME MYCTO-3D-MAP	24
2. MODÈLES D'ÉTUDE	26
2.1. MANCHOT ROYAL.....	27
2.2. GORFOU MACARONI	31
3. MÉTHODES DE SUIVI	33
3.1. SUIVI DES PRÉDATEURS.....	33
3.2. SUIVI DES PROIES.....	40

CHAPITRE 3 – COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES DES MANCHOTS À FINE ÉCHELLE

.....48

1. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	49
2. MÉTHODES	50
3. AJUSTEMENTS COMPORTEMENTAUX LORS DE L'APPROVISIONNEMENT ALIMENTAIRE	52
3.1. AJUSTEMENT DE L'ACTIVITÉ DE PROSPECTION ALIMENTAIRE À L'ÉCHELLE DE LA PLONGÉE.....	52
3.2. AJUSTEMENT DE L'ACTIVITÉ DE PROSPECTION ALIMENTAIRE À L'ÉCHELLE DE LA SÉQUENCE DE PLONGÉES (« BOUT »).....	54
4. INTERPRÉTATION SUR LES DÉCISIONS À FINE ÉCHELLE	56
4.1. MODULATION DE L'ACTIVITÉ D'APPROVISIONNEMENT.....	58
4.2. MODULATION DES TEMPS D'ALLOCATION.....	59
4.3. DIFFÉRENCE ENTRE LES ESPÈCES.....	61

CHAPITRE 4 – COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES DES MANCHOTS À L'ÉCHELLE DE LA SÉQUENCE.....66

1. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	67
2. MÉTHODES	67
3. AJUSTEMENTS COMPORTEMENTAUX AU SEIN D'UN « BOUT »	68
4. INTERPRÉTATION DE L'AJUSTEMENT DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE À L'ÉCHELLE DE LA SÉQUENCE.....	71
4.1. LES « BOUTS » : COMPORTEMENT RÉPÉTABLE DANS UN ENVIRONNEMENT HÉTÉROGÈNE.....	71
4.2. LES « BOUTS » : UNE SÉQUENCE COMPORTEMENTALE SPÉCIALISÉE DANS LA RECHERCHE ALIMENTAIRE	72

CHAPITRE 5 – COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES DES MANCHOTS À MÉSO-ÉCHELLE

.....76

1. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	77
2. MÉTHODES	78
3. RÉGIME ALIMENTAIRE ET PROIES DISPONIBLES	79
4. AJUSTEMENT SPATIAL DE L'APPROVISIONNEMENT.....	80
4.1. DÉPLACEMENT DES MANCHOTS	80
5. AJUSTEMENT EN PROFONDEUR DE L'APPROVISIONNEMENT	83
5.1. COMPORTEMENT DES MANCHOTS DANS LA COLONNE D'EAU	83
5.2. CONCORDANCE AVEC LA DISTRIBUTION DES PROIES.....	84

6. INTERPRÉTATION DE L'AJUSTEMENT DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DU MANCHOT ROYAL À LARGE	
ÉCHELLE.....	86
6.1. COMPARAISON ENTRE LE RÉGIME ALIMENTAIRE DU MANCHOT ROYAL ET LE CHALUTAGE PÉLAGIQUE	86
6.2. CONCORDANCE SPATIALE.....	87
6.3. CONCORDANCE EN PROFONDEUR.....	88
CHAPITRE 6 - DISCUSSION GÉNÉRALE	92
1. LIMITES DES MÉTHODES UTILISÉES	93
1.1. ACOUSTIQUE ET CHALUTAGE PÉLAGIQUE	93
1.2. SUIVI EN MER DES PRÉDATEURS PLONGEURS ET DISTRIBUTION DES PROIES	96
2. LES RELATIONS PROIES-PRÉDATEURS : LE CAS DES MANCHOTS ROYAUX ET DES POISSONS MYCTOPHIDÉS. 100	
2.1. SÉLECTION DE LA RESSOURCE ALIMENTAIRE.....	100
2.2. SÉLECTION D'UNE GAMME DE PROFONDEUR.....	100
2.3. VARIABILITÉ DE LA QUALITÉ DES PATCHS.....	101
2.4. VARIABILITÉ À LARGE ÉCHELLE	103
2.5. VARIABILITÉ AU FIL DES SAISONS	104
3. LE POTENTIEL BIO-INDICATEUR DES PRÉDATEURS PLONGEURS.....	104
4. PERSPECTIVES : VERS UNE APPROCHE GLOBALE ET UNE INTÉGRATION DES EFFETS DU CHANGEMENT	
CLIMATIQUE	108
BIBLIOGRAPHIE.....	112
ANNEXES	136
ANNEXE 1 : BEHAVIOURAL ADJUSTMENTS DURING FORAGING IN TWO DIVING SEABIRDS: KING AND MACARONI	
PENGUINS.....	136
ANNEXE 2 : FORAGING DECISIONS OF MARINE PREDATORS: AVAILABILITY OR DENSITY OF PREY?	162
Liste acronymes	188
Table des figures	190
Table des tableaux	196

Chapitre 1 - Introduction générale



1. La recherche alimentaire : aspects théoriques.....	3
2. Cas particulier du milieu océanique et des prédateurs plongeurs à respiration aérienne	6
3. Distribution des ressources marines, une connaissance encore lacunaire ...	10
4. Le programme MyctO-3D-Map	12
5. Objectifs de la thèse	14

La reproduction, l'excrétion, la relation avec le milieu extérieur et la nutrition sont les quatre grandes fonctions de l'organisme. Selon la théorie du gène égoïste de Dawkins (1976), l'individu ne serait qu'une enveloppe permettant la dispersion et la transmission d'un patrimoine génétique qui lui est propre par le biais de la reproduction. Plus tard Grafen (1984) soulignera que « quelle que soit la nature du système génétique impliqué, on supposera que l'étude du niveau phénotypique est suffisante pour identifier les pressions de sélection qui s'exercent sur l'organisme étudié ». Deux contraintes immuables viennent s'exercer sur cet avatar¹ : le temps et l'énergie (Cuthill et Houston, 1997). Ainsi durant un laps de temps imparti, l'individu doit trouver l'énergie nécessaire à la survie de son avatar mais aussi à terme assurer une descendance viable. L'énergie allouée à la subsistance et au développement de cette enveloppe est issue de la nourriture. **L'exploitation de son environnement et l'acquisition de cette ressource constituent donc des enjeux cruciaux en écologie comportementale.**

En milieu naturel, l'énergie, et donc les ressources disponibles, est généralement à la fois limitée dans le temps et dans l'espace (Saunders et al., 2013). La sélection devrait favoriser la stratégie d'acquisition la plus efficace en prenant en compte l'hétérogénéité de son environnement et donc en ajustant leur comportement à l'environnement rencontré. Lors de sa recherche alimentaire, chaque individu a avantage à prendre des décisions² qui tendent à maximiser son gain net d'énergie. Cette prise de décision intervient dans un environnement souvent hétérogène où l'abondance et la distribution des ressources fluctuent en relation avec les paramètres biotiques et/ou abiotiques à plus ou moins large échelle spatio-temporelle. Les études en écologie alimentaire visent donc à étudier les stratégies alimentaires et les ajustements comportementaux qui permettent aux organismes de maximiser l'acquisition de la ressource dans leur environnement naturel.

¹ L'individu est assimilé à un avatar qui renvoie à une enveloppe renfermant l'expression d'un ensemble de gènes. Seule l'information génétique est directement soumise à la pression de sélection, la sélection de l'avatar n'étant qu'indirecte (Dawkins, 1982).

² La décision chez les prédateurs ne découle pas d'un choix conscient mais d'une possibilité parmi d'autres à laquelle l'animal adhère ; l'animal étant équipé de mécanismes sensoriels, perceptifs et/ou cognitifs lui permettant d'analyser son milieu et ainsi les différentes options s'offrant à lui.

1. La recherche alimentaire : aspects théoriques

Plusieurs modèles théoriques sur les stratégies de recherche alimentaire optimales ont été élaborés sur la base d'un raisonnement économétrique afin d'étudier les décisions attendues d'un organisme. Cette approche vise à étudier le comportement animal via les coûts et bénéfices de chaque décision. **Ainsi découle le théorème de l'approvisionnement optimal (Emlen, 1966 ; MacArthur et Pianka, 1966).**

Dans un premier temps, les écologues se sont intéressés à l'étude des régimes alimentaires. Dans un environnement naturel, les ressources alimentaires sont limitées et de valeurs nutritionnelles inégales. Le modèle de sélection de proies (MacArthur et Pianka, 1966) suggère que les individus possédant un comportement alimentaire plus flexible seront favorisés dans un environnement changeant plutôt que des espèces avec un régime alimentaire strict. De plus, l'individu aurait avantage à maximiser les proies avec le taux net d'acquisition d'énergie le plus élevé.

Dans un second temps, l'étude des stratégies de recherche alimentaire s'est étendue au niveau spatio-temporel en se focalisant sur la compréhension des décisions lors de l'exploitation d'une ressource parcellaire (Charnov, 1976).

1.1. Modèle d'exploitation des « patchs »

Le plus souvent, **les ressources sont distribuées de façon hétérogène dans le milieu de sorte qu'elles se retrouvent agrégées dans des parcelles ('patch' en anglais), séparées par des zones plus ou moins vides. Le modèle d'exploitation spatio-temporel de ressource parcellaire a été conceptualisé par Charnov (1976) dans le théorème dite de la valeur marginale.** L'application de ce théorème est soumise à quatre hypothèses de base :

1. Lorsque le prédateur rentre dans une parcelle de proies, la vitesse d'acquisition de la ressource diminue avec le temps passé dans cette parcelle.
2. Le prédateur prendrait « des décisions » qui tendraient à maximiser son gain net d'énergie
3. Le prédateur ne rencontre que les proies dans des parcelles, en dehors il se déplace sans n'en rencontrer aucune.

4. Le prédateur possède une pleine connaissance de son environnement (il est omniscient)

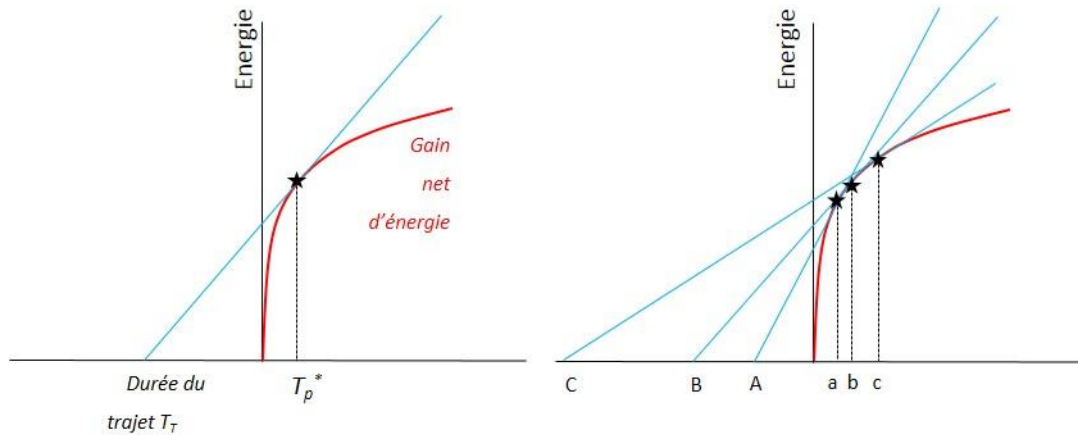


Figure 1.1 : (A) Illustration du théorème de la valeur marginale, adaptée de Charnov (1976), et de la méthode des tangentes. Pour un temps de trajet théorique pour accéder à une parcelle donnée T_T , T_p^* représente le temps optimal que le prédateur doit passer dans la parcelle. Au-delà de ce point il sera plus profitable pour le prédateur de quitter le patch. (B) Illustration de la conséquence théorique de l'augmentation de la durée du trajet pour accéder à la parcelle. À chaque durée de trajet A, B ou C est associée une valeur marginale a, b ou c.

Lorsque l'exploitation entraîne la diminution de ressource dans la parcelle, il arrive un moment où la vitesse d'acquisition nette d'énergie diminue jusqu'à ce qu'il devienne plus profitable pour le prédateur d'abandonner la parcelle pour en chercher une autre, appelé la valeur marginale T_p^* (Figure 1.1). **Ainsi ce théorème peut se résumer en un compromis entre le gain immédiat d'énergie que le prédateur peut acquérir en restant dans le même patch et le gain attendu s'il exploite un nouveau patch, en y incluant le temps de transit entre les deux patches.**

Parallèlement Krebs et al. (1974) ont développé un modèle sur le temps optimal d'abandon, qui a ensuite été renforcé par Iwasa et al. (1981). Ainsi le prédateur devrait quitter le patch quand l'intervalle de temps entre deux captures dépasse un certain seuil.

Chez les oiseaux, l'un des exemples les plus étudiés à ce titre est celui de la mésange charbonnière (Cowie, 1977). Dans cette dernière étude, les oiseaux ont été privés de

nourriture avant d'être placés dans des environnements variables (variation de la distance entre les parcelles). Comme prévu par le théorème de la valeur marginale, les individus ont passé plus de temps dans chaque parcelle lorsqu'elles sont plus éloignées entre-elles.

Critique du modèle

La plupart du temps les résultats pratiques sont en accord qualitatif avec les prédictions de Charnov mais il existe une différence quantitative, ce qui signifie que ce modèle basé sur une réflexion économétrique n'est valable que sur le principe et nécessite quelques ajustements selon l'étude. La principale critique de ce modèle est le caractère «omniscient» des prédateurs. De plus, s'ajoutent des contraintes sur l'individu qui ne sont pas prises en compte par le modèle comme le risque de prédation (Barnard et Brown, 1985), la compétition pour la ressource ou l'utilisation de la mémoire. Malgré les différences quantitatives, ce modèle a permis de modifier la vision que les écologues avait des animaux passant d'un animal se nourrissant au hasard à un individu opérant un processus décisionnel, ce qui a permis d'améliorer les modèles déjà existants.

1.2. Approvisionnement à partir d'un lieu central

Une des améliorations du modèle charnovien a été la prise en compte de différentes contraintes supplémentaires s'appliquant sur le prédateur. Certaines espèces, notamment chez les oiseaux, les insectes ou les petits mammifères, doivent régulièrement retourner à un lieu central (le plus souvent un nid, un terrier ou un gîte) et se nourrir dans des zones plus éloignées. **Le modèle d'approvisionnement à partir d'un lieu central développé par Orians et Pearson (1979) est une adaptation du modèle d'exploitation charnovien mais qui suppose des coûts supplémentaires.**

Ainsi, le tamia rayé a été un des premiers organismes permettant de vérifier ces prédictions (Giraldeau et Kramer, 1982). Des plateaux de graines ont été placés à différentes distances de son terrier. Le modèle prédit que l'acquisition de ressources sera plus importante à mesure que la parcelle ciblée est éloignée du terrier. Les observations sont en accord qualitatif avec les prédictions du modèle. Cependant les quantités de ressources déplacées sont bien inférieures à celles prédites par le modèle.

2. Cas particulier du milieu océanique et des prédateurs plongeurs à respiration aérienne

2.1. Contraintes et adaptations en plongée

Dans l'océan, les prédateurs pulmonés acquièrent leur nourriture en profondeur et reviennent régulièrement respirer à la surface ce qui ajoute une contrainte supplémentaire à cette stratégie d'approvisionnement. Le prédateur plongeur doit gérer son temps de prospection alimentaire en profondeur mais aussi gérer ses paramètres physiologiques pendant la plongée et en surface. L'eau est un milieu 60 fois plus visqueux que l'air et sa viscosité est d'autant plus importante que la température est basse. De plus la conductivité thermique est environ 20 fois supérieure à celle du milieu aérien (Kooyman, 1989). **De nombreuses adaptations physiologiques et/ou anatomiques sont observables chez ces plongeurs à respiration aérienne :**

- Résistance à la pression et à la profondeur

Lors de la plongée, le prédateur subit une pression qui augmente d'une atmosphère pour chaque palier de 10 m (Castellini, 2012). L'animal plongeur a donc acquis une certaine tolérance de l'impact direct de la pression sur les tissus solides, notamment avec la résistance au syndrome nerveux des hautes pressions (SNHP) et des adaptations biochimiques aux niveaux cellulaires et enzymatiques. Chez les plongeurs pulmonés, le système respiratoire est compressé lors de la descente à des profondeurs importantes. Par exemple, chez les cétacés, la cage thoracique n'est pas connectée au sternum et ainsi, lors de la descente, il n'y a pas de vide entre la cage thoracique et les poumons qui pourrait entraîner des problèmes d'accumulation de sang (Sébert, 2010). Les mammifères marins possèdent également une autre adaptation comportementale, en étant capable de plonger avec les poumons vides contrairement aux manchots qui conservent environ 50 % de leur volume respiratoire dans les poumons (Ponganis et Kooyman, 2000). De plus, chez les manchots, la cage thoracique est incompressible et les poumons ne sont pas collapsés. Contrairement aux oiseaux volants, les manchots possèdent des os pleins, ce qui leur confère une plus grande résistance de leur système osseux à la pression lors de leurs plongées ainsi qu'une aide contre la résistance à la plongée à cause de leur faible flottabilité.

- Résistance à la flottabilité

Lors de la plongée, les corps immergés subissent la poussée d'Archimède qui exerce une force dirigée vers la surface. Chez les prédateurs plongeurs, la compression des poumons durant la plongée entraîne une réduction du volume de gaz chez l'animal et participe à la diminution de la flottabilité. À faible profondeur, l'individu doit aller à l'encontre de cette flottabilité positive qui le repousse vers la surface. À partir d'une certaine profondeur, la flottabilité s'inverse et devient négative et l'animal coule (Halsey et Butler, 2006). Ainsi, les manchots battent des ailes afin de contrer cette flottabilité positive lors de la descente et remontent de façon passive grâce au volume d'air présent dans leurs poumons. Les manchots peuvent également modifier leur volume d'air inspiré pour contrôler leur flottabilité (Sato et al. 2002).

- Stockage du dioxygène et dérivés métaboliques

Les prédateurs plongeurs ont des capacités de plongée impressionnantes. Les mammifères marins comme les éléphants de mer atteignent régulièrement 800 m, et peuvent dépasser 2000 m, tandis que chez les oiseaux plongeurs, le manchot empereur peut régulièrement atteindre 500 m et le manchot royal 300 m (Ponganis et Kooyman, 2000). Par comparaison, pour l'homme, le record du monde de plongée unique à poids constant sans palme est quant à lui de 102 m. La capacité de plongée des prédateurs plongeurs pulmonés s'explique en partie par une capacité à mieux retenir l'oxygène grâce à une plus forte concentration de myoglobine et un volume sanguin plus grand. De plus, chez eux, l'hémoglobine présente une affinité relativement faible avec l'oxygène, ce qui permet une libération rapide du dioxygène dans les tissus musculaires. Le coût d'une plongée prolongée est la formation de dérivée métabolique. Lorsque la plongée dépasse un certain temps, l'animal plongeur passe d'un métabolisme aérobie à un métabolisme anaérobie, beaucoup plus coûteux, qui crée du lactate comme déchet (Ydenberg et Clark, 1989).

La gestion du temps de plongée est donc un élément essentiel pour ces plongeurs pulmonés. Houston et McNamara (1985) ont suggéré que le théorème d'approvisionnement optimal pour les prédateurs à place centrale puisse s'appliquer à l'échelle de la plongée, la surface étant le lieu où le plongeur doit retourner

régulièrement. Le prédateur est alors soumis à un coût constant par unité de temps lorsqu'il est en plongée jusqu'à atteindre la profondeur à laquelle la ressource est disponible. **Plus la profondeur à atteindre sera importante, plus la ressource devra être profitable pour le prédateur plongeur.**

2.2. Modèles de plongées optimales basés sur les réserves de dioxygène.

À partir du modèle d'exploitation parcellaire de **Charnov (1976)**, **Kramer (1988)** a développé un modèle de plongée optimale lors d'une activité d'exploitation de la ressource en « parcelle » (patch). Ce modèle vise à optimiser la quantité de dioxygène utilisé pour l'approvisionnement, maximisant ainsi le temps de plongée dédié à l'alimentation.

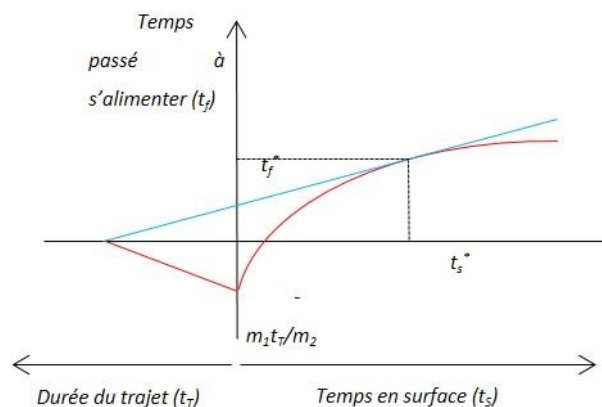


Figure 1.2 : Représentation graphique du modèle de Houston et Carbone (1992). La ligne rouge pendant la durée du trajet représente la quantité de dioxygène utilisé pendant la durée t_T . Le temps d'alimentation en profondeur diminue avec le temps $m_1 t_T / m_2$, avec m_1 le taux de consommation d'oxygène pendant la période de trajet et m_2 le taux de consommation d'oxygène pendant la période d'alimentation. La tangente représente le temps optimal passé en surface, t_s^* , qui maximise la proportion de temps passé à s'alimenter, t_f^* , pour une durée de trajet, t_T .

Houston et Carbone (1992) ont développé le modèle de Kramer en explicitant le temps passé à l'alimentation en fonction de la durée du trajet et du temps passé en surface. Le temps passé à l'alimentation diminue avec le temps passé en surface (tout comme pour

la dynamique des réserves de dioxygène) jusqu'à atteindre un plateau. La tangente renseigne alors sur le temps optimal à passer à la surface pour une durée de trajet donnée jusqu'au lieu d'alimentation (Figure 1.2). **La principale critique de ce modèle est qu'il suppose que les plongeurs pulmonés ne retourneraient à la surface que lorsque leurs réserves de dioxygène sont sur le point d'être épuisées.**

2.2.1. Modèles dérivés du modèle de Kramer (1988) et de Houston et Carbone (1992)

Le cadre théorique général a été posé par les modèles de Kramer et de Houston et Carbone à partir des réserves en dioxygène. Walton, Ruxton, and Monaghan (1998) ont affiné ce modèle pour la respiration particulière des oiseaux. Contrairement aux mammifères marins, les oiseaux possèdent plusieurs sacs aériens qui se remplissent successivement. Walton et al. (1998) ont défini une courbe de charge en oxygène bi-phasique pour les oiseaux, où la première phase représente l'air absorbé dans les sacs aériens, où la plupart des oiseaux plongeurs stockent 50 % de leur oxygène (Keijer et Butler, 1982 ; Croll et al., 1992), et la seconde représente les réserves d'oxygène disponibles dans l'hémoglobine et la myoglobine. **Ce modèle prédit donc une relation plus complexe entre la durée de plongée et la durée passée à la surface pour les oiseaux plongeurs** par rapport aux modèles de Kramer (1988) et de Houston et Carbone (1992).

Tout comme pour le modèle d'approvisionnement optimal, des améliorations des modèles de plongées ont pris en compte des contraintes supplémentaires comme le risque de prédation à la surface (Heithaus et Frid, 2003).

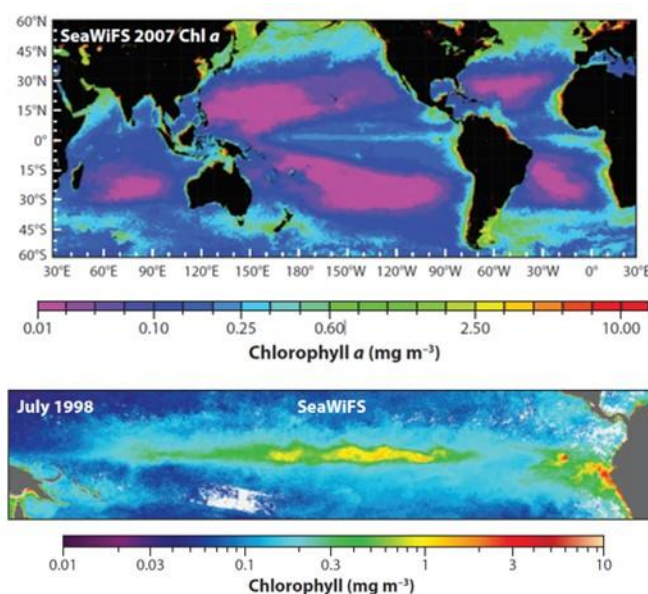
Dans le cas de prédateurs plongeurs, les modèles de plongées optimales peuvent être combinés avec les modèles d'approvisionnement optimal. Ainsi, Halsey et al. (2003) ont suggéré que la densité de ressources alimentaires aurait également un impact sur le comportement de plongée des oiseaux, en plus des échanges de gaz respiratoires. Les travaux de Mori (1998) et de Mori et al. (2002) ont établi un lien entre le comportement de plongée et la variation de la densité et de la qualité des proies.

Le comportement de plongée des prédateurs serait donc un compromis entre le stock d’oxygène et la distribution des proies. Plus récemment, l’état corporel des individus a été mis en évidence comme une contrainte supplémentaire sur le temps de plongée : plus un individu aura de réserves lipidiques, plus la résistance à la plongée sera importante (Enstipp, communication personnelle).

3. Distribution des ressources marines, une connaissance encore lacunaire

L’océan recouvre plus de 70 % de la surface terrestre et représente 97 % de l’eau libre mais seule une infime partie a pour l’instant été explorée. Alors que les ressources sont directement accessibles en milieu terrestre, l’accès en milieu marin reste difficile. L’océan abrite de nombreuses espèces encore mal connues voire méconnues. Les écosystèmes marins, dans lesquels les différents échelons sont reliés par des relations d’interdépendances, sont complexes. À la base de ces réseaux trophiques, le phytoplancton a largement été étudié grâce au développement d’outils satellitaires depuis les années 1990 (McClain, 2009). La couleur de l’eau nous renseigne sur la distribution, la variabilité et les blooms en surface à plus ou moins grande échelle spatiale (Figure 1.3).

Figure 1.3 : Distribution de la concentration en phytoplancton grâce aux instruments



satellitaire SeaWiFS (*Sea-viewing Wide Field-of-View Sensor*) à large échelle (haut) et à méso-échelle (bas) (image extraite de McClain (2009)).

Au sommet de ces réseaux, se situent les prédateurs supérieurs. Grâce au développement exponentiel du « biologging », des outils de suivi précis permettent

dorénavant de connaître les déplacements spatiaux mais également en profondeur de ces organismes sur de larges échelles spatio-temporelles. Depuis les dernières décennies, l'augmentation du nombre d'animaux équipés permet de couvrir une large échelle spatiale (Figure 1.4) (Block et al., 2011).

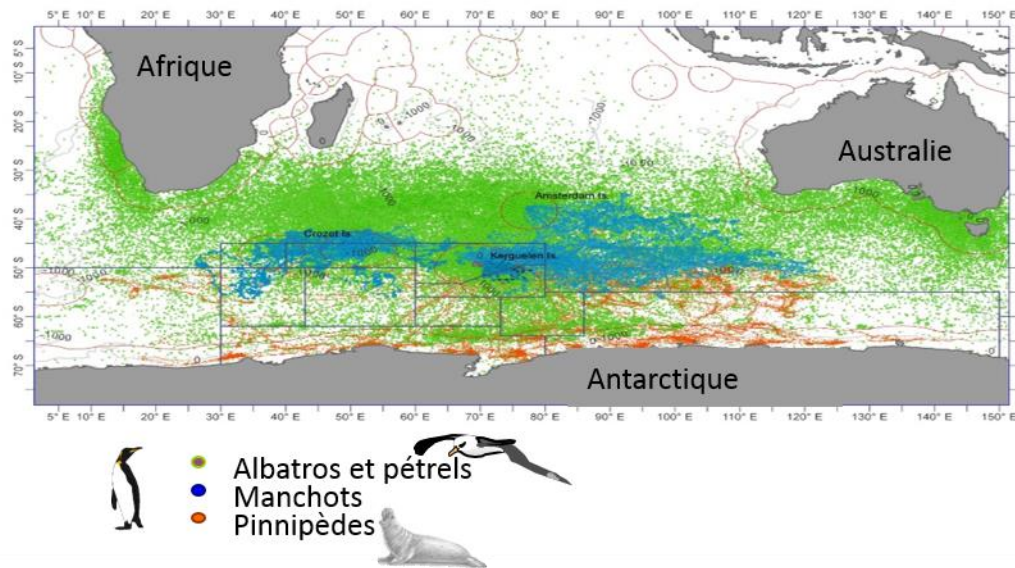


Figure 1.4 : Suivi des mouvements de trois grands groupes de prédateurs supérieurs évoluant dans l'océan Austral, basé sur les données télémétriques récoltées par le Centre d'Étude Biologiques de Chizé depuis les années 1990.

Le niveau trophique intermédiaire est un groupe fonctionnel se nourrissant à la base de la chaîne alimentaire (phytoplancton) et servant de ressource principale à de nombreux prédateurs supérieurs. Il regroupe à la fois le micronecton et le zooplancton. Bien que le zooplancton soit dorénavant bien étudié, le micronecton reste un groupe encore mal connu. Il regroupe des organismes ayant la capacité de se déplacer dans la colonne d'eau et mesurant entre 2 et 20 cm (Brodeur et al., 2005 ; Kloser et al., 2009). Il contient à la fois des poissons, des céphalopodes et des crustacés. Leur biomasse est considérable mais reste encore incertaine avec une large sous-estimation (Kloser et al., 2009 ; Kaartvedt et al., 2012). La distribution de ces ressources est structurée verticalement et horizontalement par les processus physico-chimiques qui s'appliquent à la fois spatialement et temporellement.



Figure 1.5 : Diversité d'organismes micronectoniques (adapté de Brodeur *et al.* (2005))

4. Le programme MyctO-3D-Map

4.1. Importance écologique des myctophidés

Les myctophidés, aussi appelés poissons-lanternes, sont des petits poissons bioluminescents (2-30 cm). Ils constituent l'un des groupes les plus nombreux avec les gonostomatidés. Ce groupe couvre une large partie des océans, de l'Arctique à l'Antarctique et de la surface à 2000 m de profondeur. Certaines espèces vivent en patch et la plupart effectuent une migration nyctémérale s'approchant de la surface une fois la nuit tombée et restant en profondeur pendant la journée. Riches en protéines, lipides et minéraux, ces poissons sont déjà exploités localement pour être transformés en farine animale ou en engrais. Peu d'espèces sont utilisées pour l'alimentation humaine. Leur forte teneur en huile rend difficile leur transformation ce qui limite pour l'instant leur exploitation à large échelle malgré leur biomasse considérable.

Les poissons lanternes possèdent un rôle 'pivot' dans les écosystèmes océaniques (Catul *et al.*, 2011). Ce sont des consommateurs de niveau tertiaire voire quaternaire qui se nourrissent de zooplancton mais qui sont consommés par des poissons prédateurs, des céphalopodes, des oiseaux et des mammifères marins. Ils permettent donc un transfert de l'énergie du zooplancton vers les hauts niveaux trophiques (Cherel *et al.*, 2010). De plus, en raison de leur importante migration verticale, ces poissons ont également un rôle de 'pompe biologique' transférant le carbone entre la surface et la profondeur.

Malgré leur biomasse considérable et leur importance biologique pour l'écosystème, peu d'informations sont disponibles sur leur distribution ou leur écologie (Collins *et al.*, 2008). Parmi tous les océans, l'océan Austral est celui où les myctophidés dominent le plus l'ichtyofaune mésopélagique et également, celui qui abrite leurs prédateurs les plus conséquents. Dans cette région, 35 espèces mésopélagiques sont présentes avec une prédominance de quatre espèces : *Krefftichthys anderssoni*, *Electrona antarctica*, *Electrona carlsbergi* et *Gymnoscopelus braueri* (Gon et Heemstra, 1990). Les myctophidés ont été exploités pendant les années 80 jusqu'en 1993, mais dans de faibles proportions (Valinassab *et al.*, 2007). Ils représentent dorénavant une biomasse importante de 70 à 340 millions de tonnes en Océan Austral (Lubimova *et al.*, 1987 ; Sabourenkov, 1991b).

4.2. Utilisation des prédateurs plongeurs en tant que bio-indicateurs

En océan Austral, les prédateurs des myctophidés, oiseaux ou mammifères marins, représentent la plus importante communauté de consommateurs de myctophidés au monde (Sabourenkov, 1991a). Dans cette région, les manchots royaux, *Aptenodytes patagonicus*, les otaries, *Arctocephalus* spp., et les éléphants de mer, *Mirounga leonina*, sont les consommateurs principaux des myctophidés. Les manchots royaux se nourrissent essentiellement sur des patchs de *K. anderssoni*, *E. carlsbergi* et *Protomyctophum* spp. (Cherel *et al.*, 2002).

Ces dernières décennies ont vu se développer l'utilisation de prédateurs en tant que plateformes mobiles de collecte de données physiques et biologiques grâce au développement du « biologging ». La miniaturisation de l'instrumentation embarquée sur les prédateurs a permis de récolter, en plus des informations sur l'écologie de l'espèce, des informations océanographiques sur les milieux qu'ils traversent (Ropert-Coudert et Wilson, 2005). Les premiers animaux équipés utilisant ce concept ont été les manchots royaux dans l'océan Austral et les éléphants de mer du nord dans l'océan Pacifique (Koudil *et al.*, 2000 ; Boehlert *et al.*, 2001 ; Charrassin *et al.*, 2002b). Ils ont permis d'obtenir des informations détaillées en profondeur sur les structures océanographiques. Les prédateurs plongeurs sont particulièrement bien suivis depuis de nombreuses années (Figure 1.4). Jusqu'à récemment il n'existait que des indicateurs indirects d'ingestion de

proies mais des validations de certains indicateurs (ex. : ‘wiggles’, ondulations au cours des plongées) ont permis de contourner ce problème méthodologique (Biuw *et al.*, 2007 ; Bost *et al.*, 2008 ; Hanuise *et al.*, 2010). Dorénavant, des données comportementales (localisation, comportement de plongée), physiologiques (rythme cardiaque, température interne), environnementales (température extérieure, salinité, oxygène) et biotiques (fluorescence, tentative de capture de proies) peuvent être collectées. L’ajout de nouvelles technologies comme la vidéo ou l’échosondeur « embarqués » a permis la caractérisation plus précise du milieu dans lequel évoluent ces animaux (Charrassin *et al.*, 2002b ; Watanabe et Takahashi, 2013 ; Goulet *et al.*, 2019).

Compte tenu de la difficulté d’échantillonnage en mer sur de larges échelles spatio-temporelles tant pour la distribution d’espèces que pour l’étude des paramètres océanographiques, l’utilisation des prédateurs plongeurs en tant que bio-indicateur de la distribution de la ressource pourrait être un outil supplémentaire et complémentaire des méthodes plus traditionnelles dans l’étude du niveau trophique intermédiaire qui reste encore mal connu (Wilson *et al.*, 1994 ; Bost *et al.*, 2008).

5. Objectifs de la thèse

5.1. Place de la thèse dans le programme MyctO-3D-Map

Le programme MyctO-3D-Map dans lequel s’est inscrite ma thèse est un programme pluridisciplinaire. Ce programme s’est articulé autour de trois grands axes initiaux :

- 1) Descriptif par la détermination des distributions horizontales et verticales des myctophidés à différentes échelles spatio-temporelles,
- 2) Explicatif par la définition des habitats dans lesquels les myctophidés sont ou non présents,
- 3) Prédicatif par la modélisation des conséquences de la variabilité environnementale sur la répartition et les habitats des poissons.

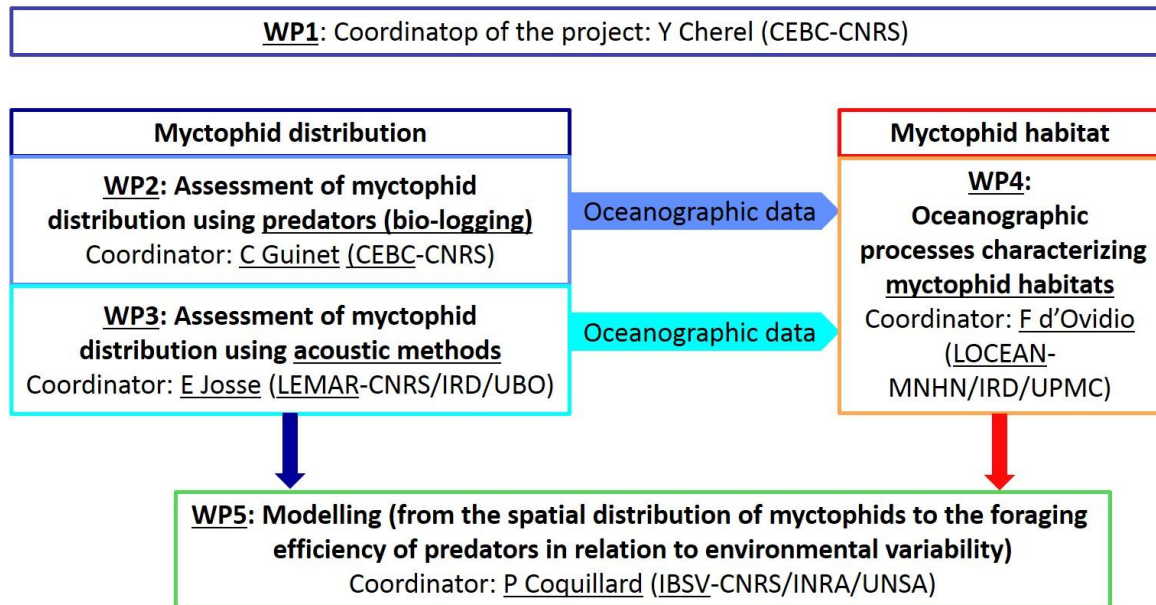


Figure 1.6 : Organisation générale des *Work Packages* (WP) du programme MyctO-3D-Map

Ce programme a été divisé en quatre “*Work Packages*” (WP) complémentaires (Figure 1.6):

- 1) Le « bio-logging » (WP2), en utilisant deux prédateurs plongeurs des myctophidés, le manchot royal et l’éléphant de mer, bio-échantillonneurs de la distribution de ces proies en profondeur et des paramètres océanographiques,
- 2) La campagne océanographique de suivi des myctophidés en mer à bord du *Marion Dufresne II* (WP3), en réalisant un suivi acoustique à l’est de Kerguelen dans les zones d’alimentation des prédateurs préalablement équipés complétés par des chaluts pélagiques afin de quantifier les espèces, et la biomasse des poissons mésopélagiques,
- 3) Les habitats des myctophidés (WP4), en récoltant les paramètres océanographiques fournis par les prédateurs, les XCTD, qui offrent des relevés ponctuels de la conductivité et de la température en fonction de la profondeur (campagne océanographique) ainsi que les relevés satellitaires,
- 4) La modélisation (WP5), en créant à partir des données récoltées dans les précédents WP des modèles de distribution en 3D des myctophidés.

Ma thèse s'est inscrite dans la partie descriptive de ce projet avec la détermination de la distribution horizontale et verticale des poissons mésopélagiques à l'aide de l'acoustique active et du suivi des prédateurs, à la jonction entre le WP2 et le WP3.

5.2. Objectifs et structure de la thèse

Mon travail a visé à étudier les stratégies de recherche alimentaire mises en place par les prédateurs plongeurs à différentes échelles spatio-temporelles. La distribution du micronecton a été étudiée en parallèle du comportement de prospection alimentaire des manchots. Autour de cette problématique, plusieurs questions fondamentales en écologie comportementale ont pu être soulevées.

À fine échelle, selon les modèles théoriques, les manchots devraient maximiser leur temps passé à une profondeur profitable (Houston et Carbone, 1992 ; Thompson et Fedak, 2001 ; Mori *et al.*, 2002). À l'échelle de la plongée, nous avons pu étudier les stratégies de recherche alimentaire chez les manchots en relation avec l'effort de prospection alimentaire lors des plongées précédentes (Chapitre 3).

La première question abordée a été : les manchots ajustent-ils leur comportement de plongée et anticipent-ils leur effort en fonction de l'expérience de plongée récente de plongée ? Cette question n'a été jusqu'à présent que peu abordées dans l'étude des stratégies de recherches alimentaires en plongée (Sato *et al.*, 2002 ; Wilson, 2003 ; Hanuise *et al.*, 2013). À l'échelle de la plongée, nous avons prédit que les manchots devraient modifier leurs comportements de plongée en fonction du succès de chasse lors de la plongée précédente.

Les manchots sont capables de réaliser des plongées répétées et très rapprochées, appelé 'bout', qui sont souvent associés à des périodes de haute intensité de prospection alimentaire (Harcourt *et al.*, 2002 ; Ropert-Coudert *et al.*, 2004 ; Weimerskirch *et al.*, 2012).

À l'échelle des séquences de plongées, **la deuxième question abordée a été : les manchots intensifient-ils leur effort de plongée selon la distribution spatiale de leurs proies ?** Théoriquement, à l'échelle de la plongée, les individus augmenteraient leur

probabilité de rencontrer de nouvelles proies et de les capturer s'ils plongent à la même profondeur que précédemment. Pendant ces plongées, les manchots devraient réduire leur temps en transit et en surface pour maximiser leur succès de chasse. Cette stratégie permettrait de réduire le coût de prospection jusqu'à ce que le patch se disperse, que les oiseaux arrivent à satiété ou que les contraintes physiologiques deviennent trop importantes.

À moyenne échelle, le comportement de plongée des manchots a été comparé avec la distribution spatiale de leurs proies à l'aide des données de biologging et des données acoustiques (*Chapitre 4*). L'organisation des séquences de plongées des manchots a été confrontée à celle des patches afin de déterminer si la structure des bouts coïncidait avec la distribution spatiale des patches. Théoriquement, l'organisation des séquences devrait refléter l'organisation des patches en profondeur. Cependant, les contraintes intrinsèques liées à la physiologie de chaque individu pourraient être une contrainte importante, surtout sur des périodes aussi longues de prospection continue.

À large échelle, l'utilisation combinée de différentes méthodes complémentaires a permis de comparer le comportement de plongée des manchots avec la distribution de leurs proies à la fois en surface et en profondeur (*Chapitre 5*). Dans ce chapitre, différentes zones océanographiques ont été discernées à l'est de l'archipel de Kerguelen : une au sud du Front Polaire et une zone plus éloignée qui correspond à un secteur où une langue d'eau froide remonte vers la surface (*Charrassin et al., 2004*). Théoriquement, pendant leur prospection en mer, les manchots devraient équilibrer les dépenses en énergie lors de la recherche et de la capture des proies et les gains d'énergie liés à l'assimilation de la ressource. L'étude de la distribution de la ressource a donc été centrée autour de deux aspects : l'abondance de la ressource et son accessibilité.

Compte tenu du manque d'informations et de données relatives aux organismes de niveau trophique intermédiaire, **la troisième question centrale autour de l'étude du comportement alimentaire de tels prédateurs a été la suivante : les manchots peuvent-ils être utilisés en tant que bio-indicateurs de la ressource mésopélagique au large de l'archipel de Kerguelen ?**

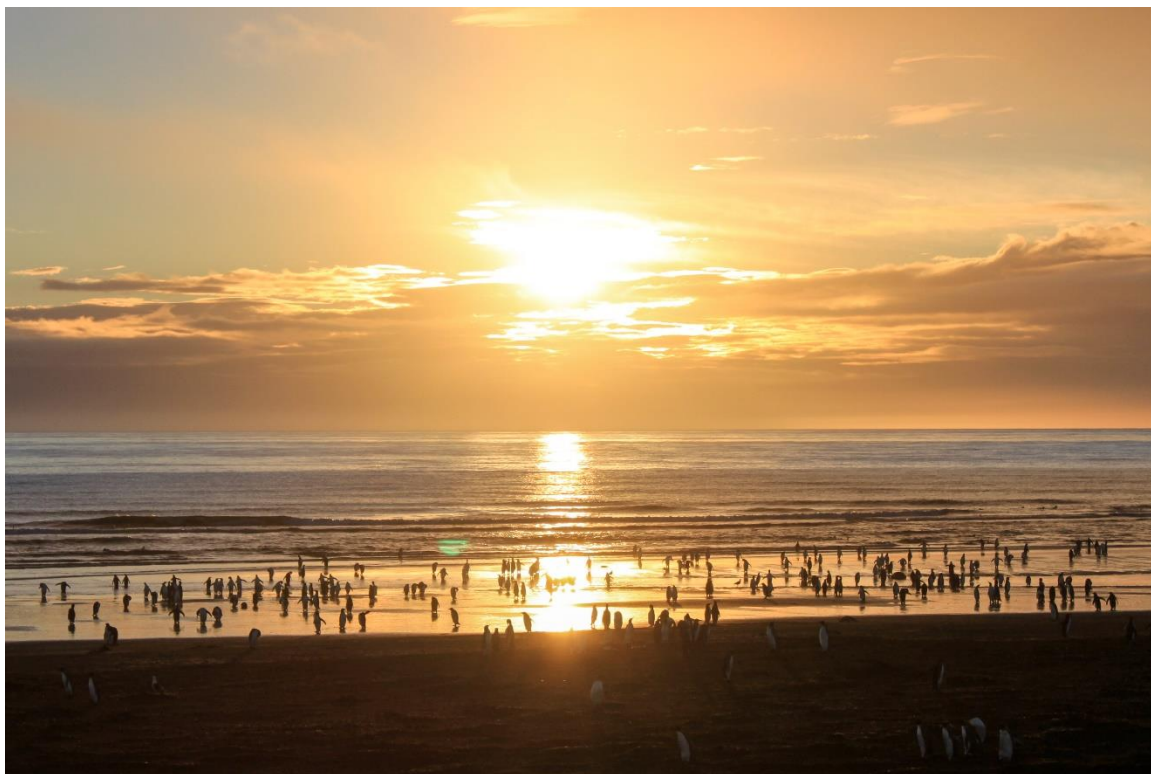
La notion de bio-indication permet de mesurer indirectement un paramètre ou un élément difficilement accessible directement. Un bioindicateur va donc rendre compte fidèlement des variations du paramètre en question. Dans le cas de l'évaluation de l'abondance de la ressource mésopélagique, un bon bio-indicateur peut être un organisme se nourrissant soit de façon très généraliste en échantillonnant toutes les proies disponibles, soit un organisme très spécialisé qui se nourrit spécifiquement d'une espèce ou d'un groupe en particulier. Le prédateur devrait moduler son comportement alimentaire en fonction de l'abondance des proies en trois dimensions. Le manchot royal devrait cibler préférentiellement une espèce de myctophidés en particulier, *K. anderssoni*. Pour être un bon bio-indicateur, le manchot royal devrait, théoriquement :

- (i) à fine échelle, ajuster son comportement de prospection alimentaire en fonction de la qualité des patchs rencontrés,
- (ii) à l'échelle de la séquence de plongées, rendre compte de la densité de patchs présent,
- (iii) à l'échelle de l'ensemble de la zone prospectée, cibler la zone et la profondeur avec la plus forte abondance en patchs de poissons.

Dans le dernier chapitre (*Chapitre 6*), les résultats obtenus à différentes échelles vont être interprétés et intégrés à cette réflexion.

