

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

RAPPORT 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

Septembre 2004

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

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.

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 les travaux en mer. Sur le terrain, j'étais responsable des consigneurs 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

La profondeur des plongées, la fréquence cardiaque et la température abdominale ont été enregistrées chez des grands cormorans du Groenland afin de mettre en évidence l'existence de régulations physiologiques permettant à ces oiseaux de faire face aux conditions arctiques. Les profondeurs et durées de plongée étaient supérieures à des valeurs publiées précédemment (19 +/- 4 s et 8,9 +/- 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, 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.

Nous avons utilisé pour cette étude des consigneurs de données implantables. Les oiseaux implantés (n= 5) 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	I
AVANT-PROPOS	II
Financement.....	ii
Contributions des auteurs.....	ii
RÉSUMÉ	V
TABLE DES MATIÈRES.....	VII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Écophysiologie	1
Oiseaux plongeurs	1
Le Grand cormoran	1
Profondeur et durée de plongée.....	3
Fréquence cardiaque	4
Hypothermie.....	5
Étude d'impact.....	7
ARTICLE EN PREPARATION POUR LE PÉRIODIQUE <i>THE JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY: PHYSIOLOGICAL ADJUSTMENTS OF GREAT CORMORANTS, PHALACROCORAX CARBO, DIVING IN GREENLANDIC WATERS</i>	9
Summary	10
Introduction.....	11
Methods.....	13
Ecophysiology	14
Impact study.....	18
Results	20

Ecophysiology	20
Impact study	23
Discussion	24
Impact study	24
Ecophysiology	26
Acknowledgements	29
References	30
Tables.....	37
Figure captions	43
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	49
Étude d'impact.....	49
Écophysiologie	52
Fréquence cardiaque et activité	53
Budget de temps	54
Profondeur et durée des plongées	55
Fréquence cardiaque au cours de la plongée	55
Hypothermie.....	56
BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA DISCUSSION GÉNÉRALES	
.....	59

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 augmente les 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 le 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 c) 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 c). En d'autres termes, le Grand cormoran du Groenland ne présente pas d'adaptations morphologiques à l'eau froide. La plongée est donc l'activité la plus coûteuse en énergie pour cet oiseau (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) qui est basé sur différentes données de terrain et issues de la littérature, en particulier la température de l'eau et les profondeurs de plongée, permet de calculer la dépense énergétique des grands cormorans d'Europe. Si on l'applique aux grands cormorans du Groenland, on s'aperçoit que la dépense énergétique réelle au cours de la plongée est supérieure de 40 % à la valeur calculée.

Malgré le coût élevé de la plongée au Groenland, la prise alimentaire quotidienne d'individus reproducteurs de ces deux régions est similaire et ce, sans mobilisation des réserves adipeuses et avec un succès reproducteur légèrement

meilleur au Groenland. Au Groenland, le Grand cormoran passe 70% de temps en moins dans l'eau, les plongées sont plus courtes et les périodes de repos entre les séries de plongées sont plus longues (Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., sous presse a). 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 150% (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 de plongée

Comme mentionné précédemment, plus un oiseau plonge profond, plus les pertes caloriques sont importantes (Wilson et al., 1992). Cependant, puisque le volume d'air pris 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 :

$$1) \dot{V}O_2 = fH \times Vs \times (CaO_2 - C\bar{V}O_2)$$

Le symbole Vs est le volume d'éjection systolique, CaO_2 et $C\bar{V}O_2$ sont les concentrations d'oxygène dans le sang artériel et le sang veineux mêlé,

respectivement. Si $V_S \times (C_{aO_2} - C\bar{V}O_2)$ demeure constant ou varie 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.

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 à 10°C pendant 30 minutes (Grémillet et al., 2001).

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 particulièrement d'adaptation physiologique 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 potentiel, la question d'ordre éthique sur les abus de cette pratique a été posée (Wilson et al., 2002). Un autre type d'appareils se développe également. Il s'agit d'appareils qui peuvent être implantés pour enregistrer des paramètres physiologiques ou pour répondre à des contraintes techniques. 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). On doit s'interroger si cela est dû à la nécessité de condenser les articles scientifiques ou en raison d'un souci de protéger jalousement son savoir-

faire. 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 au maximum, premièrement pour des raisons éthiques, deuxièmement pour s'assurer de la validité des paramètres mesurés. Comment 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 des indices de santé des animaux. Nos prédictions étaient que les techniques utilisées n'induiraient pas de modification du comportement de plongée, du succès reproducteur ou du taux de survie apparent un an après les travaux.

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

**G. KUNTZ^{1,2*}; D. GREMILLET¹; 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 Ecosystèmes Nordiques et Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des ursulines, Rimouski G5L 3A1, Québec, Canada and ³School of Biosciences, 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 Ecosystèmes Nordiques
et Centre d'Études Nordiques
Université du Québec A Rimouski
300 allée des Ursulines
Rimouski G5L 3A1
QC Canada

gregoirekuntz@hotmail.com

Summary

Diving depth, heart rate and abdominal temperature were recorded in great cormorants from Greenland to assess their potential for physiological adjustments to arctic conditions. The recorded dive duration (19 +/- 4 s) and depth (8.9 +/- 2.5 m) were higher to those previously published. During the entire dive bout, heart rate was higher than during ashore activities (236 +/- 25 vs 152 +/- 24 beats.min⁻¹). However, during 30 +/- 19 % of dives 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.

