UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
École doctorale 414
Sciences de la vie et de la santé

Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien
UMR 7178, CNRS, Unistra

Thèse présentée par :

Maëlle OBERLIN

Soutenue le : **18 décembre 2025**
En vue de l'obtention du grade de : **Docteure de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie et de la santé

Variabilité intraspécifique de la taille corporelle chez un prédateur marin plongeur, le manchot royal :

Conséquences sur les performances de plongée et l'adaptabilité au réchauffement climatique



Thèse dirigée par :

M. HANDRICH Yves	CR, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS, UMR 7178, Université de Strasbourg
M. BOST Charles-André	DR, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, Université de la Rochelle

RAPPORTEUR·ICES :

M. BIZE Pierre	PR, Station Ornithologique Suisse
Mme LESAGE Véronique	Chercheure gouvernement du Canada, Pêches et océans Canada

EXAMINATRICES :

Mme SARAUX Claire	DR, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS, UMR 7178, Université de Strasbourg
Mme LANCO Sophie	DR, UMR MARBEC

A Serge Oberlin, mon grand-père

REMERCIEMENTS

Je remercie **Pierre Bize** et **Véronique Lesage** pour avoir accepté de lire et d'évaluer mon travail. Merci pour votre temps, vos expertises complémentaires et, j'en suis sûre, pour vos retours constructifs. Merci également à **Claire Saraux** et **Sophie Lanco** pour avoir accepté d'évaluer ma soutenance.

Je remercie chaleureusement les **laboratoires du DEPE et du CEBC** ainsi que l'ensemble de leur personnel pour leur soutien logistique et scientifique. Je tiens également à remercier **l'Institut polaire français** (IPEV), qui soutient depuis 2002 le programme n°394 *Oiseaux plongeurs*, en particulier David Renault, Romuald Bellec, Yann Le Meur, Pierre Parentoine et Brendan Corbel. Enfin, mes remerciements vont au programme *Ecologie et Evolution* (SEE-Life) du CNRS pour son appui efficace dans le cadre de ces études à long terme.

Un grand merci ensuite à **mes deux directeurs de thèse, Yves** et **Charly**. Charly, tu es le premier à m'avoir fait confiance en m'accueillant à Chizé sur les papous (ça fait un bail maintenant !) et si j'en suis là aujourd'hui, c'est grâce à toi. Merci pour cette constance et pour m'avoir ouvert les portes du monde passionnant des prédateurs marins. Yves, merci d'avoir rejoint cette aventure sur la confiance de Charly. Nos longues discussions ont été parmi les plus stimulantes de cette thèse, et je n'ai aujourd'hui qu'un seul regret : ne pas avoir quelques années de plus pour continuer de creuser nos idées ensemble. À vous deux, merci pour votre humour qui a désamorcé bien des situations stressantes, votre soutien sans faille, et surtout pour m'avoir permis de réaliser ce rêve de terrain. Je suis fière d'avoir été votre thésarde.

Je remercie les **membres de mon CSI** : **Akiko**, **Olivier**, **Claire** et **François**, pour vos conseils, votre bienveillance et votre suivi tout au long de cette thèse. Akiko, merci pour m'avoir formée et transmis ta passion depuis ce fameux stage sur les papous. Olivier, pour ton regard de paléontologue à autre échelle temporelle. Claire et François, pour votre rigueur et vos bonnes idées toujours au bon moment.

Un grand merci aussi aux chercheur·es avec qui j'ai pu interagir : Antoine, Vincent, Céline, Gaël, JP, Robin, au DEPE, et Akiko, Christophe, Timothée et David au CEBC… Merci pour les

échanges, les données, l'aide technique, les idées qui émergent autour d'un café, et les discussions qui font avancer la science.

Mention spéciale à Elisabeth, véritable héroïne de l'ombre. Sans toi, pas d'ordres de mission miraculeux, pas de billets d'avion ou de train... Merci pour ta patience, ton efficacité, et pour m'avoir sortie des galères administratives avec le sourire.

Merci aux ancien·nes du DEPE, **Anouch**, **Nico** et **Hugo**, pour m'avoir accueillie à mon arrivée, et créé cette ambiance qui fait qu'on a envie de rester. Merci à celles et ceux qui sont encore là depuis, **Laura**, **Maëly**, **Clem**, **Komlan**, et les nouveaux **Bastien et Julien** pour les « cafés sagesses », les coups de boost et de manière générale, les moments qui font du bien. Merci aussi aux étudiant·es et stagiaires du CEBC qui ont rendu chaque séjour dans les Deux-Sèvres si agréable.

Un énorme merci à l'incroyable **BuroManchot** : **Camille**, **Lilia**, et **Justine**, au parasol de tournepluie, à celui dont on ne doit pas prononcer le nom, et aux JVPFLF. Merci pour les galères partagées, les victoires célébrées, et cette solidarité de bureau qui fait toute la différence.

Mon stagiaire et maintenant ami, Babass, merci pour ta confiance, ta motivation mise à rude épreuve au cours de ce stage, et pour toutes les aventures qui nous ont accompagnées. C'est dommage que tout n'ait pas fonctionné, mais j'espère avoir quand même réussi à valoriser un peu de ton travail dans cette thèse.

Au-delà du labo, merci à celles et ceux qui m'ont portée au quotidien.

Ma famille : merci de m'avoir toujours soutenue dans ce rêve un peu fou de partir au bout du monde étudier les manchots de Crozet, même quand ça semblait lointain, même quand j'avais envie de baisser les bras. **Papa** et **Pipoon**, merci pour les colis surprise arrivés pile au bon moment. **Maman**, merci pour les relectures minutieuses avec un œil extérieur. Mes **grands-parents**, merci pour les étoiles dans vos yeux à chaque fois que je vous racontais mes aventures subantarctiques. Ma thèse prenait une autre dimension quand je voyais votre émerveillement. A toute ma famille, votre fierté et votre amour ont été un moteur constant tout au long de cette aventure. Merci d'avoir cru en moi, toujours.

Puis mes ami·es de longue date, ma famille de cœur. **Romain**, mon Bro, merci d'être là depuis toutes ces années, d'avoir débarqué chez moi pour me soutenir, et d'avoir écouté mes monologues pendant des heures quand j'en avais besoin. Tu es de ceux sur qui on peut compter, les yeux fermés. **Alex**, mon Potex, merci pour ton soutien cette dernière année de thèse, tu as été là dans les moments de doute pour me rappeler que j'allais y arriver. **Nathan** et **Soraya**, mes expat' de Belgique qui m'ont ouvert leur porte plus d'une fois et permis de vraiment souffler. Merci pour avoir su créer des bulles de douceur au milieu du chaos, qui m'ont portée tout au long de ces 3 ans.

Mario, merci pour ton œil frais de dernière minute qui a fait la différence.

La fine équipe de Strasbourg : Antoine, Adri, Juju, Antoine S, Ilias, Pao, Lolo, Aude, Constan. Vous avez été mon ancrage, ma soupape de décompression qui m'a permis de tenir. Antoine, le meilleur binôme de grimpette : merci de régulièrement avoir ma vie entre tes mains, de m'apporter à manger quand ça ne va pas, et d'être cette présence solide et rassurante sur laquelle je peux compter. Adri, merci pour les voyages, les bagarres, les rires à la bougie et ton délicieux café à la moka qui motive pour la journée. Juju, merci pour les fous rires aux larmes, la bonne humeur constante, et les aventures plus improbables les unes que les autres. Merci à vous pour ces moments qui font tout simplement du bien.

Tim, je ne sais même pas dans quelle section te ranger... Merci pour t'être toujours rendu disponible tout au long de cette thèse, dans les bons moments comme dans les creux. On aura bien exploré ensemble les profondeurs de l'âme humaine, n'est-ce pas ?

Et puis, il y a Crozet…

D'abord merci aux **ancien·nes manchologues de Crozet**, piliers invisibles de ce travail, pour votre engagement sur le terrain dans le vent et sous la pluie, année après année. Sans vous, pas de données, et donc pas de thèse.

Puis mon équipe de terrain bien sûr, l'incroyable team 394 : Manfred et Camille. *Manfred, thank you for your unwavering optimism ("See? Blue sky!", he said pointing at a tiny blue patch in the storm), for training me on logger deployment, and for always asking the tough questions*

we hadn't thought of. It was very stimulating and invaluable. Camille, mon éclat argenté d'un prion fendant l'océan, et la meilleure véto de l'univers, merci pour m'avoir formée à l'anesthésie, et surtout pour les meilleurs conseils qu'une amie puisse offrir. A vous deux, merci pour votre rigueur scientifique dans le cadre de cette thèse, c'est un bonheur de travailler avec des gens comme vous. J'ai énormément appris, techniquement et humainement.

Un grand merci aux autres manchologues : Elsa, Guigui, Lana, Zozo, Sam et **Norith,** d'abord pour votre soutien sur les manips du 394, puis pour les rires en BDM qui valaient de l'or. Merci pour votre bonne humeur constante, votre motivation à faire vivre la base, et votre énergie communicative. Mon petit **Sam**, merci pour m'avoir partagé ton intensité, et pour ces conversations passionnantes sur à peu près n'importe quel sujet. Tu es de ceux qui rendent la science vivante et humaine. ***Norith,*** *my roommate in the field at Crozet and on the boat, one of the best encounters of this PhD, my science and heart partner. I hope we'll collaborate in the future because we have so many beautiful projects to build together. Thank you for coming to Strasbourg several times to support me, especially at the end of my PhD, and for the help during the final rush. You were there when I needed it most.*

Et toustes les autres de la base, qui ont rendu cette mission inoubliable : Julie, PasPote, Chap, Alanou, JS, Lulu, Martin, Denis, Le Diable, Laurène, Kiki, Alex, Isa, Werner, Gaby, Mika, Guitoune, Marine, Julien, Blaisou, et les autres, merci pour l'ambiance de cette mission. Merci également au **personnel du MarDuf** pour avoir été si compréhensif quand j'étais malade en mer, et pour toutes les belles rencontres faites à bord. **Marin,** mon partenaire de mission depuis notre première rencontre face à La Réunion **:** Merci de m'avoir fait voir la colonie à travers tes yeux de « documentaListe », sans toi, l'aventure n'aurait pas eu la même saveur. Et… pour m'avoir nourrie quand je mourais en fond de cabine...

Enfin… Merci aux manchots de Crozet qui m'ont appris la patience (beaucoup de patience), l'humilité, et surtout : que la science ne se fait pas sans les mains dans le guano.

Bonne lecture !



COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES

Articles scientifiques

- **Oberlin, M.,** Enstipp, M.R., Le Bohec, C., Dardel, R., *Bost, C.-A., *Handrich, Y., 2025. Exploring new depths: king penguins break dive records during the austral winter. J. Exp. Biol. 228. https://doi.org/10.1242/jeb.250184

  ** Ces auteurs ont contribué de manière équivalente aux travaux*

- **Oberlin, M.,** Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Handrich, Y., 2025. Into the deep: how body size shapes king penguin dive capacity, *in review in MEPS*

- **Oberlin, M.,** Viblanc, V., Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Handrich, Y., *in prep*. Body size in king penguins: A family affair.

- **Oberlin, M.,** Bardon, G., Le Bohec, C., Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Handrich, Y., *in prep*. Temporal and environmental determinants of chick body size at fledging

Présentations orales

- **Oberlin, M.,** Enstipp, M.R., Bost, C.-A., Handrich, Y., 2025. Into the deep: how body size shapes king penguin dive capacity.
  15th European Ornithologists' Congress – Août 2025 – Bangor, Pays-de-Galles

- **Oberlin, M.,** Bost, C.-A., Handrich, Y., 2023. Adaptation capabilities to global warming in an endothermic marine predator: consequences of body size on dive performance Rencontres CEBC – IPHC : projets collaboratifs et perspectives, Mars 2023 – Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, France

Posters

- **Oberlin, M.,** Enstipp, M.R., Le Bohec, C., Dardel, R., *Bost, C.-A., *Handrich, Y., 2025. Exploring new depths: king penguins break dive records during the austral winter. Society for Experimental Biology Annual Conference, Juillet 2025 – Anvers, Belgique
  ** Ces auteurs ont contribué de manière équivalente aux travaux*

- **Oberlin, M.,** Bost, C.-A., Handrich, Y., 2023. Adaptation capabilities to global warming in an endothermic marine predator: consequences of body size on dive performance. 11th International Penguin Congress – Septembre 2023 – Vina del Mar, Chili

Participation en tant qu'auditrice

- Society for Experimental Biology (SEB) Annual Conference, Juillet 2024, Prague, République tchèque.

Médiation et valorisation scientifique

- Knight, K., 2025. King penguins dive significantly deeper in the winter. J. Exp. Biol. 228, jeb250506. https://doi.org/10.1242/jeb.250506

  Article de vulgarisation sur mes travaux.

- **Oberlin, M.,** 2025. ECR Spotlight. *Journal of Experimental Biology*, 228, jeb250476. https://doi.org/10.1242/jeb.250476

- Fête de la Science, 2024. Animation d'un stand de vulgarisation scientifique sur 'Les oiseaux comme sentinelles de l'environnement' à destination du grand public – Strasbourg, France

Encadrement

- Bauger, B., 2025. Rapport de stage de Master 2, intitulé 'Conséquence de la taille corporelle sur les capacités de stockage et de transport du dioxygène chez un prédateur marin endotherme : le manchot royal', sous la direction de **M. Oberlin** et Y. Handrich, en collaboration avec S. Hourdez, entre l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC) et l'Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer (OOB-LECOB).

Articles en dehors de la thèse

- Lambert, O., **Oberlin, M.,** De Muizon, C., Collareta, A., Urbina, M., Bianucci, G., 2025. A new kentriodontid dolphin (Cetacea, Odontoceti, Delphinida) from the Middle Miocene of the southeastern Pacific. *Geodiversitas*, accepted 28 March 2025, *in press.*



SOMMAIRE

REMERCIEMENTS III
COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES VII

INTRODUCTION

1. Contraintes de la plongée chez les vertébrés marins 2

1.1. Limites physiologiques 2

1.2. Importance de la plongée dans l'accès aux ressources 6

2. Le rôle de la taille corporelle 8

2.1. Avantages des grands vertébrés marins plongeurs 9

2.2. Limites des approches interspécifiques 13

3. Le cadre environnemental 16

3.1. Changements climatiques passés, récents et futurs 16

3.2. Le cas de l'océan Austral 19

3.3. Enjeux pour les espèces 28

4. Le manchot royal comme modèle d'étude 33

4.1. Biologie et cycle de vie 33

4.2. Comportement de plongée 40

4.3. Enjeux environnementaux actuels et futurs 42

5. Contexte et objectifs de la thèse 46

5.1. Problématiques et hypothèses 46

5.2. Organisation de la thèse 46

METHODOLOGIE

1. Site d'étude 50

2. Collecte des données 51

2.1. Marquage et suivi des individus en colonie 52
2.2. Mesures biométriques 53
3. Dispositifs du *biologging* 55
3.1. Caractéristiques des *loggers* WACU et AxyTrek 56
3.2. Méthodes de fixation 58
3.3. Traitement des données 58
4. Perspectives méthodologiques 61
4.1. Lien entre taille corporelle et capacités de transport et stockage du dioxygène 61
4.2. Autres études préliminaires 65

CHAPITRE 1

Plongées extrêmes : records et capacités physiologiques du manchot royal

RESUME EN FRANÇAIS 71
ABSTRACT 72
1. INTRODUCTION 73
2. MATERIALS & METHODS 74
2.1. Study location and period 74
2.2. Data processing and statistical analysis 75
2.3. Ethics 76
3. RESULTS AND DISCUSSION 77
3.1. Very-deep dives (≥ 343 m) 78
3.2. Very-long dives (≥ 9.2 min) 79
3.3. Bottom duration 80
3.4. Post-dive interval duration 80
3.5. Foraging efficiency 80
3.6. Dive performance of king and emperor penguins 81
3.7. Seasonal variability of dive performance 83
SUPPLEMENTARY MATERIAL 86

CHAPITRE 2

Le lien entre taille corporelle et capacités de plongée chez le manchot royal en été

RESUME EN FRANÇAIS **91**
ABSTRACT **92**
1. INTRODUCTION **93**
2. MATERIALS & METHODS **95**
2.1. Fieldwork 95
2.2. Selection of body size measurements 97
2.3. Dive data analysis 100
2.4. Analysis of body size effect on dive capacity 101
2.5. Ethics 103
3. RESULTS **103**
3.1. General 103
3.2. Body size vs single records 103
3.3. Body size vs routine dive behaviour 105
3.4. Body size vs efficiency indices 106
4. DISCUSSION **113**
4.1. An interplay of anatomy, physiology, and ecology 113
4.2. Phenotypic plasticity and responses to environmental change 117
5. CONCLUSION **120**

CHAPITRE 3

Transmission de la taille corporelle : Les poussins ressemblent-ils à leurs parents ?

RESUME EN FRANÇAIS **125**
ABSTRACT **126**
1. INTRODUCTION **127**
2. MATERIALS & METHODS **132**
2.1. Study species 132

2.2. General Procedure 132
2.3. Cross-fostering and bird monitoring 133
2.4. Statistical analyses 134
3. RESULTS 137
3.1. Effect of parent body size on egg mass 137
3.2. Effect of parent body size on chick body size 138
4. DISCUSSION 144
4.1. Body size heritability 145
4.2. Drivers of penguin chick body size development 146
4.3. Maternal and paternal contributions to offspring body size 148
4.4. Body size and environmental change 149
5. CONCLUSION 150
SUPPLEMENTARY MATERIAL 152

CHAPITRE 4

Tendances temporelles et impacts environnementaux sur la taille corporelle des poussins manchots royaux au départ en mer

RESUME EN FRANÇAIS 157
ABSTRACT 158
1. INTRODUCTION 159
2. MATERIALS & METHODS 161
2.1. Study site 161
2.2. Breeding cycle 162
2.3. Biological data 163
2.4. Climate and oceanographic data 164
2.5. Analysis 164
3. RESULTS 166
3.1. General trends 167
3.2. Environmental drivers of observed trends 164

4. DISCUSSION 170

4.1. Trends in increasing appendage size at fledging 170

4.2. Environmental and biological drivers of observed trends in morphology 171

4.3. Limitations and future directions 174

DISCUSSION GENERALE

1. Limites physiologiques de la flexibilité comportementale du manchot royal 179

1.1. Le manchot royal est-il vraiment un plongeur d'exception ? 180

1.2. Plafond physiologique et limite aérobie 183

1.3. Variabilité interindividuelle des performances de plongée 186

2. Déterminants et dynamique de la taille corporelle 193

2.1. Fondements évolutifs 193

2.2. Plasticité phénotypique : mécanisme clé de réponse rapide 197

2.3. Les parents, médiateurs entre environnement et croissance 199

2.4. Le paradoxe temporel des déterminants de la taille corporelle 203

3. Quel avenir pour le manchot royal de Crozet face aux changements océanographiques ?. 204

3.1. Réponses comportementales et écologiques aux changements projetés 205

3.2. La diversité intraspécifique est-elle vraiment un atout ? 208

3.3. Implications écologiques 212

3.4. Enjeux de conservation 213

4. Limites et perspectives 216

4.1. Méthodologiques 216

4.2. Conceptuelles et interprétatives 219

5. CONCLUSION 220

REFERENCES 223

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

INTRODUCTION

Figure 1, adaptée de Schreer and Kovacs (1997): Relation allométrique entre la durée d'apnée maximale et la masse corporelle (log-transformées) chez les principaux groupes de vertébrés marins 12
Figure 2 (IPCC 2023b) : Évolution de la concentration atmosphérique de CO_2 et de la température de surface mondiale (par rapport à 1850–1900) depuis le passé lointain jusqu'aux 300 prochaines années 17
Figure 3 (Maroni and Wilson, 2022) : Carte de l'Antarctique et de l'océan Austral 22
Figure 4 (Queirós et al. 2024) : Illustration des différentes voies du réseau trophique de l'océan Austral 24
Figure 5, adaptée de IPCC (2022) : Exemples de conséquences des changements globaux dans l'océan Austral 26
Figure 6 (Zimova et al., 2016) : Effet du contraste de couleur individuel sur la survie hebdomadaire des lièvres d'Amérique 30
Figure 7 : Ordres principaux des oiseaux marins de l'océan Austral 31
Figure 8, adaptée de BirdLife International (2020) : Distribution du manchot royal 34
Figure 9 : Manchots royaux (adultes et poussin en fin de mue), Ile de la Possession, Archipel Crozet 35
Figure 10 : Cycle de reproduction typique d'un couple de manchot royaux en succès (reproducteurs précoces) 37
Figure 11 : Illustration scientifique de *Electrona carlsbergi* 39
Figure 12 : Cycle de plongée typique d'un manchot royal 40
Figure 13 : Vestiges archéologique d'un chaudron de phoquier sur la Base Alfred-Faure, île de la Possession, Crozet 43
Figure 14 : Contexte schématique de la thèse 45

METHODOLOGIE

Figure 1 : Carte IGN de l'île de la Possession, Archipel Crozet, et position de la colonie de la Baie du Marin (carré noir). 51
Figure 2 : Méthodes de marquage externe pour suivi visuel des manchots royaux dans la colonie 52
Figure 3 : Exemples de quelques mesures réalisées sur les manchots royaux 54
Figure 4 : Dispositifs de biologging utilisés dans cette thèse 56
Figure 5 : Exemples de profils bruts obtenus pour deux manchots royaux équipés par des enregistreurs de données 59
Figure 6 (Bauger 2023) : Représentation schématique de la chambre à diffusion utilisée pour les mesures d'affinité de l'hémoglobine au dioxygène 62
Tableau I (Bauger 2023) : Espèces de l'étude comparative de l'affinité Hb-O2 et détails de leurs modes et milieux de vie 63
Figure 7, adaptée de Bauger (2023) : Représentation schématique des méthodes de comptages et mesures des érythrocytes de manchots royaux 63
Figure 8 : Protocole de mesures des manchots royaux en fin de mue 65
Figure 9 : Protocole de terrain pour les mesures de la surface ventrale de l'aileron droit d'un manchot royal adulte 66
Figure 10 : Méthode de mesure de la surface ventrale de l'aileron gauche d'un manchot royal adulte 66

CHAPITRE 1

Plongées extrêmes : records et capacités physiologiques du manchot royal

Table 1. Summary of parameters investigated during the dives of king penguins from Possession Island, Crozet Archipelago, during the austral winter 2023 77
Fig. 1. Frequency distribution for deep dives (≥ 50 m) of king penguins: (A) dive depth, (B) dive duration 78
Fig. 2. Dive profiles during foraging bouts of record-holder 'Jacques Mayol' 79
Fig. S1. Relationship between dive depth and dive duration for deep dives (≥ 50 m) of record-holder 'Jacques Mayol' 86
Fig. S2. Relationship between dive duration and post-dive interval for dives conducted by king penguins from Possession Island, Crozet Archipelago, during the austral winter 2023 86
Table S1. Indicators of dive performance for king and emperor penguins 87

CHAPITRE 2

Le lien entre taille corporelle et capacités de plongée chez le manchot royal en été

Fig. 1. Selected morphometrics in king penguins 96
Table 1. Summary of morphometric measurements from Crozet Island king penguins according to body size class 99
Table 2. Summary of dive parameters for Crozet Island king penguins according to depth class 101
Fig. 2. Relationship between standardized (z-score) body size and individual dive records of Crozet Island king penguins 104
Fig. 3. Relationship between body size and routine dive behaviour parameters for the deepest foraging dives ([180 – 290[m depth) 105
Table 3. Linear mixed model estimates for the relationship between single maximum dive depth (m) and duration (min), and penguin standardized body size (z-score) as a continuous variable 108
Table 4. Linear mixed model estimates for the relationship between dive depth (m) and penguin body size (small body size is taken as reference) 109
Table 5. Linear mixed model estimates for the relationship between dive duration (s) and penguin body size (small body size is taken as reference) 110
Table 6. Linear mixed model estimates for the relationship between bottom duration (s) and penguin body size (small body size is taken as reference) 111
Table 7. Linear mixed model estimates for the relationship between dive efficiency and penguin body size (small body size is taken as reference) 112

CHAPITRE 3

Transmission de la taille corporelle : Les poussins ressemblent-ils à leurs parents ?

Table I: Mean body size measurements of parents and chicks during their pre-winter development 136
Figure 1: Relationship between king penguin egg mass at laying and biological parental flipper length (n = 130) 138
Figure 2: Relationship between beak length of king penguin chicks and mid-parental body size at three developmental stages: A) 10 days (n = 98), B) 35 days (n = 87) and C) 105 days (n = 75) post-hatching 140
Figure 3: Relationship between flipper length of king penguin chicks and mid-parental body size at three developmental stages: A) 10 days (n = 98), B) 35 days (n = 87) and C) 105 days (n = 75) post-hatching 142

Figure 4: Summary of the relative importance of biological and foster parents on chick body size traits (beak and flipper length) of king penguins during different stages of their pre-winter development 143
Figure 5: Relationship between relative growth in chick flipper length over the pre-winter period (day 10 to 105, expressed as percentage increase), and parental flipper lengths (n = 71) 144
Table SI: Linear model estimates for the relationship between egg mass (g) and biological parental body size (mm) 152
Table SII: Linear mixed model estimates for the relationship between chick beak length (mm) and parental body size (mm) during development 152
Table SIII: Linear mixed model estimates for the relationship between chick flipper length (mm) and parental body size (mm) during development 153
Table SIV: Linear mixed model estimates for the relationship between parental flipper length (mm) and relative growth in chick flipper length over the pre-winter period (day 10 to 105, expressed as percentage increase) 153

CHAPITRE 4

Tendances temporelles et impacts environnementaux sur la taille corporelle des poussins manchots royaux au départ en mer

Figure 1, adapted from Bardon et al. (2024): Study site in Baie du Marin, Possession Island, Crozet Archipelago 162
Table I: Environmental variables tested for their effects on chick body size at fledging 164
Figure 2: Temporal trends for mean annual chick beak length at fledging (A) and mean annual chick flipper length at fledging (B). Also shown are the mean annual chick flipper length at fledging that is explained by the mean annual breeding success (C) and the temporal trend for the mean annual breeding success of king penguins at the Antavia colony of Baie du Marin on Possession Island, Crozet Archipelago, South Indian Ocean (D) 167
Figure 3: Latitude of the 4°C surface isotherm, affecting king penguin flipper length at fledging 169

DISCUSSION GENERALE

Tableau I : Comparaison interspécifique des records de plongée chez les manchots pour 14 des 18 espèces actuelles. 180
Figure 1 : Relation entre durée de plongée et intervalle post-plongée pour (A) un manchot empereur (Kooyman & Kooyman 1995) ; et (B) un manchot royal (Jacques Mayol, détenteur des records de profondeur et durée, Chapitre 1) 184
Tableau II : Caractéristiques de plongée et morphométrie des sept manchots suivis en hiver 2023 187
Figure 2 (Le Vaillant et al. 2013): Répartition des plongées selon la profondeur maximale (> 50 m, au sein des séries de plongées) en fonction du sexe (haut : femelles, bas : mâles) et de l'âge (barres vides : reproducteurs de 5 ans, barres pleines : reproducteurs de 9 ans) 189
Figure 3 : (A) Batiment DEEPER et (B) salle de chirurgie à l'intérieur 190
Figure 4 (Cole et al. 2022) : Taux d'évolution dans les ordres d'oiseaux 196
Figure 5 : Normes de réaction théoriques pour trois traits morphologiques 198
Figure 6 : Schéma conceptuel de l'effet de la taille parentale sur la taille des poussins au *fledging* en fonction des conditions océanographiques (ici exemple de la position du Front Polaire) 201

Figure 7 (Jennings et al. 2023) : Estimations de la probabilité de survie entre l'entrée en crèche et le *fledging*, en fonction de la taille à l'entrée en crèche, chez les poussins de manchots Adélie de Cape Crozier, île de Ross, Antarctique 202
Figure 8 (Pauthenet et al. 2018) : Cartes du Front Polaire (PF) dans le secteur indien de l'océan Austral 207
Figure 9 (Zheng et al. 2023): Exemples de changements dans la distribution intraspécifique de la taille corporelle pour différentes espèces entre le passé et le présent 209
Figure 10 : Prédation de pétrels géants et chionis sur un poussin en crèche de manchot royal dans la colonie de la Baie du Marin, Ile de la Possession, Crozet 213
Figure 11 : Réserve naturelle nationale des Terres Australes françaises 214
Figure 12 : Trajectoires de croissance relative de la longueur d'aileron et de bec chez les poussins de manchots royaux 217

LISTE DES BOX

INTRODUCTION

BOX 1 – Adaptations anatomiques et physiologiques des manchots au froid 5
BOX 2 – Deux règles découlent du ratio surface / volume 10
BOX 3 – Pourquoi la pompe biologique est inefficace dans l'océan Austral ? 21
BOX 4 – Caractéristiques anatomiques générales du manchot royal 36

DISCUSSION GENERALE

BOX 1 – Comparaison interspécifique de l'affinité Hb-O2 (Bauger 2023) 192

INTRODUCTION GENERALE



Manchots royaux dans la colonie de la Baie du Marin, Ile de la Possession, Archipel Crozet

© Fabrice Chapel

1. Contraintes de la plongée chez les vertébrés marins

Qu'est-ce que la plongée ?

La plongée est définie comme une apnée spontanée de durée significative accompagnée d'une activité subaquatique (Kooyman 1989). Les premiers travaux expérimentaux sur l'apnée datent de la fin du XIXe siècle et sont l'œuvre de Paul Bert sur l'immersion du canard domestique (Bert 1870). Ces travaux ont permis de décrire la bradycardie de plongée, un réflexe de conservation de l'oxygène par lequel la fréquence cardiaque des vertébrés respirant l'air, ralentit à l'immersion dans l'eau. Puis dans les années 1940, Scholander et Irving mettent en évidence pour la première fois les réponses physiologiques fondamentales des mammifères et oiseaux plongeurs, ouvrant ainsi la voie à l'étude de la physiologie de la plongée (Irving 1939, Scholander 1940, Scholander & Irving 1941, Scholander et al. 1942b a). Ils démontrent que l'immersion a des effets immédiats sur les vertébrés plongeurs, dont cette bradycardie réflexe, mais aussi une vasoconstriction périphérique (i.e. une diminution des débits vasculaires et de l'irrigation des muscles périphériques), et une augmentation de l'acide lactique dans les tissus les moins perfusés (Kooyman 1989).

Toutefois, la plongée s'accompagne de nombreuses contraintes pour les vertébrés, associées aux effets de la pression, de l'apnée, et du froid.

1.1. Limites physiologiques

Contraintes hydrostatiques

Chez l'Homme, la plongée s'accompagne d'échanges complexes entre les gaz alvéolaires et trachéens, le sang pulmonaire et les tissus de l'organisme. Les échanges gazeux et les variations de pression hydrostatiques interviennent simultanément dans l'évolution complexe des pressions partielles des gaz respiratoires. Ces effets se combinent à des contraintes mécaniques de réduction du volume pulmonaire et de compression de la cage thoracique sous l'effet de la pression en profondeur (Corriol 2002). Ces contraintes exposent

les plongeurs aux accidents de décompression, un phénomène historiquement fréquent en Polynésie chez les pêcheurs de perles, qui présentaient des symptômes neurologiques après des séries de plongées profondes en apnée (« accident de taravana »). Ces accidents, liés à un dégagement de bulles dans les tissus pendant la remontée à la surface, provoquent des troubles neurologiques chroniques, voire mortels, la cause étant la sursaturation du sang en azote en raison d'un temps de repos en surface insuffisant entre les plongées (Corriol 2002).

Ces contraintes s'appliquent également aux mammifères et oiseaux marins mais ces taxons présentent des adaptations spécifiques qui permettent de prévenir ces accidents (Ponganis 2015). Ainsi, avant la plongée, les mammifères marins expirent une grande partie de l'air contenu dans leurs poumons, réduisant ainsi la quantité d'azote disponible pour les échanges gazeux. Leurs poumons peuvent ensuite s'affaisser complètement, limitant encore davantage ces échanges.

Chez les oiseaux plongeurs, les « poumons » sont rigides et ne peuvent donc pas s'affaisser, mais la présence de sacs aériens permet le stockage de l'air inspiré dans une zone qui n'est pas en contact avec le sang. En plongée, les oiseaux plongeurs peuvent ainsi ventiler partiellement ces réserves d'oxygène vers les poumons.

Contraintes hypoxiques

Une autre contrainte majeure liée à la plongée est l'hypoxie (i.e. la diminution progressive de la disponibilité en oxygène dans les tissus au fur et à mesure que les réserves mobilisables s'épuisent durant l'apnée). Selon les vertébrés plongeurs, la répartition des stocks d'oxygène entre sang, muscles et poumons varie. Le stock principal d'oxygène est le sang chez les pinnipèdes, les muscles chez les cétacés. Pour les manchots, il est réparti équitablement entre sang, muscles et poumons (Butler & Jones 1997).

Résister à l'anoxie cérébrale (i.e. absence quasi totale d'apport en oxygène au niveau du cerveau) constitue une véritable adaptation chez différents vertébrés marins plongeurs. L'Homme perd en effet connaissance après seulement 8 sec d'arrêt de circulation cérébrale, contre 19 min chez le Phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) (Kooyman 1989). Au cours de la plongée, la proportion du métabolisme anaérobie augmente avec la durée de l'apnée.

Chez les mammifères terrestres et marins, l'activité des muscles squelettiques représente 20 % du métabolisme global au repos, et plus de 80 % pendant l'effort musculaire. Sans consommation d'oxygène, la voie de production d'ATP dans le muscle squelettique est la transformation de la phosphocréatine et du glucose en acide lactique. **Si les plongées sont prolongées, l'acide lactique augmente donc dans le sang et une dette lactique apparait, induisant un temps de récupération plus long que celui de l'apnée qui l'a provoqué.** Chez les espèces non adaptées à la plongée, ce coût est compensé intégralement en surface. **Mais, chez les vertébrés plongeurs, le coût de la récupération est inférieur à la dette d'oxygène pendant l'apnée** (Scholander 1940)**.**

Contraintes thermiques

La plongée en eau froide impose aux plongeurs endothermes des contraintes majeures en matière de thermorégulation en raison de la conductivité thermique de l'eau 20 fois supérieure à celle de l'air. Les pertes de chaleur périphériques impliquent qu'il faut produire de la chaleur pour maintenir la température corporelle.

Chez les mammifères, cette thermogénèse repose sur deux mécanismes. Le premier est la thermogenèse sans frisson, qui a lieu dans le tissu adipeux brun, riche en mitochondries exprimant des protéines découplantes (Cottle & Carlson 1954, Cannon & Nedergaard 2004). Celles-ci dissipent le gradient de protons généré par la chaîne respiratoire sans produire d'ATP, convertissant directement l'énergie chimique en chaleur. Ce processus est extrêmement efficace pour réchauffer rapidement un organisme. Le deuxième mécanisme est le frisson thermique, une contraction simultanée de muscles antagonistes qui génère beaucoup de chaleur pour peu de travail mécanique (Hohtola 2002, 2004).

Les oiseaux, quant à eux, ne possèdent pas de tissu adipeux brun, et leur principale source de chaleur réside dans les muscles (Hohtola 2004). **En revanche, le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), prédateur plongeur endotherme, est capable non seulement de frissonner, mais aussi de produire de la chaleur par un mécanisme de thermogenèse sans frisson, malgré l'absence de tissu adipeux brun** (Talbot et al. 2004). Ce mécanisme repose sur une production de chaleur localisée dans les muscles squelettiques (Talbot et al. 2004). Il se met

en place progressivement après les premières immersions en eau froide des juvéniles, avec l'expression par les mitochondries musculaires d'un homologue aviaire des protéines découplantes (Talbot et al. 2004).

BOX 1 – Adaptations anatomiques et physiologiques des manchots au froid

Spécifiquement, chez les manchots, prédateurs plongeurs, un certain nombre d'adaptations anatomiques et physiologiques leur permet de résister au froid, par exemple (**Fig. A**) :

1. Au niveau de l'épiderme, une couche très dense de **plumes** courtes et raides, imperméabilisées, emprisonne l'air, et assure ainsi 80 à 90 % de l'isolation thermique (Dawson et al., 1999; Le Maho, 1977; Le Maho et al., 1976).

2. Au niveau du derme, une couche de **gras** sous-cutanée, vascularisée permettant donc d'ajuster la conductibilité du derme (Bodley and Schmitt, 2014).

3. Dans les ailerons, le cou et les pattes, un **système d'échange de chaleur contre-courant**, où les artères et veines sont disposées côte à côte ce qui permet au sang veineux froid de se réchauffer avant de retourner vers le reste du corps (Frost et al., 1975; Thomas et al., 2010).

4. Au niveau physiologique, une **hypothermie/hétérothermie** régionale contribue à économiser l'oxygène (Handrich et al., 1997; Schmidt et al., 2006). Cette hypothermie de plongée permet de limiter l'écart de température avec le milieu ambiant et donc les pertes de chaleur et le coût du métabolisme associé à la thermorégulation.