Pour l'ensemble de ce travail, des méthodes distinctes et complémentaires ont été utilisées : l'acoustique active, le chalutage et le bio-logging (*Chapitre 2*). L'acoustique active a permis de localiser à plus ou moins large échelle les organismes micronectoniques tandis que le chalutage pélagique a permis d'identifier et de mesurer précisément ces organismes. Parallèlement, des manchots ont été équipés de dataloggers et de balises permettant de suivre leurs déplacements dans la colonne d'eau et dans un axe horizontal. Les méthodes statistiques propres à chaque partie sont décrites dans les chapitres associés (*Chapitre 3 à 5*) et plus en détail en Annexe.

Chapitre 2 - Matériel et méthodes



1. Site d'étude	21
2. Modèles d'étude	26
3. Méthodes de suivi.....	33

1. Site d'étude

1.1. L'océan Austral

Plus vaste océan du globe, l'océan Austral est parcouru par un fort courant circulant d'Ouest en Est, sans barrière continentale majeure, le Courant Circumpolaire Antarctique (ACC). Sa limite Nord en est le Front Subtropical (qui n'en fait pas partie) et qui se situe à environ 40-43°S.

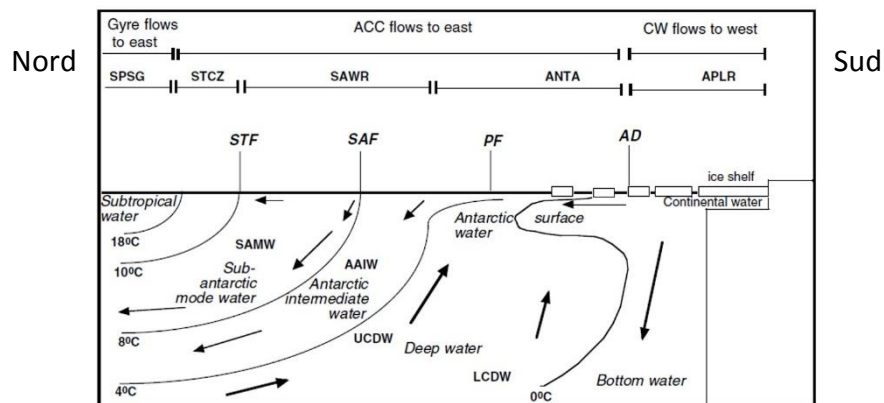


Figure 2.1 : Coupe schématique Nord-Sud des masses d'eau de l'océan Austral, de leurs mouvements et des fronts les séparant. SPSG, Gyre du sud de l'océan Pacifique central ; STCZ, Zone de Convergence Subtropicale ; SAWR, Anneau des eaux subantarctiques ; ANTA, Zone Antarctique ; APLR, Zone Antarctique Polaire ; STF, Front Subtropical ; SAF, Front Subantarctique ; PF, Front Polaire ; AD, Divergence Antarctique (Longhurst, 2007).

De nombreuses discontinuités hydrologiques existent à l'intérieur de cet océan de par les forts gradients thermiques qui le composent. Au nord, les eaux subantarctiques de surface rencontrent les eaux subtropicales formant les fronts subantarctique (SAF) et subtropical (STF), ce qui marque la limite nord de l'océan Austral. Un peu plus au sud, les eaux subantarctiques rencontrent les eaux antarctiques de surface. Ces dernières plongent lorsqu'elles entrent en contact avec ces eaux plus chaudes, en zone hydrologique appelée le Front Polaire (PF). La naissance des eaux antarctiques de surface résulte de la remontée en surface des eaux profondes circumpolaires au niveau de la divergence antarctique

(autour de 65°S) (Figure 2.1). De par l'action du Courant Circumpolaire Antarctique, ces eaux sont entraînées vers le nord (Longhurst, 2007).

Dans cet environnement hydrologique complexe, l'océan Austral présente deux écosystèmes pélagiques dominés principalement par une espèce ou une famille d'organismes océaniques. Le premier, le plus connu, est un réseau trophique dominé par le krill antarctique, *Euphausia superba*, crustacé de la famille des euphausiacés, qui présente une distribution concentrée dans les masses d'eau antarctiques (Croxall et al., 1999). Le second, concentré autour du Front Polaire, est un réseau trophique dominé par les myctophidés (Figure 2.2) (Kozlov, 1995).

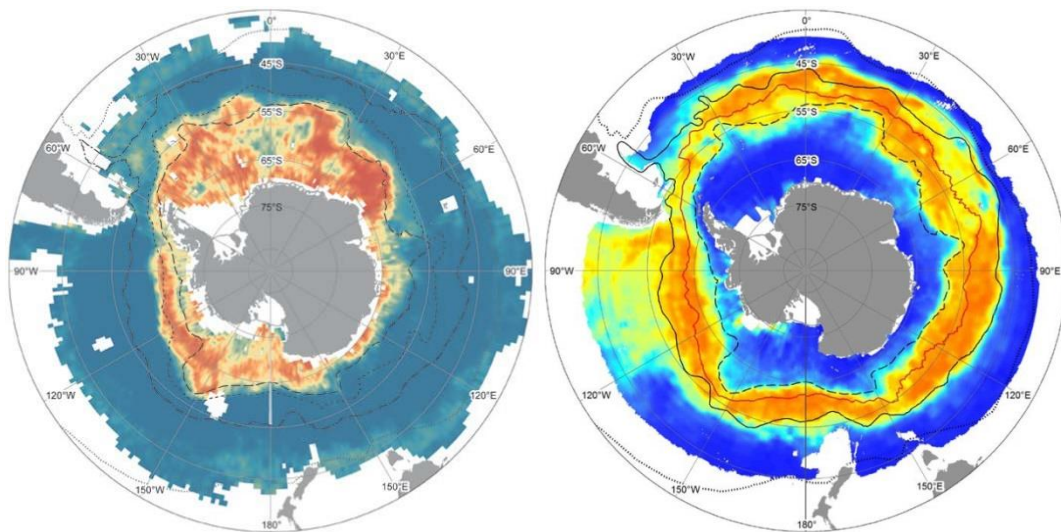


Figure 2.2 : Modélisation de la distribution du krill antarctique, *Euphausia superba* (gauche) et d'un poisson mésopélagique, le myctophidé *Krefftichthys anderssoni* (Broyer et Koubbi, 2014).

1.2. L'archipel de Kerguelen

Le secteur Indien sud de l'océan Austral abrite des territoires français regroupés sous le nom de Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Elles regroupent le site de Dumont d'Urville en bordure du continent antarctique, et dans les eaux subantarctiques, l'archipel de Crozet et celui de Kerguelen.

L'archipel de Kerguelen se situe dans le secteur indien de l'océan Austral à une distance de 3400 km de l'île de la Réunion. De la taille de la Corse, cet archipel s'étale sur environ

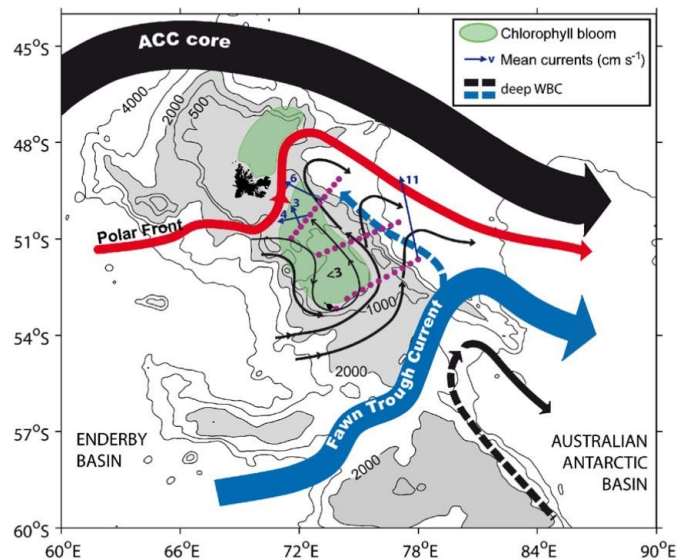


Figure 2.4 : Schéma issu de Park et al. (2008) représentant la circulation hydrologique autour du plateau de Kerguelen. La carte illustre les liens entre les zones de « bloom » annuel de chlorophylle-a et les forts courants qui les entourent. Les isobathes 500 à 4000 m sont représentées par les fines lignes noires. Le plateau de Kerguelen est représenté par la zone grisée. Les courants principaux (Circumpolaire Antarctique, Front Polaire et Fawn Trough) sont représentés par les larges flèches noires, rouges et bleues, respectivement. Les courants de sub-surface sont représentés par les larges tirets bleus et noirs. La langue d'eau froide à l'est de Kerguelen est représentée par les tirets bleus en pointillés.

1.3. Le programme MyctO-3D-Map

Jusqu'à une période très récente, très peu d'informations étaient disponibles sur la distribution spatiale et le comportement en bancs des poissons mésopélagiques de l'austral (myctophidés). La richesse des eaux mésopélagiques au large de Kerguelen, les activités pluriannuelles des programmes de recherche sur les prédateurs marins (manchots, otaries, éléphants de mer) et le soutien de l'IPEV et de l'ANR ont permis en 2014 la réalisation d'une campagne océanographique pluridisciplinaire unique, où les efforts de nombreuses équipes ont été conjugués au sein du Centre Biologiques de Chizé (CEBC), du Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin à Brest (LEMAR), du Laboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentation et Approches Numériques à Paris (LOCEAN) et aux Interactions Biotiques et Santé Végétale de Sophia-Antipolis (IBSV).

Les résultats suivants sont issus de l'article présenté en Annexe 2 : Tessier et *al.*, in revision. Foraging decision of marine predators : availability or density of prey? Journal of Marine Science.

Pendant la campagne MYCTO, des chaluts mésopélagiques ont été effectués de nuit sur sept stations à l'est de l'archipel de Kerguelen jusqu'à 260 m de profondeur. Tous les poissons échantillonnés ont été identifiés et mesurés à bord du *Marion Dufresne II*. Une grande proportion de poissons a alors été prélevée (1380 poissons vs 2 céphalopodes), comprenant 20 espèces différentes. Ces poissons appartenaient majoritairement à la famille des myctophidés (80,4 % en nombre) avec 4 espèces dominantes : *Electrona antarctica*, *K. anderssoni*, *Gymnoscopelus braueri* et *Muraenolepis marmoratus* (Figure 2.5). Les manchots se nourrissant essentiellement de *K. anderssoni*, l'étude s'est centrée sur ces derniers. Les individus de *K. anderssoni* mesuraient en moyenne $43,0 \pm 0,4$ mm en longueur standard (SL) (intervalle: 31,7-60,2 mm, n=329 Figure 2.6).

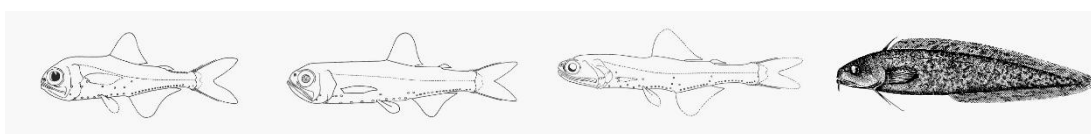


Figure 2.5 : Dessin d'*Electrona antarctica*, *Krefftichthys anderssoni*, *Gymnoscopelus braueri* et *Muraenolepis marmoratus* (www.fishbase.se).

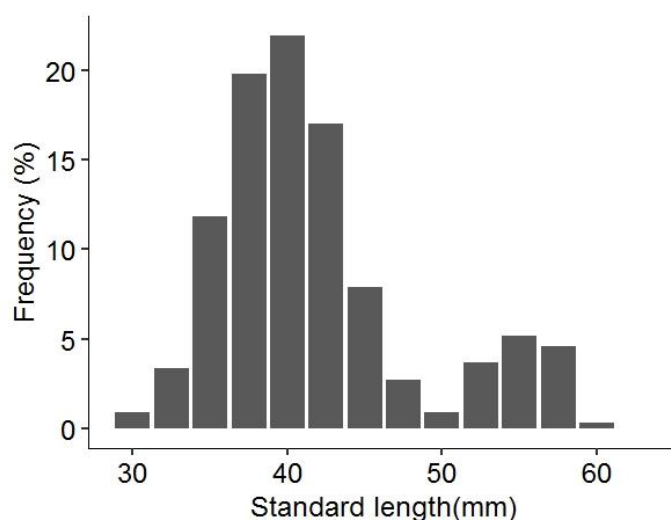


Figure 2.6 : Taille (SL) de *K. anderssoni* collecté par chalutage pélagique pour une profondeur inférieure à 260 m (n=329).

2. Modèles d'étude

Les manchots sont présents dans tout l'Hémisphère Sud, des Galápagos au continent antarctique. Ces oiseaux non volants sont regroupés en six genres actuelles et sept espèces sont présentes dans l'océan Austral ou en Antarctique: le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*), le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), le gorfou sauteur de l'est (*Eudyptes chrysocome filholi*), le gorfou doré ou macaroni (*Eudyptes chrysolophus*), le manchot papou (*Pygoscelis papua*), le manchot à jugulaire (*Pygoscelis antarctica*) et le manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*).

Les manchots constituent un groupe de consommateurs importants dans l'océan Austral, où ils nichent en colonies de parfois plusieurs centaines de milliers de couples. Dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises, ils représentent 90 % de la biomasse en oiseaux marins et consomment plus de 3 millions de tonnes de proies par an, incluant du krill, des poissons et des céphalopodes (Guinet *et al.*, 1996 ; Delord *et al.*, 2014). Ces animaux se nourrissent exclusivement en mer et ne reviennent à terre que lors de leur mue ou de leur reproduction.

2.1. Manchot royal

2.1.1. Distribution et cycle de reproduction



Le manchot royal (*A. patagonicus* du genre *Aptenodytes* qui signifie en grec « plongeur sans ailes ») est un oiseau plongeur au corps fuselé qui présente de vives taches auriculaires (Figure 2.7). Après le manchot empereur, il s'agit de la seconde plus grande espèce de manchots existante mesurant entre 85 et 95 cm et pesant en moyenne entre 12 et 14 kg, la masse corporelle pouvant varier fortement en fonction des saisons et des stades du cycle annuel.

Figure 2.7 : Photo d'un manchot royal

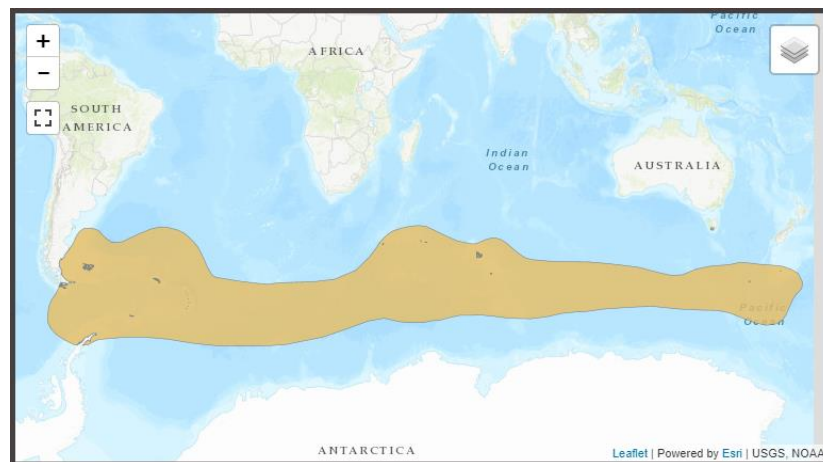


Figure 2.8 : Carte de dispersion des manchots royaux (d'après www.iucnredlist.org).

Cette espèce possède une distribution circumpolaire et est présente dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises sur les Archipels de Kerguelen et de Crozet (Figure 2.8). Contrairement à la majorité des manchots (IUCN 2018), cette espèce est classée par l'IUCN dans la catégorie "least concern". Il vit en moyenne jusqu'à 20 ans avec un âge de première reproduction vers 3-4 ans. Son cycle de reproduction est unique, s'étendant sur plus d'une année, entre 14 et 15 mois.

Après une période de mue de 22 jours à terre (octobre/novembre), les individus retournent en mer pour reconstituer leur stock d'énergie avant la période de reproduction. Les premiers adultes arrivent à terre pour la reproduction début novembre (Figure 2.9a). Sur la période novembre/décembre, la femelle pond un œuf qu'elle conserve sur ses pattes pour l'incubation et qui est partagé par les deux partenaires sur une durée de 55 jours (Figure 2.9b). Après la ponte, le mâle est le premier à s'occuper de l'incubation pendant que la femelle part en mer pour se nourrir pendant environ 21 jours. Ensuite les deux partenaires alternent entre des trajets en mer pour se nourrir et des périodes de jeûne à terre. Ces trajets peuvent durer de 6 à 18 jours. L'œuf éclot entre mi-janvier et mi-février. De même que lors de la période d'incubation, pendant le début l'élevage du poussin, le couple alterne les périodes de jeûne à terre et de nourrissage en mer (Figure 2.9c & d). Le poussin est nourri par régurgitation des aliments par les parents (Figure 2.9c).

Un mois après l'éclosion, le poussin est thermiquement autonome et des crèches se forment (Figure 2.9e). À ce moment, les deux parents peuvent partir en mer en même temps. À partir de mi-avril (fin de l'été austral), les poussins ont accumulé d'importantes réserves de graisses et vont débiter une longue période de jeûne hivernal, unique chez les oiseaux (jusqu'à 5 mois). Entre mai et septembre (hiver austral), les adultes quittent la colonie pour aller se nourrir plus au sud, parfois près de la zone de banquise. À compter de mi-septembre, les parents reviennent régulièrement à la colonie et reprennent l'alimentation du poussin s'il a survécu. Les poussins terminent leur croissance et partent de la colonie vers mi-novembre, après avoir mué. Les adultes entament ensuite une nouvelle période de mue avant de se reproduire. Compte tenu de la durée très longue de la reproduction, le cycle est dit asynchrone avec des reproducteurs précoces et d'autres tardifs. En effet, les reproducteurs ayant réussi leur cycle ne pourront se reproduire au mieux qu'à la fin de l'été (février, reproducteurs tardifs), devant d'abord muer. La mue est précédée d'une période d'acquisition des réserves corporelles en mer de près d'un mois et elle est suivie d'une autre période de trois semaines de reconstitution des réserves précédant la reproduction. Du fait de leur éclosion tardive, les poussins tardifs n'ont pas les réserves suffisantes lorsqu'ils sont laissés en crèche et les reproducteurs tardifs ont le

plus souvent un succès quasi nul (Stonehouse, 1960). Ainsi les adultes n'élèvent généralement au mieux qu'un seul poussin tous les deux ans.



Figure 2.9 : Photo prise lors de la période reproduction des manchots royaux. (a) Parade d'un couple reproducteur. (b) Incubation de l'œuf sur les pattes d'un des parents. (c) Nourrissage d'un jeune poussin durant le début de la phase d'élevage. (d) Surveillance du poussin lors de la fin de la période d'élevage. (e) Formation d'une crèche (crédit photo : Eugénie Tessier a, b, c, d et Alexandre Corbeau e).

2.1.2. Régime alimentaire

Ces résultats sont issus de l'article présenté en Annexe 2 : Tessier et *al.*, in revision. Foraging decision of marine predators : availability or density of prey? Journal of Marine Science. Le régime alimentaire du manchot royal a été comparé avec les ressources en poissons disponibles au large de Kerguelen.

Le régime alimentaire a été étudié à travers l'analyse des contenus stomacaux. Les manchots reproducteurs non-équipés ont subi un lavage stomacal (Wilson, 1984) afin d'en récupérer une partie (environ 1/3), seule méthode permettant de connaître précisément les proies capturées et leur taille. Au total, les contenus stomacaux de 22 adultes ont été échantillonnés après un voyage en mer. Une fois au laboratoire, les proies sont triées, déterminées et comptées suivant une procédure standard (Cherel et Ridoux, 1992). Les dentaires de *Krefflichthys anderssoni* ont été mesurés à l'aide d'un micromètre. Puis, la taille standard (SL) a été estimée en utilisant les équations allométriques existantes (Hindell, 1988 ; Williams et McEldowney, 1990).

Le régime alimentaire du manchot royal est composé essentiellement de petits poissons mésopélagiques, avec 2 244 poissons vs 12 céphalopodes retrouvés dans les contenus stomacaux. Le groupe de poissons majoritaire est représenté par les myctophidés (98,4 % en nombre) dont une espèce en particulier qui représente 97,9 % des myctophidés, *Krefflichthys anderssoni*. Les manchots ont ciblé des individus de taille moyenne à grande (SL: $44,4 \pm 0,2$ mm; intervalle: 30,6-57,1 mm, n=563).

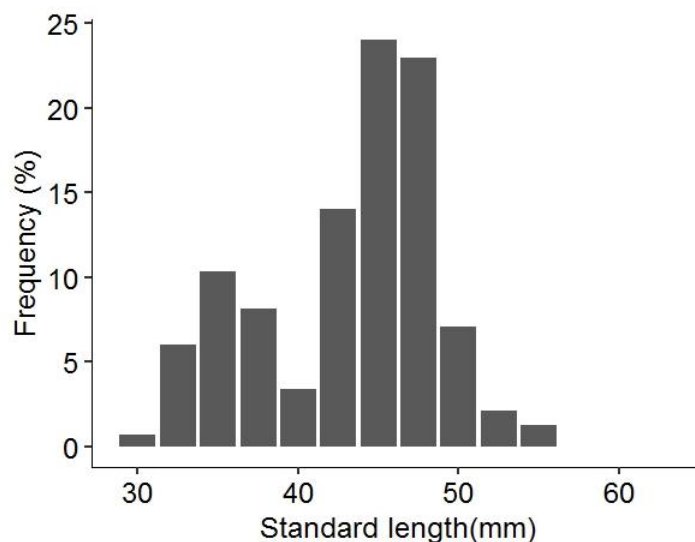


Figure 2.10 : Taille standard (mm) de *K. anderssoni* calculée à partir de la taille de ses dentaires prélevés dans les contenus stomacaux des manchots (n=563).

2.2. Gorfou macaroni

2.2.1. Distribution et cycle de reproduction



Le gorfou macaroni (*E. chrysolophus* du genre *Eudyptes*) est un manchot de taille moyenne qui présente des plumes jaunes sur les côtés de la tête appelées aigrettes. Les adultes mesurent environ 60-70 cm et pèsent en moyenne 4-6 kg. Les mâles sont généralement plus gros et plus agressifs que les femelles.

Figure 2.11 : Photo d'un gorfou macaroni.

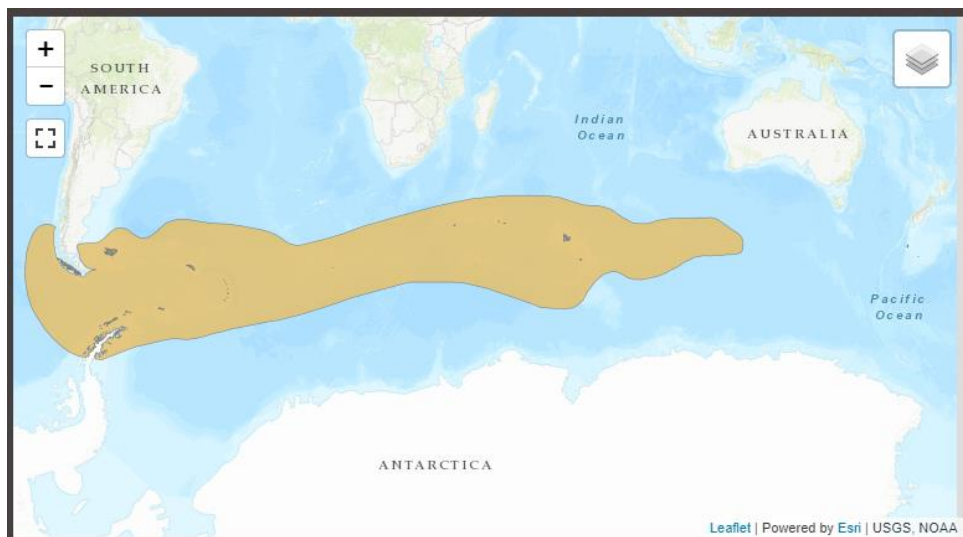


Figure 2.12 : Carte de distribution du gorfou macaroni (d'après www.iucnredlist.org).

Cette espèce possède une distribution circumpolaire et est présente en grand nombre dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises sur les archipels de Kerguelen et de Crozet (Figure 2.12). Cette espèce est classée par l'IUCN dans la catégorie "vulnérable". Le gorfou macaroni vit en moyenne jusqu'à 12 ans avec un âge de première reproduction de cinq ans pour les femelles et six ans pour les mâles (Davis et al., 1989).

La période de reproduction est particulièrement synchrone. Elle commence début octobre avec l'arrivée des mâles sur le site de reproduction suivie une semaine après par celle des femelles. La ponte débute en novembre et s'étend sur une douzaine de jours seulement. Elle est asynchrone inversée, c'est-à-dire que deux œufs sont pondus avec un premier œuf plus petit que le second. L'incubation commence après la ponte du second œuf, et l'abandon du premier, pour une durée de 35 jours. Entre fin novembre et mi-décembre, les partenaires alternent les phases en mer et les phases sur le nid. L'éclosion a lieu autour de mi-décembre et est suivie par la phase d'élevage individuel du poussin (phase dite de « garde ») qui durera 25 jours. Les mâles restent alors sur le nid, pour réchauffer le poussin et le défendre des prédateurs. Ils vont jeûner durant toute cette période. Pendant ce temps, la femelle va approvisionner le poussin grâce à des voyages courts en mer. Après 36 jours, le poussin est autonome et est laissé seul par ses parents. Cette période marque le début de la phase de crèche où les poussins forment des petits groupes. Durant cette période, les deux adultes nourrissent le poussin. Les poussins quittent la colonie vers la mi-février, à la fin de leur croissance (70 jours après éclosion). Les adultes partent alors en mer fin février pour une période d'hyperphagie, préparant la période de mue qui débute début avril. À la fin du mois d'avril, les colonies se vident et les adultes entament la période de migration hivernale, qui les entraîne à près de 3000 km de la colonie (Bost *et al.*, 2009).

2.2.2. Régime alimentaire

Le régime alimentaire du gorfou macaroni a été étudié via l'analyse des bols alimentaires et des analyses isotopiques.

Le sang de 22 adultes reproducteurs a été prélevé dans la colonie de Cap Cotter sur l'archipel de Kerguelen. Les échantillons ont été gardés à -20°C dans une solution concentrée à 70 % en éthanol jusqu'à l'analyse en laboratoire. Le sang a ensuite été séché dans une étuve à 60°C. L'abondance relative en ^{13}C et ^{15}N ont été déterminées grâce à un spectromètre de masse. Les résultats sont présentés avec la notation usuelle δ relative aux standards internationaux, respectivement le calcaire Pee Dee Belemnite et le N_2 atmosphérique. L'abondance isotopique relative nous informe sur la latitude utilisée ($\delta^{13}\text{C}$) par les individus et leur niveau trophique ($\delta^{15}\text{N}$).

La valeur isotopique relevée pour les gorfous macaroni ($\delta^{15}\text{N}_{\text{gm}}$) nichant à Cap Cotter (Archipel de Kerguelen) est intermédiaire entre celle obtenue pour des consommateurs ayant un régime alimentaire presque exclusivement composé de myctophidés ($\delta^{15}\text{N}_p$) et celle obtenue pour ceux ayant un régime alimentaire composé presque exclusivement de crustacés ($\delta^{15}\text{N}_{\text{cr}}$). L'équation suivante a permis de déterminer la proportion de poissons (x) dans le régime alimentaire du gorfou macaroni de Kerguelen.

$$x = \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{gm}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{cr}}}{\delta^{15}\text{N}_p - \delta^{15}\text{N}_{\text{cr}}}$$

Un régime composé pratiquement à 100 % de poissons a été sélectionné. Notre modèle ici est le manchot royal (99.96 % de poissons dont 95.8 % de *K. anderssoni*) avec un $\delta^{15}\text{N}_p = 9,93 \pm 0,19 \text{ ‰}$ (Cherel *et al.*, 2007). En complément un régime alimentaire composé pratiquement à 100 % de crustacés a été utilisé. Le gorfou macaroni de l'île de Crozet possède une alimentation composée essentiellement de crustacés (90,73 %) et un $\delta^{15}\text{N}_{\text{cr}} = 7,49 \pm 0,31 \text{ ‰}$ (Cherel *et al.*, 2007), au stade d'élevage du poussin. Le gorfou macaroni de Kerguelen possède quant à lui une valeur isotopique de $\delta^{15}\text{N} = 8,60 \pm 0,63 \text{ ‰}$, soit se situant à un niveau de $\delta^{15}\text{N}$ supérieur. Après calcul, le pourcentage de poisson en biomasse dans le régime alimentaire du gorfou macaroni à Kerguelen est égal à 45 %, et donc celui des crustacés à 55 %.

3. Méthodes de suivi

3.1. Suivi des prédateurs

3.1.1. Les avancées du « bio-logging » et de la télémétrie

Le bio-logging désigne le fait de suivre un animal grâce à des appareils électroniques fixés sur lui ou implantés. Il permet de suivre les déplacements de l'animal mais peut aussi enregistrer ses variations physiologiques (rythme cardiaque, température corporelle...) ainsi que les variations environnementales (T°C, salinité, fluorescence...) dans lequel il évolue. Ce terme a été créé lors de la première conférence sur le sujet en 2004 à Tokyo.



Figure 2.13 : Expérience de suivi en mer d'une tortue marine sur laquelle sont fixés deux ballons (l'un à 4,5 m et l'autre à 3 m) grâce à un câble de fer qui se corrode rapidement et libère la tortue.

Dans le cas du milieu marin, l'intérêt du bio-logging est d'autant plus grand qu'il est impossible de suivre visuellement les animaux en mer, que ce soit en surface ou en profondeur. Dans les années 1940, l'utilisation de capillaires a permis d'enregistrer la profondeur maximale atteinte par des baleines durant leur plongée (Scholander, 1940). Le premier suivi spatial en mer a été expérimenté par (Carr, 1962) sur des tortues marines à l'aide de ballons à l'hélium. Cependant le succès de cette première expérience a été faible (Figure 2.14).

En 1966, les phoques de Weddell ont été les premiers animaux plongeurs à être suivis pendant leurs plongées. Un appareil a imprimé la trajectoire de plongée d'un individu sur un film photographique, grâce à l'action de la pression de l'eau sur un mécanisme d'horlogerie (Kooyman, 1966). Malgré son émergence il y a presque 80 ans, cette technologie a connu un véritable essor à partir de années 1970 avec une amélioration exponentielle de la capacité de stockage de données et une augmentation de la fréquence d'acquisition, qui ont permis de suivre les animaux sur des longues durées (Kooyman et al., 1976 ; Boyd et al., 2004 ; Naito, 2004).

Depuis les années 1980-1990, le développement des microprocesseurs a rendu possible la miniaturisation des appareils embarqués pouvant ainsi être déployés sur de organismes exploitant tous les types d'environnements. En 1989, la première balise Argos de 180 g est déployée sur des albatros (Jouventin et Weimerskirch, 1990). En 1992, le développement de la technologie de géolocalisation par mesure de l'intensité lumineuse ambiante a permis d'équiper des animaux sans les contraintes satellitaires des balises Argos. Aujourd'hui cette technologie est utilisée sur des petits organismes comme les

passereaux ou de petits pétrels (Descamps *et al.*, 2016). En 1996 le premier GPS est déployé sur un organisme vivant. À l'inverse de la capacité de stockage de ces appareils qui a considérablement augmenté pouvant atteindre plusieurs mois pour une acquisition à haute fréquence toutes les secondes, la masse des GPS a largement diminué passant de 250 g à 1 g en une décennie (Bridge *et al.*, 2011). Les appareils se sont ensuite diversifiés en fonction des questions scientifiques. En 1999, les accéléromètres se développent. Ces appareils permettent d'enregistrer l'accélération et donc de reconstituer les déplacements des animaux équipés dans les trois dimensions de l'espace. En 2006, des balises CTD (Conductivity-Temperature-Depth) sont déployées et permettent en plus d'enregistrer les déplacements de l'animal, les caractéristiques du milieu dans lequel il évolue (Roquet *et al.*, 2011). Par la suite, d'autres technologies comme le *Feeding Event Logger* ont vu le jour. Ainsi le *Feeding Event Logger* a permis de déterminer quand un animal ouvre le bec pour se nourrir (Wilson *et al.*, 2002 ; Bost *et al.*, 2008), et les caméras embarquées ont permis d'identifier des comportements de capture de proies spécifiques et l'association avec des congénères ou non en plongée (Sutton *et al.*, 2015). L'acoustique active « embarquée » a permis de reconnaître une proie potentielle ciblée par l'animal (Goulet *et al.*, 2019). La combinaison de ces technologies et leur miniaturisation progressive permettent de répondre à un nombre grandissant de questions sur l'écologie de l'animal, sa physiologie et son environnement (Figure 2.15).

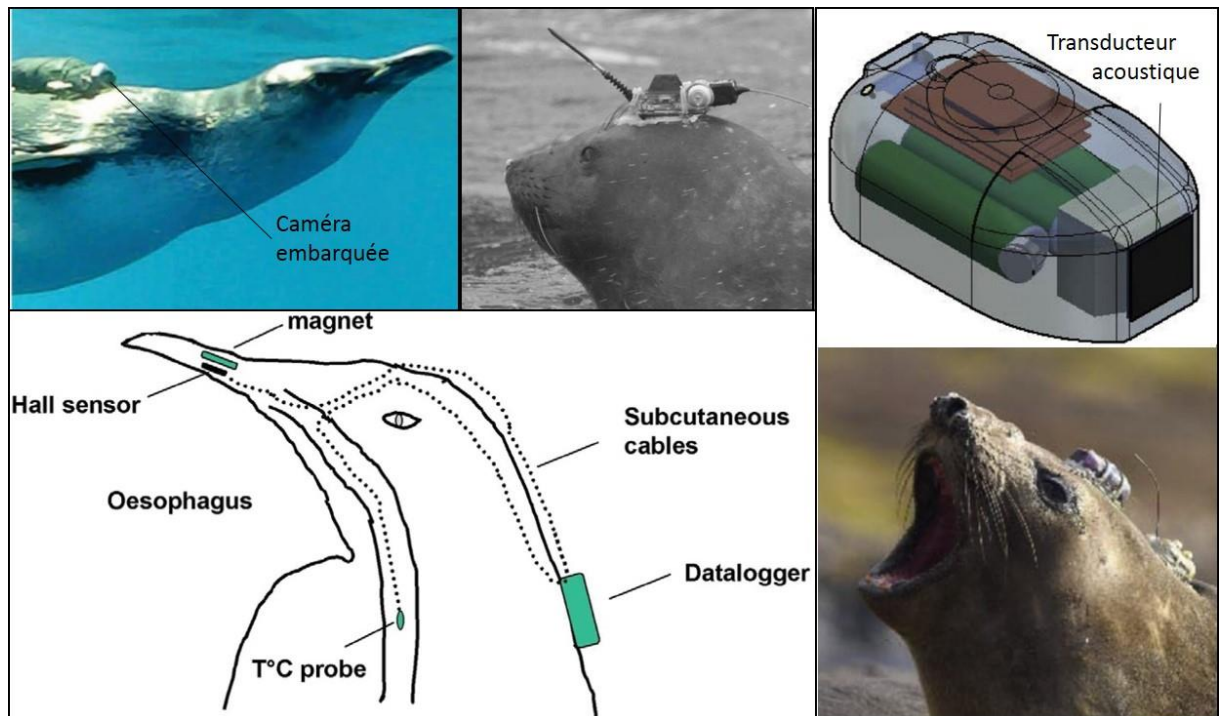


Figure 2.14 : Diversité des dataloggers « embarqués » chez des prédateurs marins. Caméra embarquée sur un manchot pygmée (Sutton *et al.*, 2015). Balise CTD-SRDL sur un éléphant de mer (Roquet *et al.*, 2011). « Feed event sensor » sur un manchot royal (Bost *et al.*, 2008). Balise d'acoustique active embarquée sur un éléphant de mer (Goulet *et al.*, 2019).

L'impact du port des appareils « embarqués » est un élément essentiel pour toute étude basée sur le suivi par bio-logging d'un animal sauvage dans son environnement. La masse de la balise ne doit pas dépasser habituellement 3 % du poids chez un oiseau volant. Outre les considérations de masse, la forme de la balise se doit d'être adaptée au milieu et ne doit pas, ou du moins au minimum, gêner les déplacements des organismes. En milieu marin, l'hydrodynamisme est particulièrement à prendre en compte et notamment le « drag effect » entraîné par une longue antenne (Wilson *et al.*, 2004).

3.1.2. Matériels utilisés

Encart 1 : Le terrain à Kerguelen*Cabane guetteur*

La colonie de manchots de Ratmanoff se trouve à moins de 100 m de la cabane *Guetteur* où nous logions. Cette colonie regroupe presque 350 000 couples reproducteurs. Le suivi des manchots royaux par monitoring est intégré dans le programme IPEV n° 394, qui a débutée en 1998. L'objectif à long terme est de suivre les conséquences biologiques de la variabilité hydrologique sur des chaînes alimentaires clés de l'océan Indien (basées sur les poissons myctophidés) dont dépendent les prédateurs plongeurs (manchots).

L'étude a été menée principalement sur la période février – mars (voire janvier pour certaines années). Chaque année, une dizaine d'oiseaux reproducteurs sont équipés de deux appareils télémétriques : une balise Argos (masse : 95g) ou un GPS (masse : 39g) et un enregistreur de plongée (TDR-Mk9, masse : 30g) ou un accéléromètre.

*Colonie de manchots royaux de Ratmanoff*

Les individus sont capturés, sur la plage, hors de la colonie après identification d'un couple reproducteur dans la colonie. L'oiseau est cagoulé afin de limiter son stress et est emmené dans une cabane pour être équipé. L'animal est alors pesé, mesuré (longueur aileron et tour de thorax) et équipé. Le matériel est posé sur dos avec de la colle adhésive (loctite) qui n'endommage pas le plumage. Avant d'être relâché sur la plage en direction de la mer, l'oiseau est marqué sur le thorax avec un colorant capillaire et avec du ruban adhésif TESA sur les ailerons. L'oiseau ainsi équipé part pour un trajet en mer de plusieurs jours. Au retour de leur voyage en mer, les oiseaux équipés sont détectés sur la plage avec des jumelles et recapturés avant d'entrer dans la colonie. Les animaux sont alors cagoulés et emmenés dans le local pour être déséquippés, pesés et mesurés.

Avant d'être relâché en direction de son site de reproduction, une prise de sang est effectuée à l'aileron (pour sexage et mesures des isotopes stables du carbone et de l'azote). L'oiseau relâché est ensuite suivi, à l'aide de jumelle, et l'heure de la relève entre les deux partenaires est notée. Les données des enregistreurs de plongée et des GPS sont alors téléchargées et stockées sur un ordinateur de terrain.

3.1.2.1. Acquisition spatiale

L'acquisition Argos

Le système Argos a été développé en 1978 par la coopération entre le Centre National d'Études Spatiales (CNES), l'agence américaine d'étude de l'atmosphère et de l'océan (NOAA) et l'agence spatiale américaine (NASA). Tout comme les récepteurs GPS, les balises de type Argos collectent des données de géo-positionnement. La position des balises est enregistrée par le centre de traitement de données et est transmise via satellite. Les données transmises comprennent l'identification et les données spécifiques avec une durée de transmission inférieure à une seconde. La balise est localisée grâce à l'effet Doppler où le message Argos reçu par le satellite est ensuite retransmis au sol vers l'une des stations de traitement. Les utilisateurs reçoivent en temps quasi-réelle (moins de deux heures généralement) les données collectées et traitées. La précision de la localisation dépend du nombre de messages reçu par le satellite ([Tableau 2.1](#)) (www.argos-system.org).

Tableau 2.1 : Erreur d'estimation de position avec le système Argos.

Classe	Estimation de l'erreur	Nombre de messages reçus par passage satellite
3	< 250m	4 messages et plus
2	250m < < 500m	4 messages et plus
1	500m < < 1500m	4 messages et plus
0*	> 1500m	4 messages et plus
A	NA	3 messages
B	NA	1 ou 2 messages
Z	Localisation invalidée par le calcul	

L'acquisition GPS

Le *Global Positioning System* (GPS), développé par les États-Unis et déclaré comme étant complètement opérationnel en 1995, a permis de suivre les animaux avec une grande précision (Rodgers, 1996). Il comprend au moins 24 satellites positionnés sur six orbites. Le GPS est un système de positionnement mettant en jeu plusieurs satellites. En captant le signal d'au moins trois satellites, le récepteur GPS peut calculer par trilatération

sa position. Ce système fonctionne grâce au calcul de distance séparant le récepteur et les satellites. Le récepteur GPS utilisé pour suivre les manchots a d'abord été développé par la société Sirtrack (Nouvelle-Zélande) puis Lotek (Newmarket, Canada), spécifiquement pour des animaux plongeurs venant respirer brièvement à la surface (Figure 2.16). Ce récepteur permet de collecter instantanément (en une fraction de seconde) les signaux GPS permettant de le positionner une fois à la surface. L'appareil GPS fixé sur les manchots supporte 2 000 m de profondeur et présente un profil hydrodynamique.

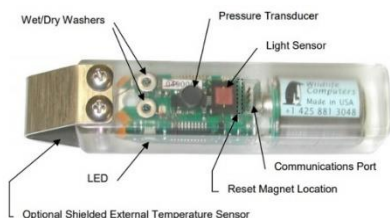


Masse (g)	39
Taille (mm)	84 x 29 x 20

Figure 2.15 : Fastloc GPS déployé sur les manchots et ses caractéristiques techniques.

3.1.2.2. Acquisition en profondeur

L'enregistreur de plongée Mk9 de Wildlife Computers est un logger qui permet d'échantillonner et de stocker des informations concernant la profondeur de plongée (et la température ambiante) grâce à un capteur de pression fonctionnel jusqu'à 1 000 m (Figure 2.17). La fréquence d'acquisition maximale est d'un point chaque seconde.



Type d'attache	Externe
Taille (mm)	0-1000
Résolution (m)	0.5
Précision	$\pm 1 \%$

Figure 2.16 : TDR-Mk9 déployé sur les manchots royaux et leurs caractéristiques techniques.

3.2. Suivi des proies

3.2.1. Acquisition acoustique

Encart 2 : l'acoustique active sur le Marion Dufresne



Moniteurs acoustiques

Pour la campagne océanographique MYCTO en 2014, un échosondeur SIMRAD EK60 composé de deux transducteurs (un ES38B et un ES120-7C) a été installé sur le *Marion Dufresne II*. Cet appareil a permis d'échantillonner à deux fréquences, à 38 kHz et à 120 kHz. Lors de ma thèse, j'ai eu l'occasion d'utiliser un échosondeur à 5 fréquences d'acquisition. La surveillance constante des appareils de mesures a permis de vérifier le bon fonctionnement de l'enregistrement. Les « pings » ont été réglés sur 1,5 s.

Des chalutages pélagiques nocturnes ont été couplés à l'approche acoustique. La profondeur de chalutage est déterminée grâce aux moniteurs acoustiques. Une fois le chalut remonté, tous les organismes sont séparés et triés. Puis lors de la campagne MYCTO, tous les poissons et grands calmars ont été mesurés.

Résultats de l'échantillonnage par chaluts pélagiques : céphalopodes et myctophidés



3.2.1.1. Principe de l'acoustique active

Le sonar et l'échosondeur sont des outils d'exploration des masses d'eau océaniques utilisés notamment pour la pêche et la recherche halieutique. L'acoustique active est une méthode d'échantillonnage en continu et non invasive. Dans l'eau, le son se déplace avec une vitesse d'environ $1\,500\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ce qui permet l'examen d'un grand volume d'eau compte tenu de la mobilité du bateau (Chu, 2011). Cette méthode permet de récolter des informations sur une importante part des couches épi- et méso-pélagiques. En pratique, les ondes sonores émises par cet outil sont réfléchies dès lors qu'elles rencontrent une cible. En écologie, il peut s'agir à la fois du sol, des végétaux, du plancton ou encore des poissons. Selon la cible, la longueur d'onde et donc la fréquence d'acquisition devra être choisie en fonction du type et de la taille des organismes recherchés. La taille de la cible devra être nettement supérieure à celle de la longueur d'onde pour éviter toute dispersion de l'onde au contact de la cible (Simmonds et MacLennan, 2005). La taille, la densité et l'orientation de la cible vont donc influencer la réponse reçue par le transducteur en termes d'intensité et de forme de l'écho. Par exemple, la fréquence la plus couramment utilisée pour étudier le micronecton et plus particulièrement le poisson est 38 Hz (Kloser *et al.*, 2009 ; Béhagle *et al.*, 2016, 2017).

Chez les poissons, trois grandes catégories peuvent être différenciées en fonction de leur vessie natatoire : i), ceux avec une vessie gazeuse, ii) ceux avec un organe lipidique et iii) ceux n'en possédant pas (Simmonds et MacLennan, 2005). La première catégorie regroupe des poissons vivant dans la colonne d'eau sans atteindre de très grandes profondeurs et avec des déplacements verticaux relativement lents. Cet organe gazeux permet la réflexion de la majorité des ondes émises en acoustique (90 %) en raison d'un important contraste de densité entre le milieu liquide environnant et le gaz. On suppose souvent, en première approximation, que la vessie natatoire se comporte acoustiquement comme une bulle de gaz libre du même volume (Simmonds et MacLennan, 2005). Elle peut donc agir comme point de détection des poissons. Lors de l'analyse acoustique les poissons à vessie natatoire gazeuse sont donc assimilés à cet organe (Figure 2.18).

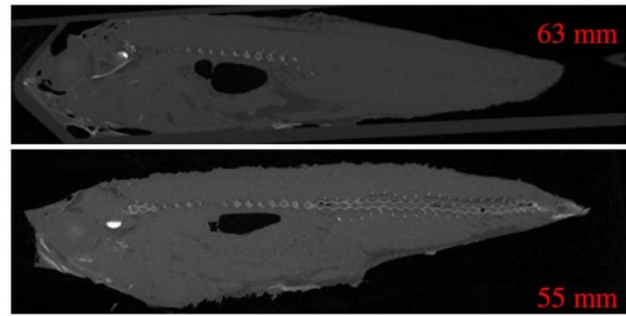


Figure 2.17 : Scan de coupe transversale de *K. anderssoni*. La présence d'une vessie natatoire gazeuse (en noire) est visible sur les deux poissons quelle que soit leur taille. Leur longueur standard est affichée en rouge (Dornan *et al.*, 2019).

Les poissons avec un organe lipidique sont généralement des poissons vivant à des profondeurs importantes. **Bien qu'il n'y ait aucune inclusion gazeuse, le contraste de densité entre les composants lipidiques et l'eau est suffisant pour permettre une réponse aux signaux acoustiques à certaines fréquences** (Simmonds et MacLennan, 2005). Cette catégorie est moins bien connue que les autres et nécessite une étude espèce par espèce, compte tenu de la variabilité des réponses.

