

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**RÉGULATIONS ÉCOPHYSIOLOGIQUES DES GRANDS
CORMORANS, *Phalacrocorax carbo*, PLONGEANT DANS
LES EAUX GROENLANDAISES**

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Comme exigence partielle du programme de
Gestion de la faune et de ses habitats

PAR
GRÉGOIRE KUNTZ

Décembre 2004

REMERCIEMENTS

Les remerciements rédigés pour un travail scientifique laissent généralement penser que tout s'est passé pour le mieux dans le meilleur des mondes. Est-ce là une vision bien candide de la part de l'étudiant ? S'agit-il plutôt d'une volonté délibérée de ne pas mentionner les problèmes rencontrés ? Ceci constituerait dès lors une expérience précoce de biais de publication.

Pour ma part j'ai traversé des épreuves totalement indépendantes de ma maîtrise mais qui l'auront considérablement retardée. Je dois donc avouer à mes correcteurs, qui restent libres de juger mon travail, que ce n'est pas ma formation académique qui m'aura demandé le plus d'énergie. Comme l'a écrit Corneille, « *à vaincre sans péril, on triomphe sans gloire* » et comme un combat se mène rarement seul, ma gloire je souhaite la partager ici. Aussi vous comprendrez pourquoi mes remerciements ne s'adressent pas spécifiquement à des gens impliqués dans ma maîtrise.

Célia, je pense qu'il serait vain de tenter de faire une liste exhaustive de toutes les raisons pour lesquelles je te remercie. Sans toi je ne serais peut être plus là. Je t'aime.

Padre, Irène, Emmanuel, Alexis, Thomas, Géraud, Bruno, Marielle, Antoine, Solène : merci de ne pas avoir hésité à traverser un océan.

Niko, Kristell, PE, Co, Mélanie, Sébastien, Géraldine, Delphin, Marco, Marie-Pier, Jacques, Jacinthe, Nymphéa, Arnaud, Annaïg, Jérôme, Gael,... j'en oublie, forcément. « *J'étais malade et tu m'as visité* », souvent vous en avez fait bien plus.

Mes amis de France, ma famille : merci de m'avoir soutenu.

Docteurs Létourneau, Bettahar, Duchesne, Vary, Asselin, Delisle, Baudouin,... l'équipe du CHRR, du centre François Charon, en particulier Mélanie et Nicolas : merci de votre travail.

Mes « collaborateurs » : vous trouverez les raisons officielles de mes remerciements dans la partie « contribution des auteurs ». Merci aussi pour votre patience. David, merci d'être un ami avant d'être « the boss ».

L'anthropomorphisme est une démarche non scientifique que j'assume parfaitement en tant que personne et en tant que vétérinaire. Tikal, merci pour ce que tu m'as apporté et la place que tu as tenue dans ma vie.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article qui sera soumis au périodique « *The Journal of Experimental Biology* ».

Financement

Ce projet a été financé par l'institut polaire français Paul-Émile Victor dans le cadre du programme 388 "Cormecophy".

Contributions des auteurs

La contribution de chacun des auteurs est présentée en fonction de son ordre d'apparition dans la liste d'auteurs de l'article.

Ce mémoire présente les deux volets de ma maîtrise qui s'inscrivent directement dans les problématiques de recherche de David Grémillet auxquelles j'ai collaboré en parallèle de mon travail personnel. J'ai préparé toute la partie chirurgicale et ai aidé David Grémillet pour la logistique de l'expédition au Groenland et au cours des travaux en mer. Sur le terrain, j'étais responsable des consignateurs de données et de la partie chirurgicale. J'ai travaillé conjointement avec David Grémillet pour les travaux dans la colonie et participé dans la mesure du possible aux travaux en mer. Bien sur, la vie sur le camp impose de nombreuses tâches auxquelles j'ai participé. J'ai fait les analyses statistiques et la rédaction de ma maîtrise. J'ai de plus participé comme vétérinaire, ornithologue, plongeur,... aux différents travaux de David Grémillet qui sont intimement liés au mien.

David Grémillet est le maître d'œuvre de tous les travaux sur le grand cormoran au Groenland, depuis la recherche de financements jusqu'à la rédaction en passant par la logistique, le traitement des données,... En ce qui concerne ma maîtrise, David Grémillet m'a assisté pour la chirurgie. Il a déployé sur le terrain, avec mon aide, les capteurs de température externes et les systèmes de pesée automatisée. Il a dépouillé les données brutes enregistrées par ces systèmes et m'a fourni des fichiers lisibles sur des logiciels de statistique courants. Il a suivi de près le traitement statistique et la rédaction de mon travail.

Dominique Berteaux m'a apporté son aide tout au long de mon travail à l'UQAR. Il m'a aidé à formuler mes hypothèses et à conserver une approche scientifique tout au long de mon travail d'analyse et de rédaction. Sans être spécialiste du domaine de ma maîtrise il a pu, de par sa proximité et sa disponibilité, m'orienter dans mes réflexions et m'éviter bien des écueils.

Pat Butler a proposé à David Grémillet une collaboration qui a donné lieu, entre autre, à ma maîtrise. Il est un des spécialistes mondiaux de l'utilisation de la fréquence cardiaque pour mesurer le métabolisme, en particulier chez les oiseaux plongeurs. De par sa connaissance du sujet, il a pu m'apporter des corrections très pertinentes.

Tony Woakes est l'inventeur des consigneurs de données que nous avons utilisés. J'ai déjà eu l'occasion de travailler avec lui sur le terrain à Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises, sur le Manchot royal. Nous avons eu des échanges quant à la conception des appareils et le dépouillement des données. Il a également contribué à la correction de mes travaux.

En tant que directeur du CEPE, Yvon Le Maho a rendu possible la réalisation des campagnes au Groenland ainsi que ma participation.

Toutes les personnes ayant contribué à ce travail n'apparaissent pas dans la liste d'auteurs.

L'équipe de la station de recherche de Godhavn ainsi que l'équipage du Porsild nous ont apporté un soutien logistique fondamental.

Franck Delbart, de l'institut Paul-Émile Victor, était responsable de la logistique et nous a beaucoup aidé sur le terrain.

Jean-Pierre Ouellet, de l'UQAR, a contribué à la rédaction de mon devis de recherche.

Alain Caron, de l'UQAR, a été, comme pour nombre d'étudiants, d'une aide indispensable pour les traitements statistiques.

RÉSUMÉ

Nous avons utilisé des consigneurs de données implantables chez cinq grands cormorans du Groenland mâles afin de mettre en évidence l'existence de régulations physiologiques permettant à ces oiseaux de faire face aux conditions arctiques. En raison de dysfonctions, la fréquence cardiaque a été enregistrée chez 5 oiseaux, la température abdominale sur 3 et la profondeur sur un seul. Les profondeurs et durées de plongée, mesurées directement pour un oiseau et estimées à partir de la fréquence cardiaque pour les quatre autres, étaient de 19 ± 4 s et $8,9 \pm 2,5$ m. La fréquence cardiaque moyenne était plus élevée au cours du cycle de plongée qu'au cours d'activités à terre (236 ± 25 vs 152 ± 24 battements par minute). Cependant, pendant 30 ± 19 % des plongées ($n= 2445$), la fréquence cardiaque a diminué sous le niveau de fréquence cardiaque des repos nocturnes. La température abdominale diminuait progressivement au cours des séries de plongée (minimum enregistré de 17°C). Cette bradycardie et cette hypothermie suggèrent des régulations physiologiques qui permettraient à ces oiseaux de plonger dans des eaux froides malgré leur isolation limitée.

Les oiseaux implantés ont fait des voyages alimentaires plus courts que des oiseaux suivis par des systèmes de pesée automatisée de nids ($n= 5$). Les oiseaux implantés ont réalisé un plus grand nombre de plongées et de séries de plongées que des oiseaux équipés de capteurs externes ($n= 5$). Le rapport de la durée de série de plongées sur le nombre de plongées était plus grand chez le dernier groupe. Cependant, ces différences peuvent être dues à des contraintes méthodologiques liées aux systèmes utilisés. Nous n'avons pas trouvé de

différence dans le succès reproducteur entre les oiseaux implantés et un groupe témoin (n= 70). De même, nous n'avons pas trouvé de différence de taux de survie apparent entre les oiseaux implantés et un groupe témoin (n= 15) un an après les travaux.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	1
AVANT-PROPOS.....	2
Financement.....	2
Contributions des auteurs	2
RÉSUMÉ.....	5
TABLE DES MATIÈRES.....	7
INTRODUCTION GÉNÉRALE	8
Écophysiologie	8
Oiseaux plongeurs.....	8
Le grand cormoran	8
Profondeur et durée des plongées	10
Fréquence cardiaque.....	11
Hypothermie	12
Étude d'impact.....	13
ARTICLE EN PREPARATION POUR LE PÉRIODIQUE <i>THE JOURNAL OF</i> <i>EXPERIMENTAL BIOLOGY: ECOPHYSIOLOGICAL ADJUSTMENTS OF GREAT</i> <i>CORMORANTS, PHALACROCORAX CARBO, DIVING IN GREENLANDIC WATERS</i>	
DISCUSSION GÉNÉRALE	48
Étude d'impact.....	48
Écophysiologie	53
Fréquence cardiaque et activité.....	53
Budget de temps.....	55
Profondeur et durée des plongées	55
Fréquence cardiaque au cours de la plongée	56
Hypothermie	57
BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA DISCUSSION GÉNÉRALES.....	60

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Écophysiologie

Oiseaux plongeurs

De nombreux oiseaux sont des plongeurs performants en raison d'adaptations morphologiques et physiologiques très développées (Kooyman, 1989). La régulation endotherme est sans doute un élément clé de ce succès car un taux métabolique élevé permet une augmentation des performances prédatrices (rapport de l'énergie dépensée sur l'énergie acquise) (Heinrich, 1977).

En raison de la grande conductivité thermique de l'eau, la plongée peut induire des pertes caloriques majeures chez ces endothermes plongeurs. Ces pertes sont d'autant plus élevées que le gradient de température entre l'animal et le milieu environnant est élevé et que l'isolation de l'animal est limitée. La profondeur des plongées augmente les pertes caloriques car elle conduit à la compression de la couche d'air du plumage des oiseaux (Wilson et al., 1992). Le maintien d'une température interne élevée implique donc une dépense énergétique substantielle pour l'oiseau plongeur.

Le grand cormoran

Dans ce contexte, le grand cormoran, *Phalacrocorax carbo*, est un exemple fascinant. Cet oiseau est probablement apparu au cours de l'évolution dans les eaux chaudes australiennes (Van Tets, 1976). Il a depuis colonisé une large partie du globe, autant dans les eaux douces que salées, sa répartition septentrionale extrême étant le

Groenland (Johnsgard, 1993). Le cormoran a un plumage partiellement perméable et un tissu adipeux sous-cutané fin (Rijke, 1968; Wilson et al., 1992; Grémillet et al., sous presse b) ce qui induit de grandes pertes caloriques en immersion (Schmid et al., 1995; Grémillet et al., 1998; Grémillet et al., 2003). Le grand cormoran a la même masse corporelle, le même volume d'air pris dans le plumage et la même épaisseur de tissu adipeux sous-cutané au Groenland que dans une région tempérée comme la Normandie en France (Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., sous presse b). En d'autres termes, le grand cormoran du Groenland ne présente pas d'adaptations morphologiques à la plongée en eau froide. Cette activité est donc la plus coûteuse en énergie pour les grands cormorans (Grémillet et al., sous presse a). Le coût énergétique de la plongée est deux fois plus élevé au Groenland que dans une région tempérée comme la Normandie (température de l'eau 5°C vs 12°C). Le modèle de Grémillet et Wilson (1999) permet de calculer, d'après la température de l'eau et les profondeurs de plongée, la dépense énergétique des grands cormorans d'Europe. Chez les grands cormorans du Groenland la dépense énergétique au cours de la plongée, calculée par la prise alimentaire quotidienne et le budget de temps, est supérieure de 40 % à la valeur calculée par ce modèle.

Malgré le coût élevé de la plongée au Groenland, la prise alimentaire quotidienne d'individus reproducteurs en Normandie et au Groenland est similaire et ce, sans mobilisation des réserves adipeuses et avec un succès reproducteur légèrement meilleur au Groenland. Grémillet et al. (2001, sous presse a) ont montré qu'au Groenland, le grand cormoran passe 70% de temps en moins dans l'eau et que les plongées sont plus courtes. Ces auteurs ont également montré que le temps de repos rapporté au temps de plongée précédent est plus court au Groenland. Les périodes de

repos entre les séries de plongées sont également plus longues. Les grands cormorans du Groenland compensent donc le coût de la plongée par une réduction du temps passé dans l'eau et en augmentant leur taux de capture de 300% (Grémillet et al., sous presse a). Selon ces auteurs, l'adaptation du grand cormoran aux conditions arctiques serait donc comportementale : il aurait une meilleure efficacité prédatrice. Ceci serait possible en raison de la richesse supposée des eaux groenlandaises.