We used for this study implantable data-loggers. Implanted birds (n= 5) made shorter foraging trips than birds monitored using automatic nest-balances (n= 5). Implanted birds performed more dives and a higher number of foraging 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 versus 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 causes 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 appeared 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 c), 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 waters, 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 c).

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 compensate for increased heat losses essentially by minimizing the time spent swimming in cold water and by increasing prey capture rates up to 150 % (Grémillet et al., in press a).

Because the volume of the air layer 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 the first hypothesis that dive durations and depths are lower than in temperate Normandy.

Even without the validation that is usually necessary to quantify metabolic rate through measurements of heart rate (fH) (Owen, 1969; Butler, 1993; Butler et al., 2004), one can still predict that fH is positively linked to activity and the associated metabolic rate. We recorded the fH of great cormorants off Greenland to test the second hypothesis that, compared to those off Normandy, they spend less time foraging, especially less time in the water per day. We also tested the third hypothesis that great cormorants from Greenland display bradycardia during diving, a physiological adjustment that could increase diving efficiency.

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 might allow an increase in dive duration and foraging efficiency. Great cormorants from Normandy do not display this phenomenon (Grémillet et al., 1998; Grémillet et al., 2001). 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 off Greenland, to test the fourth hypothesis that they display hypothermia during diving and that the magnitude of this hypothermia is linked to dive duration and depth.

In this study we recorded physiological parameters in free-ranging birds using implanted devices (Woakes et al., 1995). We tested the 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 used five implantable heart rate data loggers (HRDL, Woakes et al., 1995). The dimensions of the HRDLs were 60 x 24 x 7 mm and they weighed 20 g (< 0.6 % of the body mass of great cormorants). The HRDLs also recorded pressure and temperature, via internal sensors. The devices were programmed to record depth (D) and heart rate (fH) every 2 seconds, and temperature (T) every 6 seconds.

The HRDLs were calibrated for depth and temperature before and after use. The temperature calibration was performed in a water bath at 35°C, 40°C, and 45°C. The three different temperatures were maintained for 30 min. Depth calibrations were conducted in steps of 1 m from 0 to 15 m, with 30 s at each step.

Before implantation the HRDLs were coated with medical grade silicon (MED 1037, Nusil technology) 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 make sure that the chicks would not be alone during the manipulation. The bird was fitted with a hood over its head to reduce stress and was transported to a tent devoted to surgery, 400 m away from the colony. Surgery was conducted after the protocol described for abdominal cavity implantation (Stephenson et al., 1986; Kuntz, 2000). The birds were anesthetized 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 process 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. For recovery of the HRDLs, the manipulation followed the same protocol.

All implanted birds were marked with pieces of white waterproof tape (Tesa, Germany) on the rectrices, each bird being taped differently. This technique facilitated spotting and identification in the colony. During the deployment of the HRDLs, series of focal observations (10 x 40 binoculars, Bushnell, USA) were conducted at different times of the day for a total of 4 h 30 min per day. The birds were also monitored during 10 days after retrieval of the HRDLs. 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 analysis.

Activity was divided into three groups: flying, diving, and other (or ashore), activities. The latter category included activities that could occur inside or outside of the colony, such as preening, chick rearing, nest building, resting or sleeping. A dive bout was defined as a succession of dives. A foraging trip was defined as all foraging activities performed between departure from the colony and return, including flights and dive bouts.

We compared visual observations and logger data. Activities in the colony were characterized by low fH levels. Despite the permanent daylight occurring in Qeqertaq during the summer, 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. 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 rest and flights from the fH trace only (fig 1).

Great cormorants off Greenland spend only a few seconds on the water before the start and after the end of dive bouts (pers. obs.). This behaviour is typical of great cormorants in general (Grémillet and Wilson, 1999). We thus assumed time spent in the water to be equal to dive bout duration.

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. In B2 dive events were associated with bradycardia in a classical dive response (Butler, 1988) (fig 1). Marked bradycardia could be also observed in the four other birds. It has been shown that the fH response to diving is very standardized in cormorants, and that this response only shows little variability between birds (Enstipp et al., 2001). We could therefore use the fH tracks to assess the diving activity of the five birds.

We defined the lowest fH value recorded during diving bradycardia as 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(mean dive duration) (Pearson $r = -0.637$ and -0.721 respectively, $p < 0.001$). We calculated the following standard major axis regressions (respectively equations 2 and 3, fig 2):

$$2) \text{ mean dive depth} = \frac{(\text{mean } fH \text{ min} - 155.658)}{(-8.160 \pm 0.725)}$$

$$3) \text{ mean dive duration} = e^{\left(\frac{(\text{mean } fH \text{ min} - 340.608)}{(-74.352 \pm 5.790)}\right)}$$

This allowed us to predict 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. Bout duration as determined using fH or D were not different (paired sample t-test; $t = 1.195$, $p = 0.242$) and 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 4, fig 2):

$$4) \text{ ndiveD} = e^{\left(\frac{(\log(ndivefH) - 0.8683)}{(0.7647 \pm 0.0763)}\right)}$$

We therefore assumed that it is possible to predict the number of dives per bout using fH data.