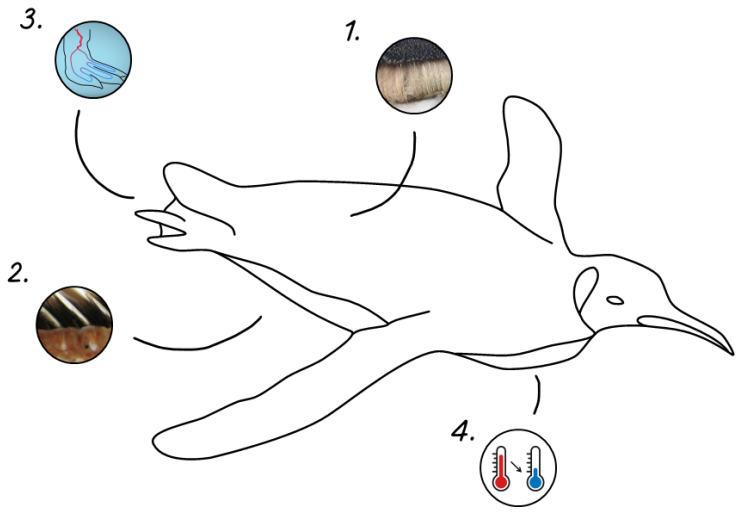


Figure A : Quelques adaptations anatomiques et physiologiques des manchots au froid

Contraintes locomotrices

Se déplacer dans un milieu 800 fois plus dense et 60 fois plus visqueux que l'air impose aux animaux plongeurs une dépense énergétique bien plus élevée que dans l'air (Dejours 1988). Le coût locomoteur dépend à la fois de l'anatomie du propulseur (nageoires caudales chez les mammifères marins, ailes modifiées en ailerons chez les manchots), du mode de nage adopté (séquences actives rapides '*burst'* alternant avec des phases de glisse '*glide'*, ou encore nage alternée avec émergence partielle '*porpoising'*), et de la vitesse de déplacement (Culik et al. 1994, Williams 1999, 2018, Williams et al. 2000, Harada et al. 2021). La résistance de l'eau génère un effet de traînée ('*drag effect'*) amplifié par les turbulences autour du corps, mais réduit par la formation d'une fine couche limite thermique et hydrodynamique autour du plumage ou de la peau (Nesteruk et al. 2014).

Chez les oiseaux plongeurs en particulier, les déplacements verticaux sont fortement influencés par la flottabilité (Wilson et al. 1992, Sato et al. 2002). Celle-ci est positive en surface, notamment en raison de l'air emprisonné dans le plumage, et tend à devenir négative en profondeur, du fait de la compression des volumes gazeux. Cette flottabilité variable oblige à moduler l'effort selon la phase de la plongée : surmonter la poussée d'Archimède en descente, ou au contraire utiliser la flottabilité résiduelle pour remonter sans effort musculaire (Wilson et al. 1992, Sato et al. 2002). **Chez les manchots, cette gestion de la flottabilité s'accompagne d'un compromis délicat entre thermorégulation (nécessitant un plumage isolant et donc riche en air), coût locomoteur (réduit par une flottabilité modérée), et profondeur de prospection (favorisée par une flottabilité faible en début de plongée).** Ce compromis est central pour optimiser à la fois la conservation de chaleur et l'efficacité énergétique en plongée prolongée.

1.2. Importance de la plongée dans l'accès aux ressources

Dans un environnement caractérisé par son hétérogénéité, à la fois spatiale et temporelle, où les ressources sont souvent agrégées en bancs (« patchs ») localisés à certaines profondeurs ou associées à des structures océanographiques (Croxall 1987, Bost et al. 2009,

Yang et al. 2022), la capacité à atteindre et explorer différentes couches de la colonne d'eau conditionne directement le succès de pêche des prédateurs marins.

Un certain nombre de facteurs environnementaux peuvent influencer l'accessibilité aux ressources et leur prévisibilité, c'est-à-dire dans quelle mesure un prédateur peut anticiper où et quand trouver ses proies.

Ainsi, au niveau spatial, les zones de forte productivité peuvent être fixes (plateaux, localisation à grande échelle des fronts) mais aussi mobiles (tourbillons, bancs migrateurs). Par exemple, les éléphants de mer du Nord (*Mirounga angustirostris*) sélectionnent les gyres et les fronts, ajustant leurs plongées en conséquence (Robinson et al. 2012, Abrahms et al. 2018). Le gain énergétique quotidien y est plus élevé et prédit directement la probabilité de gestation, liant ainsi directement les conditions océanographiques au succès reproducteur (Robinson et al. 2012, Abrahms et al. 2018). A moyenne échelle (x 100 km, les manchots royaux s'orientent quasi systématiquement vers des zones frontales précises, Bost et al. 2015).

De même sur le plan temporel, les proies peuvent être influencées par des cycles réguliers (marées, saisons, migrations) et/ou par des événements aléatoires (tempêtes, anomalies climatiques). La saisonnalité par exemple, peut agir sur l'étendue de la glace de mer, la température, la turbidité ou encore la luminosité, autant de facteurs qui influencent la production primaire et la phénologie des proies. Particulièrement au niveau des pôles, la production biologique marine est étroitement liée aux changements saisonniers, eux-mêmes associés à la photopériode et à la structuration de la colonne d'eau, les ressources étant abondantes en été et réduites en hiver (Clarke 1988, Charrassin et al. 2002, Yang et al. 2022). Chez les manchots Adélie (*Pygoscelis adeliae*), par exemple, les étés sans glace sont associés à des plongées plus courtes et des taux de capture de krill plus élevés, avec des bénéfices sur la masse des adultes, la croissance des poussins et le succès reproducteur (Watanabe et al. 2020).

L'accessibilité des proies et les bénéfices qu'en tirent les prédateurs dépendent non seulement de la densité de celles-ci, mais aussi des contraintes physiologiques et comportementales imposées aux prédateurs, qui doivent moduler les stratégies adoptées

afin d'atteindre les profondeurs occupées par ces proies, y maximiser le temps passé (durée d'apnée) tout en assurant un gain énergétique.

En particulier chez les espèces de mammifères marins et d'oiseaux plongeurs contraintes de revenir à terre pour nourrir leur progéniture en période de reproduction ('*central place forager',* Orians & Pearson 1979), la profondeur prime sur l'abondance et l'agrégation spatiale des proies pour expliquer l'effort de recherche alimentaire. Par exemple, les manchots Adélie concentrent leur effort de pêche où les bancs de krills sont nombreux, mais pas nécessairement où la biomasse est maximale (Riaz et al. 2023). Un model individuel sur les cormorans de Bougainville (*Phalacrocorax bougainvillii*) et les fous variés (*Sula variegata*) a également confirmé que la profondeur est le déterminant primaire du succès de recherche alimentaire, suivi par l'abondance et l'agrégation des proies (Boyd et al. 2017). Ainsi, la performance de plongée constitue un élément clé de l'adaptation comportementale des prédateurs marins à un environnement où les ressources sont spatialement et temporellement hétérogènes (Charrassin et al. 2002).

2. Le rôle de la taille corporelle

La plongée est donc essentielle pour l'accès aux ressources marines mais ses performances sont limitées par des contraintes physiologiques et écologiques**. Dans ce contexte, certaines caractéristiques peuvent moduler les différences entre organismes, parmi lesquelles la taille corporelle occupe une place centrale.**

La taille corporelle fait référence à la dimension physique d'un organisme, généralement mesurée en longueur, circonférence ou en masse. On distingue les mesures liées à l'état nutritionnel (e.g. la circonférence de l'abdomen) des mesures squelettiques, indépendantes. L'ensemble des mesures squelettiques constitue la taille structurale d'un organisme. Chez les oiseaux, elle est généralement mesurée avec la longueur des ailes (ou ailerons), du tarse et du bec, ces métriques étant relativement rapides à mesurer et répétables (Fahlman et al. 2006). **Dans un contexte biologique, la taille corporelle peut jouer un rôle important dans divers aspects de la vie d'un organisme,** en influençant sa survie, sa reproduction, sa longévité et ses capacités d'ajustement à l'environnement (Lindstedt & Calder 1976, Noordwijk et al.

1988, White et al. 2013, Barneche et al. 2018, Ahti et al. 2020). **Chez les vertébrés marins, cette relation s'exprime particulièrement à travers les capacités de plongée**.

2.1. Avantages des grands vertébrés marins plongeurs

Avantages thermiques

La dissipation thermique dépend de la surface corporelle, tandis que la production de chaleur, assurée par les muscles, dépend du volume corporel. Comme la surface augmente proportionnellement au carré de la longueur alors que le volume augmente au cube, lorsque la taille corporelle augmente, le rapport surface/volume diminue, impliquant **que les grands individus perdent relativement moins de chaleur que les petits.**

BOX 2 – Deux règles découlent du ratio surface / volume :

La règle de Bergmann (**Fig. B**) postule que, chez les vertébrés endothermes, la taille corporelle tend à augmenter dans les régions froides (Bergmann, 1847). Cette tendance s'explique par l'avantage thermique conféré aux grands individus, dont le faible rapport surface/volume limite les pertes de chaleur par rapport aux plus petits (Blackburn et al., 1999).

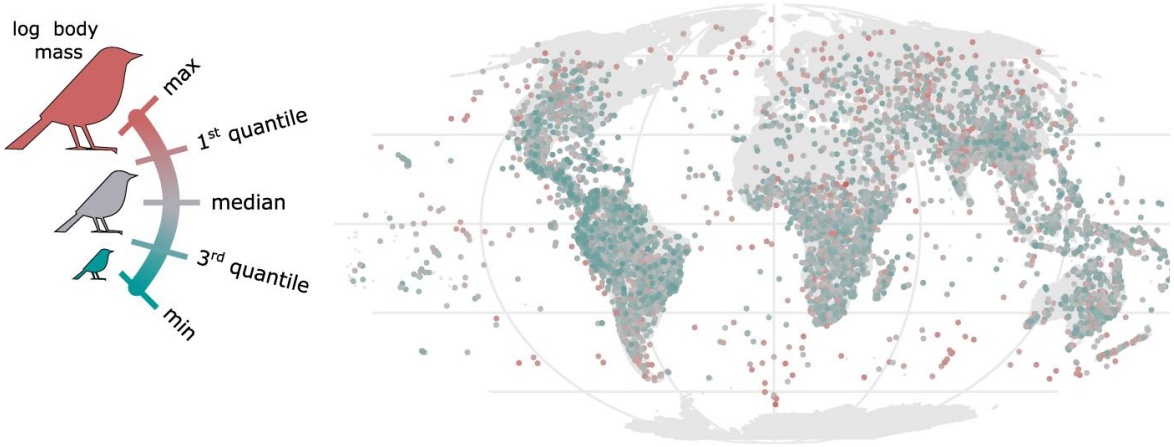


Figure B (Fröhlich et al., 2023) : Test global de la règle de Bergmann chez 9 962 espèces d'oiseaux (99,7 %). La répartition de la masse corporelle (log- transformée) à travers les aires géographiques des espèces est représentée par leurs centroïdes géométriques

La règle d'Allen (**Fig. C**) stipule que, chez les vertébrés endothermes, les extrémités (oreilles, membres, bec, pattes) tendent à être plus courts relativement à la taille corporelle dans les régions froides (Allen, 1877). Cette variation morphologique est interprétée comme une adaptation thermique : des appendices plus courts limitent les pertes de chaleur dans le froid, tandis que les plus longs favorisent la dissipation de chaleur dans des environnements chauds (Speakman and Ward, 1998).

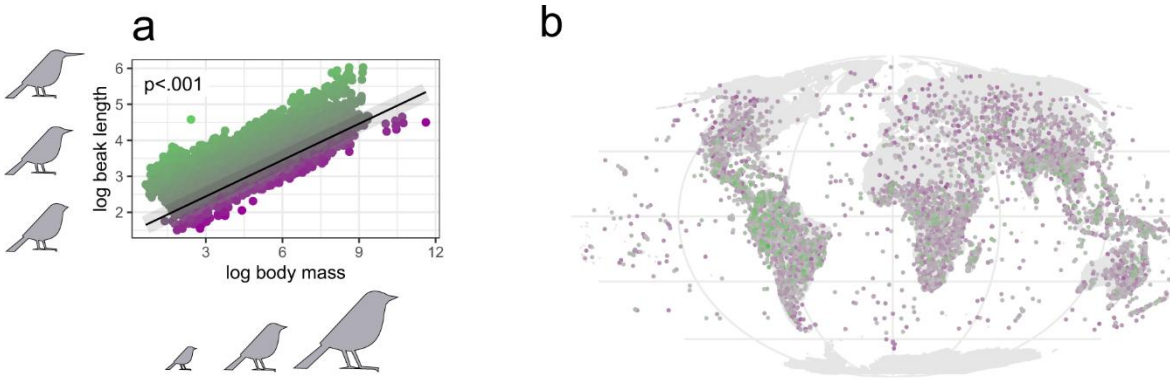


Figure C (Fröhlich et al., 2023) : Test global de la règle d'Allen sur la longueur du bec chez 9 962 espèces d'oiseaux (99,7 %). (a) Modèle allométrique nul utilisé pour mettre à l'échelle la longueur absolue du bec en fonction de la masse corporelle (log-transformées), dont les résidus ont été utilisés comme longueur relative du bec. (b) Répartition de la longueur relative du bec à travers les aires géographiques des espèces

Par ailleurs, les animaux de grande taille peuvent théoriquement stocker plus de graisse sous cutanée en valeur absolue, qui constitue une couche isolante du milieu extérieur. Ainsi, chez les juvéniles de manchots royaux, la perte de graisse sous-cutanée consécutive à la mue pourrait causer une diminution significative de leurs performances de plongée (Enstipp et al. 2019), ce qui souligne l'importance de cette couche graisseuse.

Si le coût associé à la thermorégulation diminue à mesure que la taille augmente, alors le métabolisme est également réduit, ce qui se traduit par un avantage considérable quant à l'autonomie d'apnée pour les grands individus.

Avantages en apnée

Toute relation de la forme $Y = aX^h$, dite relation d'allométrie (du grec *allos* = autre et *metron* = mesure), constitue l'expression mathématique décrivant souvent le mieux la loi de « disproportionnalité » existant entre deux dimensions biologiques, qu'il s'agisse de parties du corps ou encore de variables physiologiques. Dans le cadre des vertébrés, ces relations d'échelle permettent de comprendre comment certaines fonctions physiologiques ne croissent pas de manière strictement proportionnelle à la taille de l'organisme, mais suivent au contraire des lois de puissance qui traduisent des contraintes biologiques fondamentales.

L'un des exemples les plus célèbres s'appuie sur la loi de Kleiber, selon laquelle le métabolisme de la majorité des vertébrés supérieurs est proportionnel à leur masse corporelle à la puissance ¾ (Kleiber 1932). Ce type de relation implique que même si les grands organismes consomment globalement plus d'énergie que les petits, leur métabolisme relatif par unité de masse est plus faible.

Ces principes d'allométrie ont des implications directes pour la plongée chez les prédateurs marins : **parce que le métabolisme conditionne l'autonomie en oxygène, un métabolisme massique plus faible chez les grands plongeurs implique une consommation d'oxygène réduite.** Plus précisément, la consommation d'oxygène pendant la plongée évolue de manière allométrique avec un exposant < 1 par rapport à la taille des organismes (**Fig. 1**) (Schreer & Kovacs 1997, Halsey et al. 2006). Cela, combiné au fait que les réserves d'oxygène évoluent de manière isométrique avec la masse corporelle (Schreer & Kovacs 1997, Halsey et al. 2006),

implique que les espèces de grande taille sont généralement capables de plonger plus longtemps et donc plus profondément. Cette relation est encore plus forte à l'intérieur de certaines familles comme les manchots (Spheniscidae) (**Fig. 1**). Combiné au support accru fourni par l'eau salée (plus haute densité), **ce lien entre masse corporelle et métabolisme pourrait expliquer pourquoi les plus grandes espèces animales actuelles sont des espèces marines.**

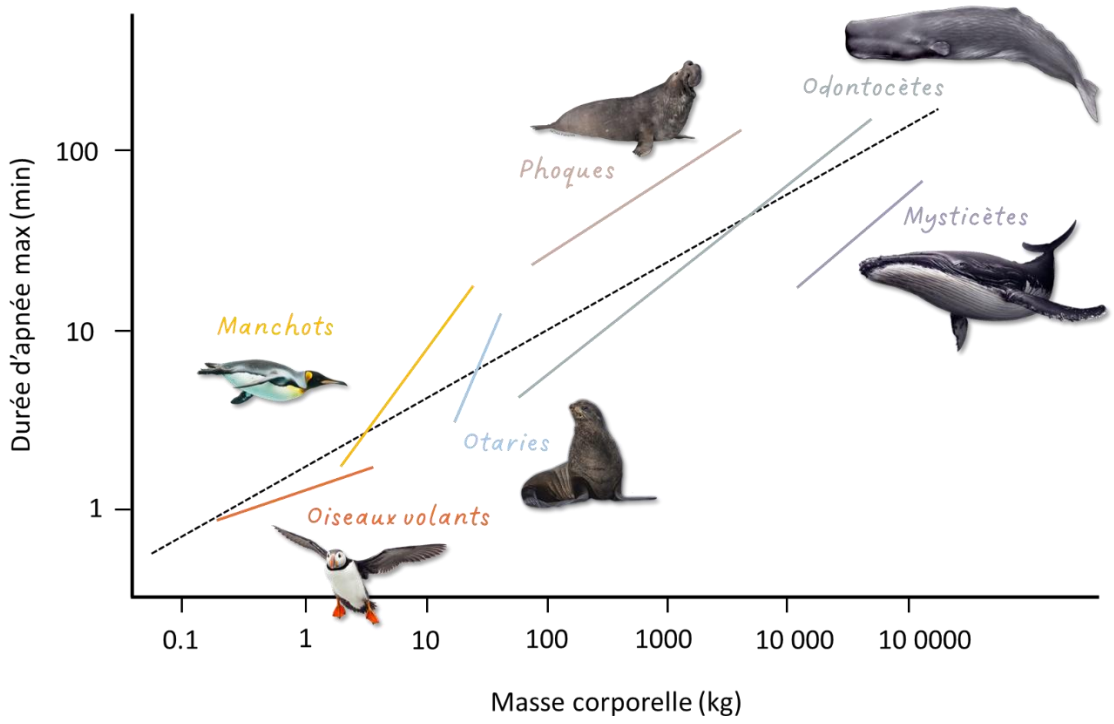


Figure 1, adaptée de Schreer and Kovacs (1997): Relation allométrique entre la durée d'apnée maximale et la masse corporelle (log-transformées) chez les principaux groupes de vertébrés marins

Avantages biomécaniques

Au-delà de l'avantage que présentent les individus de plus grande taille en raison des différences dans les relations d'échelle entre la taille corporelle et les réserves d'oxygène/le taux métabolique, d'autres facteurs jouent également un rôle important dans la détermination des performances de plongée. Par exemple, chez les manchots, plongeurs propulsés par leurs ailerons pour se déplacer sous l'eau (Davis & Renner 2003), des ailerons plus grands produisent plus de poussée, permettant d'atteindre des profondeurs plus importantes (Bannasch et al.

1994, Haidr 2023). Parallèlement, les espèces de manchots plus grandes ont une fréquence de battement d'aileron plus faible ce qui minimise le coût énergétique associé au déplacement (Sato et al. 2010).

D'autres facteurs à prendre en compte concernent les limitations potentielles liées à la forte pression que subissent régulièrement les vertébrés plongeurs en profondeur. Les espèces plus petites, en particulier, peuvent être sensibles au barotraumatisme, ce qui limiterait leur profondeur de plongée (Ponganis et al. 2015). En revanche, celles de plus grande taille pourraient être capables de tolérer des changements rapides de pression (Ponganis et al. 2015). **Par exemple, il a été démontré que les espèces de manchots les plus grandes et plongeant le plus profondément (manchots royaux et empereurs *Aptenodytes forsteri*) ont des volumes pulmonaires masse-spécifiques plus faibles que les espèces plus petites et plongeant moins profondément**, telles que le manchot de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) et le manchot Adélie (Maina & King 1987, Watanuki et al. 1997, Culik 2001, Ponganis et al. 2015). **Un volume pulmonaire masse-spécifique plus faible pourrait jouer un rôle important pour atténuer le risque de barotraumatisme, particulièrement critique à forte pression** (Ponganis et al. 2015).

2.2. Limites des approches interspécifiques

Tendances générales chez les vertébrés marins

Des études théoriques et empiriques sur de nombreuses espèces de vertébrés marins indiquent que la taille corporelle est un facteur déterminant des performances de plongée, les individus plus grands étant généralement capables de plonger plus longtemps et, par conséquent, d'atteindre en principe des profondeurs plus importantes (Halsey et al., 2006; Kooyman, 1989; Schreer and Kovacs, 1997). A ce jour, l'étude la plus approfondie sur l'allométrie de la plongée est celle qui a été menée par Schreer et Kovacs (1997). Ces auteurs ont analysé la durée et la profondeur maximales de plongée par rapport à la masse corporelle de 132 espèces d'oiseaux, de mammifères marins et de tortues marines. Si de fortes relations allométriques ont été observées entre de nombreux groupes taxonomiques, certains ont fait exception. En particulier, les oiseaux plongeurs capables de voler comme les cormorans, ont

présenté des écarts par rapport aux tendances attendues (Halsey et al., 2006; Kooyman, 1989; Schreer and Kovacs, 1997).

Cette relation positive entre la masse corporelle et la durée de plongée est similaire chez les oiseaux et mammifères marins, mais pour une masse corporelle donnée, les oiseaux ont tendance à plonger plus profondément (Halsey et al. 2006).

Cependant, chez certaines espèces, telles que les phoques gris (*Halichoerus grypus*), les éléphants de mer (*Mirounga spp*.) et particulièrement les **deux plus grandes espèces de manchots, les manchots empereurs et royaux, la taille corporelle seule ne suffit pas à expliquer leur capacité de plongée exceptionnelle.** En effet, chez ces espèces, de nombreuses plongées sont plus longues que prévu théoriquement (i.e. au-delà de leur limite théorique de plongée aérobique (‘*Aerobic Dive Limite’* (ADL) ; Butler, 2006)), tout en maintenant vraisemblablement un métabolisme aérobie (Butler 2004). Cela pourrait être dû à des ajustements physiologiques spécifiques pendant la plongée. **Chez le manchot royal, par exemple, l’activité de plongée s’accompagne d’une hétérothermie régionale, avec une diminution de la température de certaines parties du corps** (Handrich et al. 1997, Schmidt et al. 2006)**.** Plus particulièrement, la température de la plaque incubatrice peut diminuer d’environ 13 °C pendant l’activité de plongée, et celle de l’abdomen peut diminuer jusqu’à atteindre des températures inférieures à 20 °C (Handrich et al. 1997). Même la température des muscles pectoraux (alors même qu’ils sont utilisés pour soutenir l’activité de nage) peut diminuer de plus de 5.5 °C (Schmidt et al. 2006). La baisse de la température des tissus en dessous du niveau normothermique réduit les coûts thermorégulateurs et donc les besoins en oxygène pendant la plongée, un effet par ailleurs renforcé par l’effet Q10 (i.e. la diminution de vitesse des réactions biochimiques avec la température), qui vient aussi ralentir le métabolisme (Handrich et al. 1997, Bevan et al. 2002, Butler 2004).

Toutefois, un point crucial à considérer est **qu’un animal capable de plonger longtemps et profondément ne va pas nécessairement exploiter ces capacités**. Les contraintes écologiques imposées sur les espèces sont aussi à prendre en compte. Par exemple, les cachalots (*Physeter catodon*) et les baleines grises (*Eschrichtius robustus*) ont une masse corporelle similaire, mais la durée de plongée des cachalots est généralement dix fois supérieure à celle des baleines

grises (Halsey et al. 2006). Cela s'explique très probablement par leurs habitudes alimentaires différentes : alors que les cachalots se nourrissent principalement de calmars et d'espèces de poissons vivant à grande profondeur (Roe, 1969), les baleines grises, elles, se nourrissent surtout d'amphipodes et de polychètes présents dans les sédiments des eaux côtières peu profondes (Budnikova & Blokhin 2012). Les baleines grises sont donc probablement capables de plonger plus profondément et longtemps, mais elles en ont rarement besoin (Halsey et al. 2006).

Et au niveau intraspécifique ?

De telles différences dans la capacité de plongée en fonction de la taille sont bien documentées au niveau interspécifique mais **seulement quelques études ont été menées au sein d'une même espèce.** Chez les éléphants de mer du Sud (*Mirounga leonina*), les individus plus petits effectuent des plongées moins profondes et plus courtes, ce qui nécessite une amplitude moyenne de nage plus importante que pour les individus plus grands (Piot et al. 2023). Chez les oiseaux plongeurs, cette relation se vérifie chez le cormoran de Temminck (*Phalacrocorax capillatus*) (Watanuki et al. 1996). Parmi les quelques études sur les manchots, **une relation positive a aussi été observée entre taille et performance de plongée au sein du genre *Spheniscus* chez les manchots de Magellan (*Spheniscus magellanicus*) et du Cap (*S. demersus*) (Walker & Boersma 2003, Pichegru et al. 2013).**

Toutefois, ces différentes relations pourraient être liées au dimorphisme sexuel de ces espèces, les mâles étant généralement plus grands que les femelles (Watanuki et al. 1996, Walker & Boersma 2003, Pichegru et al. 2013). Effectivement, dans la plupart des études menées sur le plan intraspécifique, les effets de la taille corporelle sur les paramètres de plongée sont souvent confondus avec ceux du sexe. Or, même si les différences de taille corporelle peuvent être le principal facteur de variabilité intraspécifique, des stratégies comportementales sexo-spécifiques pourraient aussi être responsables, indépendamment de la taille. C'est ce qui a d'ailleurs été observé chez les cormorans de Géorgie du Sud (*Phalacrocorax georgianus*) : les mâles semblent présenter une plus grande variabilité de stratégies comportementales individuelles qui domineraient sur l'effet de la taille corporelle, tandis que les femelles seraient plus contraintes par leur physiologie (Ratcliffe et al. 2013).

3. Le cadre environnemental

3.1. Changements climatiques passés, récents et futurs

Selon le Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'Evolution du Climat (GIEC), le terme « changement climatique » désigne toute modification durable du climat, qu'elle résulte de processus internes naturels ou de forçages externes tels que les modulations des cycles solaires, les éruptions volcaniques et les changements anthropiques persistants dans la composition de l'atmosphère ou dans l'utilisation des sols (IPCC 2018).

À l'échelle des temps géologiques, ces variations se manifestent principalement par l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires, caractérisées par une périodicité d'environ 100 000 ans (**Fig. 2**) (Vimeux et al. 1999, Bard 2024). Les transitions entre ces états climatiques sont étroitement liées aux cycles de Milankovitch, c'est-à-dire aux variations de l'orbite terrestre et de l'inclinaison de l'axe de rotation de la Terre qui modifient la répartition saisonnière de l'énergie solaire reçue. Cependant, la rapidité et l'ampleur de ces changements ne peuvent être expliquées par les seuls paramètres orbitaux : elles résultent d'interactions complexes impliquant l'océan (stockage et redistribution de chaleur, pompe biologique), l'atmosphère (rétroactions liées aux gaz à effet de serre et aux nuages) et la cryosphère (albédo, stockage d'eau sous forme de glace) (Hays et al. 1976, Jouzel et al. 2007).

Néanmoins, depuis 1850 et l'ère préindustrielle, notre planète subit des changements climatiques extrêmement rapides à l'échelle des temps géologiques (**Fig. 2**) (Diffenbaugh & Field 2013, Burke et al. 2018, Osman et al. 2021). La température de la surface du globe a connu une hausse significative de 1,1 °C, qui s'accompagne d'une fonte massive des glaciers et de la banquise et d'une élévation du niveau moyen de la mer (IPCC 2023a). **En conséquence, des changements globaux dans les circulations atmosphériques et océaniques entrainent un déséquilibre croissant du climat mondial** (Cai et al. 2015, IPCC 2023a)**.**

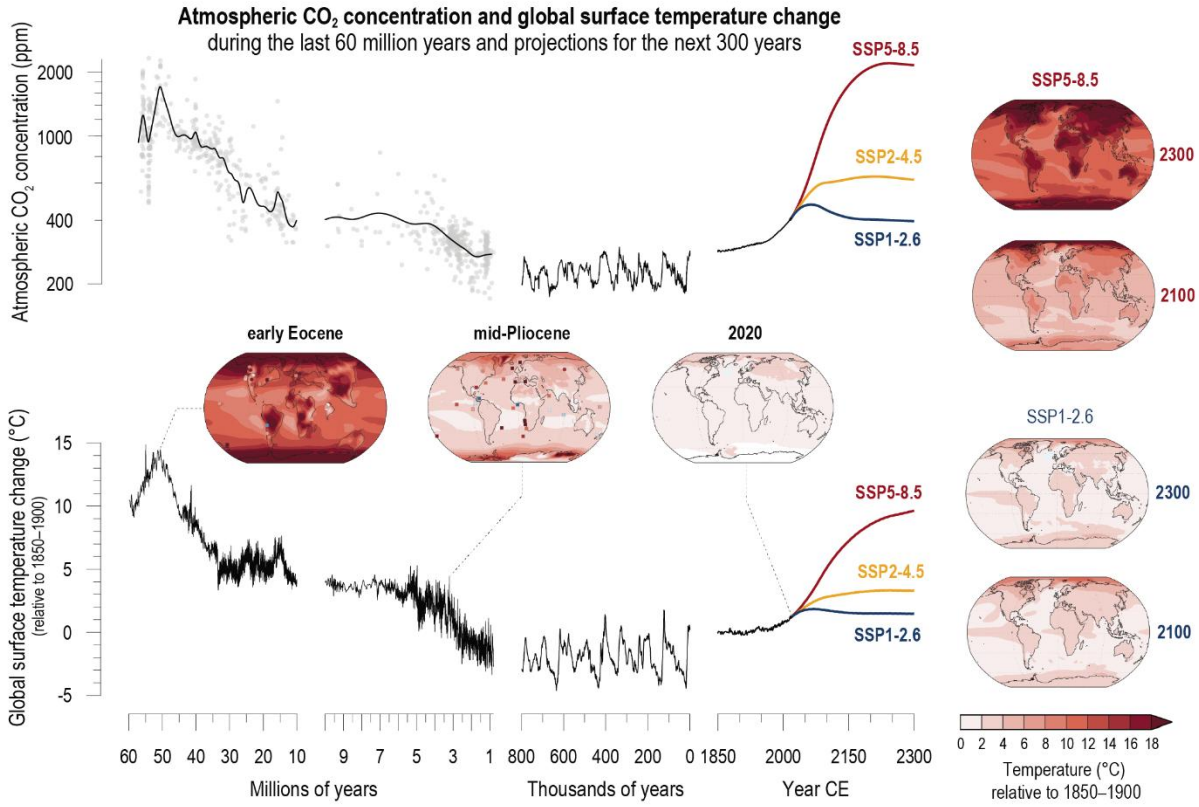


Figure 2 (IPCC 2023b) : Évolution de la concentration atmosphérique de CO_2 et de la température de surface mondiale (par rapport à 1850–1900) depuis le passé lointain jusqu'aux 300 prochaines années. Les concentrations de CO_2 issues de périodes datant de plusieurs millions d'années sont reconstituées à partir de diverses données indirectes (points gris). Les trajectoires futures du CO_2 et de la température de surface mondiale sont présentées selon trois scénarios des Shared Socio-economic Pathways (SSP) jusqu'à l'an 2300.

La cause principale est l'augmentation rapide des gaz à effet de serre d'origine anthropique dans l'atmosphère (Friedlingstein et al. 2025)**.** Quel que soit le scénario, les modèles climatiques prédisent une hausse des températures d'ici la fin du siècle (**Fig. 2**). Si les émissions mondiales se maintiennent à leur niveau actuel, le réchauffement devrait avoir dépassé 2 °C en 2050, et pire, si les elles continuent d'augmenter, la trajectoire mène à + 4,4 °C à l'horizon 2100 (IPCC 2023a). **Ces changements ont déjà ou auront des répercussions irréversibles sur les systèmes terrestres, tels qu'une hausse du niveau de la mer, un réchauffement et une acidification des océans, la fonte des glaciers et du permafrost, ainsi qu'une intensification et augmentation des évènements météorologiques extrêmes** (sècheresses, incendies, vagues de chaleur, inondations) (IPCC 2023a). **En milieu marin, la température moyenne de surface de la mer à l'échelle du globe a augmenté d'environ 0,9 °C depuis 1900 et sur une période plus courte, encore plus rapidement, de 0,6 °C depuis 1970** (IPCC 2022).

Ces changements physiques ont déjà pour conséquence un déclin majeur de la biodiversité à l'échelle mondiale, avec plus de 47 000 espèces menacées d'extinction, soit 28 % de toutes les espèces documentées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature, incluant 12 % des oiseaux, 27 % des mammifères et 41 % des amphibiens (IUCN 2025). Les espèces subissent des modifications phénologiques et biogéographiques majeures notamment les dates de migrations et de ponte chez les oiseaux (Cotton 2003, Both et al. 2004, Bardon et al. preprint). **Ces changements affectent aussi l'abondance des espèces, notamment en altitude, aux hautes latitudes et en milieu marin** (Hall 2004, DeVries 2014, Terhaar et al. 2021). Par exemple, le changement de régime climatique de 1976 – 77 dans le courant de Californie, accompagné d'un réchauffement de moins de 1 °C en moyenne dans la couche de mélange supérieure et atteignant plus de 1,2 °C entre 50 et 100 m de profondeur dans certaines zones, a entraîné un déclin de 74 % du zooplancton, ainsi qu'une réorganisation majeure des communautés d'oiseaux marins et de l'ensemble de l'écosystème (McGowan et al. 2003). La hausse des températures peut aussi contraindre certaines espèces à déplacer leur aire de répartition, en particulier vers les pôles ou en altitude (Hughes 2000, Alba & Chamberlain 2025).

Cependant, ces valeurs à l'échelle planétaire masquent des disparités régionales. En l'occurrence, les régions polaires et subpolaires se réchauffent plus rapidement que le reste du globe (IPCC 2022). Ces zones jouent un rôle central dans la régulation du climat mondial, à la fois par l'effet albédo de leur couverture neigeuse et par leur capacité à stocker le carbone (Hall 2004, DeVries 2014, Terhaar et al. 2021). Toutefois, au niveau des pôles, comme la fonte des glaces diminue l'albédo (donc la quantité d'énergie solaire réfléchie), un phénomène d'amplification se met en place, qui favorise encore plus le réchauffement (Hall 2004). Ce phénomène est majeur en Arctique, mais reste inégal en Antarctique, le secteur Ouest étant particulièrement affecté par la fonte des glaces, elle-même causée par une augmentation linéaire de la température annuelle entre 1958 et 2010 de 2,4 ± 1,2 °C, faisant du centre de l'Antarctique occidentale l'une des régions qui se réchauffent le plus rapidement au monde (Bromwich et al. 2013, Smith et al. 2019). Dans l'hémisphère Sud, le climat est fortement modulé par le Mode Annulaire Sud ('*Southern Annular Mode*' (SAM)), aussi appelé Oscillation Antarctique ('*Antarctic Oscillation*' (AAO)). Ce phénomène climatique correspond aux

oscillations de la position et de l'intensité de la ceinture de vents d'Ouest qui encercle l'Antarctique (les « quarantièmes rugissants » et « cinquantièmes hurlants »). Lors des phases positives, les vents d'Ouest se contractent vers le pôle Sud, créant des pressions plus basses que la normale autour du continent Antarctique et des pressions plus élevées aux latitudes moyennes (autour de 40°S). Depuis les années 1960, le SAM montre une tendance vers sa phase positive, principalement due au réchauffement climatique et à l'appauvrissement de la couche d'ozone au-dessus de l'Antarctique (Gillett et al. 2013, Fogt & Marshall 2020). Cette évolution a des conséquences importantes sur les régimes de précipitations régionaux et les écosystèmes de l'hémisphère sud, et pourrait être à l'origine d'une partie des changements majeurs qui touchent l'océan Austral (Gillett et al. 2013, Fogt & Marshall 2020, Kurita et al. 2025).

3.2. Le cas de l'océan Austral

Circulation et fronts océaniques

L'océan Austral s'est formé il y a environ 50 Ma lors de l'ouverture et l'isolement géographique entre le continent Antarctique et les autres continents. Il s'étend du nord de la convergence subtropicale au continent Antarctique (Orsi et al. 1995), lui-même recouvert à 98 % par la glace jusqu'à plus de 4 000 m d'altitude. C'est un carrefour majeur de la circulation thermohaline, étant connecté à trois bassins : Pacifique, Atlantico-Indien et Antarctico-Australien. Les eaux froides et denses qui s'y forment et le courant circumpolaire Antarctique ('*Antarctic Circumpolar Current*' (ACC)), participent de façon importante à la circulation globale des océans et à la régulation du climat mondial (Jacobs 2004, Mayewski et al. 2009).