Profondeur et durée des plongées

Comme mentionné précédemment, plus un oiseau plonge profond, plus les pertes caloriques sont importantes (Wilson et al., 1992). Cependant, puisque le volume d'air présent dans le plumage diminue avec la profondeur, l'énergie que l'oiseau doit fournir pour lutter contre la poussée d'Archimède diminue. L'énergie perdue sous forme de chaleur peut donc être compensée au moins en partie (Wilson et al., 1992). Le volume de cette couche d'air par unité de masse corporelle est particulièrement faible chez les cormorans, *Phalacrocoracidae*, ce qui laisse supposer une faible implication de la poussée d'Archimède dans le bilan énergétique (Wilson et al., 1992). Cependant chez le cormoran de Brandt, *Phalacrocorax penicillatus*, la poussée d'Archimède et les pertes de chaleur sont les deux principaux facteurs du coût énergétique de la nage en immersion (Ancel et al., 1997). Au cours de leurs travaux sur la sous-espèce *sinensis* du grand cormoran, Schmid et al. (1995) ont montré que le gain occasionné par la réduction de la poussée d'Archimède ne compense pas les pertes pour la thermorégulation. Dans leur modèle, Grémillet et Wilson (1999) ont montré que chez le grand cormoran la dépense énergétique augmente avec la profondeur des plongées. Selon Grémillet et al. (sous presse a), les cormorans réalisent des plongées plus courtes

au Groenland qu'en Normandie ce qui suggère qu'elles sont moins profondes. Ces plongées moins profondes seraient un moyen d'économiser de l'énergie en réduisant les pertes caloriques.

Nous avons enregistré le comportement de plongée de grands cormorans du Groenland pour tester notre première hypothèse selon laquelle les profondeurs et durées des plongées sont inférieures à celles d'individus de Normandie.

Fréquence cardiaque

Le taux de métabolisme peut être mesuré par la fréquence cardiaque (Owen, 1969; Butler, 1993; Butler et al., 2004). En effet, la fréquence cardiaque (fH) et la consommation d'oxygène ($\dot{V} o_2$) sont liées selon l'équation de Fick :

$$1) \dot{V} o_2 = fH \times V_s \times (Cao_2 - C\bar{V} o_2)$$

Le symbole V_s représente le volume d'éjection systolique, Cao_2 et $C\bar{V} o_2$ les concentrations d'oxygène dans le sang artériel et le sang veineux mêlé, respectivement. Lors d'une variation du taux de métabolisme, si V_s , Cao_2 et $C\bar{V} o_2$ demeurent constants ou varient systématiquement, la relation entre $\dot{V} o_2$ et fH demeure simple (Butler, 1993; Butler et al., 2004).

Cette technique de mesure du taux métabolique nécessite une calibration sous différentes conditions et pour différentes activités ce qui représente souvent une prouesse technique sur le terrain (voir par exemple: Bevan et al., 1994; Froget et al., 2001; Green et al., 2001; Weimerskirch et al., 2002; Butler et al., 2004). Cependant, même sans calibration la fH est liée aux différentes activités de l'animal et

proportionnelle au taux métabolique. La fH permet donc d'identifier et d'enregistrer les différentes activités de l'animal sur de longues périodes (Butler et al. 2004).

Nous avons utilisé la fH chez des grands cormorans du Groenland comme un indicateur d'activité pour tester notre seconde hypothèse selon laquelle ils consacrent moins de temps à la prospection alimentaire (en particulier de temps dans l'eau) en comparaison à des individus de Normandie. Nous avons également testé notre troisième hypothèse selon laquelle les grands cormorans du Groenland présentent une bradycardie qui suggérerait une réduction du taux métabolique au cours de la plongée.

Hypothermie

Chez certains oiseaux plongeurs une réduction substantielle de la température dans la cavité abdominale ou dans l'estomac a été enregistrée au cours des séries de plongées (Culik et al., 1996; Wilson et Grémillet, 1996; Bevan et al., 1997; Handrich et al., 1997; De Leeuw et al., 1998; Ponganis et al., 2001; Bevan et al., 2002; Green et al., 2003). Chez le cormoran des bancs, *Phalacrocorax neglectus*, cette hypothermie pourrait augmenter l'efficacité de prospection alimentaire de 150% (Wilson et Grémillet, 1996). Le phénomène d'hypothermie a également été enregistré chez le cormoran de Géorgie du Sud, *Phalacrocorax georgianus* (Bevan et al., 1997). Des chutes de température sont associées à l'activité de plongée chez le cormoran impérial, *Phalacrocorax albiventer* (Kato et al., 1996). Ce phénomène n'a pas été observé chez des grands cormorans de Normandie plongeant librement dans des eaux à 12°C (Grémillet et al., 1998) ou en captivité dans des eaux de 1 à 10°C 30 minutes (Grémillet et al., 2001, 2003).

Dans la sous-espèce de grand cormoran *sinensis* une légère diminution de la température stomacale a été notée lorsque des oiseaux étaient restés longtemps dans l'eau (Schmid et al., 1995). En général ils retournaient au sec dès le début de cette chute de température.

Grémillet et al. (sous presse a) ont enregistré un minimum de 25°C dans la température stomacale de grands cormorans plongeant au Groenland, une température qui suggère un phénomène d'hypothermie. Cependant ces auteurs considèrent que l'hypothermie n'est pas présente chez cette espèce et que la chute de température qu'ils observent est due uniquement à l'ingestion de proies froides (les poissons, étant hétérothermes, sont à la température de l'eau). Ils concluent que les grands cormorans du Groenland ne présentent pas d'adaptation physiologique particulière à la plongée.

Cependant, mesurer la température au niveau de l'estomac n'est pas la meilleure méthode pour étudier un phénomène d'hypothermie (Handrich et al., 1997). Nous avons donc mesuré la température abdominale de grands cormorans plongeant librement au Groenland pour tester notre quatrième hypothèse selon laquelle ils présentent un phénomène d'hypothermie et que l'amplitude de cette hypothermie est liée à la profondeur et la durée des plongées.

Étude d'impact

L'utilisation d'appareils électroniques fixés en externe sur des oiseaux afin de les étudier au cours de leurs voyages alimentaires est répandue et en constante progression. En raison d'un impact négatif potentiel sur les animaux, la question d'ordre éthique sur les abus de cette pratique a été posée (Wilson et al., 2002). Les appareils implantables se développent également. Ils sont utilisés pour enregistrer des paramètres

physiologiques mais aussi pour répondre à des contraintes techniques. Par exemple un appareil ne peut être fixé aux plumes pour une année complète à cause de la mue. Certaines publications montrent que l'implantation peut avoir un effet limité et même non détectable (Guillemette et al., 2002; Green et al., 2004). Cependant dans certains cas le type d'appareil ou les techniques d'implantation induisent une mortalité difficilement acceptable (voir par exemple: Meyers et al., 1998; Hatch et al., 2000). Les détails portant sur les techniques chirurgicales ne sont généralement pas publiés (Kuntz, 2000). Enfin, il est surprenant de lire des articles rapportant une grande différence entre le nombre d'individus capturés pour implantation et le nombre d'individus pour lesquels les données sont analysées, sans aucun mot sur l'impact des appareils sur la santé des animaux. Cet impact doit être évité, ou tout au moins réduit à un minimum, premièrement pour des raisons éthiques, deuxièmement pour s'assurer de la validité des paramètres mesurés. On ne peut justifier des travaux qui nuisent à la santé des oiseaux et récoltent des données sur des individus que l'on sait ne pas avoir un comportement et une physiologie normaux.

Pour notre étude nous avons utilisé des consigneurs de données implantables afin de mesurer la fH et la température abdominale. En plus d'être attentif aux aspects vétérinaires, nous avons testé notre cinquième hypothèse selon laquelle les techniques que nous avons utilisées n'induisaient pas d'effets détectables sur le comportement de plongée, le succès reproducteur et le taux de survie apparent un an après les travaux.

**ARTICLE EN PREPARATION POUR LE PÉRIODIQUE *THE*
JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY:
ECOPHYSIOLOGICAL ADJUSTMENTS OF GREAT
CORMORANTS, *PHALACROCORAX CARBO*, DIVING IN
GREENLANDIC WATERS**

**G. KUNTZ^{1,2*}; D. GRÉMILLET¹; D. BERTEAUX²;
P.J. BUTLER³; A.J. WOAKES³ & Y. LE MAHO¹**

¹Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques, Centre National de la Recherche Scientifique, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg cedex 02, France; ²Chaire de recherche du Canada en conservation des écosystèmes nordiques et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski G5L 3A1, Québec, Canada and ³School of Biosciences, The University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B152TT, United Kingdom

* Author to whom correspondence should be addressed

Grégoire KUNTZ

Chaire de recherche du Canada en conservation des écosystèmes nordiques
et Centre d'études nordiques
Université du Québec à Rimouski
300 allée des Ursulines
Rimouski G5L 3A1
QC Canada

gregoirekuntz@hotmail.com

Summary

We used implantable data loggers in five male great cormorants from Greenland to assess their potential for ecophysiological adjustments to arctic conditions. Because of some logging dysfunctions, synoptical recording of heart rate, depth and temperature were only successful for one bird, heart rate and temperature for two birds and heart rate only for one bird. During the entire dive bout, grand mean heart rate was higher than during ashore activities (236 ± 25 vs 152 ± 24 beats.min⁻¹). However, during 30 ± 19 % of dives (n=2445) heart rate decreased below the nighttime resting value. Abdominal temperature fell progressively (minimum recorded 17 °C) during dive bouts. The recorded bradycardia and hypothermia suggest physiological adjustments that enable these birds to dive under harsh conditions despite their poor body insulation.

Implanted birds made shorter foraging trips than birds monitored using automatic nest-balances (n= 5). Implanted birds performed more dives and a higher number of diving bouts than birds equipped with external recorders (n= 5). The ratio of bout duration to the number of dives was higher in the latter group. However, these differences might be due to methodological discrepancies between the systems used. We found no difference between the reproductive success of implanted birds and that of a control group (n= 70). We found no difference in resighting of implanted birds and a control group (n=15) one year after the trials.

Key words: data loggers, heart rate, abdominal temperature, hypothermia, impact study, *Phalacrocorax carbo*, seabird

Introduction

Because of the high thermal conductance of water, diving can cause great heat losses to diving endotherms. Such heat losses are greater if the temperature gradient between the animal and the surrounding medium is high and if the insulation of the animal is poor. Heat losses also increase with diving depth because of the compression of the air layer trapped in the plumage (Wilson et al., 1992).

The Great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, probably evolved in the coastal warm waters of Australia (Van Tets, 1976) and colonized fresh and marine waters of a wide area of the world, its northernmost location being Greenland (Johnsgard, 1993). This bird has a partly wettable plumage and a thin fat layer (Rijke, 1968; Wilson et al., 2002; Grémillet et al., in press b), which induce vast heat losses when in the water (Schmid et al., 1995; Grémillet et al., 1998; Grémillet et al., 2003). In Greenland the great cormorant does not present specific morphological adaptations to diving in cold water, since its body mass, volume of air trapped in the plumage and subcutaneous fat reserves are equal to those of great cormorants from Europe (Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., in press b).

Despite the increased energetic cost of diving in Greenland, the daily food intake of great cormorants breeding in the two areas is similar (Grémillet et al., 1999). Great cormorants from Greenland avoid increased heat losses essentially by a minimization of the time spent swimming in cold water and by increasing prey capture rates by up to 300 % (Grémillet et al., in press a).

Because the volume of the air trapped in the plumage decreases with depth, insulation also decreases with depth (Wilson et al., 1992). According to Grémillet *et al.* (2001; in press a), cormorants perform shorter dives in Greenland than in Normandy, France, suggesting

shallower dives could be used as a way to save energy by minimizing heat losses. We therefore recorded the diving behaviour of great cormorants foraging in Greenland to test our first hypothesis that dive durations are shorter and that depths are lower than in temperate Normandy.

The fH is linked to metabolic rate and can thus be used to discriminate and record the birds activities (Butler et al., 2004). We recorded the fH of great cormorants from Greenland to assess their time budget and to test our second hypothesis that, compared to those from Normandy, they spend less time foraging, especially less time in the water per day. We also tested our third hypothesis that great cormorants from Greenland display bradycardia during diving, a physiological adjustment that would suggest a reduction in metabolic rate (Butler, 1988).

In some diving birds a substantial reduction of the temperature has been recorded during diving either in the abdominal cavity or in the stomach (Culik et al., 1996; Wilson and Grémillet, 1996; Bevan et al., 1997; Handrich et al., 1997; De Leeuw et al., 1998; Ponganis et al., 2001; Bevan et al., 2002; Green et al., 2003). This hypothermia is mostly discussed as a potential mechanism to reduce oxygen consumption during a dive so as to allow increased dive duration. In this case animals need to expend energy at the end of the dive bout to re-establish their body temperature. Hypothermia is also discussed as a way to increase foraging efficiency. Great cormorants from Normandy do not display this phenomenon (Grémillet et al., 1998; Grémillet et al., 2001, 2003). Grémillet *et al.* (in press a) recorded a minimum stomach temperature of 25°C for great cormorants foraging in Greenland, a temperature that could suggest hypothermia. However, these authors consider that this temperature drop is only due to cold prey ingestion. But recording stomach temperature is not the best way to investigate hypothermia (Handrich et al., 1997). We thus recorded abdominal temperature in

diving great cormorants from Greenland, to test our fourth hypothesis that they display hypothermia during diving and that the magnitude of this hypothermia is linked to dive duration, dive depth and bradycardia magnitude.