Impact study

Six different sources of information were used to assess the impact of our study on great cormorants. 1) Detailed surgery protocols were compiled during implantation and retrieval of the data-loggers. 2) Visual observations were performed (see above). 3) The diving behaviour of non-implanted birds was assessed. To this end five non-implanted birds (BTRs) were equipped with temperature recorders (TRs, Driesen and Kern GmbH) (Wilson et al., 1995; Grémillet et al., 2000). TRs have a cylindrical shape, measure 72 x 17 mm and weight 17 g (less than 0.5 % of the body mass of great cormorants). TRs 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 tube. 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. Variations of temperature measured in the water column indicate each dive event. We used the C1-11 software (Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to analyze the temperature tracks. 4) The nest attendance patterns of non-implanted male birds were assessed using electronic balances (EBs, Soehnle-Waagen GmbH & Co., Germany). These balances were placed under five nests of non-implanted birds, following the procedure used in 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. We used the WAAGE2 software (Jensen Software Systems, Laboe, Germany) to analyze the weight tracks. Data are given for the males (Beb) of these nests, which were identified because their body mass is 30 % less than that of females (Grémillet and Wilson, 1999). 5) The number of chicks of implanted birds was monitored throughout the study and ten days after retrieval, and we compared the average number of chick per nest with that of a control group of 70 pairs breeding simultaneously. 6) Finally we determined resighting of implanted birds versus individuals, non-implanted adults from of a control group of 15 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 (mean from a data set) and grand means (mean from all bird means). Mean values are given +/- sd. Kolmogorov-Smirnov and Liliefors tests were used to test data distribution. 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 test. 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

Apart from the impact study, all results are presented for the implanted birds B(1-5). Mean bird body mass was 3.51 +/- 0.14 kg. The mean deployment time was 7.6 +/- 0.6 days from which 6.7 +/- 0.8 days were retained for analyses.

Birds spent 21.85 +/- 0.17 h per day for ashore activities, during 8.9 +/- 1.2 periods of 151 +/- 26 min each. They flew for 68 +/- 8 min per day during 12.4 +/- 1.6 flight periods of 5.50 +/- 1.15 min each. Per day they performed 72 +/- 10 dives, 6.1 +/- 1.2 diving bouts of 10.25 +/- 2.25 min and 12 +/- 1 dive each and 2.9 +/- 0.2 foraging trips of 1.55 +/- 0.48 h and 1.8 +/- 0.1 bout each. Birds spend 60 +/- 3 min per day in the water. Dive depths and durations were higher than those previously published (table 1).

Mean fH was significantly different between activities (REML, log transformed, $F_{2,8} = 1853.58$, $p < 0.0001$; table 2). The highest mean fH values were reached during flight and the lowest during ashore activities. The fH traces showed sometimes variations during ashore activities, the lowest and highest fH being 96 +/- 14 and 224 +/- 50 beats.min⁻¹, respectively. In our definition, ashore activities include rest and activities such as nest building, which explain the important variation observed in fH .

We compared mean fH during daytime and nighttime (table 3). The fH was significantly lower during the night for 2 birds (Mann-Whitney; B2: $U= 686.5$, $p< 0.001$; B5: $U= 732$, $p< 0.001$) and not significantly different during the night for the three other birds (Mann-Whitney; B1: $U= 577$ $p= 0.060$; B3: $U= 461$, $p= 0.836$; B4: $U= 464$, $p= 0.836$). During flight, grand mean fH was 315 ± 22 beats.min⁻¹, the highest fH value recorded reached 395 ± 52 beats.min⁻¹.

During the entire diving bouts grand mean fH was 236 ± 28 beats.min⁻¹ (table 2). 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; B2: $U= 1085$, $p= 0.021$; B3: $U= 9825$, $p< 0.001$; B4: $U= 9060$, $p< 0.001$; B5: $U= 14084$, $p< 0.001$) and higher, but not significantly, in one bird (Mann-Whitney; B1: $U= 7674.5$, $p= 0.531$). However, fH_{min} reached a value below the mean nighttime resting fH during 30 ± 19 % of the dives of the five birds (table 4). In B2, fH_{min} was negatively correlated to both dive depth and dive duration (Spearman $r= -0.556$ and -0.534 respectively).

All mean abdominal temperatures were significantly different between activities for each bird except between flights and ashore activities in B1 (Mann-Whitney, $p< 0.05$; table 5). We compared temperatures at the start of the diving bouts (T_{start}) to the lowest value recorded during the corresponding bout (T_{min}). T_{start} was higher than T_{min} in all birds, which confirmed that abdominal temperature decreased during diving bouts (paired sample t-test; B1: $t= 11.855$, $p< 0.001$; B2: $t= 24.385$, $p< 0.001$; B5: $t= 8.786$, $p< 0.001$). The lowest temperature recorded were 28.69°C for B1, 17.45°C for B2 and 33.45°C for B5.

Also, mean abdominal temperatures were significantly different between birds (Kruskal-Wallis, $K=93.7$, $p<0.001$).

Grand mean abdominal temperature was $36.0 \pm 2.7^\circ\text{C}$ during flights occurring just after a diving bout, and $38.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$ during the other flights. Because abdominal temperature was still impacted after the diving bouts (see fig 1), we took for the following analysis only flights that did not occur just after a diving bout.

Mean temperature during flight was, compared to mean temperature during ashore activities, higher for B2 (Mann-Whitney, $U=1857$, $p=0.043$) and B5 (Mann-Whitney, $U=1269$, $p=0.001$). It was not different for B1 (Mann-Whitney, $U=1172$, $p=0.686$).

Mean temperature during diving bouts, compared to mean temperature during ashore activities, was lower for B1 and B2 (Mann-Whitney; B1: $U=400.5$, $p<0.001$; B2: $U=254.5$, $p<0.001$). But for B5 it was higher (Mann-Whitney, $U=2153$, $p<0.001$).