La dernière catégorie, les poissons sans vessie natatoire, regroupe des organismes effectuant d'importants et de rapides déplacements verticaux dans la colonne d'eau (ex : le maquereau, *Scomber scombrus*, (Denton et Marshall, 1958) ou *Electrona antarctica* au stade adulte (Dornan *et al.*, 2019) (Figure 2.19). Compte tenu de l'absence d'organes de contraste, la réponse de ces organismes à un signal acoustique est relativement faible mais l'utilisation du squelette comme point de détection pourrait avoir lieu à très hautes fréquences (Gorska *et al.*, 2007).

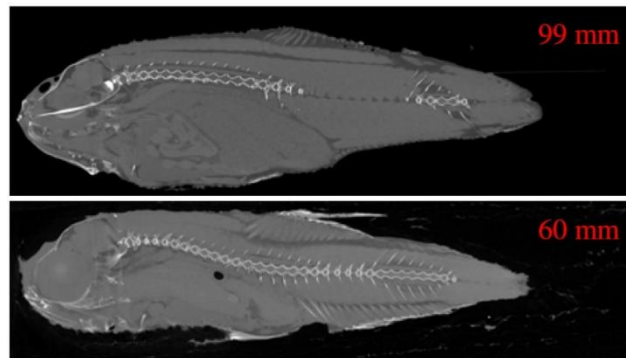


Figure 2.18 : Scan de coupe transversale d'*E. antarctica*. La présence d'une vessie natatoire gazeuse (en noire) est visible seulement sur le poisson de plus petite taille. À l'âge adulte la vessie natatoire disparaît sur les individus de cette espèce. Leur longueur standard est affichée en rouge (Dornan *et al.*, 2019).

L'utilisation de l'acoustique active peut donc être utilisée en écologie alimentaire en adaptant la fréquence aux modèles d'étude et en déterminant la dynamique et la répartition des proies sur l'ensemble du domaine exploité par les prédateurs. L'utilisation d'acoustique active permet un échantillonnage des organismes épi et mésopélagiques. Cependant l'estimation de la biomasse réelle et la détermination précise des espèces reste pour le moment impossible avec de telles méthodes. Ainsi l'utilisation conjointe de la méthode de chalutage et d'acoustique s'avère complémentaire (O'Driscoll *et al.*, 2002).

3.2.1.2. Petite histoire de l'acoustique active

Urlick (1983) a rapporté une note de Léonard de Vinci qui a observé qu'il pouvait entendre un navire à grande distance sous l'eau à l'aide d'un long tube immergé. Le son dans l'eau se déplace à une vitesse de $1\,450\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ en eau douce. La première application pratique de ce phénomène a été développée au début du 20^{ème} siècle avec la première guerre mondiale et le naufrage du Titanic afin de retrouver le bateau. Le premier prototype a vu le jour en 1913 par R. A. Fessenden et a ensuite été amélioré en 1917 par Paul Langevin qui a mis au point un transducteur piézo-électrique. Ce premier appareil a permis de détecter un sous-marin à une distance de 1 500 m (Figure 2.20).

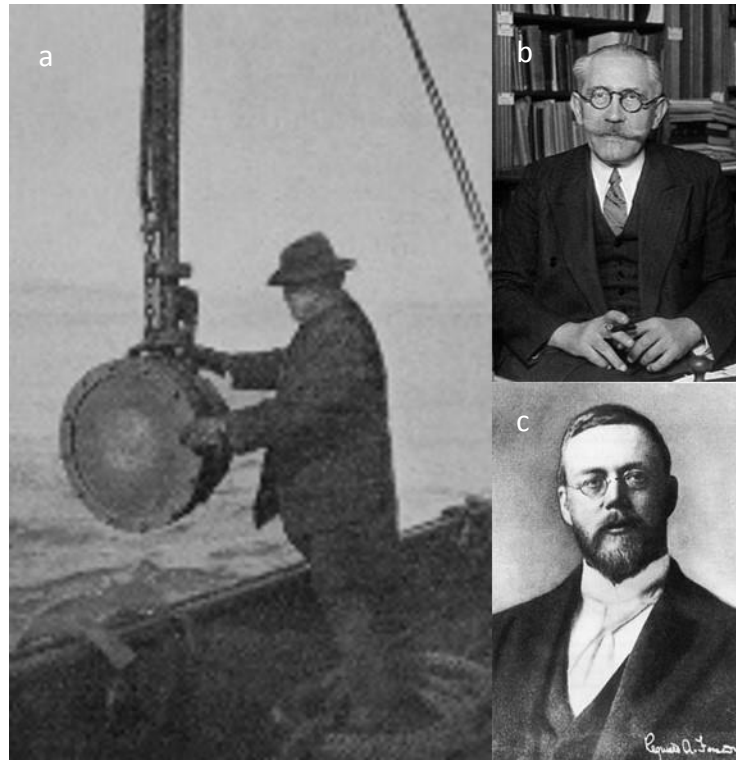


Figure 2.19 : (a) Fessenden et son oscillateur électrique. Il s'agit du premier appareil acoustique permettant d'observer les obstacles sous-marins. Il a aussi été utilisé comme dispositif de signalisation et de communication. In "Submarine Signaling," Scientific American Supplement, No. 2071, pp. 168-170, Sept. 11, 1915. Image courtesy of NOAA Photo Library (www.photolib.noaa.gov) (b) Photo de Paul Langevin (c) Photo de Reginald Fessenden

Le terme échosondeur a été créé dans les années 1920 (Anon, 1925). Le premier échosondeur servant à mesurer la profondeur a été développée en 1925 en Angleterre et aux États-Unis. Ensuite cette technologie a été utilisée pour la première fois sur des organismes vivant dans les années 1930. Kimura (1929) a utilisé l'échosondeur pour la première fois afin de détecter des poissons, *Pagrosomus major*, dans une cuve d'élevage. Les premiers échogrammes ont ensuite été réalisés par Bokn (Anon, 1934) sur un patch de *Sprattus sprattus* (Figure 2.21) et Sund (1935) sur *Gadus morhua*.

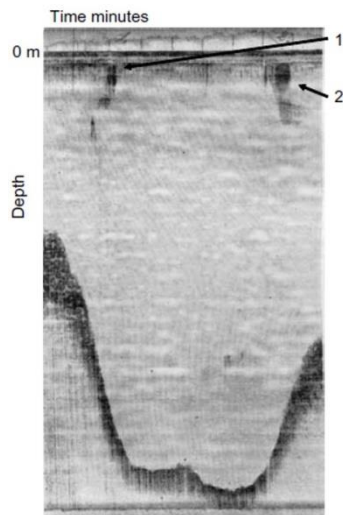


Figure 2.20 : Un des premiers exemples de détection de poissons par un échosondeur réalisé par Reinert Bokn. La ligne horizontale à 0 m représente la surface et la large ligne noire en profondeur représente le fond. Près de la surface un « patch » de poissons a été détecté une première fois (1). Le bateau a ensuite fait demi-tour afin d'enregistrer de nouveau le signal de ce patch (2). Un filet a permis de capturer 15 tonnes de sprats.

Une seconde période de développement rapide a eu lieu pendant la Seconde Guerre Mondiale, pendant laquelle cette technologie a joué un rôle déterminant dans le combat entre les navires Alliés et les sous-marins allemands en Atlantique (système ASDIC de la Royal Navy, Figure 2.22) Après cette période, la technologie initialement utilisée exclusivement par les militaires fut appliquée au domaine civil et notamment à l'activité halieutique. Les avancées technologiques ont permis de développer la puissance et la résolution des échosondeurs et elles continuent encore d'améliorer aujourd'hui la détection des organismes marins.



Figure 2.21 : Le système ASDIC (Anti-Submarine Detection Investigation Committee) utilisé par la Royal Navy lors de la Seconde Guerre Mondiale est basé sur l'acoustique active afin de détecter les sous-marins allemands.

Il a fallu attendre les années 1950 pour voir se développer des méthodes acoustiques d'estimation d'abondance de poissons. Scherbino et Truskanov, (1966) ont montré l'importance d'intégrer l'intensité des échogrammes, c'est-à-dire d'utiliser la relation existante entre la densité de poissons et le carré du voltage de leur écho. Le principe reste encore aujourd'hui valide mais les erreurs de calibrage des années 1960 ont été corrigées

grâce aux études ultérieures. À partir des années 1980, la transition entre données analogiques et numériques a eu lieu dans le domaine de l'acoustique. À partir de ce moment, des analyses plus poussées du signal ont pu être développées que ce soit au niveau d'un groupe ou au niveau de l'individu. Après des débuts à des fins militaires, **l'acoustique active est dorénavant largement utilisée par les communautés halieutiques et scientifiques, et notamment dans l'étude des communautés et des relations proies-prédateurs** (Benoit-Bird *et al.*, 2011, Tessier *et al.*, *en révision*).

Chapitre 3 – Comportements alimentaires des manchots à fine échelle



1. Contexte & problématique	49
2. Matériel et méthodes.....	50
3. Ajustements comportementaux lors de l’approvisionnement alimentaire	52
4. Interprétation sur les décisions à fine échelle	56

Les résultats présentés dans ce chapitre sont disponibles en version détaillée en Annexe 1 : Tessier et Bost, in revision, *Behavioural adjustments during foraging in two diving seabirds: king and macaroni penguins*, Marine Biology.

1. Contexte et problématique

En milieu océanique, la distribution de la ressource est souvent hétérogène et contrainte par des processus physico-chimiques. Une telle disparité entraîne de nombreuses répercussions sur le comportement de plongée des prédateurs. Les prédateurs marins tendent, en théorie, à adopter des comportements d'approvisionnement optimaux, c'est-à-dire qu'ils cherchent à maximiser l'énergie entrante par unité de temps (Mori *et al.*, 2002). Pendant la période de reproduction, les animaux sont soumis à une contrainte supplémentaire, le fait de devoir revenir au nid régulièrement (Orians et Pearson, 1979). En comparaison avec les oiseaux volants, les oiseaux plongeurs sont d'autant plus limités dans leurs déplacements et sont de plus soumis à des contraintes physiologiques supplémentaires liés à la plongée. Pendant leur trajet en mer, les manchots plongent régulièrement pour chercher de la nourriture. Chaque cycle de plongée est organisé par une phase de descente, une phase de fond pendant laquelle a lieu la majorité des tentatives de captures de proies, et une phase de remontée. Chaque cycle de plongée est séparé par un temps en surface où l'animal récupère et prépare la nouvelle plongée (Figure 3.1). Ce cycle est plus ou moins répété dans le temps avec des séquences de plongées en continu. Cet effort lié à des plongées répétées soumet l'organisme à des contraintes physiologiques importantes et à l'accumulation de composés potentiellement nocifs comme le lactate (Ponganis et Kooyman, 2000 ; Froget *et al.*, 2004 ; Fahlman *et al.*, 2008).

A fine échelle temporelle, les modèles d'approvisionnement optimaux prédisent que les prédateurs plongeurs devraient maximiser leur temps passé en profondeur dans des paliers favorable (riches en ressources) et réduire leur temps passé en transit et en surface pendant un cycle de plongées. Peu de travaux ont pour l'instant étudié l'effet du succès de prospection alimentaire pendant les plongées précédentes sur le comportement de plongée des manchots.

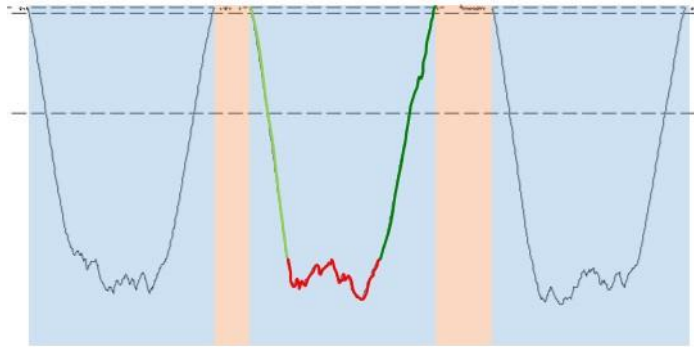


Figure 3.1 : Cycle de plongée d'un manchot. Sont représentées en bleu les phases de plongée et en orange les phases en surface. Un cycle complet est détaillé avec en vert clair la phase de descente, en rouge la phase de fond et en vert foncé la phase de remontée.

Dans ce chapitre, nous avons étudié l'ajustement du comportement de plongée de deux espèces de manchots : le manchot royal et le gorfou macaroni, en fonction de l'effort de chasse pendant la plongée précédente. Notre prédiction est qu'à l'échelle de la plongée, les manchots devraient modifier leur comportement de plongée en fonction du succès de chasse de la plongée précédente. Ainsi, à l'échelle de la séquence de plongées, ils devraient augmenter leur effort de chasse après avoir rencontré une zone favorable en raison d'une plus grande probabilité de trouver à nouveau la ressource favorable à proximité et ainsi de diminuer l'effort de prospection.

2. Méthodes

Au cours de cette étude, 22 manchots reproducteurs ont été suivis en mer (sept manchots royaux et 15 gorfous macaronis) à l'est de Kerguelen durant l'été austral 2013/2014. Le trajet des individus a été enregistré durant un à cinq voyages consécutifs (moyenne du temps passé en mer : $8,5 \pm 1,5$ jours pour les manchots royaux ; $5,2 \pm 0,4$ jours pour les gorfous macaronis).

Chaque plongée a été analysée en fonction de sa profondeur et de marqueurs de prospection alimentaire. Les plongées profondes sont les plongées excédant 50 m pour les manchots royaux (Charrassin *et al.*, 2002a) et 10 m pour les gorfous macaronis (Green,

2003). Les plongées associées à des tentatives de captures de proies (plongées PCA) sont distinguées par la présence d'ondulations (« wiggles ») pendant la phase de fond de la plongée. Bien que les ondulations n'enregistrent pas tous les événements de captures de proies, la présence d'ondulations reste un bon indicateur de rencontres de proies et de leur tentative de capture (Carroll *et al.*, 2014). Un nombre plus important d'ondulations par plongée indique une activité de prospection alimentaire plus importante (Bost *et al.*, 2007).

Parallèlement, les plongées ont été classées en fonction de leur profondeur. Lorsqu'une plongée est précédée par une plongée à la même zone de profondeur, elle est alors appelée plongée IDZ (intra-depth zone) (Tremblay et Cherel, 2000). Initialement, cette notion a été utilisée pour distinguer les plongées benthiques des plongées pélagiques chez les gorfous sauteurs. Une plongée était considérée comme réalisée à la même profondeur si la différence entre deux plongées successives ne dépassait pas 10 % de leur profondeur maximale. Au regard de la profondeur utilisée par les deux espèces, nous utiliserons dans ce chapitre le paramètre de *IDZ fixe* qui représente une zone de profondeurs de 10 m pour le manchot royal et de 5 m pour le gorfou macaroni (10 % de la profondeur utilisée régulièrement).

Les manchots plongent régulièrement en séries discrètes de plongées, appelées des séquences de plongées ou « bouts » (Halsey *et al.*, 2007). Un PCA bout est une séquence de plongées répétées avec des tentatives de captures de proies. La fin d'un PCA bout a été définie suivant deux critères : (i) la prochaine plongée est une plongée sans tentative de capture de proies et (ii) l'intervalle entre deux plongées PCA excède 15 min (Halsey *et al.*, 2007).

3. Ajustements comportementaux lors de l’approvisionnement alimentaire

3.1. Ajustement de l’activité de prospection alimentaire à l’échelle de la plongée

Durant l’étude, les individus équipés chez les deux espèces de manchots ont réalisé 57 080 plongées au total. Elles sont séparées entre des plongées profondes et des plongées de surface. L’activité de chasse de ces manchots a été centrée autour de deux profondeurs distinctes : le gorfou macaroni utilisant les eaux intermédiaires, autour de 40-50 m, alors que le manchot royal a prospecté dans les eaux plus profondes, entre 70-130 m.

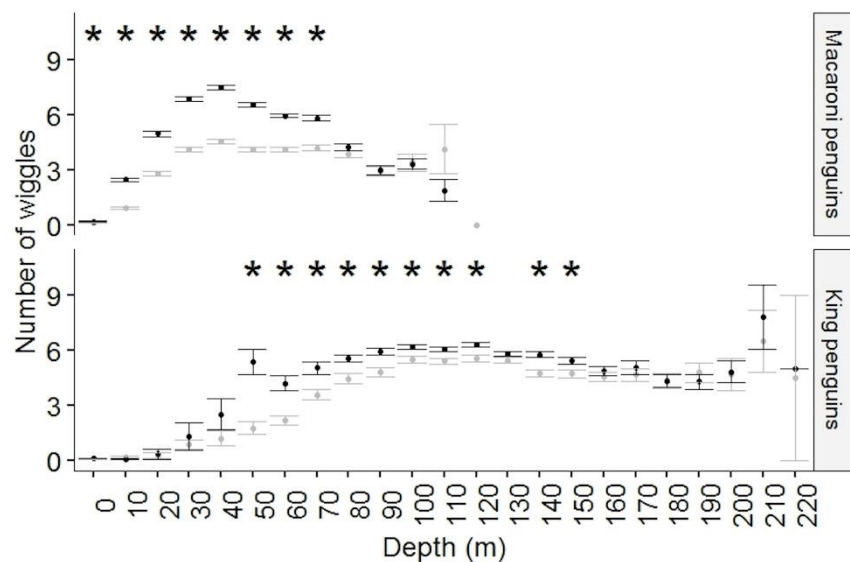


Figure 3.2 : Intensité de l’effort de prospection alimentaire pour les manchots royaux et les gorfous macaronis en fonction de la profondeur maximale de plongée. Les plongées ayant lieu dans la même zone de profondeur que la précédente sont visibles en noir (plongée IDZ). Les étoiles représentent les différences d’effort de prospection alimentaire significatives entre les plongées IDZ et non-IDZ.

Les plongées PCA ont eu lieu en très grande majorité en profondeur pour les deux espèces (96,6 % pour le gorfou macaroni et 97,1 % pour le manchot royal). Lorsque deux plongées PCA se succèdent, la plupart sont réalisées à la même profondeur (plongées IDZ)

(75,9 % pour le gorfou macaroni et 67,1 % pour le manchot royal). **De plus, les plongées de prospections alimentaires effectuées à la même profondeur que la précédente ont montré un effort de prospection alimentaire plus important (nombre supérieur d'ondulations par plongée) par rapport à des plongées de chasse de profondeurs différentes, pour les deux espèces (Figure 3.2).** L'activité de prospection alimentaire (*foraging*) fluctue avec la profondeur de plongée et la catégorie de plongée (plongée IDZ ou non) pour chaque espèce (Figure 3.3). **L'activité de prospection alimentaire a été plus importante pour les plongées IDZ par rapport aux plongées non-IDZ entre 0 et 80 m pour le gorfou macaroni et entre 50 et 130 m et entre 140 et 160 m pour le manchot royal (Figure 3.2).** Globalement **l'activité de foraging a été plus grande lorsque les manchots ont plongé à la même profondeur lors de deux plongées PCA successives.**

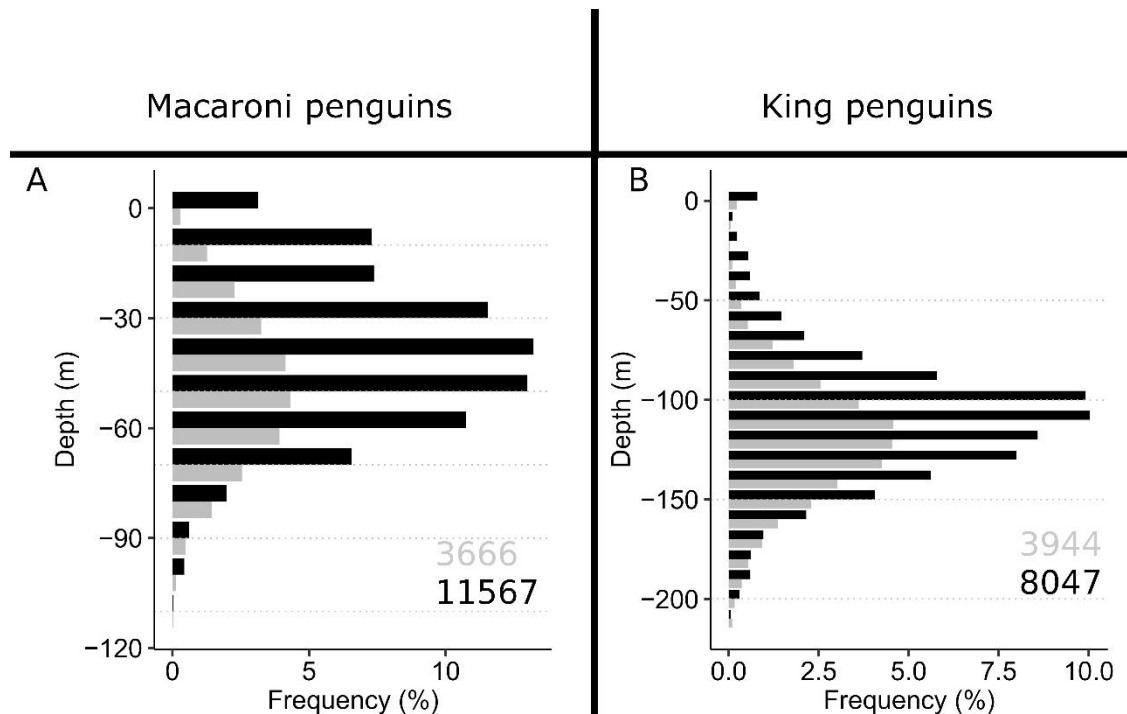


Figure 3.3 : Distribution de la profondeur maximale de plongée des gorfous macaronis et des manchots royaux lorsqu'une plongée PCA est précédée d'une plongée non-PCA. Les histogrammes en noir et gris représentent respectivement les plongées IDZ et non IDZ. Le nombre de plongées IDZ ou non-IDZ est inscrit en noir et gris, respectivement.

Les plongées PCA constituent la majorité des événements de plongées (56,8 % pour le gorfou macaroni et 52,0 % pour le manchot royal). Pour les deux espèces, une plongée PCA a été majoritairement précédée par une plongée PCA (87,7 % pour le gorfou macaroni

et 89.0 % pour le manchot royal). Ainsi pour les deux espèces, lorsqu'ils ont réalisé une plongée de chasse, la suivante a de grande chance d'être également une plongée du même type.

Le temps passé en surface entre deux plongées varie en fonction de l'activité de foraging lors de ces dernières (PCA ou non-PCA). Globalement, **le temps passé en surface est inférieur lorsqu'une plongée PCA est précédée d'une plongée PCA** par rapport à une plongée non-PCA pour le gorfou macaroni et pour le manchot royal. Le temps passé en surface est d'autant plus faible pour des plongées IDZ. De plus, globalement, le temps passé en surface est plus long chez le manchot royal par rapport au gorfou macaroni (Figure 3.4).

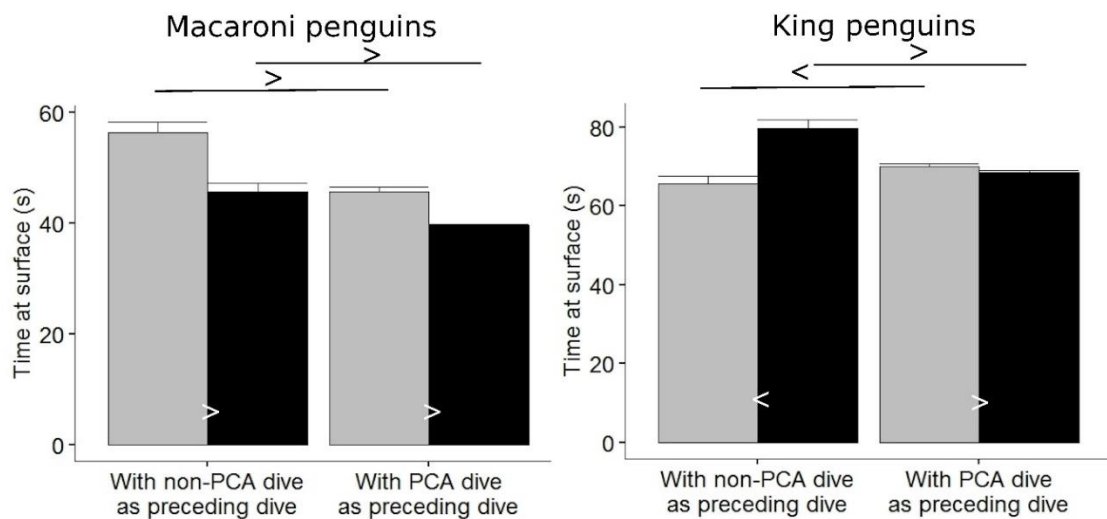


Figure 3.4 : Temps passé en surface lorsqu'une plongée PCA est précédée par une plongée PCA ou non-PCA dans la même zone de profondeur (plongée IDZ en noire) ou non (plongée non-IDZ en grise) chez les gorfous macaroni et les manchots royaux.

3.2. Ajustement de l'activité de prospection alimentaire à l'échelle de la séquence de plongées (« bout »)

Les PCA bouts sont composés de $9,0 \pm 0,5$ plongées pour les manchots royaux et de $7,9 \pm 0,3$ plongées pour les gorfous macaronis. En théorie, pour chaque plongée à l'intérieur d'un PCA bout, deux issues sont possibles : prospecter ou non. La probabilité de réalisation

pour chacune de ces possibilités est 1/2 et donc la possibilité de réaliser une séquence de plongées de prospection alimentaire de n plongées consécutives a été calculée à $(1/2)^n$.

La proportion observée a été calculée de la manière suivante :

$$\frac{\text{Nombre successif de plongées PCA}}{\text{Nombre total de plongées successives (incluant les plongées PCA et non - PCA)}}$$

Pour les deux espèces, la proportion de PCA bouts a toujours été nettement supérieure à celle attendues théoriquement quel que soit le nombre de plongées composant le PCA « bout ». Cette proportion diminue progressivement avec la longueur des séquences (Figure 3.5). Pour les PCA « bouts » de plus de cinq plongées, la proportion des PCA « bouts » observée est égale pour le gorfou macaroni et le manchot royal. Pour les PCA « bouts » plus court, une plus grande proportion est observable chez le gorfou macaroni que chez le manchot royal.

Pendant ces séquences, l'activité de foraging varie en fonction de la séquence. Plus une séquence sera longue, plus l'activité de foraging sera importante (nombre d'ondulations par plongée) pour les deux espèces. De manière générale, l'activité de foraging est similaire entre les deux espèces (Figure 3.6).

Les phases de transit, descendante et ascendante de la plongée diminuent avec l'augmentation en taille des PCA « bouts ». La vitesse de descente et d'ascension verticale augmente avec la longueur du PCA « bout ». Globalement, ces vitesses sont supérieures chez les manchots royaux par rapport aux gorfous macaronis. Le temps de surface moyen pendant le PCA bout tend à diminuer avec la longueur du PCA bout chez le gorfou macaroni tandis qu'il reste stable chez le manchot royal (Figure 3.6).

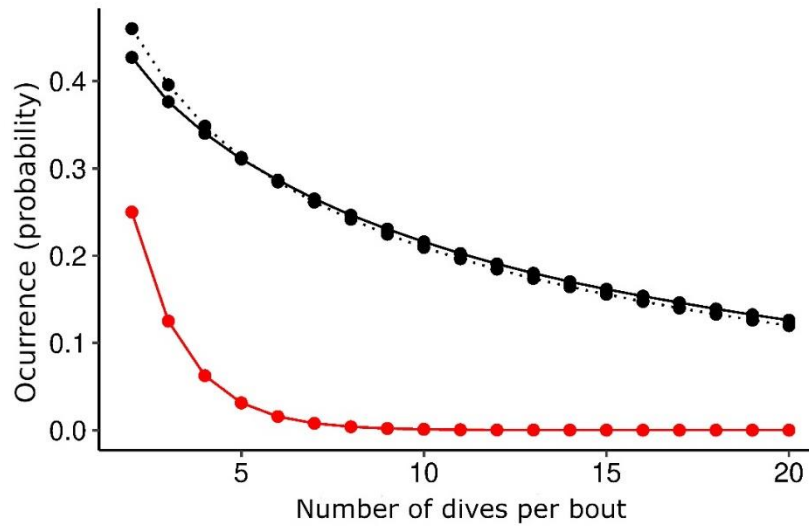


Figure 3.5 : Probabilité théorique d’observer un PCA bout (en rouge) en fonction de sa longueur. Fréquence d’observation des PCA bouts chez le gorfou macaroni (pointillé noir) et chez le manchot royal (trait plein noir) en fonction de sa longueur.

4. Interprétation sur les décisions à fine échelle

A fine échelle, les prédateurs plongeurs ont avantage à prendre des décisions rapidement et ajuster leur comportement de recherche alimentaire en fonction des informations qu’ils ont collectées précédemment.

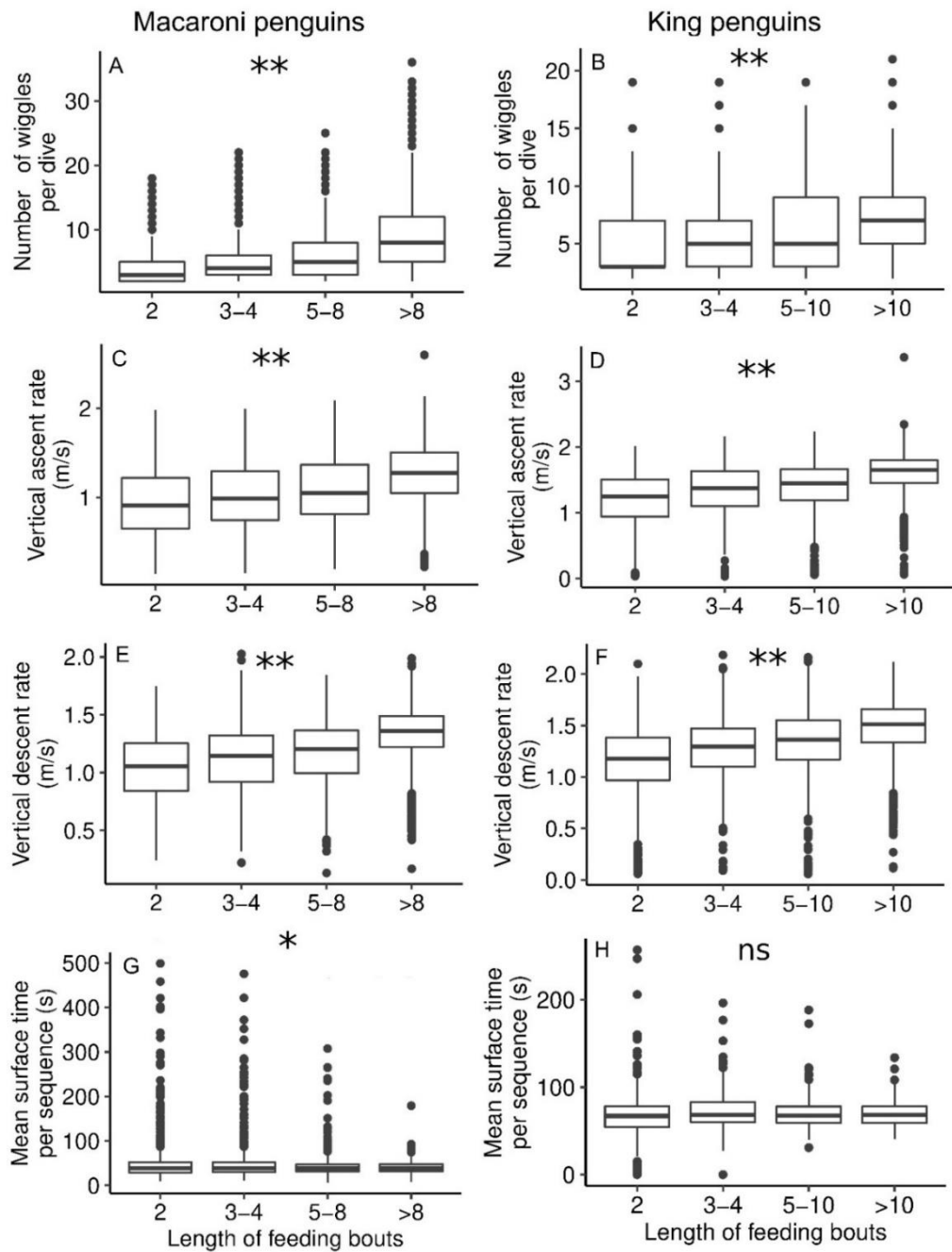


Figure 3.6 : Variation des paramètres de plongées en fonction de la longueur des PCA bouts chez le gorfou macaroni et le manchot royal. « ** » indique une différence significative ($p < 0,05$), « * » indique une tendance significative ($0,05 < p < 0,1$) et « ns » indique qu'il n'y a pas de différence de signification visible ($p > 0,1$) entre le paramètre et la longueur des bouts.

4.1. Modulation de l'activité d'approvisionnement...

4.1.1. ...à l'échelle de la plongée

Ainsi, les manchots augmentent leur effort de plongée s'ils plongent à la même profondeur que la plongée précédente, particulièrement pour les plongées profondes. Les expériences/informations récentes acquises par le prédateur plongeur vont influencer ses décisions immédiates. **Le manchot module ses paramètres de plongée en fonction de l'activité de la plongée précédente. Une fois que les manchots rencontrent une zone favorable, ils replongent à la même profondeur jusqu'à ce que le patch de proies se disperse ou devienne non profitable.** Ce comportement pourrait être comparable à une fidélité provisoire à un site de nourrissage en profondeur, la surface étant considéré comme un lieu central où le manchot doit retourner pour respirer (Houston et McNamara, 1985). Certains oiseaux plongeurs comme le manchot pygmée présentent une fidélité à un site de nourrissage au niveau spatial lorsque la ressource est élevée et délaissent ce site lorsque la ressource devient faible (Carroll et al., 2018).

Dans un environnement hétérogène, la ressource est distribuée en « patches », c'est-à-dire qu'il existe des espaces vides entre deux patches de ressources distinctes. Ainsi la prédiction de la distribution de la ressource est incertaine à fine échelle. **Une stratégie de fidélité à un site de nourrissage en profondeur pourrait augmenter la probabilité de trouver de nouveau de la ressource à la plongée suivante et également éliminer la phase de recherche et donc ainsi augmenter le gain net d'énergie.**

4.1.2. ... à l'échelle du PCA bout

Dans cette étude, le PCA « bout » regroupe les plongées successives PCA. Ces plongées répétées sont généralement associées à des activités de foraging intenses pour de nombreux prédateurs plongeurs, comme chez l'otarie à fourrure antarctique *Arctocephalus gazella* (Boyd, 1996), l'otarie à fourrure de Nouvelle-Zélande *Arctocephalus forsteri* (Harcourt et al., 2002) et le guillemot de Brünnich *Uria lomvia* (Mori et al., 2002). **Dans notre étude, un PCA « bout » plus long est associé à une activité de foraging (nombre d'ondulations par plongée) plus importante pour les deux espèces de**

manchots, suggérant une qualité de patch supérieure lors des PCA « bouts » plus longs. Ainsi le nombre de plongées effectuées lors d'un PCA bout pourrait être un bon indicateur de la richesse et de la profitabilité du patch. **Le prédateur plongeur pourrait tirer profit d'un patch de haute qualité en y effectuant plusieurs plongées successives, jusqu'à ce que le taux d'énergie disponible diminue (Mori, 1998).** La stabilité des proies dans le patch peut permettre aux prédateurs de replonger plusieurs fois sur la même cible. Le patch restera plus ou moins compact et ce, malgré la perturbation extérieure engendrée par le prédateur (Kaartvedt *et al.*, 2012). Des corrélations positives entre la qualité du patch et le temps de résidence des prédateurs dans ce dernier ont été observées chez de nombreux prédateurs plongeurs comme par exemple chez les guillemots de Brünnich et les otaries à fourrure antarctiques (Mori, 1998 ; Mori *et al.*, 2002 ; Mori et Boyd, 2004). D'autres paramètres intrinsèques ou extrinsèques peuvent influencer la longueur du bout en dehors de la qualité du patch, comme des contraintes physiologiques, la satiété ou la diminution de la lumière. Globalement, la décision de rester ou non dans un patch semble être contrôlée par une aire cérébrale particulière (dACC) notamment chez les primates non-humains (Hayden *et al.*, 2011).

4.2. Modulation des temps d'allocation...

Au niveau du cycle de plongée, les manchots alternent entre les phases de transit (trajets entre le site de nourrissage et la surface), la phase en profondeur de nourrissage et une phase en surface pour récupérer de la plongée précédente et préparer la plongée suivante.

4.2.1. ... à l'échelle de la plongée

Le temps passé en surface permet aux prédateurs plongeurs tels que les manchots de régénérer leur stock d'oxygène dans leur organisme pour la plongée suivante. Kramer (1988) a montré que les prédateurs plongeurs équilibrent leur consommation d'oxygène pendant la plongée et leur respiration en surface (et vice-versa). Dans ce chapitre, nous avons montré que les manchots ont passé moins de temps en surface lorsqu'une plongée PCA est précédée par une autre plongée PCA plutôt que par une plongée non-PCA. Ceci est d'autant plus vrai lorsque les manchots plongent à la même profondeur (plongée IDZ).

Initialement, le temps en surface a été considéré uniquement comme servant à récupérer de la plongée précédente (“reactive breathing”) (Le Boeuf *et al.*, 2000). Cependant, ce temps en surface semble avoir deux fonctions, la première en réaction à la plongée précédente et la seconde en anticipation de la plongée suivante (Walton *et al.*, 1998 ; Wilson, 2003 ; Elliott *et al.*, 2008). Cette double fonction a été observée chez de nombreux autres animaux plongeurs (Glen *et al.*, 2001). Les oiseaux plongeurs pourraient ainsi modifier leur volume d’air nécessaire pour atteindre une profondeur connue à la plongée suivante (Sato *et al.*, 2002 ; Wilson, 2003 ; Wilson et Quintana, 2004). Par exemple, le guillemot de Brünnich peut moduler son temps passé en surface en anticipant la plongée suivante (Elliott *et al.*, 2008). Grâce aux informations que l’animal dispose sur la distribution de patches, il peut moduler son temps de surface et anticiper son effort de plongée.

4.2.2. ... à l’échelle du PCA bout

Dans cette étude, le temps passé en surface tend à diminuer avec la longueur du PCA « bout » mais la tendance est moins marquée que lors d’un cycle de plongée. Les longs PCA « bouts » sont associés à un effort de foraging plus importants, ce qui devrait logiquement engendrer un coût énergétique plus important. La diminution et/ou le maintien et non l’augmentation du temps de surface lors des PCA bouts de plus en plus long peut induire la formation de composés délétères pour le prédateur plongeur, comme la formation de lactate (Butler, 2004). Cependant, les animaux plongeurs semblent être capables de repousser leur rétablissement physiologique complet (Ydenberg et Forbes, 1988). Les prédateurs plongeurs peuvent donc repousser leur limite physiologique d’arrêt du bout et ainsi permettre une utilisation plus longue d’un patch profitable en profondeur (Cornick *et al.*, 2006 ; Fahlman *et al.*, 2008). Pour accentuer ce phénomène, la température interne du manchot royal diminue pendant les longs bouts (Handrich *et al.*, 1997). Une telle baisse de température permettrait de diminuer le métabolisme et la demande en oxygène pendant ces bouts (Butler, 2004).

Outre un ajustement du temps de surface lors des PCA bouts, l’allocation des temps de transit s’ajuste également pendant ces périodes intenses de foraging. Les phases ascendantes et descendantes sont utilisées pour les déplacements verticaux et

horizontaux en trois dimensions dans la colonne d'eau (Wilson, 2003). **Dans notre étude, les manchots ont réduit la durée de leurs phases de transit avec la longueur des PCA bouts, et en parallèle avec une augmentation du nombre d'ondulations par plongée, indicateur probable de l'utilisation de patches de haute qualité.** Le fait de réduire le temps de transit quand la qualité du patch augmente a été observé chez d'autres prédateurs plongeurs, comme l'éléphant de mer (Sato, 2004 ; Thums *et al.*, 2013) et les manchots (Hanuise *et al.*, 2013). Tout comme pour le temps en surface, les prédateurs peuvent réduire leur temps de transit afin de maximiser le temps passé dans le patch et ainsi le nombre de PCA. Les phases de transit peuvent être diminuées soit par une augmentation de l'angle de plongée soit par une augmentation de la vitesse de plongée, tous les deux induisant une augmentation de l'énergie dépensée et donc une réduction de la durée de la plongée aérobique. Chez les manchots pygmées, à l'échelle de la plongée, la vitesse verticale de descente ne semble pas être corrélée avec l'effort de foraging (Carroll *et al.*, 2014). Cependant, dans ce chapitre, **nous avons constaté que le temps de transit diminuait avec le nombre de plongées effectuées au sein d'un PCA bout et l'augmentation de l'activité de foraging. Les manchots modulent probablement leur vitesse verticale de descente en réponse avec la taille prévisionnelle du patch en profondeur alors que la vitesse verticale d'ascension pourrait être ajustée en fonction de l'effort de plongée ou du temps passé en profondeur (Hanuise *et al.*, 2013). Ainsi l'ajustement de la vitesse verticale de descente pourrait être un ajustement anticipé alors que la vitesse d'ascension pourrait être un ajustement réactif.** Ainsi, une légère réduction du temps de surface associé à une dépense énergétique accrue pendant les phases de transit pourraient indiquer que les prédateurs plongeurs accordent la priorité à la recherche alimentaire par rapport à la récupération physiologique complète, lorsqu'ils rencontrent une zone de proies profitable. Par conséquent, ils pourraient différer la récupération physiologique jusqu'à ce que la profitabilité des patches diminue, ou que les manchots atteignent la satiété ou leurs limites physiologiques (Ydenberg *et Forbes*, 1988).

4.3. Différence entre les espèces

La différence de comportement entre les différentes proies de manchots, poissons mésopélagiques ou crustacés, affectent le comportement de prospection alimentaire du

gorfou macaroni et du manchot royal lors des évènements de PCA bouts. Dans ce chapitre, nous avons montré que le manchot royal et le gorfou macaroni adoptent des comportements de plongées distincts. Les gorfous macaroni utilisent des profondeurs intermédiaires tandis que le manchot royal utilise des eaux plus profondes lors de leurs prospections alimentaires. Cette profondeur est dépendante de la distribution des proies et des capacités physiologiques des individus. Les crustacés ont une distribution moins profonde que les myctophidés. Les myctophidés sont présents dans les eaux mésopélagiques et épipélagiques (Duhamel *et al.*, 2000 ; Bocher *et al.*, 2001 ; Collins *et al.*, 2008) et peuvent être concentrés entre 50 et 150 m de profondeur, en particulier *K. anderssoni*. *Themisto gaudichaudii* et *Euphausia vallentini*, les crustacés proies majoritaires des gorfous macaroni, forment des patchs très mobiles de fortes densités et à la biomasse importante (Bost *et al.*, 1994 ; Bocher *et al.*, 2001). C'est pourquoi ces crustacés sont plus susceptibles de se disperser lors d'une attaque de prédateurs en comparaison aux myctophidés. Cette différence de comportement pourrait contraindre la durée des PCA bouts des gorfous macaronis. Les poissons mésopélagiques sont regroupés en patchs relativement stables aux perturbations extérieures (Kartvedt *et al.*, 2012). Ce comportement léthargique des myctophidés pendant la journée pourrait permettre aux prédateurs plongeurs de cibler le même patch à plusieurs reprises, notamment lors des PCA bouts (Catul *et al.*, 2011).

Les performances de plongée sont liées à la masse corporelle de l'animal (Watanuki et Burger, 1999 ; Ponganis et Kooyman, 2000 ; Halsey *et al.*, 2006). En général, les espèces les plus grandes ont des capacités de plongées plus importantes. Elles peuvent plonger plus longtemps et plus profondément. Les réserves d'oxygène sont liées de manière isométrique à la masse corporelle, tandis que la consommation d'oxygène lors de la plongée varie de manière allométrique avec un exposant < 1 (Kooyman, 1989 ; Halsey *et al.*, 2006). C'est pourquoi les capacités de plongée du manchot royal, plus lourd, sont bien plus importantes que celles du gorfou macaroni, plus léger. La limite de plongée aérobie cADL (calculated aerobic dive limits) a été calculée en divisant les réserves d'oxygène utilisables par le prédateur plongeur par une estimation du taux de consommation d'oxygène pendant la plongée, qui correspond à 242 s pour le manchot royal et 130 s pour le gorfou macaroni (Culik *et al.*, 1996 ; Green, 2003). Malgré les contraintes physiologiques

différentes des gorfous macaronis et des manchots royaux, leurs ajustements comportementaux lors des plongées de prospections alimentaires sont similaires. Il serait donc intéressant d'étudier si de tels ajustements existent chez d'autres prédateurs plongeurs d'autres guildes, que ce soient des oiseaux ou des mammifères marins.

Chapitre 4 – Comportements alimentaires des manchots à l'échelle de la séquence



1. Contexte et problématique	67
2. Méthodes	67
3. Ajustements comportementaux au sein d'un « bout ».....	68
4. Interprétation de l'ajustement du comportement alimentaire à l'échelle de la séquence	71

1. Contexte et problématique

Nous avons vu dans le chapitre précédent que les manchots ajustent leur comportement alimentaire à fine échelle, à la fois à l'échelle du cycle de plongée mais aussi à l'échelle de la séquence. Dans ce chapitre, l'analyse a été centrée au niveau de la séquence de tentative de capture de proies (« PCA bout ») et de la séquence de plongées entière (« bout ») en fonction de distribution des patchs de poissons. **Dans un environnement où la distribution de la ressource est hétérogène, de nombreux taxons réalisent séquences de « bouts » comportementaux, c'est-à-dire des nombreuses plongées répétées dans un intervalle de temps plus ou moins restreint**, comme chez les oiseaux marins (Mori *et al.*, 2002), les pinnipèdes (Boyd, 1996 ; Austin *et al.*, 2006 ; Ferraro *et al.*, 2017) et les cétacés (Sommerfeld *et al.*, 2015). Les « bouts » sont généralement associés à une haute activité d'approvisionnement alimentaire et pourraient être une réponse aux variations spatio-temporelles de la disponibilité des proies (Boyd, 1996 ; Guinet *et al.*, 2001). Cependant, **peu d'études ont encore comparé directement le comportement de plongée lors de ces bouts avec la distribution réelle des proies**. Dans ce contexte, nous avons fait les hypothèses suivantes : (i) les manchots plongent régulièrement et de manière assez déterminée lors de ces bouts, (ii) l'unité fonctionnelle de foraging intense lors des bouts est associée à la séquence de tentative de capture de proie (PCA bout).

2. Méthodes

Dans le cadre de cette étude, sept manchots royaux ont été suivis via des enregistreurs de plongées et des balises ARGOS (n=6) ou des balises GPS (n=1). Afin d'uniformiser la précision des données spatiales, les données issues du GPS ont été dégradées pour être comparables à la fréquence d'acquisition de celle des balises ARGOS. Les bouts ont été définis selon Halsey *et al.* (2007). Ce sont des plongées profondes successives (minimum trois plongées) séparées par moins de 15 minutes d'intervalle. La position spatiale de chaque plongée a été interpolée via les données GPS ou ARGOS disponibles. Au sein de chaque bout, des PCA bouts ont été définis (voir chapitre précédent).