In this study we recorded physiological parameters in free-ranging birds using implanted devices (Woakes et al., 1995). We tested our fifth hypothesis that this technique induced no detectable deleterious effects on foraging behaviour, reproductive performance and resighting in the experimental birds one year after the experiments.

Methods

Field work was conducted on Qeqertaq island, Disko Bight, West Greenland (69°30'N, 54°05'W) in June and July, 2001. The study colony is located at the edge of a cliff and bears ca. 300 pairs of great cormorants.

All experiments were approved by the Ethics Committee of the French Polar Institute and were conducted under permits of the Danish and Greenlandic authorities (Danish Polar Center, Greenland Veterinary Services and Greenland Home-rule Government).

Ecophysiology

We implanted in five male great cormorants data loggers (Woakes et al., 1995) that recorded heart rate, via two probes, and also pressure and temperature, via internal sensors. The dimensions of the devices were 60 x 24 x 7 mm and they weighed 20 g (< 0.6 % of the body mass of great cormorants). They were programmed to record depth (D) and heart rate (fH) every 2 seconds, and temperature (T) every 6 seconds. The data loggers were calibrated for depth and temperature before and after use.

Before implantation the data loggers were coated with medical grade silicon (MED 1037, Nusil technology, USA) and sterilized with a mixture of 90 % alcohol-70 % and 10 % chlorhexidine-5 % (Hibitan 5 %, Schering – Plough Vétérinaire, France).

Male great cormorants were captured at the nest site with a noose mounted on a telescopic pole, at a time when the female was present on the nest, to ensure that chicks would not be alone during the manipulation. The bird was transported to a tent devoted to surgery, 400 m away from the colony. To reduce stress a hood was placed over the birds head. Surgery was conducted after the protocol described for abdominal cavity implantation (Stephenson et al., 1986; Kuntz, 2000). The birds were anaesthetized with an O₂-isoflurane mixture (Forene, Abbott, France). Long acting antibiotics (oxytetracycline, Terramycine-LA, Pfizer, France) and pain killers (ketoprofen, Ketofen 1 %, Merial, France) were systematically used (Kuntz, 2000). The total procedure lasted approximately 1 h. After surgery, birds were carried in a box to a beach close to the surgery facilities. The lid of the box was placed so that the bird could easily remove it as soon as it was able to stand (5 min on average). The birds then left the box and walked into the sea where they washed. All birds flew back to the nest site within 30 min. The mean deployment time was 7.6 +/- 0.6 days. For recovery of the data loggers, the manipulation followed the same protocol.

All implanted birds were marked with unique combinations of small pieces of white waterproof tape (Tesa, Germany) on the rectrices. This technique facilitated spotting and identification in the colony. During the deployment of the data loggers, focal observations (10 x 40 binoculars, Bushnell, USA) were conducted during the day for a total of 4 h 30 min per day. The birds were also monitored during 10 days after retrieval of the data loggers. All the nests could be seen from the same location.

We used the software MultiTrace (Jensen Software Systems, Germany) to analyze the depth, heart rate and temperature tracks synoptically. Data from the implantation day were not integrated in the analyses. Because of some logging dysfunctions, synoptical recording of fH , D and T were only successful for one bird (B2). The fH and T were nonetheless recorded for three birds (B1, B2 & B5), and fH only for the remaining two birds B3 & B4.

Activity was divided into three groups: ashore activities, flying or diving. Ashore activities included activities that could occur within or outside the colony, such as preening, chick feeding, nest building, resting or sleeping. These activities were characterized by low but variable fH levels. We assessed resting fH and abdominal temperature as follows. We defined a daytime from 10:00 h to 18:00 h and a nighttime from 22:00 to 06:00 h. During the latter period the colony was in the shade of the nearby cliff and the temperature was colder despite the permanent day occurring in this part of Greenland during the summer. For each bird we analyzed 30 periods of 3 min for each of the night and day times during which the fH was especially low, suggesting that the birds were resting.

The beginnings and ends of flights were associated with sharp increases and decreases respectively in fH . We also noticed that the $200 \text{ beats} \cdot \text{min}^{-1}$ threshold could be reliably used to discriminate flying activity from other activities. It was thus possible to identify flights from the fH trace only (fig 1). Flights occurring just after a diving bout were still impacted by the temperature decrease (fig 1). We thus used abdominal temperature data for all the flights not occurring just after a diving bout for the following analyses.

To get round the logging dysfunctions we assessed the diving activity after fH tracks of the birds for which we did not record depth (B1, 3-5) as follows. In B2 dive events were associated with bradycardia (fig 1). This adjustment in fH is a classical dive response (Butler,

1988) that occurs in diving double-crested cormorants and South Georgian shag (Bevan et al., 1997; Enstipp et al., 2001). Marked bradycardia could also be observed in the four other birds. Diving activity can thus be clearly distinguished by the bimodal fH patterns associated with it.

A dive bout was defined as a succession of dives. Great cormorants off Greenland spend only a few seconds on the water before the start and after the end of dive bouts (Kuntz, pers. obs.). This behaviour is typical of great cormorants in general (Grémillet and Wilson, 1999). We thus assumed that the time spent in the water was equal to dive bout duration and to the time elapsing between the two flights. A foraging trip was defined as all foraging activities performed between departure from the colony and return, including flights and dive bouts.

The lowest fH value recorded during each dive was named fH_{min} . For B2, we calculated for each dive bout the mean fH_{min} , mean dive depth and mean dive duration. Mean fH_{min} was negatively correlated to both mean dive depth and $\log(\text{mean dive duration})$ (Pearson $r = -0.637$ and -0.721 respectively, $p < 0.001$, $n = 48$). We calculated the following standard major axis regressions (respectively equations 1 and 2, fig 2):

$$1) \text{ mean dive depth} = \frac{(\text{mean } fH_{min} - 155.658)}{(-8.160 \pm 0.725)}$$

$$2) \text{ mean dive duration} = e^{\left(\frac{(\text{mean } fH_{min} - 340.608)}{(-74.352 \pm 5.790)} \right)}$$

This allowed us to estimate mean dive depth and mean dive duration for each bout of the birds for which we only recorded fH .

We tested on B2 how close our assessments of bout duration and number of dives per bout ($ndive$) were when based on either fH or D only. We used a double-blind procedure whereby we first analyzed only D data to note each start and bout end (for bout duration) and

counted the number of dives per bout. We then looked only at fH to calculate the same parameters.

We were able to identify every bout ($n=48$). Bout duration as determined using fH or D were not different (paired sample t test; $t=1.195$, $p=0.242$) and were correlated (R Pearson= 0.892, P Bonferroni < 0.001). We thus calculated bout duration using fH for the other birds.

The logarithm of the number of dives calculated by fH ($\log(ndivefH)$) or D ($\log(ndiveD)$) were different (paired sample t-test; $t=4.206$, $p<0.001$) but correlated (R Pearson= 0.731, p Bonferroni < 0.001). We calculated the following standard major axis regressions (equation 3, fig 3):

$$3) \text{ ndive}D = e^{\left(\frac{(\log(ndivefH) - 0.8683)}{(0.7647 \pm 0.0763)}\right)}$$

We therefore predicted the number of dives per bout using fH data for B1,3-5.

Impact study

Four control groups of cormorants were monitored to assess the impact of the implanted data loggers: 1) 5 nests of a first control group were equipped with electronic balances (Soehnle-Waagen GmbH & Co., Germany) (Grémillet et al., 1996), 2) 5 birds of a second control group were equipped with temperature recorders (Driesen and Kern, Germany) (Wilson et al., 1995; Grémillet et al., 2000), 3) a third control group of 70 pairs was monitored to assess reproduction success and 4) a fourth control group of 15 birds was monitored to assess long-term survival.

The electronic balances were used to assess nest attendance patterns of non-implanted male birds. These electronic balances were placed under five nests of non-implanted birds.

The procedure used followed Grémillet et al. (1996). The total mass of the nest was recorded every 8 s. Mass differences when a bird is getting off and onto the nest-balance allowed to identify each foraging trip and to calculate its duration. Data are given for the males of these nests, which were identified because their body mass is on average 30 % higher than that of females (Grémillet and Wilson, 1999). The mean deployment time was 5.0 +/- 1.4 days. We used the WAAGE2 software (Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to analyze the weight tracks.

The temperature recorders were used to assess the diving behaviour of non-implanted male birds. The temperature recorders had a cylindrical shape, measure 72 x 17 mm and weighed 17 g (less than 0.5 % of the body mass of great cormorants). They measured temperature between 0 and 50°C every 8 s. They were fixed with waterproof tape (Tesa, Germany) under three rectrices. The electronic unit was enclosed in a thin titanium housing. The high conductivity of the titanium allows rapid transmission of the temperature changes to the sensor in contact with it. Thus sharp decreases and increases in temperature indicate when a bird is getting in and out of the water. Greenland great cormorants forage in highly stratified fjord waters. Therefore variations of temperature measured in the water column as the bird swim up and down indicate each dive event. The mean deployment time was 5.4 +/- 0.5 days. We used the C1-11 software (Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to analyze the temperature tracks.

The number of chicks of implanted cormorants was monitored throughout the study and ten days after retrieval, and we compared the average number of chicks per nest with that of a third control group of 70 pairs breeding simultaneously.

Finally we determined resighting of implanted cormorants versus non-implanted birds from a fourth control group of 15 individuals one year after the surgical procedures. Both groups were banded with a single metal ring (Danish Zoological Museum).

Statistical tests were performed with Excel (Microsoft, USA), Systat (Systat Software Inc., USA) and SAS (SAS Inc., USA). We calculated means and grand means (mean from each bird's mean). Mean values are given +/- sd. Kolmogorov-Smirnov and Lilliefors tests were used to test data distributions. When data were not normally distributed, they were transformed in order to use parametric tests. When no simple transformation normalized the data, we used non parametric tests. To test differences between means, we used paired sample t tests, Kruskal-Wallis test and Mann-Whitney tests. We calculated Spearman and Bonferroni correlations. Residual maximum likelihood (REML) were performed to test differences in fH between activities and to test differences in foraging activities between the birds equipped with the different devices (Patterson and Thompson, 1971). A principal component analysis (PCA) was performed to study hypothermia variability. 95 % level was taken as statistically significant. For the data predictions we calculated standard major axis regressions (Legendre and Legendre, 1998).

Results

Ecophysiology

Detailed informations about the time budgets of the cormorants, especially foraging activities, are provided in table 1. As explained above, dive duration and depth were measured only for one cormorant and estimated after fH for the four others. By that way the

grand mean dive duration was 19 ± 4 s and depth 8.9 ± 2.5 s (table 2). The dive depth and duration values estimated after fH were not integrated in the following analyses.

Detailed information about fH of the cormorants are provided in table 2. During the entire dive bouts grand mean fH was 236 ± 28 beats.min⁻¹. Grand mean fH_{min} was 135 ± 23 beats.min⁻¹. Mean fH_{min} was significantly higher than mean nighttime resting fH in 4 birds (Mann-Whitney; $p < 0.05$). However, fH_{min} reach a value below the mean nighttime resting fH during 30 ± 19 % of the dives of the five birds ($n = 2445$). In B2, fH_{min} was negatively correlated to both dive depth and dive duration (Spearman $r = -0.556$ and -0.534 respectively, $n = 579$).

Detailed information about abdominal temperature of the cormorants are provided in table 3. Temperature at the start of the diving bout (T_{start}) was higher than the lowest value recorded during the corresponding bout (T_{min}) in all birds (paired sample t test, $p < 0.001$, $n = 32, 48$ and 40 for B1, B2 and B5 respectively). The lowest temperatures recorded were 28.69°C for B1, 17.45°C for B2 and 33.45°C for B5. Also, mean abdominal temperature during the diving bout were significantly different between birds (Kruskal-Wallis, $K = 93.7$, $p < 0.001$, $n = 32, 48$ and 40 for B1, B2 and B5 respectively).

Mean temperature during diving bouts, compared to mean temperature during ashore activities or flight, was lower for B1 and B2 but higher for B5 (Mann-Whitney; $p < 0.05$, $n = 32, 52$ and 43 ; $48, 75$ and 62 ; $40, 71$ and 54 for B1, B2 and B5 respectively).

We defined ΔT as the difference between T_{start} and T_{min} . In B1, ΔT is correlated to $\log(\text{bout duration})$ (Pearson $r = 0.527$, $p = 0.019$, $n = 32$). In B2, ΔT is correlated to bout duration, number of dives per bout and $\log(\text{mean dive duration})$ (Pearson $r = 0.746, 0.585$ and 0.520 respectively, $p < 0.01$, $n = 48$).

For B2, ΔT is negatively correlated to mean fH_{min} (Pearson $r = -0.435$, $p = 0.042$, $n = 48$). Most of the variation of ΔT is explained by bout duration and number of dives per bout (PCA, $n = 48$, fig 4).

Impact study

No abnormal behaviour was observed when the birds were at nest. Surgical results of the implantation, estimated during the retrieval of the data loggers, were good.

We compared several foraging parameters between the cormorants equipped with implanted data loggers, electronic balances or externally attached temperature recorders. We present the parameters only for which we found a difference.