Mean temperature during diving bouts, compared to mean temperature during flight, was lower for B1 and B2 (Mann-Whitney; B1: $U=359$, $p<0.001$; B2: $U=247$, $p<0.001$). But for B5 it was higher (Mann-Whitney, $U=1375$, $p=0.024$).

We defined ΔT as the difference between T_{start} and T_{min} (equation 5).

5) $\Delta T = (T_{\text{start}} - T_{\text{min}})$

We tested if ΔT was correlated to bout duration and number of dives per bout for B1, B2 & B5 and to mean dive duration and mean dive depth for B2. For B1, ΔT was correlated to $\log(\text{bout duration})$ (Pearson $r=0.527$, $p=0.019$). For B2, ΔT was correlated to bout duration, number of dives per bout and $\log(\text{mean dive duration})$ (Pearson $r=0.746$, $p<$

0.001; Pearson $r= 0.585$, $p< 0.001$; Pearson $r= 0.520$, $p= 0.003$; respectively). For B5, ΔT is not correlated with any of the diving bout parameters.

We tested if ΔT was correlated to mean fH and mean fH_{min} for B1, B2 & B5. For B2, ΔT was negatively correlated to mean fH_{min} (Pearson $r= -0.435$, $p= 0.042$). But Most of the variation of ΔT is explained by bout duration and number of dives per bout (fig 3). For B1 & B5 ΔT was not correlated to fH parameters.

Impact study

No abnormal behaviour was observed when the birds were at nest. Surgical results of the implantation, estimated during the retrieval of the HRDLs, were good. The mean deployment time was 5.4 ± 0.5 days for the TRs and 5.0 ± 1.4 for the EBs. No difference was found when comparing the results on the number of trips per day obtained with the HRDLs, the TRs and the EBs.

We compared the results obtained with the HRDLs and the EBs on trip duration and total trip duration per day. Trip duration was lower in the implanted birds (1.55 ± 0.48 h vs 2.98 ± 1.23 h; REML, $F_{1,8}=12.33$, $p=0.0081$). Trip duration per day was lower in the implanted birds (4.72 ± 1.33 h vs 7.92 ± 3.00 h; REML, $F_{1,8}= 6.97$, $p= 0.0297$).

We compared the results obtained with the HRDLs and the TRs on the number of dives per dive bout, bout duration divided by the number of dives, the number of dives per day, bout duration, number of bouts per day, total bout duration per day, number of dives per trip, number of dive bouts per trip and total bout duration per trip. Bout duration

divided from the number of dives was lower in the implanted birds (57 ± 9 s vs 83 ± 19 s; REML, $F_{1,8} = 9.12$, $p = 0.0166$). Number of dives per day was higher in implanted birds (72 ± 10 vs 51 ± 19 ; REML, $F_{1,8} = 7.14$, $p = 0.0282$). Number of bouts per day was higher in the implanted birds (6.1 ± 1.2 vs 2.7 ± 0.5 ; REML, $F_{1,8} = 32.09$, $p = 0.0005$).

There was no significant difference in the brood size between the implanted birds and the control group (3.0 ± 1.2 vs 2.5 ± 1.1 chicks; Mann-Whitney, $U = 127$, $p = 0.272$). There was no difference in resighting during the following breeding season between the implanted birds and the control group (60% in both cases).

Discussion

Impact study

Surprisingly, foraging trips and total trip duration per day were much longer in control 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 supposed 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 female, 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 the birds and not only of the birds monitored with electronic balances. Our data do 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.

Implanted birds made more dives and more bouts than the control group birds equipped with externally attached temperature recorders. The ratio of bout duration to the number of dives was lower in the implanted birds: their diving frequency was higher. In control birds the resting period might be elongated for a given dive duration, the diving efficiency being less (Butler and Jones, 1997). 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 the temperature recorders were fixed under the tail to reduce drag as much as possible. However diving efficiency could have been reduced.

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. Further year-round deployments of similar internal data loggers in Greenland great cormorants between 2002-2003 and 2003-2004 confirmed that 80% of implanted birds come back to the breeding site after one year, and that they reproduce normally when equipped, as well as in the following years (Grémillet et al., unpublished data). This data-logger has 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).

Ecophysiology

We used the data collected on B1-5 to test the hypothesis that great cormorants from Greenland adapt to environmental constraints, either ecologically, or physiologically.

Do they adapt their behaviour when diving in cold water? We confirmed the hypothesis that they spent less time in water than birds from Normandy in 2001 (present study) as in 1998 (Grémillet et al., in press a) (table 6). But in 2001 they spent a little more time in the water than in 1998 and more time in flying, even more than in Normandy. 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 probably needed to go further to reach their prey because of a Ashmole's halo (Ashmole, 1963; Birt et al., 1987).

Do great cormorants from Greenland perform shallow dives? Our results invalidate this hypothesis: in Normandy for example mean dive length measured by radio-tracking was 28 +/- 21 s thus the calculated mean dive depth was only 5.8 +/- 2.7 m (Grémillet et al., in press b). Grémillet *et al.* (in press c) 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/pause ratio was 1.98 +/- 0.32 (Grémillet et al., 2003) and for B2 2.48 +/- 1.97. Greenlandic cormorants dives are more efficient.

Do great cormorants from Greenland display bradycardia during diving? 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, now a reduction of metabolic rate during submersion 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, in B2 fH was negatively correlated to both dive depth and dive duration. Our results suggest that great cormorants off Greenland display bradycardia during diving.