La circulation de l'océan Austral se caractérise par une alternance de hautes et basses pressions générant des vents qui eux-mêmes dévient les courants de surface globalement vers le Nord et forment des tourbillons à mésoéchelle. Au niveau de 60°S, la zone des vents d'Est près du continent s'éloigne des vents d'Ouest, entrainant une remontée d'eaux profondes (i.e. '*upwelling*') qui alimente le courant circumpolaire Antarctique. Ce courant joue un rôle capital dans l'évolution des changements climatiques passés, présents et futurs. Il permet une remontée massive d'eaux renouvelées au niveau du continent Antarctique, des eaux pauvres

en oxygène, qui n'ont pas été en contact avec l'atmosphère depuis longtemps et qui sont donc capables d'échanger chaleur et CO_2. La vitesse de cette circulation détermine le temps d'échange avec l'atmosphère, et joue donc un rôle important dans les régulations du climat. Une partie de ces eaux qui viennent d'échanger avec l'atmosphère, s'enfonce en profondeur le long du continent Antarctique mais le flux d'eau douce en provenance de la glace de mer reste le principal facteur dans la formation d'eaux profondes. L'upwelling austral généré permet également la remontée des eaux profondes riches en nutriments, notamment des nitrates. Cependant, le stock austral de nitrates n'y est pas complétement utilisé car la biomasse de chlorophylle est relativement faible (< 0,5 µg/l), donc la pompe biologique du carbone peu efficace, mais cela permet d'alimenter les autres océans en nutriments et de soutenir leur production primaire au niveau mondial.

BOX 3 – Pourquoi la pompe biologique est inefficace dans l'océan Austral ?

L'océan Austral est une zone HNLC ('*High Nutrients, Low Chlorophyll*'), où les nutriments comme les nitrates sont abondants mais où la photosynthèse est limitée. En 1990, John Martin propose que la rareté du fer en est responsable (Martin, 1990). Il fonde son hypothèse sur le fait que c'est un micronutriment consommé par le phytoplancton, et que pendant l'ère glaciaire, une diminution du CO_2 atmosphérique inversement proportionnelle à la quantité de fer a été observée.

Pour tester cette hypothèse, nombres d'expériences de fertilisation artificielle ont été réalisées (Yoon et al., 2018), consistant généralement à ajouter du sulfate de fer dans la couche de mélange de l'océan Austral, puis à comparer par satellite la production primaire du patch fertilisé avec un patch control. Ces expériences confirment que le fer stimule la photosynthèse : la chlorophylle augmente, la biomasse s'accumule, les nitrates sont mieux consommés et le CO_2 diminue localement. À plus large échelle et en conditions naturelles, des études ont été menées autour des îles subantarctiques comme Kerguelen ou Crozet. Des apports de fer issus notamment du plateau continental, que l'on a mesuré consommés en surface, soutiennent effectivement d'importants blooms phytoplanctoniques.

Sans apport externe, le fer reminéralisé en profondeur peut remonter en surface par diffusion. Mais la ferricline, c'est-à-dire la zone de transition où sa concentration augmente, est particulièrement profonde. En hiver, le renforcement des vents favorise un mélange plus profond qui atteint parfois la ferricline, entraînant des apports de fer qui dominent largement sur la diffusion et constituent le principal mécanisme de remontée du fer dans l'océan Austral. Toutefois, la ferricline est généralement plus profonde que la couche de mélange, c'est pourquoi il y a peu de fer dans l'océan Austral.

Implications en géo-ingénierie : Une des idées proposées pour lutter contre l'augmentation du CO_2 atmosphérique, est d'activer la pompe à carbone biologique en fertilisant l'océan Austral. Mais de nombreuses zones d'ombre subsistent quant aux impacts sur les écosystèmes, à l'efficacité réelle, ou encore au coût économique. Depuis 2009, aucune nouvelle expérience de fertilisation artificielle n'a été conduite, faute de financements et à cause de nombreuses controverses. Quelques travaux ont étudié les conséquences écologiques potentielles, l'une des principale étant la diminution de la productivité dans les bassins voisins par manque de nutriments exportés (Buesseler et al., 2024). Ces risques, associés à l'absence de gouvernance internationale claire expliquent la grande prudence de la communauté scientifique et posent des questions éthiques : a-t-on le droit de modifier artificiellement la planète à l'échelle globale ?

L'océan Austral se compose de masses d'eau séparées latitudinalement par des frontières hydrologiques qui structurent la circulation et conditionnent la distribution des organismes marins : les fronts océaniques (**Fig. 3**).

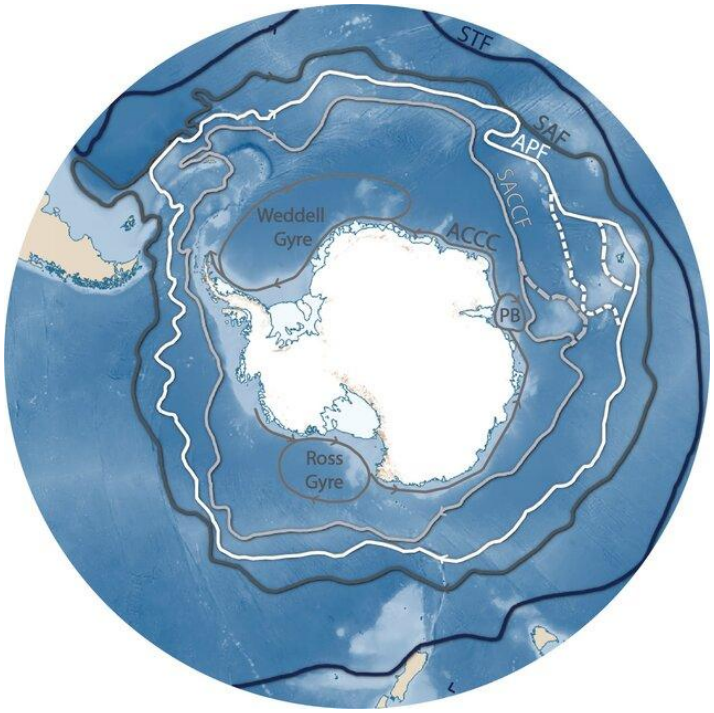


Figure 3 (Maroni and Wilson, 2022) : Carte de l'Antarctique et de l'océan Austral. Les fronts sont indiqués comme suit : Front Subtropical (STF), Front Subantarctique (SAF), Front Polaire Antarctique (APF), Front du Courant Circumpolaire Antarctique Sud (SACCF), et Front du Courant Côtier Antarctique (ACCC). Lignes pleines : fronts originaux (Matsuoka et al., 2021). Pointillés : ajouts récents (Park et al., 2014; Sokolov and Rintoul, 2009). Gyres : (Nunes Vaz and Lennon, 1996; Roach and Speer, 2019; Vernet et al., 2019; Williams et al., 2016)

Ces fronts sont définis comme des zones de forts gradients d'un paramètre physique donné. Les courants horizontaux et verticaux y sont accélérés. On distingue du nord vers le sud : le Front Subtropical, le Front Subantarctique, le Front Polaire, qui eux-mêmes délimitent trois zones, respectivement : la zone subantarctique, la zone du Front Polaire, et la zone Antarctique.

Le **Front Subtropical** sépare les eaux tropicales des eaux subtropicales et constitue la limite nord de l'ACC (Orsi et al. 1995).

Plus au sud, le **Front Subantarctique** défini par l'isotherme de surface à 8 °C, se distingue par d'importants gradients de température et de salinité (Orsi et al. 1995). Il oppose les eaux subantarctiques, plus froides et moins salées, aux eaux subtropicales plus chaudes et enrichies en sels dissous, ce qui favorise l'enrichissement en nutriments et soutient une production biologique abondante, depuis le phytoplancton jusqu'aux oiseaux et mammifères marins.

Encore plus au Sud, les eaux glacées antarctiques rencontrent les eaux subantarctiques au niveau du Front Polaire, défini par l'isotherme 2 °C à 200 m de profondeur, qui correspond aux isothermes 4 °C – 5 °C en surface pendant l'été (Park et al. 1993)**.**

Au-delà, la **divergence Antarctique** correspond à la zone où les eaux très denses, froides et salées, plongent en profondeur, induisant un *upwelling* d'eaux des moyennes latitudes. Enfin, la divergence Antarctique délimite l'extension méridionale du courant circumpolaire. Étroitement liée à la glace de mer estivale, cette région est l'une des plus productives de l'océan Austral, avec une biodiversité remarquable de prédateurs supérieurs (Tynan 1998).

Les fronts ne sont pas contraints par la latitude et leur position varie selon les changements saisonniers de température. De même, une partie de la banquise fond pendant l'été Austral, formant la « Seasonal Ice Zone » (SIZ).

Cette stratification latitudinale des masses d'eaux s'accompagne d'une stratification verticale avec les eaux plus froides et denses en profondeur. Les eaux de surface constituent la couche dite « de mélange » et sont délimitées par la surface et la zone de fort gradient de température dans la colonne d'eau (i.e. thermocline). **La profondeur de cette thermocline est aussi sujette à de fortes variations saisonnières, déterminant la production primaire et par conséquent, l'accessibilité aux ressources pour les oiseaux plongeurs** (Charrassin & Bost 2001, Sallée et al. 2010)**.**

Réseaux trophiques

La production primaire de l'océan Austral est dépendante de la circulation océanique avec des '*blooms*' phytoplanctoniques qui se forment surtout au niveau des fronts polaire et subantarctique (Strass et al. 2002). Au printemps, le réchauffement et la fonte de la glace de mer soutiennent aussi cette production primaire, les concentrations en chlorophylle a étant maximales en été et minimales pendant l'hiver Austral (Moore & Abbott 2002).

Cette production primaire supporte des biomasses élevées d'espèces proies, centrales pour les prédateurs supérieurs des écosystèmes australx (oiseaux et mammifères marins) (Croxall et al. 1992). L'abondance de ces proies fait que l'océan Austral abrite probablement la communauté de prédateurs supérieurs (oiseaux marins, phoques, cétacés) la plus importante au monde en nombre et en biomasse (Croxall et al. 1992). Les zones frontales sont généralement associées à une grande richesse spécifique d'oiseaux et de mammifères marins (Bost et al. 2009).

Plus précisément, les réseaux trophiques de l'océan Austral sont structurés de deux façons (**Fig. 4**). Ils peuvent être courts, dominés par le krill Antarctique (*Euphausia superba*), ou être composés de voies alternatives où d'autres espèces de krill, céphalopodes et poissons jouent un rôle majeur dans le lien entre producteurs primaires et niveaux trophiques supérieurs (**Fig. 4**) (Benninghoff 1987, Barrera-Oro 2002, Queirós et al. 2024).

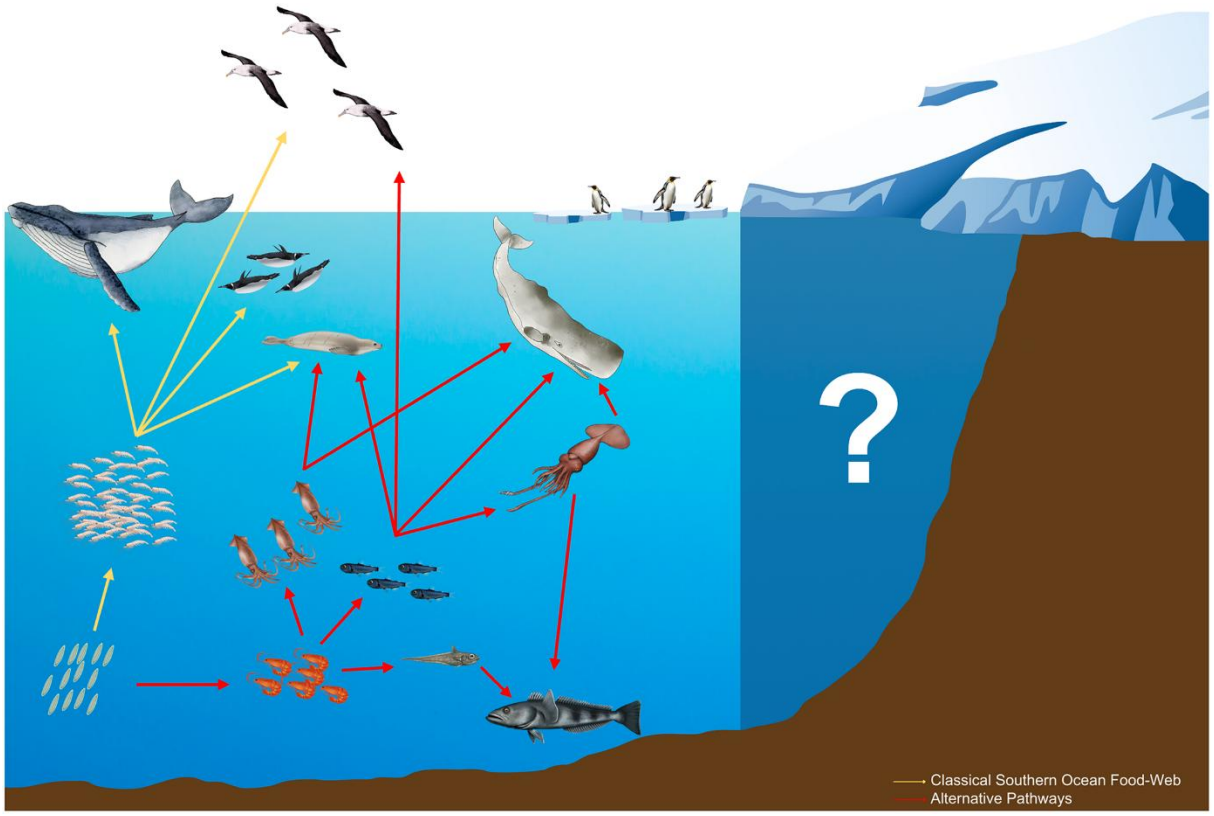


Figure 4 (Queirós et al. 2024) : Illustration des différentes voies du réseau trophique de l'océan Austral. Les flèches jaunes indiquent la voie traditionnelle, dominée par le krill, tandis que les flèches rouges indiquent des voies alternatives, mais tout aussi importantes, où d'autres espèces de krill, de poissons et de calmars constituent des maillons essentiels entre les producteurs primaires et les prédateurs de niveau supérieur.

Les poissons mésopélagiques bioluminescents de la famille des Myctophidés (proies principales de nombreux prédateurs comme les manchots royaux) constituent d'ailleurs la biomasse nectonique la plus importante en milieu subantarctique et subtropical (Croxall et al. 1992).

La simplicité des réseaux trophiques permet à une grande partie de la productivité totale d'atteindre des niveaux trophiques supérieurs, ce qui explique l'abondance de grands prédateurs.

Impact des changements globaux

L'océan Austral joue un rôle central dans le climat planétaire et la régulation des cycles biogéochimiques. Il représente 30 % de l'océan global mais stocke 43 % du CO_2 anthropique et 75 % de la chaleur, en raison de sa température et sa circulation (Frölicher et al. 2015).

Toutefois, ces caractéristiques en apparence positives face aux changements globaux se traduisent en réalité par une acidification rapide, accompagnée d'un réchauffement des eaux profondes (Bai et al. 2022). Non seulement l'océan Austral se réchauffe plus vite que le reste du globe, mais sur toute sa colonne d'eau alors que ce processus est surtout restreint à la surface dans les autres océans. Cela introduit une perturbation dans des environnements profonds stables qui ne connaissent normalement pas de variation de température.

Les études visant à comprendre l'effet du climat sur les écosystèmes pélagiques de l'océan Austral ont débuté dans les années 1950 par des campagnes océanographiques et concernaient surtout des suivis à terre sur des colonies d'oiseaux et de mammifères marins. Dans les années 1990, le développement de l'imagerie satellite a permis d'étudier en parallèle les paramètres physiques (SST, concentration de glace, etc.) et biologiques (chlorophylle a, couleur) des océans.

Aujourd'hui, les experts mettent en évidence des changements physiques majeurs observés ou modélisés dans l'océan Austral (**Fig. 5**) tels qu'un réchauffement marqué de la zone subantarctique, une intensification des vents et une augmentation de la présence de tourbillons, ainsi que les déplacements et modifications de la position des fronts océaniques (IPCC 2022).

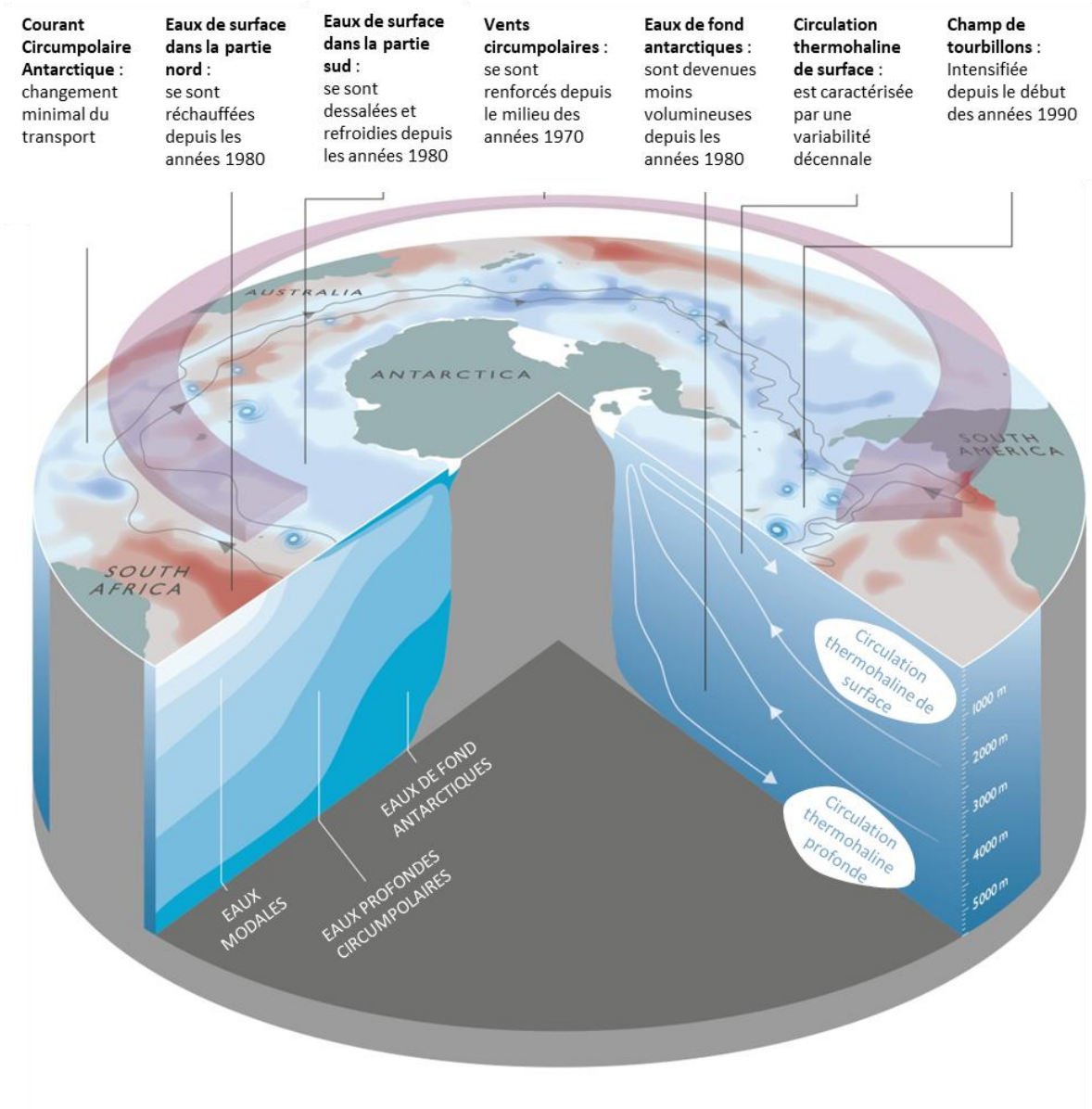


Figure 5, adaptée de IPCC (2022) : Exemples de conséquences des changements globaux dans l'océan Austral

Au niveau écosystémique, ces modifications physiques peuvent entraîner des répercussions directes ou indirectes sur les différents maillons du réseau trophique :

Dans un premier temps, une augmentation de la stratification de la colonne d'eau (due au réchauffement des eaux de surface et à l'apport d'eau douce provoqué par la fonte des glaces) impliquerait moins de mélange profond donc moins de nutriments amenés dans la zone euphotique, ce qui diminuerait la production primaire, et donc la pompe à carbone biologique (Behrenfeld et al. 2006, Li et al. 2020). Les mesures de productivité primaire dans l'océan Austral suggèrent d'ailleurs une diminution d'environ 1,5 % par an depuis le début du siècle (Boyce et al. 2010), et les changements de régime de glace de mer entrainent déjà des

restructurations des communautés phytoplanctoniques, notamment la diminution de la biomasse de diatomées par rapport aux autres microalgues (Hayward et al. 2025). A long terme, elles pourraient réduire la dominance du réseau trophique centré sur le krill et diminuer l'export biologique du carbone vers les profondeurs (Hayward et al. 2025).

Au niveau intermédiaire, le réchauffement des masses d'eaux et la diminution de la glace de mer ont déjà causé une nette diminution de la densité du krill Antarctique au niveau de sa limite nord de distribution, ainsi qu'une concentration des population vers le sud concomitante à une baisse de recrutement au cours des ~ 90 dernière années (Atkinson et al. 2004, 2019).

En outre, le réchauffement climatique pourrait avoir de nombreuses conséquences sur l'une des ressources principales des prédateurs supérieurs de l'océan Austral, les poissons myctophidés (Rintz et al. 2025)**.** Les espèces subtropicales de myctophidés devraient étendre leur distribution vers le sud, tandis que celle des espèces australes se restreindraient vers le continent Antarctique (Rintz et al. 2025). Ce déplacement circumpolaire pourrait intensifier la compétition interspécifique entre myctophidés. Par ailleurs, les myctophidés des zones subtropicales sont généralement de plus petite taille, conformément à la règle de Bergmann, et leur progression vers le sud pourrait entraîner une diminution de la taille corporelle moyenne des individus dans les populations de myctophidés (Eskuche-Keith et al. 2024, Rintz et al. 2025), ce qui impacterait certains prédateurs plongeurs comme les éléphants de mer, très consommateurs de myctophidés (Cherel et al. 2008). Enfin, comme ces poissons participent à la pompe biologique du carbone par leurs migrations verticales, tout déplacement de leur niche thermique pourrait modifier le flux de carbone vers les profondeurs océaniques, avec des implications majeures pour le cycle biogéochimique du carbone dans l'océan Austral (Henson et al. 2022, Rintz et al. 2025). Ces changements d'abondance et de distribution de ces ressources clés pour les écosystèmes australes sont associés à des répercussions en cascade sur les prédateurs supérieurs (oiseaux, mammifères marins) (Croxall et al. 2002).

Les impacts sur les prédateurs supérieurs concernent la dynamique de population, la répartition et la phénologie. Depuis les années 1970, le déclin de nombreuses populations

d'oiseaux et mammifères marins a été observé (Jenouvrier et al. 2005, Fretwell et al. 2025). Par exemple, le déclin de plusieurs populations d'otaries et d'oiseaux dans les îles du Prince-Édouard a été associé à des changements dans la circulation de l'ACC à l'échelle régionale (Allan et al. 2013). La péninsule Antarctique illustre elle aussi ces dynamiques. En Terre Adélie, la fonte de la banquise associée au réchauffement a probablement causé la chute drastique de 50 % de la population de manchots empereurs entre les années 1952 et 2000 (Barbraud & Weimerskirch 2001). Plus récemment, au printemps 2022, l'étendue de la banquise a atteint un niveau historiquement bas dans la mer de Bellingshausen en Antarctique occidentale, qui s'est maintenu tout au long de l'année et qui s'est traduit par un échec régional de reproduction des colonies de manchots empereurs (Fretwell et al. 2023). Au-delà du déclin des populations, des modifications des aires de répartition de certaines espèces ont été relevés. Les colonies de manchots Adélie par exemple ont migré vers le sud, réduisant ainsi leur distribution (Emslie et al. 1998, Forcada & Trathan 2009). En revanche, celle des manchots papous (*Pygoscelis papua*) et à jugulaire (*P. antarcticus*) s'est étendue en Péninsule Antarctique (Fraser et al. 1992, Forcada & Trathan 2009). Enfin, des modifications de la phénologie des espèces ont été observées, entrainant des désynchronisations spatiale ou temporelle entre stades de reproduction et disponibilité en nourriture (théorie du '*match/mismatch'*). Par rapport au début des années 1950, plusieurs espèces d'oiseaux marins nichant en Terre Adélie ont tendance à arriver sur site 9,1 jours plus tard et à pondre 2,1 jours plus tard, en raison de la diminution de l'étendue de glace de mer (12- 20 % entre 1950 et 2004) et de l'augmentation de la durée d'englacement qui réduisent l'abondance et/ou l'accessibilité aux ressources comme le krill (Barbraud & Weimerskirch 2006).

3.3. Enjeux pour les espèces

Adaptation et traits d'histoire de vie

Les effets des changements globaux peuvent se manifester par des modifications : (1) du comportement et de l'écologie (plasticité), (2) de la physiologie, (3) de l'évolution (adaptation génétique), et (4) du risque d'extinction de espèces (Parmesan & Yohe 2003, Thomas et al. 2004, Both et al. 2006, Somero 2010, Hoffmann & Sgrò 2011, Chen et al. 2011, Merilä & Hendry 2014, Seebacher et al. 2015, Urban 2015, Thackeray et al. 2016).

Les effets sur le comportement et l'écologie peuvent s'exprimer par des modifications de l'aire de répartition avec déplacement des espèces vers des zones plus favorables, des **changements de phénologie** incluant par exemple un décalage de la période de reproduction ou de migration qui coïncide avec les nouvelles conditions, et des **changements de l'utilisation d'habitat** (Parmesan & Yohe 2003, Both et al. 2006, Chen et al. 2011, Thackeray et al. 2016).

La réponse physiologique quant à elle, comprend les ajustements réversibles de la physiologie au cours de la vie d'un individu (i.e. acclimatation) (Somero 2010, Seebacher et al. 2015).

La réponse évolutive fait référence à la sélection naturelle, sur plusieurs génération, les individus porteurs des traits les mieux adaptés aux nouvelles conditions devraient avoir plus de descendants (Hoffmann & Sgrò 2011, Merilä & Hendry 2014).

Enfin, si l'espèce ne peut ni migrer, ni s'acclimater, ni évoluer assez vite, elle risque l'extinction (Thomas et al. 2004, Urban 2015).

Importance de la variabilité intraspécifique

La variabilité inter-individuelle au sein d'une même espèce constitue un mécanisme fondamental permettant aux populations de faire face aux changements environnementaux actuels et futurs. Au niveau populationnel, elle implique des réponses différentes face aux pressions de sélection imposées par les modifications environnementales. Chez les mammifères, les oiseaux et les ectothermes, de nombreuses études montrent que les variations phénotypiques entre individus, génétiques ou non, influencent leur survie ou leur reproduction face aux changements environnementaux. Chez les lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) par exemple, il existe une forte sélection sur le moment de la mue saisonnière associée à la blancheur du pelage faisant office de camouflage dans leur environnement enneigé (**Fig. 6**) (Zimova et al. 2016). En cas de décalage entre la couleur du pelage et celle de l'environnement, la survie hebdomadaire peut diminuer jusqu'à 7 % (**Fig. 6**) (Zimova et al. 2016). Avec la diminution de la durée d'enneigement, ces coûts de mortalité pourraient entrainer d'importants déclins démographiques d'ici la fin du siècle (Zimova et al. 2016).

Toutefois, la sélection naturelle agissant sur la grande variabilité individuelle de la phénologie de la mue pourrait permettre une adaptation évolutive au décalage de camouflage.

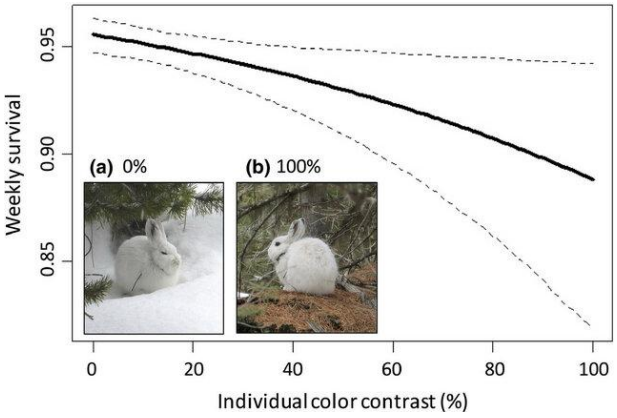


Figure 6 (Zimova et al., 2016) : Effet du contraste de couleur individuel sur la survie hebdomadaire des lièvres d'Amérique. Les lignes pointillées indiquent les intervalles de confiance à 95 %, tandis que la ligne continue représente la survie moyenne à un niveau donné de contraste de couleur entre un lièvre et son environnement.

Un autre exemple est celui des guillemots de Troïl (*Uria aalge*) dont le dimorphisme génétique de coloration reflète le climat océanique de l'Atlantique Nord. Un morphe '*non-bridled*' a la tête entièrement noire ou brun foncé, et un morphe '*bridled*' présente un anneau oculaire blanc et un sillon auriculaire blanc s'étendant vers l'arrière depuis l'œil. Le premier est positivement corrélé à la température des eaux de surface en hiver, alors que le second l'est négativement. Même si la population est relativement équilibrée entre ces deux morphes actuellement, ces résultats suggèrent qu'un réchauffement des eaux de surface pourrait induire des changements directionnels et modifier leur fréquence relative (Reiertsen et al. 2012). Un dernier exemple est illustré par la taille des femelles de perche (*Perca fluviatilis*), les grandes femelles produisant une descendance moins sensible aux fluctuations thermiques et contribuant ainsi à la résilience de l'espèce face au réchauffement climatique (Hall et al. 2023).

Cette hétérogénéité individuelle s'avère particulièrement cruciale dans le contexte des changements globaux. La plasticité phénotypique pourrait modifier le phénotype moyen d'une population. **Cependant, pour que ces réponses adaptatives soient réellement efficaces pour la survie d'une population, il faut que la diversité actuelle entre individus inclue des traits avantageux face aux nouvelles conditions environnementales.** Comprendre les mécanismes sous-jacents à cette variabilité inter-individuelle et son rôle dans l'adaptation aux changements globaux apparaît donc essentiel pour prédire la résilience des espèces et mettre en place les stratégies de conservation adaptées.

Le cas des oiseaux marins de l'océan Austral

Les oiseaux marins sont des consommateurs majeurs dans l'océan Austral, en raison de leur abondance élevée, leur distribution étendue, et leur haute position dans les réseaux trophiques (Brooke 2004, Kokubun et al. 2025). Ils regroupent environ 60 espèces nichant sur les îles subantarctiques et Antarctiques ou sur le continent Antarctique (De Broyer & Danis 2011), réparties en 4 ordres principaux (**Fig. 7**) : les Sphénisciformes (manchots), les Procellariiformes (albatros, pétrels, prions et océanites), les Charadriiformes (skuas, sternes et goélands) et les Suliformes (cormorans).



Figure 7 : Ordres principaux des oiseaux marins de l'océan Austral. De gauche à droite, Sphénisciformes (premier plan : manchot papou *Pygoscelis papua* ; arrière-plan : manchot royal *Aptenodytes patagonicus*), Procellariiformes (Pétrel géant *Macronectes giganteus*), Charadriiformes (Skua *Stercorarius antarcticus*) et Suliformes (Cormoran de Crozet *Leucocarbo melanogenis*)

Ces espèces s'alimentent en mer mais doivent revenir à terre en période de reproduction (*'central place foragers'*, Orians & Pearson 1979**). Cette dissociation entre sites d'alimentation et de reproduction contraint directement leur distribution en mer en période de reproduction** (Weimerskirch et al. 1997)**.** Pendant l'élevage des poussins, de nombreuses espèces présentent une réduction de leur rayon de recherche alimentaire, concomitante à l'augmentation des besoins énergétiques liés à la croissance du poussin (Weimerskirch et al. 1997). A ce découplage horizontal s'ajoute une dimension verticale pour les oiseaux plongeurs, qui pêchent leurs proies en profondeur (Kooyman 1989). Enfin, la zone d'exploitation des ressources par les oiseaux marins est déterminée par l'ensemble de leurs caractéristiques alimentaires. Par exemple, les différences de comportements de recherche alimentaire entre les manchots à jugulaire et les manchots papous influencent directement leur distribution

spatiale et leur utilisation de l'habitat marin des îles Shetland du Sud (Péninsule Antarctique) (Kokubun et al. 2010). Ces deux espèces se nourrissent principalement de krill Antarctique mais les manchots papous effectuent la plupart (71 %) de leurs plongées dans les zones peu profondes du plateau continental (profondeur < 200 m), près des côtes, dont 28 % de plongées benthiques (Kokubun et al. 2010). Au contraire, les manchots à jugulaire plongent surtout dans les eaux plus profondes au large du plateau (77 % de leurs plongées), avec une stratégie clairement pélagique (4,5 % de plongées benthiques) (Kokubun et al. 2010). En conséquence, une ségrégation spatiale des zones d'alimentation, avec une restriction à 126 km² environ pour les manchots papous, contre 326,6 km² pour les manchots à jugulaire (Kokubun et al. 2010). Cette ségrégation spatiale et comportementale aurait pour effet de limiter la compétition interspécifique pour les ressources communes de krill (Kokubun et al. 2010). Lorsqu'une colonie d'oiseaux marins se nourrit dans les zones proches de son site de nidification, et dans un environnement où les ressources sont limitées, la compétition intra ou interspécifique peut d'ailleurs réduire l'abondance de ses proies autour de la colonie. Ce phénomène connu comme « le halo de Ashmole », est particulièrement étendu pour les grandes colonies, car la pression de prédation locale y est plus forte (Ashmole 1963, Birt et al. 1987, Lewis et al. 2001). Cela implique que les individus nichant sur des colonies de grande taille sont souvent contraints de parcourir de longues distances pour trouver de la nourriture (Lewis et al. 2001).

Le découplage entre site d'alimentation en mer et site de reproduction à terre est particulièrement contraignant pour les oiseaux marins faces aux changements des conditions climatiques, qui doivent toujours revenir au même site pour se reproduire. En l'occurrence, les changements de températures peuvent affecter la répartition des proies et entrainer des répercussions en cascades sur la reproduction des prédateurs supérieurs. Ainsi les pétrels bleus (*Halobaena caerulea*) des îles Kerguelen ont vu leur succès de reproduction chuter entre 1986 – 1995 suite à des températures de surface océaniques anormalement chaudes, elles-mêmes corrélées à El Niño (Guinet et al. 1998). En cause, les crustacés dont se nourrissent les pétrels sont restés dans des eaux plus profondes ou trop éloignées des sites de reproduction (Guinet et al. 1998). Les pétrels dépendaient de leurs réserves accumulées, une mauvaise condition corporelle entraînant alors l'abandon des œufs (Guinet et al. 1998). L'augmentation

de la fréquence et l'intensification de ces évènements extrêmes pourraient donc entraîner des répercussions dramatiques sur les populations de l'océan Austral.

Cependant, toute conséquence n'est pas nécessairement négative, ou du moins pour le moment. Chez les albatros hurleurs (*Diomedea exulans*) nichant sur l'île de la Possession (Archipel Crozet), une tendance à l'augmentation de la longueur du bec a été observée au cours des ~ 60 dernières années, en lien entre autres avec les conditions climatiques (Anton et al. 2024). Ces oiseaux utilisent les vents pour parcourir de longues distances à moindre coût énergétique (Weimerskirch & Wilson 2000, Weimerskirch et al. 2012). Or, sur la période étudiée, l'augmentation de la vitesse des vents dans des régions utilisées par les albatros pour chercher leur nourriture pourrait avoir favorisé la recherche alimentaire en période de reproduction, et donc indirectement la croissance des poussins (Anton et al. 2024).

4. Le manchot royal comme modèle d'étude

4.1. Biologie et cycle de vie

Aire de répartition

Les manchots royaux se reproduisent généralement en colonies larges et denses (2 reproducteurs / m² en moyenne) sur les plages sableuses ou les vallées côtières des îles subantarctiques situées entre les latitudes 45°S et 55°S (**Fig. 8**), généralement à moins de 400 kilomètres du Front Polaire (Barrat 1976, Bost et al. 2013). En latitude, ils sont distribués depuis les îles Crozet (46°S), en limite nord, jusqu'à la Terre de Feu au Sud. La colonie récente de la Baie Inutile en Terre de Feu au Chili compte quelques centaines d'individus reproducteurs (Gherardi-Fuentes et al. 2019, Pütz et al. 2021a).