Trip duration was lower in the implanted cormorants than in the birds monitored with electronic balances (1.55 ± 0.48 h, $n = 98$ vs 2.98 ± 1.23 h, $n = 52$; REML, $F_{1,8} = 12.33$, $p = 0.0081$). Total trip duration per day was also lower in the former group than in the latter (4.72 ± 1.33 h, $n = 32$ vs 7.92 ± 3.00 h, $n = 15$; REML, $F_{1,8} = 6.97$, $p = 0.0297$).

Bout duration divided from the number of dives was lower in the implanted cormorants than in the birds equipped with externally attached temperature recorders (57 ± 9 s, $n = 202$ vs 83 ± 19 s, $n = 102$; REML, $F_{1,8} = 9.12$, $p = 0.0166$). The number of dives per day was higher in the former group than in the latter (72 ± 10 , $n = 32$ vs 51 ± 19 , $n = 14$; REML, $F_{1,8} = 7.14$, $p = 0.0282$). The number of bouts per day was higher in the implanted birds (6.1 ± 1.2 , $n = 32$ vs 2.7 ± 0.5 , $n = 14$; REML, $F_{1,8} = 32.09$, $p = 0.0005$).

There was no significant difference in the brood size between the implanted birds and the third control group (3.0 ± 1.2 chicks, $n = 5$ vs 2.5 ± 1.1 chicks, $n = 70$; Mann-Whitney, $U = 127$, $p = 0.272$).

There was no difference in resighting during the following breeding season between the implanted birds and the fourth control group (60% in both cases, $n= 5$ and 15 respectively).

Discussion

Impact study

Although our impact study was a secondary aspect of this project, we discuss it first as results from this study could potentially influence interpretation of other results.

Surprisingly, foraging trips and total trip duration per day were much longer in birds monitored with electronic balances than in implanted birds. The only disturbance due to the use of electronic balances is when placing or removing them from under the nest. Because birds are expected to be as efficient as totally undisturbed birds, trip durations are supposed to be unchanged. However, we often observed that birds were getting off the nest, leaving the place to their mate, and staying close to it some time before taking off. Likewise they were getting onto the nest late after landing close to it. This behaviour was typical of all birds and not only to birds monitored with electronic balances. Similar behavioural patterns have been recorded in European great cormorants with significant differences between trip durations assessed via radio-tracking and automatic weighing at the nest site (Grémillet et al., 1996). Our data did not allow us to calculate the time spent by the birds close to the nest and thus the correction to make to trip duration. In these circumstances we think that heart rate data loggers are a better tool to measure trip duration and that the differences we found between the two systems are not due to a potential harmful effect of the internal devices.

The ratio of bout duration to the number of dives was higher in the cormorants equipped with externally attached temperature recorders than in implanted birds: their diving frequency was lower. If the dive duration remained constant between the two groups, an increase in the resting period for a given dive duration (a reduction in the dive-to-pause ratio), in the former group, and thus a reduction in diving efficiency (Butler and Jones, 1997), could explain this lower frequency. But the frequency could have decreased with a constant dive-to-pause ratio. In this case the increase in dive duration could be explained by several reasons as instrumentation effects or prey availability (Butler and Jones, 1997). Implanted birds performed per day more dives and more bouts than the control group birds equipped with externally attached temperature recorders. An externally attached device reduces foraging performance (Wilson et al., 1986). In the subspecies *Phalacrocorax carbo sinensis* the swimming cost is increased (Schmid et al., 1995). The shape and the position of the device influence this cost increase (Bannasch et al., 1994), so in the present study the temperature recorders were fixed under the tail to reduce drag as much as possible. However the tail might counter buoyancy during submerged swimming in cormorants (Ribak et al., 2004). Thus the temperature recorders position might have reduced diving efficiency. Nevertheless further comparisons of implanted versus non implanted birds are required to pinpoint potential discrepancies in their foraging performances.

We found no evidence of impact in reproductive success and resighting the following breeding season. Great cormorants live under harsh conditions in Greenland (Grémillet et al., 2001). If the implanted loggers and the surgery procedure would significantly reduce their fitness, they would be unlikely to reproduce correctly and to survive in the long run. Non-affected reproduction and resighting therefore suggest that the technique used is viable.

These data loggers have already been used without noticeable harmful effect on different bird species (Bevan et al., 1995; Bevan et al., 2002; Guillemette et al., 2002; Green et al., 2004). But this is the first study that explores the potential detrimental effects of implantation at different scales. Our impact study results confirm the ecophysiological data validity recorded. They also comforted us in further year-round deployments of similar internal data loggers in Greenland great cormorants between 2002-2003 and 2003-2004. 80% of the implanted birds came back to the breeding site after one year deployment, and they reproduce normally when equipped, as well as in the following years (Grémillet et al., unpub. data).

Ecophysiology

The grand mean dive duration and depth we estimated (19 ± 4 s and 8.9 ± 2.5 m, $n=5$) are rather close than those measured in 2002 in the same population by depth recorders attached on the back of male cormorants (29 ± 4 s and 9.8 ± 1.5 m, $n= 6$, Kato et al., unpub. data). In Normandy Grémillet et al. (in press a) measured by radio-tracking a mean dive length of 28 ± 21 s and calculated a dive depth of only 5.8 ± 2.7 m. Grémillet *et al.* (in press b) found that recovery times for a given dive duration were significantly shorter in Greenland birds compared to those in Normandy. For the latter, the dive-to-pause ratio was 1.98 ± 0.32 (Grémillet et al., 2003). We found for one bird a dive-to-pause ratio of 2.48 ± 1.97 .

Because of some logging dysfunctions we could not test our first hypothesis that dive durations and depths are lower than in temperate Normandy. However all these results suggest that Greenland cormorants do not perform shallower dives and that their dives are even more efficient.

We confirmed our second hypothesis that cormorants from Greenland spent less time in water than birds from Normandy (60.7 vs 125.3 min.day⁻¹ respectively; Gremillet et al., 2001). But in the present study (2001) they spent a little more time in the water than in 1998 (43.1 min.day⁻¹ Gremillet et al., 2001) and more time in flying (68 vs 23 min.day⁻¹ respectively Gremillet et al., 2001), even more than in Normandy (30 min.day⁻¹ Gremillet et al., 2001). In 1998, 179 pairs were breeding 2.6 +/- 0.9 chicks per nest versus 298 pairs and 2.5 +/- 1.1 chicks per nest in 2001. Because of this expansion, birds might need to go farther to forage because of a local depletion of prey stocks around the breeding site (Ashmole, 1963; Birt et al., 1987).

During the entire dive cycle fH was higher than during ashore activities, suggesting a higher cost of this activity (Butler, 1993). According to Bevan *et al.* (1997) fH during the entire dive bout reflects the energetic cost. However a reduction of metabolic rate during submersion itself is possible. During 30 +/- 19 % of the dives, fH reached values lower than nighttime resting values. This nighttime resting value can be considered, to a certain extent, to be representative of the basic metabolic rate. Thus during these dives, fH reached a true bradycardia (Butler, 1988). Furthermore, fH was negatively correlated to both dive depth and dive duration in the bird for which we recorded dive depth. Our results confirm our third hypothesis that great cormorants from Greenland display bradycardia during diving. The grand mean minimum fH of 135 +/- 23 beats.min⁻¹ we found and dive depth of 8.9 +/- 2.5 m we predicted are close to the minimum fH of 88.4 +/- 16.1 and 159.9 +/- 11.5 beats.min⁻¹, when diving at 1m and 12m respectively, recorded in the closely related double-crested cormorant (Enstipp et al., 2001). However a minimum fH of only 64.8 +/- 5.8 beats.min⁻¹ was recorded in the South Georgian shag when diving at 58 +/- 15 m (means +/- SEM) (Bevan et al., 1997).

We recorded very low abdominal temperatures in great cormorants from Greenland during diving. The abdominal temperature drops that we measured showed variability within a bird and especially between birds. In one bird mean abdominal temperature was higher during diving than during rest or flight. In another bird we noted some temperature drops during flights occurring soon after a diving bout during which a marked temperature drop occurred (Kuntz *et al.*, unpub. data). Because of the change in position of the bird, the stomach still full of cold food could get closer to the device. Some values recorded are especially low, even lower than values recorded for some penguin species. For the surgical procedure, a small skin area (1 x 4 cm) was plucked on the abdomen. After stitching, this area was smaller and partly covered by the contour feathers but insulation might have been less. The data logger was thus rather close to the stomach within the abdomen and close to a less insulated portion of skin. The device could be cooled by these ways and record especially low temperature values. We therefore think that the great variability and the lowest values we found in hypothermia might be due to technical constraints. However if the abdomen temperature had been extremely reduced because of implantation we should have found detrimental effects. This was not the case. Moreover the mean abdominal temperature was correlated to dive bout parameters in two cormorants and also dive duration and depth in one of these birds. Our results suggest that hypothermia might be a physiological adjustment displayed by great cormorants from Greenland during diving. The low values recorded during nighttime resting could also suggest nocturnal torpor (Wang and Wolowyk, 1988).

In one cormorant the magnitude of hypothermia is partly explained by the magnitude of bradycardia. A reduction in perfusion in most parts of the body facilitates cooling (Butler, 1988). So this adjustment in fH is consistent with hypothermia. Heat losses to the surrounding medium are greater because of the absence of morphological adaptation (Grémillet *et al.*,

2001; Grémillet et al., in press b). These losses might later be reduced because of a reduction of the thermal gradient between the bird and the medium (Butler and Jones, 1997). The global losses could then be less than if the cormorant had maintained its body temperature. During good weather condition, diving bouts were distributed rather evenly during the day that is permanent during the study period. After these bouts, cormorants displayed the typical wing spreading behaviour. During bad weather condition, foraging activities decreased (Kuntz *et al.*, unpub. data). Warming up might thus be at least partly passive by solar radiation, an effective way to serve energy.

Great cormorants from Greenland effectively spent less time in the water but they apparently did not perform shallower dives than birds from Normandy. Our results also show bradycardia and suggest hypothermia during diving. Further measurements are required to assess their mechanisms and energetic outcome. However great cormorants from Greenland might display these physiological adjustments as other cormorant species performing deep dives in harsh conditions (Cooper, 1986; Kato et al., 1996; Wilson and Grémillet, 1996; Bevan et al., 1997) or as some penguin species (Culik et al., 1996; Handrich et al., 1997; Ponganis et al., 2001; Bevan et al., 2002; Green et al., 2003) that the great cormorant from Europe do not display (Grémillet et al., 1998; Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., 2003; Grémillet et al., in press a). These adjustments, associated with high foraging performances Grémillet et al. (2004), might explain how these birds cope with Greenland conditions.

Acknowledgements

This study was funded by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor and by the Centre National de la Recherche Scientifique. We thank the crew of the vessel Porsild and the staff of the Arctic Station in Godhavn. F. Delbart helped preparing our expedition to West

Greenland. J.P. Ouellet, A. Caron and Manfred Enstipp helped during the statistical analyses and the writing-up phases.

- Ashmole, N. P.** (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* **103b**, 458-473.
- Bannasch, R., Wilson, R. P. and Culik, B.** (1994). Hydrodynamic Aspects of Design and Attachment of a Back-Mounted Device in Penguins. *Journal of Experimental Biology* **194**, 83-96.
- Bevan, R. M., Butler, P. J., Woakes, A. J. and Prince, P. A.** (1995). The energy expenditure of free-ranging black-browed albatrosses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **350**, 119-131.
- Bevan, R. M., Boyd, I. L., Butler, P. J., Reid, K., Woakes, A. J. and Croxall, J. P.** (1997). Heart rates and abdominal temperatures of free-ranging South Georgian shags, *Phalacrocorax georgianus*. *The Journal of Experimental Biology* **200**, 661-675.
- Bevan, R. M., Butler, P. J., Woakes, A. J. and Boyd, I. L.** (2002). The energetics of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*, during the breeding season. *Functional ecology* **16**, 175-190.
- Birt, V. L., Birt, T. P., Goulet, D., Cairns, D. K. and Montevecchi, W. A.** (1987). Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology - Progress series* **40**, 205-208.
- Butler, P. J.** (1988). The exercise response and the "classical" diving response during natural submersion in birds and mammals. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 29-39.
- Butler, P. J.** (1993). To what extent can heart rate be used as an indicator of metabolic rate in free-living marine mammals. *Symposium of the Zoological Society of London* **66**, 317-332.
- Butler, P. J. and Jones, D. R.** (1997). Physiology of diving of birds and mammals. *Physiological reviews* **77**, 837-899.
- Butler, P. J., Green, J. A., Boyd, I. L. and Speakman, J. R.** (2004). Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional ecology* **18**, 168-183.
- Cooper, J.** (1986). Diving patterns of cormorants Phalacrocoracidae. *Ibis* **128**, 562-570.