Parallèlement, la campagne acoustique en mer a permis de connaître la distribution des patchs de poissons (Béhagle *et al.*, 2017). Ces patchs ont été définis via l'intensité de leur

signal acoustique ainsi que par leur forme ponctuelle (plus de détails en Annexe 2). L'estimation de la longueur des patchs est soumise à une importante incertitude du fait de l'effet de cône du signal acoustique. Le signal acoustique est émis en forme de cône. Plus la profondeur est importante, plus l'incertitude autour de la taille du patch est grande. Ainsi, deux mesures de longueur sont appliquées pour un même patch : une longueur minimale et une longueur maximale.

La distance « intra et inter-bout » a été calculée en prenant en compte la distance parcourue pendant chaque plongée et entre chaque plongée. La répétabilité a été calculée pour plusieurs paramètres des bouts, la fréquence de plongées profondes et la fréquence de plongées de surface.

3. Ajustements comportementaux au sein d'un « bout »

En 2014, les manchots se sont déplacés dans les eaux océaniques au large de Kerguelen à environ 300 km de la colonie. Ils ont nagé sur une distance horizontale de 700 km pendant 9 jours en moyenne. Pendant leur voyage, les manchots ont réalisé entre un et 6 « bouts » par jour, représentant jusqu'à 80 % du temps total de plongée journalier.

Les caractéristiques de plongées lors des bouts ont montré une répétabilité du comportement. Par exemple, pendant les bouts, les fréquences de plongées profondes et de surface possèdent un indice de répétabilité de 0,26 ($P = 7,98e^{-08}$) et de 0,22 ($P = 2,26e^{-07}$), respectivement. D'un point de vue théorique, cette valeur peut varier de 0 à 1, 1 correspondant à un comportement hautement répétable. La répétabilité du comportement est estimée grâce à la *p-value*. Nous avons considéré un seuil de 0,05 pour déterminer si le comportement mesuré était répétable.

Tableau 4.1 : Paramètres de plongées à l'intérieur d'un bout et entre deux bouts successifs.

	À l'intérieur d'une séquence	Entre deux séquences
% du temps par jour	46.1 ± 1.9	10.0 ± 1.9
Nombre de séquence par jour	2.0 ± 0.1	1.9 ± 0.2
% de plongées profondes par séquence	78.4 ± 1.9	4.4 ± 1.5
% de PCA bouts par séquence	57.5 ± 2.1	-

Chaque bout contient entre trois et 216 plongées profondes ($60,9 \pm 4,1$ plongées). Ces dernières représentent la plus grande part des plongées de bouts et presque 60 % de ces plongées appartiennent à des PCA bouts (Tableau 4.1). Les bouts ont été effectués sur une distance de $16,3 \pm 1,0$ km (min: 0,2 km; max: 65,6 km) et entre 20,5 min et 17,2 h ($5,7 \pm 0,4$ h) (Figure 4.1).

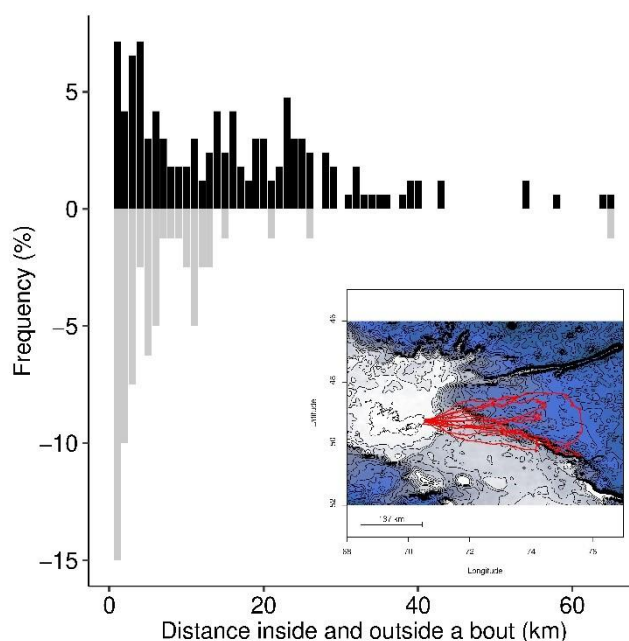


Figure 4.1 : Distance horizontale parcourue par les manchots à l'intérieur d'un bout (noir, n=168) ou entre deux bouts successifs (gris, n=82) en km. Les manchots royaux (en rouge) se déplacent au large à l'est de Kerguelen près de la bordure du plateau de Kerguelen (les nuances de bleus montrent les différentes bathymétries).

Dans la gamme de profondeur de plongées des manchots, la densité de patchs de poissons au large de Kerguelen est de $0,64 \pm 0,31$ par km. Cette densité est similaire à celle des PCA bouts réalisée par les manchots ($0,68 \pm 0,04$ par km) (Figure 4.2). Cependant, la distance séparant deux PCA bouts successifs est significativement différente de la distance minimale et maximale séparant deux patchs de poissons (Figure 4.3). Les PCA bouts sont séparés en moyenne de 1123 ± 31 m, tandis que les patchs sont séparés d'une distance minimale de 617 ± 28 m.

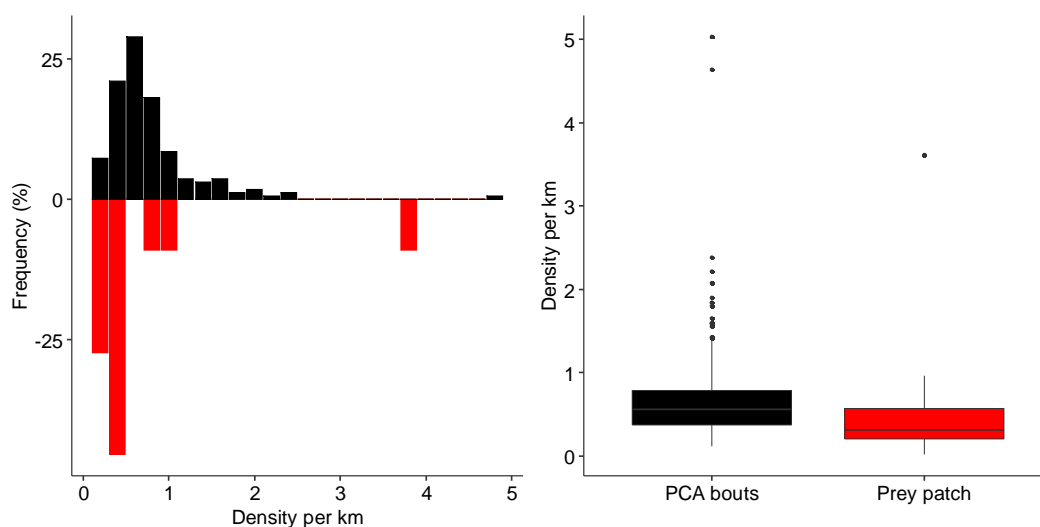


Figure 4.2 : Distance séparant deux PCA bouts successifs et deux patchs de poissons successifs (en mètre).

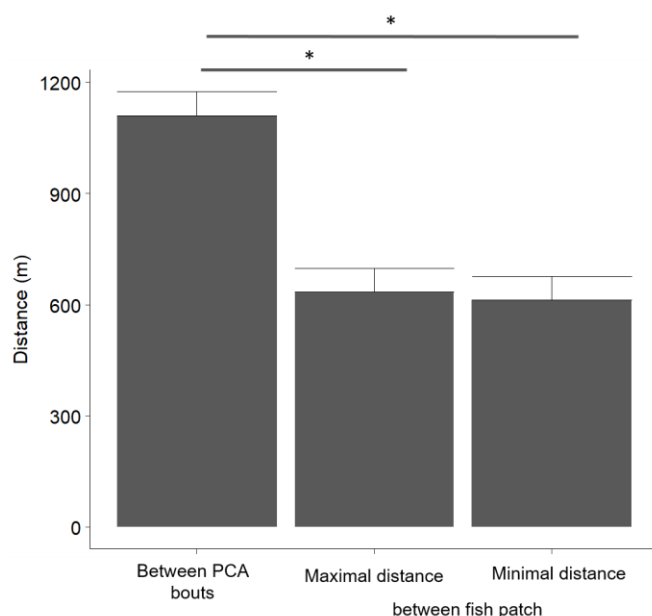


Figure 4.3 : Densité de patchs de poissons par km (rouge) vs densité de PCA bouts par km effectués par les manchots.

Entre deux PCA bouts, les plongées sont partagées entre des plongées profondes sans tentative de capture de proie et des plongées de surface à moindre profondeur de $41,4 \pm 2,3$ %.

Entre deux « bouts », les manchots réalisent majoritairement des plongées de sub-surface et se déplacent environ de $5,6 \pm 0,7$ km (Figure 4.1). Ces périodes inter-bouts sont minoritaires dans l'allocation du temps journalier des manchots (Tableau 4.1).

4. Interprétation de l'ajustement du comportement alimentaire à l'échelle de la séquence

4.1. Les « bouts » : comportement répétable dans un environnement hétérogène

L'enchaînement de plongées en « bout » est une caractéristique commune à de nombreuses espèces de prédateurs plongeurs : pinnipèdes, oiseaux, tortues. Dans les milieux hétérogènes, la répétabilité du comportement alimentaire de prédateurs marins est souvent observée. Afin de palier la variabilité de la distribution des proies, on peut faire l'hypothèse que les prédateurs ciblent des zones préférentielles grâce à leurs expériences passées. A fine échelle, la stochasticité du comportement alimentaire augmente avec la complexité de l'environnement et son hétérogénéité (Meyer, 2016). **Dans un environnement hétérogène, la distribution de la ressource est difficilement prévisible pour les prédateurs d'où l'importance d'avoir un comportement flexible (Sommerfeld et al., 2015). Nous avons pu mettre en évidence cette flexibilité comportementale face à la variabilité de la ressource chez le manchot royal lors du chapitre précédent. Dans ce chapitre, la répétabilité du comportement de plongée au sein des bouts est effective.** Cependant le coefficient reste relativement modéré et admet de la flexibilité du comportement de plongée.

La densité de patches de poissons présente au large de Kerguelen est largement supérieure à celle que l'on peut trouver dans d'autres sites de nourrissage comme au large de la Géorgie du Sud (Hulley et al., 2011). Cette abondance de patches permet aux prédateurs de trouver régulièrement de la nourriture et ainsi d'effectuer de longs bouts.

4.2. Les « bouts » : une séquence comportementale spécialisée dans la recherche alimentaire

L'adaptation du comportement des prédateurs à la distribution des proies est connue pour être une contrainte importante du comportement de plongée. Les bouts de plongées sont régulièrement associés à un comportement intense de prospection alimentaire (Boyd, 1996 ; Harcourt *et al.*, 2002 ; Ropert-Coudert *et al.*, 2004). Les travaux de Mori (1998) suggèrent que la longueur du « bout » est liée à la qualité du patch que le prédateur exploite. Chez de nombreuses espèces, un « bout » est supposé être associé à l'exploitation d'un patch, comme chez les pinnipèdes (Boyd, 1996 ; Mori et Boyd, 2004) ou les oiseaux marins (Weimerskirch *et al.*, 2007). **Dans notre étude, un « bout » a été beaucoup plus long que la taille des patches rencontrés, suggérant que le bout entier ne reflète pas l'exploitation d'un unique patch mais de plusieurs patches successifs. Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence les structures de PCA bouts qui représentent une séquence de plongées successives avec tentative de capture de proies. Dans ce chapitre, la densité de PCA « bouts » par km est similaire à la densité de patches de poissons par km, suggérant une exploitation d'un patch non pas à l'échelle du bout entier mais à l'échelle du PCA « bout ». Dans le cas des manchots royaux, un « bout » serait donc séparé entre plusieurs phases : des phases de haute intensité de prospections alimentaires (PCA « bouts ») et d'autres de moindres intensités caractérisées par des plongées plus en surface.**

Contrairement à certains pinnipèdes, les plongées profondes chez le manchot royal durant un PCA « bout » n'ont qu'une seule fonction : la prospection alimentaire. Chez les éléphants de mer ou chez les phoques communs, les plongées profondes à l'intérieur des bouts peuvent être associées à la fois à la prospection alimentaire mais également à des périodes de repos en profondeur (Crocker *et al.*, 1997). Dans le cas de ces espèces, la distinction entre le comportement de prospection alimentaire et de repos est moins nette que chez les oiseaux plongeurs (Boyd, 1996).

La plupart du temps, lors de l'étude des bouts, le lien entre la longueur des bouts et la distribution des proies n'est qu'hypothétique à travers les différents indicateurs de prospection alimentaire. Dans cette étude, l'utilisation de l'acoustique active nous offre

des informations sur la distribution effective des patches de poissons dans la même gamme spatio-temporelle que celle utilisée par les manchots.

La différence statistique entre la distance parcourue entre deux PCA bouts et la distance séparant deux « patches » peut être due à une différence de résolution spatiale entre les deux entités. Les localisations spatiales des PCA bouts ont été interpolées via les balises ARGOS ou GPS. Cependant, ces balises ont une fréquence d'échantillonnage seulement d'un point toutes les heures, contrairement à la position des patches qui est connue via la position du bateau qui est enregistrée en continue. Malgré cela, **la distance parcourue entre deux PCA « bouts » et la distance moyenne entre les « patches » est du même ordre de grandeur, renforçant l'hypothèse que, pour les manchots royaux, l'unité de prospection alimentaire de haute intensité n'est pas le bout entier mais le PCA bout.**

Outre les PCA « bouts », le « bout de plongée » est entrecoupé également de séquences courtes de plongées plus en surface. Ces phases de moindres intensités pourraient avoir plusieurs intérêts pour le manchot royal. Pendant un PCA « bout », les manchots augmentent leur dépense énergétique sans augmenter leur temps de récupération en surface entre deux plongées profondes. En surface, la vitesse de récupération des stocks d'O₂ est plus rapide que la vitesse d'élimination du CO₂ stocké pendant la plongée (Purdy, 2019). Ainsi, même si le stock d'oxygène est suffisant pour une plongée en profondeur, le CO₂ pourrait s'accumuler dans le corps de l'animal pendant un PCA « bout ». Lorsqu'ils rencontrent une zone favorable, les prédateurs plongeurs pourraient donc retarder sa récupération physiologique complète (Ydenberg et Clark, 1989). Les plongées de sub-surface pourraient donc servir à l'élimination des déchets métaboliques et du CO₂ accumulés pendant les PCA bouts (Kooyman *et al.*, 1992 ; Butler, 2004).

Pendant les plongées profondes, la digestion des proies capturées est largement ralentie par la vasoconstriction des vaisseaux sanguins (Rosen *et al.*, 2015). Cette digestion est donc reportée à des moments de moindre intensité de plongées comme probablement entre deux PCA « bouts » successifs ou durant la nuit (Handrich, communication personnelle). Lors de certaines plongées peu profondes, des baisses moins importantes de la fréquence cardiaque ont été enregistrée chez le lion de Steller et le phoque commun.

Ces plongées courtes peu profondes pourraient favoriser la digestion (Sparling *et al.*, 2007).

Les plongées peu profondes pourraient également servir à un déplacement horizontal afin de trouver un autre patch de nourriture, lorsque celui précédemment utilisé n'est plus exploitable. Plonger pour se déplacer en sub-surface pourrait avoir plusieurs avantages par rapport aux déplacements en surface. La houle forme en surface une zone de turbulence qui pourrait être couteuse en énergie pour les manchots lors de leurs déplacements (Arduin *et Jenkins*, 2006 ; Huang *et Qiao*, 2010). Plonger en dessous de cette zone pourrait permettre de limiter l'impact négatif de la houle sur ces mouvements. D'autres études comportementales sur différentes guildes de prédateurs plongeurs sont nécessaires pour tester ces hypothèses.

Chapitre 5 – Comportements alimentaires des manchots à méso-échelle



1. Contexte et problématique	77
2. Méthodes	78
3. Régime alimentaire et proies disponibles	79
4. Ajustement spatial de l'approvisionnement	80
5. Ajustement en profondeur de l'approvisionnement	83
6. Interprétation de l'ajustement du comportement alimentaire du manchot royal à large échelle	86

Les résultats présentés dans ce chapitre sont disponibles en version détaillée en Annexe 2 : Tessier et *al.*, in revision, *Foraging decision of marine predators : availability or density of prey?* Journal of marine Science

1. Contexte et problématique

Dans les chapitres précédents, **nous avons mis en évidence que les manchots ajustent et modulent leur comportement alimentaire à fine échelle en fonction de la qualité du patch et de la distribution spatiale des ressources.** À l'échelle de la zone entière prospectée, le milieu océanique est largement structuré spatialement et en profondeur par des processus physico-chimiques malgré une apparente homogénéité (Park et *al.*, 1998, 2014). Cette structuration de l'espace influence la distribution de la ressource disponible pour les prédateurs plongeurs. **Déterminer comment les prédateurs explorent et utilisent de tels milieux reste encore une question cruciale dans l'étude du comportement d'approvisionnement alimentaire en milieu océanique.** Peu d'études ont pour l'instant étudié en temps réel et en milieu naturel la relation existant entre le comportement de plongée des prédateurs et la distribution de leurs proies.

À l'est de l'archipel de Kerguelen, de nombreuses masses d'eau se rencontrent, ce qui en fait une région hydrodynamique complexe. A méso-échelle, les zones frontales, les tourbillons et les « gyres » sont connus pour être des zones océaniques hautement productives et particulièrement attractives pour les prédateurs supérieurs (Bost et *al.*, 2009). **Déterminer comment les prédateurs plongeurs exploitent les ressources est un enjeu crucial dans la compréhension de leurs stratégies d'alimentation, et dans l'évaluation de leur capacité de bio-indication.**

Dans ce chapitre, nous avons étudié comment des prédateurs plongeurs comme les manchots royaux répondaient à la variabilité de distribution des proies à la fois horizontalement mais aussi verticalement dans le but de savoir quel facteur relatif à l'abondance et à l'accessibilité de la ressource alimentaire était le plus déterminant. Pour cela, les données de la campagne MYCTO ont été utilisées ainsi que le suivi simultané des prédateurs plongeurs. Nous avons fait l'hypothèse que (i) les manchots royaux ciblaient la zone spatiale avec la biomasse de poissons la plus importante et (ii) à

l'échelle verticale, que les manchots royaux ciblaient soit la profondeur avec la plus grande densité de patchs soit celle avec la biomasse la plus élevée ou celle la plus accessible.

2. Méthodes

Dans ce chapitre, nous avons comparé le comportement de plongée de manchots royaux équipés en 2014 avec le comportement de ceux équipés entre 1998 et 2017 (en excluant 2014). Au total, 100 manchots ont été suivis pendant leur période de reproduction. En parallèle, en 2014, le *Marion Dufresne II* a réalisé un relevé acoustique en continu ainsi que des chalutages pélagiques ponctuels. Suite aux relevés acoustiques, le signal émis par les organismes possédant une vessie natatoire a été séparé des autres et des patchs ont été définis en fonction de l'intensité du signal acoustique émis et de sa forme (ponctuelle) (Béhagle *et al.*, 2017).

Deux zones distinctes et non-chevauchantes ont été définies dans ce chapitre : la zone au sud du Front Polaire en dehors de la langue d'eau froide (appelé ci-après SPF) et la langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique (appelé ci-après CT) (Charrassin *et al.*, 2008 ; Park *et al.*, 2014) (Figure 5.1). Le Front Polaire a été défini grâce à sa hauteur d'eau comme cela a été considéré dans la mer de Scotia (Venables *et al.*, 2012). La langue d'eau froide a été définie quant à elle par sa température en profondeur (1,5°C à 150 m de profondeur) (Park *et al.*, 2014).

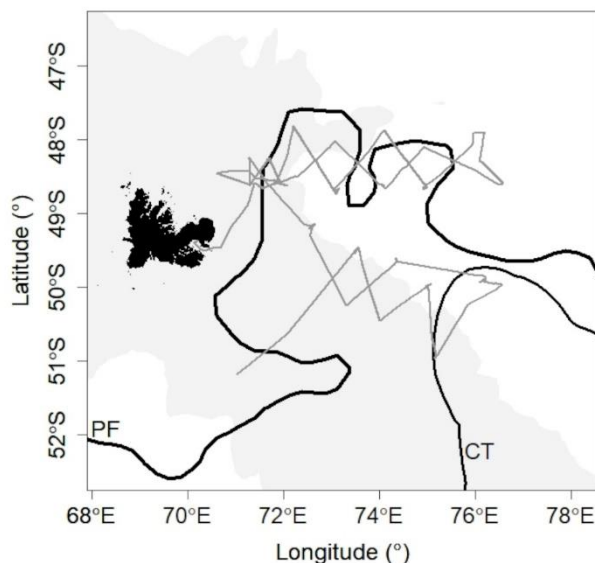


Figure 5.1 : Carte représentant le trajet du *Marion Dufresne II* (gris) et la position des différentes zones utilisées (PF : Front Polaire ; CT : langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique) au large de l'archipel de Kerguelen.

3. Régime alimentaire et proies disponibles

Tableau 5.1 : Comparaison entre le régime alimentaire des manchots royaux (contenus stomacaux) et le chalutage pélagique réalisé au large de Kerguelen.

	Trawls				King penguins				Equality of proportion test on numbers	
	FO		Number		FO		Number		χ^2	p
	n	%	n	%	n	%	n	%		
Microstomatidae										
<i>Bathylagus tenuis</i>	5	38.5	35	2.54						
Stomiidae										
<i>Stomias boa/gracilis</i>	8	61.5	25	1.81						
Paralepididae										
<i>Arctozenus risso</i>					2	9.1	2	0.09		
<i>Magnisudis prionosa</i>					12	54.5	17	0.76		
<i>Notolepis coatsi</i>	2	15.4	2	0.14	4	18.2	4	0.18	1.02e ⁻²⁹	ns
Myctophidae										
<i>Electrona antarctica</i>	12	92.3	329	23.84						
<i>Electrona carlsbergi</i>	2	15.4	3	0.22	8	36.4	27	1.20	8.95	**
<i>Electrona subaspera</i>					4	18.2	4	0.18		
<i>Gymnoscopelus bolini</i>	1	7.7	1	0.07						
<i>Gymnoscopelus braueri</i>	12	92.3	302	21.88						
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	1	7.7	4	0.29						
<i>Gymnoscopelus piabilis</i>					2	9.1	3	0.13		
<i>Krefflichthys anderssoni</i>	6	46.2	329	23.84	22	100.0	2162	96.35	2087.00	***
<i>Protomyctophum andriashevi</i>	1	7.7	1	0.07						
<i>Protomyctophum bolini</i>	10	76.9	30	2.17	1	4.5	1	0.04	43.21	***
<i>Protomyctophum choriodon</i>	1	7.7	1	0.07	6	27.3	8	0.36	1.75	ns
<i>Protomyctophum tenisoni</i>	4	30.8	110	7.97	1	4.5	1	0.04	178.16	***
<i>Protomyctophum sp.</i>					1	4.5	3	0.13		
Muraenolepididae										
<i>Muraenolepis marmoratus</i> (pelagic phase)	9	69.2	199	14.42						
Gempylidae										
<i>Paradiplospinus gracilis</i>	3	23.1	3	0.22	7	31.8	11	0.49	1.02	ns
Other fish (6 species)	5	38.5	6	0.43	1	4.5	1	0.04	4.88	*
Total	13		1380	100.00	22		2244	100.00		

Dans le chapitre 2, nous avons identifié le régime alimentaire des manchots royaux et les poissons disponibles au large de Kerguelen à partir des analyses réalisées au laboratoire. Ces manchots consomment majoritairement des poissons de la famille des myctophidés et une espèce en particulier, *Krefflichthys anderssoni*. Les individus échantillonnés dans les contenus stomacaux mesurent en moyenne $44,4 \pm 0,2$ mm (intervalle : 30,6 – 57,1 mm, n=563).

Pour les poissons échantillonnés par le chalutage pélagique, les myctophidés représentent la famille de poissons majoritaire avec *Electrona antarctica* (23,8 %), *Krefflichthys anderssoni* (23,8 %) et *Gymnoscopelus braueri* (21,9 %), et, s'ajoute aux myctophidés, la phase pélagique de *Muraenolepis marmoratus* (14,4 %) (Tableau 5.1). Les individus de *K. anderssoni* échantillonnés mesurent environ $43,0 \pm 0,4$ mm (31,7-60,2 mm, n=329).

Les manchots royaux ne consomment pas l'ensemble des espèces de poissons présentes au large de Kerguelen mais se concentrent sur *K. anderssoni* qui est une des espèces majoritaires dans ces eaux pélagiques. Certaines espèces étaient absentes des contenus stomacaux des manchots malgré leur apparente prépondérance dans les eaux pélagiques, comme *E. antarctica* et *G. braueri*. **À contrario, *K. anderssoni* a été retrouvé dans des proportions plus importantes dans le régime alimentaire des manchots que dans les chaluts.** Dans les deux méthodes d'échantillonnage, les individus de *K. anderssoni* présentent la même gamme de taille malgré une distribution différente. **Bien qu'il existe des différences notables entre le chalut pélagique et le régime alimentaire du manchot royal, celui-ci se nourrit d'une des ressources principales de poissons mésopélagiques échantillonnée au large de Kerguelen.**

4. Ajustement spatial de l'approvisionnement

4.1. Déplacement des manchots

Pendant leur période de reproduction, les manchots royaux se déplacent majoritairement dans les eaux océaniques au sud-est de Kerguelen, vers le bord du plateau, en dehors de quelques trajets à destination du sud (Figure 5.2). Ils traversent deux régions

océanographiques au sud du front polaire : la zone à l'intérieure de la langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique (CT) et celle en dehors (SPF) (plus de précisions sur les différentes zones en Annexe 2).

Tableau 5.2 : Paramètres de voyage en mer des manchots royaux en 2014 et les autres années (moyenne \pm se) (*: différence statistique entre l'année 2014 et les autres années). SPF : sud du Front Polaire, CT : langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique.

Year	Number of years	Number of birds	Number of trips	Minimal distance travelled (km)	Time spent at sea (days)	Time spent in the SPF (%)	Time spent in the CT (%)	Maximal distance to the colony (km)
2014	1	17	17	899 \pm 74	14.2 \pm 1.2	60.3 \pm 6.7	13.4 \pm 5.1	352 \pm 24
Other years	12	83	83	687 \pm 61 *	8.8 \pm 0.7 *	39.5 \pm 8.1 *	8.1 \pm 2.1	286 \pm 16 *
Global	13	100	100	716 \pm 53	9.4 \pm 0.6	43.2 \pm 3.7	9.0 \pm 1.9	297 \pm 14

Globalement, entre 1998 et 2017, les manchots royaux se sont éloignés à une distance d'environ 300 km de la colonie et ont parcouru une distance horizontale de 700 km sur une durée de 9 jours (Tableau 5.2). Pendant leur voyage, ils ont exploré largement la zone SPF (48 %) et CT (10 %), à l'exception de quelques années où le Front Polaire a été plus éloigné de la colonie (2009, 2016 et 2017).

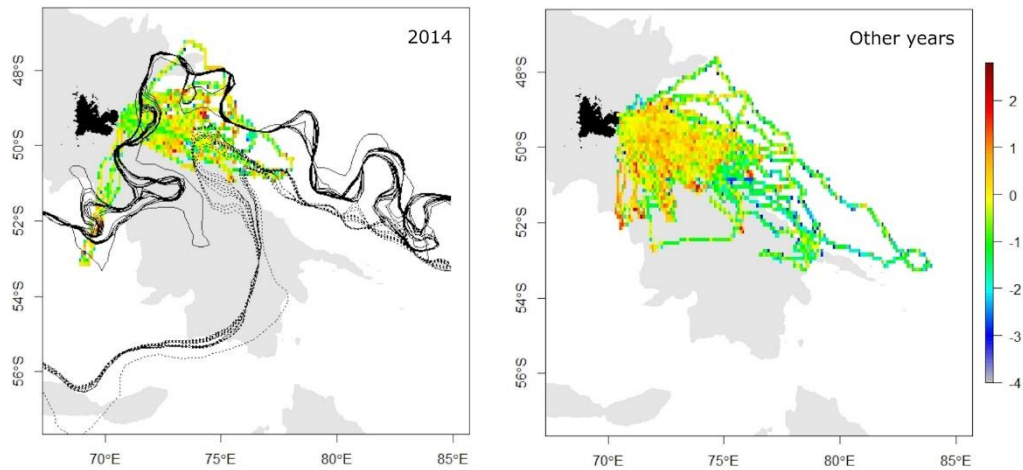


Figure 5.2 : Temps passé par secteur (taille cellule : 0,1° x 0,1°, échelle logarithmique du pourcentage du temps passé par secteur par trajet) par les manchots reproducteurs équipés à Kerguelen. Le Front Polaire est représenté en trait plein, alors que la langue d'eau froide est représentée en pointillé. La bathymétrie <2000 m est représentée par la zone grise (limite du plateau de Kerguelen).

Au cours de l'année de la campagne MYCTO de 2014, le comportement des manchots a été différent des autres années. Les manchots se sont éloignés davantage de la colonie (environ 350 km), ont parcouru plus de distance horizontale (environ 900 km) et ont effectué des trajets plus longs (environ 14 jours). L'allocation du temps passé dans chaque zone a été supérieure, surtout pour le SPF (60 %). En 2016 et 2017, le Front Polaire s'est éloigné de la colonie passant en moyenne de 76 ± 2 km à 250 ± 25 km. Si le comportement des manchots est comparé à celui des autres années en excluant ces deux années particulières, aucune différence significative n'est décelable dans l'allocation du temps passé dans chaque zone.

5. Ajustement en profondeur de l'approvisionnement

5.1. Comportement des manchots dans la colonne d'eau

Entre 2008 et 2017, les **38 manchots équipés** ont exploré la colonne d'eau entre la surface et 264 m de profondeur. Pendant la journée, le temps passé en profondeur est distribué majoritairement entre deux zones de profondeur : près de la surface (0-10 m; SPF: $48,6 \pm 2,0$ % et CT: $47,5 \pm 2,9$ %) et en profondeur (50 -160 m; SPF: $40,2 \pm 2,0$ % and CT: $40,2 \pm 3,2$ %).

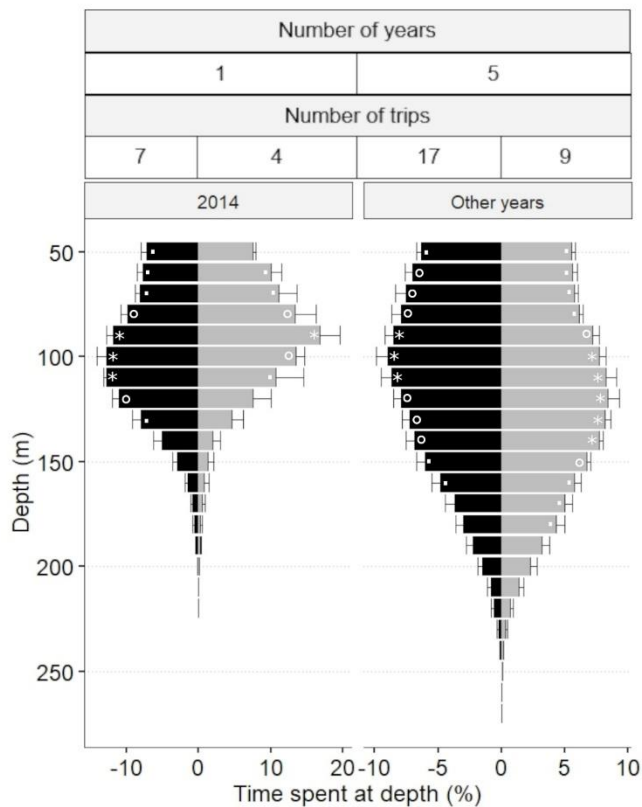


Figure 5.3 : Temps passé en profondeur par les manchots au sud du Front Polaire (SPF, en noir) et dans la langue d'eau froide (CT, en gris) en 2014 et pendant les autres années. Les profondeurs ont été classées en fonction de leur pourcentage d'utilisation de la colonne d'eau par les manchots : ' ' entre 50 et 75 %; 'o' entre 75 et 90 %; '*'' ≥ 90 % du temps passé en profondeur.

En excluant 2014, les manchots ont ciblé en profondeur les couches entre 60 et 150 m pour le SPF et entre 90 et 160 m pour la CT. Ils ont concentré leur effort de plongée particulièrement entre 90 et 120 m pour le SPF et entre 100 et 150 m pour la CT (Figure 5.3).

En 2014, les manchots ont ciblé la gamme de profondeur entre 80 et 130 m pour le SPF et entre 70 et 120 m pour la CT. Leur effort de plongée a été particulièrement relevé entre 100 et 120 m pour le SPF et entre 90 et 110 pour la CT. L'effort de plongée a été similaire entre 2014 et les autres années (SPF : $105,2 \pm 3,5$ m vs $110,1 \pm 4,9$ m ; CT : $97,0 \pm 4,0$ m vs $110,0 \pm 7,5$ m) (Figure 5.3).

5.2. Concordance avec la distribution des proies

Un total de 980 patchs de poissons a été enregistré dans la gamme de profondeur de plongées des manchots royaux pendant la journée. La moyenne de la biomasse intégrée de poissons est supérieure dans la SPF par rapport à la CT. De plus, **la distribution des patchs de poissons n'est pas uniforme en profondeur. Les patchs de poissons présentent une distribution tri-modale en profondeur dans le SPF, alors que dans la CT la distribution en profondeur est bimodale et dissymétrique** (Figure 5.4).

Comparaison dans la zone au sud du Front Polaire (SPF)

Les « patchs » de poissons ont été majoritairement concentrés autour de 156 ± 14 m et représentent 45 % des patchs de poissons présents entre 50 et 230 m. Deux pics minoritaires sont présents, le premier autour de 89 ± 18 m et le second autour de 206 ± 13 . Ils ont représenté respectivement 33 % et 22 % des « patchs » de poissons présents entre 50 et 230 m.

Le comportement de plongée des manchots a été centré autour d'une seule profondeur (105 ± 31 m). La gamme de profondeur utilisée par les manchots recouvre les pics de distribution des patchs de poissons. **Un total de 72 % du temps de plongée de chasse du manchot royal est compris dans les 95 % du pic de « patchs » de poissons le plus en surface.** Une proportion mineure du temps passé en profondeur a été allouée aux deux autres pics de patchs de poissons les plus profonds (respectivement 22 % et 1 % pour les deuxième et troisième pics).

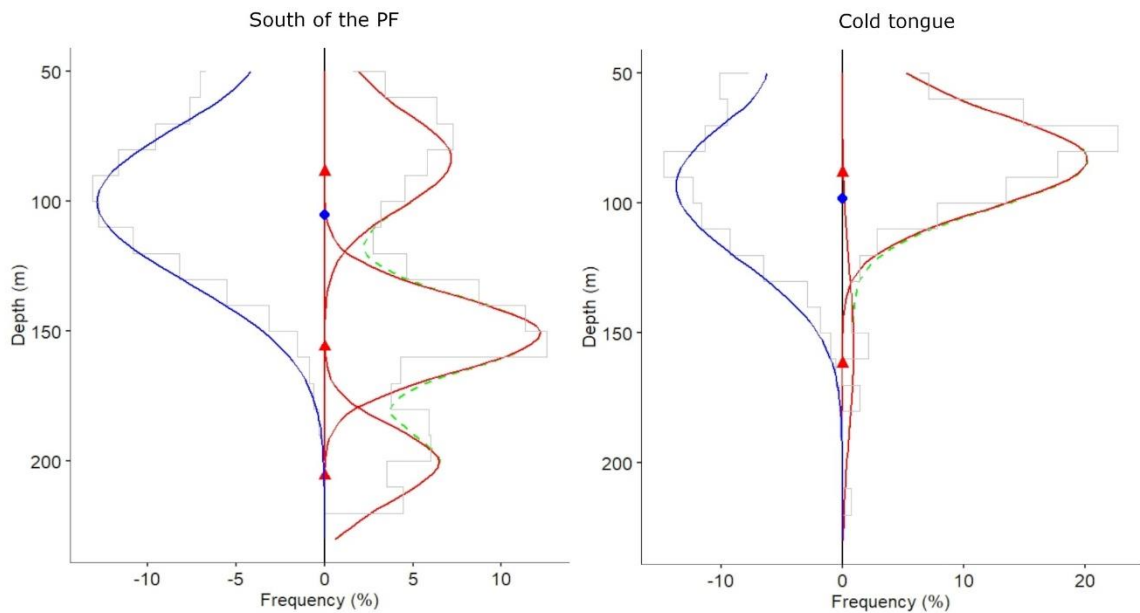


Figure 5.4 : Comparaison de la distribution des patch d'organismes à vessie natatoire gazeuse (en rouge, à droite) et de la distribution du temps passé en profondeur par les manchots (en bleu, à gauche) au sud du Front Polaire en dehors de la langue d'eau froide (SPF) et à l'intérieur de la langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique en 2014. Les pointillés verts représentent la distribution globale des patches. Les lignes rouges représentent les multiples distributions normales des patches en profondeur. Les lignes bleues représentent la distribution normale du temps passé en profondeur par les manchots. Les triangles représentent la profondeur moyenne des distributions normales respectives des patches. Les cercles représentent la profondeur moyenne des distributions normales du temps passé en profondeur par les manchots.

Comparaison dans la zone de la langue d'eau froide (CT)

Dans la CT, les manchots ont concentré leur effort autour d'une couche moins profonde que dans la SPF (98 ± 29 m). Dans cette zone, les patches de poissons sont majoritairement concentrés autour d'une profondeur. **Les manchots utilisent majoritairement ce pic de poissons, avec 79 % de leur temps passé en profondeur qui est alloué au 95 % du pic de patches le plus en surface dans cette zone.**

Dans les deux zones, la biomasse des patches de poissons est similaire pour le pic de patches de poissons le plus en surface ($243 \pm 44 \text{ m}^2 \cdot \text{nmi}^{-2}$ pour la SPF et $171 \pm 31 \text{ m}^2 \cdot \text{nmi}^{-2}$ pour la CT).

6. Interprétation de l'ajustement du comportement alimentaire du manchot royal à large échelle

La campagne océanographique MYCTO nous a fourni une occasion unique de comparer les données du comportement alimentaire des manchots royaux avec les données de distribution des ressources pélagiques sur la même échelle spatio-temporelle.

6.1. Comparaison entre le régime alimentaire du manchot royal et le chalutage pélagique

Dans ce chapitre, les chaluts pélagiques ont été comparés au régime alimentaire des manchots royaux. Le régime alimentaire des manchots est essentiellement composé d'une des plus importantes ressources au large de Kerguelen, les myctophidés (Duhamel *et al.*, 2014).

Les manchots royaux se nourrissent dans les eaux épipélagiques (< 200 m) ce qui corrobore les précédentes études menées à Kerguelen (Bost *et al.*, 2002). Pendant la campagne en mer, le chalutage pélagique a été effectué la nuit, tandis que les relevés acoustiques ont été collectés pendant la journée. Ce décalage temporel s'explique par la difficulté de prélever des poissons pendant la journée. Durant cette période, les poissons mésopélagiques ont une distribution en patchs (Saunders *et al.*, 2013). En profondeur, ces agrégations sont capables de détecter un filet à plusieurs dizaines de mètres de distance (Collins *et al.*, 2012 ; Kaartvedt *et al.*, 2012). Cette distribution inégale additionnée au comportement de fuite des patchs limite l'échantillonnage efficace de ces poissons pendant la journée et participent à la sous-estimation de la biomasse disponible pour les prédateurs plongeurs (Duhamel *et al.*, 2000 ; Kaartvedt *et al.*, 2012).

De plus, durant la nuit, les poissons effectuent des migrations nyctémérales des profondeurs vers la surface (Duhamel *et al.*, 2000). Ainsi le chalutage durant la nuit échantillonne à la fois des poissons mésopélagiques voire bathypélagiques (Bost *et al.*, 2002). Certains poissons prélevés ne sont donc pas disponibles pendant la journée pour les prédateurs plongeurs tels que les manchots. Des études antérieures ont montré une meilleure concordance entre le régime alimentaire des manchots et la composition des

chaluts à Kerguelen pendant la journée, mais sur un petit échantillon de poissons capturés (Bost *et al.*, 2002).

Les chaluts et les manchots ont échantillonné des individus de *K anderssoni* de la même gamme de taille, toutefois marquée par une légère différence. Celle-ci pourrait résulter des méthodes de mesure utilisées, la taille étant soit mesurée sur des poissons entiers capturés au chalut, soit estimée au moyen d'équations allométriques à partir de mesures des dentaires dans des échantillons stomacaux (Hindell, 1988 ; Williams et McEldowney, 1990). De plus, le chalut pourrait avoir un effet sélectif sur la taille du poisson, les très petits et grands poissons pouvant s'échapper plus facilement du chalut.

6.2. Concordance spatiale

Les manchots sont connus pour être étroitement liés aux structures frontales océaniques au large de Kerguelen ou ailleurs comme au sud de Crozet (Bost *et al.*, 2009 ; Scales *et al.*, 2014 ; Scheffer *et al.*, 2016). D'ailleurs, ce sont les manchots qui ont révélé certaines structures océaniques comme la langue d'eau froide au sud-est de Kerguelen (Charrassin *et al.*, 2002b). Le plateau de Kerguelen est connu notamment pour son importante production primaire (Charrassin *et al.*, 2002b ; Park *et al.*, 2014). La langue d'eau froide apporte des eaux riches en fer vers la surface et participe à l'enrichissement global de cette zone (Charrassin *et al.*, 2002b). De plus, ce courant crée une barrière thermique en sub-surface (Park *et al.*, 2014), en particulier pour certaines espèces de myctophidés. **Dans ce chapitre, nous avons montré que la biomasse moyenne de poissons est moins importante dans la langue d'eau froide qu'au sud du Front Polaire. Cependant, les manchots se dirigent vers cette zone majoritairement malgré son éloignement de la colonie.**

Les modèles théoriques d'approvisionnement optimaux suggèrent que le comportement du prédateur vise à maximiser leur gain net d'énergie entrante par unité de temps de prospection (MacArthur et Pianka, 1966 ; Charnov, 1976 ; Stephens et Krebs, 1986). Le choix de l'habitat pourrait donc être guidé par l'abondance de la nourriture disponible. Toutefois, en milieu océanique, les relations directes entre le comportement de recherche

alimentaire et la distribution réelle des proies semblent être complexes. **Dans des milieux riches comme les eaux au large de Kerguelen, outre l'abondance de nourriture, la profitabilité de celle-ci pourrait être primordiale. Le prédateur ne choisirait alors pas la zone selon l'abondance de nourriture mais plutôt par rapport à la profitabilité de celle-ci.** Pour les prédateurs plongeurs, la profondeur de plongée est un des paramètres les plus contraignants dans la recherche alimentaire. Le temps nécessaire pour atteindre la ressource en profondeur pourrait donc être déterminant dans la stratégie de recherche alimentaire des manchots (Charnov, 1976; Schoener, 1979).

6.3. Concordance en profondeur

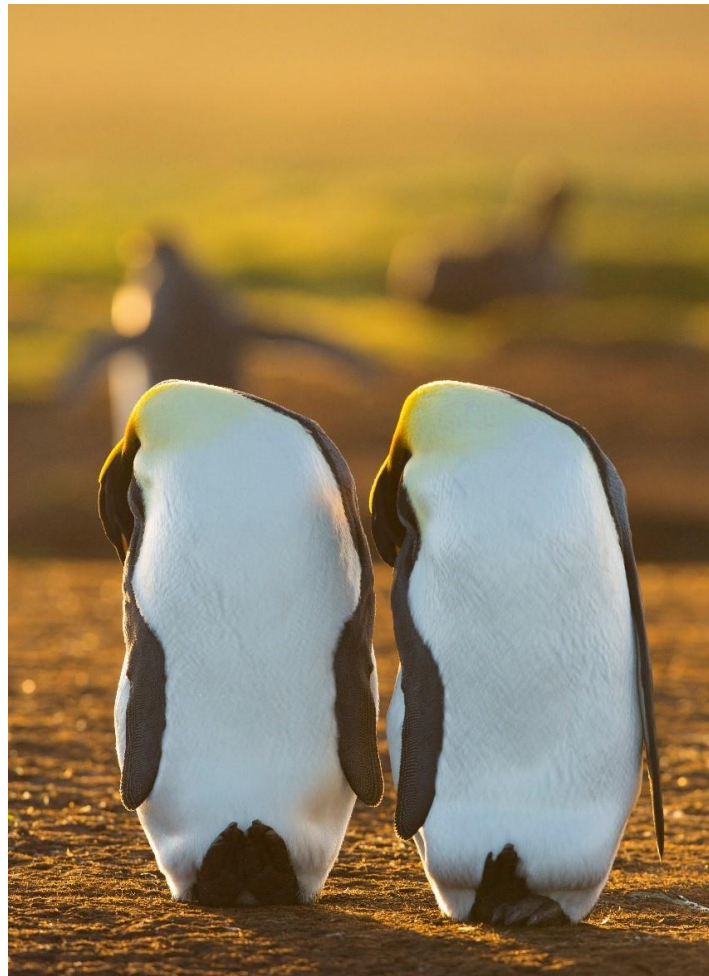
Les prédateurs plongeurs doivent retourner régulièrement à la surface pour respirer. Une plongée peut alors être considérée comme étant sous la contrainte de la théorie de la place centrale (Carbone et Houston, 1996). La profondeur est donc un facteur contraignant l'effort de prospection alimentaire pour les prédateurs plongeurs à respiration aérienne, du fait de la quantité d'O₂ limité disponible dans le corps de l'animal (Ponganis *et al.*, 1999 ; Fahlman *et al.*, 2007). À l'échelle de la plongée, le rapport entre le gain d'énergie par effort de recherche alimentaire devrait être optimisé afin de maximiser le gain d'énergie net soit en consommant des proies riches en énergie (Cherel et Ridoux, 1992), soit en consommant de nombreuses proies de moindre qualité, soit en minimisant l'effort de prospection alimentaire. Cet effort peut être réduit en diminuant le temps passé en plongée ou grâce à des adaptations physiologiques (Womble *et al.*, 2009). Le coût d'une plongée profonde pourrait, entre autre, être réduit grâce au contrôle de la flottabilité ou de la température interne de animaux (Sato *et al.*, 2002).