Figure 8, adaptée de BirdLife International (2020) : Distribution du manchot royal. La zone orange indique la présence de l'espèce

Conditions océaniques et climatiques rencontrées en mer et à terre

Les manchots royaux (**Fig. 9**) rencontrent des conditions environnementales variables selon la saison.

Pendant l'été Austral, ils exploitent les zones frontales, principalement la zone du Front Polaire bien que le Front subantarctique soit aussi ciblé par certains individus (îles Crozet (Bost et al. 2009), Falkland/Malouines (Pütz 2002, Pütz & Cherel 2005, Bost et al. 1997). L'épaisseur de la couche de mélange est de ~ 80 m avec une température de ~4 °C (Charrassin & Bost 2001). Entre 130 et 230 m de profondeur, la colonne d'eau change rapidement de température atteignant environ 2 °C (gradient moyen : -0,5 °C/10 m) (Charrassin & Bost 2001). Les manchots ciblent principalement la zone de cette thermocline, au-delà de la couche de mélange (Charrassin & Bost 2001).

En hiver, les conditions environnementales se dégradent. Les manchots étendent leur aire d'alimentation jusqu'à la limite de la zone des glaces (56 – 62°S), jusqu'à 1 600 km du site de reproduction (Charrassin & Bost 2001, Bost et al. 2004). La couche de mélange est plus épaisse, atteignant ~ 150 m de profondeur, et sa température varie entre -0,8 et 2 °C (Charrassin & Bost 2001). En plongée, les manchots descendent à des profondeurs comprises entre 200 et 250 m, également dans la zone de la thermocline, ici aussi au-delà de la couche de mélange mais

plus profonde qu'en été, dont les températures s'inversent et augmentent de 1 à 2 °C en profondeur (gradient moyen : -0,35 °C/10 m) (Charrassin & Bost 2001).

A terre, les îles où les manchots nichent sont exposées à des conditions climatiques qui se détériorent pendant la période hivernale et varient fortement en début de printemps (Bardon 2024)**.** Sur l'île de la Possession (Crozet), les précipitations s'intensifient, entraînant crues des rivières, et éboulements, tandis que la fréquence des tempêtes augmente et que les vents se renforcent, passant en moyenne de 35 $km.h^{-1}$ en été à 42 $km.h^{-1}$ en hiver, ce qui peut générer des vagues qui submergent les plages. Parallèlement, la température moyenne à terre chute de 8 °C à 3 °C et, surtout, les sols peuvent être gelés quotidiennement, ce qui n'est pas systématiquement le cas en été (Bardon 2024).

Variabilité intraspécifique de la taille corporelle

Le manchot royal est la deuxième plus grande espèce de manchot après son cousin le manchot empereur.

Quelques sous espèces ont été suggérées mais seulement 2 sont actuellement reconnues : *A. p. patagonicus* et *A. p. halli*. Elles se distinguent principalement par leur répartition géographique mais aussi au niveau génétique. Ainsi, *A. p. patagonicus* se reproduit dans le secteur atlantique de l'océan Austral (e.g. Géorgie du Sud) alors qu'*A. p. halli* se reproduit dans le secteur Indo-pacifique (e.g. îles Crozet, Kerguelen).



Figure 9 : Manchots royaux (adultes et poussin en fin de mue), Ile de la Possession, Archipel Crozet

En revanche, au niveau morphologique, on distingue des différences de taille corporelle plus entre localités qu'entre ces sous-espèces. Par exemple, les ailerons des individus des îles Crozet et Marion (*A. p. halli*) sont ~ 5 % plus grands que ceux de Géorgie du Sud (*A. p. patagonicus*) (Bost et al. 2013). En revanche, ils sont aussi ~ 16 % plus grands que leurs congénères de Kerguelen, de la même sous-espèce (Bost et al. 2013).

Le manchot royal présente un dimorphisme sexuel modéré. Les mâles sont généralement plus grands que les femelles (e.g. longueurs de bec – aileron – tarse, mâles : = 123,4 – 325,6 – 119,3 mm vs. femelles : 118,8 – 316,8 – 116,4 mm ; soit des mâles ~ 3 % plus grands, valeurs pour l'île de la Possession, Archipel Crozet, Kriesell et al. 2018).

BOX 4 - Caractéristiques anatomiques générales du manchot royal

Les manchots appartiennent à l'ordre des Sphénisciformes. Bien qu'ils aient perdu toute aptitude au vol au cours de l'évolution, et soient aujourd'hui les seuls oiseaux entièrement aquatiques, ils partagent un ancêtre commun avec les Procellariiformes, oiseaux volants. L'occupation progressive du milieu marin s'est accompagnée de l'acquisition de plusieurs adaptations morphologiques et fonctionnelles comme :

- les ailes modifiées en **ailerons**, des palettes rigides et réduites particulièrement efficace dans la propulsion aquatique (G.L. Kooyman, 1989),

- le **plumage dense et imperméable** grâce aux sécrétions huileuses de la glande uropygiale,

- la faible volumétrie des bulles d'air contenues entre les plumes, combinée à une épaisse couche de graisse sous-cutanée qui confère une bonne **isolation thermique** (G.L. Kooyman, 1989; Wilson et al., 1992),

- une **bonne vision en lumière bleue et verte**, lumières qui pénètrent le plus profondément dans l'océan (Lee et al., 2013; Martin, 1999).



Le manchot royal se distingue par sa silhouette élancée, ses taches auriculaires oranges vives autour du cou et son tarse dépourvu de plumes. Sa tête et sa gorge sont noirâtres, avec des mandibules inférieures oranges à roses et des yeux bruns. Ses nageoires sont proportionnellement plus grandes que celles de l'empereur, blanches en dessous avec des extrémités foncées. Le dos est bleu argenté après la mue, puis vire au gris terne à la fin de l'été. Les poussins sont recouverts d'un duvet brun. Leur bec est noirâtre jusqu'à la mue vers le plumage immature. A ce stade, leurs taches auriculaires sont jaunes pâles.

Cycle de reproduction

Le cycle de reproduction des manchots royaux (**Fig. 10**) dure en moyenne ~ 14 mois pour élever un seul poussin, ce qui en fait le plus long connu dans le règne avien (Bost et al. 2013).

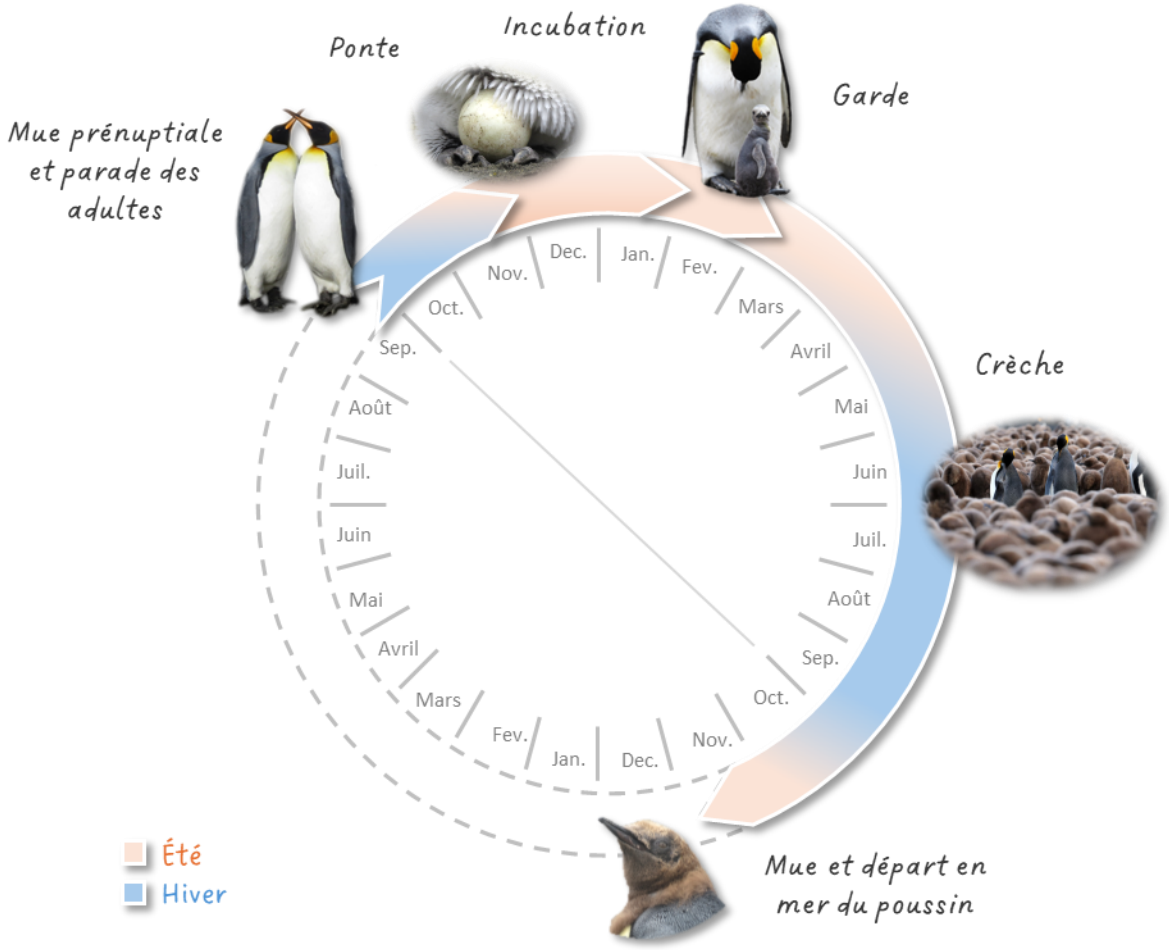


Figure 10 : Cycle de reproduction typique d'un couple de manchot royaux en succès (reproducteurs précoces). Les périodes en bleu indiquent l'hiver et en orange l'été Austral.

Il commence par une mue prénuptiale vers la fin de l'hiver Austral (septembre-novembre). Après une période d'alimentation post-mue, pendant laquelle les oiseaux récupèrent leur condition corporelle, ils entament une période de **parade nuptiale** dans la colonie, qui dure une quinzaine de jours. Au cours de cette période, les couples se forment, un territoire de reproduction est choisi et les femelles **pondent leur unique œuf**.

Ensuite, les femelles retournent en mer pour se nourrir, tandis que les mâles prennent le relais pour la **première période d'incubation** (Weimerskirch et al. 1992, Descamps et al. 2002).

Pendant le reste de la saison estivale, les deux partenaires alternent entre les tâches parentales dans la colonie et les trajets alimentaires en mer (Stonehouse 1960, Weimerskirch et al. 1992)**.** La période d'incubation dure environ 54 jours, pendant lesquels les partenaires se relaient par périodes de 6 à 18 jours (i.e. '*shifts'*).

L'éclosion a généralement lieu pendant le deuxième *shift* d'incubation de la femelle. Les poussins sont nourris fréquemment et sont toujours couvés ou surveillés par l'un de leurs parents pendant environ 35 jours. Par la suite, les deux parents retournent en mer pour se nourrir et les poussins se regroupent progressivement en « **crèches** » (Stonehouse 1960, Geiger et al. 2011, Saraux et al. 2012).

Pendant l'hiver Austral (d'avril à septembre), la durée des trajets de recherche alimentaire des parents augmente considérablement et les visites pour nourrir les poussins deviennent moins fréquentes, laissant ces derniers jeûner pendant de longues périodes, jusqu'à 5,5 mois (Cherel & Le Maho 1985)**.**

Avec le retour du printemps, les parents reviennent plus fréquemment nourrir leur poussin, ce qui leur permet de **reprendre leur croissance et de constituer leur plumage immature imperméable en parallèle de leur première mue (Corbel et al. 2009). Après la mue, les poussins, désormais juvéniles, partent en mer pour la première fois** (i.e. '*fledging'*), à l'âge de 10 à 13 mois environ. Ils reviennent se reproduire pour la première fois à l'âge de 3 ou 4 ans (Bost et al. 2013, Orgeret et al. 2019, Weimerskirch et al. 1992).

Comme ce cycle dure plus d'un an, il implique que les individus en succès reproducteur une année, doivent nourrir leur poussin au début de l'été Austral suivant et ne peuvent donc pas commencer une nouvelle reproduction avant le départ en mer du poussin (Barrat 1976, Weimerskirch et al. 1992, Olsson 1996). Dans ce deuxième cas, la reproduction sera tardive et se traduira par une ponte vers la fin-janvier à mars (Bost et al. 2013), et par une croissance pré-hivernale rapide du poussin (Stier et al. 2014). Toutefois, plus le poussin a pu accumuler des réserves avant l'hiver, plus il a de chance d'y survivre. Par conséquent, le taux de succès

des reproductions tardives est très inférieur à celui des reproductions précoces (65 % des poussins précoces partent en mer contre moins de 10 % des poussins tardifs, Stier et al. 2014).

La taille corporelle chez le manchot royal pourrait relever d'une importance particulière dans le cycle de vie de l'espèce à la fois chez les adultes et les poussins. Comme discuté précédemment, les parents plus grands pourraient effectuer des plongées plus longues et plus profondes, optimisant ainsi l'acquisition de nourriture amenée au poussin. Ce dernier aurait alors une meilleure croissance pré-hivernale. Si en plus la taille des parents est génétiquement transmise au poussin, il bénéficierait d'un double avantage à l'entrée de l'hiver. Pendant l'hiver, un poussin de plus grande taille pourrait aussi être avantagé par un rapport surface/volume plus faible qui limite les pertes de chaleur, et pourrait donc accroître indirectement sa tolérance au jeûne.

Alimentation

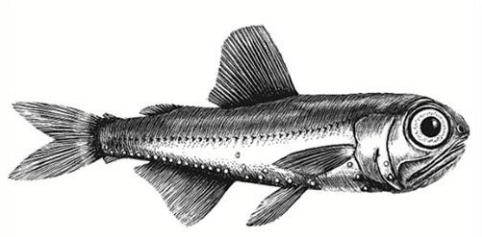


Figure 11 : Illustration scientifique de *Electrona carlsbergi*, l'une des proies principales du manchot royal. © O'Reilly Deck

Quel que soit le site de reproduction, les manchots royaux se nourrissent principalement de petits poissons de la famille Myctophidae (**Fig. 11**), communément appelés « poissons lanternes » (Cherel et al. 1993, 2002). Ce sont des petits poissons mésopélagiques qui se regroupent en bancs dans la colonne d'eau.

Les manchots capturent ces proies à la fois pour leur propre alimentation et celle de leur poussin (Raclot et al. 1998).

L'optimum thermique des myctophidés prédatés en été par les manchots royaux (p.ex. *Krefftichthys anderssoni,* Cherel et al. 2002, Brisson-Curadeau et al. 2023) se trouve entre 2,6 et 5 °C, ce qui correspond à la partie inférieure de la thermocline (Hulley 1992, Rintz et al. 2025). Cette zone se trouve autour des colonies environ à 400 m de profondeur. Mais au niveau du Front Polaire, la remontée d'eaux profondes rend les proies plus accessibles, autour de 150 m de profondeur, en plus d'être une zone particulièrement productive grâce à l'apport des nutriments en surface (Park et al. 2014). C'est pourquoi, les manchots royaux ont tout intérêt

à se diriger vers le Front Polaire pour se nourrir en période de reproduction, et leur succès de recherche alimentaire est plus élevé à ce niveau que pendant les phases de transit (Bost et al. 2009, 1997).

En hiver, les myctophidés sont distribués plus en profondeur (entre 200 et 400 m ; Kozlov et al. 1991), et donc moins accessibles aux manchots royaux. Par conséquent, la proportion d'autres proies augmente dans leur régime alimentaire, comme celle de calmars qui augmente jusqu'à 64 % en biomasse, et est dominée par des espèces telles que *Martialia hyadesi*, qui se trouve généralement entre 150 et 600 m de profondeur (Cherel et al. 1996, González et al. 1997, Moore et al. 1999). Ils peuvent aussi consommer d'autres espèces de poissons pélagiques comme le poisson des glaces (*Champsocephalus gunnari*) aux îles Kerguelen (Bost et al., *com. pers*.).

4.2. Comportement de plongée

Plongée typique

Le manchot royal est un plongeur profond en milieu océanique. On distingue les plongées peu profondes (<50 m), ou des plongées profondes, alimentaires (≥ 50 m).

Un cycle de plongée peut être divisé en 4 phases (Fig. 12) : descente, fond, remontée et intervalle post-plongée.

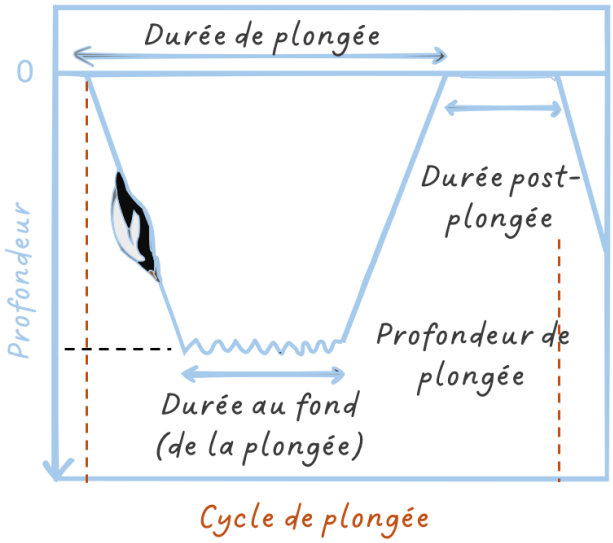


Figure 12 : Cycle de plongée typique d'un manchot royal

Les phases de descente et remontée sont typiquement associées au transit vers la phase de fond qui correspond généralement à la phase de pêche (Halsey et al. 2007a). L'intervalle post-plongée quant à lui, est associé à la reconstitution des réserves d'oxygène et l'élimination du CO_2 ou acide lactique. Il comprend le temps passé à la surface et parfois des plongées peu profondes qui se produisent occasionnellement entre les plongées profondes.

Les manchots royaux réalisent ces plongées en série (i.e. '*bouts*'), surtout pendant la journée, soit une quinzaine d'heures par jour pendant la saison estivale (Charrassin et al. 1998). Ils plongent de moins en moins profondément à mesure qu'ils s'approchent du Front Polaire, suivant la remontée de la thermocline dans la colonne d'eau (Charrassin & Bost 2001). A ce niveau, la fréquence des plongées alimentaires augmente fortement. En été, les manchots royaux font des plongées alimentaires typiquement autour de 120 m de profondeur, pour des durées d'environ 4 min (Halsey et al. 2007b, Hanuise et al. 2013).

Comportements de capture

Les manchots royaux capturent leurs proies principalement pendant la phase de fond de leur plongée (Bost et al. 2007, Hanuise et al. 2010). Ils effectuent des alternances rapides de montées et descentes qui créent des ondulations dans le profil de plongée (i.e. '*wiggles*') (Bost et al. 2007, Hanuise et al. 2010). Ils semblent détecter leurs proies visuellement, à 1-3 m de distance (Bost et al. 2002, Uesaka et al. 2025).

En général, les myctophidés sont très lents voire immobiles, car en torpeur pendant la journée. A l'approche des proies, les manchots royaux arrivent par-dessous, ce qui leur permet probablement (1) de bénéficier de la silhouette du poisson se distinguant dans la colonne d'eau sur fond lumineux, et (2) de la discrétion permise en arrivant du côté sombre. Ils orientent leur tête vers la cible environ 0,5 – 1,5 s avant la tentative de capture et à quelques dizaines de centimètres, ils tendent leur cou de 10 à 20 cm pour ajuster précisément leur attaque (Uesaka et al. 2025). Environ 9 tentatives sur 10 réussissent (Uesaka et al. 2025). Si les manchots ratent leur cible, ils ne poursuivent pas leur proie.

Variabilité intra- et inter-individuelle des performances

Les performances de plongée individuelles sont influencées par un certain nombre de facteurs environnementaux comme la saison, la bathymétrie, le type de proies disponibles, ou la profondeur de la thermocline. Ces influences extrinsèques sont notamment à l'origine de disparités entre colonies. Les individus de la colonie de la Baie Inutile en Terre de Feu au Chili par exemple, ont un comportement de plongée très différent de celui des autres

colonies, avec une profondeur moyenne de seulement 32 m pour des durées de 2 min (Pütz et al. 2021a). Cette particularité s'explique par leur environnement confiné, situé à environ 300 km des mers ouvertes de l'océan Atlantique et de l'océan Pacifique : leurs zones d'alimentation sont situées à moins de 100 km du site de reproduction et fournissent des sources de nourriture prévisibles et accessibles tout au long de l'année dans des eaux moins profondes que dans l'océan Austral (Pütz et al. 2021a). Le régime alimentaire est différent, les proies principales n'étant plus des myctophidés mais des sprats (*Sprattus fuegensis*) (Pütz et al. 2021a).

D'autres facteurs, intrinsèques pourraient générer de la variabilité intra et interindividuelle. Les individus les plus âgés, probablement plus expérimentés, gagnent quotidiennement plus de masse par unité de masse corporelle que les plus jeunes, suggérant une meilleure efficacité de recherche alimentaire avec l'âge (Le Vaillant et al. 2013). Par ailleurs, les femelles les plus âgées font globalement des trajets de recherche alimentaire plus courts, des plongées plus profondes et avec plus de poursuites de proies (Le Vaillant et al. 2013). D'autres facteurs influençant les limites imposées par la disponibilité en oxygène et la thermorégulation pourraient entrainer de la variabilité chez le manchot royal. Chez d'autres espèces de manchots, comme les manchots de Magellan et du Cap, les plus grands individus plongent plus longtemps et plus profondément (Walker & Boersma 2003, Pichegru et al. 2013). Toutefois, dans ces études, l'effet du sexe pourrait être confondu avec celui de la taille, ces espèces présentant un dimorphisme sexuel modéré en faveur des mâles.

4.3. Enjeux environnementaux actuels et futurs

Au cours du XIX^{e} siècle et au début du XXe siècle, l'exploitation des individus pour l'utilisation de leur huile par la chasse au phoque (**Fig. 13**) a causé un déclin drastique des populations (Rounsevell & Copson 1982). Actuellement, la population mondiale est en augmentation, interprétée comme une conséquence de l'arrêt de cette industrie et un changement dans les réseaux trophiques subantarctiques (Barbraud et al. 2020). Elle est estimée à environ 1,6 million de couples reproducteurs par an (Bost et al. 2013). Les îles Crozet et Kerguelen abritent à elles seules environ 50 % de la population mondiale (Barbraud et al. 2020). Aujourd'hui, l'espèce est protégée dans toute son aire de répartition et figure depuis

2004 sur la Liste rouge de l'UICN dans la catégorie « préoccupation mineure » (BirdLife International 2020).



Figure 13 : Vestiges archéologiques d'un chaudron de phoquier sur la Base Alfred-Faure, île de la Possession, Crozet. Ce chaudron provient de la Baie du Marin (des photographies des premières missions conservées dans les archives des TAAF montrent ces chaudrons dans la manchotière). © Fabrice Chapel

Cependant, plusieurs menaces pourraient affecter sa dynamique à long terme. Dans l'ensemble, bien que les manchots royaux prospèrent actuellement, avec des populations stables ou en augmentation dans la majeure partie de leur aire de reproduction, leur forte dépendance à l'égard de zones océanographiques dynamiques telles que les zones frontales les rend particulièrement vulnérables aux changements environnementaux rapides (Le Bohec et al. 2008, Bost et al. 2009). Entre la fin des années 1970 et 1990, plus de 200 000 tonnes de myctophidés ont été exploitées en Géorgie du Sud (Collins et al. 2008). Actuellement, plusieurs pêcheries tentent de se développer et pourraient entrer en concurrence directe avec les manchots pour la nourriture (Bost et al. 2013).

De plus, depuis la fin du mois d'octobre 2024, une mortalité anormale a été constatée sur plusieurs centaines d'éléphants de mer (principalement des juvéniles), mais aussi plusieurs dizaines de manchots royaux et autres espèces d'oiseaux sur l'île de la Possession (Archipel Crozet) imputables à la forme hautement pathogène de l'influenza aviaire H5N1 (Clessin et al. 2025). L'épizootie ne se limite pas à Crozet. Des mortalités similaires sont également constatées dans l'Archipel Kerguelen. Le virus aurait été introduit depuis la Géorgie du Sud, puis diffusé par transmission entre oiseaux et mammifères, les pétrels géants pourraient jouer

un rôle clé dans ce processus (Clessin et al. 2025). Chez les manchots royaux, les individus touchés sont surtout des adultes en mue, mais le taux de mortalité reste pour l'instant relativement faible sur les dizaines de milliers d'individus (Clessin et al. 2025). Toutefois, cette situation est particulièrement préoccupante car elle marque l'arrivée de la grippe aviaire dans ces écosystèmes subantarctiques isolés, et montre que le virus peut franchir de grandes distances. Les îles subantarctiques hébergeant des millions d'oiseaux et de mammifères marins, rassemblés en colonies denses lors de la reproduction, elles regroupent les conditions idéales pour des hécatombes massives.

Mais par-dessus tout, le réchauffement de la température de la surface de la mer représente une préoccupation majeure. **Les modèles climatiques prévoient le déplacement vers le sud du Front Polaire, ce qui augmenterait les distances de recherche de nourriture** (**Fig. 14A,B** ; Péron et al. 2012)**. Pendant la période particulièrement critique d'élevage des poussins, les parents pourraient ne plus être capables de revenir à temps nourrir leur poussin ou relayer le partenaire, ce qui entraînerait des risques plus élevés d'abandon et de mortalité des poussins** (Le Bohec et al. 2008, Péron et al. 2012, Bost et al. 2015). Aux îles Crozet, limite nord de la distribution, la distance à parcourir pour atteindre les zones de pêche du Front Polaire pourraient doubler d'ici la fin du siècle (**Fig. 14B** ; Péron et al. 2012). **A ce déplacement horizontal s'ajoute une dimension verticale au niveau du Front Polaire, avec un approfondissement de la thermocline à 4 °C où sont localisés les myctophidés (Fig. 14B).**

De tels effets du réchauffement océanique ont déjà été observés sur l'Archipel Crozet au niveau interannuel (Bost et al. 2015). Les années anormalement chaudes, comme lors de l'événement dipôle subtropical extrême de 1997, les distances de recherche alimentaire ont augmenté pour atteindre 596 ± 159 km (contre ~ 400 km en années « normales »), la thermocline s'est approfondie de 30 m (atteignant ~ 170 m), causant un approfondissement des plongées de 30,7 % (Bost et al. 2015). Ces modifications environnementales et comportementales se sont traduites par un déclin de 34 % de la population reproductrice, et une réduction marque du succès reproducteur (Bost et al. 2015).

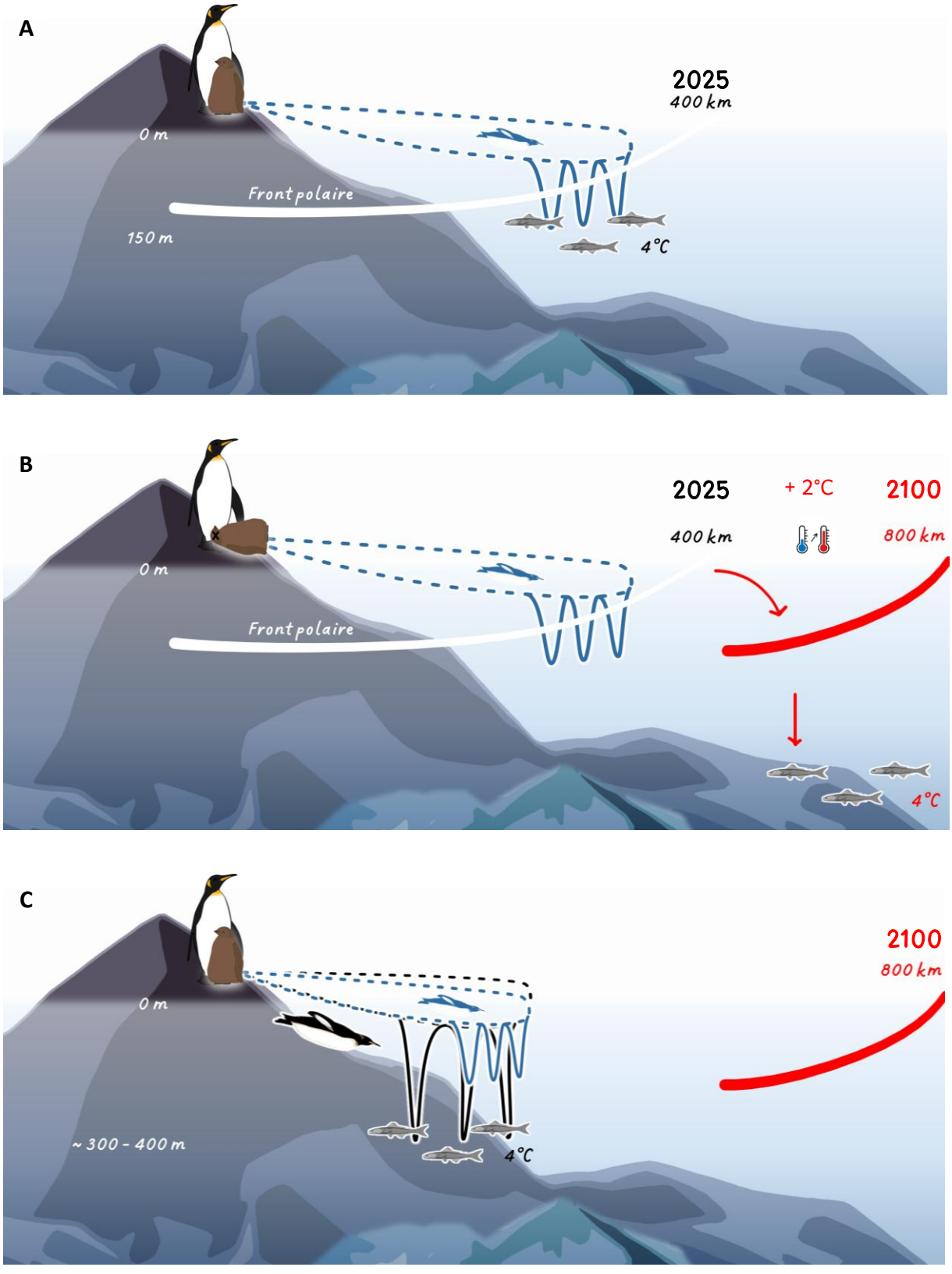


Figure 14 : Contexte schématique de la thèse. (A) Situation actuelle (2025) : les manchots royaux de l'île de la Possession, Archipel Crozet, se rendent aux zones de pêche situées au niveau du Front Polaire. **(B) Projection future (2100) :** éloignement du front et approfondissement des proies, ce qui pourrait compromettre la survie des poussins. **(C) Stratégie compensatoire possible :** les individus plus grands pourraient accéder aux myctophidés autour de la colonie, plus profonds.

5. Contexte et objectifs de la thèse

Par conséquent, déterminer les facteurs qui expliquent les différences interindividuelles en matière de plongée et de capacité de recherche alimentaire est essentiel pour comprendre le potentiel d'adaptabilité du manchot royal face à des changements globaux rapides. Les poissons lanternes capturés en période de reproduction sont concentrés au niveau Front Polaire (**Fig. 14A,B**) mais on les trouve également dans des zones proches des colonies, à des profondeurs plus importantes. **Afin de réduire la durée de leurs trajets, les manchots pourraient donc cibler ces poissons plus proches, mais cela implique d'avoir la capacité de plonger à des profondeurs plus importantes (Fig. 14C).**

Chez les vertébrés marins, la capacité à accéder aux ressources est limitée par des contraintes physiologiques notamment en matière de gestion des réserves d'oxygène et de thermorégulation. En l'occurrence, **les espèces de plus grande taille plongent généralement plus longtemps et donc plus profondément,** mais peu d'études ont été menées sur ces relations au sein d'une même espèce. **Dans un contexte de changements océanographiques défavorables, la taille pourrait donc jouer un rôle déterminant dans la réussite des individus, en influençant directement leur capacité à accéder aux ressources et, indirectement, leur succès reproducteur (Fig. 14C).**

5.1. Problématiques et hypothèses

Cette thèse avait pour objectif d'**explorer les liens entre taille et capacité de plongée chez le manchot royal** à travers deux questions centrales.

(1) **Quel rôle joue la taille corporelle dans les différences de profondeur, de durée et d'efficacité de plongée entre individus ?**

On s'attendrait à ce que :

H_1 - les individus plus grands aient de meilleures capacités de plongée.

(2) **Comment cette taille est-elle déterminée : par transmission génétique et/ou par influences environnementales** ?

Et ici, on s'attendrait à ce que :

H_2 - la taille soit au moins en partie déterminée par celle des parents, ce qui questionne une évolution adaptative potentielle, mais aussi

H_3 - par des facteurs environnementaux tels que les conditions climatiques et océanographiques.

5.2. Organisation de la thèse

Après avoir introduit les différentes **méthodes** utilisées dans ce travail, cette thèse s'articule autour de quatre chapitres.

Nous avons abordé dans un premier temps, les capacités maximales et limites de plongée du manchot royal (**Chapitre 1 – Plongées extrêmes : records et capacités physiologiques du manchot royal**). L'écologie alimentaire des manchots royaux est généralement étudiée pendant l'été Austral, lorsque les trajets sont relativement courts (quelques semaines). Par conséquent, on sait peu de choses sur la période hivernale, lorsqu'ils restent plusieurs mois en mer, et que la redistribution des proies à des profondeurs plus importantes peut mettre à l'épreuve leur capacité de plongée. Une première étude a mis en lumière les plongées les plus profondes et longues jamais enregistrées pour les manchots royaux et illustré leur capacité à s'adapter aux changements saisonniers vraisemblablement via une acclimatation progressive.

Toutefois, la diversité intraspécifique pourrait conduire à des stratégies de recherche de nourriture distinctes selon les individus, qui dépendraient à la fois des conditions environnementales et des capacités physiologiques. Afin d'explorer ces problématiques plus en détail, nous avons abordé dans un second mouvement l'impact de la variabilité de la taille corporelle sur les capacités de plongées, cette fois au cours de l'été austral (**Chapitre 2 – Le lien entre taille corporelle et capacités de plongée chez le manchot royal en été**).

Après avoir analysé l'influence de la variabilité de la taille corporelle sur les capacités de plongée, il importait de s'interroger sur ce qui détermine cette taille au cours du développement. Une étude pilote a donc visé à comprendre comment la taille corporelle est transmise des parents à leur progéniture, en distinguant l'influence relative des effets parentaux génétiques et sociaux (**Chapitre 3 – Transmission de la taille corporelle : Les poussins ressemblent-ils à leurs parents ?**). Elle constitue un point essentiel dans l'évaluation de la capacité des populations de grands prédateurs marins à répondre aux changements environnementaux. Ce chapitre ouvre de nouvelles questions, notamment sur l'influence des conditions climatiques et océanographiques sur la taille et la croissance des poussins d'une année sur l'autre. Ces aspects sont intégrés dans une dernière étude, encore préliminaire, afin d'affiner notre compréhension des mécanismes qui sous-tendent la résilience des populations face aux changements futurs (**Chapitre 4 – Tendances temporelles et impacts environnementaux sur la taille corporelle des poussins manchots royaux au départ en mer**).

Ce travail est clôturé par une synthèse et discussion des résultats obtenus (**Discussion générale et perspectives**). En parallèle de ces travaux, Bastien Bauger, stagiaire de M2 dans le cadre de cette thèse, a étudié les capacités de stockage et de transport de l'oxygène du manchot royal à l'échelle moléculaire et cellulaire. Si la comparaison interspécifique de l'affinité de l'hémoglobine à l'oxygène a donné des résultats exploitables, des limites techniques n'ont pas permis de conclure sur les mécanismes qui sous-tendent les différences intraspécifiques. Toutefois, ces difficultés expérimentales ouvrent de nouvelles pistes quant à l'importance de mieux caractériser les facteurs influençant la variabilité interindividuelle de la réserve d'oxygène. Nous discuterons donc également de ces perspectives d'étude.

METHODOLOGIE



Manchologues en Baie du Marin, Ile de la Possession, Archipel Crozet

© Maëlle Oberlin

Les manchots royaux constituent des modèles d'étude particulièrement adaptés pour explorer les liens entre morphologie, plongée et reproduction chez un prédateur marin endotherme. Leur fidélité au site de reproduction et leur accessibilité à terre facilitent la collecte de données détaillées sur les individus, tandis que leurs déplacements en mer permettent d'étudier finement leurs interactions avec l'environnement océanique.

Plusieurs approches complémentaires ont été adoptées sur le terrain : observations comportementales dans la colonie (p.ex. sexage au chant au moment de la ponte), mesures sur l'animal capturé (biométrie, histologie après prise de sang, etc.), déploiement d'enregistreurs de données (i.e. '*loggers*'), expériences de cross-fostering, et suivi individuel par transpondeurs RFID ('*Radio frequency identification*'). Ces différentes approches et dispositifs ont permis, entre autres, de relier les caractéristiques corporelles des individus à leur reproduction, aux facteurs environnementaux, et à leurs capacités de plongée. Ces dernières sont définies comme l'ensemble des capacités physiologiques et comportementales permettant à un individu d'optimiser l'exploitation de son environnement marin, en conciliant différents paramètres tels que la profondeur et la durée de plongée (ou autres, évoqués en **Fig. 12** de l'**Introduction**). Les données ou échantillons biologiques issues du terrain ont ensuite été prétraités par des approches spécifiques, puis analysés à l'aide d'outils statistiques adaptés.