Do great cormorants from Greenland display hypothermia during diving? We recorded effectively very low abdominal temperatures during this activity. However, the abdominal temperature drops that we measured showed variability within birds and especially between birds. In B5 mean abdominal temperature was higher during diving bout than during rest or flight. In B2 we noted some temperature drops during flights occurring soon after a diving bout during which a marked temperature drop occurred (Kuntz *et al.*, unpublished 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, much more than values recorded for some penguin species. For the surgical procedure, a small skin area (1 x 4 cm) is plucked on the abdomen. After stitching, this area is smaller and partly covered by the contour feathers but insulation might be less. The heart rate data logger is thus rather close to the stomach into 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. But mean abdominal temperature was correlated to dive bout parameters in B1 and B2 and also dive duration and depth in the later. Thus, our results suggest that great cormorants from Greenland perform hypothermia during diving. The low values recorded during nighttime resting could also suggest nocturnal torpor (Wang and Wolowyk, 1988).

In B2 the magnitude of hypothermia is partly explained by the magnitude of bradycardia. Now a reduction in perfusion in most part of the body facilitates cooling (Butler, 1988), so this adjustment in fH is consistent with hypothermia. The absence of morphological adaptation (Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., in press c) facilitates heat losses to the surrounding medium. 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. Diving bouts were distributed rather evenly during the day (9 +/- 7 % between 00:00 h and 06:00 h, 28 +/- 8% between 06:00 h and 12:00 h, 33 +/- 8% between 12:00 h and 18:00 h, 30 +/- 8% between 18:00 h and 24:00h) and day was permanent during the study period. Wing spreading is a typical behaviour of cormorants. It can be observed very often in Greenland on birds resting on their nest or on the roots regardless of the hour. Birds usually stand with their back in front of the sun. During bad weather condition, foraging activities decreased (Kuntz *et al.*, unpublished data). Warming up might thus be at least partly passive, an effective way to serve energy.

Because of technical constraints, the exact value of hypothermia was hardly recordable in free-ranging birds. Also, this mechanism and its energetic outcome are still unknown. However our results show that the great cormorants of Greenland display some 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 Double-crested cormorant, *Phalacrocorax auritus*, (Enstipp et al., 2001) or great cormorants from Europe (Grémillet et al., 1998; Grémillet et al., 2001; Grémillet et al., 2003; Grémillet et al., in press a) do not display. These adjustments, associated with high foraging performances Grémillet et al. (in press b), might explain how these birds sustain themselves on such modest food resources.

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 during the field work. J.P. Ouellet and A. Caron helped during the statistical analyses and the writing-up phases.

References

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

Grémillet, D., Chauvin, C., Wilson, R. P., Le Maho, Y. and Wanless, S. (in press c). 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 Institute 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.

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.

Tables

Table 1: Dive depth (m) and dive duration (s) of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland. *predicted values after fH (see text for details). **recorded values.

Means are given +/- sd. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Bird	B1* (479)	B2** (579)	B3* (467)	B4* (422)	B5* (498)	grand mean
dive depth	11.0 +/- 2.9	6.0 +/- 3.6	6.8 +/- 2.7	11.8 +/- 7.8	8.9 +/- 2.2	8.9 +/- 2.5
dive duration	14 +/- 4	25 +/- 10	22 +/- 7	16 +/- 10	18 +/- 6	19 +/- 4

Table 2: Mean fH (beats.min⁻¹, +/- sd) of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland during different activities. Mean fH is significantly different between activities (REML, log transformed, $F_{2,8} = 1853.58$, $p < 0.0001$). Means are given +/- sd. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Bird	flying	diving bout	other activities
B1	325 +/- 28 (75)	234 +/- 33 (32)	176 +/- 45 (52)
B2	298 +/- 46 (105)	227 +/- 23 (48)	136 +/- 30 (75)
B3	293 +/- 31 (76)	218 +/- 24 (35)	132 +/- 24 (59)
B4	348 +/- 55 (73)	285 +/- 35 (34)	179 +/- 44 (51)
B5	309 +/- 35 (89)	217 +/- 21 (40)	136 +/- 30 (71)
grand mean	315 +/- 22	236 +/- 28	152 +/- 24

Table 3: Mean fH (beats.min⁻¹) and mean abdominal temperature (°C) of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland during daytime and nighttime resting.

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

Means are given +/- sd. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Bird	mean resting fH		mean resting abdominal temperature	
	daytime	nighttime	daytime	nighttime
B1	161 +/- 47 (150)	142 +/- 34 (150)	38.4 +/- 0.5 (150)	38.5 +/- 0.5 (150)
B2	104 +/- 16* (150)	89 +/- 15 (150)	39.2 +/- 0.3* (150)	38.7 +/- 0.4 (150)
B3	103 +/- 10 (150)	106 +/- 16 (150)		
B4	128 +/- 102 (150)	122 +/- 19 (150)		
B5	102 +/- 17* (150)	82 +/- 20 (150)	39.1 +/- 0.7* (150)	38.2 +/- 0.4 (150)
grand mean	120 +/- 26	108 +/- 24	38.9 +/- 0.4	38.5 +/- 0.3