- Culik, B. M., Putz, K., Wilson, R. P., Bost, C. A., Le Maho, Y. and Verselin, J.-L.** (1996). Core temperature variability in diving king penguins (*Aptenodytes patagonicus*): A preliminary analysis. *Polar Biology* **16**, 371-378.
- De Leeuw, J. J., Butler, P. J., Woakes, A. J. and Zegwaard, F.** (1998). Body cooling and its energetic implications for feeding and diving of tufted ducks. *Physiological Zoology* **71**, 720-730.
- Enstipp, M. R., Andrews, R. D. and Jones, D. R.** (2001). The effects of depth on the cardiac and behavioural responses of double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) during voluntary diving. *Journal of Experimental Biology* **204**, 4081-4092.
- Green, J. A., Butler, R. J., Woakes, A. J. and Boyd, I. L.** (2003). Energetics of diving in macaroni penguins. *Journal of Experimental Biology* **206**, 43-57.
- Green, J. A., Tanton, J. L., Woakes, A. J., Boyd, I. L. and Butler, P. J.** (2004). Effects of long-term implanted data loggers on macaroni penguins. *Journal of Avian Biology* **35**, 370-376.
- Grémillet, D., Dey, R., Wanless, S., Harris, M. P. and Regel, J.** (1996). Determining food intake by great Cormorants and European shags with electronic balances. *Journal of Field Ornithology* **67**, 637-648.
- Grémillet, D., Tuschy, I. and Kierspel, M.** (1998). Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* **12**, 386-394.
- Grémillet, D. and Wilson, R. P.** (1999). A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the great cormorant. *Behavioral Ecology* **10**, 516-524.
- Grémillet, D., Wilson, R. P., Wanless, S. and Peters, G.** (1999). A tropical bird in the Arctic (the cormorant paradox). *Marine Ecology-Progress Series* **188**, 305-309.
- Grémillet, D., Storch, S. and Peters, G.** (2000). Determining food requirements in marine top predators: a comparison of three independent techniques in Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo carbo*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **78**, 1567-1579.
- Grémillet, D., Wanless, S., Carss, D. N., Linton, D., Harris, M. P., Speakman, J. R. and Le Maho, Y.** (2001). Foraging energetics of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters* **4**, 180-184.

Grémillet, D., Wright, G., Lauder, A., Carss, D. N. and Wanless, S. (2003). Modelling the daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* **40**, 266-277.

Grémillet, D., Kuntz, G., Delbart, F., Mellet, M., Kato, A., Robin, J.-P., Chaillon, P.-E., Lorentsen, S.-H., Gendner, J.-P. and Le Maho, Y. (2004). Linking the foraging performance of a marine predator with local prey abundance. *Functional ecology*. **18**, 793-801

Grémillet, D., Wanless, S., Boertmann, D. M. and Wilson, R. P. (in press a). The relative importance of physiological and behavioural adaptations in diving endotherms: a case study with Arctic cormorants. *Proceedings of the 23th International Ornithological Congress*.

Grémillet, D., Chauvin, C., Wilson, R. P., Le Maho, Y. and Wanless, S. (in press b). Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants. *Journal of Avian Biology*.

Guillemette, M., Woakes, A. J., Flagstad, A. and Butler, P. J. (2002). Effects of data-loggers implanted for a full year in female Common Eiders. *Condor* **104**, 448-452.

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

Johnsgard, P. A. (1993). Cormorants, darters and pelicans of the world. *Smithsonian Institution Press Washington, DC, U.S.A.*

Kato, A., Naito, Y., Watanuki, Y. and Shaughnessy, P. D. (1996). Diving pattern and stomach temperatures of foraging king cormorants at subantarctic Macquarie Island. *Condor* **98**, 844-848.

Kuntz, G. (2000). Mise au point de techniques d'implantation de systèmes d'acquisition de données chez le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*). *Thèse de Doctorat Vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes, France*.

Legendre, P. and Legendre, L. (1998). Numerical Ecology. *2nd english edition Elsevier Science BV, Amsterdam, Holland*.

- Owen, R. B. J.** (1969). Heart rate, a measure of metabolism in blue-winged teal. *Comparative Biochemistry and Physiology* **31A**, 431-436.
- Patterson, H. D. and Thompson, R.** (1971). Recovery of inter-block information when block size are unequal. *Biometrika* **58**, 545-554.
- Ponganis, P. J., Van Dam, R. P., Knower, T. and Levenson, D. H.** (2001). Temperature regulation in emperor penguins foraging under sea ice. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology* **129**, 811-820.
- Ribak, G., Weihs, D. et Arad, Z.** (2004). How do cormorants counter buoyancy during submerged swimming? *Journal of Experimental Biology* **207**, 2101-2114.
- Rijke, A. M.** (1968). The water repellency and feather structure of cormorants, Phalacrocoracidae. *The Journal of Experimental Biology* **48**, 185-189.
- Schmid, D., Grémillet, D. and Culik, B. M.** (1995). Energetics of Underwater Swimming in the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Marine Biology* **123**, 875-881.
- Stephenson, R., Butler, P. J. and Woakes, A. J.** (1986). Diving behaviour and heart rate in tufted ducks (*Aythya fuligula*). *The Journal of Experimental Biology* **126**, 341-359.
- Van Tets, G. F.** (1976). Australasia and the origin of shags and cormorants, Phalacrocoracidae. *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra, Australia, 1974*, 121-124.
- Wang, L. C. H. and Wolowyk, M. W.** (1988). Torpor in mammals and birds. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 133-137.
- Wilson, R. P., Grant, W. S. and Duffy, D. C.** (1986). Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performances? *Ecology* **67**, 1091-1093.
- Wilson, R. P., Hustler, K., Ryan, P. G., Burger, A. E. and Noldeke, E. C.** (1992). Diving birds in cold water: do Archimedes and Boyle determine energetic costs. *American Naturalist* **140**, 179-200.

Wilson, R. P., Putz, K., Grémillet, D., Culik, B. M., Kierspel, M., Regel, J., Bost, C. A., Lage, J. and Cooper, J. (1995). Reliability of stomach temperature changes in determining feeding characteristics of seabirds. *Journal of Experimental Biology* **198**, 1115-1135.

Wilson, R. P. and Grémillet, D. (1996). Body temperatures of free-living African penguins (*Spheniscus demersus*) and bank cormorants (*Phalacrocorax neglectus*). *Journal of Experimental Biology* **199**, 2215-2223.

Wilson, R. P., Grémillet, D., Syder, J., Kierspel, M. A. M., Garthe, S., Weimerskirch, H., Schafer-Neth, C., Scolaro, J. A., Bost, C. A., Plotz, J. et al. (2002). Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series* **228**, 241-261.

Woakes, A. J., Butler, P. J. and Bevan, R. M. (1995). Implantable data logging system for heart rate and body temperature: its application to the estimation of field metabolic rates in Antarctic predators. *Medical & Biological Engineering & Computing* **33**, 145-151.

Table 1: Time budget of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland. Means are given +/- sd. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Bird		B1	B2	B3	B4	B5	Grand mean
ashore activities	mean duration (min)	195 +/- 195 (52)	137 +/- 175 (75)	143 +/- 189 (59)	153 +/- 119 (51)	129 +/- 163 (64)	151 +/- 26
	mean duration (min)	6.7 +/- 3.8 (76)	4.5 +/- 3.2 (108)	5.9 +/- 4.4 (76)	6.3 +/- 3.8 (74)	4.1 +/- 3.0 (90)	5.5 +/- 1.2
diving bouts	number of dives	14 +/- 10	12 +/- 7	13 +/- 9	11 +/- 8	11 +/- 7	12 +/- 1
	mean duration (min)	13.8 +/- 8.1 (32)	8.5 +/- 4.8 (51)	10.3 +/- 4.7 (39)	10.4 +/- 5.5 (36)	8.2 +/- 4.4 (44)	10.3 +/- 2.2
	time in the water (min)	20.1 +/- 11.7	19.0 +/- 8.9	22.3 +/- 15.9	22.1 +/- 11.6	19.2 +/- 12.5	20.5 +/- 1.6
foraging trips	mean duration (min)	62 +/- 68 (22)	126 +/- 124 (22)	73 +/- 59 (18)	122 +/- 96 (17)	83 +/- 66 (19)	93 +/- 29
	number of events.day ⁻¹	6.9 +/- 0.9	10.1 +/- 1.8	9.5 +/- 1.4	8.5 +/- 0.8	9.3 +/- 2.0	8.9 +/- 1.3
time.day ⁻¹	ashore activities (h)	21.9 +/- 0.2	21.9 +/- 0.5	21.7 +/- 0.4	21.7 +/- 0.6	22.0 +/- 0.6	21.9 +/- 0.2
	flying (min)	69 +/- 12	64 +/- 14	74 +/- 19	78 +/- 26	56 +/- 15	68 +/- 8
	diving bouts (min)	57.3 +/- 18.5	58.3 +/- 23.1	64.4 +/- 25.1	62.6 +/- 12.7	60.6 +/- 21.9	61.0 +/- 3.0
	foraging trips (h)	3.7 +/- 1.8 (7)	6.6 +/- 3.2 (7)	3.6 +/- 1.4 (6)	5.8 +/- 2.1 (6)	4.0 +/- 0.7 (6)	4.7 +/- 1.3

Table 2: Dive parameters and mean fH during different activities of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland. Means are given +/- sd. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

^apredicted values after fH (see text for details). ^brecorded values.

^cmeans significantly different than nighttime resting means (Mann-Whitney, $p < 0.05$).

^dmean fH is significantly different between activities (REML, log transformed, $F_{2,8} = 1853.58$, $p < 0.0001$).

^emeans significantly different than nighttime resting means (Mann-Whitney, $p < 0.05$).

Bird	mean dive parameters				min % of dives with true bradycardia	mean fH (beats.min ⁻¹) diving bout ^d	flying ^d	ashore activities ^d	daytime resting	nighttime resting
	duration (s)	depth (m)	fH (beats.min ⁻¹)							
B1	14 +/- 4 ^a	11.0 +/- 2.9 ^a	145 +/- 40	57	(479)	234 +/- 33 (32)	325 +/- 28 (75)	176 +/- 45 (52)	161 +/- 47 (150)	142 +/- 34 (150)
B2	25 +/- 10 ^b	6.0 +/- 3.6 ^b	108 +/- 47 ^c	33	(579)	227 +/- 23 (48)	298 +/- 46 (105)	136 +/- 30 (75)	104 +/- 16 ^c (150)	89 +/- 15 (150)
B3	22 +/- 7 ^a	6.8 +/- 2.7 ^a	121 +/- 36 ^c	24	(467)	218 +/- 24 (35)	293 +/- 31 (76)	132 +/- 24 (59)	103 +/- 10 (150)	106 +/- 16 (150)
B4	16 +/- 10 ^a	11.8 +/- 7.8 ^a	168 +/- 75 ^c	31	(422)	285 +/- 35 (34)	348 +/- 55 (73)	179 +/- 44 (51)	128 +/- 102 (150)	122 +/- 19 (150)
B5	18 +/- 6 ^a	8.9 +/- 2.2 ^a	134 +/- 22 ^c	3	(498)	217 +/- 21 (40)	309 +/- 35 (89)	136 +/- 30 (71)	102 +/- 17 ^c (150)	82 +/- 20 (150)
Grand mean	19 +/- 4	8.9 +/- 2.5	135 +/- 23	30 +/- 19		236 +/- 28	315 +/- 22	152 +/- 24	120 +/- 26	108 +/- 24

Table 3: Mean abdominal temperature during different activities of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland. Means are given +/- sd. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

^ameans are significantly different between activities for each bird (Mann-Whitney, $p < 0.05$) except between ashore activities and flight^b for B1.

^bflight periods immediately after a diving bout. ^cflight periods at other times.

^dmeans significantly different than nighttime resting means (Mann-Whitney, $p < 0.05$).

Bird	lowest temperature during diving bouts ^a	abdominal during	diving bout ^a	flight ^{a, b}	flight ^{a, c}	ashore activities ^a	mean daytime resting abdominal temperature	mean nighttime resting abdominal temperature
B1	33.6 +/- 2.1 (32)		37.5 +/- 1.6 (32)	36.6 +/- 2.2 (32)	38.0 +/- 0.8 (43)	38.1 +/- 0.6 (52)	38.4 +/- 0.5 (150)	38.5 +/- 0.5 (150)
B2	25.2 +/- 3.6 (48)		32.6 +/- 3.4 (48)	33.2 +/- 6.5 (43)	38.0 +/- 2.3 (62)	37.9 +/- 1.8 (75)	39.2 +/- 0.3 ^d (150)	38.7 +/- 0.4 (150)
B5	37.1 +/- 1.2 (40)		38.9 +/- 0.6 (40)	38.4 +/- 0.9 (35)	38.7 +/- 0.6 (54)	38.3 +/- 0.7 (71)	39.1 +/- 0.7 ^d (150)	38.2 +/- 0.4 (150)
Grand mean	32.0 +/- 6.1		36.3 +/- 3.3	36.0 +/- 2.7	38.2 +/- 0.4	38.1 +/- 0.2	38.9 +/- 0.4	38.5 +/- 0.3

Figure captions

Fig. 1: Example of dive patterns, heart rate levels and abdominal temperatures in a great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland during different activities. During the diving bout, dives follow each other in a 57 +/- 9s frequency. Before and after each dive a tachycardia occurs whereas during diving a bradycardia can be noticed. Flying is characterized by a sharp increase in heart rate at the beginning, values staying well above 200 beats.min⁻¹ during all the flight and a sharp decrease at the end. Heart rate is low during ashore activities. The abdominal temperature decreases during the entire dive bout. Reheating starts with the following flight and ends during ashore activities.