Les manchots ont sélectionné une gamme de profondeur similaire dans les deux zones malgré une légère différence (moins profond dans la langue d'eau froide). En comparaison avec d'autres sites de reproduction (Falklands, Crozet), les manchots plongent moins profondément au large de Kerguelen (Pütz *et al.*, 1998 ; Charrassin *et al.*, 2002a ; Pütz et Cherel, 2005). **Le fait de plonger moins profondément réduit le coût lié à la plongée et augmente ainsi le gain net d'énergie par unité de temps de prospection alimentaire.** Dans les deux zones, les manchots se nourrissent dans les couches de

« patches » de poissons les plus en surface. Ils ne cherchent pas à accéder à des couches plus profondes dans la zone sud du Front Polaire (SPF) où les patches de poissons sont plus abondants, malgré leur capacité de plongée hors norme. Dans la langue d'eau froide, les patches sont contraints de rester plus en surface à cause de la barrière thermique que forme ce courant de sub-surface (Charrassin *et al.*, 2002b ; Park *et al.*, 2014). **Ainsi l'intérêt pour les manchots de prospecter dans une zone si éloignée de la colonie semble être la persistance durant la période de reproduction de ce courant froid de sub-surface, maintenant les proies à des profondeurs plus accessibles.**

Plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux marins sont connues pour sélectionner les profondeurs de plus haute densité de proies (Croll *et al.*, 1998 ; Benoit-Bird *et al.*, 2011). Cependant, dans les milieux pélagiques et terrestres et tout comme pour ces résultats, le comportement alimentaire des prédateurs serait influencé moins par l'abondance des proies que par leur accessibilité (Butler et Gillings, 2004 ; Balme *et al.*, 2007 ; Benoit-Bird *et al.*, 2011, 2013). **Dans ce chapitre, les manchots ne se nourrissaient pas dans la couche où les proies sont les plus abondantes pendant la journée au sud du front polaire. Malgré le fait que les manchots soient capables de plonger régulièrement à 300 m de profondeur (Charrassin *et al.*, 2002a), notre étude a pu démontrer que les manchots utilisent les couches les moins profondes de la distribution des patches de poissons.**

Chapitre 6 - Discussion générale



1. Limites des méthodes utilisées	93
2. Les relations proies-prédateurs	100
3. Le potentiel bio-indicateur des prédateurs plongeurs : le cas des manchots royaux et des poissons myctophidés.....	104
4. Perspectives : vers une approche globale et une intégration des effets du changement climatique	108

1. Limites des méthodes utilisées

1.1. Acoustique et chalutage pélagique

L'**acoustique active** est aujourd'hui largement utilisée dans l'étude de la distribution des poissons méso-pélagiques du fait de son faible coût et de son large rayon d'action. **Cependant, plusieurs difficultés liées à cette méthode appliquée à notre modèle d'étude peuvent être relevées.**

1. **Dans le cadre de cette thèse, seules les données issues des organismes à vessie natatoire gazeuse ont été utilisées**, associées majoritairement à des poissons. Pourtant tous les poissons ne sont pas pourvus d'une vessie natatoire gazeuse (Simmonds et MacLennan, 2005). Dans l'océan Austral, seules quelques espèces peuvent être échantillonnées par cette méthode, comme *Electrona carlsbergi*, *Krefftichthys anderssoni* ou encore *Protomyctophum* spp. Dans le cadre du programme MyctO-3D-Map, ces caractéristiques présentent plutôt un avantage, puisque cela restreint le nombre d'espèces échantillonnées par le champ d'action de l'acoustique qui est une méthode plus globalisante. De plus, ces trois espèces sont les principales proies du manchot royal, tout particulièrement *K. anderssoni* l'espèce majoritaire de son régime alimentaire. Cependant, dans le cas d'une étude plus intégrative, la différence de réponse acoustique des poissons avec une vessie natatoire gazeuse ou non, pourrait avoir un impact sur l'estimation de la biomasse relative ou de la distribution spatiale et en profondeur des poissons (Dornan et al., 2019).

2. D'autres organismes que les poissons sont pourvus d'une poche de gaz comme certains siphonophores qui possèdent des pneumatophores gazeux. Ces organes possèdent (tout comme les vessies natatoires gazeuses) une importante résonance acoustique (Proud et al., 2019). La distinction de ces organismes avec les poissons à vessie natatoire semble dès lors difficile. L'utilisation de différentes fréquences acoustiques pourrait permettre de distinguer les organismes gélatineux à pneumatophores des poissons à vessie natatoire (Wiebe et al., 2010). Bien que les siphonophores soient présents dans l'océan Austral, leur abondance reste relativement faible dans les eaux océaniques proches de Kerguelen (Hunt et al., 2011). Dans le cas de notre étude, **le chalutage pélagique a permis**

d'identifier les espèces présentes et dotées d'une réponse acoustique. Sur l'ensemble des espèces échantillonnées, seules trois espèces possèdent une vessie natatoire capable de réagir à une onde acoustique de 38 kHz : *Electrona carlsbergi*, *Krefftichthys anderssoni* et *Proctomyctophum* spp. **Les résultats du chalutage montrent qu'*E. carlsbergi* et *Proctomyctophum* spp. sont présentes de façons minoritaires dans la gamme de profondeur utilisée par les manchots, contrairement à *K. anderssoni* qui représente une part importante des poissons échantillonnés.** Ainsi on peut supposer que les patches échantillonnés par la méthode acoustique représentent majoritairement des patches de *K. anderssoni*, proies principales du manchot royal.

3. À faible profondeur, le signal acoustique « biologique » peut être masqué par les perturbations liées au bateau. En se déplaçant, le bateau crée une zone de turbulences engendrant la formation de bulles autour de la coque qui peuvent être détectées par l'échosondeur comme des poissons à vessie natatoire. Ainsi, une partie de la colonne d'eau proche de la surface reste difficilement échantillonnable. C'est pourquoi **dans cette étude, seule la colonne d'eau en-dessous de 30 m de profondeur a été utilisée (Béhagle et al., 2017).** En plus d'une sous-estimation potentielle de la ressource pélagique disponible dans la colonne d'eau, cet aspect peut perturber la comparaison de la distribution de la ressource mésopélagique avec le comportement de recherche alimentaire des prédateurs plongeurs. **Dans le cas de prédateurs plongeurs profonds, tels que les manchots royaux ou les éléphants de mer, cette limitation est peu handicapante. Cependant dans le cas de prédateurs plongeurs intermédiaires, tels que le gorfou macaroni ou le gorfou sauteur, cette réduction de la colonne d'eau est plus problématique.**

4. Bien que la méthode acoustique présente de nombreux avantages en matière de coût et d'un échantillonnage en continu, à large échelle et non-destructif, **une de ses principales lacunes est l'absence d'une discrimination taxonomique.** Cependant, la combinaison de plusieurs méthodes distinctes et complémentaires permet d'apporter de nouvelles informations. Le chalutage pélagique permet un échantillonnage direct et ponctuel de la communauté mésopélagique. Les individus prélevés peuvent ainsi être à la fois identifiés et mesurés. **Bien que le chalutage pélagique apporte un complément d'informations important à la méthode acoustique, cette méthode présente également**

des limites. En profondeur, les poissons forment des couches ou des « patches » plus ou moins denses et restent difficilement échantillonnables par chalutage, spécifiquement en journée. Les poissons mésopélagiques présentent un comportement de fuite et d'évitement à l'approche d'un filet (Kaartvedt *et al.*, 2012). Ce comportement semble se réduire la nuit mais reste un biais majeur dans l'estimation de la biomasse et de la composition mésopélagique (Collins *et al.*, 2008).

Avec la méthode acoustique, il est possible d'estimer par l'intensité du signal acoustique l'abondance relative de la biomasse de poissons mésopélagiques. L'estimation d'une biomasse réelle reste aujourd'hui encore problématique. Cette estimation nécessite entre autre une connaissance approfondie de la composition des « patches » de poissons et de la relation existant entre la masse d'un poisson et la taille de sa vessie natatoire. La résonance de la vessie natatoire est dépendante de la profondeur, de la taille de la vessie natatoire, de la propriété de la membrane et de la fréquence acoustique utilisée. La fréquence utilisée majoritairement pour les poissons mésopélagiques est de 38kHz et présente une résonance particulièrement importante (Kloser *et al.*, 2002 ; Godo *et al.*, 2009).

Pour compliquer le phénomène, la morphologie de la vessie natatoire peut varier en fonction de la profondeur, ce qui permet aux poissons de réaliser d'importantes migrations nyctémérales mais complexifie l'interprétation des données acoustiques prises à différentes profondeurs (Godo *et al.*, 2009).

Ainsi, l'estimation de la biomasse doit prendre en compte plusieurs paramètres comme les espèces présentes, leur taille, et leur sensibilité acoustique. Pour le moment, ces données ne sont pas encore disponibles dans l'océan Austral où la communauté mésopélagique reste peu documentée. Cependant de récents travaux en Méditerranée ont montré qu'il est désormais possible de distinguer des patches de poissons de trois espèces différentes avec une assez bonne précision (environ 95 %) (Aronica *et al.*, 2019).

1.2. Suivi en mer des prédateurs plongeurs et distribution des proies

1.2.1. Impact des balises sur le comportement de plongée

Il est naturel de se demander quel est l'effet des balises sur le comportement de plongée des manchots. Dans le cas de la pose de loggers, la manipulation est rapide et non invasive. Chez les pinnipèdes, une étude à long terme n'a pas démontré d'effet des balises sur la prise de masse et la survie des individus (Mazzaro et Dunn, 2009). L'effet chez les oiseaux plongeurs est particulièrement étudié en raison de leur plus petite taille en comparaison aux pinnipèdes. Par convention, le masse total des équipements ne doit pas excéder 5 % de la masse corporelle de l'animal (Croll et al., 1991). Dans la réalité, cette masse est régulièrement inférieure. La plupart des études définissent un seuil de 3 à 5 % comme étant acceptable (Phillips et al., 2003). Cependant l'énergie dépensée par cette masse supplémentaire n'est que rarement prise en compte dans le bilan énergétique de l'animal. Dans nos études, les manchots royaux ont été équipés d'instruments représentant 0,96 % ou moins de la masse totale des individus. Avec une masse inférieure à 1 %, la dépense énergétique supplémentaire est d'autant plus réduite (Phillips et al., 2003 ; Vandenabeele et al., 2012).

Indépendamment de la masse supplémentaire, l'effet hydrodynamique des balises doit être pris en compte lors de leur conception. Au départ de la colonie, les manchots royaux possèdent une aire de section transversale moyenne de $300,0 \pm 4,1 \text{ cm}^2$, obtenue grâce aux mesures de la circonférence des individus capturés. La section des appareils déployés lors de cette campagne sur ces animaux était de $5,8 \text{ cm}^2$, soit 1,9 % de la section du manchot. La force de traînée augmente avec la section des appareils déployés sur les animaux et de leur vitesse de nage (Vandenabeele et al., 2015). Chez les grands cormorans, une balise représentant 3 % de la section de l'animal engendre une augmentation de consommation énergétique de 1,7 % lors de la plongée. Dans notre étude, le pourcentage de section de la balise par rapport à celle du manchot est largement inférieur, ce qui minimise d'autant plus la dépense énergétique supplémentaire liée à l'hydrodynamisme de la balise. Les manchots pistés ont eu des durées de voyage similaires aux lots « témoins » et leur succès reproducteur a été identique. Nous pouvons

donc en déduire que le port des balises n'a pas eu des conséquences trop gênantes pour ces prédateurs, suivis sur un seul voyage en mer généralement

1.2.2. Utilisation d'indicateurs de succès d'alimentation en plongée

Mesurer directement l'activité de foraging des prédateurs plongeurs est particulièrement difficile pour des oiseaux tels que les manchots, au vu de la profondeur qu'ils peuvent atteindre et de la durée de leur voyage en mer. Des indicateurs de capture de proies ont donc été définis chez les prédateurs plongeurs, notamment les ondulations dans les profils de plongée et le temps passé en profondeur (Bost *et al.*, 2007 ; Viviant *et al.*, 2016). Ces indicateurs ont été validés chez de nombreux prédateurs plongeurs dont plusieurs manchots et de nombreux pinnipèdes. Ils permettent de rendre compte à fine échelle de l'effort d'alimentation des prédateurs plongeurs, contrairement à d'autres méthodes. Parallèlement, l'analyse des contenus stomacaux permet d'apporter des informations complémentaires sur les espèces prélevées par le prédateur et leur taille.

Bien que l'utilisation des ondulations soit considérée comme un bon indicateur de tentatives de captures de proies, elle reste insuffisante pour déterminer de façon précise la capture effective de proie (Carroll *et al.*, 2014). Pour cela, le plus efficace reste l'utilisation d'accéléromètres ou de loggers mesurant la prise alimentaire en direct (Hanuise *et al.*, 2010), voire les images vidéo dans une moindre mesure, bien que l'utilisation de caméras soit très difficilement applicable à de grandes profondeurs (Watanabe et Takahashi, 2013 ; Carroll *et al.*, 2014).

Ces indicateurs permettent de déterminer les zones d'intérêts de recherche alimentaire (présence de patchs) du point de vue du prédateur à la fois spatialement et en profondeur. Cependant d'autres paramètres extrinsèques ou intrinsèques peuvent rentrer en compte dans la stratégie alimentaire d'un individu.

1.2.3. Autres aspects influençant le comportement de prédation des manchots

1.2.3.1. Détection des proies

A fine échelle, les manchots sont connus pour repérer leurs proies visuellement et les poursuivre en profondeur (Wilson *et al.*, 1993 ; Martin, 1999). A plus large échelle spatiale, la détection des « patches » par la vue n'est plus possible. Chez les procellariiformes, la détection se fait également par l'odorat, par exemple certaines odeurs sont liées à la présence de poissons (certaines huiles) ou de phytoplancton (organo-sulfure) (Nevitt, 2000). Le diméthyle sulfure (DMS) est un composé sécrété par le phytoplancton qui est insoluble dans l'eau. Une zone riche en DMS indiquerait une zone de forte productivité utilisée par les procellariiformes pour trouver des zones avec des densités de patches plus importants. Chez les manchots, l'utilisation de l'odorat pour repérer les patches de poissons a été soulevée chez le manchot du Cap, *Spheniscus demersus*, qui est un consommateur majoritaire de poissons. Selon cette étude, les manchots seraient attirés par le DMS en mer à une distance de plus de 2 km (Wright *et al.*, 2011). Ces signaux chimiques pourraient être portés par le vent et analysés par les manchots lorsqu'ils respirent en surface. Cette attirance a également été mise en évidence chez le manchot royal (Cunningham *et al.*, 2017). A moyenne échelle, les manchots pourraient donc être attirés vers les zones de patches importants délaissant potentiellement d'autres zones à proximité.

1.2.3.2. Paramètres physiologiques

En tant que prédateurs plongeurs, les manchots tout comme les pinnipèdes, sont soumis à la nécessité de revenir respirer en surface, ce qui restreint la durée de plongée et par conséquent sa profondeur. La limite de plongée aérobie (ADL) a été initialement définie comme la durée de la plongée après laquelle une augmentation de la concentration en lactate dans le sang était observable. Cette limite n'a été mesurée que chez le phoque de Weddell, *Leptonychotes weddellii*, et le manchot empereur, *Aptenodytes forsteri* (Kooyman *et al.*, 1980 ; Ponganis *et al.*, 1997). Une fois cette limite dépassée, les animaux plongeurs sont contraints par la production anaérobie d'ATP et la récupération en

surface dure plus longtemps. Les temps d'allocation de chaque plongée sont forcés par les paramètres physiologiques de chaque individu. La limite de plongée aérobie calculée (cADL) a été estimée à environ 242 s pour les manchots royaux et environ 130 s pour les gorfous macaronis). Les manchots plongent régulièrement au-delà de cette limite calculée, notamment pendant les périodes de haute intensité de prospection alimentaire, que ce soit à Kerguelen ou à Crozet (Charrassin *et al.*, 2002a ; Pütz et Cherel, 2005).

L'accumulation et l'élimination de CO₂ à la suite d'une plongée est très contraignante pour l'organisme. Chez les lions de Steller, la vitesse d'élimination du CO₂ est plus faible que la vitesse de remplissage des stocks d'O₂ (Purdy, 2019). Cependant, lors de périodes de haute intensité de recherche alimentaire, le prédateur pourrait repousser sa récupération complète et accumuler le lactate et le CO₂ (Ydenberg et Clark, 1989).

En plus des aspects physiologiques liés à la plongée qui contraignent l'animal, la satiété et le coût de la digestion peuvent être des paramètres importants dans l'étude du comportement de recherche alimentaire, forçant les individus à un arrêt ou un ralentissement de leur prospection alimentaire en profondeur (Rosen *et al.*, 2015). Par exemple, chez les manchots pygmées, le coût énergétique de la digestion représente environ 15 % de l'énergie fournie par la proie (Green *et al.*, 2006). Chez le phoque de Weddell, le coût supplémentaire de la digestion sur la consommation d'oxygène est de 45 % par rapport à une plongée sans nourrissage (Williams, 2004).

En conclusion, l'utilisation conjointe de méthodes conventionnelles (acoustique active et chalutage pélagique) et de prédateurs en tant que bio-échantillonneurs du milieu pélagique peut apporter des informations complémentaires sur l'utilisation effective des ressources mésopélagiques par les prédateurs plongeurs, en tenant compte des biais induits par les limites biologiques de ces modèles.

2. Les relations proies-prédateurs : le cas des manchots royaux et des poissons myctophidés

2.1. Sélection de la ressource alimentaire

L'archipel de Kerguelen abrite de nombreux prédateurs plongeurs se nourrissant en milieu pélagique.

Les myctophidés représentent une grande partie de la ressource consommée au large de Kerguelen par les prédateurs plongeurs. Les otaries à fourrure de Kerguelen, *Arctocephalus gazella*, se nourrissent majoritairement de poissons dont des myctophidés, *Gymnoscopelus nicholsi*, *Gymnoscopelus piabilis* et des Channichthyidés, *Champscephalus gunnari* (Cherel et al., 1997). Les éléphants de mer de sud femelles, *Mirounga leonina*, ont un régime alimentaire dominés par les myctophidés et les céphalopodes (Cherel et al., 2008). Les crustacés se retrouvent quant à eux dans le régime alimentaire de nombreux prédateurs plongeurs de plus petites tailles comme le gorfou macaroni et le manchot papou qui consomment majoritairement deux espèces, *Euphausia vallentini* et *Themisto gaudichaudii* (Lescroël et al., 2004). Le pétrel plongeur commun, *Pelecanoides urinatrix* consomment quant à lui majoritairement 3 espèces de crustacé : *Themisto gaudichaudii*, *Paraeuchaeta antarctica* et *Halicarcinus planatus* (Guinet et al., 1996 ; Bocher et al., 2000).

En dehors de Kerguelen, les manchots restent des prédateurs spécialisés des myctophidés, *K. anderssoni* représentant la majorité des poissons consommés. Dans les 200 premiers mètres de la colonne d'eau, les individus de *K. anderssoni* sont probablement des jeunes individus, ceux plus âgés et donc plus gros sont présents plus en profondeur où ils peuvent supporter des températures plus basses. Les jeunes individus recherchent quant à eux les eaux mésopélagiques plus chaudes et plus riches (Venables et al., 2012 ; Lourenço et al., 2017).

2.2. Sélection d'une gamme de profondeur

Le partage d'une ressource commune par de nombreux prédateurs pourrait augmenter la compétition pour la ressource. Cependant, la ségrégation au niveau des profondeurs

de plongée permet de diminuer la pression de compétition. Indépendamment de la zone océanique prospectée, les manchots royaux, les otaries de Kerguelen et les éléphants de mer du sud utilisent chacun une gamme de profondeur distincte. Les éléphants de mer se caractérisent par des capacités de plongées exceptionnelles atteignant régulièrement les 1 000 m pour des plongées de recherche alimentaire en journée. Les otaries à fourrure de Kerguelen se nourrissent quant à elles majoritairement plus en surface pendant la nuit et quelquefois en profondeur (environ 60 m) au crépuscule (Lea *et al.*, 2002). Les manchots royaux se nourrissent quant à eux en profondeur (autour de 100 m) pendant la journée. Ainsi les prédateurs de myctophidés se différencient par les gammes de profondeurs utilisées. En outre, les gammes de profondeur utilisées par les manchots nichant sur d'autres sites peuvent varier. L'île Heard se situe sur le plateau de Kerguelen et les manchots utilisent la même gamme de profondeur que ceux nichant sur Kerguelen (Moore *et al.*, 1999).

2.3. Variabilité de la qualité des patchs

Dans le chapitre 3, nous avons pu montrer que les prédateurs ajustaient leur comportement de recherche alimentaire en fonction de la qualité du « patch » rencontré.

Plusieurs caractéristiques de la ressource peuvent modifier la qualité d'un patch du point de vue du prédateur.

1. La composition intra-patch peut modifier l'énergie disponible pour le prédateur et ainsi l'attractivité du patch. Dans le chapitre 3, nous avons montré que les chaluts avaient une composition en poissons mésopélagiques avec trois grandes espèces de myctophidés prédominantes : *Electrona antarctica*, *Krefftichthys anderssoni* et *Gymnoscopelus braueri*. Les deux espèces les plus riches en terme d'énergie calorifique par gramme de masse sèche sont *G. braueri* avec, à Kerguelen, une moyenne de $34,3 \pm 3,8$ kJ/g de masse sèche en hiver (Lea *et al.*, 2002) et de $30,8 \pm 9,7$ kJ/g de masse sèche au large de l'île Macquarie en été (Tierney *et al.*, 2002) et *E. antarctica* avec au large de l'île Macquarie une valeur de $39,0 \pm 14,3$ kJ/g de masse sèche en été et une valeur de $29,4 \pm 1,5$ kJ/g de masse sèche dans la mer de Lazare en automne. *Krefftichthys anderssoni*, quant à lui, présente une

valeur énergétique légèrement inférieure de $26,4 \pm 0,1$ kJ/g de masse sèche au large de l'archipel de Crozet en été (Cherel et Ridoux, 1992). De plus, *K. anderssoni* est en moyenne de plus petite taille que les autres espèces présentes comme *E. antarctica* ou *G. braueri* (Schaafsma et al., 2018). Avec une valeur énergétique et une taille moins importante, *K. anderssoni* n'est pas la proie la plus riche sur le plan énergétique, ni la plus grosse, disponible pour les manchots royaux. Les otaries à fourrure sont, elles, d'importantes consommatrices de *G. nicholsi* et de *G. piabilis*, des proies plus grosses (Cherel et al., 1997 ; Schaafsma et al., 2018). Leur stratégie de recherche alimentaire est donc différente de celle des manchots royaux avec des plongées plus en surface et majoritairement de nuit (Lea et al., 2002). Or, pendant la nuit, certaines espèces mésopélagiques effectuent une migration nyctémérale, remontent plus en surface, et se rendent ainsi plus accessibles pour des prédateurs nocturnes, comme les otaries (Collins et al., 2008 ; Hulley et al., 2011). *Krefflichthys anderssoni* forme des patches au-dessus de 200 de profondeur alors qu'*E. antarctica* a une distribution en patch plus profonde en journée (300 – 400 m) et ne remonte en surface que la nuit (environ 50 m) (Hulley et al., 2011), devenant ainsi accessibles aux otaries.

La composition intra-patch peut ne pas être homogène. Les myctophidés peuvent être associés à d'autres organismes mésopélagiques dans un même patch. Auster et al. (1992) ont montré qu'il existait des patches monospécifiques de myctophidés mais également des patches hétérotypiques composés de plusieurs espèces de myctophidés, des patches plurispécifiques constitués à la fois des myctophidés et d'autres organismes comme des euphausiacés, des cténophores ou des amphipodes. Au large de l'île de la Géorgie du Sud, les larves de *K. anderssoni* ont été régulièrement détectées en association avec des patches de planctons (Saunders et al., 2013).

2. Les variations de densité intra-patches pourraient avoir des conséquences sur le comportement de recherche alimentaire des prédateurs plongeurs. L'organisation en patch est connue pour être un comportement anti-prédateur (Magurran, 1990). Dans un patch, l'information de changement de direction liée notamment à la présence d'un prédateur est transmise d'un poisson à l'autre via leur ligne latérale. Ainsi, plus les poissons sont proches, plus l'information est transmise rapidement. La détection du prédateur serait donc plus importante dans des patches de forte densité (Lima et Dill,

1990). Le comportement de fuite du patch face à une attaque de prédateur pourrait être différent en fonction de la densité de poissons dans ce patch. Le comportement de fuite d'un patch de poissons de faible densité est moins important que pour un patch de poissons de haute densité (Rieucou *et al.*, 2014). Un comportement de fuite moins important pourrait faciliter la capture de proies même si la quantité de nourriture disponible est moins importante. Chez le guillemot de Troïl, *Uria aalge*, la majorité des captures de proies a eu lieu sur des poissons solitaires ou des patches de capelans, *Mallotus villosus*, de faible densité (Crook *et Davoren*, 2014).

2.4. Variabilité à large échelle

Dans les chapitres 4 et 5, nous avons montré que la distribution spatiale et en profondeur des patches avait un rôle important dans le comportement de recherche alimentaire des manchots royaux. Dans le chapitre 4, la densité moyenne de patches de poissons était de $0,6 \pm 0,3$ patch/km. En comparaison avec la densité de patches relevée en Géorgie du Sud pendant plusieurs années, les eaux de Kerguelen présentaient en 2014 une forte densité de patches (Saunders *et al.*, 2013).

Les myctophidés sont des espèces sensibles aux variations des paramètres océaniques. La dynamique océanographique complexe au large de Kerguelen structure les différentes masses d'eau. Contrairement à la majeure partie de l'océan Austral, la région de Kerguelen est particulièrement riche en nutriments. La fertilisation des eaux de surface favorise le développement du phytoplancton ce qui, par cascade, favorise le développement d'une ichtyofaune importante. *Krefflichthys anderssoni* semble être associé préférentiellement aux zones proches du Front Polaire (Koubbi *et al.*, 2001 ; Hulley *et al.*, 2011). De plus, la langue d'eau froide présente à l'est de Kerguelen semble contraindre les individus à rester plus en surface (Cédric Cotté, communication personnelle) (Figure 6.1). Cette structure océanique rend ainsi les proies plus accessibles aux prédateurs plongeurs et favorise les interactions proies-prédateurs (Rivière *et al.*, 2019).

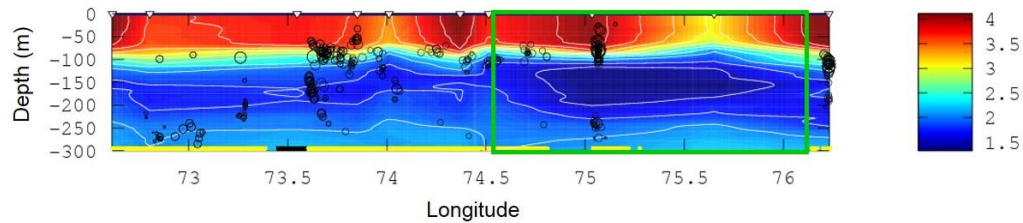


Figure 6.1 : Profil de température en profondeur au large de Kerguelen. Les cercles noirs représentent les patches de poissons et le cadre vert représente la zone de la langue d'eau froide. Les patches de poissons se trouvent de part et d'autres de cette langue.

2.5. Variabilité au fil des saisons

Notre étude a été réalisée lors de la période de reproduction des manchots et particulièrement pendant l'été austral. Au fil des saisons, les contraintes appliquées sur les prédateurs ne sont pas les mêmes ainsi que la distribution des ressources alimentaires disponibles. La période de reproduction est particulièrement contraignante pour les adultes reproducteurs spécialement pendant l'élevage du poussin durant laquelle les adultes reviennent régulièrement à la colonie pour le nourrir. Pendant l'hiver, les manchots s'éloignent plus de leur colonie. Ainsi, sur l'archipel de Crozet les adultes atteignent la zone de glaces marginales (en moyenne plus de 4 000 km au sud) (Bost *et al.*, 2004). Sur l'île d'Heard, les manchots descendent vers la zone de limite des glaces jusqu'à 65°S (Moore *et al.*, 1999). Pendant cette période, la profondeur de plongée moyenne augmente par rapport à l'été austral (Moore *et al.*, 1999). Pendant la période hivernale, les manchots royaux consomment majoritairement des myctophidés, même si la composition du bol alimentaire peut varier. La distribution de *K. anderssoni* varie également avec les saisons. Ces poissons migrent plus en profondeur à partir de la fin de l'été jusqu'à automne austral. Cette variation saisonnière pourrait être liée soit aux variations de proies disponibles pour ces poissons, soit à une ségrégation âge-dépendante (Lourenço *et al.*, 2017).

3. Le potentiel bio-indicateur des prédateurs plongeurs

La notion de bio-indication est ancienne et permet de mesurer des phénomènes, des processus ou des événements hors de la portée de nos appareils ou de nos moyens. La

bio-indication a été largement utilisée dans les milieux océaniques où les mesures directes restent encore aujourd'hui difficiles. La principale qualité d'un bio-indicateur est de rendre compte, de manière distincte, des variations d'une ou de plusieurs variables à étudier qui sont non mesurables et/ou non observables directement. La bio-indication est principalement utilisée dans l'évaluation écotoxicologique des écosystèmes (Piatt et Sydeman, 2007). Plus récemment, l'idée d'utiliser les prédateurs marins en tant que bio-indicateurs de la distribution des ressources mésopélagiques a émergé. Cependant, peu d'études montrent à ce jour des relations concluantes concernant l'utilisation des prédateurs marins comme bio-indicateurs.

À travers les différents résultats obtenus dans cette thèse, l'étude du comportement de plongée nous a permis d'obtenir des informations sur la distribution des « patches » de poissons en profondeur à plus ou moins fine échelle.

Dans le chapitre 3, nous avons pu montrer que les manchots ajustent leur temps d'allocation alloué à la recherche alimentaire en fonction de la qualité de la ressource mésopélagique rencontrée. La modification du comportement de recherche alimentaire en fonction de la qualité du patch suggère que les manchots peuvent être de réels bio-indicateurs des ressources mésopélagiques à fine échelle. Les modèles de plongée optimale prédisent que les prédateurs plongeurs maximisent leur prospection en profondeur lorsqu'ils rencontrent une zone favorable (Wilson, 1995 ; Bost *et al.*, 2009). Lors des plongées de prospection alimentaire, les manchots ont un comportement de fidélité au site de recherche alimentaire en profondeur. De plus, ils diminuent leur temps en surface entre deux plongées de recherche alimentaire. L'anticipation pendant la prospection alimentaire a été suggérée chez plusieurs espèces de manchots (Wilson, 2003 ; Hanuise *et al.*, 2013). Cependant, à fine échelle, l'utilisation d'indicateurs de foraging ne permet que des hypothèses concernant la qualité des « patches » ainsi rencontrés lors des plongées. L'utilisation combinée des données sur la distribution de patches de poissons et du comportement de recherche alimentaire des manchots reste pour l'instant difficilement accessible. Il serait nécessaire d'utiliser conjointement d'autres données comportementales fournies par des caméras fonctionnelles à grande profondeur, des données physiologiques, disponibles grâce à des enregistreurs du rythme cardiaque, et des données de foraging directes, à partir de caméras embarquées et d'accéléromètres.

Dans les chapitres 3 et 4, à l'échelle du « bout », la stratégie de recherche alimentaire chez le manchot royal s'effectue au niveau des PCA bouts (séquence de plongée successive de recherche alimentaire). Le « bout » est entrecoupé de moments de haute intensité de foraging et d'autres modérés où s'entremêlent des plongées exploratoires et de faibles profondeurs. **La densité de PCA bouts semble être liée à la densité de patchs de poissons présents dans une même zone géographique.** La fréquence de plongées effectuées lors des bouts présente un schéma répétable entre les différents bouts d'un même individu lors d'un voyage. **Chez les manchots la densité de plongée de foraging semble donc être liée à la densité de « patchs » de poissons.** Cependant, le comportement à l'échelle du bout peut être bien différent d'une espèce à une autre. Chez les éléphants de mer, pendant les bouts, les plongées profondes servent à la fois à la prospection alimentaire et à une récupération (Le Bras *et al.*, 2017), contrairement aux manchots qui montrent des moments distincts entre la prospection alimentaire et la récupération. **Chez les manchots, des périodes d'intenses prospections alimentaires pendant les PCA bouts semblent être liées à la distribution spatiale des patchs et à leur qualité.** Ces bouts sont suivis des périodes de plongées de surface où les manchots pourraient récupérer de leur dette physiologique et augmenter leur digestion (Purdy, 2019).

Dans le chapitre 5, à l'échelle de l'ensemble de la zone de nourrissage des manchots, nous avons pu montrer que les manchots semblent se nourrir à la profondeur où les « patchs » sont les plus accessibles et non à la profondeur où les « patchs » sont les plus nombreux. Les modèles théoriques sur la recherche alimentaire posent comme principe que les prédateurs visent les zones les plus profitables en terme de bilan énergétique par unité de temps (Mori *et al.*, 2002). Selon ces modèles, les prédateurs passeraient plus de temps dans les zones les plus riches et délaisseraient les zones les plus pauvres en ressources mésopélagiques. Or, les prédateurs plongeurs comme les manchots ont une stratégie d'approvisionnement à partir d'un lieu central, la colonie. Cependant, **contrairement au modèle théorique, le prédateur suivi n'est pas omniscient et il lui leur est donc difficile de prévoir la distribution de la ressource mésopélagique à grande distance.** Dans le cas des prédateurs marins, la dimension verticale est une contrainte supplémentaire aux comportements de recherche alimentaire. Dans le cas présent, les

manchots ont ciblé principalement la couche la plus en surface, moins riche mais plus accessible. L'accessibilité de la ressource est déterminante chez d'autres prédateurs plongeurs comme la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), le guillemot de Brunnich, et l'otarie à fourrure du nord (*Callorhinus ursinus*) (Benoit-Bird *et al.*, 2013).

Malgré sa large utilisation, l'étude de l'optimalité du comportement nécessiterait une étude approfondie des dépenses énergétiques complètes associées au comportement de foraging ainsi qu'un calcul des gains lors de la prospection alimentaire. Chez les cormorans, des mesures en milieu contrôlé ont été réalisées afin d'évaluer la dépense énergétique d'un cycle de plongée. Enstipp *et al.* (2006) ont démontré que la profondeur est l'élément principal influençant la dépense énergétique lors d'une plongée par rapport à la température ou la digestion. De telles études en milieu contrôlé permettent une observation directe de comportement de recherche alimentaire et ainsi dissocier chaque aspect du comportement pour un bilan énergétique complet.

En résumé, les manchots royaux pourraient être de bons bio-indicateurs de la qualité des patchs à fine échelle et notamment à l'échelle des PCA bouts. Par contre, la stratégie de plongée des manchots royaux ne correspond pas à la distribution en profondeur ou horizontal des patchs de poissons. Les manchots royaux pourraient être des bio-indicateurs de la couche de patchs la plus accessible. Sur l'archipel de Crozet, les manchots royaux se déplacent vers le sud jusqu'au Front Polaire. Dans cette zone, les patchs de poissons semblent également être plus en surface (Figure 6.2), ce qui corrobore l'hypothèse comme quoi l'accessibilité est un paramètre plus contraignant pour les manchots royaux que l'abondance des proies.

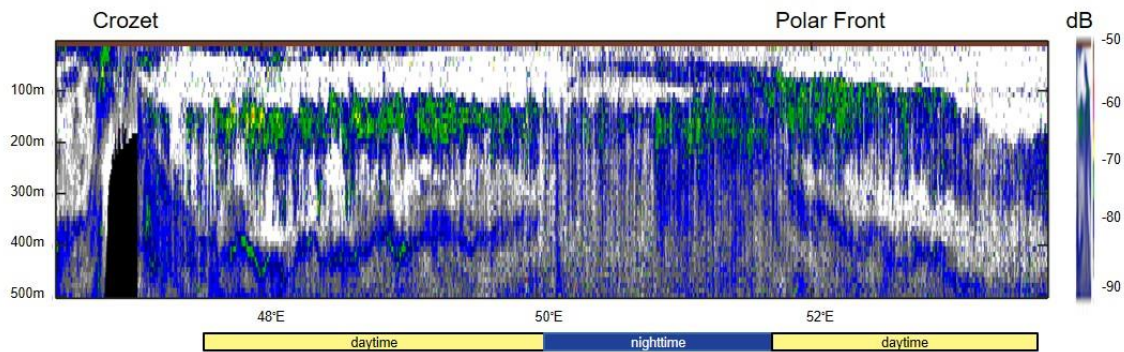


Figure 6.2 : Tansect latitudinal d'un échogramme de Crozet au Front Polaire réalisé en 2017. Une remontée des patches de poissons est visible au niveau du Front Polaire (image fournie par Cédric Cotté).

4. Perspectives : vers une approche globale et une intégration des effets du changement climatique

L'utilisation de prédateurs marins en tant que bio-échantillonneurs est maintenant répandue dans l'océan austral (Charrassin *et al.*, 2002b, 2008 ; Harcourt *et al.*, 2019). Les animaux sont utilisés en tant que plateforme mobile de récolte de données et ont permis de collecter des informations océanographiques. Des structures frontales ont été révélées par des pinnipèdes et des manchots (Charrassin *et al.*, 2002b, 2008). Ces prédateurs sont régulièrement associés aux structures frontales. **Dans le contexte de changement climatique, les changements dans la position des fronts, essentiels pour les prédateurs marins, pourraient être un indicateur des modifications environnementales** (Bost *et al.*, 2015 ; Cristofari *et al.*, 2018).

Dans le contexte actuel des changements climatiques, la modification de la distribution des espèces de myctophidés pourrait avoir un fort impact sur les populations de prédateurs marins (Péron *et al.*, 2012 ; Bost *et al.*, 2015). En prenant en compte les différents modèles du GIEC, Freer *et al.* (2019) ont prédit une modification importante des aires utilisées par les myctophidés. En fonction des espèces, la réponse aux changements climatiques pourrait être différente. D'ici la fin du siècle, *P. tenisoni* et *K. anderssoni* pourraient voir une augmentation de leur aire habitable (gain moyen de $4,2 \cdot 10^6$ et $1,7 \cdot 10^6$ km², respectivement), tandis que *E. antarctica* pourrait subir une perte d'habitat (en moyenne $4,2 \cdot 10^6$ et $1,7 \cdot 10^6$ km², respectivement). D'autres espèces, comme

E. carlsbergi et *G. braueri*, maintiendraient leur aire habitable d'ici 2099. En parallèle, l'aire de répartition des espèces de myctophidés pourrait subir un déplacement plus ou moins important vers le sud. À l'exception de *P. tenisoni* qui subirait un déplacement vers le nord (environ 30 km), *K. anderssoni*, *E. antarctica*, *E. carlsbergi* et *G. braueri* subiraient respectivement un déplacement vers le sud d'environ 300, 150, 400 et 150 km (Freer et al., 2019). Ce déplacement vers le sud pourrait éloigner les zones de nourrissage des prédateurs marins des colonies, notamment pour les îles australes les plus au Nord comme Kerguelen ou Crozet, et avoir un impact très négatif sur la dynamique de ces populations (Péron et al., 2012). Ces déplacements des zones d'habitat des myctophidés pourraient être diminués par la descente en profondeur des bancs de poissons. Cependant, d'ici 2100, Proud et al. (2017) suggèrent que la couche de diffusion profonde dont font partie de nombreuses espèces de myctophidés pourrait migrer vers la surface et augmenter en biomasse. À Kerguelen, la couche profonde de diffusion a été détectée entre 320 et 425 m (Duhamel et al., 2000). Dans cette étude, les patchs de poissons utilisés par les manchots ont une distribution moins profonde (autour de 100 m) et ne font donc pas partie de cette couche. Dans le cadre du changement climatique et en concordance avec les résultats de Proud et al. (2017), trois scénarii sont donc envisageables concernant la modification de la distribution des poissons pélagiques :

- (i) soit la couche de diffusion profonde remonterait au niveau de ces patchs,
- (ii) soit elle remonterait sans atteindre la profondeur de ces patchs,
- (iii) soit elle remonterait sans atteindre la profondeur des patchs mais les patchs descendraient plus profondément et fusionneraient avec cette couche.

Dans tous les cas, la modification de la distribution des patchs de poissons en profondeur et spatialement aura un rôle déterminant dans la dynamique de population des manchots et autres prédateurs marins d'ici la fin du siècle. L'étude en cours de population de manchots royaux en déclin à l'île aux Cochons, Archipel de Crozet, pourrait permettre déjà d'évaluer l'impact des modifications environnementales sur la dynamique d'une population (Weimerskirch et al., 2018, Bost, communication personnelle).

Au-delà de l'aspect du changement climatique, les prédateurs sont aujourd'hui utilisés afin d'améliorer les modèles de distribution de la ressource présente en milieu océanique.

Le modèle SEAPODYM est un modèle initialement prévu pour étudier la distribution spatiale des thons. Dans un second temps, ce modèle a été utilisé pour modéliser la distribution de l'échelon trophique intermédiaire en milieu pélagique (Lehodey et Senina, 2009). Néanmoins, la validité du modèle SEAPODYM doit encore être vérifiée et confrontée à la réalité. L'utilisation des prédateurs marins comme bio-indicateurs et bio-échantillonneurs pour affiner ce modèle peut être une piste d'amélioration très prometteuse.

Bibliographie

- Anon. 1925. Echo sounding. *Nature*: 689–90.
- Anon. 1934. Studies on the hatching and the culture of the Japanese spiny lobster. Mie Prefectural Fisheries Research Station, Annual Rep: 12–14.
- Ardhuin, F., and Jenkins, A. D. 2006. On the Interaction of Surface Waves and Upper Ocean Turbulence. *Journal of Physical Oceanography*, 36: 551–557.
- Aronica, S., Fontana, I., Giacalone, G., Lo Bosco, G., Rizzo, R., Mazzola, S., Basilone, G., et al. 2019. Identifying small pelagic Mediterranean fish schools from acoustic and environmental data using optimized artificial neural networks. *Ecological Informatics*, 50: 149–161.
- Auster, P. J., Griswold, C. A., Youngbluth, M. J., and Bailey, T. G. 1992. Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. *Environmental Biology of Fishes*, 35: 133–139.
- Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., and Iverson, S. J. 2006. Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology*, 87: 3095–3108.
- Balme, G., Hunter, L., and Slotow, R. 2007. Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance. *Animal Behaviour*, 74: 589–598.
- Barnard, C. J., and Brown, C. A. J. 1985. Risk-sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16: 161–164.
- Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T. E., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., et al. 2016. Acoustic micronektonic distribution is structured by macroscale oceanographic processes across 20–50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 110: 20–32.
- Béhagle, N., Cotté, C., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Duhamel, G., Brehmer, P., Josse, E., et al. 2017. Acoustic distribution of discriminated micronektonic organisms from

a bi-frequency processing: the case study of eastern Kerguelen oceanic waters. *Progress in Oceanography*, 156: 276–289.

Benoit-Bird, K. J., Kuletz, K., Heppell, S., Jones, N., and Hoover, B. 2011. Active acoustic examination of the diving behavior of murrelets foraging on patchy prey. *Marine Ecology Progress Series*, 443: 217–235.

Benoit-Bird, K. J., Battaile, B. C., Heppell, S. A., Hoover, B., Irons, D., Jones, N., Kuletz, K. J., et al. 2013. Prey Patch Patterns Predict Habitat Use by Top Marine Predators with Diverse Foraging Strategies. *PLoS ONE*, 8: e53348.

Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.-B., Roquet, F., et al. 2007. Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 13705–13710.

Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., Hazen, E. L., et al. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475: 86–90.

Bocher, P., Labidoire, B., and Cherel, Y. 2000. Maximum dive depths of common diving petrels (*Pelecanoides urinatrix*) during the annual cycle at Mayes Island, Kerguelen. *Journal of Zoology*, 251: 517–524.

Bocher, P., Cherel, Y., Labat, J.-P., Mayzaud, P., Razouls, S., and Jouventin, P. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 223: 261–276.

Boehlert, G. W., Costa, D. P., Crocker, D. E., Green, P., O'Brien, T., Levitus, S., and Le Boeuf, B. J. 2001. Autonomous pinniped environmental samplers: using instrumented animals as oceanographic data collectors. *Journal of atmospheric and oceanic technology*, 18: 1882–1893.

Bost, C. A., Koubbi, P., Genevois, F., Ruchon, L., and Ridoux, V. 1994. Gentoo penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Islands. *Polar Biology*, 14: 147–153.

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

Bost, C. A., Handrich, Y., Butler, P. J., Fahlman, A., Halsey, L. G., Woakes, A. J., and Ropert-Coudert, Y. 2007. Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54: 248–255.

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

Bost, C. A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., et al. 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78: 363–376.

Bost, C. A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., et al. 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nature Communications*, 6: 8220.

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

Boyd, I. L. 1996. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology*, 77: 426–434.

Boyd, I. L., Kato, A., and Ropert-Coudert, Y. 2004. Bio-logging science: sensing beyond the boundaries. *Memoirs of National Institute of Polar Research. Special issue*, 58: 1–14.

Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., Hartl, P., et al. 2011. Technology on the Move: Recent and Forthcoming Innovations for Tracking Migratory Birds. *BioScience*, 61: 689–698.

Brodeur, R. D., Seki, M. P., Pakhomov, E. A., and Suntsov, A. V. 2005. Micronekton—What are they and why are they important. *Pac Mar Sci Org Pices Press*, 13: 7–11.

Broyer, C. de, and Koubbi, P. 2014. Biogeographic atlas of the Southern Ocean.

Butler, P. J. 2004. Metabolic regulation in diving birds and mammals. *Respiratory physiology & neurobiology*, 141: 297–315.

Butler, S. J., and Gillings, S. 2004. Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis*, 146: 123–130.

Carbone, C., and Houston, A. I. 1996. The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour*, 51: 1247–1255.

Carr, A. 1962. Orientation problems in the high seas travel and terrestrial movements of marine turtles. *American Scientist*, 50: 286A–374.

Carroll, G., Slip, D., Jonsen, I., and Harcourt, R. 2014. Supervised accelerometry analysis can identify prey capture by penguins at sea. *Journal of Experimental Biology*, 217: 4295–4302.

Carroll, G., Harcourt, R., Pitcher, B. J., Slip, D., and Jonsen, I. 2018. Recent prey capture experience and dynamic habitat quality mediate short-term foraging site fidelity in a seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285: 20180788.

Castellini, M. 2012. Life Under Water: Physiological Adaptations to Diving and Living at Sea. In *Comprehensive Physiology*. Ed. by R. Terjung. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA.

Catul, V., Gauns, M., and Karuppasamy, P. K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21: 339–354.

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

Charrassin, J. B., Park, Y.-H., Maho, Y. L., and Bost, C.-A. 2002a. Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters*, 5: 317–319.

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

Charrassin, J. B., Park, Y.-H., Le Maho, Y., and Bost, C.-A. 2004. Fine resolution 3D temperature fields off Kerguelen from instrumented penguins. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51: 2091–2103.

Charrassin, J. B., Hindell, M., Rintoul, S. R., Roquet, F., Sokolov, S., Biuw, M., Costa, D., et al. 2008. Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 11634–11639.

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

Cherel, Y., Guinet, C., and Tremblay, Y. 1997. Fish prey of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* at Ile de Croy, Kerguelen. *Polar Biology*, 17: 87–90.

Cherel, Y., Pütz, K., and Hobson, K. A. 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, southern Atlantic Ocean. *Polar Biology*, 25: 898.

Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., and Vanpe, C. 2007. Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology*, 76: 826–836.

Cherel, Y., Ducatez, S., Fontaine, C., Richard, P., and Guinet, C. 2008. Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 370: 239–247.

Cherel, Y., Fontaine, C., Richard, P., and Labatc, J.-P. 2010. Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predators in the Southern Ocean. *Limnology and oceanography*, 55: 324–332.

Chu, D. 2011. Technology evolution and advances in fisheries acoustics. *Journal of Marine Science and Technology*, 19: 245–252.

Collins, M. A., Xavier, J. C., Johnston, N. M., North, A. W., Enderlein, P., Tarling, G. A., Waluda, C. M., et al. 2008. Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biology*, 31: 837–851.

Collins, M. A., Stowasser, G., Fielding, S., Shreeve, R., Xavier, J. C., Venables, H. J., Enderlein, P., et al. 2012. Latitudinal and bathymetric patterns in the distribution and abundance of mesopelagic fish in the Scotia Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 59–60: 189–198.

Cornick, L. A., Inglis, S. D., Willis, K., and Horning, M. 2006. Effects of increased swimming costs on foraging behavior and efficiency of captive Steller sea lions: evidence for behavioral plasticity in the recovery phase of dives. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333: 306–314.