Table 4: Mean lowest fH (bpm, +/- sd) value recorded during diving in great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland during diving and percentage of dives during which fH decreased below the mean nighttime resting heart rate (true bradycardia). *Means significantly different than nighttime resting means (Mann-Whitney, $p < 0.05$). Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Bird	mean diving lowest fH	% of true bradycardia
B1	145 +/- 40 (479)	57
B2	108 +/- 47* (579)	33
B3	121 +/- 36* (467)	24
B4	168 +/- 75* (422)	31
B5	134 +/- 22* (498)	3
grand mean	135 +/- 23	30 +/- 19

Table 5: Mean abdominal temperature ($^{\circ}\text{C}$, \pm sd) of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, breeding in Greenland during different activities and lowest abdominal temperature during diving bouts (diving bouts min). * flight periods after diving bout. ** flight periods at other times. All means are significantly different between activities for each bird (Mann-Whitney, $p < 0.05$) except between ashore activities and flight** for B1. Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Bird	flight*	flight**	ashore activities	diving bout	diving bouts min
B1	36.6 \pm 2.2 (32)	38.0 \pm 0.8 (43)	38.1 \pm 0.6 (52)	37.5 \pm 1.6 (32)	33.6 \pm 2.1 (32)
B2	33.2 \pm 6.5 (43)	38.0 \pm 2.3 (62)	37.9 \pm 1.8 (75)	32.6 \pm 3.4 (48)	25.2 \pm 3.6 (48)
B5	38.4 \pm 0.9 (35)	38.7 \pm 0.6 (54)	38.3 \pm 0.7 (71)	38.9 \pm 0.6 (40)	37.1 \pm 1.2 (40)
grand mean	36.0 \pm 2.7	38.2 \pm 0.4	38.1 \pm 0.2	36.3 \pm 3.3	32.0 \pm 6.1

Table 6: Time budget (min.day^{-1}) of great cormorants, *Phalacrocorax carbo*, in different areas and during different years. * data from Grémillet *et al.* (2001). Some means are given +/- sd.

Area and year	foraging trips (n.day^{-1})	trip duration (mean (min - max))	time in water per trip	time in water per day	flying
Greenland 2001	2.9 +/- 0.2	93 (7 - 576)	20.5 +/- 1.5	60.7	68
Greenland 1998*	3.1 +/- 0.8	140 (85 - 200)	13.9 +/- 6.1	43.1	23
Normandy*	2.4 +/- 0.7	165 (110 - 226)	52.2 +/- 16.7	125.3	30

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 bout, dives follow each other in a 57 ± 9 s frequency. Before and after each dive a tachycardia occurs whereas during diving a bradycardia can be noticed. Flight is characterized by a sharp increase in heart rate at the beginning, values staying well above $200 \text{ beats}\cdot\text{min}^{-1}$ during all the flight and a sharp decrease at the end. Heart rate is low during other activities. The abdominal temperature decreases during the entire dive bout. Reheating starts with the following flight and ends during ashore activities.

Fig. 2: Dive data 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 $\text{beats}\cdot\text{min}^{-1}$ (heart rate): A) mean minimum heart rate (fH_{min}) versus mean dive depth (mean $fH_{\text{min}} = 8.160 \pm 0.725$ mean dive depth + 155.658); B) mean minimum heart rate (fH_{min}) versus $\log(\text{mean dive duration})$ (mean $fH_{\text{min}} = -74.352 \pm 5.790 \log(\text{mean dive duration}) + 340.608$); C) bout duration calculated by fH versus bout duration counted by depth (bout duration (fH) = 0.8909 ± 0.0563 bout duration (D) + 1.4327); D) \log number of dive per bout calculated by fH versus \log number of dive per bout counted by depth ($\log(\text{ndive}fH) = 0.7647 \pm 0.0763 \log(\text{ndive}D) + 0.8683$)

Fig. 3: Principal component analysis (factor loadings plot) of diving bouts parameters 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.