Fig. 2: Mean dive parameters of diving bouts (n= 48) of a great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland (scatterplots and standard major axis regressions, see text for details). Units are meters (depth), seconds (duration) and beats.min⁻¹ (heart rate): A) mean minimum heart rate (fH_{min}) versus mean dive depth (mean fH_{min} = 8.160 +/- 0.725 mean dive depth + 155.658). B) mean minimum heart rate (fH_{min}) versus log(mean dive duration) (mean fH_{min} = -74.352 +/- 5.790 log(mean dive duration) + 340.608).

Fig. 3: Diving bout data (n= 48) of a great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland (scatterplots and standard major axis regressions, see text for details). Units are seconds (duration): A) bout duration based on fH versus bout duration based on depth (bout duration (fH) = 0.8909 +/- 0.0563 bout duration (D) + 1.4327); B) log number of dive per bout based on fH versus log number of dive per bout based on depth (log(ndive fH) = 0.7647 +/- 0.0763 log(ndiveD) + 0.8683)

Fig. 4: Principal component analysis (factor loadings plot) of diving bouts parameters (n= 48) of a great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland. Most of temperature drop (ΔT) variability is explained by diving bout duration. The longer and the deeper are the dives, the higher is ΔT . Also the lower is heart rate during diving (fH_{min}), the higher is ΔT . Bradycardia and hypothermia might be physiological adjustments displayed during diving.

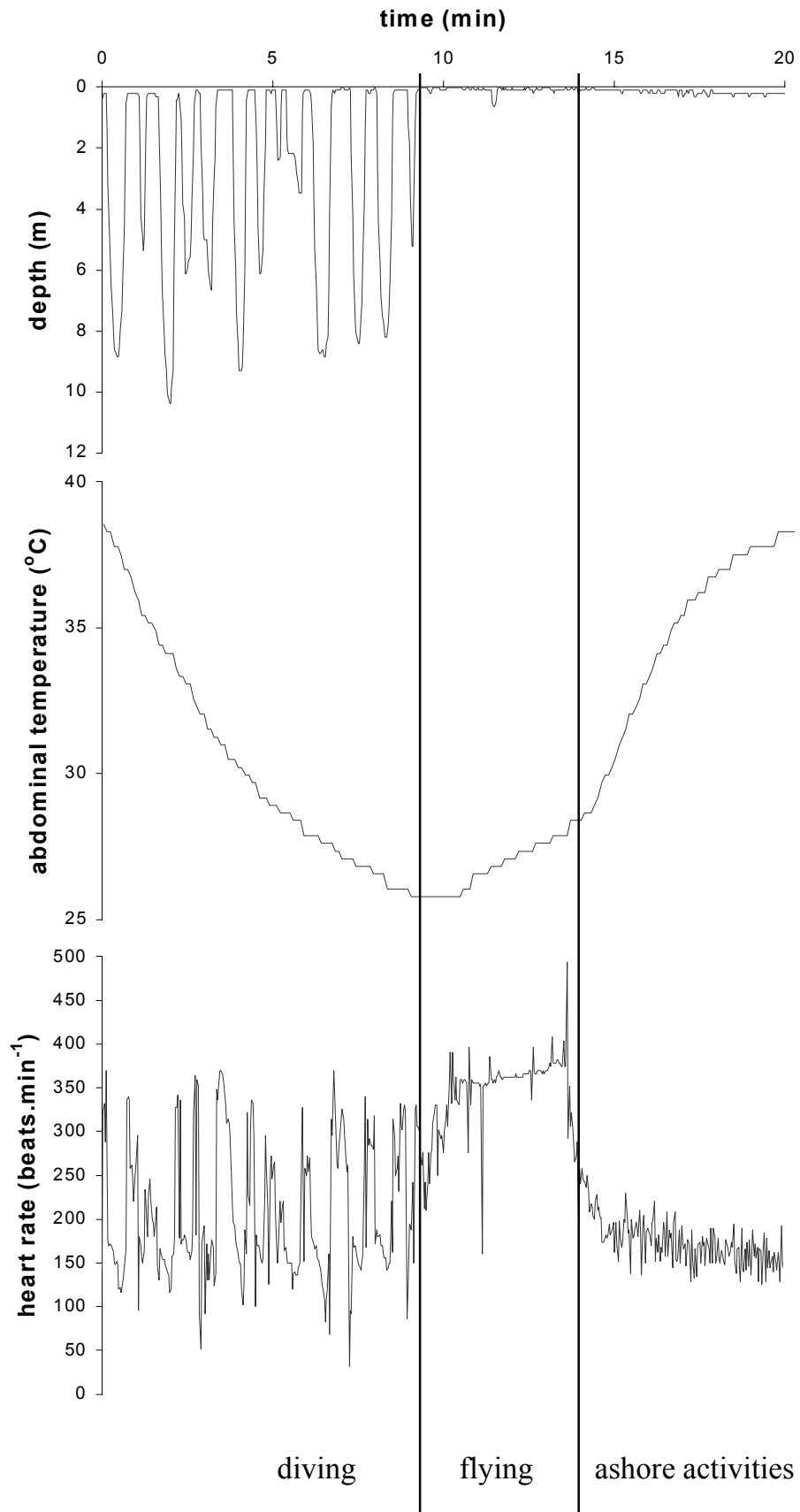


Fig.1

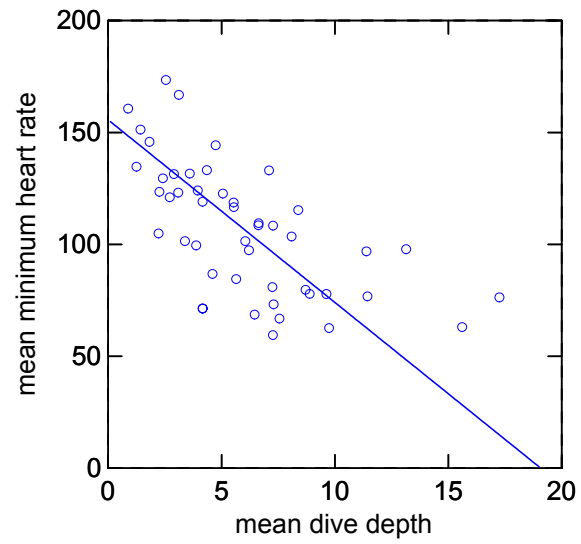


Fig.2A

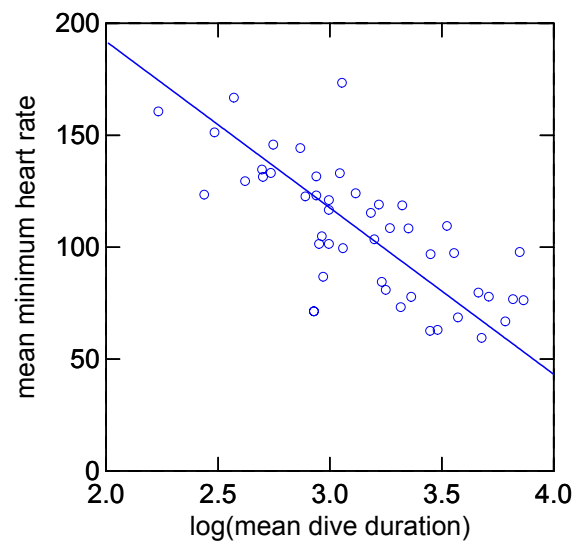


Fig.2B

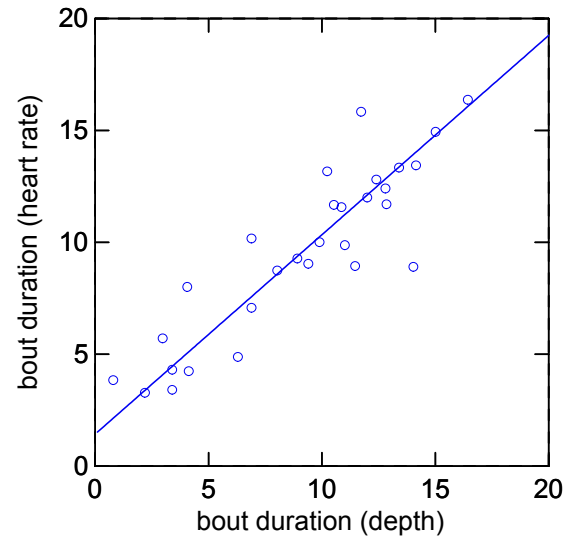


Fig.3A

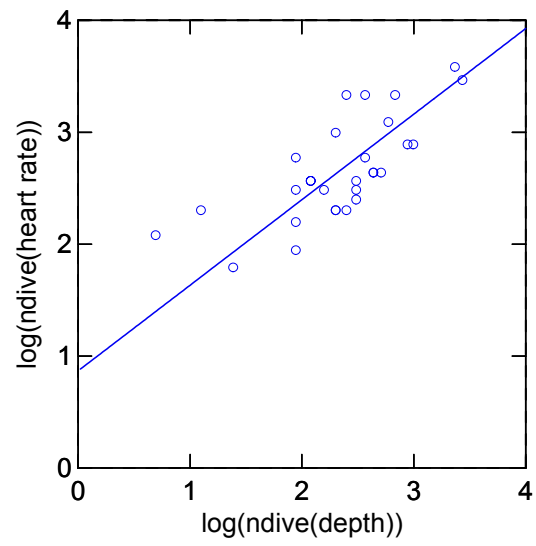


Fig.3B

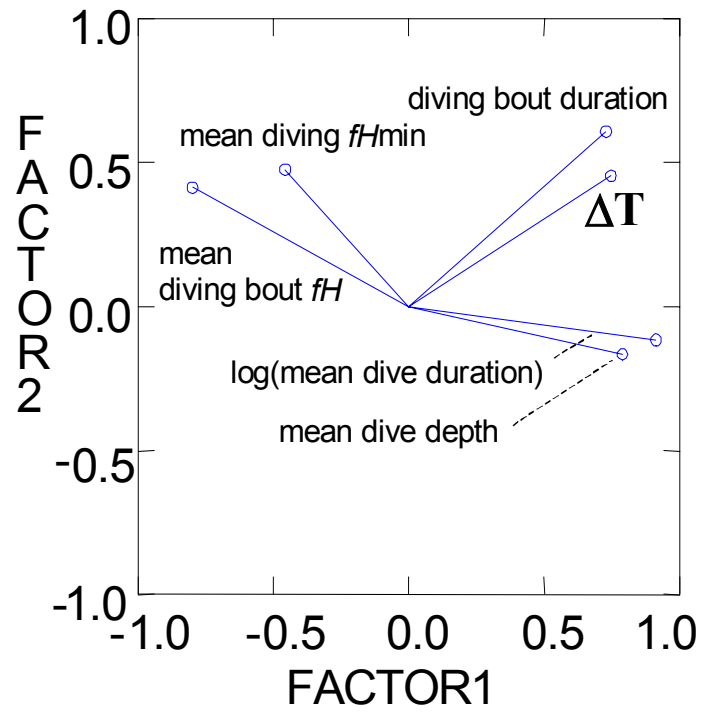


Fig.4

DISCUSSION GÉNÉRALE

Étude d'impact

La dernière hypothèse testée dans notre étude était que l'implantation de consigneurs de données n'induisait pas d'effets détectables sur le comportement de plongée, le succès reproducteur et le taux de survie apparent un an après les travaux chez les oiseaux expérimentaux. Toutefois les résultats de cette partie sont discutés en premier puisqu'ils influencent l'interprétation des résultats de la partie écophysiologie. Nous avons obtenu diverses informations sur trois groupes d'oiseaux distincts en utilisant des consigneurs de données implantables, des capteurs de température externes et des systèmes de pesée automatisée de nids. Nous avons également suivi deux groupes d'oiseaux témoins pour quantifier leur succès reproducteur et leur taux de survie apparent.

Aucune lésion n'a été observée chez les oiseaux lors du retrait des appareils implantables. Nous n'avons pas identifié d'anomalie lors de l'observation des oiseaux implantés présents sur leurs nids. Leurs plumages étaient en bon état et les sutures invisibles. Aucun oiseau n'a été vu grattant ou piquant cette zone et ils nettoyaient leur plumage normalement. Aucun écoulement, aucune posture ni aucune attitude inhabituelle n'a été notée. Les déplacements, en particulier l'envol et l'atterrissage, ainsi que la couvaison ne semblaient aucunement entravés. L'attention a été portée au fait que ces oiseaux nourrissaient leurs poussins, signe d'une pêche fructueuse et condition nécessaire au succès reproducteur. L'aspect et le volume des fientes étaient normaux, témoignant ainsi de l'absence de dysfonction digestive.