Cowie, R. J. 1977. Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature*, 268: 137.

Cristofari, R., Liu, X., Bonadonna, F., Cherel, Y., Pistorius, P., Le Maho, Y., Raybaud, V., et al. 2018. Climate-driven range shifts of the king penguin in a fragmented ecosystem. *Nature Climate Change*, 8: 245–251.

Crocker, D. E., Boeuf, B. J. L., and Costa, D. P. 1997. Drift diving in female northern elephant seals: implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 27–39.

Croll, D. A., Osmek, S. D., and Bengtson, J. L. 1991. An effect of instrument attachment on foraging trip duration in chinstrap penguins. *The Condor*, 93: 777–779.

Croll, D. A., Gaston, A. J., Burger, A. E., and Konnoff, D. 1992. Foraging behavior and physiological adaptation for diving in thick-billed murre. *Ecology*, 73: 344–356.

Croll, D. A., Tershy, B. R., Hewitt, R. P., Demer, D. A., Fiedler, P. C., Smith, S. E., Armstrong, W., et al. 1998. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45: 1353–1371.

Crook, K., and Davoren, G. 2014. Underwater behaviour of common murrelets foraging on capelin: influences of prey density and antipredator behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, 501: 279–290.

Croxall, J. P., Reid, K., and Prince, P. A. 1999. Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 177: 115–131.

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

Cunningham, G. B., Leclaire, S., Toscani, C., and Bonadonna, F. 2017. Responses of king penguin *Aptenodytes patagonicus* adults and chicks to two food-related odours. *Journal of Avian Biology*, 48: 235–242.

Cuthill, I. C., and Houston, A. I. 1997. Managing time and energy. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*: 97–120.

Davis, R. W., Croxall, J. P., and O’Connell, M. J. 1989. The Reproductive Energetics of Gentoo (*Pygoscelis papua*) and Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) Penguins at South Georgia. *The Journal of Animal Ecology*, 58: 59.

Dawkins, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press. 224 pp.

Dawkins, R. 1982. *The extended phenotype*. Oxford University Press Oxford.

Delord, K., Barbraud, C., Bost, C. A., Cherel, Y., Guinet, C., and Weimerskirch, H. 2014. *Atlas of top predators from French Southern Territories in the Southern Indian Ocean*. CNRS.

Denton, E. J., and Marshall, N. B. 1958. The buoyancy of bathypelagic fishes without a gas-filled swimbladder. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 37: 753–767.

Descamps, S., Tarroux, A., Cherel, Y., Delord, K., Godø, O. R., Kato, A., Krafft, B. A., et al. 2016. At-Sea Distribution and Prey Selection of Antarctic Petrels and Commercial Krill Fisheries. *PLOS ONE*, 11: e0156968.

Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R. A., and Genner, M. J. 2019. Swimbladder morphology masks Southern Ocean mesopelagic fish biomass. *Proceedings of the Royal Society B*, 286: 20190353.

Duhamel, G., Koubbi, P., and Ravier, C. 2000. Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Polar Biology*, 23: 106–112.

Duhamel, G., Hulley, P. A., Causse, R., Koubbi, P., Vacchi, M., Pruvost, P., Vigetta, S., et al. 2014. Chapitre 7. Biogeographic patterns of fish. In *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*, Scientific Committee on Antarctic Research, pp. 328–362. De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d’Acoz C. d’, et al. (eds.), Cambridge.

Elliott, K. H., Davoren, G. K., and Gaston, A. J. 2008. Increasing energy expenditure for a deep-diving bird alters time allocation during the dive cycle. *Animal Behaviour*, 75: 1311–1317.

Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*: 611–617.

Enstipp, M. R., Grémillet, D., and Jones, D. R. 2006. The effects of depth, temperature and food ingestion on the foraging energetics of a diving endotherm, the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*). *Journal of Experimental Biology*, 209: 845–859.

Fahlman, A., Schmidt, A., Jones, D. R., Bostrom, B. L., and Handrich, Y. 2007. To what extent might N₂ limit dive performance in king penguins? *Journal of Experimental Biology*, 210: 3344–3355.

Fahlman, A., Svärd, C., Rosen, D. A., Jones, D. R., and Trites, A. W. 2008. Metabolic costs of foraging and the management of O₂ and CO₂ stores in Steller sea lions. *Journal of Experimental Biology*, 211: 3573–3580.

Ferraro, M. S., Decker, R. R., Costa, D. P., Robinson, P. W., Houser, D. S., and Crocker, D. E. 2017. Evaluating gain functions in foraging bouts using vertical excursions in northern elephant seals. *Animal Behaviour*, 129: 15–24.

Freer, J. J., Tarling, G. A., Collins, M. A., Partridge, J. C., and Genner, M. J. 2019. Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. *Diversity and Distributions*.

Froget, G., Butler, P. J., Woakes, A. J., Fahlman, A., Kuntz, G., Le Maho, Y., and Handrich, Y. 2004. Heart rate and energetics of free-ranging king penguins. *The Journal of Experimental Biology*: 3917–3926.

Giraldeau, L.-A., and Kramer, D. L. 1982. The marginal value theorem: a quantitative test using load size variation in a central place forager, the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, 30: 1036–1042.

Glen, F., Broderick, A. C., Godley, B. J., Metcalfe, J. D., and Hays, G. C. 2001. Dive angles for a green turtle (*Chelonia mydas*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 683–686.

Godo, O. R., and al. 2009. Diel migration and swimbladder resonance of small fish: some implications for analyses of multifrequency echo data. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1143–1148.

Gon, O., and Heemstra, P. C. (Eds). 1990. *Fishes of the southern ocean*. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, South Africa. 462 pp.

Gorska, N., Korneliussen, R. J., and Ona, E. 2007. Acoustic backscatter by schools of adult Atlantic mackerel. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 1145–1151.

Goulet, P., Guinet, C., Swift, R., Madsen, P. T., and Johnson, M. 2019. A miniature biomimetic sonar and movement tag to study the biotic environment and predator-prey

interactions in aquatic animals. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*.

Grafen, A. 1984. Natural selection, kin selection and group selection. *Behavioural ecology: An evolutionary approach*, 2: 62–84.

Green, J. A. 2003. Energetics of diving in macaroni penguins. *Journal of Experimental Biology*, 206: 43–57.

Green, J. A., Frappell, P. B., Clark, T. D., and Butler, P. J. 2006. Physiological Response to Feeding in Little Penguins. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79: 1088–1097.

Guinet, C., Cherel, Y., Ridoux, V., and Jouventin, P. 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962–85. *Antarctic Science*, 8: 23–30.

Guinet, C., Dubroca, L., Lea, M. A., Goldsworthy, S., Cherel, Y., Duhamel, G., Bonadonna, F., et al. 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series*, 219: 251–264.

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

Halsey, L. G., Butler, P. J., and Blackburn, T. M. 2006. A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *The American Naturalist*, 167: 276–287.

Halsey, L. G., and Butler, P. J. 2006. Optimal diving behaviour and respiratory gas exchange in birds. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 154: 268–283.

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

Handrich, Y., Bevan, R. M., Charrassin, J. B., Pütz, K., Woakes, A. J., and Le Maho, Y. 1997. Hypothermia in foraging king penguins. *Nature*, 388: 64–67.

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

Hanuise, N., Bost, C.-A., and Handrich, Y. 2013. Optimization of transit strategies while diving in foraging king penguins: Optimization of transit in diving king penguins. *Journal of Zoology*, 290: 181–191.

Harcourt, R., Sequeira, A. M. M., Zhang, X., Roquet, F., Komatsu, K., Heupel, M., McMahon, C., et al. 2019. Animal-Borne Telemetry: An Integral Component of the Ocean Observing Toolkit. *Frontiers in Marine Science*, 6: 326.

Harcourt, R. G., Bradshaw, C. J., Dickson, K., and Davis, L. S. 2002. Foraging ecology of a generalist predator, the female New Zealand fur seal. *Marine Ecology Progress Series*, 227: 11–24.

Hayden, B. Y., Pearson, J. M., and Platt, M. L. 2011. Neuronal basis of sequential foraging decisions in a patchy environment. *Nature Neuroscience*, 14: 933–939.

Heithaus, M. R., and Frid, A. 2003. Optimal diving under the risk of predation. *Journal of Theoretical Biology*, 223: 79–92.

Hindell, M. A. 1988. The diet of the king penguin *Aptenodytes patagonicus* at Macquarie Island. *Ibis*, 130: 193–203.

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

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

Huang, C. J., and Qiao, F. 2010. Wave-turbulence interaction and its induced mixing in the upper ocean. *Journal of Geophysical Research*, 115: C04026.

Hulley, P. A., DuHamel, G., and Duhamel, G. 2011. Aspects of lanternfish distribution in the Kerguelen Plateau region. *The Kerguelen Plateau: marine ecosystems and fisheries*. G. Duhamel and DC Welsford, Editors: 183–195.

Hunt, B. P., Pakhomov, E. A., and Williams, R. 2011. Comparative analysis of the 1980s and 2004 macrozooplankton composition and distribution in the vicinity of Kerguelen and Heard Islands: seasonal cycles and oceanographic forcing of long-term change. *The Kerguelen Plateau: Marine Ecosystem and Fisheries*: 79–92.

Iwasa, Y., Higashi, M., and Yamamura, N. 1981. Prey Distribution as a Factor Determining the Choice of Optimal Foraging Strategy. *The American Naturalist*, 117: 710–723.

Jouventin, P., and Weimerskirch, H. 1990. Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature*, 343: 746.

Kaartvedt, S., Staby, A., and Aksnes, D. 2012. Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456: 1–6.

Keijer, E., and Butler, P. J. 1982. Volumes of the respiratory and circulatory systems in tufted and mallard ducks. *Journal of Experimental biology*, 101: 213–220.

Kimura, K. 1929. On the detection of fish-groups by an acoustic method. *Journal of the Imperial Fisheries Institute, Tokyo*, 24: 41–45.

Kloser, R. J., Ryan, T., Sakov, P., Williams, A., and Koslow, J. A. 2002. Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 1065–1077.

Kloser, R. J., Ryan, T. E., Young, J. W., and Lewis, M. E. 2009. Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 998–1006.

Kooyman, G. L. 1966. Maximum diving capacities of the Weddell seal, *Leptonychotes weddellii*. *Science*, 151: 1553–1554.

Kooyman, G. L., Gentry, R. L., Bergman, W. P., and Hammel, H. T. 1976. Heat loss in penguins during immersion and compression. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 54: 75–80.

Kooyman, G. L., Wahrenbrock, E. A., Castellini, M. A., Davis, R. W., and Sinnett, E. E. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: Evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 138: 335–346.

Kooyman, G. L. 1989. *Diverse Divers. Zoophysiology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Kooyman, G. L., Cherel, Y., Maho, Y. L., Croxall, J. P., Thorson, P. H., Ridoux, V., and Kooyman, C. A. 1992. Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecological Monographs*, 62: 143–163.

Koubbi, P., Duhamel, G., and Hebert, C. 2001. Seasonal relative abundance of fish larvae inshore at Îles Kerguelen, Southern Ocean. *Antarctic Science*, 13: 385–392.

Koudil, M., Charrassin, J.-B., Le Maho, Y., and Bost, C.-A. 2000. Seabirds as monitors of upper-ocean thermal structure. King penguins at the Antarctic polar front, east of Kerguelen sector. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323: 377–384.

Kozlov, A. 1995. A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem. *CCAMLR Science*, 2: 71–77.

Kramer, D. L. 1988. The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 89–94.

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

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Grayson, J., Gedamke, J., Webb, P. M., Blackwell, S. B., and Costa, D. P. 2000. Respiration and heart rate at the surface between dives in northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology*, 203: 3265–3274.

Le Bras, Y., Jouma'a, J., and Guinet, C. 2017. Three-dimensional space use during the bottom phase of southern elephant seal dives. *Movement Ecology*, 5: 18.

Lea, M.-A., Hindell, M., Guinet, C., and Goldsworthy, S. 2002. Variability in the diving activity of Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at Iles Kerguelen. *Polar Biology*, 25: 269–279.

Lehodey, P., and Senina, I. 2009. A User manual for SEAPODYM Version 2.0.

Lescroë, A., Ridoux, V., and Bost, C. A. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biology*, 27: 206–216.

Lima, S. L., and Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619–640.

Longhurst, A. R. 2007. *Ecological geography of the sea*. Academic Press, Burlington, MA. 542 pp.

Lourenço, S., Saunders, R. A., Collins, M., Shreeve, R., Assis, C. A., Belchier, M., Watkins, J. L., et al. 2017. Life cycle, distribution and trophodynamics of the lanternfish *Krefftichthys anderssoni* (Lönnberg, 1905) in the Scotia Sea. *Polar Biology*, 40: 1229–1245.

Lubimova, T. G., Shust, K. V., and Popkov, V. V. 1987. Specific features in the ecology of Southern Ocean mesopelagic fish of the family Myctophidae. *Biological resources of the Arctic and Antarctic Nauka Press, Moscow*: 320–337.

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

Magurran, A. E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Annales Zoologici Fennici*, 27: 51–66.

Martin, G. R. 1999. Eye structure and foraging in King Penguins *Aptenodytes patagonicus*. *Ibis*, 141: 444–450.

Mazzaro, L., and Dunn, J. 2009. Descriptive account of long-term health and behavior of two satellite-tagged captive harbor seals *Phoca vitulina*. *Endangered Species Research*, 10: 159–163.

McClain, C. R. 2009. A decade of satellite ocean color observations. *Annual Review of Marine Science*, 1: 19–42.

Meyer, X. 2016. Does complexity in behavioral organization allow seabirds to adapt to changes in their environment? *Université de Strasbourg*.

Moore, G. J., Wienecke, B., and Robertson, G. 1999. Seasonal change in foraging areas and dive depths of breeding king penguins at Heard Island. *Polar Biology*, 21: 376–384.

Mori, Y. 1998. The optimal patch use in divers: optimal time budget and the number of dive cycles during bout. *Journal of Theoretical Biology*, 190: 187–199.

Mori, Y., Takahashi, A., Mehlum, F., and Watanuki, Y. 2002. An application of optimal diving models to diving behaviour of Brünnich's guillemots. *Animal Behaviour*, 64: 739–745.

Mori, Y., and Boyd, I. L. 2004. The behavioral basis for nonlinear functional responses and optimal foraging in Antarctic fur seals. *Ecology*, 85: 398–410.

Naito, Y. 2004. New steps in bio-logging science.

Nevitt, G. 2000. Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: life at high Reynolds numbers. *The Biological Bulletin*, 198: 245–253.

O’Driscoll, R. L., Rose, G. A., and Anderson, J. T. 2002. Counting capelin: a comparison of acoustic density and trawl catchability. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 1062–1071.

Orians, G., and Pearson, N. 1979. On the theory of central place foraging. In *Analysis of ecological systems*, pp. 155–177. Ed. by D. Horn, D. Mitchell, and G. Stairs. Ohio State University, Columbus, Ohio.

Orsi, A. H., Whitworth, T., and Nowlin, W. D. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42: 641–673.

Park, Y.-H., Charriaud, E., and Fieux, M. 1998. Thermohaline structure of the Antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 17: 5–23.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d’Ovidio, F., Cotté, C., et al. 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: an up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119: 6575–6592.

Péron, C., Weimerskirch, H., and Bost, C.-A. 2012. Projected poleward shift of king penguins’ (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 2515–2523.

Phillips, R. A., Xavier, J. C., and Croxall, J. P. 2003. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk*, 120: 1082–1090.

Piatt, I., and Sydeman, W. 2007. Seabirds as indicators of marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 352: 199–204.

Ponganis, P. J., Kooyman, G. L., Starke, L. N., Kooyman, C. A., and Kooyman, T. G. 1997. Post-dive blood lactate concentrations in emperor penguins, *Aptenodytes forsteri*. *Journal of Experimental Biology*, 200: 1623–1626.

Ponganis, P. J., Kooyman, G. L., Van Dam, R., and LeMaho, Y. 1999. Physiological responses of king penguins during simulated diving to 136 m depth. *Journal of Experimental Biology*, 202: 2819–2822.

Ponganis, P. J., and Kooyman, G. L. 2000. Diving physiology of birds: a history of studies on polar species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 126: 143–151.

Proud, R., Cox, M. J., and Brierley, A. S. 2017. Biogeography of the Global Ocean's Mesopelagic Zone. *Current Biology*, 27: 113–119.

Proud, R., Handegard, N. O., Kloser, R. J., Cox, M. J., and Brierley, A. S. 2019. From siphonophores to deep scattering layers: uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 76: 718–733.

Purdy, A. S. 2019. Post-dive gas recovery and the transition between metabolic states as physiological limits to diving in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). University of British Columbia.

Pütz, K., Wilson, R. P., Charrassin, J.-B., Raclot, T., Lage, J., Le Maho, Y., Kierspel, M. A. M., et al. 1998. Foraging strategy of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) during summer at the Crozet Islands. *Ecology*, 79: 1905–1921.

Pütz, K., and Cherel, Y. 2005. The diving behaviour of brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from the Falkland Islands: variation in dive profiles and synchronous underwater swimming provide new insights into their foraging strategies. *Marine Biology*, 147: 281–290.

Rieucou, G., De Robertis, A., Boswell, K. M., and Handegard, N. O. 2014. School density affects the strength of collective avoidance responses in wild-caught Atlantic herring *Clupea harengus* : a simulated predator encounter experiment: school density and *clupea harengus* escape responses. *Journal of Fish Biology*, 85: 1650–1664.

Rivière, P., Jaud, T., Siegelman, L., Klein, P., Cotté, C., Sommer, J. L., Dencausse, G., et al. 2019. Sub-mesoscale fronts modify elephant seals foraging behavior. *Limnology and Oceanography Letters*: 12.

Rodgers, A. R. 1996. A GPS-based telemetry system. *Wildl. Soc. Bull.*, 24: 559–566.

Robert-Coudert, Y., Grémillet, D., Kato, A., Ryan, P. G., Naito, Y., and Le Maho, Y. 2004. A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. *Animal Behaviour*, 67: 985–992.

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

Roquet, F., Charrassin, J.-B., Marchand, S., Boehme, L., Fedak, M., Reverdin, G., and Guinet, C. 2011. Delayed-Mode Calibration of Hydrographic Data Obtained from Animal-Borne Satellite Relay Data Loggers. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 28: 787–801.

Rosen, D. A. S., Gerlinsky, C. D., and Trites, A. W. 2015. Evidence of partial deferment of digestion during diving in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 469: 93–97.

Sabourenkov, E. 1991a. Myctophids in the diet of Antarctic predators. *Selected scientific papers*: 335–368.

Sabourenkov, E. N. 1991b. Mesopelagic fish of the Southern Ocean—summary results of recent Soviet studies. CCAMLR Sel Sci Pap, 1990: 433–445.

Sato, K., Naito, Y., Kato, A., Niizuma, Y., Watanuki, Y., Charrassin, J. B., Bost, C.-A., et al. 2002. Buoyancy and maximal diving depth in penguins. *Journal of Experimental Biology*, 205: 1189–1197.

Sato, K. 2004. Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations? *Journal of Experimental Biology*, 207: 4057–4065.

Saunders, R. A., Fielding, S., Thorpe, S. E., and Tarling, G. A. 2013. School characteristics of mesopelagic fish at South Georgia. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 81: 62–77.

Scales, K. L., Miller, P. I., Embling, C. B., Ingram, S. N., Pirotta, E., and Votier, S. C. 2014. Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. *Journal of The Royal Society Interface*, 11: 20140679–20140679.

Schaafsma, F. L., Cherel, Y., Flores, H., van Franeker, J. A., Lea, M.-A., Raymond, B., and van de Putte, A. P. 2018. Review: the energetic value of zooplankton and nekton species of the Southern Ocean. *Marine Biology*, 165: 129.

Scheffer, A., Trathan, P. N., Edmonston, J. G., and Bost, C.-A. 2016. Combined influence of meso-scale circulation and bathymetry on the foraging behaviour of a diving predator, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Progress in Oceanography*, 141: 1–16.

Scherbino, M., and Truskanov, M. 1966. Determination of fish concentration by means of acoustic apparatus. *ICES CM*, 3: 6.

Schoener, T. W. 1979. Generality of the Size-Distance Relation in Models of Optimal Feeding. *The American Society of Naturalists*, 114: 902–914.

Scholander, P. F. 1940. Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds.

Sébert, P. (Ed). 2010. Comparative high pressure biology. Science Publ, Enfield, NH. 561 pp.

Simmonds, J., and MacLennan, D. N. 2005. Fisheries acoustics: theory and practice. Fish and aquatic resources series. Blackwell Science, Oxford. 437 pp.

Sommerfeld, J., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Garthe, S., Wilcox, C., and Hindell, M. A. 2015. Flexible foraging behaviour in a marine predator, the Masked booby (*Sula dactylatra*), according to foraging locations and environmental conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 463: 79–86.

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

Stephens, D. W., and Krebs, J. R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press.

Stonehouse, B. 1960. The king penguin (*Aptenodytes patagonica*) of South Georgia: I. Breeding behaviour and development. HMSO.

Sund, O. 1935. Echo sounding in fishery research. *Nature*, 135: 953.

Sutton, G. J., Hoskins, A. J., and Arnould, J. P. Y. 2015. Benefits of Group Foraging Depend on Prey Type in a Small Marine Predator, the Little Penguin. *PLOS ONE*, 10: e0144297.

Thompson, D., and Fedak, M. A. 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour*, 61: 287–296.

Thums, M., Bradshaw, C. J. A., Sumner, M. D., Horsburgh, J. M., and Hindell, M. A. 2013. Depletion of deep marine food patches forces divers to give up early. *Journal of Animal Ecology*, 82: 72–83.

Tierney, M., Hindell, M. A., and Goldsworthy, S. 2002. Energy content of mesopelagic fish from Macquarie Island. *Antarctic Science*, 14: 225–230.

Tremblay, Y., and Cherel, Y. 2000. Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 204: 257–267.

Urick, R. J. 1983. *Principles of underwater sound* 3rd edition. Peninsula Publishing Los Atlos, California.

Valinassab, T., Pierce, G. J., and Johannesson, K. 2007. Lantern fish (*Benthoosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 23: 573–577.

Vandenabeele, S., Shepard, E., Grémillet, D., Butler, P., Martin, G., and Wilson, R. 2015. Are bio-telemetric devices a drag? Effects of external tags on the diving behaviour of great cormorants. *Marine Ecology Progress Series*, 519: 239–249.

Vandenabeele, S. P., Shepard, E. L., Grogan, A., and Wilson, R. P. 2012. When three per cent may not be three per cent; device-equipped seabirds experience variable flight constraints. *Marine Biology*, 159: 1–14.

Venables, H., Meredith, M. P., Atkinson, A., and Ward, P. 2012. Fronts and habitat zones in the Scotia Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 59–60: 14–24.

Viviant, M., Jeanniard-du-Dot, T., Monestiez, P., Authier, M., and Guinet, C. 2016. Bottom time does not always predict prey encounter rate in Antarctic fur seals. *Functional ecology*, 30: 1834–1844.

Walton, P., Ruxton, G. D., and Monaghan, P. A. T. 1998. Avian diving, respiratory physiology and the marginal value theorem. *Animal Behaviour*, 56: 165–174.

Watanabe, Y. Y., and Takahashi, A. 2013. Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 2199–2204.

Watanuki, Y., and Burger, A. E. 1999. Body mass and dive duration in alcids and penguins. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1838–1842.

Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F., and Bost, C.-A. 2007. Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *The American Naturalist*, 170: 734–743.

Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Bost, C., and Peraltilla, S. 2012. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*, 458: 231–245.

Weimerskirch, H., Le Bouard, F., Ryan, P. G., and Bost, C. A. 2018. Massive decline of the world's largest king penguin colony at Ile aux Cochons, Crozet. *Antarctic Science*, 30: 236–242.

Wiebe, P. H., Chu, D., Kaartvedt, S., Hundt, A., Melle, W., Ona, E., and Batta-Lona, P. 2010. The acoustic properties of *Salpa thompsoni*. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 583–593.

Williams, R., and McEldowney, A. 1990. A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory.

Williams, T. M. 2004. The cost of foraging by a marine predator, the Weddell seal *Leptonychotes weddellii*: pricing by the stroke. *Journal of Experimental Biology*, 207: 973–982.

Wilson, F., Puetz, K., Bost, C., Culik, B., Bannasch, R., Reins, T., and Adelung, D. 1993. Diel dive depth in penguins in relation to diel Vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Marine Ecology Progress Series*, 94: 101–104.

Wilson, R. 1984. An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of field ornithology*, 55: 109–112.

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

Wilson, R. P., Culik, B. M., Bannasch, R., and Lage, J. 1994. Monitoring Antarctic environmental variables using penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 199–202.

Wilson, R. P. 1995. Foraging ecology. In *The penguins*, Oxford University Press, pp. 81–106. Williams TD, Oxford.

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

Wilson, R. P., Kreye, J. M., Lucke, K., and Urquhart, H. 2004. Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *Journal of Experimental biology*, 207: 2649–2662.

Wilson, R. P., and Quintana, F. 2004. Surface pauses in relation to dive duration in imperial cormorants; how much time for a breather? *Journal of Experimental Biology*, 207: 1789–1796.

Womble, J. N., Sigler, M. F., and Willson, M. F. 2009. Linking seasonal distribution patterns with prey availability in a central-place forager, the Steller sea lion. *Journal of Biogeography*, 36: 439–451.

Wright, K. L. B., Pichegru, L., and Ryan, P. G. 2011. Penguins are attracted to dimethyl sulphide at sea. *Journal of Experimental Biology*, 214: 2509–2511.

Ydenberg, R. C., and Forbes, L. S. 1988. Diving and foraging in the western grebe. *Ornis Scandinavica*: 129–133.

Ydenberg, R. C., and Clark, C. W. 1989. Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *Journal of Theoretical Biology*, 139: 437–447.

Annexes

Annexe 1 : Behavioural adjustments during foraging in two diving seabirds: king and macaroni penguins

E. Tessier, C-A Bost

CEBC, UMR 7372 du CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France.

Address correspondence to E. Tessier. Tel: 0033549093554. Email: eugenie.tessier@cebc.cnrs.fr

Orcid ID: 0000-0001-7139-9571

ABSTRACT

Optimal foraging theory predicts that diving predators should maximise their energy intake while minimizing the costs of their foraging activities at depth. This hypothesis was tested in two breath-hold divers that foraged in the pelagic waters off Kerguelen Island, southern Indian Ocean. Macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*) feed predominately on crustaceans at moderate depths (around 50 m), while king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) feed on mesopelagic fish at deep depths (around 100-150 m). We instrumented 22 penguins with time-depth recorders during the breeding season of the 2014 southern summer, just before they departed to sea. Birds were recaptured after one to five foraging trips. Analyses were conducted on the level of single dive cycles and entire dive bouts. Birds of both species adjusted their diving behaviour and modulated their foraging activity in accordance with the success of their previous dives. Foraging activity (in terms of number of wiggles per dive) during a dive was greater if birds targeted the same depth as during the previous dive. Moreover, surface duration between dives were shorter when prey capture attempt dives were preceded by a prey capture attempt dive than a non-prey capture attempt dive. Dive bout analyses showed that foraging activity increased with bout duration, while transit duration during dives decreased with bout duration. Our findings are in general agreement with predictions from optimal foraging

models. The observed decrease in surface periods suggests that the penguins anticipated the depth of the ensuing dive and further optimized feeding success by reducing transit time between the surface and the patch. Once penguins detected a prey patch, such behavioural adjustments allowed them to rapidly return during ensuing dives to exploit the same patch, before possible prey dispersion.

KEY WORDS: foraging behaviour, diving, behavioural adjustment, king penguins, macaroni penguins

1. Introduction

In the oceanic environment prey is patchily distributed through the spatial variation of physical processes (Saunders et al. 2013). Such a distribution has multiple effects on the foraging behaviour of predators. Accordingly, marine predators should adjust their search patterns to overcome prey variation in space and time (Wakefield et al. 2009; Weimerskirch 2007; Wilson 2010; Benoit-Bird et al. 2013). In a heterogeneous environment, marine predators exhibit a flexible foraging behaviour in relation to prey distribution or availability from large to fine scale. This occurs especially during the breeding season when seabirds are constrained by the need to commute frequently between their foraging grounds and their colony. In comparison with flying birds the foraging range of flightless avian divers, such as penguins, is further restricted (Weimerskirch 2007).

Penguins search for prey dive at moderate to deep depth for extended periods. A typical foraging dive cycle consists of a descent to depth, an active foraging time near the bottom of the dive, followed by the ascent to the surface, and a post-dive surface interval, during which the diver recovers from the previous dive and prepares for the next (Kramer 1988; Wilson 1995; Halsey et al. 2007). Penguins generally perform repeated dives, called dive bouts, which indicate an intense foraging activity (Harcourt et al. 2002; Ropert-Coudert et al. 2004; Weimerskirch et al. 2012). The division of diving time vs recovery time is constrained by the physiological limits of individuals (Boyd 1997; Butler and Jones 1997; Ponganis et al. 1999; Butler 2001) and the immediate balancing of the time budget should result in instantaneous foraging feedback.

Optimal foraging models predict that within a dive cycle diving predators should maximise the time spent at the most profitable depth and reduce the time spent in transit and at the surface between dives (Houston and Carbone 1992; Thompson and Fedak 2001; Mori et al. 2002). Penguins mostly feed during the bottom phase of a dive (Wilson and Wilson 1995; Ropert-Coudert et al. 2006), while some feeding also occurs during the ascent phase and much more rarely during the descent phase (Charrassin and Bost 2001; Bost et al. 2007).

A limited number of studies have suggested breath-hold divers such as penguins adjust their surface time between dives in anticipation of the next dive and of targeting the depth of the previous dive (Sato et al. 2002; Wilson 2003; Hanuise et al. 2013). The relationship between transit time to the targeted depth and assumed foraging success has been investigated in king penguins showing that vertical speed increases with foraging activity (Hanuise et al. 2013). Hence, diving predators likely use strategies that maximize the time spent at-depth searching for and capturing prey, while minimizing transit time.

In this study, we investigated the behavioural adjustments (e.g. changes in vertical speed, post-dive surface interval duration) of two penguin species, king and macaroni penguins, during individual dives and diving bouts in relation to the foraging effort of the preceding dive. King penguins, *Aptenodytes patagonicus*, and macaroni penguins, *Eudyptes chrysolophus*, both feed on patchily distributed prey (Duhamel et al. 2000; Bocher et al. 2001; Collins et al. 2008). While king penguins feed exclusively on fish during the breeding season, macaroni penguins consume a mixed diet, consisting of fish and crustaceans (Guinet et al. 1996; Bost et al. 2002). These two penguins have different dive capacities and recovery times but they feed in the same region. The comparison between two different species can reveal a general foraging strategy or underline some differences in foraging strategy.

We addressed two central questions as following: (i) how penguins adjust their foraging behaviour and their surface pause in relation to their recent diving experience and (ii) how they modulate their time budget between surface, transit and bottom phases in relation to the size of the dive bouts?

We predicted that (i) at the scale of single dives, penguins would modify their diving behaviour (i.e. dive parameters) in accordance with the foraging success during the preceding dive; (ii) at the scale of dive bouts, penguins would increase their foraging effort after their first prey encounter. By targeting the same depth as during the previous, prey capture attempt dive, birds are likely to increase the probability of finding and capturing prey. During these dives, birds will likely reduce transit time to the targeted depth.

2. Materiel and methods

Site and study species

The study was carried out on Kerguelen Island (Southern Indian Ocean, 48°45–50°00S; 68°45–70°58E) during the austral summer 2013/2014. Two species were studied at sea: king penguins, *Aptenodytes patagonicus* (Miller 1778), breeding on the eastern coast of the Courbet peninsula (Ratmanoff colony, 120,000 pairs) and macaroni penguins, *Eudyptes chrysolophus* (Brandt 1937), breeding at the northern tip of the same peninsula (Cap Cotter colony, 400,000 pairs). King penguins were instrumented with Mk9-Time-Depth-Recorders (TDR; Wildlife computers, Redmond, WA, USA; size: 68x17x17 mm, weight: 30g). The depth resolution recorded was 0.5 m with an accuracy of $\pm 1\%$. Macaroni penguins were instrumented with LAT 1800 depth recorders (LOTEK, Newmarket, Ontario, Canada, size: 11x38x13 mm; weight: 7.6 g). The depth resolution recorded was 0.05 m with an accuracy of $\pm 1\%$. For both instruments depth was sampled every second. Instruments were attached with Loctite to the lower back (midline) of penguins to limit hydrodynamic drag (Bannasch et al. 1994). All penguins were recaptured after one to five foraging trips (mean trip duration: 8.5 ± 1.5 days for king penguins; 5.2 ± 0.4 days for macaroni penguins). Data from all devices were extracted and analysed with MultiTrace software (Jensen Software Systems, Laboe, Germany).

Dive analysis

We studied the dive parameters of 22 penguins (7 king penguins and 15 macaroni penguins) during their foraging trips off the east coast of Kerguelen Island. In accordance with the resolution/accuracy of the TDR's, only dives exceeding 3 m were used in the analysis, while the other dives (< 3 m depth) could not be distinguished from the

movement of penguins being subjected to swells. We considered dives exceeding 50 m and 10 m to represent (deep) foraging dives for king penguins (Charrassin et al. 2002) and macaroni penguins (Green 2003), respectively.

For each dive included in the analysis, we calculated the following parameters using MultiTrace software: maximum dive depth, descent and ascent rate, the number of wiggles during a dive and the time spent both at the surface preceding the ensuing dive and at the bottom phase during the dive. Wiggles were defined as vertical undulation with a minimum amplitude of 2 m and were used as indicators of prey capture attempts (Bost et al. 2007), i.e. predators encountered a potential prey. Although wiggles do not provide evidence of actual prey captures, the presence of wiggles is a good indicator of prey encounters (Bost et al. 2007; Carroll et al. 2014). Hence, a dive that included wiggles was classified as a prey capture attempt dive (PCA dive). Accordingly, if no wiggles occurred, the dive was classified as a non-prey capture attempt dive (non-PCA dive). A greater number of wiggles during a dive indicated greater foraging activity (Bost et al. 2007; Carroll et al. 2014). The bottom phase was defined as the time spent at a depth exceeding 90% of the maximum depth reached during a dive (Bost et al. 2007). Descent and ascent time were defined as the time spent between the surface and the bottom and between the bottom and the surface, respectively. Foraging activity was associated with the number of wiggles per dive (Bost et al. 2007).

Diving behaviour was analysed according to the diving depth behaviour of the preceding dive. Dives when birds targeted the same depth zone consecutively were classified as intra-depth zone dives (IDZ dives) (Tremblay and Cherel 2000). The initial definition of IDZ dives was used for benthic divers which dived at the same depth. However macaroni penguins and king penguins regularly dived to around 50 m and around 100 m, respectively. According to the vertical distance travelled by both species, we used fixed intra-depth zones (IDZ) of 10 m for king penguins and 5 m for macaroni penguins (10 % of the depth regularly used by penguins), relative to the maximum depth reached during the preceding dive.

Penguins perform the majority of their dives in discrete series named “dive bouts” (Halsey et al. 2007). We considered therefore that a dive bout consisted of a minimum of

two successive dives (PCA dives). The end of a PCA bout was defined by two criteria: (i) the next dive was a dive without wiggles and (ii) the interval between the last PCA dive and the next one exceeded 15 min (Halsey et al. 2007).

Statistical analysis

All statistical analyses were conducted in R (version 3.5.3, R Foundation for Statistical, Vienna, Austria). All statistical tests were considered significant when $P < 0.05$ and all results are presented as means \pm s.e.m.

Single dives

In this part we analysed the diving and foraging behaviour according to the foraging and diving behaviour of the previous dives of the two penguin species. We used the Wilcoxon test to compare the number of wiggles conducted by penguins in relation to maximal dive depth (10 m depth bins) between dives that targeted the same depth as the previous dive (IDZ dives) or between dives that did not (non-IDZ dives). The proportion of dives for each foraging category (PCA or non-PCA dives) was compared using a proportion test to determine if a PCA dive was likely to be followed by another. Time spent at the surface after a dive (i.e. post dive surface interval duration) was compared in relation to (i) the foraging behaviour (PCA or not) and (ii) the diving behaviour (IDZ or non-IDZ dive) using mixed models with penguin individuals as random effect. Surface times were logarithm transformed to fit within a normal distribution.

Diving bouts

On the level of dive bouts, we investigated how penguin behaviour (e.g. number of wiggles per dive, vertical speed, etc.) changed with the number of dives in a PCA bout. Variations in dive parameters (i.e. the number of wiggles per dive, the descent and ascent rates and the surface time) were analysed according to the number of dives in a PCA bout using mixed models with penguin individuals as random effect and between species for each number of dives in the PCA bout categories. The number of wiggles per dive and surface time were logarithm transformed to fit within normal distribution. We also studied the number of dives in a PCA bout (i.e. the number of PCA dives, in a row before a non-PCA

dive occurred). For this analysis, we compared the observed occurrence during dive bouts of both species with the theoretical occurrence probability. Theoretically, two possible outcomes exist for a dive with a bout: a bird attempted to capture prey (PCA dive) or it did not (non-PCA dive). Thus, each dive has the probability to be a PCA or non-PCA dive that is equal to $\frac{1}{2}$. A PCA bout of n -dives (each dive a PCA dive) has an occurrence probability of $\frac{1}{2^n}$. Hence, the likelihood for dives within a PCA bout to be successively successful decays exponentially along a bout.

The observed occurrence for a successful PCA bout of n -dives was calculated as follows:

(Number of successive PCA dives)/(Total number of successive dives (including dives with or without wiggles))

The proportion of PCA bouts performed by each species was compared with the theoretical ones and between species, using proportion tests. The number of dives performed during PCA bouts was compared between species using a mixed model for negative binomial distribution, with individual as random effect.

3. Results

Dive parameters

King and macaroni penguins conducted a total of 57,080 dives, consisting of both shallow and deep dives (Table 1). During most dives penguins conducted wiggles (more than 50% for king penguins dives and $\sim 70\%$ for macaroni penguins dives), indicating that these dives were PCA dives.

Table 1 Diving parameters of macaroni and king penguins during the breeding period at Kerguelen Island (mean \pm s.e.m).

Parameters	Macaroni penguins	King penguins
Number of birds	15	7
Number of trips	31	7
Maximal depth (m)	40.7 \pm 0.2 (max: 114.3)	79.0 \pm 0.5 (max: 225.5)
Threshold for deep dives (m)	10 m	50 m
Number of dives	37,657	19,423
Number of deep dives (% of total)	25,910 (68.8%)	10,399 (53.5%)
Number of IDZ dives (% of total)	26,247 (69.7%)	13,617 (70.1%)
Total number of wiggles	132,762	58,451
Number of wiggles for IDZ dives (% of total)	97,571 (73.5%)	36,817 (63.0%)

Single dives: the effect of the preceding dive on dive depth and foraging activity

The PCA dives which were preceded by a PCA dive occurred mainly during deep dives (96.6% for macaroni penguins and 97.1% for king penguins). Moreover, the majority of PCA dives conducted by both species were IDZ dives, i.e. birds targeted the same depth zone (75.9% for macaroni penguins and 67.1% for king penguins) (Figure 2).

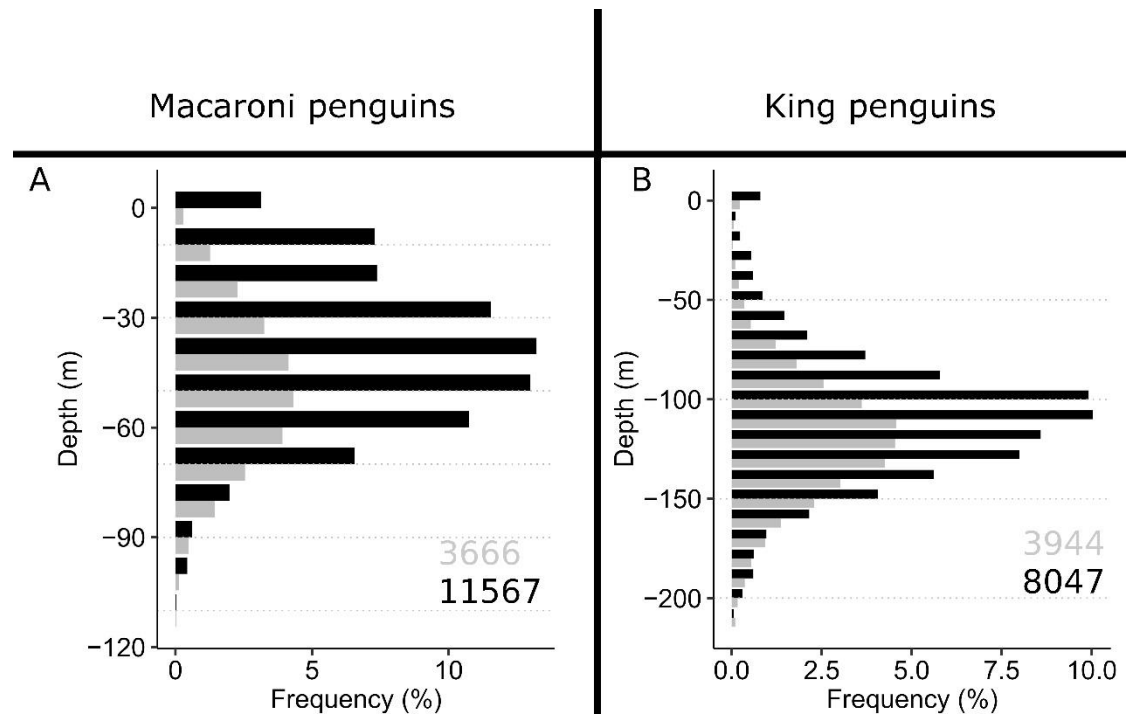


Fig. 2 Maximal dive depth distributions of the current dive within two successive PCA dives for macaroni penguins (A) and king penguins (B). IDZ dives are dives where two dives targeted the same depth zone (defined as 5 m for macaroni penguins and 10 m for king penguins). IDZ dives are shown in black and non-IDZ dive sequences are shown in grey. Dive numbers are indicated for each category. Note that depth scales differed between species.

The number of wiggles per dive varied across the maximal dive depths and also differed between dive categories (IDZ dives versus non-IDZ dives) for both species (Figure 1). Foraging activity during IDZ dives was significantly higher between 0 and 80 m for macaroni penguins and between 50 and 130m and 140 and 160 m for king penguins (Wilcoxon rank sum test, $P < 0.05$). The number of wiggles per dive was higher for both species during dives when birds targeted the same depth zone as during the preceding dive (Figure 1).

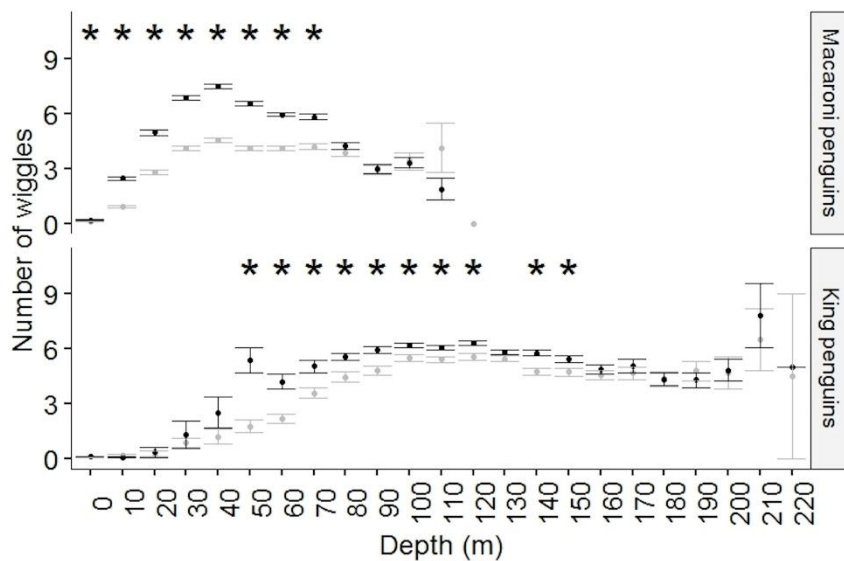


Fig. 1 Number of wiggles according to maximal dive depth (10 m bins) for macaroni penguins ($n=28,946$ dives) and king penguins ($n=15,393$ dives). IDZ dives and non-IDZ dives are shown in black and grey, respectively. Stars represent significant differences between IDZ dives and non-IDZ dives.

Prey capture attempt dives accounted for most of the diving events, with 56.8% for macaroni penguins and 52.0% for king penguins. A dive with wiggles was more likely to be followed by a dive with wiggles than by a dive without wiggles (80.9% for macaroni penguins and 80.7% for king penguins, Proportion test, $\chi^2 = 14414.0$, $P < 2.2e-16$, $\chi^2 = 6673.6$, $P < 2.2e-16$ for macaroni and king penguins, respectively).

Single dives: the effect of the preceding dive on post-dive surface time

Surface intervals were, on average, longer in king penguins than in macaroni penguins (linear mixed model, $df = 20.0$, $t\text{-value} = -7.3$, $P = 4.39e-7$). The surface times between dives differed for macaroni and king penguins, regardless of dive type of the current dive (i.e. PCA or non-PCA dives). For both species, the surface time was shorter between two dives when both were PCA dives than when a PCA dive was preceded by a non-PCA dive (linear mixed models, $df = 1.8e4$, $t\text{-value} = -6.0$, $P = 2.27e-9$, for macaroni penguins; $df = 8.3e3$, $t\text{-value} = 10.4$, $P < 2e-16$ for king penguins). The surface times were shorter for IDZ dives between two PCA dives than for non-IDZ dives (linear mixed models, $df = 1.5e4$, $t\text{-value} = -10.5$, $P < 2e-16$ for macaroni penguins; $df = 6.9e4$, $t\text{-value} = -1.8$, $P = 0.0691$ for king penguins).

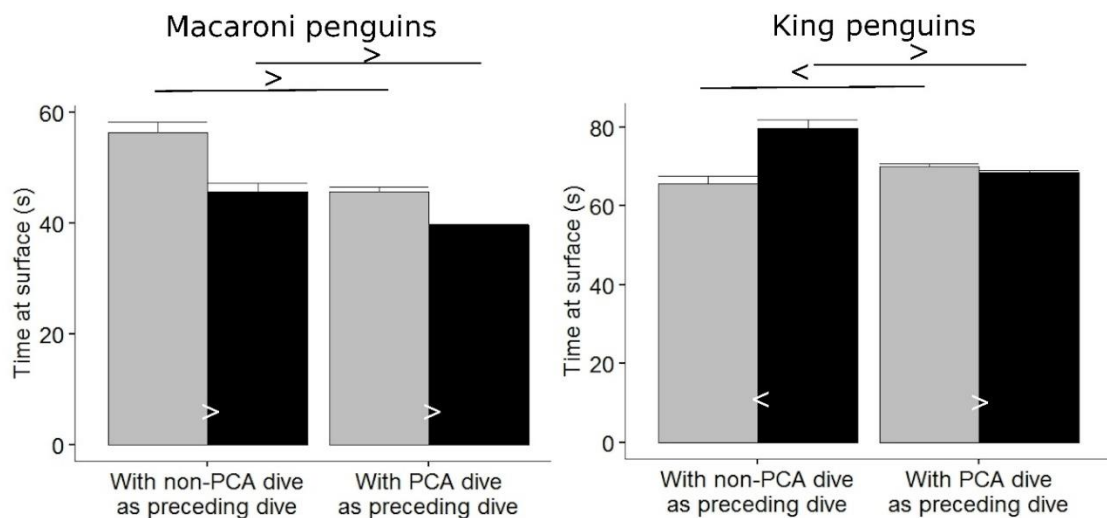


Fig. 3 Time spent at the surface between two dives when PCA occurred (wiggles) or not (no wiggles). Only deep dives, exceeding 10 m for macaroni penguins (left, $n = 18847$) and exceeding 50 m for king penguins (right, $n = 8855$), were included. The grey and black bars show results for non-IDZ dives (dives not targeting the same depth zone) and IDZ dives (dives targeting the same depth zone), respectively. White symbols indicate significant differences between IDZ and non-IDZ dive sequences within each dive type (linear mixed models). Black symbols indicate significant differences between dive types for non-IDZ dive sequences (linear mixed models). Values are means + standard error (s.e.m).