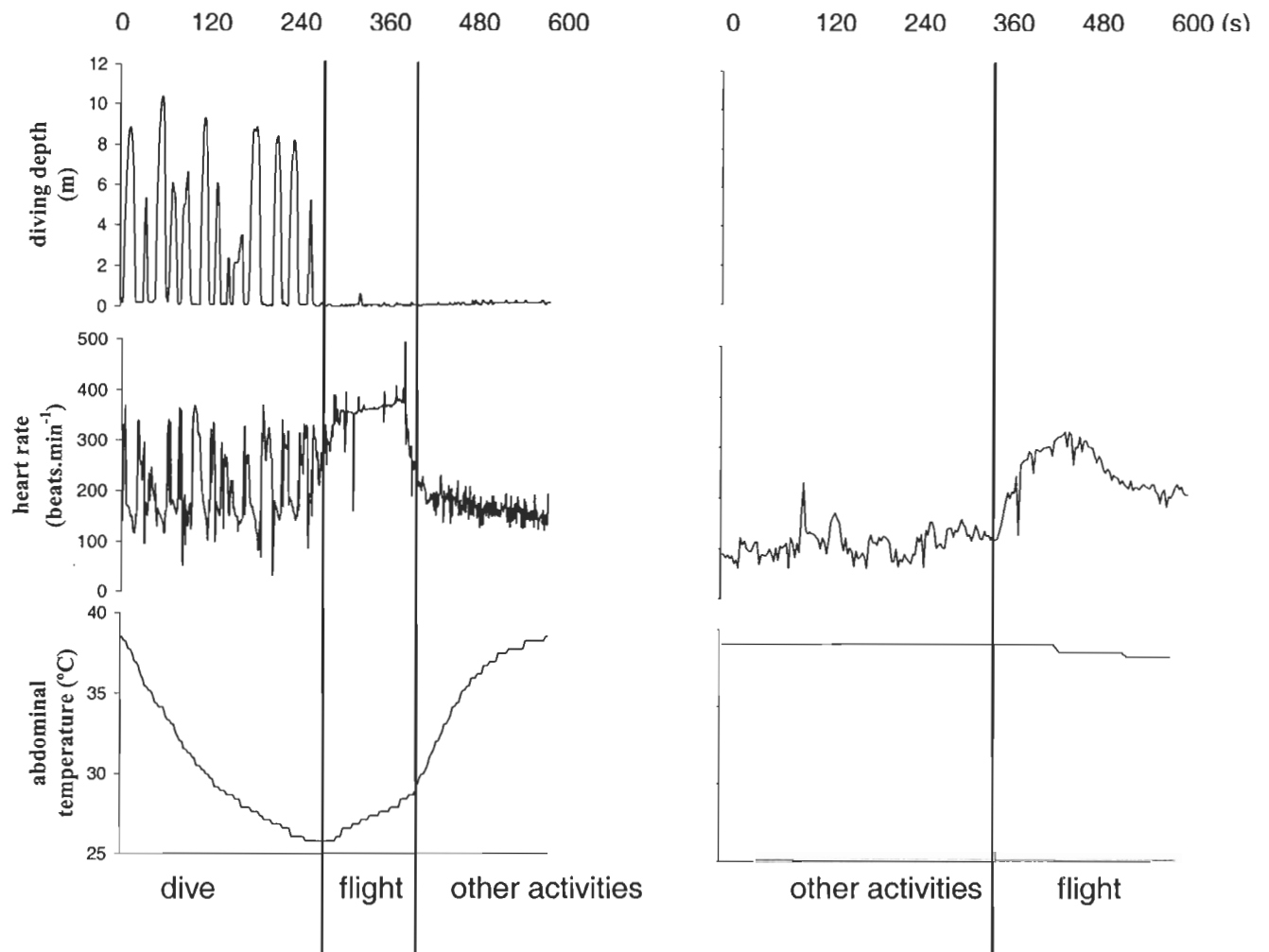


Fig.1

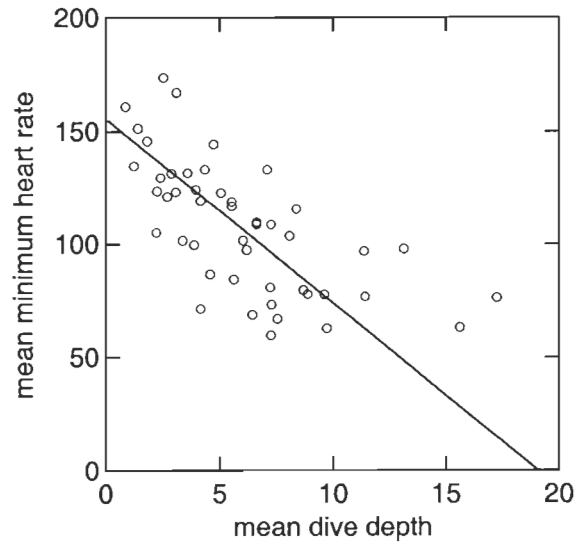


Fig.2A

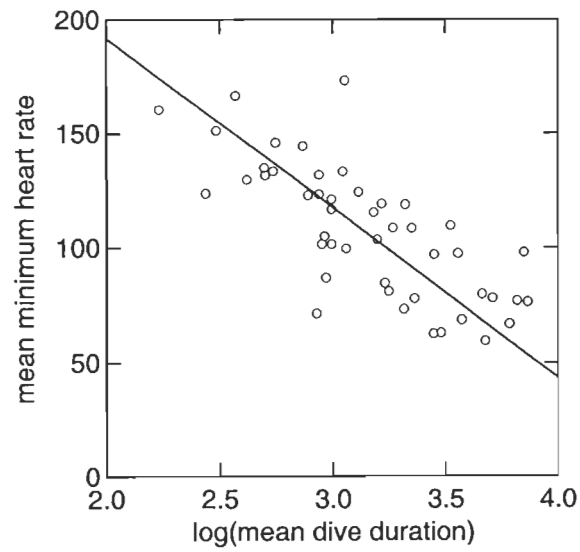


Fig.2B

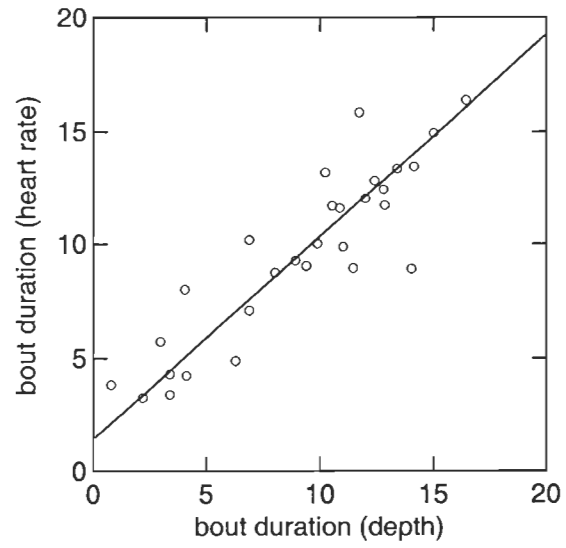


Fig.2C

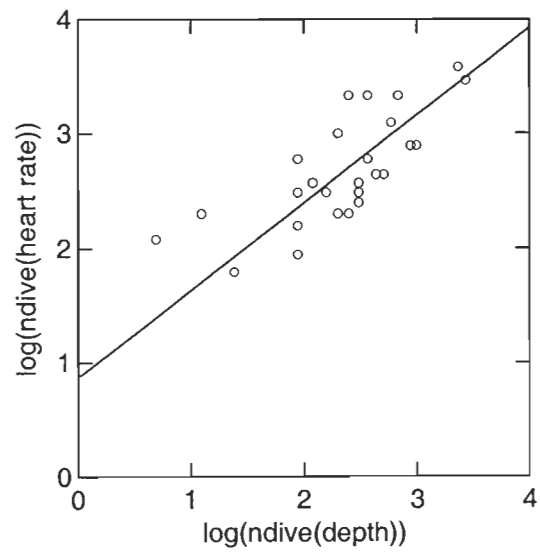


Fig.2D

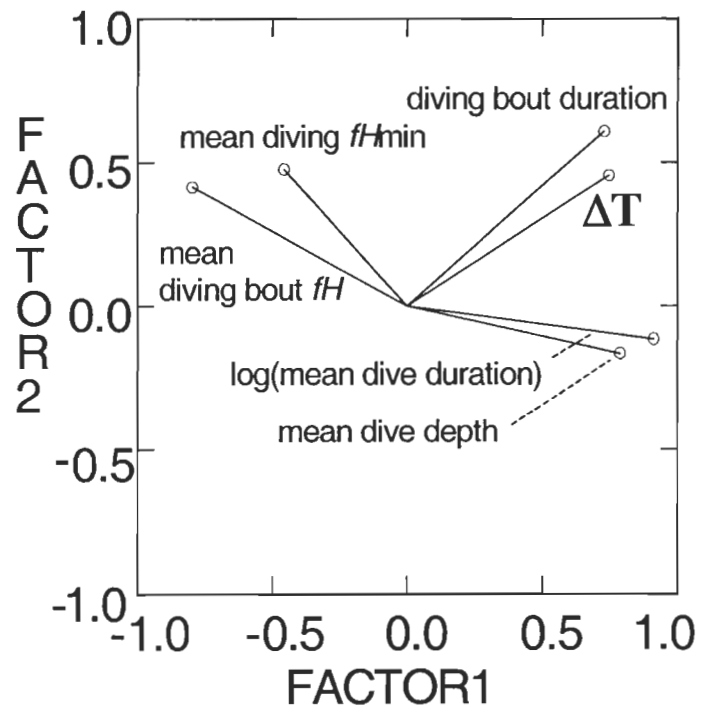


Fig.3

DISCUSSION GÉNÉRALE

Étude d'impact

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. Toutes ces données ont été utilisées pour étudier l'effet des consigneurs de données implantables sur les oiseaux étudiés.

Aucune lésion anatomopathologique 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. Enfin, une attention particulière a également été portée sur l'aspect et le volume des fientes qui, en l'occurrence, n'ont aucunement témoigné d'une dysfonction digestive.

Contrairement à ce qui aurait pu être supposé, la durée des voyages alimentaires a été bien plus longue chez les oiseaux témoins 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. Les oiseaux n'étaient pas capturés, pas 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. 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 balance électronique 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 témoins 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 était donc 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, l'efficacité de plongée a tout de même pu être affectée.

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. Une autre série de 10 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). 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 les consigneurs de données implantables pour l'étude de grands cormorans du Groenland. Cette étude avait pour objectifs 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). Nous n'avons pas réalisé ces calibrations. Aussi nous n'avons pas calculé de taux métabolique à partir des données de fH que nous avons obtenues.

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, 179 couples reproducteurs ont été dénombrés avec une moyenne de 2,6 +/- 0,9 poussins par nid. En 2001 ce sont 298 couples qui ont été dénombrés avec 2,5 +/- 1,1 poussins par nid. Cette croissance de la colonie a probablement entraîné une déplétion des proies à proximité de la colonie, un halo de Ashmole (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