Contrairement à ce qui aurait pu être supposé, la durée des voyages alimentaires a été bien plus longue chez les oiseaux suivis par les balances que chez les oiseaux implantés. Le seul dérangement lié à l'utilisation des systèmes de pesée automatisée des nids était dû au déplacement dans la colonie du biologiste qui posait la balance sous le nid puis la retirait à la fin de l'expérimentation. Ces oiseaux n'étaient ni capturés, ni marqués et ne portaient pas d'appareil. On peut donc supposer que les oiseaux suivis par les balances électroniques étaient aussi efficaces au cours de leurs voyages alimentaires que des oiseaux qui n'avaient jamais été dérangés. Cependant, nous avons observé un comportement typique chez les cormorans et pas uniquement chez ceux dont le nid était équipé d'une balance. Ils descendaient souvent du nid bien avant de décoller pour leur voyage alimentaire. De même, de retour de leurs voyages ils se posaient souvent à côté du nid bien avant d'y monter. Nous n'avons pas de données relatives au temps passé par les oiseaux à proximité de leur nid. Nous ne pouvons donc pas corriger les données obtenues par les balances. Grémillet et al. (1996) ont observé chez des grands cormorans d'Europe les mêmes comportements et ont trouvé une durée des voyages alimentaires significativement différente lorsque mesurée par radio-tracking ou par système de pesée automatisée. Dans ces circonstances nous pensons que les consigneurs de données sont un meilleur moyen d'enregistrer la durée des voyages alimentaires. D'autre part, la comparaison de la durée des voyages alimentaires effectués par les oiseaux équipés soit de consigneurs de données implantables soit de balances électroniques ne permet pas de mettre en évidence d'effet néfaste de l'un des deux appareils.

Les oiseaux implantés ont réalisé un plus grand nombre de plongées et de séries de plongées que les oiseaux équipés de capteurs externes. Leur fréquence de plongée

(rapport de la durée de la série de plongées sur le nombre de plongées) était également supérieure. Chez les oiseaux équipés de capteurs externes la phase de repos post-plongée a certainement augmenté par rapport à une durée de plongée donnée. C'est généralement le cas lorsque la fréquence de plongée diminue (Butler et Jones, 1997). Ceci traduit une plus grande fatigabilité. Leur efficacité de plongée aurait donc été moindre.

Un appareil fixé en externe réduit les performances de prospection alimentaire (Wilson et al., 1986). Ainsi dans la sous-espèce de grand cormoran *sinensis* le coût énergétique de la nage augmente (Schmid et al., 1995). La forme et la position de l'appareil influencent cette augmentation de coût selon la façon dont l'hydrodynamisme est modifié (Bannasch et al., 1994). Le capteur de température externe était fixé sous trois rectrices afin de réduire au maximum le frein hydrodynamique occasionné. Cependant, les travaux de Ribak et al. (2004) montrent que la queue des cormorans pourrait exercer une force contre la poussée d'Archimède lors de la nage en immersion. Les capteurs fixés sous la queue ont donc pu d'avantage affecter l'efficacité de plongée que nous le présumions.

D'autre part comme nous n'avons obtenu un tracé de profondeur des plongées que chez un seul cormoran, le début et la fin des plongées ont été identifiés chez les oiseaux implantés par la bradycardie et la tachycardie qui y sont respectivement associées sur le tracé de fréquence cardiaque. Enstipp et al. (2001) ont enregistré chez des cormorans à aigrettes leurs électrocardiogrammes au cours de plongée en captivité. Chaque onde QRS était clairement identifiable sur leurs tracés. Le comportement de plongée des oiseaux était également filmé. Les bradycardies et les tachycardies étaient liées aux débuts et fins de plongée et l'allongement, ou la réduction, de l'intervalle de

temps entre deux ondes QRS étaient immédiats et clairement identifiables (Enstipp, comm.pers.). Dans le cas de notre étude, les consigneurs de données identifiaient les ondes électriques liées à l'activité cardiaque et comptaient le nombre de pulsations dans un intervalle de 2 secondes. La fréquence était donc calculée et enregistrée toutes les 2 secondes. Le déclenchement de la bradycardie et de la tachycardie ne correspond probablement pas exactement à l'immersion et à l'émersion. Il apparaît d'autre part peu probable que l'enregistrement des données correspondait exactement aux moments de l'immersion et de l'émersion. Si il était possible d'identifier chacune des plongées, par contre en identifier la fin et le début par la fréquence cardiaque nous semblait hasardeux.

Les capteurs de température externe ont permis d'identifier les déplacements verticaux des cormorans dans la colonne d'eau dont la température était très stratifiée. L'inertie thermique de ces appareils est réduite mais elle n'est pas nulle. D'autre part la fréquence d'acquisition de ces appareils était de 8 s. Chacune des plongées pouvait donc être identifiée mais en déterminer le début et la fin était impossible.

Pour ces deux appareils nous nous sommes donc contentés de déterminer la durée des séries de plongée. La moyenne générale de cette durée était chez les oiseaux implantés de 615 ± 135 s et chez les oiseaux équipés de capteurs de température externe 825 ± 209 s. Les fréquences d'acquisition de ces appareils étant respectivement 2 et 8 s, le risque d'erreur est faible.

Pour en comparer les résultats nous aurions pu équiper des oiseaux de consigneurs de données implantables et de capteurs de température externes mais l'impact potentiel d'un tel protocole nous a semblé trop grand.

Nous n'avons pas mis en évidence de différence dans le succès reproducteur et le taux de survie apparent un an après les travaux entre les oiseaux implantés et les groupes témoins.

Les grands cormorans connaissent des conditions difficiles au Groenland (Grémillet et al., 2001). Si la chirurgie ou le port de l'appareil avaient significativement réduit leur état de santé, ils n'auraient probablement eu ni un bon succès reproducteur ni un bon taux de survie. La technique d'implantation que nous avons utilisée n'a donc pas induit un effet visible sur le comportement de prospection alimentaire, la reproduction ou la survie apparente des oiseaux expérimentaux. En 2003, nous avons implanté 10 appareils pour une période de un an. Tous ces appareils ont été récupérés et les oiseaux étaient en reproduction. Dix autres appareils ont été implantés par un autre vétérinaire pour l'année 2003/ 2004. Six oiseaux ont été revus en reproduction un an plus tard ; les appareils ont donc été récupérés.

Les consigneurs de données implantables développés par Tony Woakes et al. (1995) ont déjà été utilisés sans effet néfaste notable (Bevan et al., 1995; Bevan et al., 2002; Guillemette et al., 2002; Green et al., 2004). La présente étude est toutefois la première à tenter de mettre en évidence l'absence d'effets négatifs potentiels à la fois sur le comportement, la reproduction et la survie à long terme. Cependant, il est important de noter que cette absence d'effet néfaste notable a été obtenue dans des conditions spécifiques qui concernent autant la technique employée, le vétérinaire mais aussi les conditions physiologiques des animaux et les conditions environnementales rencontrées. Nous ne concluons donc pas que les méthodes d'implantation peuvent être utilisées à la légère puisque l'implantation dans des conditions différentes pourrait conduire à des résultats différents. La réussite des études impliquant l'implantation

d'appareils exige à la fois des connaissances vétérinaires et des connaissances sur la biologie de l'espèce étudiée afin d'adapter au mieux les protocoles. Ces compétences peuvent être partagées dans une équipe si ses membres travaillent en étroite collaboration.

Écophysiologie

Nous avons utilisé les données obtenues par cinq consigneurs de données implantables pour l'étude de grands cormorans du Groenland. Cette étude avait pour objectif de tester des hypothèses relatives à des adaptations comportementales et physiologiques à la limite Nord de distribution de l'espèce.

Fréquence cardiaque et activité

Nous avons associé des niveaux de fH à différentes activités afin de répondre à différentes hypothèses. Nous avons tout d'abord comparé nos résultats à des valeurs de fH trouvées dans la littérature pour vérifier le bien fondé de notre approche.

Nous avons enregistré une moyenne générale de 152 +/- 21 battements par minute (bpm) au cours des activités à terre, 119 +/- 26 bpm et 108 +/- 24 bpm pendant les repos de jour et de nuit, respectivement. Enstipp et al. (2001) ont enregistré chez le cormoran à aigrettes, *Phalacrocorax auritus*, une fH de repos de 138 +/- 18 bpm tandis que Storch et al. (1999) ont enregistré chez le grand cormoran de Normandie une fH de repos de 155 bpm (médiane) le jour et de 115 bpm (médiane) la nuit chez des individus captifs et [110 – 140] bpm (médiane) chez des individus en liberté.

La fH théorique des oiseaux expérimentaux au cours du vol calculée d'après leurs masses corporelles et l'équation $fH = 480 Mb^{-0.19} \pm 0.02$ (Bishop et Butler, 1995) était légèrement supérieure à la valeur enregistrée (378 ± 3 vs 314 ± 22 bpm).

La fH enregistrée au cours des séries de plongées était de 236 ± 25 bpm tandis que chez le cormoran de Géorgie du Sud elle était de 217 ± 10 bpm (Bevan et al., 1997).

Les valeurs de fH que nous avons identifiées comme relatives à certaines activités correspondent à des valeurs trouvées dans la littérature. De plus, ces valeurs de fH sont significativement différentes. Il est donc possible d'identifier des activités à partir des tracés de fH et de calculer des budgets de temps.

Butler et al. (2004) recommandent pour établir la corrélation entre $\dot{V}O_2$ et fH de réaliser des calibrations dans des conditions qui reproduisent le plus fidèlement possible celles que l'animal rencontre dans son milieu. Et ce d'autant plus pour les conditions où le métabolisme sera maximal. Ils recommandent également de mener des calibrations pour l'ensemble des valeurs de fH enregistrées chez les animaux libres. Alors qu'il est possible de calculer la $\dot{V}O_2$ moyenne sur un cycle de plongées et les phases de récupération qui y sont associées, il est impossible de mesurer la quantité d' O_2 consommé durant la plongée elle-même (Butler, 2000). Comme nous n'avons pas réalisé ces calibrations, nous n'avons pas calculé de taux métabolique à partir des données de fH . Ceci n'influence cependant ni les calcul de budget de temps ni l'étude des régulations cardiaques au cours de la plongée.

Budget de temps

Nous avons confirmé dans notre étude, réalisée en 2001, que les grands cormorans du Groenland passent moins de temps dans l'eau que ceux de Normandie, comme cela a été montré en 1998 (Grémillet et al., sous presse a).

Toutefois en 2001 les cormorans du Groenland ont passé d'avantage de temps dans l'eau qu'en 1998 et d'avantage de temps en vol, même plus qu'en Normandie. En 1998, 171 couples reproducteurs ont été dénombrés avec une moyenne de 2,6 +/- 0,9 poussins par nid (n= 171). En 2001 ce sont 298 couples qui ont été dénombrés avec 2,5 +/- 1,1 poussins par nid (n= 70). Cette croissance de la colonie a probablement imposé aux cormorans de chercher leurs proies plus loin en raison d'une déplétion des stocks à proximité de la colonie (Ashmole, 1963; Birt et al., 1987). Nous suggérons que les oiseaux doivent maintenant voler plus loin pour atteindre leurs proies.

Profondeur et durée des plongées

En regroupant les données obtenues d'après la pression chez un cormoran et d'après la *fH* chez les 4 autres, nous avons calculé que les moyennes générales de la profondeur et de la durées des plongées réalisées étaient de 8,9 +/- 2,5 m et 19 +/- 4 s. Ces valeurs sont relativement proches de celles enregistrées par des capteurs de pression fixés sur le dos de 6 oiseaux de la même population en 2002 (9,8 +/- 1,5 m et 29 +/- 4 s) (Kato et al., données non publiées). Grémillet et al. (sous presse a) ont mesuré chez des grands cormorans de Normandie par télémétrie (VHF), une durée moyenne de plongées de 28 +/- 21 s et ils en ont déduit une profondeur moyenne de 5,8 +/- 2,7 m.

Les dysfonctions survenues sur les consigneurs de données implantables ne nous ont pas permis de tester l'hypothèse selon laquelle les grands cormorans réalisent des plongées moins profondes au Groenland qu'en Normandie. Cependant les différents résultats cités semblent l'infirmier.

Fréquence cardiaque au cours de la plongée

La fH moyenne plus élevée lors de l'ensemble du cycle de plongée que lors d'activités à terre, suggère un coût énergétique plus élevé de la plongée (Butler, 1993). Selon Bevan et al. (1997) la fH sur l'ensemble du cycle de plongée reflète effectivement le coût énergétique. Cependant une réduction du métabolisme au cours de la plongée elle-même est possible. Une bradycardie (réduction de la fréquence cardiaque) est une régulation associée à cette baisse du taux métabolique. La réduction du métabolisme peut induire une dette, comme l'accumulation d'acide lactique, qui est compensée lors du repos en surface. Cette compensation se traduit cette fois par une tachycardie (augmentation de la fréquence cardiaque). Ces phénomènes expliquent pourquoi la fH présente de telles variations au cours des séries de plongée. Or nous avons enregistré qu'au cours de 30 +/- 19 % (n= 2445) des plongées, la fH atteint des valeurs inférieures à celles enregistrées au cours du repos nocturne. La fH enregistrée au cours du repos nocturne est considérée ici comme la plus représentative du métabolisme basal puisque ce dernier est particulièrement difficile, sinon impossible, à mesurer en milieu naturel en raison des différentes conditions à respecter (neutralité thermique, absence de processus digestif,...). Donc pendant ces plongées la fH a diminué jusqu'à de « véritables » bradycardies (Butler, 1988). Chez un cormoran cette bradycardie était

corrélée négativement à la profondeur et à la durée des plongées. La bradycardie observée est vraisemblablement liée à une réduction du métabolisme dans les tissus moins perfusés, sans que cela induise nécessairement une production d'acide lactique (Butler, 1988). De plus, les plongées effectuées en milieu naturel se font très généralement en métabolisme aérobie (Butler et Jones, 1997). Nos résultats montrent donc une bradycardie chez les grands cormorans du Groenland au cours de la plongée.