Dive bouts: the effect of foraging intensity

For both species, the observed occurrence of a PCA bout of n -dives was consistently higher, throughout the observed range of dives within a bout, than the computed theoretical occurrence probability (Figure 4). The latter rapidly decreased with the number of successful dives within a PCA bout. For PCA bouts that included more than 5 dives, the observed occurrence was equal for macaroni and king penguins (Figure 4) (Proportion test, $P > 0.05$). Short PCA bouts (number of PCA dives ≤ 4) constituted a greater proportion of observed PCA bouts in macaroni penguins, when compared with king penguins (Proportion test, $P < 0.05$).

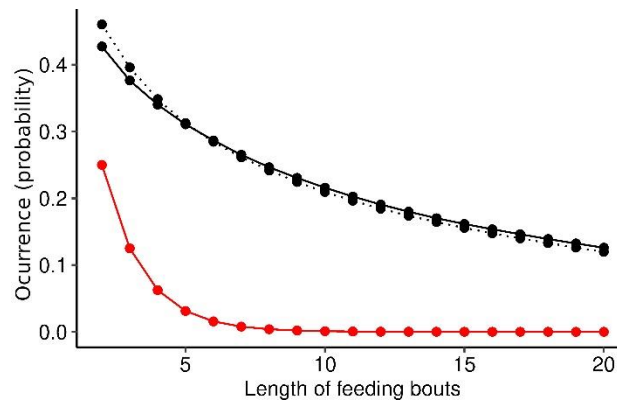


Fig. 4 The theoretical occurrence probability of PCA bouts with n -dives (PCA dives), shown in red compared to the observed occurrence of PCA bouts in king penguins (black solid line) and macaroni penguins (black dotted line).

Overall, the number of dives per PCA bout were similar for macaroni penguins and for king penguins (7.9 ± 0.3 PCA dives, $n = 8065$, vs 9.0 ± 0.5 PCA dives, $n = 17429$, linear mixed model, z -value = -1.1 , $P = 0.275$). Dive parameters changed with the number of dives in PCA bouts (Figure 5). The number of wiggles per dive increased significantly with the size of a sequence (Table 2) (Figure 5A & B). Overall, the number of wiggles per dive were similar for king and macaroni penguins (linear mixed model, $df = 19.9$, t -value = -0.5 , $P = 0.607$).

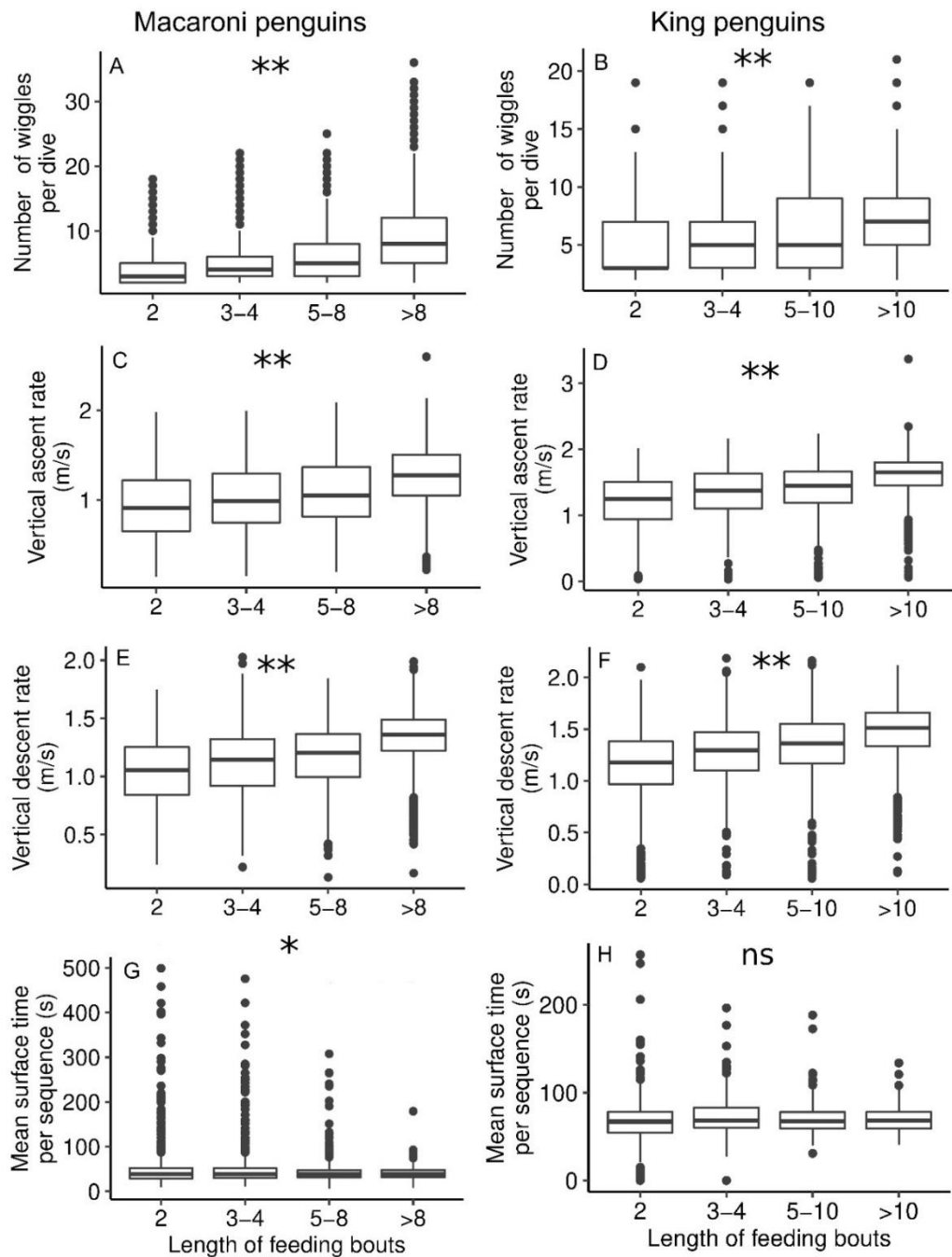


Fig. 5 Changes of dive parameters across PCA bouts of different lengths. A total of 1,910 and 814 PCA bouts were recorded ranging from 2 to 138 (median: 4) and from 2 to 133 successive dives (median: 4) for macaroni penguins and king penguins, respectively. Note that the lengths of PCA bout classes differ between species. Non-significant differences are indicated by “ns” associated with a bar (linear mixed model, $P \geq 0.1$), “***” indicates significant differences (linear mixed models, $P < 0.05$) and “*” indicates slightly significant difference (linear mixed models, $0.05 < P < 0.1$).

Transit durations during descent and ascent decreased with an increase in PCA bout size (Table 2). The mean ascent rate increased significantly with the duration of a PCA bout (Figure 5C & D). Similarly, mean descent rate increased significantly with the number of dives per PCA bout (Figure 5E & F). The transit speed (descent/ascent rate) of king penguins during PCA bouts was higher than that of macaroni penguins (linear mixed model, $df = 19.9$, $t\text{-value} = -6.7$, $P = 1.55e^{-6}$ for ascent rate; $df = 19.9$, $t\text{-value} = -3.6$, $P = 0.00181$ for descent rate). Lastly, the surface time between dives in a PCA bout tended to change with bout length. However, such changes were only slightly significant in macaroni penguins, where post-dive surface interval duration decreased with the number of dives per bout (Table 2) (Figure 5G & H).

Table 2: Linear mixed models results. Parameters are explained by the number of dives in PCA bout for each species. Numbers in bracket represent the numbers of observation.

Parameters	Species	df	t-value	p
Number of wiggles per bout	King penguins (8065)	7.92e ³	20.84	<2e ⁻¹⁶
	Macaroni penguins (17429)	1.73e ⁴	55.62	<2e ⁻¹⁶
Descent rate	King penguins (8065)	8.06e ³	27.61	<2e ⁻¹⁶
	Macaroni penguins (17429)	1.74e ⁴	43.33	<2e ⁻¹⁶
Ascent rate	King penguins (8065)	8.06e ⁴	29.18	<2e ⁻¹⁶
	Macaroni penguins (17429)	1.74e ⁴	28.38	<2e ⁻¹⁶
Mean surface time per bout	King penguins (926)	9.23e ²	0.86	0.391
	Macaroni penguins (2168)	2.16e ⁴	-1.75	0.0798

4. Discussion

Foraging theory predicts that diving animals should maximise their time spent in a prey patch and minimize the time spent in transit between the surface and the prey patch and in recovery between dives at the surface (Kramer 1988; Mori 1998). Until now, few studies have shown that avian divers modulate their foraging effort in relation to the conditions encountered during the preceding dive (Wilson 2003; Hanuise et al. 2013). Our study shows that penguins adjusted their dive parameters at the level of individual dives but also at the level of PCA bouts. At the scale of PCA bouts, birds modulated their descent / ascent rate and post-dive surface interval duration in accordance with the duration and the success of PCA bouts. Only Hanuise et al (2013) has demonstrated such anticipation of foraging behaviour in penguins. Below we discuss our findings in relation to the predictions of theoretical foraging models and the foraging requirements of diving predators in general.

Adjustment of foraging activity: single dives

The foraging activity of penguins at-depth (as indicated by the number of wiggles per dive) was intensified in dives that targeted the same depth zone (IDZ dives), especially when birds dived deep (Figure 1). Furthermore, penguins modulated their diving depth in accordance with the foraging activity of the previous dive (Figure 2). Once penguins discovered a likely profitable patch, as indicated by detected wiggles, they continued to dive to the same depth range, presumably in an attempt to take advantage of that patch before it dispersed. Hence, after their first encounter of prey, the prey distribution, and thus the diving depth, may be anticipated by penguins in the ensuing dives (Figure 2 & 3). Returning to the same depth for the same activity (PCA or not) between two successive dives could be associated with foraging site fidelity behaviour at depth for PCA dives. Diving birds such as the little penguin, *Eudyptula minor*, have exhibited spatial foraging fidelity when the resource availability is high, but switched to another foraging site when resource availability is low, which supports the concept of behavioural adjustment in relation with resource quantity (Carroll et al. 2018). In a heterogeneous environment, the resource is patchily distributed (Hunt 1990) and the presence of prey at depth for diving birds is unpredictable. Adopting foraging site fidelity at depth between successive dives

could increase the probability of finding resources again. Returning to the same depth after a PCA dive, presumably to the same prey patch, eliminates the search phase and therefore increases the rate of energy gain.

Adjustment of foraging activity: PCA bouts

Repeated dives within a bout have been associated with an intense foraging period for several diving predators (Boyd 1996; Harcourt et al. 2002; Mori et al. 2002). In this study, the proportion of PCA bouts performed by both species was much more important than if bouts were randomly performed, whatever the size of the bout. Longer PCA bouts were associated with a higher number of wiggles per dive, suggesting a better patch quality (Figure 5). Hence, the number of successive PCA dives could be an indicator of patch richness and profitability. As breath-hold divers, penguins need to return to the surface to breathe, limiting the amount of time they can spend within a profitable prey patch. They might take advantage of a high quality patch by returning to the patch until the rate of energy gain decreases (Mori 1998). Energy gain should outweigh energy expenditure during a dive to exploit the same profitable patch. Some extrinsic or intrinsic factors may also affect the decision to terminate a PCA bout, such as physiological constraints, satiation, deterioration of light conditions at-depth, and patch dispersion. Nevertheless the depletion of resources within a patch could have a crucial weight in the patch leaving decision-making processes. In non-human primates a cerebral area ('dACC') was recently discovered and linked to the decision making processes of leaving one food-depleted area in search of another (Hayden et al. 2011). When resources are gradually depleted, neurons might increase their firing rate, leading to patch departure, once a specific threshold is reached. Accordingly, the neuronal signal stimulating departure increases with the time spent in a patch (Hayden et al. 2011).

Adjustment of surface times: single dives

During single dives, penguins alternated between transit (commuting between the surface and the foraging area), PCA within the foraging area, and surface breaks for dive recovery and preparation. The energy intake of divers during the transit phase (descent/ascent) and the recovery phase at the surface is generally limited. Accordingly,

Kramer (1988) suggested that breath-hold divers should balance their oxygen consumption during a dive with the oxygen uptake during the post-dive surface interval. In our study, penguins spent less time at surface when a PCA dive was preceded by a PCA dive than a non-PCA dive, especially when dives targeted the same depth (IDZ dives) (Figure 3). According to Halsey et al. (2007b), an increase in foraging activity at depth is not always associated with an increase in heart rate or oxygen uptake at the surface. Originally, surface pauses were considered to only serve as recovery from the preceding dive (“reactive breathing”) (Le Boeuf et al. 2000) but they may also enable preparation for the ensuing dive (“anticipatory breathing”) (Walton et al. 1998; Wilson 2003; Elliott et al. 2008). This has been observed in several diving animals (Glen et al. 2001). Birds may adjust the required respiratory air volume to reach the targeted depth of the ensuing dive (Sato et al. 2002; Wilson 2003; Wilson and Quintana 2004) and modulate their surface time in accordance with the anticipated depth of the next dive (e.g. Brünnich’s guillemots, *Uria lomvia*, Elliott et al. 2008). The time spent at the surface to prepare for the next dive should be open to modulation if animals gained additional knowledge relevant to the foraging situation, such as prey patch depth and anticipated foraging effort. A decrease in the time spent at the surface between dives of king and macaroni penguins (Figure 3), following a dive with a high foraging effort (greater number of wiggles) suggests a behavioural response aimed at increasing energy gain per unit foraging time to make efficient use of a prey patch (Stephens and Krebs 1986).

Adjustment of surface times: PCA bouts

Surface times tended to be reduced with the size of PCA bouts increased (Figure 5). Longer PCA bouts were associated with a higher foraging effort (number of wiggles per dives), which induced a higher energy expenditure at depth. The reduction of surface time in addition to the increase of foraging effort over a long period could result in harmful effects (Butler 2004). However, it is possible that diving predators postpone their complete physiological recovery from dives until the end of the bout (Cornick et al. 2006; Fahlman et al. 2008), which allows them to reduce the surface time between dives when a profitable patch is encountered. In addition, the abdominal and stomach temperatures of king penguins have been shown to decrease during long bout (Handrich et al. 1997). A

reduction in body temperature could reduce the metabolic rate and the oxygen demands during diving bouts (Butler 2004).

Adjustment of transit times: PCA bouts

In diving predators, descent and ascent phases correspond to vertical and horizontal displacement (Wilson 2003). In our study, penguins reduced descent and ascent phases during dives exhibiting a high number of wiggles, indicating active foraging during PCA bouts (Figure 5). The minimization of travel time when patch quality is high has been observed in other diving predators, like elephant seals (Sato 2004; Thums et al. 2013). If diving predators encounter prey they can shorten their transit time, maximising the time spent in the patch and the number of capture attempts therefore increasing the energy expenditure during these phases while decreasing expenditure in the transit phases. Transit phases may be reduced by adjusting body angle or swim speed, both of which increase the energy expenditure and therefore reduce aerobic dive duration. Carroll et al. (2014) found that descent rate did not significantly influence foraging success at the single dive scale. In this study, at the bout scale, we found that transit time decreased with the number of dives conducted within a PCA bout and with the increase of foraging activity (Figure 5). Penguins likely adjust their descent rate in response to size or density of the prey patch previously encountered within the PCA bout, and modulate their ascent rate in accordance with the foraging activity or the bottom time of the current dive (see Hanuise et al. 2013). Hence, the adjustment of descent rate might be an anticipatory reaction, while ascent rate adjustment might be reactive (Hanuise et al. 2013). Thus, a slight reduction in surface time, associated with increased energy expenditure during transit suggest that birds prioritize prey capture over complete physiological recovery when encountering a profitable prey patch. It seems that they postpone complete physiological recovery until after they encounter a decline in patch profitability, reach their physiological limits or become full, thus ending the dive bout (Ydenberg and Forbes 1988).

Interspecies differences

Differences in prey behaviour affect the foraging strategy of macaroni and king penguins during PCA bouts. Our study shows that both macaroni and king penguins each follow a distinct diving strategy. We found little overlap in the targeted depth range of birds, since macaroni penguins typically forage at medium depth, while king penguins target prey at great depth. Foraging depth is related to the depth distribution of the targeted prey and to physiological capacities of the species. Crustaceans are typically found at shallower depths than myctophids. Myctophids are found in mesopelagic waters (Duhamel et al. 2000; Bocher et al. 2001; Collins et al. 2008) and are typically concentrated between 50 and 150 m depth during daylight (e.g. for *K. anderssoni*). *Themisto gaudichaudii* and *Euphausia vallentini*, the major crustacean components of a macaroni penguin's diet, often occur at great density and biomass and are very mobile (Bost et al. 1994; Bocher et al. 2001). Accordingly, these crustacean aggregations are more susceptible to dispersion than myctophids (Collins et al. 2008) and may have constrain the duration of PCA bouts in macaroni penguins. Mesopelagic fish patches are relatively stable, even in the presence of external disturbances (Kaartvedt et al. 2012). Hence, the lethargic behaviour of myctophids (Catul et al. 2011) might enable breath-hold divers, like king penguins, to target the same prey patch repeatedly, especially during a bout.

A number of studies have linked animal body mass with dive performance (Watanuki and Burger 1999; Ponganis and Kooyman 2000; Halsey et al. 2006). In general, larger species are able to dive longer and deeper because oxygen stores scale isometrically with body mass, while oxygen consumption during diving scales allometrically with an exponent < 1 (Kooyman 1989; Halsey et al. 2006). Hence, the aerobic diving capacity of larger/heavier king penguins is considerably greater than that of the smaller macaroni penguins (cADL: calculated aerobic dive limits= ~ 242 s for king penguins and ~ 130 s for macaroni penguins) (Culik et al. 1996; Green 2003). These differences in physiological capacity will set the frame for potential differences in foraging strategies. While the physiological constraints of macaroni and king penguins are different, their diving adjustments were similar. Both species reduced their transit times during dives with an increased foraging activity and changes in both of these parameters intensified with PCA

bout length (Figure 5). Thus, the behavioural adjustments were similar in both species. This behaviour might also occur in other breath-hold divers.

Conclusions

Macaroni and king penguins modified their foraging behaviour once they encountered a profitable prey patch. In accordance with optimal foraging theory, the penguins reduced their transit and surface recovery time once they encountered a prey patch and then targeted the same depth during ensuing dives. The adjustments to surface and transit times remained stable until foraging costs exceeded the need for or possibility of energy intake. Further work combining the use of high frequency heart rate recorders and accelerometers to video-borne deployment should provide new insights on how physiological constraints shape optimal foraging success in breath-hold divers such as penguins or pinnipeds.

Acknowledgements

The authors thank all the fieldworkers for their help with data collection in the Kerguelen area, especially Florian Orgeret, Elie Gajet and Alexandre Corbeau. The study was supported financially and logistically by the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (program no. 394 “Oiseaux Plongeurs”, C.A. Bost) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. The ethics committee of Institut polaire français Paul Emile Victor approved all field procedures. We are especially indebted to Manfred Enstipp and Carin Reisinger for helpful comments and English editing.

Data availability

The datasets used for this study are available from the corresponding author on reasonable request.

Author contributions

Charles-André Bost contributed to the study conception and design. Analysis were performed by Eugénie Tessier. The first draft of the manuscript was written by Eugénie

Tessier and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Conflict of interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval: All experimental procedures were approved by the French ethics committee and the French Polar Environmental Committee and conducted in accordance with their guidelines.

References

- Bannasch R, Wilson R, Culik B (1994) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *J Exp Biol* 194:83.
- Benoit-Bird KJ, Battaile BC, Heppell SA, Hoover B, Irons D, Jones N, Kuletz KJ, Nordstrom CA, Paredes R, Suryan RM, Waluk CM, Trites AW (2013) Prey Patch Patterns Predict Habitat Use by Top Marine Predators with Diverse Foraging Strategies. *PLoS ONE* 8:e53348. doi: 10.1371/journal.pone.0053348
- Bocher P, Cherel Y, Labat J-P, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 223:261–276.
- Bost CA, Koubbi P, Genevois F, Ruchon L, Ridoux V (1994) Gentoo penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Islands. *Polar Biol* 14:147–153.
- Bost CA, Zorn T, Le Maho Y, Duhamel G (2002) Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: king penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar Ecol Prog Ser* 227:51–61.
- Bost CA, Handrich Y, Butler PJ, Fahlman A, Halsey LG, Woakes AJ, Ropert-Coudert Y (2007) Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54:248–255. doi: 10.1016/j.dsr2.2006.11.007
- Boyd IL (1996) Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology* 77:426–434.
- Boyd IL (1997) The behavioural and physiological ecology of diving. *TREE* 12:213–217.
- Butler PJ (2001) Diving beyond the limits. *Physiology* 16:222–227.
- Butler PJ (2004) Metabolic regulation in diving birds and mammals. *Respir Physiol Neurobiol* 141:297–315.
- Butler PJ, Jones DR (1997) Physiology of diving of birds and mammals. *Physiol Rev* 77:837–898.
- Carroll G, Slip D, Jonsen I, Harcourt R (2014) Supervised accelerometry analysis can identify prey capture by penguins at sea. *J Exp Biol* 217:4295–4302. doi: 10.1242/jeb.113076
- Carroll G, Harcourt R, Pitcher BJ, Slip D, Jonsen I (2018) Recent prey capture experience and dynamic habitat quality mediate short-term foraging site fidelity

-
- in a seabird. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:20180788. doi: 10.1098/rspb.2018.0788
- Catul V, Gauns M, Karuppasamy PK (2011) A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Rev Fish Biol Fish* 21:339–354. doi: 10.1007/s11160-010-9176-4
- Charrassin JB, Bost C-A (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Mar Ecol Prog Ser* 221:285–298.
- Charrassin JB, Maho YL, Bost C-A (2002) Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Mar Biol* 141:581–589. doi: 10.1007/s00227-002-0843-4
- Collins MA, Xavier JC, Johnston NM, North AW, Enderlein P, Tarling GA, Waluda CM, Hawker EJ, Cunningham NJ (2008) Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol* 31:837–851. doi: 10.1007/s00300-008-0423-2
- Cornick LA, Inglis SD, Willis K, Horning M (2006) Effects of increased swimming costs on foraging behavior and efficiency of captive Steller sea lions: evidence for behavioral plasticity in the recovery phase of dives. *J Exp Mar Biol Ecol* 333:306–314.
- Culik BM, Pütz K, Wilson RP, Allers D, Lage J, Bost CA, Le Maho Y (1996) Diving energetics in king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *J Exp Biol* 199:973–983.
- Duhamel G, Koubbi P, Ravier C (2000) Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Polar Biol* 23:106–112.
- Elliott KH, Davoren GK, Gaston AJ (2008) Increasing energy expenditure for a deep-diving bird alters time allocation during the dive cycle. *Anim Behav* 75:1311–1317. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.10.026
- Fahlman A, Svärd C, Rosen DA, Jones DR, Trites AW (2008) Metabolic costs of foraging and the management of O₂ and CO₂ stores in Steller sea lions. *J Exp Biol* 211:3573–3580.
- Glen F, Broderick AC, Godley BJ, Metcalfe JD, Hays GC (2001) Dive angles for a green turtle (*Chelonia mydas*). *J Mar Biol Assoc U K* 81:683–686.
- Green JA (2003) Energetics of diving in macaroni penguins. *J Exp Biol* 206:43–57. doi: 10.1242/jeb.00059
- Guinet C, Cherel Y, Ridoux V, Jouventin P (1996) Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962–85. *Antarct Sci* 8:23–30.
- Halsey LG, Butler PJ, Blackburn TM (2006) A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *Am Nat* 167:276–287.
- Halsey LG, Bost C-A, Handrich Y (2007) A thorough and quantified method for classifying seabird diving behaviour. *Polar Biol* 30:991–1004. doi: 10.1007/s00300-007-0257-3
- Handrich Y, Bevan RM, Charrassin JB, Pütz K, Woakes AJ, Le Maho Y (1997) Hypothermia in foraging king penguins. *Nature* 388:64–67.
- Hanuis N, Bost C-A, Handrich Y (2013) Optimization of transit strategies while diving in foraging king penguins: Optimization of transit in diving king

- penguins. *J Zool* 290:181–191. doi: 10.1111/jzo.12026
- Harcourt RG, Bradshaw CJ, Dickson K, Davis LS (2002) Foraging ecology of a generalist predator, the female New Zealand fur seal. *Mar Ecol Prog Ser* 227:11–24.
- Hayden BY, Pearson JM, Platt ML (2011) Neuronal basis of sequential foraging decisions in a patchy environment. *Nat Neurosci* 14:933–939. doi: 10.1038/nn.2856
- Houston AI, Carbone C (1992) The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behav Ecol* 3:255–265.
- Hunt GL (1990) The pelagic distribution of marine birds in a heterogeneous environment. *Polar Res* 8:43–54.
- Kaartvedt S, Staby A, Aksnes D (2012) Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Mar Ecol Prog Ser* 456:1–6. doi: 10.3354/meps09785
- Kooyman GL (1989) *Diverse Divers*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Kramer DL (1988) The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. *Can J Zool* 66:89–94.
- Le Boeuf BJ, Crocker DE, Grayson J, Gedamke J, Webb PM, Blackwell SB, Costa DP (2000) Respiration and heart rate at the surface between dives in northern elephant seals. *J Exp Biol* 203:3265–3274.
- Mori Y (1998) The optimal patch use in divers: optimal time budget and the number of dive cycles during bout. *J Theor Biol* 190:187–199.
- Mori Y, Takahashi A, Mehlum F, Watanuki Y (2002) An application of optimal diving models to diving behaviour of Brünnich's guillemots. *Anim Behav* 64:739–745. doi: 10.1006/anbe.2002.3093
- Ponganis PJ, Kooyman GL (2000) Diving physiology of birds: a history of studies on polar species. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 126:143–151.
- Ponganis PJ, Kooyman GL, Van Dam R, LeMaho Y (1999) Physiological responses of king penguins during simulated diving to 136 m depth. *J Exp Biol* 202:2819–2822.
- Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Kato A, Ryan PG, Naito Y, Le Maho Y (2004) A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. *Anim Behav* 67:985–992. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.09.010
- Ropert-Coudert Y, Kato A, Wilson RP, Cannell B (2006) Foraging strategies and prey encounter rate of free-ranging Little Penguins. *Mar Biol* 149:139–148. doi: 10.1007/s00227-005-0188-x
- Sato K (2004) Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations? *J Exp Biol* 207:4057–4065. doi: 10.1242/jeb.01265
- Sato K, Naito Y, Kato A, Niizuma Y, Watanuki Y, Charrassin JB, Bost C-A, Handrich Y, Le Maho Y (2002) Buoyancy and maximal diving depth in penguins. *J Exp Biol* 205:1189–1197.
- Saunders RA, Fielding S, Thorpe SE, Tarling GA (2013) School characteristics of mesopelagic fish at South Georgia. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap*

-
- 81:62–77. doi: 10.1016/j.dsr.2013.07.007
- Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press
- Thompson D, Fedak MA (2001) How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Anim Behav* 61:287–296. doi: 10.1006/anbe.2000.1539
- Thums M, Bradshaw CJA, Sumner MD, Horsburgh JM, Hindell MA (2013) Depletion of deep marine food patches forces divers to give up early. *J Anim Ecol* 82:72–83. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02021.x
- Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 204:257–267.
- Wakefield E, Phillips R, Matthiopoulos J (2009) Quantifying habitat use and preferences of pelagic seabirds using individual movement data: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 391:165–182. doi: 10.3354/meps08203
- Walton P, Ruxton GD, Monaghan PAT (1998) Avian diving, respiratory physiology and the marginal value theorem. *Anim Behav* 56:165–174.
- Watanuki Y, Burger AE (1999) Body mass and dive duration in alcids and penguins. *Can J Zool* 77:1838–1842.
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54:211–223. doi: 10.1016/j.dsr2.2006.11.013
- Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Bost C, Peraltilla S (2012) Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Mar Ecol Prog Ser* 458:231–245. doi: 10.3354/meps09752
- Wilson R, Wilson M (1995) The foraging behaviour of the African penguin *Spheniscus demersus*. In: *The penguins: ecology and management*. Dann, P., I. Norman, and P. Reilly, pp 244–265
- Wilson RP (1995) Foraging ecology. In: *The penguins*, Oxford University Press. Williams TD, Oxford, pp 81–106
- Wilson RP (2003) Penguins predict their performance. *Mar Ecol Prog Ser* 249:305–310.
- Wilson RP (2010) Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins: Competition in sympatric penguins. *Funct Ecol* 24:646–657. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01654.x
- Wilson RP, Quintana F (2004) Surface pauses in relation to dive duration in imperial cormorants; how much time for a breather? *J Exp Biol* 207:1789–1796. doi: 10.1242/jeb.00967
- Ydenberg RC, Forbes LS (1988) Diving and foraging in the western grebe. *Ornis Scand* 129–133

Annexe 2 : Foraging decisions of marine predators: availability or density of prey?

Eugénie Tessier^{1*}, Yves Cherel¹, Nolwenn Béhagle², Cédric Cotté³, Guy Duhamel⁴, Gildas Roudaut², Annette Scheffer⁵, Charles-André Bost¹

¹CEBC, UMR 7372 du CNRS-Université de La Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France.

²UMR 195 Lemar (Laboratoire des sciences de l'environnement marin CNRS, UBO-IUEM, IRD, Ifremer) Institut de Recherche pour le Développement (IRD)Plouzané, France.

³Sorbonne Universités, UPMC Univ., Paris 06, UMR 7159 CNRS-IRD-MNHN, LOCEAN-IPSL, 75005 Paris, France

⁴MNHN, Département Adaptations du vivant, UMR BOREA (MNHN, CNRS-7208, IRD-207, Sorbonne Université, UCN, UA), CP 26, 43 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05, France.

⁵Marine Stewardship Council, Marine House, 1 Snow Hill, London EC1A 2DH, United Kingdom.

Corresponding author: Tel: 0033549093554; email: eugenie.tessier@cebc.cnrs.fr.

ABSTRACT

Over recent years, there has been an increased interest to understand the relationships between top predators and their prey in the ocean realm. Using marine predators as bio-indicators of mesopelagic resources is still under debate. Here we compare the at-sea distribution and foraging activities of a top marine predator obtained from telemetry with the pelagic fish surveyed simultaneously during an oceanographic cruise (MYCTO) in the Kerguelen sector. This unique synchronous on-land and at-sea sampling indicates that air-breathing predators such as king penguins did not focus their foraging effort in the area of highest acoustic density. They concentrated their fishing effort at depths of highest patch density and their diving behaviour did not match acoustic density variation at depth. Finally penguins dived to shallower depths in the most distant

area, where the hydrographical features (cold tongue) drove higher prey accessibility. As diving predators need to return regularly to the surface to breathe, prey accessibility rather than prey abundance should be considered as a constraining factor for driving foraging decisions of air-breathing predators as reported for some predators in terrestrial and pelagic environments. We conclude air-breathing deep divers such as penguins should be used as reliable indicators of marine resources modulated by accessibility.

Keywords: king penguins, foraging behaviour, prey distribution, prey accessibility

1. Introduction

Over the last 20 years, there has been an increased interest in studying the relationships between marine prey and their predators (Wilson et al., 1994; Durant et al., 2009; Watanabe et al., 2014). The prey/predator relationship is thought to simultaneously drive the distribution, biomass and behaviour of both groups, with bottom-up or top-down effects (Sergio et al., 2008). The overall knowledge of marine ecosystems has also considerably improved, in particular for the lower and top trophic levels. On the one hand, detailed information on phytoplankton (distribution, variability, timing of blooms etc.) is now available due to the development of satellite technology (McClain, 2009). On the other hand, top predators, and especially the foraging activity, have been intensely tracked throughout a large diversity of marine ecosystems (Block et al., 2011). In contrast, the mid-trophic level organisms are still poorly known. This mid-trophic level containing fish as well as crustaceans constitutes the bulk of food resources for top predators and is mostly heterogeneously distributed and structured horizontally and vertically at several spatial scales.

Determining how marine predators explore such patchy prey distribution is still a crucial issue in the debate of using them as reliable indicators of oceanic resources. The importance of top-predators as bio-monitors of the marine ecosystem has recently been highlighted in a new way due to the development of bio-logging and acoustics (Bost et al., 2008; Benoit-Bird et al., 2011; Bedford et al., 2015). However, quantitative real-time data on prey composition and at-sea distribution are still lacking. Moreover, particularly in the Southern Ocean, data collection is challenging due to logistical costs and difficult at sea

conditions (Bost et al., 2008; Collins et al., 2012). Air-breathing diving predators such as penguins are good candidates to investigate the relationships between prey distribution and marine predator foraging strategy. These predators constitute a key group of marine consumers in several ecosystems due to their consumption of large amounts of biomass (Guinet et al., 1996; Brooke, 2004). Marine mammals and diving birds are particularly constrained as they have to optimize the foraging time spent underwater while regularly returning to the surface to breathe. Marine predators would prospect the marine environment by looking for the most profitable area, at both horizontal and vertical scales. Their foraging behaviour is thought to be the result of physiological and behavioural adjustments in the three spatial dimensions where energy intake per unit time should be optimized (Watanabe et al., 2014). For such air-breathing predators, the decrease in O₂ resources is one of the major constraints to the prospection of profitable patches at depth (Ponganis et al., 1999; Fahlman et al., 2007). Thus, the vertical prey distribution may significantly impact the behaviour of diving predators. The availability and abundance of biomass resources at depth are therefore key points to consider when evaluating the foraging behaviour of diving predators, and their potential value as bio-indicators. In respect to optimal foraging behaviour, diving predators would prospect at depth layers where the availability of resource per unit of foraging time was the most profitable (at the diving cycle scale) and where they reach the richest area in terms of biomass available.

During the Austral summer 2014, the multidisciplinary cruise MYCTO was performed to evaluate the abundance and the distribution of myctophids, one of the mid-trophic marine main organism component, while simultaneously studying the distribution of king penguins during their incubating foraging trips. In this study, we investigated how mid-depth diving predators such as king penguins responded to the prey distribution in the horizontal and vertical dimensions in order to elucidate which factor between abundance and availability is decisive for the foraging success of this predator. We compare and discuss the information given by (i) predator tracking, and (ii) the distribution of mesopelagic resources obtained through echosounding during the oceanographic campaign. We hypothesised (i) that king penguins targeted the spatial scale with the greatest fish patch biomass and (ii) at vertical scale that king penguins targeted the depth

with the highest number of patch or with the highest fish patch biomass. We highlight the value of deep diving predators as reliable indicators of pelagic fish accessibility.

2. Material and methods

During the austral summer 2014, a combined survey at sea and on land was undertaken simultaneously in the area to the east of Kerguelen Islands (Southern Indian Ocean, 48°45–50°00S; 68°45–70°58E). The oceanographic cruise MYCTO was conducted from January 23th to February 5th, 2014, on board of the R/V Marion Dufresne II (Fig. 4). The cruise allowed simultaneous data collection of myctophid distribution at a regional scale (almost 17.000 km²) using acoustic methods, coupled with pelagic trawling at depths of 50-260 m (Béhagle et al., 2017) at fine scale (around 250 m). Trawling was performed at night, as irregularly distributed fish in small discrete patch, escape behaviour and diel migration resulted in poor daytime catches of target species in the upper 300 m of the water column (Béhagle et al., 2017).

The oceanography of the Kerguelen plateau area made complex by the position of the Polar Front – as permanent meander to the area east of Kerguelen and the presence of a cold water subsurface tongue along the eastern Plateau shelf break originating from the “Fawn Through Current” (Park et al., 2014).

Two distinct and non-overlapping oceanographic zones were defined in the study area: the zone south of the Polar Front out of the cold tongue (SPF), and the subsurface cold tongue from the ACC (CT) further to the south-east (Charrassin et al., 2008; Park et al., 2014) (Fig 4). The Polar Front was defined as the location where cold Antarctic subsurface waters sink below warmer sub-Antarctic waters (Moore et al., 1999). According to sea surface height (SSH), the Polar Front is located where frontal SSH signatures showed qualitative changes in vertical profile characteristics (Venables et al., 2012). These frontal signatures were defined based on the Scotia Sea, but are considered to be valid for other locations of the Southern Ocean (Venables et al., 2012). To delimitate these frontal signatures we used the mean absolute dynamic topography (MADT) delayed time (DT) data from Aviso (<https://www.aviso.altimetry.fr>). Data were available at a spatial resolution of 1/4° x 1/4° and at a daily temporal resolution. The cold tongue was

defined as a cold temperature at depth (Park et al., 2014). We used temperature data from the Global ARMOR3D L4 produced by combining satellite data and in-situ observation through statistical methods (<http://marine.copernicus.eu>). Data were available at a spatial resolution of $1/4^\circ \times 1/4^\circ$ and at a weekly temporal resolution.

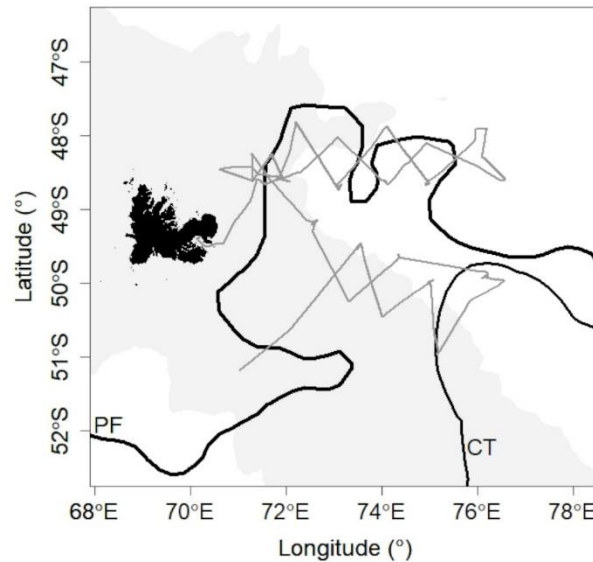


Figure 4: Map of the oceanic area to the East of Kerguelen Islands and the main oceanographic features. The Polar Front and cold tongue from the Antarctic Circumpolar Current are represented by solid lines. Each line represents the mean location of the Polar Front or of the cold tongue during the cruise campaign. The oceanographic cruise MYCTO is represented by the grey line.

Predator-prey study model: king penguin and myctophid fish

King penguins are deep divers that routinely dive to depths of up to 300 m to explore the marine environment in the three dimensions to find their prey (Charrassin et al., 2002a). They are highly specialized consumers of mesopelagic fish, mainly myctophids, which are small schooling bioluminescent fish (lanternfish). Their high energetic values and important biomass in the Southern Ocean make myctophids a major – but still poorly known - resource in these southern waters (Cherel and Ridoux, 1992; Collins et al., 2012).

Table 3: Summary of the number of penguins that were tagged over years

Year	Argos satellite transmitter	GPS logger	TDR - MK9
1997/1998	17	-	-
1998/1999	7	-	-
1999/2000	4	-	-
2001/2002	7	-	-
2002/2003	8	-	-
2003/2004	6	-	-
2005/2006	8	-	-
2007/2008	4	-	4
2008/2009	2	-	2
2013/2014	12	5	7
2014/2015	-	5	5
2015/2016	-	9	9
2016/2017	-	6	6

Penguin foraging activities and diet

A total of 100 breeding penguins were summer-tracked between 1998 and 2017 (details in Table 3) using GPS loggers (Fastloc 2, Sirtrack, Havelock North, N.Z.; n=25) or Argos loggers (n=75) and Time-Depth-Recorder (TDR-Mk9 Wildlife Computers, n=33) with a sampling rate of 1 Hz.

Each dive ≥ 3 m was analysed using the MultiTrace dive software (Jensen Software Systems) and R software to determine the preferred depth ranges of king penguins, i.e. the most frequently used depth. King penguins are a deep-diving forager, while eating at depth ≥ 50 m. Hence, the time spent at depth was calculated at 10 m interval for depths ≥ 50 m for each individual penguin. Time spent a depth is assumed to represent a reliable indicator of foraging success (Wilson et al., 1994). Preferred depths were classified into 3

categories according to the time spent at each depth layer (with the maximum time at depth equals to 100 %): $\geq 50\%$; $\geq 75\%$; $\geq 90\%$.

Tracking data were split according to time of the day (defined by “civil twilight” downloaded on <http://aa.usno.navy.mil>) and classified into the 4 categories of dawn, day, dusk and night. Since king penguin foraging activity mainly takes place during daytime (Bost et al., 2002), only foraging data classified as daylight-time was used for further analyses. The spatial data obtained by Argos and GPS were manually verified and imprecise data were deleted (type B localization, horizontal speed > 14 km/h) (Bost et al., 1997). Area utilization by the birds was determined by calculating the percentage of time spent in each cell of $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ grid for each penguin according to the total trip time (“grid” package, R software). Several parameters were used to characterize the foraging trips: (i) minimal distance per trip and the total horizontal distance travelled at sea, (ii) time spent at sea and the foraging trip duration, and (iii) the maximal distance to the colony.

Dietary analysis of penguins was performed on stomach contents collected from non-equipped birds. A total of 22 breeding adults were stomach-flushed once during the period of our at-sea survey to collect a representative subsample of king penguin stomach contents (for the end of incubation phase or beginning of brooding phase). Determination and quantification of the fresh prey followed the procedure described in (Cherel and Ridoux, 1992). Dentary bones (lower jaws) of the main prey *Krefftichthys anderssoni* were measured with a vernier caliper, and fish standard length (SL) was estimated using allometric equations (Hindell, 1988; Williams and McEldowney, 1990).

Acoustic sampling

A total of 1320 km of acoustic data were recorded in oceanic waters off Kerguelen Islands for 14 consecutive days using a Simrad EK60 split beam echo sounder operating simultaneously at frequencies of 38 and 120 kHz (Fig 4.). Data were filtered following quality assessment (methods developed by Béhagle et al. (2016)). Using the trawling samples and acoustic discrimination, 2 groups of organisms could be differentiated, namely the “gas-bearing” and the “fluid-like” organisms (more precision on Béhagle et al., (2017)). That are proxies of mesopelagic fish and crustaceans, respectively. This study was

focused on “gas bearing” organisms, which contained organisms with a gaseous swimbladder. We hypothesised that day-time patches recorded in the penguins’ depth range were fish patch, in particular *K. anderssoni* patch. Patches were defined as isolated groups of echo-integrated cells (size: 10 m horizontal x 1 m vertical) limited in space (between 10 and 2860 m long) and associated to a mean volume backscattering strength $S_v \geq -63$ dB on the mean 38 and 120 kHz echogram. Patches were extracted by clustering method (more precision for methods on (Béhagle et al., 2017)). Patch distribution in 10 m depth intervals at depth was calculated on the entire depth range recorded for our tracked penguins. Acoustic density ($m^2 \cdot nmi^{-2}$) was used as a proxy of patch biomass (Béhagle et al., 2017). The vertical integrated fish biomass was defined as the sum of fish biomass at vertical scale (between 50 and 240 m) and the mean at horizontal scale. The pelagic trawls were conducted as 13 stations in the penguin foraging area determined by following the Argos tracks of the studied penguins, which covered the 2 oceanographic areas described above. All fish were sorted from the catch and subsequently identified and measured on board.

Comparison between foraging behaviour and resource distribution and statistics

The diving behaviour and the fish patch distribution was compared at horizontal and vertical scales. At horizontal scale, the time spent into each area was compared with the mean fish biomass available in the depth range of penguins. At vertical scale, the time spent at depth by penguins was compared with the distribution of fish patch between 50 and 240 m. The polymodal distribution of fish patch was analysis by *mixdist* package on R software for both area. The proportion of time spent by penguins was calculated for each fish patch peak (95% of normal distribution, i.e. $\mu \pm 1.96 \cdot \sigma$). Moreover the fish patch biomass was compared for the shallower peak between both areas.

3. Results

Comparison between penguin diet and trawl composition

A total of 2256 fresh prey items were recovered from king penguin diet samples (2244 fish and 12 squids). Seventeen species or species groups of prey were identified, including 13 fish and four squid species. King penguins' main prey resource was fish (99.9% by mass and 99.5% by number), with the family Myctophidae being by far the dominant prey group (97.9% by number). *Krefftichthys anderssoni* were the main myctophid prey items (96.4% by number) (Table 1), with penguins targeting medium to large-sized individuals (SL: 44.4 ± 0.2 mm; range: 30.6-57.1 mm, n=563). Cephalopods constituted a minor proportion of the penguin diet (< 0.1% by mass and 0.5% by number).

A total of 1380 fish and two squids were captured from the 13 trawls. Twenty-two species were identified, including 20 fish and two squid species. Myctophidae represented the majority of the fish (80.4% by number), with four dominant species including the three myctophid species *Electrona antarctica* (23.8% by number), *Krefftichthys anderssoni* (23.8%) and *Gymnoscopelus braueri* (21.9%), and the pelagic phase of *Muraenolepis marmoratus* (14.4%) (Table 1). *K. anderssoni* averaged 43.0 ± 0.4 mm SL (range: 31.7-60.2 mm, n=329).

The comparison of fish caught with night trawls with those consumed by king penguins indicated that: (i) the proportion of myctophids was lower in trawls than in food samples (80.4% versus 98.4% by number for king penguin diet, 2-sample test for equality of proportions, $\chi^2=357.08$, $p<0.05$), and (ii) proportions of the main myctophid species differed (Table 1), with *E. antarctica* and *G. braueri* abundant in trawls but absent in the king penguin diet, while the proportion of *K. anderssoni* was much higher in food samples than in trawls. Both trawls and king penguins caught *K. anderssoni* of the same size classes, but SL distribution was statistically different (Kolmogorov-Smirnov 2-sample test, $D=0.36$, $p<0.05$).

Table 1: Fish composition of king penguin diet (n=22) and trawls (n=13). Significance code for the 2-sample test for equality of proportions with continuity correction: *<0.05, **<0.01, ***<0.001, ns: non-significant, FO: frequency of occurrence.