D'après les données de fH , nous avons calculé que les profondeurs et durées des plongées réalisées par les grands cormorans du Groenland en 2001 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 d'oiseaux de la même population en 2002 (9,8 +/- 1,5 m et 29 +/- 4 s) (Kato et al., données non publiées). En Normandie, la durée moyenne des plongées mesurée par télémétrie (VHF) était de 28 +/- 21 s, ce qui permet d'en déduire une profondeur moyenne de 5,8 +/- 2,7 m (Grémillet et al., sous presse b). Nos résultats infirment donc l'hypothèse selon laquelle les grands cormorans réalisent des plongées moins profondes au Groenland qu'en Normandie.

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 % 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, pas de processus digestif,...). Donc pendant ces plongées la fH a diminué jusqu'à de « véritables » bradycardies (Butler, 1988). Chez B2, 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 consigneur 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 les oiseaux B1 & B2 et aux profondeurs et durées de plongée chez B2. 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 c) 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 oiseaux, surtout suite à une série de plongée. Inversement lors de conditions météorologiques

défavorables ce comportementl 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.

Les mécanismes et le bilan énergétique de l'hypothermie demeurent inconnus. Cependant ce phénomène est peut être une adaptation physiologique qui augmenterait l'efficacité de recherche alimentaire du Grand cormoran du Groenland.

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

Grémillet, D., Chauvin, C., Wilson, R. P., Le Maho, Y. et Wanless, S. (sous presse c). 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 Institute 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., Knower, 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.

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.