Nous présentons ici un résumé des méthodes générales de cette thèse en mettant principalement l'accent sur le travail de terrain et les dispositifs de suivis utilisés en **Chapitres 1 et 2**. Pour éviter des répétitions, les protocoles détaillés des méthodes utilisées dans les travaux décrits dans les chapitres suivants (particulièrement les analyses statistiques), seront seulement listés ou résumés de façon synthétique dans cette section. Nous profiterons également de cette section pour aborder des perspectives méthodologiques qui n'ont pas abouti ou sont encore préliminaires dans le cadre de ce travail.

1. Site d'étude

L'ensemble des données de cette thèse a été collecté au sein des terres Australes et Antarctiques Française (TAAF), sur la colonie Baie du Marin de l'île de la Possession (**Fig. 1**)

dans l'Archipel Crozet, secteur Indien de l'océan Austral (46°25'S, 51°51'E). Originaire d'un volcanisme de points chauds très récent en termes géologiques (environ 3 millions d'années), l'Archipel Crozet est constitué de vestiges de sommets volcaniques dont les flancs se sont effondrés en mer, formant cinq îles (superficie totale de 340 km²), dont l'île de la Possession. Cette île d'une surface de 150 km², découverte en 1772 par l'explorateur français Marc Joseph Marion du Fresne, est la plus grande de l'archipel. Elle est aussi la seule à abriter une base humaine permanente (Alfred Faure) depuis 1964. Son climat se caractérise par une température moyenne annuelle autour de 5°C, une pluviométrie particulièrement forte (2 500 mm par an) et des vents violents avec des rafales supérieures à 100 $km.h^{-1}$ 120 jours par an (pointes régulières de 180 $km.h^{-1}$). L'île de la Possession abrite 4 espèces de manchots (gorfous macaronis (*Eudyptes chrysolophus*), sauteurs (*E. chrysocome*), manchots papous et royaux) et regroupe un total d'environ 69 000 couples reproducteurs de manchots royaux, dont ~ 24 000 en Baie du Marin (Barbraud 2000).

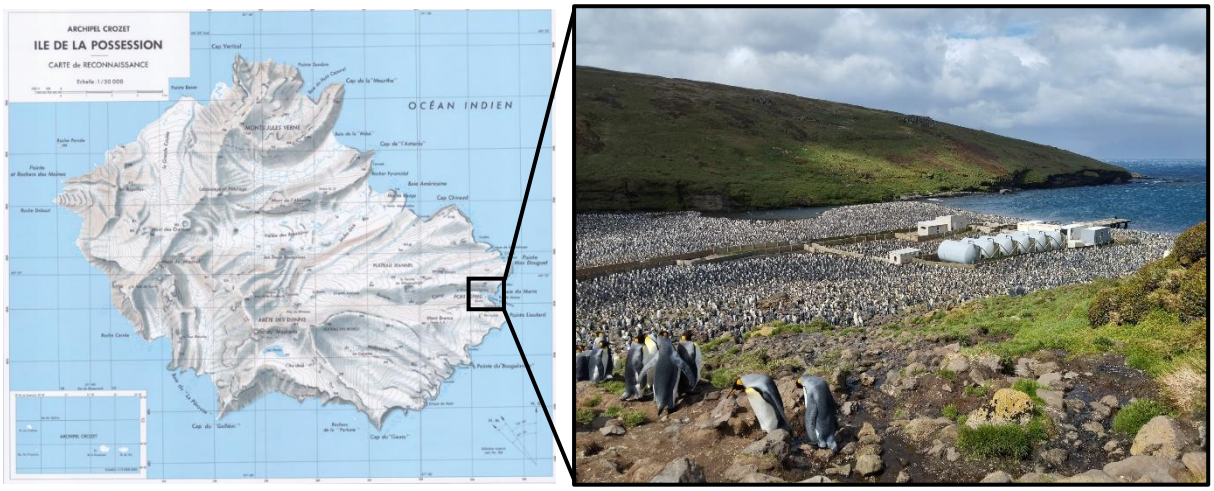


Figure 1 : Carte IGN de l'île de la Possession, Archipel Crozet, et position de la colonie de la Baie du Marin (carré noir). Photographie prise fin décembre 2023 (période d'incubation). © Maëlle Oberlin

2. Collecte des données

Toutes les données ont été collectées dans le cadre de trois programmes de recherche de l'Institut polaire français Paul-Émile-Victor (IPEV) : le prog. 394 '*Oiseaux Plongeurs*' (C.-A. Bost & Y. Handrich), le prog. 119 *'ECONERGIE'* (A. Stier), et le prog. 137 '*ANTAVIA*' (C. le Bohec). Selon la problématique et les expérimentations, les manchots royaux ont été suivis au stade adulte, de l'incubation au départ en mer de leur poussin (i.e. '*fledging*'), ou au stade poussin,

de l'éclosion au *fledging*. Le travail de terrain a été principalement réalisé par les Volontaires en Service Civique (VSC) impliqués dans ces trois programmes, lors des campagnes menées de 2003 à 2024.

2.1. Marquage et suivi des individus en colonie

Dans une colonie rassemblant plusieurs milliers d'individus au plumage quasi identique, rien ne ressemble plus à un manchot royal qu'un autre manchot royal. Le suivi sur le terrain s'avèrerait donc extrêmement difficile en l'absence d'un marquage individuel. A cette fin, différentes techniques de marquage ont été utilisées selon la durée de suivi et le stade de développement concerné (**Fig. 2**).



Figure 2 : Méthodes de marquage externe pour suivi visuel des manchots royaux dans la colonie. Sur adultes reproducteurs (**A**) colorant capillaire, (**B**) Porcimark, (**C**), Tesa ; et sur poussin de 35 jours (**D**) Fish-tag avec drapeau en Tesa. © Manfred Enstipp, Maëlle Oberlin

Pour les suivis de plusieurs mois des adultes partant en mer, le marquage temporaire du plumage au **colorant capillaire** noir était privilégié (**Fig. 2A**).

Pour une tenue de quelques jours en revanche, un **marquage coloré provisoire (Porcimark)** était appliqué à l'aide d'une bombe aérosol (**Fig. 2B**), afin de repérer visuellement un individu avant sa capture ou lors d'une relève par son partenaire. Ce marquage disparait presque complétement dès le 2ème voyage en mer.

Sur les adultes et les poussins, un **marquage au scotch tressé (Tesa)** était utilisé, constituant une fois posé, une bague colorée adhésive à la base de l'aileron (**Fig. 2C)**, identifiable pendant trois semaines à un mois en mer.

Pour les poussins dans la colonie, un **dispositif transcutané** ('*Fish-tag*', **Fig. 2D**) était inséré en haut du dos, un scotch étant rajouté sur la partie externe colorée dépassant du duvet.

Enfin, dans le cadre du suivi long-terme des individus, les adultes ou poussins ont été implantés en sous-cutané d'une **puce individuelle RFID** à vie (capsules en verre de 3,85 x 32 mm pour 0,8 g ; Texas Instruments 2000), positionnée près de la queue afin d'être à moins de 10 cm du sol en attitude de marche. Ce transpondeur est ainsi lisible soit à la capture à l'aide d'une antenne manuelle portative, soit de façon autonome lors du passage des manchots au travers de dispositifs d'antennes permanentes, situées sur les seuls points d'accès possibles de la zone d'étude du programme ANTAVIA.

2.2. Mesures biométriques

Selon l'étude réalisée, les individus ont été capturés à des moments différents du cycle reproducteur et suivant des protocoles distincts. Toutefois, des mesures biométriques ont été presque systématiquement effectuées, que ce soit sur les individus adultes, l'œuf ou le poussin au cours de sa croissance. Afin de minimiser le stress des animaux lié à la manipulation, les individus étaient chaperonnés au moment de la capture, et dans la mesure du possible (donc non sur œuf ou poussin), amenés dans un cabanon à proximité afin d'être isolés du reste de la colonie et, pour les expérimentateurs, mieux protégés des intempéries lors de la fixation des loggers sur le plumage des adultes.

Différents traits anatomiques représentatifs de la taille corporelle ont été mesurés à l'aide d'instruments adaptés à chaque cas, les principales mesures retenues dans cette thèse étant (**Fig. 3, couleurs**) :

- **Longueur du bec** : mesurée au réglet (± 0,1 mm), de la pointe à la commissure du bec.
- **Longueur du culmen** : mesurée au pied à coulisse (± 0,1 mm), de la pointe à l'extrémité proximale du culmen.
- **Longueur de l'aileron** : mesurée à la règle (± 1 mm), de l'articulation sous l'épaule à l'extrémité de la plus longue rémige primaire, l'aileron étant maintenu en extension complète.
- **Longueur du tarse** : mesurée au réglet (± 0,1 mm), du talon à la base de la griffe.

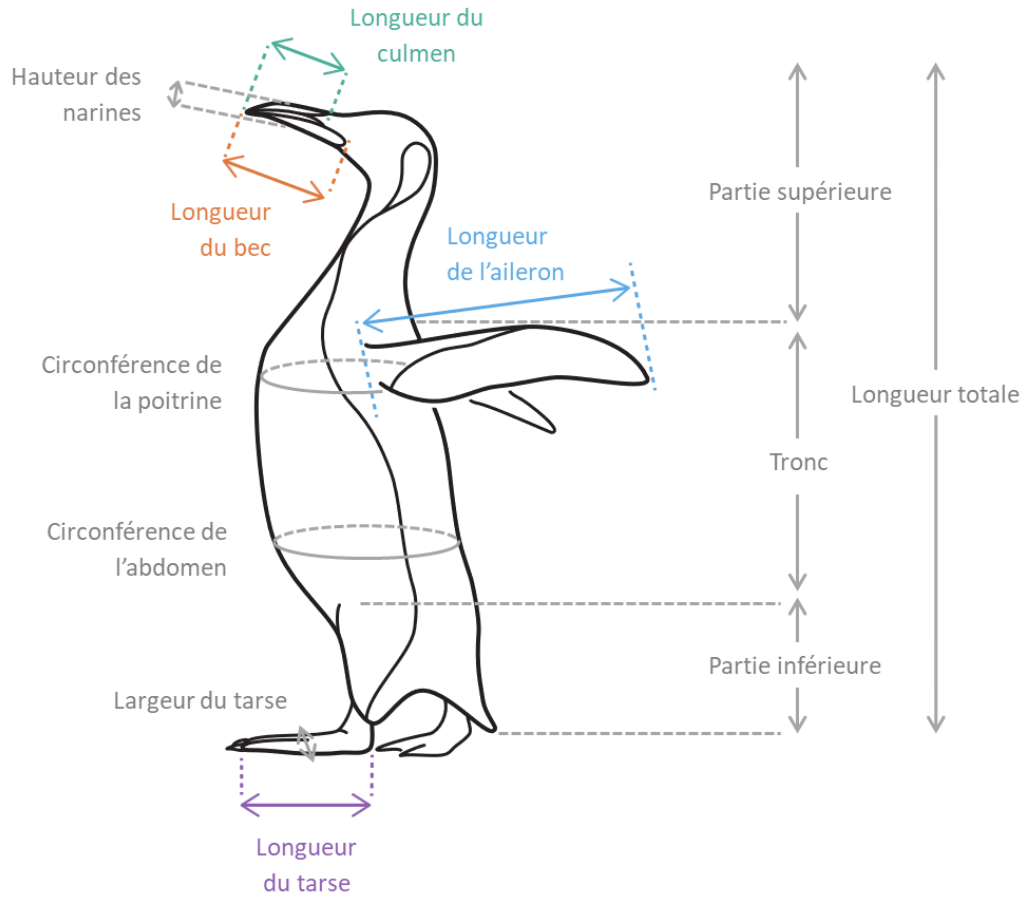


Figure 3 : Exemples de quelques mesures réalisées sur les manchots royaux. Les mesures sélectionnées dans le cadre de cette thèse sont en couleurs, tandis que celles qui n'ont pas été retenues apparaissent en gris. Notons que la longueur de la patte est dénommée « *Longueur du tarse* » pour être homogène à la littérature, alors que d'un point de vue anatomique, elle comprend le talon et le doigt majeur, ongle exclu.

Pour chaque trait morphométrique, trois mesures répétées ont été effectuées par le même opérateur au cours d'une même session de manipulation. Cette réplication a permis d'estimer la variabilité intra-opérateur et d'améliorer la justesse des données par calcul de la moyenne des trois valeurs.

Dans le cadre des études des **Chapitres 1 et 2**, un large panel d'autres mesures ont initialement été réalisées sur le terrain (quelques exemples en **Fig. 3, gris**), incluant notamment des mesures liées à l'état nutritionnel de l'individu (e.g. masse, circonférence de la poitrine ou de l'abdomen). Cependant, ces mesures se sont avérées peu exploitables en raison d'une forte variabilité intra et/ou inter-opérateur ou d'une difficulté de standardisation des protocoles. Les analyses ultérieures ont donc été restreintes aux indices de taille structurale, définis ici comme les mesures de longueur des structures osseuses ou rigides (bec, aileron, tarse), qui présentent une meilleure répétabilité et constituent des indicateurs plus fiables de la taille corporelle des individus (Fahlman et al. 2006). Notons également que, chez les manchots, la masse corporelle ne constitue pas un indicateur fiable ni de la taille ni de l'état nutritionnel. Cela s'explique notamment par la forte variabilité du contenu stomacal entre l'arrivée à la colonie et le départ en mer, pouvant représenter plus de 10 % de la masse corporelle.

3. Dispositifs du *biologging*

L'étude du comportement des animaux dans leur milieu naturel passe souvent par la description de leur activité de recherche alimentaire. Pour les animaux terrestres, l'observation directe demeure généralement le meilleur moyen d'obtenir des informations sur ces comportements, comme la quantification des mouvements de mastication chez des grands herbivores (Blanchard 2005). En revanche, l'étude du comportement de recherche alimentaire d'animaux marins impose l'utilisation de méthodes indirectes. Depuis les années 1990, et les premières poses de balises Argos miniaturisées sur des albatros (Jouventin & Weimerskirch 1990), le suivi des individus dans leur milieu naturel s'est développé de façon exponentielle grâce au développement du '*biologging*' (i.e., le déploiement d'enregistreurs miniaturisés autonomes attachés de manière temporaire à l'animal pour collecter des données, Ropert-Coudert & Wilson 2005). Aujourd'hui, il permet notamment d'obtenir des informations

jusqu'alors inaccessibles sur le comportement de plongée et les déplacements en mer des prédateurs marins, comme les manchots royaux.

3.1. Caractéristiques des *loggers* WACU et AxyTrek

Dans les **Chapitres 1 et 2**, différents enregistreurs de données miniaturisés ont été utilisés (**Fig. 4**), dont nous présentons les principales caractéristiques ici.

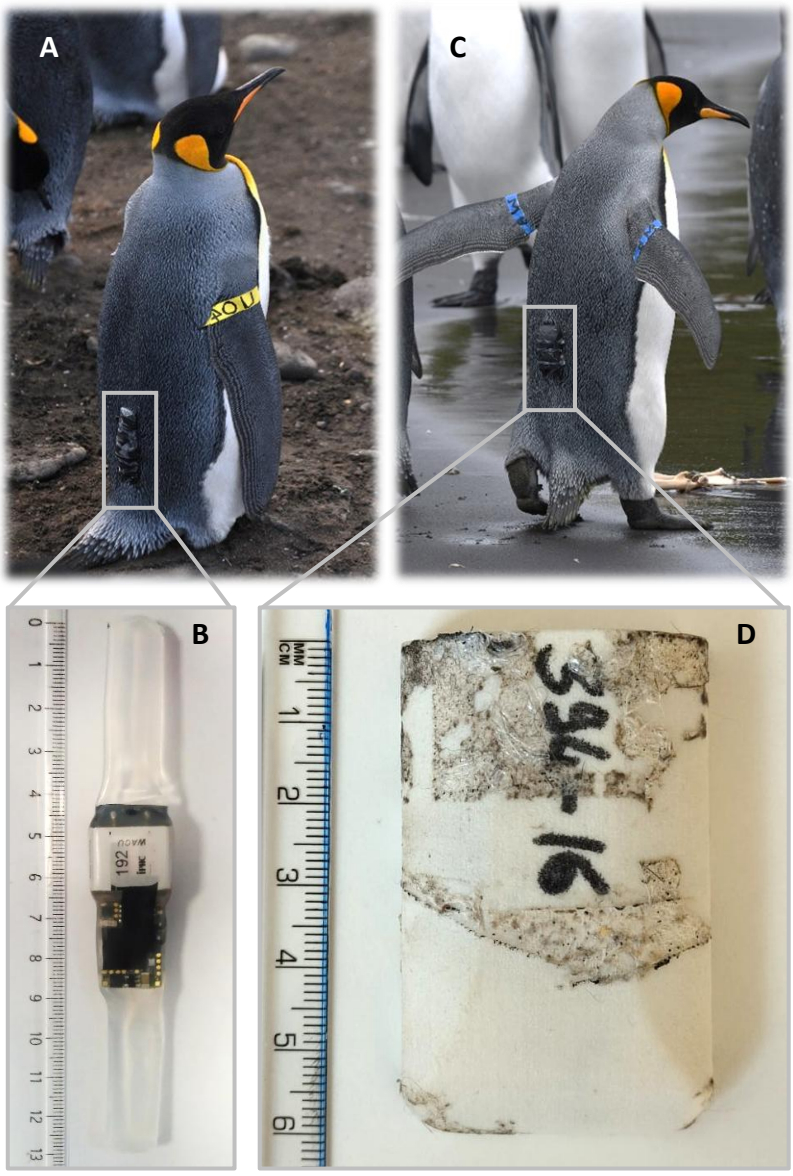


Figure 4 : Dispositifs de *biologging* utilisés dans cette thèse. (A) Manchot royal adulte équipé d'un enregistreur de données WACU, (B) WACU isolé, (C) manchot royal adulte équipé d'un enregistreur de données AxyTrek, (D), AxyTrek isolé. © Vincent Bourret, Manfred Enstipp, Maëlle Oberlin

Deux types d'enregistreurs externes ont été déployés pour suivre le comportement de plongée des manchots royaux :

Les **WACU** ('*Wildlife Application Communication Unit'*) sont constitués d'un boîtier nu conditionné dans de l'huile et une gaine thermorétractable étanche, monté sur une plaque rigide Darwick (dimensions finales : 105×26×16 mm, 32 g) (**Fig. 4A,B**). Ils combinent un accéléromètre triaxial (échantillonnage en 50 Hz), ainsi que différents capteurs mesurant à la fréquence d'échantillonnage de 1 Hz : la pression (± 10^{-2} mbar), la température externe (± 0,1 °C) et la lumière (± 10^{-4} Lux).

Les **AxyTrek** (dimensions : 57x36x12 mm, 36 g) enregistrent les mêmes grandeurs aux mêmes fréquences, mais sans la lumière et disposent en plus d'un GPS (**Fig. 4C,D**).

Malgré leur autonomie de plus de 10 mois, les enregistreurs WACU n'ont été déployés que pendant la saison estivale, une restriction due au fait que leur encombrement aurait pu poser un handicap à long terme pendant la phase hivernale. En parallèle de la pose des WACU, un second logger nettement plus petit (LuL, dimensions finales : 45x22x10 mm; 5,8 g) avait été implanté sous la peau, mesurant pression et température interne à la fréquence de 1 Hz pendant 14 mois. Ces enregistreurs, récupérés un an plus tard, devaient nous offrir un set de données continue du comportement de plongée sur toute l'année, et notamment sur la période hivernale encore si méconnue. Malheureusement, des problèmes techniques du capteur de pression, soumis à des variations de température de plus de 25 °C en sous-cutané, ont rendu ces données inexploitables dans le cadre de cette thèse (voir **Discussion générale**). En revanche, les WACU ont permis d'étudier le comportement de plongée des manchots royaux sur toute la saison de reproduction (été austral), des campagnes 2016-17 à 2019-20 (**Chapitre 2**).

Mais voilà le paradoxe : nous disposions de données estivales solides, alors que c'est précisément en hiver que les manchots royaux approchent les limites de leurs capacités de plongée (Charrassin et al. 2002). Pour combler cette lacune critique, des AxyTrek ont été déployés lors des campagnes d'été 2022-23 et 2023-24, attachés en externe pour un ou deux

voyages hivernaux (**Chapitre 1**). J'ai d'ailleurs participé à ces manipulations lors de ma campagne de terrain à Crozet, entre novembre 2023 et mars 2024.

3.2. Méthodes de fixation

La fixation des *loggers* WACU et AxyTrek sur le dos des manchots suivait des protocoles relativement similaires. Le logger était fixé le long de l'axe vertébral sur le bas du dos pour minimiser les forces de frottement pendant la nage. Néanmoins pour obtenir des points GPS rapidement (et donc économiser la batterie), le logger AxyTrek, plus petit, était fixé plus haut afin de toujours dépasser la ligne de flottaison du manchot en surface (**Fig. 4A,C**). Plusieurs bandes de ruban adhésif Tesa noires se chevauchant d'au moins un tiers étaient disposées horizontalement sous les plumes, surface collante vers le ciel. Une fois le *logger* placé par-dessus, les bandes de scotch étaient repliées sur lui-même afin de le recouvrir et l'englober totalement. Pour consolider l'ensemble, de la colle instantanée Loctite était appliquée sur la jointure entre les bandes. Enfin, le tout était sécurisé avec 2 à 3 colliers Rilsan repassant sous le plumage et serrés fermement sur le corps du logger.

3.3. Traitement des données

Les détails relatifs au traitement des données se trouvent dans les sections '***Materials & Methods***' des **Chapitres** correspondants, mais nous résumons ici les analyses principales.

Pour information, le type de signaux **bruts** observés dans les **Chapitres 1 et 2**, après conversion de la pression en profondeur ressemblait aux exemples présentés en **Figure 5**.

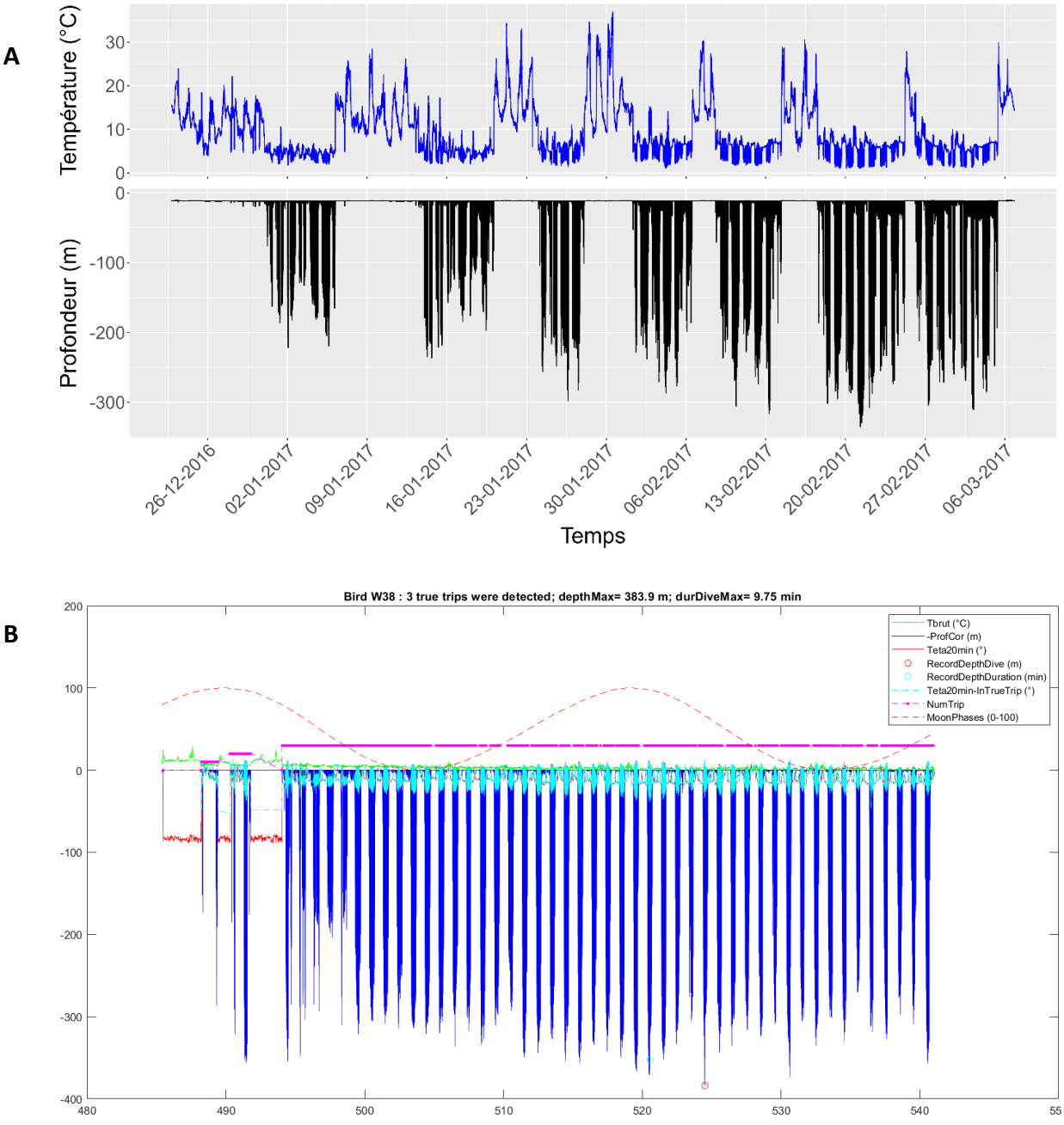


Figure 5 : Exemples de profils bruts obtenus pour deux manchots royaux équipés par des enregistreurs de données. (**A**) Adulte reproducteur équipé d'un WACU pendant l'été austral 2016 – 2017. Le profil de température externe est en haut en bleu ; et celui de plongée en bas en noir. Il illustre l'activité de plongée caractéristique du manchot royal en période estivale, marquée par des trajets courts de quelques jours à semaines. Différents filtres sur les données accélérométriques permettent de détecter les périodes à terre automatiquement, même celles de quelques heures, sachant qu'en pleine mer les périodes de pause ne dépassent jamais 12 h. (**B**) Adulte reproducteur équipé d'un AxyTrek pendant l'hiver austral 2023 (jours juliens en abscisse : 485 à 545, entre avril et juin). Le profil de plongée est indiqué en bleu foncé, et correspond à trois trajets en mer en rose. La profondeur maximale enregistrée atteint 383,9 m et la plongée la plus longue 9,75 minutes, marquées par les cercles rouge et bleu cyan, respectivement. Le profil de température externe est en vert. Les courbes rouge pleine et cyan en pointillés représentent l'évolution de l'angle de l'oiseau. La courbe rouge en pointillés correspond aux phases lunaires. Ce profil illustre l'activité de plongée caractéristique du manchot royal en période hivernale, marquée par des plongées longues et profondes, et des trajets sans retour à la colonie pouvant dépasser trois mois.

Les analyses des **Chapitres 1, 2 et 3** reposent principalement sur des **modèles linéaires mixtes** :

- Dans **Chapitre 1**, pour comparer les paramètres de plongée entre les différentes catégories de plongées profondes (‘*deep’, ‘very-deep’, ‘very-long’*) en tenant compte des effets individuels.

- Dans le **Chapitre 2**, pour prédire les paramètres de plongée à partir de de la taille corporelle des individus, en incluant leur identité mais aussi l’année d’échantillonnage comme effets aléatoires. Pour certains paramètres (durée de plongée), la profondeur de plongée a été ajoutée comme covariable pour corriger son effet confondant.

- Dans **Chapitre 3**, pour prédire la taille des poussins à partir des traits morphologiques des parents via une expérience de cross-fostering. Les modèles incluaient la dyade (paire de poussins échangés) comme effet aléatoire, et les traits des parents biologiques et adoptifs comme effets fixes.

Enfin, les analyses du **Chapitre 4** reposent sur des modèles **linéaires simples** pour tester les tendances temporelles sur 20 ans des traits morphologiques des poussins au moment du *fledging*. L’effet des conditions océanographiques sur la taille des poussins a été analysé via des analyses de fenêtres glissantes (‘*sliding-window analysis’*, package ‘climwin’), permettant d’identifier les périodes critiques durant lesquelles les conditions environnementales ont influencé le plus fortement la taille des poussins.

La sélection des modèles et l’inclusion des variables explicatives ont été guidées par le plus faible Critère d’Information d’Akaike (AIC), et un $\Delta AIC > 2$ entre modèles alternatifs (Akaike 1998, Aho et al. 2014). Un seuil de significativité de $\alpha = 0,05$ a été utilisé, mais l’interprétation biologique des résultats a également considéré les tailles d’effet, conformément aux bonnes pratiques en écologie (Nakagawa & Cuthill 2007). Les résultats sont présentés sous forme de moyennes ± écart-type, sauf indication contraire.

4. Perspectives méthodologiques

4.1. Lien entre taille corporelle et capacités de transport et stockage du dioxygène

Les réserves d'oxygène des manchots royaux sont réparties équitablement entre trois compartiments: 1/3 sous forme gazeuse dans le système respiratoire (poumons, sacs aériens, arbre trachéobronchique), 2/3 sous forme dissoute ou combinée dans le compartiment aqueux, dont 1/3 dans le sang (> 98 % combiné à l'hémoglobine) et 1/3 dans le reste des organes dont les muscles squelettiques (> 95 % combiné à la myoglobine) (Kooyman 1989, Mirceta et al. 2013, Ponganis et al. 2015, 2025, Roncon et al. 2018). Dans le cadre du stage de Master 2 de Bastien Bauger, que j'ai encadré pendant cette thèse, un travail préliminaire avait été entrepris afin (i) d'explorer la variabilité interindividuelle des capacités de stockage et de transport du dioxygène chez le manchot royal, et (ii) d'évaluer leur lien potentiel avec la taille corporelle (Bauger 2023). Cette approche devait initialement venir compléter les analyses comportementales de plongée en abordant les capacités d'apnée à une échelle moléculaire et cellulaire.

Dans un premier temps, le protocole avait consisté à mesurer **l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène** (Hb-O_2). A cette fin, des échantillons de sang ont été prélevés puis congelés entre 2016 et 2021, concomitant à la prise de mesures biométriques. Nous avions privilégié ceux d'individus de tailles les plus contrastées, sélectionnés *a posteriori* à partir d'une Analyse en Composantes Principales couplée à un clustering sur les mesures squelettiques.

Cette affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène a été mesurée à différentes températures représentatives de la normothermie (38 °C) et de l'hypothermie de plongée (18 °C) chez le manchot royal, l'objectif étant de tester l'hypothèse que cette affinité augmente à basse température, ce qui favoriserait le transport d'O_2 au cours de la plongée. Elle a aussi été mesurée pour une gamme élargie de pH (6,8 à 8,0), représentative des valeurs possibles du sang des vertébrés endothermes plongeurs, pour quantifier la sensibilité de l'affinité de l'hémoglobine aux variations de pH, communément appelée l'effet Bohr. L'objectif était cette fois d'évaluer dans quelle mesure l'hémoglobine du manchot royal relâche plus ou moins

facilement l'O_2 dans les tissus lorsque le sang devient localement plus acide (sous l'effet de l'accumulation de CO_2, et éventuellement d'acide lactique en apnée prolongée).

L'affinité Hb-O_2 a été mesurée par Bastien Bauger à l'Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer (OOB-LECOB), en collaboration avec Stéphane Hourdez. L'indice utilisé était la P_{50}, qui est la pression partielle en dioxygène à laquelle 50 % des sites de fixation de l'hémoglobine sont occupés par une molécule d'O_2. C'est donc une mesure inversée de l'affinité : plus la P_{50} est faible, plus l'hémoglobine a une affinité forte pour le dioxygène. Les P_{50} ont été déterminées à l'aide d'une chambre à diffusion, à partir de spectres d'absorbance (**Fig. 6**).

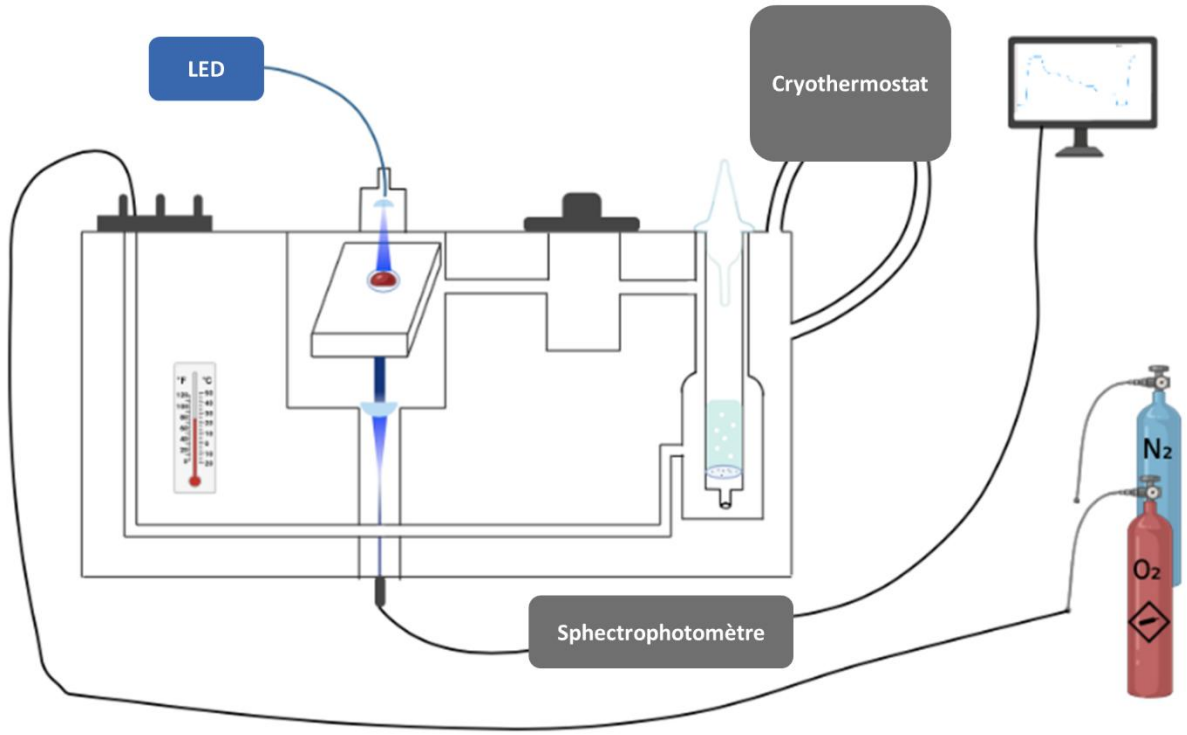
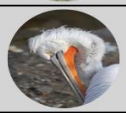


Figure 6 (Bauger 2023) : Représentation schématique de la chambre à diffusion utilisée pour les mesures d'affinité de l'hémoglobine au dioxygène

Malheureusement, des dysfonctionnements techniques de la chambre à diffusion ont empêché l'obtention de valeurs de P_{50} exploitables pour une comparaison intraspécifique entre individus de tailles connues et contrastées. Ces mesures ont pu quand-même être utilisées dans le cadre d'une étude interspécifique (**Tab. I**), présentée en **BOX 1 de Discussion**

générale, mais nous avons fait le choix de ne pas intégrer ces résultats dans les analyses principales de cette thèse.

Tableau I (Bauger 2023) : Espèces de l'étude comparative de l'affinité Hb-O_2 et détails de leurs modes et milieux de vie

Espèce	Mode de vie	Altitude (m)	Climat
Nandou de Darwin *Rhea pennata* 	Terrestre	Moyenne-haute (1500-4500)	Continental froid
Pélican frisé *Pelecanus crispus* 	Aérien	Basse (0-500)	Tropical
Manchot royal *Aptenodytes patagonicus* 	Plongeur	Basse / subaquatique (-300 - 0)	Polaire
Pigeon de Nicobar *Caloenas nicobarica* 	Aérien	Basse (0-100)	Tropical
Oie à tête barrée *Anser indicus* 	Aérien	Moyenne-haute (0-10 000)	Continental froid

En parallèle, nous avions cherché à quantifier **la taille et la concentration des érythrocytes, ainsi que la concentration en hémoglobine dans le sang** (selon la durée du voyage en mer ou du séjour à terre, ou bien selon la taille des individus), à partir de prélèvements frais réalisés sur des individus revenant de leur trajet en mer, ou au terme d'un jeûne à terre pendant la campagne 2022 – 2023 (**Fig. 7**).