Hypothermie

Nous avons enregistré une chute de la température abdominale au cours des séries de plongée, ce qui suggère l'existence d'un phénomène d'hypothermie chez le grand cormoran du Groenland. Les températures abdominales basses enregistrées au cours du repos nocturne pourraient également suggérer un phénomène de torpeur (Wang et Wolowyk, 1988).

Nous avons mesuré de grandes variabilités intra et interindividuelles dans les chutes de température. En raison des techniques chirurgicales, le consignateur de données se retrouve en regard d'une zone moins isolée de la paroi abdominale et relativement proche de l'estomac. L'appareil peut donc avoir été refroidi davantage, et différemment d'un oiseau à l'autre, par ces deux voies. Cependant comme le capteur de température est interne à l'appareil, que cet appareil a selon Bevan et al. (1997) une inertie thermique de l'ordre de 3 min, qu'il était implanté profondément dans la cavité abdominale et qu'aucune modification n'a été observée dans le comportement et l'état de santé des oiseaux, nous pensons qu'il y a bien un refroidissement de cette cavité abdominale.

La température abdominale moyenne était corrélée aux paramètres des séries de plongée chez deux cormorans et aux profondeurs et durées de plongée chez un de ces deux oiseaux. L'hypothermie pourrait donc bien être une régulation physiologique associée à la plongée.

La réduction de la perfusion sanguine facilite le refroidissement des tissus (Butler, 1988). L'hypothermie peut donc être une régulation physiologique associée à la bradycardie. Les grands cormorans du Groenland ne présentent pas d'augmentation de l'isolation thermique (Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., sous presse b) et la compression du plumage ne semble pas limiter la profondeur des plongées. Or la réduction du gradient de température entre l'oiseau et le milieu réduit la perte de chaleur globale (Butler et Jones, 1997) ce qui constitue déjà une économie (Butler et al., 2000).

Un comportement classique des grands cormorans est de se tenir debout, les ailes écartées et dos au soleil. Ce comportement s'observe au Groenland chez les cormorans, surtout suite à une série de plongées. Inversement lors de conditions météorologiques défavorables ce comportement s'observe difficilement et l'activité en mer des oiseaux est réduite (Kuntz et al., données non publiées). Il est donc probable que le réchauffement des oiseaux après une série de plongée soit passif.

Nos résultats confirment l'existence de régulations comportementales chez les grands cormorans du Groenland. Il s'agit d'une réduction du temps consacré par jour à la prospection alimentaire et en particulier le temps passé dans l'eau.

Notre étude est le premier report de valeurs de fréquence cardiaque chez des grands cormorans au cours de l'ensemble de leurs activités en période de reproduction. Nos résultats montrent la mise en place d'une bradycardie au cours de la plongée et

suggèrent l'existence d'un phénomène d'hypothermie. Ces deux régulations physiologiques pourraient augmenter l'efficacité de recherche alimentaire.

Des études complémentaires sont nécessaires pour comprendre les mécanismes de ces régulations et déterminer leurs implications énergétiques. Ces études devraient idéalement permettre de comparer des grands cormorans du Groenland à ceux d'une autre localité plus clémente.

BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA DISCUSSION GÉNÉRALES

Ancel, A., Horning, M. et Kooyman, G. L. (1997). Prey ingestion revealed by oesophagus and stomach temperature recordings in cormorants. *The Journal of Experimental Biology* **200**, 149-154.

Ashmole, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* **103b**, 458-473.

Bannasch, R., Wilson, R. P. et Culik, B. (1994). Hydrodynamic Aspects of Design and Attachment of a Back-Mounted Device in Penguins. *Journal of Experimental Biology* **194**, 83-96.

Bevan, R. M., Woakes, A. J. et Butler, P. J. (1994). The use of heart rate to estimate oxygen consumption of free-ranging black-browed albatrosses *Diomedea melanophrys*. *The Journal of Experimental Biology* **193**, 119-137.

Bevan, R. M., Butler, P. J., Woakes, A. J. et Prince, P. A. (1995). The energy expenditure of free-ranging black-browed albatrosses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **350**, 119-131.

Bevan, R. M., Boyd, I. L., Butler, P. J., Reid, K., Woakes, A. J. et Croxall, J. P. (1997). Heart rates and abdominal temperatures of free-ranging South Georgian shags, *Phalacrocorax georgianus*. *The Journal of Experimental Biology* **200**, 661-675.

Bevan, R. M., Butler, P. J., Woakes, A. J. et Boyd, I. L. (2002). The energetics of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*, during the breeding season. *Functional ecology* **16**, 175-190.

- Birt, V. L., Birt, T. P., Goulet, D., Cairns, D. K. et Montevecchi, W. A.** (1987). Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology - Progress series* **40**, 205-208.
- Bishop, C. M. et Butler, P. J.** (1995). Physiological modelling of oxygen consumption in birds during flight. *The Journal of Experimental Biology* **198**, 2153-2163.
- Butler, P. J.** (1988). The exercise response and the "classical" diving response during natural submersion in birds and mammals. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 29-39.
- Butler, P. J.** (1993). To what extent can heart rate be used as an indicator of metabolic rate in free-living marine mammals. *Symposium of the Zoological Society of London* **66**, 317-332.
- Butler, P. J. et Jones, D. R.** (1997). Physiology of diving of birds and mammals. *Physiological reviews* **77**, 837-899.
- Butler, P. J.** (2000). Energetic costs of surface swimming and diving of birds. *Physiological and Biochemical Zoology* **73**, 699-705.
- Butler, P. J., Woakes, A. J., Bevan, R. M. et Stephenson, R.** (2000). Heart rate and rate of oxygen consumption during flight of the barnacle goose, *Branta leucopsis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **126**, 379-385.
- Butler, P. J., Green, J. A., Boyd, I. L. et Speakman, J. R.** (2004). Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional ecology* **18**, 168-183.

Culik, B. M., Putz, K., Wilson, R. P., Bost, C. A., Le Maho, Y. et Verselin, J.-L. (1996). Core temperature variability in diving king penguins (*Aptenodytes patagonicus*): A preliminary analysis. *Polar Biology* **16**, 371-378.

De Leeuw, J. J., Butler, P. J., Woakes, A. J. et Zegwaard, F. (1998). Body cooling and its energetic implications for feeding and diving of tufted ducks. *Physiological Zoology* **71**, 720-730.

Enstipp, M. R., Andrews, R. D. et Jones, D. R. (2001). The effects of depth on the cardiac and behavioural responses of double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) during voluntary diving. *Journal of Experimental Biology* **204**, 4081-4092.

Froget, G., Butler, P. J., Handrich, Y. et Woakes, A. J. (2001). Heart rate as an indicator of oxygen consumption: Influence of body condition in the king penguin. *Journal of Experimental Biology* **204**, 2133-2144.

Green, J. A., Butler, P. J., Woakes, A. J., Boyd, I. L. et Holder, R. L. (2001). Heart rate and rate of oxygen consumption of exercising macaroni penguins. *Journal of Experimental Biology* **204**, 673-684.

Green, J. A., Butler, R. J., Woakes, A. J. et Boyd, I. L. (2003). Energetics of diving in macaroni penguins. *Journal of Experimental Biology* **206**, 43-57.

Green, J. A., Tanton, J. L., Woakes, A. J., Boyd, I. L. et Butler, P. J. (2004). Effects of long-term implanted data loggers on macaroni penguins. *Journal of Avian Biology* **35**, 370-376.

Grémillet, D., Dey, R., Wanless, S., Harris, M.P. et Regel, J. (1996). Determining food intake by Great Cormorants and European Shags with electronic balances. *Journal of Field Ornithology* **67**, 637-648

Grémillet, D., Tuschy, I. et Kierspel, M. (1998). Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* **12**, 386-394.

Grémillet, D. et Wilson, R. P. (1999). A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the great cormorant. *Behavioral Ecology* **10**, 516-524.

Grémillet, D., Wanless, S., Carss, D. N., Linton, D., Harris, M. P., Speakman, J. R. et Le Maho, Y. (2001). Foraging energetics of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters* **4**, 180-184.

Grémillet, D., Wright, G., Lauder, A., Carss, D. N. et Wanless, S. (2003). Modelling the daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* **40**, 266-277.

Grémillet, D., Kuntz, G., Delbart, F., Mellet, M., Kato, A., Robin, J.-P., Chaillon, P.-E., Lorentsen, S.-H., Gendner, J.-P. et Le Maho, Y. (2004). Linking the foraging performance of a marine predator with local prey abundance. *Functional ecology*. **18**, 793-801

Grémillet, D., Wanless, S., Boertmann, D. M. et Wilson, R. P. (sous presse a). The relative importance of physiological and behavioural adaptations in diving endotherms: a case study with Arctic cormorants. *Proceedings of the 23th International Ornithological Congress*.

Grémillet, D., Chauvin, C., Wilson, R. P., Le Maho, Y. et Wanless, S. (sous presse b). Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants. *Journal of Avian Biology*.

Guillemette, M., Woakes, A. J., Flagstad, A. et Butler, P. J. (2002). Effects of data-loggers implanted for a full year in female Common Eiders. *Condor* **104**, 448-452.

- Handrich, Y., Bevan, R. M., Charrassin, J. B., Butler, P. J., Putz, K., Woakes, A. J., Lage, J. et Le Maho, Y.** (1997). Hypothermia in foraging king penguins. *Nature* **388**, 64-67.
- Hatch, S. A., Meyers, P. M., Mulcahy, D. M. et Douglas, D. C.** (2000). Performance of implantable satellite transmitters in diving seabirds. *Waterbirds* **23**, 84-94.
- Heinrich, B.** (1977). Why some animals evolved to regulate a high body temperature? *The American Naturalist* **111**, 623-639.
- Johnsgard, P. A.** (1993). Cormorants, darters and pelicans of the world. *Smithsonian Institution Press Washington, DC, U.S.A.*
- Kato, A., Naito, Y., Watanuki, Y. et Shaughnessy, P. D.** (1996). Diving pattern and stomach temperatures of foraging king cormorants at subantarctic Macquarie Island. *Condor* **98**, 844-848.
- Kooyman, G. L.** (1989). Diverse divers. *Springer Verlag Berlin, Germany.*
- Kuntz, G.** (2000). Mise au point de techniques d'implantation de systèmes d'acquisition de données chez le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*). *Thèse de Doctorat Vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes, France.*
- Meyers, P. M., Hatch, S. A. et Mulcahy, D. M.** (1998). Effect of implanted satellite transmitters on the nesting behavior of murre. *Condor* **100**, 172-174.
- Owen, R. B. J.** (1969). Heart rate, a measure of metabolism in blue-winged teal. *Comparative Biochemistry and Physiology* **31A**, 431-436.
- Ponganis, P. J., Van Dam, R. P., Knowler, T. et Levenson, D. H.** (2001). Temperature regulation in emperor penguins foraging under sea ice. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology* **129**, 811-820.

- Ribak, G., Weihs, D. et Arad, Z.** (2004). How do cormorants counter buoyancy during submerged swimming? *Journal of Experimental Biology* **207**, 2101-2114.
- Rijke, A. M.** (1968). The water repellency and feather structure of cormorants, Phalacrocoracidae. *The Journal of Experimental Biology* **48**, 185-189.
- Schmid, D., Grémillet, D. et Culik, B. M.** (1995). Energetics of Underwater Swimming in the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Marine Biology* **123**, 875-881.
- Storch, S., Grémillet, D. et Culik, B. M.** (1999). The telltale heart: A non-invasive method to determine the energy expenditure of incubating great cormorants *Phalacrocorax carbo carbo*. *Ardea* **87**, 207-215.
- Van Tets, G. F.** (1976). Australasia and the origin of shags and cormorants, Phalacrocoracidae. *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra, Australia, 1974*, 121-124.
- Wang, L. C. H. et Wolowyk, M. W.** (1988). Torpor in mammals and birds. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 133-137.
- Weimerskirch, H., Shaffer, S. A., Mabile, G., Martin, J., Boutard, O. et Rouanet, J. L.** (2002). Heart rate and energy expenditure of incubating wandering albatrosses: basal levels, natural variation, and the effects of human disturbance. *Journal of Experimental Biology* **205**, 475-483.
- Wilson, R. P., Grant, W. S. et Duffy, D. C.** (1986). Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performances? *Ecology* **67**, 1091-1093.

Wilson, R. P., Hustler, K., Ryan, P. G., Burger, A. E. et Noldeke, E. C.

(1992). Diving birds in cold water: do Archimedes and Boyle determine energetic costs.

American Naturalist **140**, 179-200.

Wilson, R. P. et Grémillet, D. (1996). Body temperatures of free-living African

penguins (*Spheniscus demersus*) and bank cormorants (*Phalacrocorax neglectus*).

Journal of Experimental Biology **199**, 2215-2223.

Wilson, R. P., Grémillet, D., Syder, J., Kierspel, M. A. M., Garthe, S.,

Weimerskirch, H., Schafer-Neth, C., Sclaro, J. A., Bost, C. A., Plotz, J. et al.

(2002). Remote-sensing systems and seabirds: their use, abuse and potential for

measuring marine environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series* **228**, 241-

261.