	Trawls				King penguins				Equality of proportion test on numbers	
	FO		Number		FO		Number		χ^2	p
	n	%	n	%	n	%	n	%		
Microstomatidae										
<i>Bathylagus tenuis</i>	5	38.5	35	2.54						
Stomiidae										
<i>Stomias boa/gracilis</i>	8	61.5	25	1.81						
Paralepididae										
<i>Arctozenus risso</i>					2	9.1	2	0.09		
<i>Magnisudis prionosa</i>					12	54.5	17	0.76		
<i>Notolepis coatsi</i>	2	15.4	2	0.14	4	18.2	4	0.18	1.02e ⁻²⁹	ns
Myctophidae										
<i>Electrona antarctica</i>	12	92.3	329	23.84						
<i>Electrona carlsbergi</i>	2	15.4	3	0.22	8	36.4	27	1.20	8.95	**
<i>Electrona subaspera</i>					4	18.2	4	0.18		
<i>Gymnoscopelus bolini</i>	1	7.7	1	0.07						
<i>Gymnoscopelus braueri</i>	12	92.3	302	21.88						
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	1	7.7	4	0.29						
<i>Gymnoscopelus piabilis</i>					2	9.1	3	0.13		
<i>Krefflichthys anderssoni</i>	6	46.2	329	23.84	22	100.0	2162	96.35	2087.00	***
<i>Protomyctophum andriashevi</i>	1	7.7	1	0.07						
<i>Protomyctophum bolini</i>	10	76.9	30	2.17	1	4.5	1	0.04	43.21	***
<i>Protomyctophum choriodon</i>	1	7.7	1	0.07	6	27.3	8	0.36	1.75	ns
<i>Protomyctophum tenisoni</i>	4	30.8	110	7.97	1	4.5	1	0.04	178.16	***
<i>Protomyctophum sp.</i>					1	4.5	3	0.13		
Muraenolepididae										
<i>Muraenolepis marmoratus</i> (pelagic phase)	9	69.2	199	14.42						
Gempylidae										
<i>Paradiplospinus gracilis</i>	3	23.1	3	0.22	7	31.8	11	0.49	1.02	ns
Other fish (6 species)	5	38.5	6	0.43	1	4.5	1	0.04	4.88	*
Total	13		1380	100.00	22		2244	100.00		

Foraging trip parameters: the horizontal dimension of foraging

Between 1998 and 2017 (all study years pooled, n=13), breeding king penguins targeted mainly the oceanic waters to the south-east off Kerguelen Islands, i.e., on the eastern edge of the Kerguelen-Heard plateau (Fig. 1). Only a few trip were oriented to the south. Penguins consistently foraged in two distinct areas south of the Polar Front, i.e. within the cold water tongue of the Antarctic Circumpolar Current (hereafter CT) and out of it (hereafter SPF) (Fig. 1).

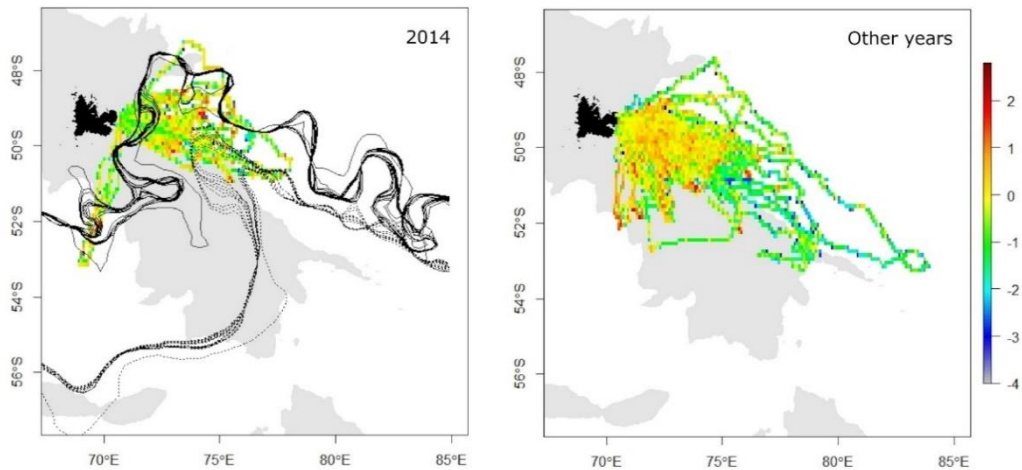


Figure 1: Time spent per sector ($0.1^\circ \times 0.1^\circ$ cell) by breeding king penguins tracked from Kerguelen Islands. The Polar Front is represented by solid black line and the cold tongue from ACC by dotted black lines (each line represents the mean location of the Polar Front or of the cold tongue for each individual bird). The bathymetry <2000 m is represented in grey.

Overall, penguins foraged at a mean maximum distance of ~ 300 km from their colony, and travelled horizontal total distances of ~ 700 km during ~ 9 days (Table 2). King penguins mainly explored the SPF area (48%) and the CT (10%), except for some years when the Polar Front was located at greater distance to the colony (2016 & 2017: $3 \pm 2\%$ and $0 \pm 0\%$, total year averaged: $43 \pm 4\%$ and $9 \pm 2\%$ for the SPF and the CT, respectively) (Fig. 1 and Table 2).

In 2014, birds' behaviour was significantly different from the other years (Table 2). King penguins travelled further away (~ 350 km), covered longer total horizontal distance (~ 900 km) during longer trips (~ 14 days). They also spent significantly more time in the SPF (60%) but not in the CT (13%). In 2016 and 2017, the Polar Front was further away from the colony (250 ± 25 km vs 76 ± 2 km, Wilcoxon rank sum test, $W=2108$, $p < 0.05$). Excluding those two years, the bird's behaviour was not significantly different in 2014 from the other years, i.e. the allocation of penguins' time at sea was the same whatever the year for each area.

Table 2: Penguin trip parameters in 2014 and in other years (mean \pm se) (*: statistically different at p -value <0.05 between 2014 (reference group) and all other years using Wilcoxon tests). SPF=south of the Polar Front, CT=cold tongue from Antarctic Circumpolar Current.

Year	Number of years	Number of birds	Number of trips	Minimal distance travelled (km)	Time spent at sea (days)	Time spent in the SPF (%)	Time spent in the CT (%)	Maximal distance to the colony (km)
2014	1	17	17	899 \pm 74	14.2 \pm 1.2	60.3 \pm 6.7	13.4 \pm 5.1	352 \pm 24
Other years	12	83	83	687 \pm 61 *	8.8 \pm 0.7 *	39.5 \pm 8.1 *	8.1 \pm 2.1	286 \pm 16 *
Global	13	100	100	716 \pm 53	9.4 \pm 0.6	43.2 \pm 3.7	9.0 \pm 1.9	297 \pm 14

Diving behaviour: the vertical dimension of foraging

A total of 347 days spent at sea were recorded and analysed from 38 instrumented king penguins between 2008 and 2017. Birds explored the water column between the surface and 264 m depth (maximum of all dives). The time spent below the surface was not homogeneously distributed, with some depth layers being targeted preferentially. During daytime penguins spent their diving time either near the surface layer (0-10 m; SPF: 48.6 \pm 2.0% and CT: 47.5 \pm 2.9%) or between 50 -160 m (SPF: 40.2 \pm 2.0% and CT: 40.2 \pm 3.2%).

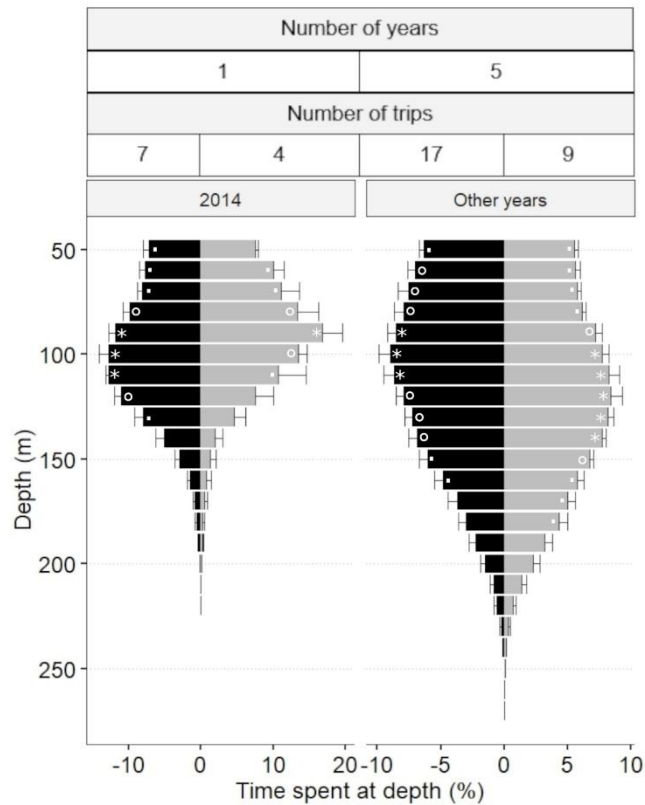


Figure 2: Time spent at depth by penguins to the south of the Polar Front either out the cold tongue (black) or in the cold tongue (grey) in 2014 and in the other years (mean \pm se). Preferred depth were classified according to the percentage of time spent at depth under 50 m: ‘.’ \geq 50%; ‘o’ \geq 75%; ‘*’ \geq 90%.

Excluding 2014, penguins targeted depths between 60 and 150 m in the SPF and between 90 and 160 m in the CT (\geq 50% of time spent under 50 m). They concentrated their time at depths between 90 and 120 m in the SPF and between 100 and 150 m in the CT (\geq 90% of time spent under 50 m) (Fig. 2).

In 2014, the targeted depth range encompassed 80-130 m in the SPF and 70-120 m in the CT (\geq 50%), with a focus on depths between 100 and 120m for the SPF and 90 and 110 m for the CT (\geq 90%) (Fig. 2). In 2014, penguins targeted a similar depth range in both areas compared to the other study years (SPF: 105.2 ± 3.5 m vs 110.1 ± 4.9 m; CT: 97.0 ± 4.0 m vs 110.0 ± 7.5 m, for 2014 and other years respectively, Wilcoxon rank sum test, $p > 0.05$).

Comparison between diving behaviour and prey availability

A total of 980 patches of gas-bearing swimbladder organisms (i.e. a proxy of fish patch) was recorded within the tracked king penguin depth range during daytime.

Mean vertically integrated fish biomass was higher in the SPF than in the CT (Wilcoxon test, $W = 51$, p -value < 0.05).

The gas-bearing patch distribution was not homogeneously distributed in the water column, and differed between the SPF and CT (Kolmogorov-Smirnov 2-sample test, $D = 0.56$, p -value < 0.05 , Fig 3).

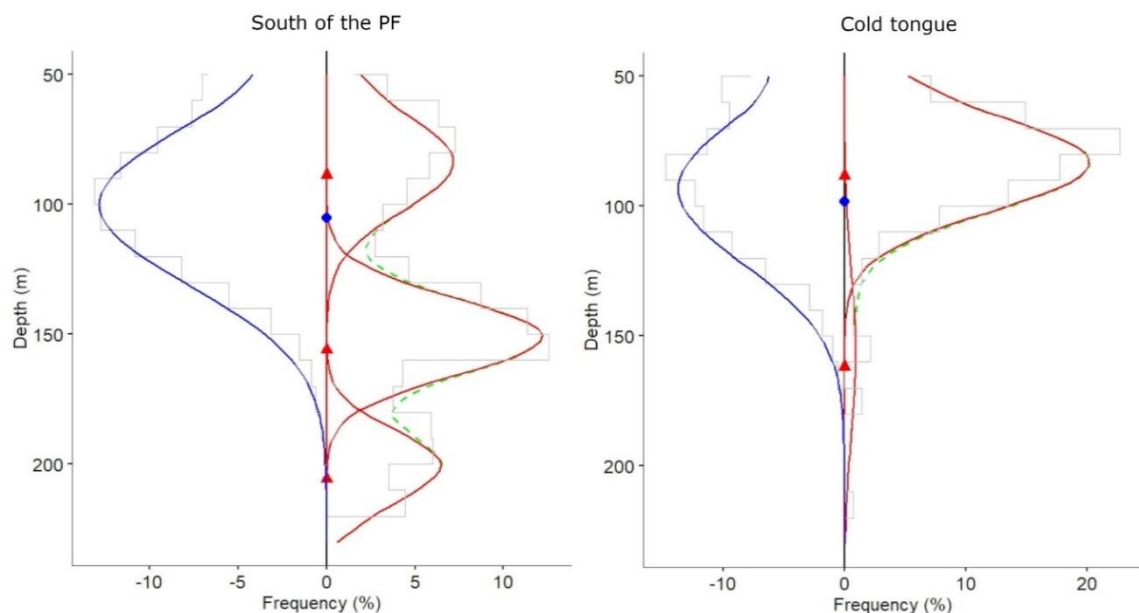


Figure 3: Gas-bearing patch distribution at depth (right) vs time spent at depth by penguins (left) to the south of the Polar Front either out the cold tongue or in the cold tongue of the Antarctic Circumpolar Current in 2014. Green dashed lines represent the global distribution of gas-bearing patch. Red lines represent multiple normal distribution of gas-bearing patch at depth. Blue lines represent normal distribution of time spent at depth by penguins. Triangles represent the mean depth of respective normal distributions of gas-bearing patch. Circles represent the mean depth of normal distributions of time spent at depth by penguins.

Distribution of gas-bearing patch in the SPF

The fish patch distribution at depth was trimodal in the SPF, while a dissymmetric bimodal fish patch distribution was found in the CT. The most important proportion of fish patch was found at 155.94 ± 14.29 m and represented 45% of the fish patch between 50 and 230 m. Two minor peaks of fish patch were identified, one at shallower depth (88.57 ± 18.31 m) and the other at deeper depth (205.59 ± 13.12), which represented 33% and 22% of the fish patch between 50 and 230 m, respectively.

The diving behaviour of king penguin was focused around one depth (105.06 ± 30.85 m). The diving interval depth used by penguins was divided into the 3 normal peaks of fish patch distribution with the major part of time into the shallower fish patch peak, with 71.67% of the diving behaviour of king penguin into the 95% of depth range distribution of the first fish patch peak, and a minor proportion for the deepest peak (22.32% and 1.18% for the second and the third peaks, respectively).

The fish patch biomass was greater for the middle fish patch peak (289.22 ± 45.06 m².nmi-2) than for the shallower and the deeper peaks (242.9 ± 43.78 m².nmi-2 and 183.59 ± 57.35 m².nmi-2, respectively).

Distribution of gas-bearing patch in the CT

In the CT, the diving behaviour of king penguin was focused on shallower depth than in the SPF (98.30 ± 28.96 m). The diving behaviour of king penguin in this area was mostly at the same depth than the shallower peak of fish patch, with 79.27% of the diving behaviour of king penguin into the 95% of depth range distribution of the first fish patch peak. The fish patch biomass for the shallowest peak was equal for both area (242.90 ± 43.78 m².nmi-2 for the SPF and 171.20 ± 31.00 m².nmi-2, Wilcoxon Test, $W=19426$, $p=0.31$).

4. Discussion

General patterns

The oceanographic cruise MYCTO provided a unique opportunity to match the foraging behaviour of a deep diver with its prey distribution at the same spatio-temporal range. The salient features of the study are the followings: (i) air-breathing diving predators such as king penguins did not focus their foraging effort in the area of highest acoustic density (a biomass proxy), (ii) they concentrated their foraging effort at depths of the most accessible fish patch depth, i.e. the shallower fish patch peak, and (iii) their diving behaviour did not match acoustic density variation at depth. Finally (iv) penguins dived to shallower depths in the most distant area, where the cold tongue drove higher prey accessibility. Such predator behaviour is discussed thereafter within the theoretical context of optimal foraging theory and the functional context of using marine predators as bioindicators of marine resources.

King penguin diet and trawl sampling

In this study, trawl sampling was used to compare the king penguin diet and the micronektonic organisms occurring in the area prospected by these predators. Tracked foraging birds mostly fed on a very important resource of Kerguelen islands, the myctophid fish (Duhamel et al., 2014).

King penguins foraged during the day mostly in the epipelagic waters (< 200 m), which is in agreement with a previous study performed at Kerguelen Islands (Bost et al., 1997). In the concomitant survey, trawls were carried out during night time, while acoustic data were collected at day-time at the same spatial and depth range than those used by the penguins. During the day, mesopelagic fish have a patchy distribution (Saunders et al., 2013) and they are able to detect a net at a range of tens of meters (Collins et al., 2012; Kaartvedt et al., 2012). Unfortunately both the patchy distribution and escape behaviour precludes sampling efficiently mesopelagic fish during daytime (Duhamel et al., 2000; Kaartvedt et al., 2012). Moreover, *Magnisudis prionosa* were present in the king penguin diet but absent in the trawl. This specie is a large and vivacious fish and could easily escape to trawl. Fish migrate vertically and at night they disperse within layers of micronektonic

near the surface (Duhamel et al., 2000). This means that night trawls caught migrating fish from the mesopelagic fishes and even bathypelagic depths (Bost et al., 2002), thus collecting together organisms that and that are not available for air-breathing diving predators during the day. This temporal mismatch is the likely explanation of the different fish diversity and abundance between night trawls and king penguin diet. Accordingly, (Bost et al., 2002) showed a better concordance between king penguins' diet and trawl composition during daytime, but with a very low number of fish caught by the net. In both studies, *K. anderssoni* was one of the main fish occurring in trawl performed off eastern Kerguelen Islands, and it constituted the major prey of king penguins. Both trawls and king penguins caught *K. anderssoni* of the same class sizes, the fish standard length distribution differed slightly but significantly. The small size difference probably results from different measurement methods, with SL being either measured on whole fish caught in trawls or estimated using allometric equations from dentary bone measurements in food samples (Hindell, 1988; Williams and McEldowney, 1990). Moreover trawl could have a selective effect on fish size, very small and large fish could more easily escape from trawls.

King penguin is a specialized myctophid predator that primarily targets *K. anderssoni* and different species of the genus *Protomyctophum* throughout its breeding range (Cherel et al., 2002). Interestingly, those species form dense patch (Koubbi et al., 2011) and they all possess a gaseous swimbladder (Saunders et al., 2013; Béhagle et al., 2017), which made them relevant acoustic targets. Overall our results showed that king penguins feed on one of the most abundant pelagic species, thus suggesting that penguins can be used as bio-indicators of *K. anderssoni* in Kerguelen waters, the only myctophid annually available in the diving depth range. We tested this hypothesis by comparing the penguin foraging behaviour with the characteristics of acoustic detections of fish patches in the water column. The other abundant trawl identified species (*E. Antarctica* and *G. braueri*) are deeper living during day-time (Duhamel et al., 2014) and the Muraenolepid *M. marmorata* is not annually available when pelagic (Duhamel et al., 2017).

Spatial concordance

Spatial at-sea distribution of king penguins was strongly linked with frontal hydrological structures off eastern Kerguelen Islands and elsewhere (Bost et al., 2009; Scheffer et al., 2016). Association between marine predators and frontal zones linked to mesoscale features is an important spatial structure for their foraging behaviour (Bost et al., 2009; Womble et al., 2009; Scales et al., 2014). The Kerguelen plateau is known to be an area with a high primary production (Charrassin et al., 2002a; Park et al., 2014). The CT brought near-bottom iron rich water into sub-surface and contributed to enrich the south-east of Kerguelen waters (Charrassin et al., 2002a). Moreover the CT created a sub-surface thermic barrier (Park et al., 2014), in particular for myctophids. Here we found that integrated acoustic density of patch is less important in the CT than in the SPF. However, penguins targeted the CT despite the greater distances from the colony and the relatively low prey acoustic density.

A number of theoretical studies suggest that predator behaviour may be predictable in such a way as to maximize their net energy input per unit of foraging time (MacArthur and Pianka, 1966; Charnov, 1976; Stephens and Krebs, 1986). The choice of foraging habitat may be driven by highest prey abundance (acoustic density as a proxy of prey biomass) or, alternatively where prey is easier to catch. Predators should not necessarily choose their prey according to abundance in the environment but rather as the profitability of resources in terms of travel time to the source of food (Charnov, 1976), as well as other physiologic aspects related to prey catch (Schoener, 1979). In the pelagic environment, penguin diving behaviour and trip distribution did not match with fish acoustic density distribution, and penguins extended their trips to an area of less abundant prey. On the penguins' depth range, the integrated acoustic density was lower in the CT than in the SPF, suggesting that penguins did not focus their foraging effort on the richest patch area.

Depth concordance

King penguins selected shallower depths in both areas compared to other penguins' breeding localities (Pütz et al., 1998; Charrassin et al., 2002b; Pütz and Cherel, 2005). However, they favoured slightly shallower depths in the CT where highest number of fish patch occurred. Moreover penguins did not target depths of highest fish patch acoustic

density in the SPF, deeper than in the CT. Overall, for both area, king penguins targeted the most accessible peak of fish patch, i.e. the shallowest.

As diving predators should regularly return to the surface to breathe, one dive could be considered under a vertical central place foraging theory (Carbone and Houston, 1996). Depth is a factor constraining the foraging effort of air-breathing predators. Thus the decrease of O₂ available in the animal body is one of the main constraints during a foraging dive (Ponganis et al., 1999; Fahlman et al., 2007). At the dive scale, the ratio of energy gain per foraging effort should be optimized to either maximize the energy gain through higher nutrient prey (Cherel and Ridoux, 1992) or increased prey consumption, or minimize the foraging effort through reduced time under water or physiological adaptation (Womble et al., 2009).

Several species of marine mammals or seabirds are known to select depths of the highest prey densities (Croll et al., 1998; Benoit-Bird et al., 2011). However, our study indicates a clear shift between vertical prey distribution and king penguin behaviour during day-time. While penguins are deep divers easily reaching 300 m depth (Charrassin et al., 2002b), our real-time study revealed that they targeted a shallower and less prey-abundant depth layer. For diving predators, dive profitability is driven by gains in terms of quality and number of prey ingestion and the cost in terms of physiological consumption during the diving effort which could be a limiting factor for resource hunting (Fahlman et al., 2007). Total physiology cost of a deep dive may be reduced by penguins whether they may adjust their buoyancy and controlling their internal temperature (Sato et al., 2002). However shallower foraging dives may reduce the energy cost per unit of time sea (Kooyman et al., 1992; Womble et al., 2009) and the time spent at sea which could impact the breeding success of such central place foragers (Clarke et al., 2002). Reducing time under water per dive may permit to penguin to increase the number of foraging dives per unit of time. We did not find any spatial coherence between king penguin trip orientation and their prey acoustic density. However, the vertical concordance between time spent at depth by the foraging penguins and their vertical prey distribution was significant in particular in the CT area. Prey accessibility rather than prey abundance, i.e. prey biomass, should be thus be considered as a constraining factor for driving foraging decisions of air-breathing predators. In pelagic and terrestrial environments, such impact of prey

accessibility on foraging behaviour has been reported for some predators (Butler and Gillings, 2004; Balme et al., 2007; Benoit-Bird et al., 2011) in the accordance with the outcomes of this study.

Conclusion

An important challenge for understanding and managing marine ecosystems is determining the relationship between the distribution of prey species and the foraging of top predators. Penguins had a diet mainly composed by myctophids and especially one species, *K. anderssoni*, suggesting a strong potential bio-indicator aspect. Here the foraging behaviour of mid-depth air breathing divers such as penguins was not directly linked with the biomass of resource available. Thus resource biomass did not drive foraging behaviour of such diving predators. Diving birds were constrained by returning to the surface to breathe. Such air-breathing predators looked for the most accessible resource area rather than the richest are in terms of vertical integrated prey acoustic density. Shallower diving behaviour could reduce the energy cost vs gain during foraging periods, and then impact the breeding predator performances. Diving predator foraging behaviour should constitute a useful tool capable of locating areas and identifying depths with the most accessible and profitable resources; and not the richest as expected. Extending the concept of using diving predators as bio-indicator of resource accessibility need additional studies to verify its application for other predator/prey systems.

Acknowledgements

The authors thank fieldworkers and participants/crew to the MYCTO cruise for their help to collect data in the Kerguelen area, and C. Trouvé for her help in food analysis in the laboratory in France. The study was supported financially and logistically by the Agence National de la Recherche (ANR MyctO-3D-MAP, Programme Blanc SVSE 7 2011, Y. Cherel), the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (programme no. 394, C.A. Bost) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises. The ethics committee of IPEV approved all field procedures.

Author Contributions

E.T. performed the analyses and drafted the manuscript. C.A.B., Y.C. conceived and designed the study. N.B and G.R. collected the acoustic data and performed their pre-analysis. G.D. and Y.C. identified and measured the fish from trawls, and Y.C. analysed the king penguin food samples. All co-authors contributed to the revising of the manuscript

Additional Information

Competing financial and non-financial interests: The authors declare no competing financial and non-financial interests.

REFERENCES

Alonzo, S. H., Switzer, P. V., and Mangel, M. 2003. Ecological games in space and time: the distribution and abundance of Antarctic krill and penguins. *Ecology*, 84: 1598–1607.

Balme, G., Hunter, L., and Slotow, R. 2007. Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance. *Animal Behaviour*, 74: 589–598.

Bedford, M., Melbourne-Thomas, J., Corney, S., Jarvis, T., Kelly, N., and Constable, A. 2015. Prey-field use by a Southern Ocean top predator: enhanced understanding using integrated datasets. *Marine Ecology Progress Series*, 526: 169–181.

Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T. E., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., et al. 2016. Acoustic micronektonic distribution is structured by macroscale oceanographic processes across 20–50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 110: 20–32.

Béhagle, N., Cotté, C., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Duhamel, G.,

Brehmer, P., Josse, E., et al. 2017. Acoustic distribution of discriminated micronektonic organisms from a bi-frequency processing: the case study of eastern Kerguelen oceanic waters. *Progress in Oceanography*, 156: 276–289.

Benoit-Bird, K. J., Kuletz, K., Heppell, S., Jones, N., and Hoover, B. 2011. Active acoustic examination of the diving behavior of murrets foraging on patchy prey. *Marine Ecology Progress Series*, 443: 217–235.

Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., Hazen, E. L., et al. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475: 86–90.

Bost, C. A., Georges, J. Y., Guinet, C., Cherel, Y., Pütz, K., Charrassin, J. B., Handrich, Y., et al. 1997. Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 150: 21–33.

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

-
- Bost, C. A., Jaeger, A., Huin, W., Koubbi, P., Halsey, L. G., Hanuise, N., and Handrich, Y. 2008. Monitoring prey availability via data loggers deployed on seabirds: advances and present limitations. In *Fisheries for Global Welfare and Environment Memorial book of the 5th World Fisheries Congress*, pp. 121–137. <http://www.vliz.be/imisdocs/publications/265284.pdf#page=163> (Accessed 15 November 2016).
- Bost, C. A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., et al. 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78: 363–376.
- Brooke, M. de L. 2004. The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: S246–S248.
- Butler, S. J., and Gillings, S. 2004. Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis*, 146: 123–130.
- Carbone, C., and Houston, A. I. 1996. The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour*, 51: 1247–1255.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, 9: 129–136.
- Charrassin, J. B., Park, Y.-H., Maho, Y. L., and Bost, C.-A. 2002a. Penguins as oceanographers unravel hidden mechanisms of marine productivity. *Ecology Letters*, 5: 317–319.
- Charrassin, J. B., Maho, Y. L., and Bost, C.-A. 2002b. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Marine Biology*, 141: 581–589.
- Charrassin, J. B., Hindell, M., Rintoul, S. R., Roquet, F., Sokolov, S., Biuw, M., Costa, D., et al. 2008. Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 11634–11639.
- Cherel, Y., and Ridoux, V. 1992. Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis*, 134: 118–127.
- Cherel, Y., Pütz, K., and Hobson, K. A. 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, southern Atlantic Ocean. *Polar Biology*, 25: 898–906.
- Clarke, J., Kerry, K., Irvine, L., and Phillips, B. 2002. Chick provisioning and breeding success of Adélie penguins at Béchervaise Island over eight successive seasons. *Polar Biology*, 25: 21–30.
- Collins, M. A., Stowasser, G., Fielding, S., Shreeve, R., Xavier, J. C., Venables, H. J., Enderlein, P., et al. 2012. Latitudinal and bathymetric patterns in the distribution and abundance of mesopelagic fish in the Scotia Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 59-60: 189–198.
- Croll, D. A., Tershy, B. R., Hewitt, R. P., Demer, D. A., Fiedler, P. C., Smith, S. E., Armstrong, W., et al. 1998. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep Sea*

Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 45: 1353–1371.

Duhamel, G., Koubbi, P., and Ravier, C. 2000. Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Polar Biology*, 23: 106–112.

Duhamel, G., Hulley, P. A., Causse, R., Koubbi, P., Vacchi, M., Pruvost, P., Vigetta, S., et al. 2014. Chapitre 7. Biogeographic patterns of fish. In *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*, Scientific Committee on Antarctic Research, pp. 328–362. De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d’Acoz C. d’, et al. (eds.), Cambridge.

Duhamel, G., Chazeau, C., and Sinegre, R. 2017. The benthic and pelagic phases of *Muraenolepis marmorata* (Muraenolepididae) off the Kerguelen Plateau (Indian sector of the Southern Ocean). *CYBIUM*, 41: 303–316.

Durant, J., Hjermmann, D., Frederiksen, M., Charrassin, J., Le Maho, Y., Sabarros, P., Crawford, R., et al. 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Climate Research*, 39: 115–129.

Fahlman, A., Schmidt, A., Jones, D. R., Bostrom, B. L., and Handrich, Y. 2007. To what extent might N₂ limit dive performance in king penguins? *Journal of Experimental Biology*, 210: 3344–3355.

Fauchald, P. 2009. Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 139–151.

Greco, N. M., Liljeström, G. G., and Sanchez, N. E. 1999. Spatial distribution and coincidence of *Neoseiulus*

californicus and *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) on strawberry. *Experimental and Applied Acarology*, 23: 567–579.

Guinet, C., Cherel, Y., Ridoux, V., and Jouventin, P. 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962–85. *Antarctic Science*, 8: 23–30.

Hindell, M. A. 1988. The diet of the king penguin *Aptenodytes patagonicus* at Macquarie Island. *Ibis*, 130: 193–203.

Kaartvedt, S., Staby, A., and Aksnes, D. 2012. Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456: 1–6.

Kooyman, G. L., Cherel, Y., Maho, Y. L., Croxall, J. P., Thorson, P. H., Ridoux, V., and Kooyman, C. A. 1992. Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecological Monographs*, 62: 143–163.

Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.-A., O’Driscoll, R., Ishimaru, T., et al. 2011. Ecoregionalization of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean: results from generalized dissimilarity models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58: 170–180.

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

McClain, C. R. 2009. A decade of satellite ocean color observations.

Annual Review of Marine Science, 1: 19–42.

Moore, G. J., Abbott, M. R., and Richman, J. G. 1999. Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research*, 104: 3059–3073.

Muotka, T., and Penttinen, A. 1994. Detecting small-scale spatial patterns in lotic predator–prey relationships: statistical methods and a case study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 2210–2218.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d’Ovidio, F., Cotté, C., et al. 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: an up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119: 6575–6592.

Ponganis, P. J., Kooyman, G. L., Van Dam, R., and LeMaho, Y. 1999. Physiological responses of king penguins during simulated diving to 136 m depth. *Journal of Experimental Biology*, 202: 2819–2822.

Pütz, K., Wilson, R. P., Charrassin, J.-B., Raclot, T., Lage, J., Le Maho, Y., Kierspel, M. A. M., et al. 1998. Foraging strategy of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) during summer at the Crozet Islands. *Ecology*, 79: 1905–1921.

Pütz, K., and Cherel, Y. 2005. The diving behaviour of brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from the Falkland Islands: variation in dive profiles and synchronous underwater swimming provide new insights into their foraging strategies. *Marine Biology*, 147: 281–290.

Sato, K., Naito, Y., Kato, A., Niizuma, Y., Watanuki, Y., Charrassin, J. B., Bost, C.-A., et al. 2002. Buoyancy and maximal diving depth in penguins. *Journal of Experimental Biology*, 205: 1189–1197.

Saunders, R. A., Fielding, S., Thorpe, S. E., and Tarling, G. A. 2013. School characteristics of mesopelagic fish at South Georgia. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 81: 62–77.

Scales, K. L., Miller, P. I., Embling, C. B., Ingram, S. N., Pirodda, E., and Votier, S. C. 2014. Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. *Journal of The Royal Society Interface*, 11: 20140679–20140679.

Scheffer, A., Trathan, P. N., Edmonston, J. G., and Bost, C.-A. 2016. Combined influence of meso-scale circulation and bathymetry on the foraging behaviour of a diving predator, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Progress in Oceanography*, 141: 1–16.

Schoener, T. W. 1979. Generality of the Size-Distance Relation in Models of Optimal Feeding. *The American Society of Naturalists*, 114: 902–914.

Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh, K., et al. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 1–19.

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

Stewart, B. D., and Jones, G. P. 2001. Associations between the abundance of piscivorous fishes and their prey on coral reefs: implications for prey-fish mortality. *Marine Biology*, 138: 383–397.

Venables, H., Meredith, M. P., Atkinson, A., and Ward, P. 2012. Fronts and habitat zones in the Scotia Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 59-60: 14–24.

Watanabe, Y. Y., Ito, M., and Takahashi, A. 2014. Testing optimal foraging theory in a penguin-krill system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20132376–20132376.

Williams, R., and McEldowney, A. 1990. A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory.

Wilson, R. P., Culik, B. M., Bannasch, R., and Lage, J. 1994. Monitoring Antarctic environmental variables using penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 199–202.

Womble, J. N., Sigler, M. F., and Willson, M. F. 2009. Linking seasonal distribution patterns with prey availability in a central-place forager, the Steller sea lion. *Journal of Biogeography*, 36: 439–451.

Liste acronymes

ACC – Courant Circumpolaire Antarctique

ANR – Agence Nationale de la Recherche

cADL – calculated Aerobic Dive Limit (limite de plongée aérobie calculée)

CEBC – Centre d'Etudes Biologiques de Chizé

CNES - Centre National d'Etudes Spatiales

CO₂ – Dioxyde de carbone

CT – Cold Tongue (langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique)

GPS – Global Positioning System

IDZ – Intra-Depth Zone

IPEV – Institut polaire Paul Emile Victor

IUCN - Union Internationale pour la Conservation de la Nature

LEMAR - Laboratoire des sciences de l'Environnement Marin

MyctO-3D-Map - Distribution et habitats en trois dimensions des poissons-lanternes: utilisation conjointe de données fournies par leurs prédateurs, l'écho-intégration et la modélisation (Myctophid assessment in relation to Oceanographic conditions: a three Dimension Density Distribution approach combining Modelling-, Acoustic- and Predators' data)

NASA – Administration nationale de l'aéronautique et de l'espace (National Aeronautics and Space Administration)

NOAA - Agence américaine d'observation océanique et atmosphérique (National Oceanic and Atmospheric Administration)

O₂ - Dioxygène

PCA – Prey Capture Attempt

PF – Front Polaire

SAF – Front subantarctique

SL – Taille standard

STF – Front subtropical

TAAF – Terres Australes et Antarctiques Françaises

SPF – South of the Polar Front (Zone au sud du Front Polaire en dehors de la langue d'eau froide)

Table des figures

Figure 1.1 : (A) Illustration du théorème de la valeur marginale, adaptée de Charnov (1976), et de la méthode des tangentes. Pour un temps de trajet théorique pour accéder à une parcelle donnée T_T , T_p^* représente le temps optimal que le prédateur doit passer dans la parcelle. Au-delà de ce point il sera plus profitable pour le prédateur de quitter le patch. (B) Illustration de la conséquence théorique de l'augmentation de la durée du trajet pour accéder à la parcelle. À chaque durée de trajet A, B ou C est associée une valeur marginale a, b ou c.....4

Figure 1.2 : Représentation graphique du modèle de Houston et Carbone (1992). La ligne rouge pendant la durée du trajet représente la quantité de dioxygène utilisé pendant la durée t_T . Le temps d'alimentation en profondeur diminue avec le temps $m_1 t_T / m_2$, avec m_1 le taux de consommation d'oxygène pendant la période de trajet et m_2 le taux de consommation d'oxygène pendant la période d'alimentation. La tangente représente le temps optimal passé en surface, t_s^* , qui maximise la proportion de temps passé à s'alimenter, t_f^* , pour une durée de trajet, t_T8

Figure 1.3 : Distribution de la concentration en phytoplancton grâce aux instruments satellitaire SeaWiFS (*Sea-viewing Wide Field-of-View Sensor*) à large échelle (haut) et à mésoéchelle (bas) (image extraite de McClain (2009)).10

Figure 1.4 : Suivi des mouvements de trois grands groupes de prédateurs supérieurs évoluant dans l'océan Austral, basé sur les données télémétriques récoltées par le Centre d'Etude Biologiques de Chizé depuis les années 1990.11

Figure 1.5 : Diversité d'organismes micronectoniques (adapté de Brodeur et al. (2005))12

Figure 1.6 : Organisation générale des *Work Packages* (WP) du programme MyctO-3D-Map15

Figure 2.1 : Coupe schématique Nord-Sud des masses d'eau de l'océan Austral, de leurs mouvements et des fronts les séparant. SPSG, Gyre du sud de l'océan Pacifique

central ; STCZ, Zone de Convergence Subtropicale ; SAWR, Anneau des eaux subantarctiques ; ANTA, Zone Antarctique ; APLR, Zone Antarctique Polaire ; STF, Front Subtropical ; SAF, Front Subantarctique ; PF, Front Polaire ; AD, Divergence Antarctique (Longhurst, 2007).....21

Figure 2.2 : Modélisation de la distribution du krill antarctique, *Euphausia superba* (gauche) et d'un poisson mésopélagique, le myctophidé *Krefftichthys anderssoni* (Broyer et Koubbi, 2014).....22

Figure 2.3 : Emplacement et carte de l'archipel de Kerguelen au sein de l'océan Austral (www.taaf.fr).23

Figure 2.4 : Schéma issu de Park et al. (2008) représentant la circulation hydrologique autour du plateau de Kerguelen. La carte illustre les liens entre les zones de « bloom » annuel de chlorophylle-a et les forts courants qui les entourent. Les isobathes 500 à 4000 m sont représentées par les fines lignes noires. Le plateau de Kerguelen est représenté par la zone grisée. Les courants principaux (Circumpolaire Antarctique, Front Polaire et Fawn Trough) sont représentés par les larges flèches noires, rouges et bleues, respectivement. Les courants de sub-surface sont représentés par les larges tirets bleus et noirs. La langue d'eau froide à l'est de Kerguelen est représentée par les tirets bleus en pointillés.....24

Figure 2.5 : Dessin d'*Electrona antarctica*, *Krefftichthys anderssoni*, *Gymnoscopelus braueri* et *Muraenolepis marmoratus* (www.fishbase.se).25

Figure 2.6 : Taille (SL) de *K. anderssoni* collecté par chalutage pélagique pour une profondeur inférieure à 260 m (n=329).....25

Figure 2.7 : Photo d'un manchot royal27

Figure 2.8 : Carte de dispersion des manchots royaux (d'après www.iucnredlist.org).27

Figure 2.9 : Photo prise lors de la période reproduction des manchots royaux. (a) Parade d'un couple reproducteur. (b) Incubation de l'œuf sur les pattes d'un des parents.

(c) Nourrissage d'un jeune poussin durant le début de la phase d'élevage. (d) Surveillance du poussin lors de la fin de la période d'élevage. (e) Formation d'une crèche (crédit photo : Eugénie Tessier a, b, c, d et Alexandre Corbeau e).29

Figure 2.10 : Taille standard (mm) de *K. anderssoni* calculée à partir de la taille de ses dentaires prélevés dans les contenus stomacaux des manchots (n=563).30

Figure 2.11 : Photo d'un gorfou macaroni.....31

Figure 2.12 : Carte de distribution du gorfou macaroni (d'après www.iucnredlist.org).31

Figure 2.13 : Expérience de suivi en mer d'une tortue marine sur laquelle sont fixés deux ballons (l'un à 4,5 m et l'autre à 3 m) grâce à un câble de fer qui se corrode rapidement et libère la tortue.34

Figure 2.14 : Diversité des dataloggers « embarqués » chez des prédateurs marins. Caméra embarquée sur un manchot pygmée (Sutton *et al.*, 2015). Balise CTD-SRDL sur un éléphant de mer (Roquet *et al.*, 2011). « Feed event sensor » sur un manchot royal (Bost *et al.*, 2008). Balise d'acoustique active embarquée sur un éléphant de mer (Goulet *et al.*, 2019).36

Figure 2.15 : Fastloc GPS déployé sur les manchots et ses caractéristiques techniques.39

Figure 2.16 : TDR-Mk9 déployé sur les manchots royaux et leurs caractéristiques techniques.....40

Figure 2.17 : Scan de coupe transversale de *K. anderssoni*. La présence d'une vessie natatoire gazeuse (en noire) est visible sur les deux poissons quelle que soit leur taille. Leur longueur standard est affichée en rouge (Dornan *et al.*, 2019).42

Figure 2.18 : Scan de coupe transversale d'*E. antarctica*. La présence d'une vessie natatoire gazeuse (en noire) est visible seulement sur le poisson de plus petite taille. À l'âge adulte la vessie natatoire disparaît sur les individus de cette espèce. Leur longueur standard est affichée en rouge (Dornan *et al.*, 2019).43

Figure 2.19 : (a) Fessenden et son oscillateur électrique. Il s'agit du premier appareil acoustique permettant d'observer les obstacles sous-marins. Il a aussi été utilisé comme dispositif de signalisation et de communication. In "Submarine Signaling," Scientific American Supplement, No. 2071, pp. 168-170, Sept. 11, 1915. Image courtesy of NOAA Photo Library (www.photolib.noaa.gov) (b) Photo de Paul Langevin (c) Photo de Reginald Fessenden44

Figure 2.20 : Un des premiers exemples de détection de poissons par un échosondeur réalisé par Reinert Bokn. La ligne horizontale à 0 m représente la surface et la large ligne noire en profondeur représente le fond. Près de la surface un « patch » de poissons a été détecté une première fois (1). Le bateau a ensuite fait demi-tour afin d'enregistrer de nouveau le signal de ce patch (2). Un filet a permis de capturer 15 tonnes de sprats.....45

Figure 2.21 : Le système ASDIC (Anti-Submarine Detection Investigation Committee) utilisé par la Royal Navy lors de la Seconde Guerre Mondiale est basé sur l'acoustique active afin de détecter les sous-marins allemands.....45

Figure 3.1 : Cycle de plongée d'un manchot. Sont représentées en bleu les phases de plongée et en orange les phases en surface. Un cycle complet est détaillé avec en vert clair la phase de descente, en rouge la phase de fond et en vert foncé la phase de remontée.50

Figure 3.2 : Intensité de l'effort de prospection alimentaire pour les manchots royaux et les gorfous macaronis en fonction de la profondeur maximale de plongée. Les plongées ayant lieu dans la même zone de profondeur que la précédente sont visibles en noir (plongée IDZ). Les étoiles représentent les différences d'effort de prospection alimentaire significatives entre les plongées IDZ et non-IDZ.....52

Figure 3.3 : Distribution de la profondeur maximale de plongée des gorfous macaronis et des manchots royaux lorsqu'une plongée PCA est précédée d'une plongée non-PCA. Les histogrammes en noir et gris représentent respectivement les plongées IDZ et non-IDZ. Le nombre de plongées IDZ ou non-IDZ est inscrit en noir et gris, respectivement..53

Figure 3.4 : Temps passé en surface lorsqu'une plongée PCA est précédée par une plongée PCA ou non-PCA dans la même zone de profondeur (plongée IDZ en noire) ou non (plongée non-IDZ en grise) chez les gorfous macaroni et les manchots royaux.54

Figure 3.5 : Probabilité théorique d'observer un PCA bout (en rouge) en fonction de sa longueur. Fréquence d'observation des PCA bouts chez le gorfou macaroni (pointillé noir) et chez le manchot royal (trait plein noir) en fonction de sa longueur.56

Figure 3.6 : Variation des paramètres de plongées en fonction de la longueur des PCA bouts chez le gorfou macaroni et le manchot royal. « ** » indique une différence significative ($p < 0,05$), « * » indique une tendance significative ($0,05 < p < 0,1$) et « ns » indique qu'il n'y a pas de différence de signification visible ($p > 0,1$) entre le paramètre et la longueur des bouts.57

Figure 4.1 : Distance horizontale parcourue par les manchots à l'intérieur d'un bout (noir, $n=168$) ou entre deux bouts successifs (gris, $n=82$) en km. Les manchots royaux (en rouge) se déplacent au large à l'est de Kergelen près de la bordure du plateau de Kerguelen (les nuances de bleus montrent les différentes bathymétrie).69

Figure 4.2 : Distance séparant deux PCA bouts successifs et deux patchs de poissons successifs (en mètre).70

Figure 4.3 : Densité de patchs de poissons par km (rouge) vs densité de PCA bouts par km effectués par les manchots.70

Figure 5.1 : Carte représentant le trajet du *Marion Dufresne II* (gris) et la position des différentes zones utilisées (PF : Front Polaire ; CT : langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique) au large de l'archipel de Kerguelen.78

Figure 5.2 : Temps passé par secteur (taille cellule : $0,1^\circ \times 0,1^\circ$, échelle logarithmique du pourcentage du temps passé par secteur par trajet) par les manchots reproducteurs équipés à Kerguelen. Le Front Polaire est représenté en trait plein, alors que la langue d'eau froide est représentée en pointillé. La bathymétrie < 2000 m est représentée par la zone grise (limite du plateau de Kerguelen).82

Figure 5.3 : Temps passé en profondeur par les manchots au sud du Front Polaire (SPF, en noir) et dans la langue d'eau froide (CT, en gris) en 2014 et pendant les autres années. Les profondeurs ont été classées en fonction de leur pourcentage d'utilisation de la colonne d'eau par les manchots : '.' entre 50 et 75 %; 'o' entre 75 et 90 %; '*' \geq 90 % du temps passé en profondeur.....83

Figure 5.4 : Comparaison de la distribution des patch d'organismes à vessie natatoire gazeuse (en rouge, à droite) et de la distribution du temps passé en profondeur par les manchots (en bleu, à gauche) au sud du Front Polaire en dehors de la langue d'eau froide (SPF) et à l'intérieur de la langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique en 2014. Les pointillés verts représentent la distribution globale des patchs. Les lignes rouges représentent les multiples distributions normales des patchs en profondeur. Les lignes bleues représentent la distribution normale du temps passé en profondeur par les manchots. Les triangles représentent la profondeur moyenne des distributions normales respectives des patchs. Les cercles représentent la profondeur moyenne des distributions normales du temps passé en profondeur par les manchots.85

Figure 6.1 : Profil de température en profondeur au large de Kerguelen. Les cercles noirs représentent les patchs de poissons et le cadre vert représente la zone de la langue d'eau froide. Les patchs de poissons se trouvent de part et d'autres de cette langue. .104

Figure 6.2 : Tansect latitudinal d'un échogramme de Crozet au Front Polaire réalisé en 2017. Une remontée des patchs de poissons est visible au niveau du Front Polaire (image fournie par Cédric Cotté).108

Table des tableaux

Tableau 2.1 : Erreur d'estimation de position avec le système Argos.	38
Tableau 4.1 : Paramètres de plongées à l'intérieur d'un bout et entre deux bouts successifs.....	69
Tableau 5.1 : Comparaison entre le régime alimentaire des manchots royaux (contenus stomacaux) et le chalutage pélagique réalisé au large de Kerguelen.	79
Tableau 5.2 : Paramètres de voyage en mer des manchots royaux en 2014 et les autres années (moyenne \pm se) (*: différence statistique entre l'année 2014 et les autres années). SPF : sud du Front Polaire, CT : langue d'eau froide issue du courant circumpolaire antarctique.....	81