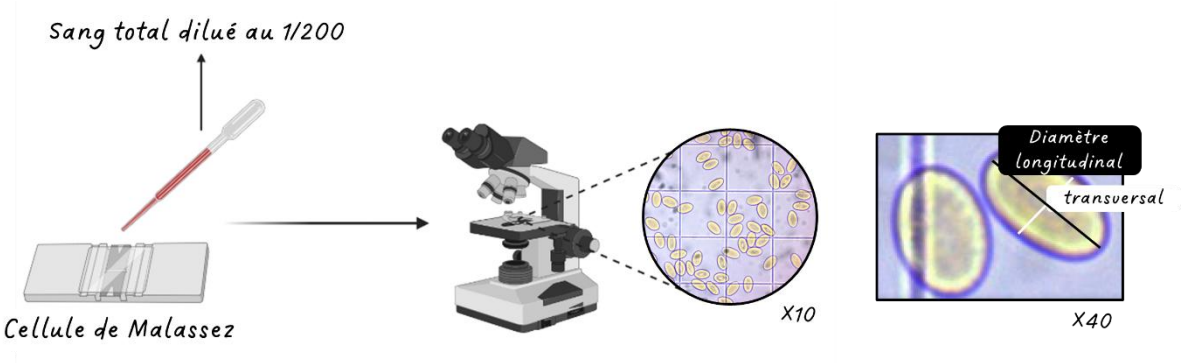


Figure 7, adaptée de Bauger (2023) : Représentation schématique des méthodes de comptages et mesures des érythrocytes de manchots royaux

Malheureusement encore, nous faisions face à des limites méthodologiques rédhibitoires, les individus des groupes échantillonnés pour leur sang ou leur taille avant et après trajet en mer n'étant pas les mêmes (difficulté de recapture avant le départ en mer).

Lors de ma campagne de terrain en 2023 – 2024, nous avons refait des prélèvements sur une vingtaine d'individus complémentaires, en prenant soin de s'affranchir de ces deux limites. Toutefois, nous avons aussi constaté que la précision du microscope de terrain ne permettait pas d'effectuer des mesures suffisamment fines des globules rouges, ce qui s'est répercuté aussi sur la fiabilité des comptages, qui n'ont pas non plus donné de résultats probants.

Néanmoins, ces essais ont permis de valider la faisabilité expérimentale de mesures d'affinité Hb-O_2 sur des échantillons de manchot royal et ont souligné plusieurs points critiques pour de futurs développements méthodologiques : (i) la nécessité d'une calibration systématique et répétée des chambres à diffusion sur des échantillons témoins, (ii) l'importance de disposer d'échantillons frais ou récemment congelés pour limiter la dénaturation de l'hémoglobine, et (iii) l'intérêt de mettre en place des méthodes plus adaptées pour un suivi parallèle des paramètres sanguins (nombre, taille et concentration des érythrocytes).

Ces perspectives expérimentales ouvrent la voie à une approche intégrative du stockage et du transport du dioxygène, combinant mesures physiologiques, biochimiques et morphologiques. Les prélèvements de sang lors de ma campagne de terrain ont été effectués en parallèle de mesures biométriques et du déploiement d'enregistreurs de données de plongée. Cela devrait permettre, dans de futures études, de refaire les mesures d'affinité afin de lier les différences interindividuelles de performance en plongée à ces paramètres déterminants du stockage et du transport du dioxygène pendant les activités de fourragement (dont la vitesse de récupération de la dette en post-plongée).

Pour une approche encore plus complète, pendant ma campagne de terrain nous avons déployé 8 *loggers* sous-cutanés (sous anesthésie générale, *loggers* LuL non présentés ici), pour prélever des échantillons de muscle pectoral juste avant et peu après voyages hivernaux, pour lesquels nous suspectons une acclimatation à la durée du voyage en mer. Ces prélèvements

devraient permettre d'évaluer non seulement l'affinité de l'hémoglobine au dioxygène mais aussi celle de la myoglobine dans l'un des muscles les plus actifs pendant l'activité de plongée.

4.2. Autres études préliminaires

L'une des études complémentaires de ce travail de thèse avait pour objectif d'établir un indice plus précis de l'état nutritionnel, portant sur la relation taille – masse corporelles au moment où les manchots sont le plus maigre, en fin de mue, soit un état « standardisé » (Piersma & Davidson 1991). Un second raffinement consistait à comparer ces relations sur deux tranches d'âge (poussins et adultes) et entre sexes. L'objectif est de construire un indice nutritionnel sous la forme d'un ratio où la masse corporelle d'un individu mesurée à un temps 't' est divisée par la masse structurelle, établie selon son âge et son sexe.

A cette fin, les individus en fin de mue étaient identifiés par la présence d'un nouveau plumage bien coloré, et quelques plumes restants de l'ancien plumage, généralement sur la tête et le cou. Le protocole de mesure a été réalisé lors de la campagne 2022 – 2023 et lors de ma campagne d'été 2023 – 2024 (**Fig. 8**).

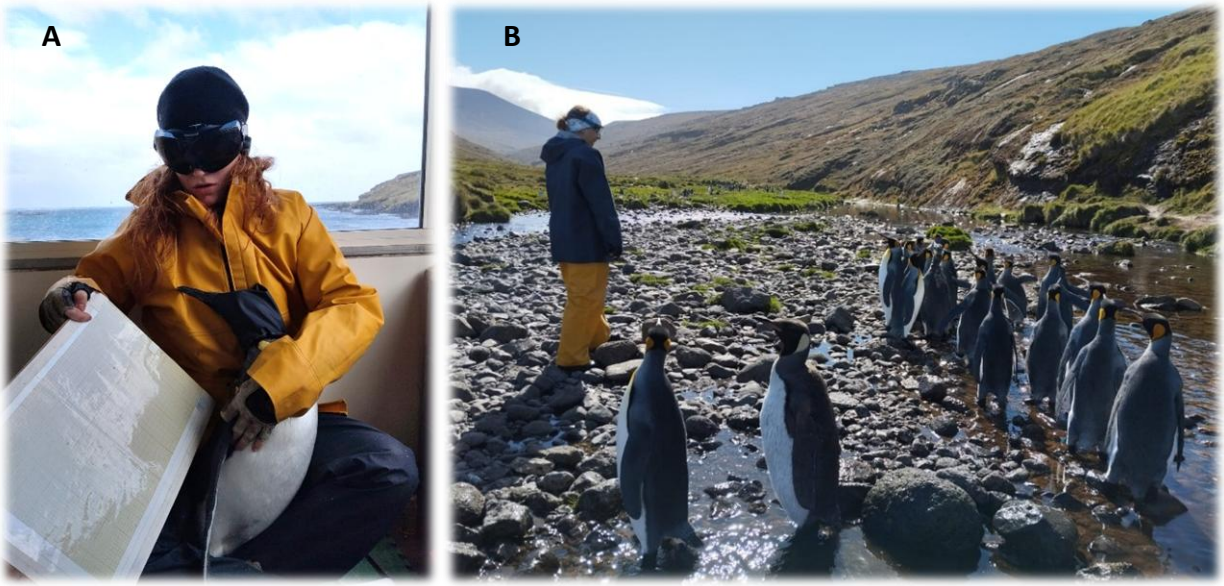


Figure 8 : **Protocole de mesure des manchots royaux en fin de mue. (A) Préparation à la photographie de l'aileron d'un poussin en fin de mue ; (B) repérage des adultes en fin de mue avant capture.** © Maëlle Oberlin

Un total de 20 poussins et 20 adultes a été mesuré, et des échantillons de sang ou de plumes en croissance ont été prélevés pour sexage moléculaire. Un set de 14 mesures biométriques,

à partir des mesures en **Figure 5**, ont été effectuées, répétées trois fois chacune, à l'exception de la masse prise une seule fois. Les données sont actuellement en cours d'analyse.

Par ailleurs, parmi les mesures biométriques des campagnes de terrain de 2016 à 2024, les ailerons ont également été photographiés sur une plaque millimétrée (**Fig. 9**) dans le but de mesurer précisément leur surface (**Fig. 10**) et de tester si celle-ci est corrélée aux paramètres de plongée. Malheureusement, les méthodes de prises de photos n'étant pas standardisées entre les différentes campagnes de terrain (ombre, parallaxe, papier millimétré souple vs. solide, etc.), le travail de standardisation des images devenait trop lourd et nous n'avons pas été en mesure d'exploiter une importante proportion des photographies des années les plus anciennes, correspondant aux données de plongée utilisées dans ce travail. Toutefois, à partir de 2022, ces photographies ont été prises systématiquement, suivant un protocole strict développé au cours de cette thèse, et nous espérons les utiliser dans de futures études.

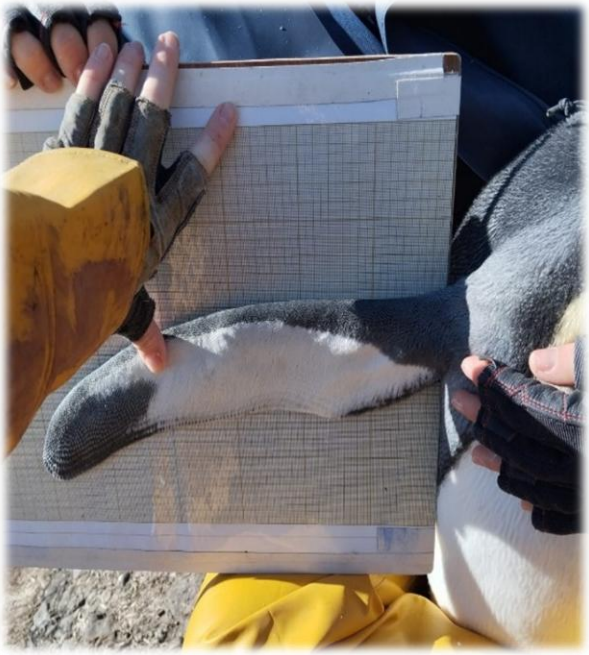


Figure 9 : Protocole de terrain pour les mesures de la surface ventrale de l'aileron droit d'un manchot royal adulte. Ce protocole est répété pour chaque aileron, droit et gauche, en face ventrale et dorsale

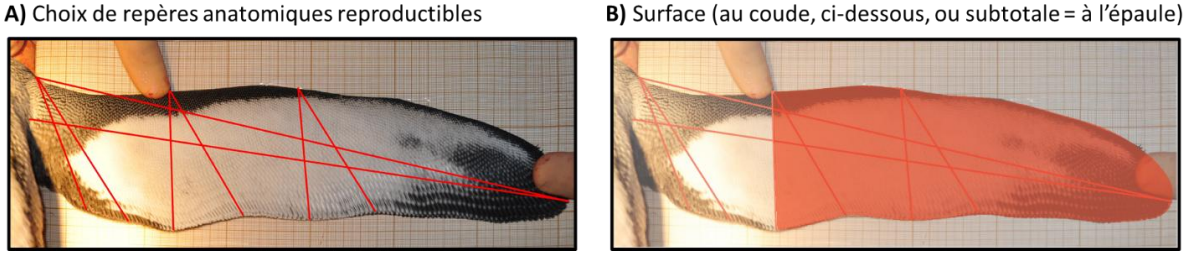


Figure 10 : Méthode de mesure de la surface ventrale de l'aileron gauche d'un manchot royal adulte. (A) Choix de repères anatomiques en fonction des articulations et de l'orientation des plumes ; (B) calcul de la surface par rapport à ces repères. Ce protocole est répété pour chaque aileron, droit et gauche, en face ventrale et dorsale

Ces différentes approches complémentaires ont représenté un investissement considérable en temps et en effort, même si elles n'ont pas abouti à des résultats exploitables dans le cadre de cette thèse. Les mesures d'affinité Hb-O_2 et les caractérisations des érythrocytes ont mobilisé environ six mois de travail lors du stage de Master 2 de Bastien Bauger, auxquels s'ajoutent plusieurs semaines de manipulations et analyses complémentaires pendant et après ma propre campagne de terrain (2023-2024). Le protocole de mesures des manchots en fin de mue m'a demandé environ trois jours de terrain intensif, ainsi qu'environ deux semaines de mise au point du protocole et de pré-traitement des données. Enfin, la standardisation des photographies d'ailerons a également nécessité plusieurs mois de travail avant que nous ne réalisions l'impossibilité d'exploiter les images des années antérieures sans un protocole strictement standardisé, mis en place sur le terrain par la suite. Bien que ces approches n'aient pas pu être intégrées aux analyses principales de cette thèse, elles constituent des apprentissages substantiels et des bases méthodologiques solides pour de futures études.



Arrivée à la colonie de manchots royaux de Jardin Japonais, Ile de la Possession, Archipel Crozet
© Julie Carvalho

CHAPITRE 1

Plongées extrêmes : records et capacités physiologiques du manchot royal



Manchot royal partant en mer, Ile de la Possession, Archipel Crozet
© Fabrice Chapel

EXPLORING NEW DEPTHS:

KING PENGUINS BREAK DIVE RECORDS DURING THE AUSTRAL WINTER

Maëlle Oberlin[1,2], Manfred R. Enstipp[1], Céline Le Bohec[1,3,4], Robin Dardel[1],

Charles-André Bost[2, ‡], Yves Handrich[1, ‡]

‡ these authors contributed equally to this work and share last authorship.

[1] *Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France*

[2] *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois,* France

[3] *Centre d'Ecologie Fonctionnelle & Evolutive, CNRS UMR5175, 34293 Montpellier 5, France*

[4] *Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, MC 98000, Monaco*



Manchot royal adulte s'apprêtant à nourrir son poussin pendant l'hiver austral, Baie du Marin, Archipel Crozet

© Fabrice Chapel

Article publié dans *Journal of Experimental Biology,* doi:10.1242/jeb.250184

RESUME EN FRANÇAIS

Le manchot royal est l'un des meilleurs plongeurs du monde aviaire, n'étant devancé que par son proche parent de plus grande taille, le manchot empereur. Son écologie alimentaire est principalement étudiée durant l'été austral, période où les trajets en mer de recherche alimentaire sont relativement courts (quelques semaines). Par conséquent, la période automnale et hivernale est encore méconnue, durant laquelle les oiseaux partent pour de longs trajets en mer (plusieurs mois) et où la descente de leurs proies préférées vers de plus grandes profondeurs pourrait mettre leurs capacités de plongée à l'épreuve.

En analysant le comportement de plongée de sept manchots royaux des îles Crozet pendant l'automne et l'hiver, nous avons observé que les oiseaux réalisaient alors des plongées plus profondes et plus longues à ces périodes. La plupart des oiseaux ont dépassé les records précédemment établis, mais les plongées les plus profonde (424,5 m) et plus longue (10 min) ont été réalisées par le même individu.

Il s'agit des plongées les plus extrêmes jamais rapportées chez le manchot royal, illustrant la capacité de cette espèce à faire face aux variations saisonnières en augmentant progressivement ses capacités de plongée, probablement au travers d'une acclimatation progressive.

ABSTRACT

The king penguin is one of the champion avian divers, surpassed only by its larger relative, the emperor penguin. The foraging ecology of king penguins is typically studied during the austral summer, when foraging trips are relatively short (weeks). Consequently, little is known about the autumn-winter period, when birds undertake long foraging trips (months) and the descent of their preferred prey to greater depth might challenge their dive capacity. Investigating the dive behaviour of 7 king penguins from the Crozet Islands during autumn-winter, we found that birds conducted deeper and longer dives during this period. Most birds exceeded the previous depth and duration records but the deepest (424.5 m) and longest (10 min) dives were conducted by the same individual. These dives are the deepest and longest yet reported for king penguins and illustrate their ability to respond to seasonal changes by enhancing their dive capacity, likely through gradual acclimatization.

Running head: king penguin dive capacity

Keywords: *Aptenodytes patagonicus*; dive behaviour; apnea capacity; foraging efficiency; biologging

Summary statement:

King penguin dive performance differs considerably across seasons, with the deepest and longest dives occurring during the understudied fall/winter-season, when birds spend months at sea.

1. INTRODUCTION

Penguins are well adapted for a life at sea, submerging to depth in pursuit of their prey. Whereas smaller penguin species show routine dive depths and durations similar to that of seabirds that retained the ability of aerial flight, it is the largest penguin species that are the most accomplished divers of the avian world (Ponganis 2015). The emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) is the deepest diving bird, known to regularly surpass 400 m. Currently, the reported records are 564 m for dive depth and 32.2 min for dive duration (Wienecke et al. 2007, Goetz et al. 2018). Similarly impressive is the dive performance of its closest relative, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*), with a reported maximum dive depth and duration of 343 m and 9.2 min, respectively (Pütz et al. 1998, Pütz & Cherel 2005). Size clearly matters here, as the dive performance of air-breathing vertebrates depends on their oxygen stores and the rate at which they are used underwater. Although oxygen stores scale isometrically with body mass, oxygen consumption scales allometrically with an exponent <1. Hence, larger species have an advantage and can dive for longer and deeper than smaller species (Kooyman 1989, Schreer & Kovacs 1997).

Both dive records for the king penguin were recorded during the austral summer, when dataloggers can be deployed with relative ease, because birds reliably return to the colony for parental duties (Bost et al. 2013). Not surprisingly, most studies concerning the foraging ecology of king penguins have been conducted during summer. By contrast, fairly little is known about the winter period (Charrassin & Bost 2001, Charrassin et al. 2002). In winter, light and marine primary production are greatly reduced (Foxton 1956, Clarke 1988), often triggering changes in the foraging behaviour of top predators, such as penguins (Charrassin et al. 2002). The preferred prey of king penguins during summer, myctophid fish, descends deeper within the water column during autumn-winter, following its planktonic prey (Kozlov et al. 1991). In response to the decrease of prey availability, king penguins increase their foraging range beyond the Polar Frontal Zone, even reaching the pack-ice zone, ~1,600 km south of the Crozet Archipelago (Charrassin & Bost 2001). In addition, king penguins adjust their foraging behaviour during winter, conducting deeper and/or longer dives than in summer (Charrassin et al. 2002).

In this study, we report on the extreme dive behaviour of king penguins that conducted record breaking deep and long dives during their extended winter trips. As such, this dive performance of king penguins challenges our understanding of their physiological ability to acclimatize to the demanding conditions of the winter period.

2. MATERIALS & METHODS

2.1. Study location and period

The fieldwork was conducted during the austral winter 2023 in the king penguin colony 'La Grande Manchotière' (*ca.* 24,000 breeding pairs) at Baie du Marin on Possession Island, Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean (46° 25' 34" S, 51° 51' 36" E).

In late April 2023 (i.e. austral autumn), 9 breeding king penguins were equipped with an externally attached AxyTrek data logger (TechnoSmart, Rome, Italy; dim. 57×36×12 mm, length× width×height; mass: 36 g). The loggers recorded position (GPS), pressure (sampled at 1Hz, resolution 0.01 mbar), and three-axis accelerometry (sampled at 25Hz). To preserve battery power, the GPS was scheduled to obtain positions only during a 1h-window at night, when birds typically rest at the surface. Loggers recorded for a maximum duration of 2 months (i.e. into the austral winter).

Penguins were selected when they returned to feed their chick, after extensive observation, to ensure the targeted breeding status ('early breeders'; because of their considerably greater chance to succeed in their breeding attempt). The selected bird was captured, hooded (to reduce visual stimuli), and moved to a nearby shelter, where it was fitted with the AxyTrek logger. To reduce hydrodynamic drag as much as possible, the logger was attached to the lower back (Bannasch et al. 1994), using adhesive tape ('TESA', Beiersdorf, Hamburg, Germany), additionally secured with cyanoacrylate glue ('Loctite 401 Prism Instant Adhesive', Henkel, Düsseldorf, Germany) and 3 plastic ties (Wilson et al. 1997, Bost et al. 1997). At the same time, several morphometric measurements were taken from both the adult and the chick. We also took a blood sample from the adult for sexing and injected an RFID tag (subcutaneous) to allow electronic identification. Four of the 9 equipped birds were captured inside the 'Antavia' area

of the colony, where a network of RFID antennae ensures detection of birds entering and leaving the colony (Bardon et al. 2023). Lastly, the chick was fitted with flipper bands ('TESA' tape) to allow easy visual detection and identification, before both chick and adult were released simultaneously at their capture site. The whole procedure lasted less than 30 min. Adults were recaptured upon their return to the colony (July-August), after they had conducted at least one long foraging trip (≥ 3 weeks). The logger was removed from the bird and data were downloaded to a PC using 'X-Manager' (TechnoSmart, Rome, Italy).

2.2. Data processing and statistical analysis

All recorded data were imported into Matlab (version R2020b; MathWorks, Natick, MA, USA), where further analyses were conducted using custom-written functions. Firstly, baseline variation (atmospheric pressure and signal noise) was removed through a series of smoothing and filtering procedures of the original data. The corrected baseline pressure (accuracy: ±0.01 bar) was converted to meters of depth using a custom function derived from Saunders (1981) and Leroy and Parthiot (1998). The final accuracy of the converted depth trace was ±0.5 m for a depth range between 0 and 500 m.

Our analysis separated shallow dives (> 0.5 m and < 50 m) from deep (foraging) dives (≥ 50 m), where dive depth refers to the maximum depth reached during a dive (Charrassin et al. 1998, 2002, Halsey et al. 2007a). Our analysis focused on deep dives, which were conducted within foraging bouts. A dive/foraging bout contained a minimum of 3 deep dives and ended when the duration spent at the surface following a dive exceeded 15 min (Halsey et al. 2007a). Accordingly, isolated deep dives were excluded from our analysis. Dive cycles within a dive bout can be further divided into four phases: descent, bottom, ascent, and post-dive interval. The descent phase starts with the submergence of the bird and ends with the start of the bottom phase. The latter starts and ends with the first and last wiggle (a reversal in the depth profile) or step (a decline in vertical velocity to < 0.035 $m.s^{-1}$) of a dive occurring at a depth deeper than 75% of maximum dive depth (Halsey et al. 2007a). We calculated bottom duration only for dives that contained a minimum of 3 wiggles during the bottom phase (1^{st} quantile on number of wiggles during the bottom phase). For comparison with earlier studies, we also calculated the bottom duration following Charrassin et al. (2002), who defined bottom

duration as the interval spent at a depth >90% of maximum dive depth. Both approaches yielded similar results, so we retained the method of Halsey et al. (2007a) for further analyses. The bottom phase is followed by the ascent phase which ends when the bird surfaces. In our analysis, the post-dive interval of deep dives included the time spent at the surface and during shallow dives that occasionally occurred between deep dives. Deep dives that were followed by more than four shallow dives were excluded from the analysis. For comparison with earlier studies, we also calculated post-dive interval as the surface duration until the start of the following dive, regardless of depth (i.e. concerning all dives, shallow and deep; Halsey et al. 2007b). To assess the foraging efficiency of birds, we (1) calculated the dive efficiency during deep dives, defined as the time ratio between the bottom phase and the overall dive cycle (Ydenberg & Clark 1989). In king penguins, significant relationships between the number of wiggles and ingestion events during a dive have been reported (Bost et al. 2007, Hanuise et al. 2010). Consequently, we (2) also considered the number of wiggles detected during the bottom phase of dives. Furthermore, in our analysis, we distinguished between 'Very-deep' dives (defined as dives deeper than the previously established depth record of 343.0 m), and 'Very-long' dives (defined as dives longer than the previously established dive duration record of 9.2 min).

All statistical analysis was conducted in R (version 4.2.3; R Core Team, 2023). To account for individual effects, we used linear mixed models (lmer function in R) when comparing the different dive parameters between deep, Very-deep, and Very-long dives. To assess the quality of a selected model, we examined the standardized residuals (McCullagh & Nelder 1989). We considered an explanatory variable to have a significant effect on a response variable, when the p-value was below the threshold $\alpha=0.05$. All values are presented as means ± s.d., unless indicated differently.

2.3. Ethics

All experimental procedures were approved by the French Ethics committee (APAFIS; permit no. #43066-2023041410474918-v6) and the French Polar Environmental Committee (permit no. 2022-65-TAAF) and were carried out in accordance with their guidelines.

3. RESULTS AND DISCUSSION

Eight of the 9 deployed dataloggers were retrieved. Of these, one logger failed, so that data from 7 penguins were used in our analysis. Mean body mass of birds was 13.4±0.4 kg at the start and 12.8±0.6 kg at the end of experimentation. Birds conducted long winter trips between May and August 2023, typically preceded by short foraging trips (11 h-4 days) for chick provisioning. For all birds, logger recording stopped before their return to the colony (maximal recording duration: 55 days), so that trip duration (56-114 days) could only be ascertained for four birds, detected by the RFID antennae of the Antavia system (Bardon et al. 2023).

A total of 18,821 deep dives (≥ 50 m) were recorded during the 20 foraging trips of 7 penguins (**Table 1**).

Table 1. Summary of parameters investigated during the dives of king penguins from Possession Island, Crozet Archipelago, during the austral winter 2023. 'Depth' refers to the maximum depth reached during a dive. Values are grand means±s.d. based on individual bird means (range is given in brackets).

Variable	Total deep dives ≥ 50 m	Very-deep dives ≥ 343 m	Very-long dives ≥ 9.2 min
Dives (n)	18,821	326	37
Fraction of deep dives recorded (%)	100	1.73	0.20
Number of birds (N)	7	6	4
Depth (m)	225.0 ± 11.0 (50.0–424.5)	354.0 ± 6.5 (343.0–424.5)	351.5 ± 14.0 (333.0–406.0)
Dive duration (min)	6.12 ± 0.36 (0.93–10.00)	7.82 ± 0.69 (6.23–10.00)	9.48 ± 0.16 (9.20–10.00)
Bottom duration (min)	1.98 ± 0.21 (0.18–5.52)	1.67 ± 0.53 (0.38–4.27)	3.34 ± 0.31 (2.12–4.40)
Post-dive interval (min)	2.34 ± 0.23 (0.25–14.53)	4.05 ± 0.84 (1.52–11.02)	4.47 ± 0.44 (2.97–10.83)
Dive efficiency (Bottom time / Dive cycle duration)	0.25 ± 0.01 (0.02–0.70)	0.14 ± 0.04 (0.03–0.30)	0.23 ± 0.01 (0.10–0.32)
Wiggles during bottom phase (n)	7.57 ± 0.93 (3–48)	6.87 ± 2.32 (3–20)	11.22 ± 1.64 (7–20)

On average, these dives reached a depth of 225.0±11.0 m and lasted 6.12±0.36 min. Dive duration increased with dive depth (**Fig. S1**, a typical example for one bird). Although most deep dives recorded (98.3%) were shallower than the previous record of 343.0 m, 326 dives went beyond. Furthermore, 37 dives (< 0.2% of all deep dives) lasted longer than the previous record of 9.20 min, and 29 dives were deeper and also lasted longer than previous records. Overall, 30% of deep dives fell within a range of 250 to 300 m, 13% ≥ 300 m, and 0.07% ≥ 400 m. A dive duration between 6 and 7 min was most frequent (35%; **Fig. 1**).

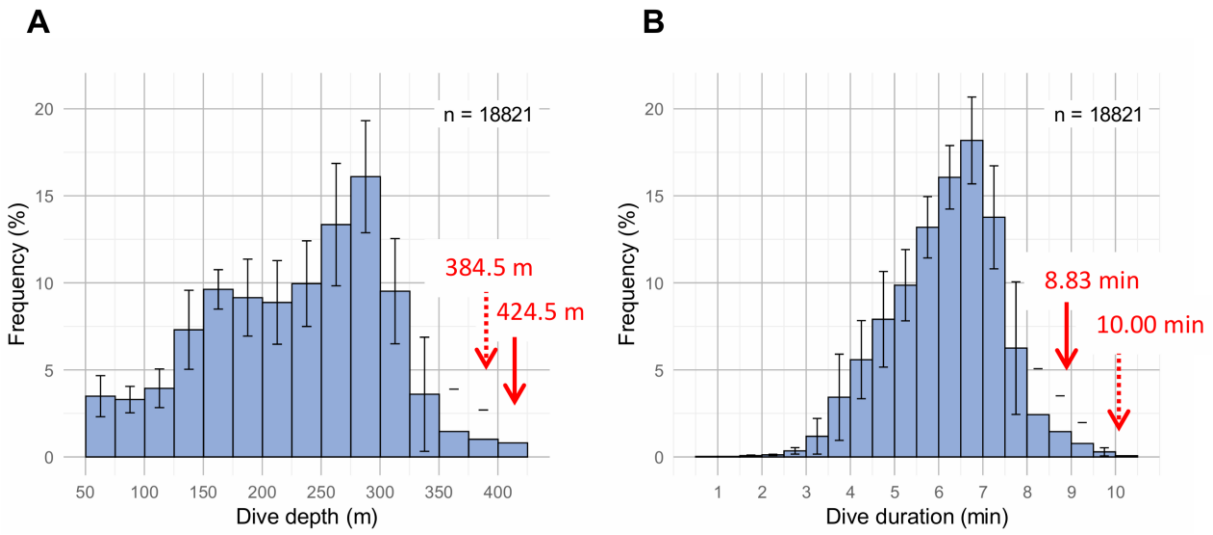


Fig. 1. Frequency distribution for deep dives (≥ 50 m) of king penguins: (A) dive depth, (B) dive duration. Values are grand means ± s.d. Solid and dashed arrows indicate the deepest and longest dive, respectively. N=7 birds, n=18,821 dives.

3.1. Very-deep dives (≥ 343 m)

Six of the 7 birds conducted Very-deep dives, surpassing the previous record of 343 m (54 ± 72 dives per bird, range: 2–190 dives). On average, Very-deep dives lasted 7.82 ± 0.69 min and reached a depth of 354.0 ± 6.5 m (**Table 1**). Half of these dives lasted between 8 and 9 min.

The new depth record is held by a male king penguin ('Jacques Mayol'), who made an exceptionally deep dive to 424.5 m (8.83 min) on the second day of his long winter trip (**Fig. 2A,B**). It occurred within a sequence of 8 deep dives (**Fig. 2B**). In total, 12 dives of this bird exceeded a depth of 400 m, with the majority (67.5%) not surpassing 300 m.

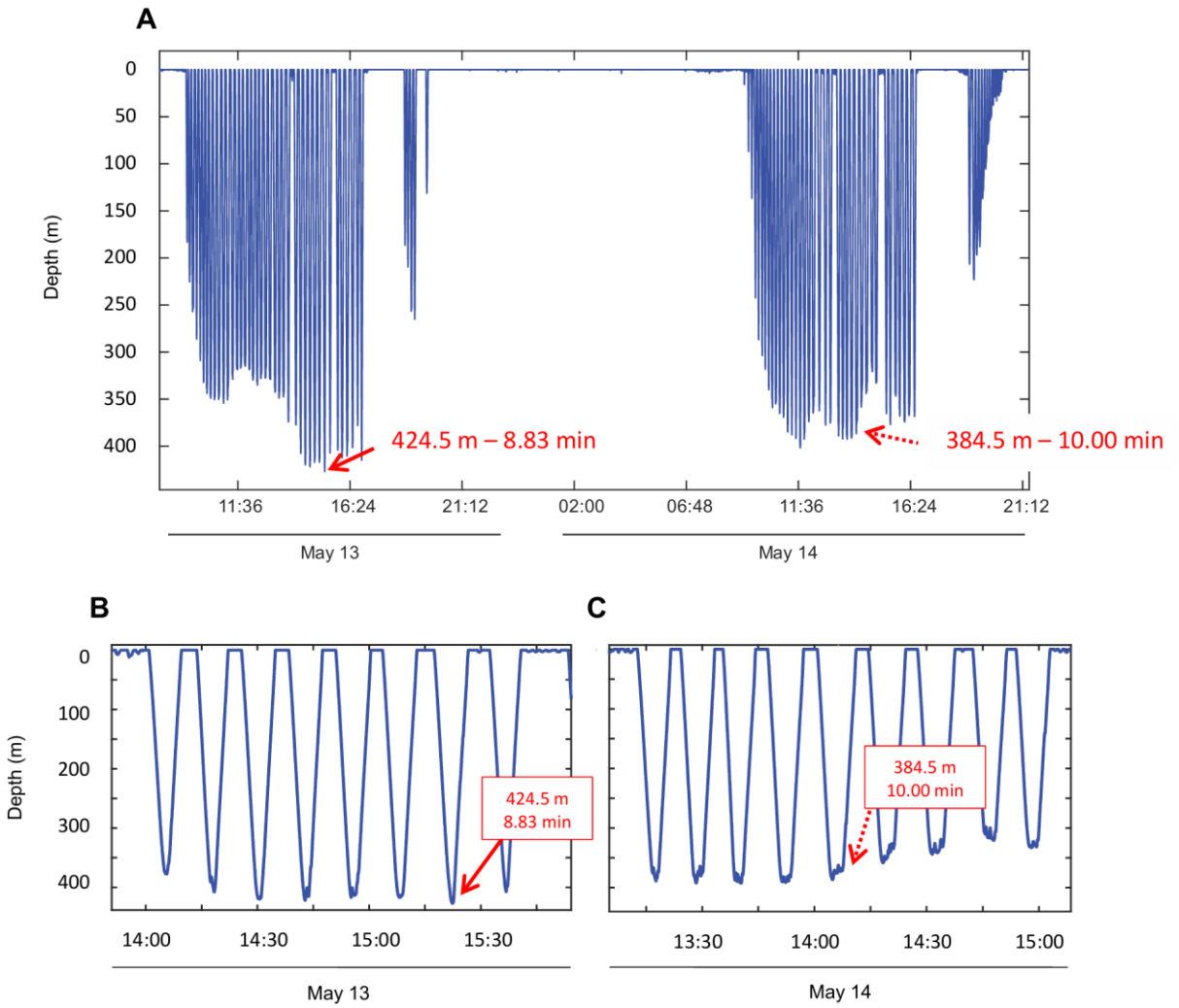


Fig. 2. Dive profiles during foraging bouts of record-holder 'Jacques Mayol'. (A) The two days when depth and duration records occurred. Below, enlarged sections of the foraging bouts when the deepest (B) and longest dive (C) occurred. Solid and dashed arrows indicate the deepest and longest dive, respectively.

3.2. Very-long dives (≥ 9.2 min)

Four penguins conducted Very-long dives, exceeding the previous record of 9.2 min. These 37 dives (mean: 9 ± 11 dives per bird, range: 1–24 dives) lasted on average 9.5 ± 0.2 min (**Table 1**). A total of 21 dives exceeded 9.5 min, and four dives lasted between 9.8 and 10.0 min (**Fig. 1**). Dive depth of Very-long dives ranged between 333 and 406 m (**Table 1**). The majority of Very-long dives was conducted by 'Jacques Mayol' (24 dives), who also set the new duration record (10.0 min; Fig. 2) on the day following the new depth record. The longest dive was conducted within a sequence of 9 deep dives (**Fig. 2C**).

The very deep and very long dives of 'Jacques Mayol' were conducted near the edge of the Crozet Plateau, relatively early in the trip, with a water depth exceeding 3,000 m.

3.3. Bottom duration

Bottom duration of deep dives (≥ 50 m) was on average 1.98 ± 0.21 min (**Table 1**), accounting for 33 ± 2% of total dive duration. Although the bottom duration of Very-deep dives was similar to the overall average (LMER: p=0.14; **Table 1**), it accounted for a significantly smaller fraction of dive duration (21 ± 5%; LMER: p<0.001). For Very-long dives, bottom duration was significantly longer than for the two other categories and accounted for 35 ± 3% of dive duration (**Table 1**). Absolute and relative bottom duration differed significantly between Very-deep and Very-long dives (LMER: p<0.001).

3.4. Post-dive interval duration

Post-dive intervals following deep dives averaged 2.34 ± 0.23 min (**Table 1**). Post-dive intervals following Very-deep dives (4.05 ± 0.84 min) and Very-long dives (4.47 ± 0.44 min) were significantly greater (LMER: p<0.001; **Table 1**) but did not differ from each other (LMER: p=0.38). Dive duration and post-dive interval were significantly related for Very-deep dives (LMER: P<0.0001; **Fig. S2A**), whereas such a relationship was lacking for Very-long dives (LMER: p=0.60; **Fig. S2B**). The fraction of the dive cycle spent underwater was greatest for all deep dives (74%, LMER: p<0.001) and slightly smaller for Very-deep (66%) and Very-long dives (67%; LMER: p=0.46).

3.5. Foraging efficiency

Dive efficiency for all deep dives averaged 0.25 ± 0.01 (**Table 1**), similar to that of Very-long dives (0.23 ± 0.01; LMER: p=0.12; **Table 1**). However, dive efficiency for Very-deep dives was significantly lower (0.14 ± 0.04; LMER: p<0.0001; **Table 1**). Furthermore, the number of wiggles conducted during the bottom phase did not differ significantly between deep and Very-deep dives (7.57 ± 0.93 and 6.87 ± 2.32, respectively; LMER: p=0.39; **Table 1**). By contrast, in Very-long dives, the number of wiggles was significantly greater (11.22 ± 1.64; LMER:

p=0.003; **Table 1**). However, the number of wiggles per minute bottom duration did not differ between dive types (LMER: p=0.20).

Our study reports new dive records for king penguins, conducted during the austral winter. Although Very-deep dives (≥ 343 m) were relatively rare (326 of 18,821 dives), they were observed in six out of seven penguins (**Table 1**). Four out of seven penguins also conducted Very-long dives (≥ 9.2 min), albeit on even fewer occasions (37 of 18,821 dives; **Table 1**). The dives recorded in our study were the deepest and longest reported yet for this species and illustrate its ability to respond to seasonal environmental changes by enhancing dive capacity, likely through gradual acclimatization.

3.6. Dive performance of king and emperor penguins

Emperor and king penguins are the champion divers of the avian world. Their large size and extreme physiological adaptations allow them to penetrate the water column to great depth and extend their underwater explorations for unrivalled durations among avian divers. To date, the largest and heaviest penguin species, the emperor penguin, holds the records for dive depth and duration, both recorded during chick rearing in the austral spring (Wienecke et al. 2007, Goetz et al. 2018). Although the new dive records of king penguins lag behind these impressive numbers in absolute terms, they are no less remarkable.

When comparing the dive performance of these two species, one has to take into account the ecological context of dives and also distinguish between the routine dive behaviour and the extreme dive performance birds might be capable of. Foraging behaviour will be affected by numerous factors, such as prey availability, bathymetry, and seasonal conditions. For example, although bathymetry might limit dive depth of emperor penguins when restricted to the continental shelf of Antarctica during breeding, king penguins are pelagic foragers in a deep ocean (**Fig. S1**). The extreme dive performance of the larger emperor penguin (**Table S1**) comes at a price (i.e. anaerobic metabolism), so that after these rare events, birds spend extended periods at the surface (Sato et al. 2011). By contrast, the absence of such extended surface intervals after deep and long dives in king penguins (**Fig. S2**) suggests that they have not yet reached their physiological limit. Furthermore, a number of dive parameters indicate that the

routine dive behaviour of both species is surprisingly similar (**Table S1**). Unfortunately, a direct comparison is often hampered by differences in how parameters were calculated and study context.

An interesting result is the lack of a relationship between dive duration and post-dive interval duration for Very-long dives of king penguins (**Fig. S2B**), whereas such a relationship exists for Very-deep dives (**Fig. S2A**). This suggests that after Very-long dives physiological recovery at the surface might have been incomplete and occurred over the course of several dive cycles, as has been found in other divers (Fahlman et al. 2008). Such a strategy might be advantageous to exploit patchy and ephemeral prey aggregations (Tessier & Bost 2020). This is supported by the greater number of wiggles observed during the considerably prolonged bottom phase of Very-long dives, suggesting a greater foraging success (**Table 1**). By contrast, during Very-deep dives birds required a longer time to commute between the surface and their foraging depth, so that dive efficiency was reduced. The lower number of wiggles during Very-deep dives also suggests a lower foraging success than during Very-long dives.

The physiological adaptations that underlie the dive capacity of penguins have been especially well studied in emperor penguins, owing to the great advantages of the 'isolated dive hole' paradigm (Ponganis et al. 2010, 2011, Ponganis 2015). These studies illustrate the importance of the relatively large respiratory oxygen store and the plasticity in peripheral vascular responses during diving in emperor penguins (Ponganis 2015). Equally extensive investigations have not been possible with king penguins. However, the recordings of heart rate and various tissue temperatures (pectoral muscle, peripheral tissues) during their foraging trips illustrate the physiological mechanisms that underlie the dive performance of king penguins (Handrich et al. 1997, Froget et al. 2004, Schmidt et al. 2006). One potential mechanism to improve performance might be a gradual onset of hypothermia/heterothermia as an oxygen-saving mechanism over the course of a long foraging trip (Handrich et al. 1997), which might also progress along the autumn-winter season. Oxygen consumption during dives could be reduced, and aerobic dive duration extended, if birds allow tissue temperatures to fall to a lower level, most importantly that of their pectoral muscles (Handrich et al. 1997, Schmidt et al. 2006). This may be reinforced through an increase in mitochondrial efficiency of pectoral muscle (Monternier et al. 2014, Bourguignon et al. 2017). Such physiological changes might

develop gradually, over the course of long winter foraging bouts. Furthermore, the increasing deposition of abdominal and subcutaneous fat across the breeding season (Handrich et al. 1995) will improve insulation, reducing heat loss and thermoregulation costs (de Vries & van Eerden 1995, Enstipp et al. 2017). Along with fat stores, pectoral muscle size might increase, enlarging oxygen stores (Cherel 1995). Consequently, the aerobic dive capacity of birds should be increased during the autumn-winter. We hope that future work will shed more light into these issues.

3.7. Seasonal variability of dive performance

The dive behaviour of king penguins has been shown to differ between seasons (Charrassin & Bost 2001, Charrassin et al. 2002). With the onset of autumn-winter, there is a gradual increase in dive depth and duration in both juvenile and adult king penguins (Enstipp et al. 2021). Dive efficiency is greatest during winter, because dive and bottom duration increase, while post-dive interval duration decreases (Charrassin et al., 2002). The dive efficiency during deep dives recorded in our study is similar to previously reported winter values (Charrassin et al. 2002).

The enhanced dive performance of king penguins observed during autumn-winter (**Table S1**), might have its roots in seasonal ecological and/or physiological changes. The dive records reported in our study occurred during the autumn-early winter period, when prey availability for king penguins at the Polar Frontal Zone declines. In response, king penguins roam further and might even forage near the Antarctic pack-ice (Charrassin & Bost 2001). Birds also shift their diet, capturing more squid, typically found at greater depth (Cherel et al. 1996). Because their preferred prey (myctophids) descends to greater depth (Kozlov et al. 1991), they also need to dive deeper and/or longer. The winter performance raises the question of why penguins behave differently during summer. From an ecological point of view, it would be sensible to extend dive duration during the summer and capture more fish per dive, if dive capacity suffices. However, we suggest that birds are not able to achieve the same dive performance during both seasons, and the reasons are rooted in their physiology.

The foraging trip duration of king penguins is greatly increased during winter, so that birds spend months at sea, foraging extensively during available daylight hours. We suggest that the repeated pushing of physiological limits with respect to apnea capacity might lead to a gradual improvement of aerobic capacity and, hence, dive performance, as has been suggested in the context of the ontogenetic development of dive capacity in marine endotherms (Noren et al. 2001). By contrast, foraging trips during summer are short and birds alternate periods at sea with fasting periods in the colony. Hence, the shortness of their periods at sea and the physiological challenges associated with the fasting periods might prevent a physiological acclimatization similar to that presumably occurring during the long winter trips.

In conclusion, our study reports new dive records for king penguins. The Very-deep and Very-long dives of penguins were not isolated events and are likely characteristic of the understudied winter period. Their dive performance during autumn-winter approaches that of the larger emperor penguins. The strong seasonal differences observed in king penguins might be associated with seasonal changes in their ecology and/or physiology. Although the downward movement of their preferred prey during autumn-winter (Kozlov et al. 1991) might force birds to dive deeper/longer, the gradual acclimatization of their metabolic machinery during the long winter trips might facilitate such enhancement in dive performance. The shortness of their summer foraging trips likely prevents such physiological acclimatization, while prey can be captured at shallower depth, not requiring record breaking dives. Finally, intraspecific diversity might lead to distinct individual foraging strategies that will depend on both environmental conditions and physiological capacity. It is interesting that extreme performance seems often limited to few individuals. For example, Wienecke et al. (2007) reported that only one out of 93 emperor penguins reached a depth greater than 500 m. Although in our study the majority of birds conducted Very-deep and Very-long dives, it was ‘Jacques Mayol’, whose performance was most impressive. Accordingly, individual variability should be addressed in future studies, particularly with respect to body size differences.

Acknowledgements

The authors thank all the members of the 60th mission in the Crozet Islands for their commitment and important support in the field, in particular members of the Institut Polaire Français Paul Emile Victor programme 137 ('ANTAVIA', e.g. Mai-Line Besnard) that helped with the surveillance and recovery of returning birds. All members of the Metrology and Instrumentation in Environmental Biology team at the Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien in Strasbourg are thanked for their technical expertise and support. We thank two anonymous reviewers for their constructive comments on the paper.

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

Conceptualization: C.-A.B., Y.H., M.R.E.; Data curation: R.D.; Formal analysis: M.O., Y.H.; Funding acquisition: C.-A.B., Y.H., C.L.B.; Investigation: R.D., C.-A.B., Y.H., M.R.E.; Methodology: M.O., M.R.E., R.D., C.-A.B., Y.H., C.L.B.; Project administration: C.-A.B., Y.H.; Resources: C.-A.B., Y.H., C.L.B.; Software: Y.H.; Supervision: C.-A.B., Y.H., M.R.E.; Visualization: M.O.; Writing– original draft: M.O.; Writing– review & editing: M.O., M.R.E., C.L.B., R.D., C.-A.B., Y.H.

Funding

The study was supported financially and logistically by the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, Progr. no. 394 'Oiseaux Plongeurs', PI: C.-A.B.; Progr. No. 137: 'ANTAVIA', PI: C.L.B.), the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) Progr. SEE-Life SLT-CHBOST: Prédateurs Plongeurs sentinelles, and Prog. Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique (ZATA), the Centre Scientifique de Monaco (CSM), and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). M.O. is the recipient of a University of Strasbourg PhD fellowship.

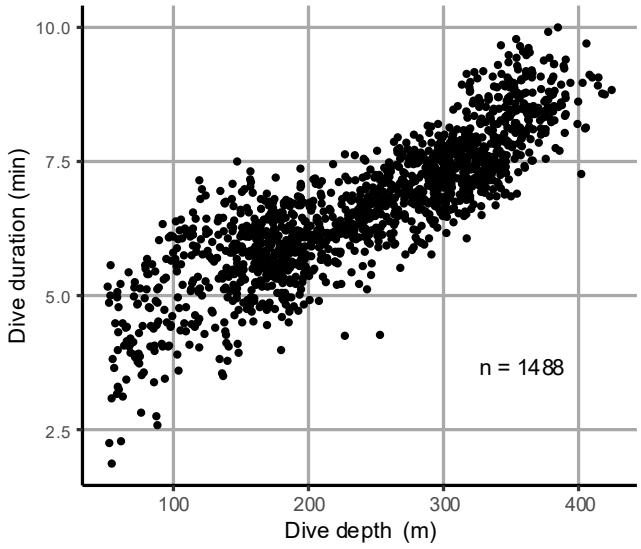


Fig. S1. Relationship between dive depth and dive duration for deep dives (≥ 50 m) of record-holder 'Jacques Mayol'. n=1,488 dives.

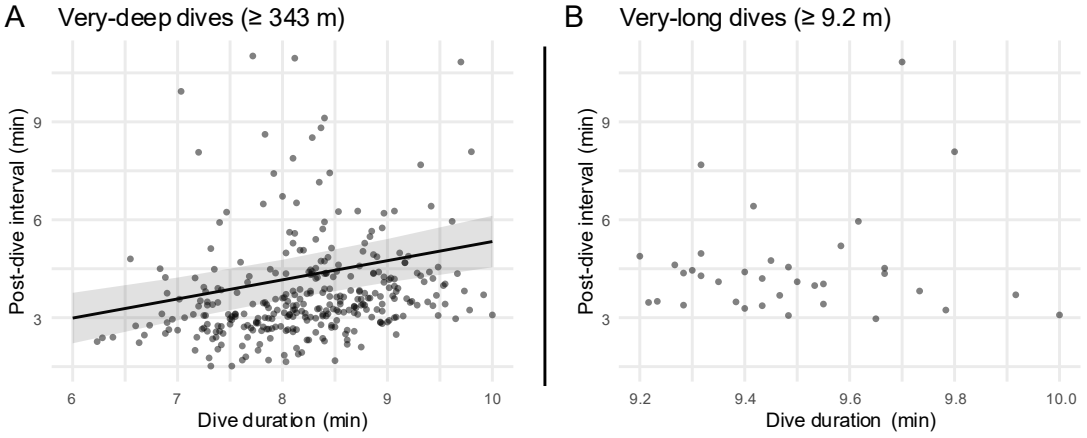


Fig. S2. Relationship between dive duration and post-dive interval for dives conducted by king penguins from Possession Island, Crozet Archipelago, during the austral winter 2023. (A) Very-deep dives (≥ 343 m; n=326 dives, N=6 birds; LME: p<0.0001) and (B) Very-long dives (≥ 9.2 min; n=37 dives, N=4 birds; LME: p=0.60).

Table S1. Indicators of dive performance for king and emperor penguins

Species	Season	Max. dive depth (m)	Mean dive depth (m)	Max. dive duration (min)	Mean dive duration (min)	Bottom duration (min)	Post-dive interval (min)	Dives	n Dives	N Birds	Reference
King penguin	**Fall/Winter**	371.5 (424.5)	225	9.2 (10.0)	6.1	2.0	2.3 1.7*	≥ 50 m	18,821	7	**This study**
		-	204 (> 70 m)	-	6.8	2.5	1.8	≥ 50 m	-	3	Charrassin et al., 2002
	Spring/Summer	-	147 - 171	(8.25)	-	-	-	> 50 m	23,032	21	Le Vaillant et al., 2013
		-	113.4	-	3.8	-	-	> 50 m	7,631	5	Hanuise et al., 2013
		(329)	127	(8.18)	4.1	1.2	0.8*	> 50 m	23,040	20	Halsey et al., 2007b
		284.1 (343)	55	7.4 (8.0)	2.65	-	-	> 3 m	20,175	12	Pütz and Cherel, 2005
		-	161 - 192 (> 70 m)	-	4.4 - 5.4	1.0 - 1.3	1.8 - 1.9	≥ 50 m	-	6	Charrassin et al., 2002
		263.1 (323)	-	7.5 (9.2)	-	-	-	-	20,148	35	Pütz et al., 1998
		218 (304)	-	5.5 (7.7)	-	-	-	-	11,874	23	Kooyman et al., 1992
Emperor penguin	**Fall/Winter**	343.7 (438.4)	58.8	12.0 (16.1)	2.7	-	-	> 2 m	19,082	9	Zimmer et al., 2008
		355.1 (477)	-	12.0 (15.2)	3.6	1.2	-	> 10 m	14,418	14	Kirkwood and Robertson, 1997b
	Winter/Spring	330.2 (438)	-	9.5 (15.7)	-	-	-	> 10 m	-	37	Kirkwood and Robertson, 1997a
	Fall/Winter/Spring	419.5 (459.5)	90.2	27.8 (32.2)	4.6	-	-	≥ 5 m	> 96,000	20	Goetz et al., 2018
	Spring/Summer	359.9 (431)	141.7	8.7 (9.4)	5.0	-	-	≥ 5 m	392	4	Wright et al., 2014
		455.9 (514)	-	-	-	-	-	> 20 m	8,306	10	Watanabe et al., 2012
		455.7 (513.5)	44.8	13.8 (27.6)	2.2	-	-	> 1 m	20,430	10	Sato et al., 2011
		328	99	10.5 (13)	4.1	-	-	> 2 m	5,466	9	Zimmer et al., 2008

**Following the definition of Halsey et al. (2007b) (i.e. time at the surface between a deep dive and the following dive, regardless of the depth of the latter)*

Bird means for 'mean dive depth/duration' are the mean values of depth and duration reached during all dives of a bird. All values are grand means established from bird means, except for 'max dive depth/duration', which are grand means established from the single max. value per bird; here we also indicate the single deepest/longest dive reported in the study in brackets.

CHAPITRE 2

Le lien entre taille corporelle et capacités de plongée chez le manchot royal en été



Manchots royaux reproducteurs, partant en mer au lever du soleil pendant l'été austral, Ile de la Possession, Archipel Crozet

© Maëlle Oberlin

INTO THE DEEP:

HOW BODY SIZE SHAPES KING PENGUIN DIVE CAPACITY

Maëlle Oberlin[1,2], Manfred R. Enstipp[1], Charles-André Bost[2], Yves Handrich[1]

[1] *Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France*

[2] *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France*



Manchots royaux revenant d'un trajet alimentaire vers la colonie de la Baie du Marin, Archipel Crozet

© Manfred Enstipp

Article en révision chez *Marine Ecology Progress Series*

RESUME EN FRANÇAIS

Chez les vertébrés à respiration aérienne qui se nourrissent sous l'eau, les espèces de plus grande taille plongent plus profondément et plus longtemps. Cependant, ces relations au sein d'une même espèce sont encore peu explorées. Cette étude a examiné la relation entre la taille corporelle et la capacité de plongée chez un oiseau plongeur profond, le manchot royal, à l'aide d'enregistreurs de données externes.

Nous avons mis en évidence une relation linéaire positive entre la taille corporelle et la profondeur maximale atteinte, mais pas pour la durée maximale de plongée. Le comportement de plongée de routine des manchots a montré un patron plus complexe. Alors que la performance de plongée (p. ex. profondeur, durée de plongée) des individus les plus petits était systématiquement la plus faible, les différences entre ceux de taille moyenne et grande étaient moins nettes.

Les petits individus pourraient être contraints par leur capacité physiologique, tandis que la performance de plongée des plus grands refléterait possiblement les conditions écologiques prévalentes. En été, les proies principales des manchots royaux sont accessibles à des profondeurs relativement faibles, de sorte qu'ils peuvent en capturer suffisamment sans solliciter pleinement leur capacité physiologique, obscurcissant probablement la relation entre taille corporelle et capacité de plongée. Une telle relation pourrait devenir apparente pendant la période hivernale, plus difficile, ou lors d'années de conditions d'alimentation défavorables.

L'augmentation de la capacité de plongée associée à une plus grande taille pourrait constituer un mécanisme important pour les manchots de Crozet afin de tamponner les changements environnementaux anticipés. Avec le réchauffement climatique, la distance jusqu'à leur principale zone d'alimentation devrait augmenter, réduisant le succès reproducteur. Accéder à la nourriture à une distance plus proche de la colonie pourrait être une stratégie alternative, mais cela nécessite une capacité de plongée suffisante pour capturer des proies situées à de plus grandes profondeurs. Nos résultats apportent un éclairage importants sur les conséquences de la variabilité de taille corporelle chez un plongeur profond, avec des implications pour sa capacité à s'adapter aux changements environnementaux rapides.

ABSTRACT

Across air breathing vertebrates that forage underwater, larger species dive deeper and longer. However, little is known about such relationships within species. This study investigated the relationship between body size and dive capacity in a deep diver, the king penguin, using external data loggers. We found a positive linear relationship between body size and maximum depth reached, but not for maximum dive duration. The routine dive behaviour of penguins showed a more complex pattern. While dive performance (e.g. dive depth/duration) of the smallest individuals was consistently the poorest, differences between medium- and large-sized birds were less clear. Presumably, small birds were constrained by physiological capacity, while dive performance of large individuals reflected prevailing ecological conditions. During summer, the main prey of king penguins is accessible at relatively shallow depth, so that birds can capture sufficient prey without pushing their physiological capacity, likely obscuring the relationship between body size and dive capacity. Such relationship will likely become apparent during the challenging winter period or during years of unfavourable foraging conditions. The increased dive capacity associated with a greater size might be an important mechanism for Crozet penguins to buffer anticipated environmental change. With global warming, distance to their main foraging area is expected to increase, reducing breeding success. Accessing food at a closer distance to the colony might be an alternative strategy but requires a sufficient dive capacity to capture prey situated at greater depth. Our findings provide important insights into the consequences of body size variability in a deep diver, with implications for its capacity to accommodate fast environmental change.

Keywords: *Aptenodytes patagonicus*; dive behaviour; apnea capacity; body size; dive efficiency; bio-logging

1. INTRODUCTION

In air breathing vertebrate species, dive capacity is largely determined by body size, which significantly affects oxygen storage capacity and metabolic demand (Kooyman 1989, Schreer & Kovacs 1997, Halsey et al. 2006). Thus, theoretical studies on both marine birds and mammals have proposed, and empirical studies have consistently confirmed, that larger-bodied divers in general dive deeper and achieve longer dive durations, due to increased oxygen reserves (oxygen stores scale isometrically with body mass) and lower mass-specific metabolic rates (oxygen consumption scales allometrically with an exponent < 1) (Kooyman 1989, Schreer & Kovacs 1997, Halsey et al. 2006). Furthermore, the relative metabolic costs of locomotion are also lower in larger animals because of differences in the shortening velocity of active muscles and their activation rate (Taylor et al. 1982, Williams 1999, Ponganis 2015). Using data from 132 species of birds, marine mammals and sea turtles, Schreer & Kovacs (1997) confirmed a positive link between body mass (as a proxy of size) and dive duration, which extends to dive depth. The study revealed strong allometric relationships in several taxonomic groups. However, notable exceptions were observed, for example in diving birds that retained the capacity of aerial flight, such as cormorants (Halsey et al. 2006). This positive relationship between body mass and dive duration is similar in seabirds and marine mammals but, for a given body mass, birds tend to dive deeper (Halsey et al. 2006). Yet, in some species, such as grey seals (*Halichoerus grypus*), elephant seals (*Mirounga* spp.) and the two largest penguin species, emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) and king penguins (*A. patagonicus*), body size alone may not explain their exceptional dive capacity. Indeed, in these species a substantial number of dives is longer than expected (i.e. beyond their theoretical aerobic dive limit 'ADL'; Butler, 2006), while presumably maintaining aerobic metabolism (Butler, 2004). This could be due to specific physiological adjustments during the dive, such as regional hypothermia. Allowing tissue temperatures to fall below the normothermic level will reduce oxygen requirements during the dive, as thermoregulatory costs are reduced and the temperature dependence of metabolism (Q10 effect) will further lower metabolic rate (Handrich et al. 1997, Bevan et al. 2002, Butler 2004). However, ecological factors, such as food preferences, affect the dive behaviour of species, so that their 'true' dive capacity might remain hidden. For example, sperm whales (*Physeter catodon*) and gray whales (*Eschrichtius*

robustus) are of similar size, but dive durations of sperm whales are typically ten times that of gray whales (Halsey et al. 2006). This is most likely explained by their very distinct feeding habits and diets (Roe 1969, Budnikova & Blokhin 2012).

However, while a positive relationship between body size and dive capacity is well documented across species, little is known about such a relationship within species. Studies on avian divers, such as Japanese cormorants (*Phalacrocorax capillatus*), South Georgian shags (*Leucocarbo georgianus*) and thick-billed murres (*Uria lomvia*), have shown a positive relationship between body mass and dive duration (Watanuki et al. 1996, Ratcliffe et al. 2013, Paredes et al. 2015). Among the few studies on penguins, a positive relationship was also observed within the genus *Spheniscus*. In magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) and African penguins (*S. demersus*), larger individuals consistently conduct longer and deeper dives (Walker & Boersma 2003, Pichegru et al. 2013). However, the positive relationship between body size and dive performance reported in most of the above studies might be linked with the sexual dimorphism found in these species, where males are larger than females (Watanuki et al. 1996, Walker & Boersma 2003, Pichegru et al. 2013, Ratcliffe et al. 2013).

Among birds, penguins are the most adapted group for an aquatic lifestyle (e.g. loss of aerial flight ability, hydrodynamic shape, increase in bone density, etc.). For the deepest avian divers, the emperor and the king penguins, the relationship between body size and dive capacity has not been studied yet. However, it has been shown that during the chick rearing period, larger king penguins return more frequently to feed their chick (Saraux et al. 2012). Hence, larger king penguins might be able to capture sufficient food in a shorter time than smaller individuals. Such presumed greater foraging success might be linked to differences in their dive capacity. We expect that larger king penguins will be able to prolong their apnea duration and so (1) penetrate to greater depth (where prey might be more plentiful, particularly during winter) and (2) stay submerged for longer when prey is encountered at shallower depth, when compared with smaller individuals. Hence, an increased dive capacity should be advantageous for king penguins and might be an important phenotypical trait to enable populations to flourish. This might be of particular relevance in the context of predicted environmental changes for the Southern Ocean. Currently, king penguins of the Crozet Archipelago mainly target a predictable food source (myctophid fish) during the breeding season, that is

concentrated within the southern Polar Front (PF), where it is accessible at shallower depth than near their colonies (Charrassin & Bost 2001, Bost et al. 2015). Climate change models predict shifts of the PF that would double the required travel distance for birds by 2100, with potentially dire consequences for the Crozet population, at the northern limit of the species range (Péron et al. 2012). One way to buffer such predicted population decline could be through changes in foraging behaviour. For example, king penguins could target myctophid fish at greater depth but closer to the colony, rather than travel to the PF and forage at shallower depth. A prerequisite for such a scenario, however, is a sufficiently large dive capacity.

In this study we investigated the relationship between body size and dive performance of king penguins. In doing so, we explored their capacity to buffer environmental change through phenotypic plasticity. We studied the dive behaviour of breeding individuals from Possession Island, Crozet Archipelago, using external data loggers. With this we investigated the relationship between body size and various indices of dive and foraging capacity based on: (1) individual records (single maximum dive depth and duration of birds), (2) routine behaviour (mean dive depth and duration, mean bottom duration) and (3) mean efficiency indices (dive efficiency and the number of wiggles per time). We hypothesized that dive capacity would be enhanced in larger king penguins, when compared with smaller individuals, and specifically predicted that larger individuals would (i) achieve a greater maximum dive depth and duration; (ii) conduct routinely longer and deeper dives than smaller individuals; and (iii) dedicate a greater proportion of their dive cycles to foraging (i.e. increased dive efficiency). Finally, we discuss the potential advantage of a larger body size for king penguins in a fast-changing marine environment.

2. MATERIALS & METHODS

2.1. Fieldwork

Fieldwork was conducted during four consecutive austral summers (between 2016 and 2020) in the king penguin colony “La Grande Manchotière” (ca. 24,000 breeding pairs, Barbraud et al. 2020) at Baie du Marin (BDM) on Possession Island, Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean (46° 25’ 34” S, 51° 51’ 36” E).

Each year, at the end of November, 40 king penguin pairs were pre-selected and marked with Tesa tape (flipper bands; Beiersdorf, Hamburg, Germany), when females laid their single egg. At the same time, beak and flipper lengths were measured. From this pool, 12 birds were selected each season, based on two criteria: beak length (**Fig. 1**) and close proximity of egg laying dates. With respect to beak length, birds were chosen to span the measured size range, which presumably reflects the body size range within the population. To limit the effects of temporal variation in breeding investment and oceanographic conditions on subsequent analyses, birds were also selected according to the proximity of their egg laying date

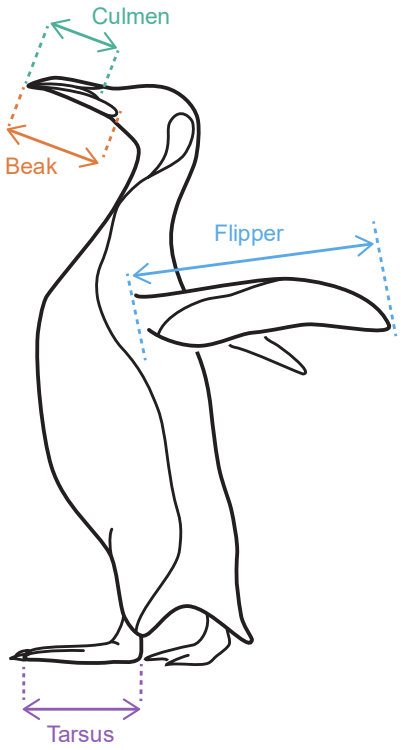


Fig. 1. Selected morphometrics in king penguins. Flipper and tarsus lengths were measured bilaterally. These measurements were included in a Principal Component Analysis (PCA) to derive an index of body size from the first principal component (*PC1 = 0.534*Beak + 0.382*Culmen + 0.869*Right flipper + 0.824*Left flipper + 0.853* Right tarsus + 0.846*Left tarsus*)

A total of 35 king penguins were equipped with external 'WACU' data loggers (MIBE, CNRS-IPHC, Strasbourg) during their respective first incubation shift. Due to logistic constraints, males and females were instrumented during separate years: 15 males in 2016 and 2017, 20 females in 2018 and 2019; i.e. sexes were not mixed during a particular season. Note that previous studies have shown that male and female king penguins exhibit no differences in diet composition or foraging area during the incubation and early chick-rearing period (Cherel & Ridoux 1992). The loggers recorded pressure and temperature at 1 Hz and 3-axis acceleration at 50 Hz, over a maximum duration of 9-10 months. Each device was mounted onto a PVC plate (dimensions when attached: L*W*H: 101*28*15 mm; total mass: 30 g) and was attached to

the bird with black adhesive tape ('TESA', Beiersdorf, Hamburg, Germany), cyanoacrylate glue ('Loctite 401 Prism Instant Adhesive', Henkel, Düsseldorf, Germany) and 3 plastic ties (Wilson et al. 1997, Bost et al. 1997). To limit the drag effect of the external logger on bird energetics/behaviour, it was attached to the lower back, placed centrally along the spine (Wilson & Culik 1992, Bannasch et al. 1994).

The 'WACU' logger was attached under general gas anesthesia (Isoflurane), when at the same time, a LUL logger 'Light Ultralight', MIBE, CNRS-IPHC, Strasbourg) was implanted subcutaneously. The latter logger was not part of the present study and no data will be presented here. During anesthesia, a set of 24 morphometric measurements was taken. To reduce measuring errors, each measurement was taken three times, taking advantage of the bird's calmness, due to the general anesthesia. For each parameter recorded, an average was calculated from these three measurements. This protocol, well respected across years, allowed to produce high quality morphometric data. At the same time, a blood sample was taken for a genetic confirmation of the sex determination carried out in the field (based on breeding cycle sequence and acoustic identification). During anesthesia, each bird had a number painted onto its chest, using hair dye (Schwarzkopf®). The coloured Tesa tapes of the flippers were renewed and marked with the bird ID, while birds also received a subcutaneous RFID ('Radio frequency identification') tag for electronic identification. Despite the WACU's long operating autonomy, it was removed from all birds before the austral autumn (before April), to avoid any potential handicap during the challenging winter season (Charrassin et al. 2002, Forin-Wiart et al. 2019, Oberlin et al. 2025) and to avoid instrument loss.

2.2. Selection of body size measurements

Because measurements were taken by different field workers across years, we assessed measurement uncertainty to account for potential inter-observer variability. Each trait was measured three times by a field worker, from which we calculated the standard deviation. For each field worker, deviations from all measurements were averaged. To obtain an overall error estimate, we calculated the grand mean, based on the mean of each field worker. Since the calculated overall error (1 mm) exceeded the precision of the measuring tools (between 0.5

mm and 0.1 mm, depending on the specific instrument used, i.e. graded scale or caliper), we rounded all measurements to the nearest 1 mm, to avoid overstating precision.

Although 24 morphometric variables were initially recorded, only a subset was retained for the analysis. We only included structural size parameters that were measured consistently across at least three of the four field seasons, to ensure data quality and limit imputation in the principal component analysis (PCA). Variables with occasionally missing values or that were not recorded during a particular year, were retained and imputed during the PCA using the 'imputePCA' function from the 'missMDA' package in R, which estimates missing values based on the structure of the dataset. To reduce the risk of observer bias when selecting measurements, we ensured that, for each morphological variable, the range of values was similar across years within each sex (i.e., between the two male years and between the two female years). We did not include measurements reflecting body condition (mass and circumference), since nutritional status could not be standardized. Our analysis focussed on six morphometric variables: beak length, culmen length, flipper and tarsi lengths (left and right; **Fig. 1**). To ensure a balanced representation of morphological structures in the principal component analysis, we included both left and right-side measurements for flipper and tarsus traits, so that they matched the two beak measurements (beak length and culmen length), which contributed to axis stability in the analysis.

We used a principal component analysis (PCA) to obtain an integrative index of structural size. In king penguins, sexual dimorphism can be observed, where males are typically larger than females (Kriesell et al. 2018). In our study, beak, culmen, flipper, and tarsus lengths were respectively 8.5%, 9.8%, 2.5%, and 5.6% greater in males than in females. When investigating the effect of body size, it is therefore essential to remove the effect of sex, to avoid collinearity and/or interpretation bias. Thus, the different morphometrics were standardized before analysis (z-scores). This was conducted separately for males and females, so that coefficients could be directly compared. This procedure allowed to investigate the effects of body size and sex separately, while individual variation was retained. It also allowed to include all individuals in the same model, increasing sample size and improving statistical power. The first two components of the PCA explained 83.8% of the variance in these variables, with the first axis (56.1%) mainly represented by flipper and tarsus length and the second axis (27.7%) by beak

length. To analyze the effects of body size on dive performance, the first axis of the PCA (*PC1 = 0.534*Beak + 0.382*Culmen + 0.869*Right flipper + 0.824*Left flipper + 0.853* Right tarsus + 0.846*Left tarsus*) was converted into a categorical variable, identifying three body size classes: small, medium, and large. We applied a clustering procedure using the K-means method to ensure (1) a sufficient number of data points in each class (representing a large sample of individuals), and (2) a range of values that allows the detection of potential differences between classes. The means, standard deviations, and ranges for each body size class are presented in **Table 1**.

Table 1. Summary of morphometric measurements from Crozet Island king penguins according to body size class

Measurement	Sex	**Small Body Size** (N=8: nM=2, nF=6)	**Medium Body Size** (N=16: nM=9, nF=7)	**Large Body Size** (N=10: nM=3, nF=7)	**Total** (N=34: nM=14, nF=20)
z - Body Size (PC1)	**M+F**	**-2.43 ± 0.86 (-4.20 - -1.35)**	**-0.26 ± 0.53 (-1.34 - 0.93)**	**2.13 ± 0.91 (0.94 - 4.07)**	**-0.07 ± 1.83 (-4.20 - 4.07)**
Beak length (mm)	M	126 ± 11 (119 - 134)	126 ± 5 (118 - 135)	133 ± 7 (125 - 138)	127 ± 6 (118 - 138)
	F	113 ± 6 (107 - 123)	119 ± 5 (114 - 128)	121 ± 5 (113 - 127)	118 ± 6 (107 - 128)
Culmen length (mm)	M	96 ± 9 (90 - 103)	94 ± 4 (88 - 102)	101 ± 3 (321 - 337)	96 ± 5 (88 - 103)
	F	85 ± 7 (78 - 98)	89 ± 5 (81 - 96)	89 ± 5 (82 - 98)	88 ± 6 (78 - 98)
Flipper length (mm)	M	314 ± 1 (314 - 315)	328 ± 4 (321 - 337)	333 ± 6 (328 - 339)	327 ± 7 (314 - 339)
	F	311 ± 1 (310 - 312)	316 ± 5 (312 - 324)	328 ± 4 (326 - 336)	320 ± 8 (310 - 336)
Tarsus length (mm)	M	161 ± 4 (158 - 164)	171 ± 4 (166 - 178)	179 ± 4 (174 - 182)	171 ± 7 (158 - 182)
	F	156 ± 3 (152 - 159)	161 ± 4 (156 - 170)	168 ± 3 (164 - 174)	162 ± 6 (152 - 174)

The separation is made on the 'z - Body Size' values, corresponding to the z - scores of the first axis of the PCA (*PC1 = 0.534*Beak + 0.382*Culmen + 0.869*Right flipper + 0.824*Left flipper + 0.853* Right tarsus + 0.846*Left tarsus*). The other measurements are the actual values in our sample. Values are means ± s.d., range is given in brackets, for tarsus and flipper lengths: the three values on the right side and the three on the left side were first averaged separately; then, the final value per individual was obtained by averaging the left and right means (N = 34 birds: nM = 14 males, nF = 20 females)

2.3. Dive data analysis

The methodology applied in this study followed the approach detailed in Oberlin et al. (2025). All recorded data were processed in Matlab (version R2020b; MathWorks, Natick, MA, USA) using custom-written scripts. For the recorded pressure trace, atmospheric pressure variations and signal noise were corrected through a series of smoothing and filtering steps. The adjusted baseline pressure (accuracy: ±0.01 bar) was then converted into depth (m) using a custom function based on the equations from Saunders (1981) and Leroy and Parthiot (1998). The resulting depth estimates had an accuracy of ±0.5 m for depths ranging from 0 to 500 m. Dives shallower than 2 m were excluded from the present analysis.

Dives were categorized based on their maximum depth: shallow dives (< 50 m) and foraging / deep dives (≥ 50 m), following Charrassin et al. (2002, 1998) and Halsey et al. (2007). The analysis focused exclusively on deep dives occurring within foraging bouts. A foraging bout was defined as a sequence of at least three deep dives, ending when the post-dive surface interval exceeded 15 minutes (Halsey et al. 2007a). Consequently, isolated deep dives, if they occurred, were excluded. Each dive cycle within a foraging bout was divided into four phases: descent, bottom, ascent, and post-dive interval. The descent phase started at submergence and ended with the onset of the bottom phase, which was defined as the period between the first and last wiggle (a reversal in the depth profile; Bost et al. 2007) or step (a drop in vertical velocity below 0.035 $m \cdot s^{-1}$ ≥ 2 s duration) occurring beyond 75% of maximum dive depth (Halsey et al. 2007a). Bottom duration was computed only for dives that contained at least three wiggles (first quantile on number of wiggles during the bottom phase), i.e. dives with foraging activity. The ascent phase started with the end of the bottom phase and concluded upon surfacing. The following post-dive interval encompassed the time spent at the surface and any shallow dives that occurred between consecutive deep dives. Deep dives followed by more than four shallow dives were excluded from the analysis, since a reliable association of post-dive recovery patterns with the preceding deep dive is hampered by an extended series of shallow dives. Optimal foraging theory predicts that the foraging (bottom) phase of a dive should be maximised (Stephens & Krebs 1986). Accordingly, we calculated dive efficiency as the ratio between bottom phase duration and total dive cycle duration (Ydenberg & Clark 1989). Capture attempts were computed as the number of wiggles detected during the bottom phase

of a dive relative to different time units (i.e. per minute of the bottom phase, the entire dive, the dive cycle, per day, or relative to trip duration), as previous studies in king penguins have shown a strong correlation between the number of wiggles and prey ingestion events (Bost et al. 2007, Hanuise et al. 2010).

2.4. Analysis of body size effect on dive capacity

The effect of body size on dive capacity was assessed on three levels: (1) single records (maximum depth and duration reached by each bird), (2) routine performance (mean dive depth and duration, mean bottom duration), and (3) efficiency indices (dive efficiency, number of wiggles during the bottom phase). Relationships were analyzed both for all deep dives and also according to depth class. To define these depth classes, a K-means clustering procedure was used for deep dives (≥ 50 m) of each bird, providing a division into three depth groups. This ensured (1) a sufficient number of data points within each class, and (2) a sufficiently large range of values, allowing the detection of potential differences between depth classes. The class boundaries were averaged across individuals, yielding three depth groups: [50 – 120[, [120 – 180[, and [180 – 290[m, defined as 'shallow foraging dives', 'intermediate foraging dives' and 'deep foraging dives', respectively. Dives beyond this range ([290 – 371[m) were categorized as a fourth, extreme class of depth ('extreme deep dives'). This class was excluded from the general analysis of dive behaviour, as it concerned only 19 out of 35 individuals, also excluding the majority of smaller individuals. Its inclusion would have introduced a significant selection bias, upsetting the balance of representativeness between body size classes and limiting the validity of statistical comparisons. These extreme dives were, therefore, analyzed separately and were only included in the first analysis category: single records. The means, standard deviations, and ranges for investigated parameters are presented in **Table 2,** according to depth class.

Table 2. Summary of dive parameters for Crozet Island king penguins according to depth class

Variable	All deep dives ≥ 50 m	Shallow foraging dives [50 – 120[m	Intermediate foraging dives [120 – 180[m	Deep foraging dives [180-290[m	Extreme deep dives ≥ 290 m
Dives (n)	124,482	50,032	44,329	29,373	698
Number of birds (N)	35	35	35	35	19

Variable	All deep dives ≥ 50 m	Shallow foraging dives [50 – 120[m	Intermediate foraging dives [120 – 180[m	Deep foraging dives [180-290[m	Extreme deep dives ≥ 290 m
Depth (m)	140.0 ± 11.0 (50.0 - 371.0)	90.0 ± 4.0 (50.0 - 119.5)	148.5 ± 2.5 (120.0 - 179.5)	211.5 ± 9.5 (180.0 - 289.5)	300.5 ± 6.0 (290.0 - 371.0)
Dive duration (min)	4.47 ± 0.28 (1.05 - 8.95)	3.62 ± 0.17 (1.05 - 6.65)	4.6 ± 0.17 (1.32 - 7.60)	5.7 ± 0.32 (3.40 - 8.87)	7.12 ± 0.48 (5.35 - 8.95)
Bottom duration (min)	1.42 ± 0.09 (0.17 - 4.65)	1.46 ± 0.1 (0.17 - 3.90)	1.41 ± 0.09 (0.20 - 4.65)	1.32 ± 0.16 (0.22 - 3.65)	1.27 ± 0.27 (0.22 - 2.75)
Post-dive interval (min)	2.02 ± 0.22 (0.30 - 14.95)	1.53 ± 0.15 (0.30 - 14.95)	2.08 ± 0.24 (0.37 - 14.95)	2.81 ± 0.37 (0.67 - 14.8)	3.67 ± 0.54 (1.5 - 12.25)
Dive efficiency (Bottom time / Dive cycle duration)	0.25 ± 0.01 (0.02 - 0.61)	0.30 ± 0.01 (0.03 - 0.61)	0.23 ± 0.01 (0.03 - 0.5)	0.17 ± 0.02 (0.02 - 0.42)	0.12 ± 0.02 (0.02 - 0.26)
Absolute number of wiggles during bottom phase (n)	6 ± 1 (3 - 31)	6 ± 1 (3 - 29)	6 ± 1 (3 - 31)	5 ± 1 (3 - 28)	5 ± 1 (3 - 14)

'Depth' refers to the maximum depth reached during a dive. Values are grand means ± s.d. based on individual bird means (range is given in brackets)

All statistical analysis was conducted in R (version 4.4.2; R Core Team, 2024). We tested the influence of body size on dive parameters (using separate models), controlling for bird identity and year as random factors in linear mixed models (lmer, 'lme4' package, Bates et al. 2015).

$$\textit{Dive parameter} \sim z\text{-}\textit{Body Size} + \textit{Sex} + (1|\textit{ID}) + (1|\textit{Year})$$

We opted to model the year as a random effect instead of a fixed effect, to account for interannual variability in dive behaviour, without estimating specific effects for each year. Modeling year as a random effect smooths annual variations, reducing the likelihood of misinterpreting results based on fluctuations that may not occur during other years. Furthermore, as sex and year are correlated, including both as fixed effects could bias coefficient estimates. Treating year as a random effect allows to account for interannual variability, while minimizing potential confounding effects of sex. For each dive parameter, the final model selection was based on whether the inclusion of sex provided a significant improvement, as indicated by a smaller value for the Akaike Information Criterion (AIC) (Δ AIC > 2 between the models that included or excluded sex (Aho et al. 2014), prioritizing model parsimony. To correct for the effect of dive depth on the studied dive parameter (e.g. dive duration), we included depth as a fixed effect in the model, when relevant.

To evaluate the quality of a selected model, we ensured that the standardized residuals were normally distributed by visualizing density distributions (McCullagh & Nelder 1989). We considered an explanatory variable to have a significant effect on a response variable, when the p-value was below the threshold $\alpha = 0.05$, although, we also discuss results with regards to effect sizes, as recommended for ecological data (Nakagawa & Cuthill 2007). Results are presented as means ± s.d. unless indicated differently.

2.5. Ethics

All experimental procedures were approved by the French Ethics committee (APAFIS; permit no. #12017-20171102008551655 v2) and the French Polar Environmental Committee (permit no. 2017-94, 2018-61, 2019-77, 2020-68) and were carried out in accordance with their guidelines.

3. RESULTS

3.1. General

A total of 165 foraging trips, lasting on average 16.0 ± 3.7 days (range: 1.5 - 24.5 days), were recorded over the four study years. Mean body mass of birds (N=35) was 10.8 ± 1.1 kg at the start and 12.3 ± 1.6 kg at the end of experimentation. A total of 124,482 deep dives (≥ 50 m) were recorded (**Tab. 2**). On average, these dives reached a depth of 140.0 ± 11.0 m and lasted 4.47 ± 0.28 min (**Tab. 2**). Dive duration and post-dive intervals increased significantly with dive depth (**Tab. 2**; lmer, $P < 2e\text{-}16$), while dive efficiency decreased significantly with depth (**Tab. 2**; lmer, $P < 2e\text{-}16$).

3.2. Body size vs single records

Structural body size of king penguins (as indicated by the first component of the PCA) was significantly and positively associated with the single maximum dive depth reached (lmer, $P = 0.004$; **Fig. 2, Tab. 3**).

On average, maximum dive depth increased by approximately 8 m per unit increase in body size (z-score), which represents a range of more than 110 m between the smallest (beak-culmen-flipper-tarsus length = 119-90-315-158 mm) and the largest male (beak-culmen-flipper-tarsus length = 135-102-332-182 mm); (blue dots to the far left and right in **Fig. 2**). However, body size and maximum dive duration were not significantly related (lmer, P = 0.60; **Fig. 2, Tab. 3**).

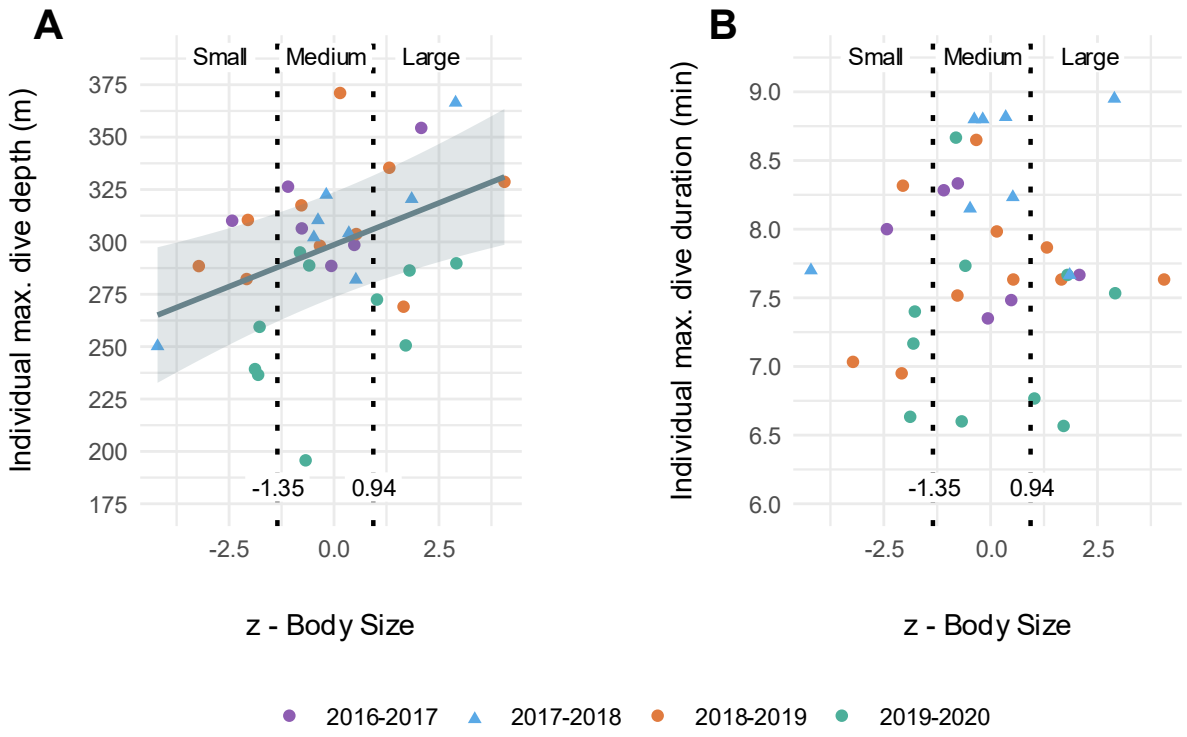


Fig. 2. Relationship between standardized (z-score) body size and individual dive records of Crozet Island king penguins. (A) Individual maximum dive depth (N=34 birds; lmer: p=0.004) and (B) individual maximum dive duration (N=34 birds; lmer: p=0.60). Note that interannual variability is indicated by a specific color for each year. Male birds were studied during the 2016-2017 and 2017-2018 seasons, while females were studied during 2018-2019 and 2019-2020 seasons. Data from the 2017-2018 season are marked with triangle symbols; this year seems to show a visually stronger positive association between body size and dive performance, although this could not be statistically tested due to the limited sample size

3.3. Body size vs routine dive behaviour

Dive depth

When all deep dives were included in the analysis (i.e. not separated according to depth class), we found that medium-sized individuals dived 8 m deeper than smaller individuals (**Tab. 4,** lmer, P = 0.056). However, mean depth of large birds was not significantly greater than that of small birds (**Tab. 4,** lmer, P = 0.84). Hence, the relationship between size and dive depth during routine dive behaviour of king penguins was complex, with the greatest depth being achieved by medium-sized individuals. The effect of body size also varied according to depth class. For shallow ([50-120[m) and intermediate ([120-180[m) foraging dives, no significant difference was detected between body size classes (**Tab. 4**). In contrast, for the deep foraging dives ([180-290[m), medium-sized penguins dived significantly deeper than small-sized birds (on average by 6 m; **Fig. 3A; Tab. 4,** lmer, P = 0.04). Large birds also dived deeper than small-sized individuals (on average by 5 m), though, again, this difference was not significant (**Fig. 3A; Tab. 4**, lmer, P = 0.0997).

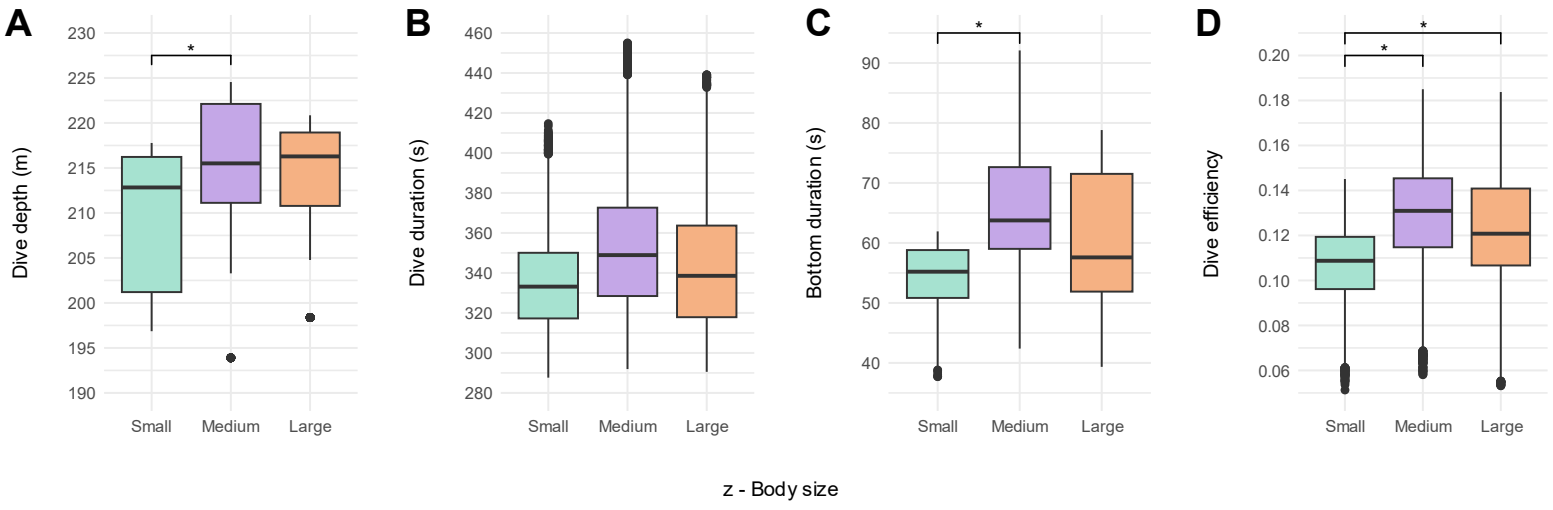


Fig. 3. Relationship between body size and routine dive behaviour parameters for the deepest foraging dives ([180 – 290[m depth). (A) Dive depth, (B) dive duration, (C) bottom duration and (D) dive efficiency (bottom duration / dive cycle duration). Asterisks (*) indicate significant differences between body size classes: small, medium and large birds. Lower and upper boxplots: first and third quartiles, respectively; bar inside box: median; whiskers: largest and smallest values ≤ 1.5 × interquartile range from boxplots; dots: outliers in the predicted values (i.e. extremes values compared to the distribution of predictions, they do not reflect an anomaly in the real data)

Dive duration

When considering all deep dives, no significant relationship between body size and dive duration was found (**Tab. 5**, lmer, P > 0.3). However, a marginal trend emerged for deep foraging dives, where dive duration of medium-sized individuals was greater than that of other body size classes, though significance was not reached (**Fig. 3B, Tab. 5**, lmer, P = 0.08).

Bottom duration

Similarly, bottom duration of foraging dives was also not affected by penguin body size when all deep dives were included in the analysis. However, bottom duration during deep foraging dives was significantly greater in medium-sized birds, when compared with small birds (on average by 11 s), while such relationship did not reach significance for large birds (**Fig. 3C, Tab. 6**, lmer, P = 0.01 and P = 0.16, respectively).

In summary: when all deep dives are considered, medium-sized birds tended to dive deeper than small birds, while such a trend was absent for dive and bottom duration. Furthermore, routine dive behaviour of large birds did not result in greater mean values for the parameters considered than those found in small and medium-sized birds. Restricting the analysis to the deepest foraging dives ([180 – 290[m) showed that medium-sized birds fared best, reaching the greatest depth, dive and bottom duration of all size classes.

3.4. Body size vs efficiency indices

Dive efficiency did not differ between size classes, when all deep dives were included in the analysis. However, a marginal positive trend emerged for large individuals (**Tab. 7**, lmer, P = 0.096). If we consider deep foraging dives only ([180 – 290[m), body size and dive efficiency were positively linked, so that dive efficiency in both medium-sized (lmer, P = 0.01) and large individuals (lmer, P = 0.03) was greater than in small individuals (**Fig. 3D; Tab. 7**). This relationship was affected by sex, so that dive efficiency of males was greater than that of females, both on a global scale (i.e. for all deep dives; though again significance was not reached, lmer, P = 0.069) and, particularly, for intermediate and deep foraging dives (**Table 7**;

lmer, P = 0.004 and P = 0.005, respectively). This indicates that dive efficiency was greater in males than in females, regardless of body size.

Finally, capture attempts (i.e. the number of wiggles) was not affected by body size, regardless at which level this was investigated: either on a per time basis (e.g. per minute of the bottom phase, the entire dive, the dive cycle, per day, or relative to trip duration; lmer, P > 0.1) or in absolute numbers (e.g. the number of wiggles during the bottom phase of a dive; lmer, P > 0.1). In all models, dive or bottom duration were the primary drivers of the number of wiggles, regardless of body size (lmer, P < 2e- 16).

Table 3. Linear mixed model estimates for the relationship between single maximum dive depth (m) and duration (min), and penguin standardized body size (z-score) as a continuous variable

Max. dive depth (m)	Estimate ± SE	CI95	t	df	P	Var(Year)	Var(Residual)	R^2	AIC	n(N)
(Intercept)	299 ± 13	271 – 327	23.31	3.07	0.0001 ***	571.1	700.3	0.53	322.83	34 (4)
Body Size	8 ± 2.5	3 – 13	3.16	29.11	**0.004 ****					
Max. dive duration (min)										
(Intercept)	7.81 ± 0.23	7.3 – 8.32	33.57	3.07	4.89e-05 ***	0.18	0.31	0.37	75.21	34 (4)
Body Size	0.03 ± 0.05	-0.07 – 0.14	0.60	29.12	0.552					

Confidence intervals at 95% are provided, as well as the number of observations (n birds) and groups (N years)

Table 4. Linear mixed model estimates for the relationship between dive depth (m) and penguin body size (small body size is taken as reference)

Dive depth (m)	Estimate ± SE	CI95	t	df	P	Var(Individual)	Var(Year)	Var(Residual)	R^2	AIC	n(N)
All deep dives											
(Intercept)	137 ± 4	129.5 – 144	36.37	12.78	2.73e-14 ***						
Medium Body Size	8 ± 4	0.5 – 16	1.99	29.24	**0.056.**	78.35	12.22	2824.05	0.04	1319801	122 373 (34;4)
Large Body Size	1 ± 4	-7.5 – 9	0.20	28.02	0.844						
Shallow foraging dives											
(Intercept)	89.5 ± 2	86 – 93	54.27	8.47	4.51e-12 ***						
Medium Body Size	0.5 ± 1.5	-2.5 – 3.5	0.33	29.01	0.745	11.00	4.91	323.96	0.05	422255.9	48 978 (34;4)
Large Body Size	1.5 ± 2	-1.5 – 4	0.99	27.99	0.329						
Inter. foraging dives											
(Intercept)	148.5 ± 1	147 – 150	168.42	9.84	<2e-16 ***						
Medium Body Size	1 ± 1	-0.5 – 3	1.38	28.88	0.178	3.52	1.12	289.39	0.04	1319786	43 416 (34;4)
Large Body Size	-1 ± 1	-3 – 1	-1.12	27.39	0.272						
Deep foraging dives											
(Intercept)	208.5 ± 4	201 – 216.5	54.62	5.36	1.45e-08 ***						
Medium Body Size	6 ± 3	1 – 11.5	2.14	26.57	**0.042***	36.65	38.08	634.16	0.11	272168.4	29 282 (34;4)
Large Body Size	5 ± 3	-1 – 11	1.71	25.96	**0.0997.**						

Confidence intervals at 95% are provided, as well as the number of observations (n dives) and groups (N birds; years)

Table 5. Linear mixed model estimates for the relationship between dive duration (s) and penguin body size (small body size is taken as reference)

Dive duration (s)	Estimate ± SE	CI95	t	df	P	Var(Individual)	Var(Year)	Var(Residual)	R^2	AIC	n(N)
All deep dives											
(Intercept)	124.84 ± 3.74	117.6 – 131.95	33.39	11.29	1.47e-12 ***						
Medium Body Size	1.75 ± 3.92	-5.99 – 9.32	0.45	29.17	0.659	77.98	14.84	1386.78	0.7	1232806	122 373 (34;4)
Large Body Size	-4.24 ± 4.21	-12.38 – 4.22	-1.01	27.69	0.322						
Dive depth	1.03 ± 0.002	1.02 – 1.03	512.68	1.22e+05	**< 2e-16 *** **						
Shallow foraging dives											
(Intercept)	132.5 ± 3.25	126.37 – 138.62	40.74	17.30	<2e-16 ***						
Medium Body Size	-1.04 ± 3.7	-8.16 – 6.21	-0.28	30.08	0.781	70.54	3.65	1108.05	0.26	482506.2	48 978 (34;4)
Large Body Size	-5.12 ± 4.01	-12.84 – 2.88	-1.28	26.45	0.212						
Dive depth	0.96 ± 0.01	0.95 – 0.98	115.31	4.90e+04	**< 2e-16 *** **						
Inter. foraging dives											
(Intercept)	119.42 ± 3.9	111.84 – 126.91	30.65	45.26	<2e-16 ***						
Medium Body Size	-1.82 ± 4.34	-10.18 – 6.54	-0.42	30.99	0.678	98.99	0.00	1498.26	0.23	440823.1	43 416 (34;4)
Large Body Size	-5.35 ± 4.75	-14.49 – 3.8	-1.13	30.88	0.269						
Dive depth	1.07 ± 0.01	1.05 – 1.09	98.18	4.34e+04	**< 2e-16 *** **						
Deep foraging dives											
(Intercept)	132.11 ± 6.47	119.6 – 144.5	20.42	11.82	1.4e-10 ***						
Medium Body Size	11.31 ± 6.19	-0.79 – 23.37	1.83	29.51	**0.078.**	190.91	51.79	1525.34	0.38	297894.6	29 282 (34;4)
Large Body Size	-0.54 ± 6.62	-13.34 – 12.71	-0.08	28.10	0.935						
Dive depth	0.97 ± 0.01	0.95 – 0.99	107.12	2.93e+04	**< 2e-16 *** **						

Confidence intervals at 95% are provided, as well as the number of observations (n dives) and groups (N birds; years)

Table 6. Linear mixed model estimates for the relationship between bottom duration (s) and penguin body size (small body size is taken as reference)

Bottom duration (s)	Estimate ± SE	CI95	t	df	P	Var(Individual)	Var(Year)	Var(Residual)	R^2	AIC	n(N)
All deep dives											
(Intercept)	87.18 ± 2.75	81.93 – 92.65	31.65	10.49	<2e-16 ***						
Medium Body Size	3.7 ± 2.72	-1.48 – 9.38	1.36	29.27	0.184	37.29	10.42	1095.67	0.08	1203959	122 373 (34;4)
Large Body Size	1.82 ± 2.92	-3.83 – 7.61	0.62	28.17	0.538						
Dive depth	-0.13 ± 0.002	-0.13 – -0.12	-71.59	1.22e+05	**< 2e-16 *** **						
Shallow foraging dives											
(Intercept)	79.64 ± 2.6	74.7 – 84.71	30.68	14.85	7.58e-15 ***						
Medium Body Size	1.02 ± 2.65	-4 – 6.66	0.39	29.88	0.702	34.92	6.35	1000.25	0.04	477476.8	48 978 (34;4)
Large Body Size	-1.07 ± 2.84	-6.57 – 4.56	-0.38	28.31	0.710						
Dive depth	-0.01 ± 0.01	-0.03 – 0.003	-1.63	4.90e+04	0.103						
Inter. foraging dives											
(Intercept)	91.9 ± 3.06	86.07 – 97.82	30.04	19.56	<2e-16 ***						
Medium Body Size	2.47 ± 2.81	-2.89 – 8.35	0.88	29.31	0.388	39.30	8.28	1160.57	0.05	429718.5	43 416 (34;4)
Large Body Size	1.53 ± 3.02	-4.3 – 7.55	0.51	27.94	0.616						
Dive depth	-0.16 ± 0.01	-0.18 – -0.14	-16.63	4.34e+04	**< 2e-16 *** **						
Deep foraging dives											
(Intercept)	77.05 ± 4.42	68.67 – 85.71	17.45	13.74	9.03e-11 ***						
Medium Body Size	10.9 ± 4.1	3.1 – 19.49	2.66	29.67	**0.013* **	82.70	23.27	1099.71	0.1	288300.4	29 282 (34;4)
Large Body Size	6.31 ± 4.38	-2.17 – 15	1.44	28.35	0.161						
Dive depth	-0.11 ± 0.01	-0.12 – -0.09	-14.05	2.92e+04	**< 2e-16 *** **						

Confidence intervals at 95% are provided, as well as the number of observations (n dives) and groups (N birds; years)

Table 7. Linear mixed model estimates for the relationship between dive efficiency and penguin body size (small body size is taken as reference)

Dive efficiency	Estimate ± SE	CI95	t	df	P	Var(Individual)	Var(Year)	Var(Residual)	R^2	AIC	n(N)
All deep dives											
(Intercept)	0.34 ± 0.01	0.33 – 0.35	60.67	7.32	3.64e-11 ***						
Medium Body Size	0.01 ± 0.01	-0.002 – 0.02	1.56	28.45	0.130	1.86e-04	1.04e-05	8.85e-03	0.3	-231026.3	122 373 (34;4)
Large Body Size	0.01 ± 0.01	-0.001 – 0.02	1.72	28.40	**0.096.**						
Dive depth	-0.001 ± 5e-06	-0.001 – -0.001	-216.90	1.22e+05	**< 2e-16 *****						
Males	0.02 ± 0.01	0.01 – 0.03	3.02	2.57	**0.069.**						
Shallow foraging dives											
(Intercept)	0.36 ± 0.01	0.35 – 0.38	48.87	11.83	5.12e-15 ***						
Medium Body Size	0.005 ± 0.01	-0.01 – 0.02	0.67	29.74	0.509	2.23e-04	7.62e-04	1.15e-02	0.06	-79583.04	48 978 (34;4)
Large Body Size	0.004 ± 0.01	-0.01 – 0.02	0.55	28.31	0.590						
Dive depth	-0.001 ± 3e-03	-0.001 – -0.001	-43.34	4.90e+04	**< 2e-16 *****						
Inter. foraging dives											
(Intercept)	0.34 ± 0.01	0.32 – 0.35	49.42	61.36	< 2e-16 ***						
Medium Body Size	0.01 ± 0.01	-0.01 – 0.02	0.99	29.77	0.331						
Large Body Size	0.01 ± 0.01	-0.003 – 0.02	1.50	29.54	0.145	2.34e-04	0.00	8.04e-03	0.08	-86008.99	43 416 (34;4)
Dive depth	0.001 ± 2e-05	-0.001 – -0.001	-45.98	4.34e+04	**< 2e-16 *****						
Males	0.02 ± 0.01	0.01 – 0.03	3.14	29.68	**0.004****						
Deep foraging dives											
(Intercept)	0.23 ± 0.01	0.21 – 0.24	31.69	49.41	< 2e-16 ***						
Medium Body Size	0.02 ± 0.01	0.01 – 0.04	2.60	30.00	**0.014***						
Large Body Size	0.02 ± 0.01	0.003 – 0.03	2.26	29.69	**0.032***	2.92e-04	0.00	4.99e-03	0.12	-71903.31	29 282 (34;4)
Dive depth	-6e-04 ± 2e-05	-0.001 – 0.001	-37.48	2.93e+04	**< 2e-16 *****						
Males	0.02 ± 0.01	0.01 – 0.03	3.04	29.60	**0.005****						

Confidence intervals at 95% are provided, as well as the number of observations (n dives) and groups (N birds; years)

4. DISCUSSION

In diving predators, the intraspecific consequences of body size on dive capacity have rarely been explored (but see Watanuki et al. 1996, Walker & Boersma 2003, Pichegru et al. 2013, Piot et al. 2023, Ratcliffe et al. 2013, Paredes et al. 2015). The current investigation revealed a nuanced relationship between body size and dive performance (i.e. the observed dive capacity) in king penguins during their breeding season. Whereas body size of birds was positively correlated with the single maximum depth reached, such relationship was more complex for their routine dive behaviour. Here, the dive performance of the smallest individuals was consistently the poorest, especially during deep foraging dives. However, differences between medium- and large-sized birds were less clear. Surprisingly, it was not the largest birds that achieved the highest performance scores for the various parameters investigated, even at the greatest depth range. Rather, medium-sized individuals performed best or equally well than large birds. Consequently, most striking was the seemingly more constrained performance of small birds, suggesting that they may be limited by anatomical or physiological capacity. By contrast, the routine dive performance of large individuals, might be explained by the ecological context. During the summer, the main prey of king penguins is accessible at shallower depth when compared with the winter. Hence, birds might not need to push their physiological capacity during summer to capture sufficient prey. Accordingly, the winter period, when their prey descends to greater depth, requiring birds to dive deeper (Oberlin et al. 2025), might be a better period to detect a relationship between body size and dive capacity. Similarly, years with large-scale climatic anomalies might push the physiological capacities of penguins during summer, when their main foraging area is situated further away from the colony and the thermocline (below which their prey is found) is located at greater depth (Bost et al. 2015).

4.1. An interplay of anatomy, physiology, and ecology

Anatomical considerations

As air-breathing marine vertebrates, king penguins rely on oxygen stores to forage underwater. These stores are shared between three compartments, each accounting for ~1/3

of the total oxygen store in penguins: the respiratory system, blood (hemoglobin), and skeletal muscles (myoglobin) (Kooyman 1989, Mirceta et al. 2013, Ponganis 2015, Roncon et al. 2018). Air within the respiratory system is located in the lungs, air sacs and tracheobronchial tree (Ponganis et al. 2025). The greatest depth reached by the studied birds during foraging dives might present a limit set by pressure related phenomena. For example, during descent, air filled cavities, such as the lungs, are susceptible to barotrauma, the physical distortion of tissue and gas spaces, resulting in injury. In avian divers the ratio of air-sac volume to air capillary volume of the lungs is most critical for the avoidance of barotrauma to the lung during diving (Maina & King 1987, Ponganis et al. 2015, 2025). On an interspecific level, such ratio is lower in the largest and deepest diving penguin species (king and emperor penguins), when compared with smaller, shallower-diving species, such as the Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*) and the Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) (Maina & King 1987, Ponganis et al. 2015, 2025). Hence, the barotrauma threshold is deeper for the larger species. Since above studies investigated species differences, however, the relevance to the body size range examined within the current investigation remains unclear. Nevertheless, Ponganis et al. (2015) used three-dimensional reconstructions from computerized tomographic scans (CT) to investigate the respiratory system of three penguin species, including four king penguins. This showed that the lung volume (total and mass-specific) of the only male king penguin was smaller than that of the three females (and, hence, the ratio of air-sac volume to air capillary volume of the lungs). Unfortunately, structural body size measurements were not reported in the study. If we assume that the male individual in that study was larger than the females (as is typically the case), then its low lung volume might support our suggestion that body size is a key determinant of maximum dive depth at the individual level, since smaller individuals might be more susceptible to barotrauma than larger birds.

Physiological capacities

Beyond pressure-related constraints, other factors are also important in determining dive capacity and performance. One of these factors concerns the scaling relationships found between body size and oxygen stores/metabolic rate. Our original hypothesis proposed that larger individuals will show an increased dive performance, when compared with smaller

individuals, due to their greater oxygen stores and lower mass-specific metabolic rate (Kooyman 1989, Schreer & Kovacs 1997, Halsey et al. 2006, Hassrick et al. 2010). In addition, locomotor costs are also relatively lower in larger animals (Taylor et al. 1982, Williams 1999, Ponganis 2015), contributing to their greater energy savings. Albeit, while we found clear support for the relationship between body size and maximum dive depth, this was not the case for maximum dive duration. Similarly, such relationship was also more complex when we considered the routine dive behaviour of the penguins. This suggests that morphology and physiology are not the only factors determining individual dive performance.

Ecological context

Environmental and geographic variation may also play a key role in determining penguin dive behaviour and shape the physiology of animals. For example, in their study with South American sea lions (*Otaria byronia*), Hückstädt and colleagues suggested that exposure to different habitats and geographical locations better explained oxygen storage capacities and diving capability of sea lions than body size alone (Hückstädt et al. 2016). In this study, individuals from southern Chile were smaller but had greater mass-specific oxygen stores and conducted deeper and longer dives than larger individuals from Uruguay, contrary to expectations. The factor explaining such differences in dive behaviour were regional differences in bathymetry: In Uruguay, sea lions were restricted to shallow waters, while individuals from southern Chile inhabited coastal fjords, with a depth exceeding 300 m, and regularly ventured into open waters (Riet-Sapriza et al. 2013, Rodríguez et al. 2013, Hückstädt et al. 2016). Accordingly, animals that challenge their dive capacity through repeated deep and long dives, exposing themselves to various levels of hypoxia (Meir et al. 2009, McDonald & Ponganis 2012), might increase their breath-hold capacity (e.g. stimulating the synthesis of erythrocytes, hemoglobin, and/or myoglobin; Maekawa & Kato 2015; Rodríguez et al. 1999; Zhuang & Zhou 1999). This suggests that the physiology of air-breathing diving predators can be adjusted to accommodate local ecological conditions. In the present study, king penguins were not limited by bathymetry, as all dives occurred in the open ocean with a depth exceeding 1,000 m. However, the lack of a relationship between body size and dive duration might be

explained by other ecological factors, not well understood yet, that modulate physiological capacities in natural settings.

Furthermore, video recordings of foraging king penguins show that after an unsuccessful prey capture attempt, birds tend to abandon the chase and ascend toward the surface, catching other prey along the way (Uesaka et al. 2025). Since birds do not necessarily push to extend their dive duration by continuing the pursuit of missed prey, this behaviour could potentially explain the missing relationship between body size and dive duration.

Finally, the structure of our dataset may obscure a potential relationship between body size and maximum dive duration. Only one sex was studied during a particular year, preventing a clear separation of sex and interannual effects. Although sex and year were considered in the statistical models, this does not rule out the possibility that confounding factors or unmodeled interactions could mask a biological effect. For instance, if foraging conditions varied across years, or if males and females adopted different foraging strategies, this could have affected the relationship between individual size and maximum dive duration. In support of this, if we consider data from the 2017-2018 season only (**Fig. 2B**: blue triangles), a correlation between body size and maximum dive duration seems visible. Hence, a real effect may exist but remains difficult to detect at the overall scale of the dataset.

Why is dive performance best in medium-sized individuals?

Although single dive records showed a clear and linear relationship between body size and dive depth in king penguins, the analysis of routine behaviour revealed a more complex pattern, requiring data separation into depth classes. Especially during deep foraging dives, medium-sized individuals consistently outperformed smaller birds across all key metrics: they dived deeper and for longer, their bottom phase lasted longer, and they achieved a higher dive efficiency (**Fig. 3; Tab. 4-7**). While the lower dive performance of smaller individuals might be related to some physiological and/or anatomical constraints we discussed above, we can only speculate why the larger birds did not outperform the medium-sized individuals, as expected (**Fig. 3; Tab. 4-7**). One should keep in mind that, while the lower performance of small individuals was striking, the differences observed between medium-sized and large individuals

remained relatively subtle. Most importantly, this study was carried out during the breeding season, i.e. in summer, when environmental and ecological factors are more favourable than during winter. Winter brings profound changes to the southern marine environment, notably through a pronounced decline in light availability and a reduction in primary productivity (Foxton 1956, Clarke 1988). These seasonal shifts often compel top marine predators, such as penguins, to adjust their foraging strategies (Charrassin et al. 2002, Oberlin et al. 2025). Myctophid fish, the main prey of king penguins, descend to greater depths during autumn and winter, as they track their planktonic prey (Kozlov et al. 1991). To cope with this reduced accessibility, king penguins are known to expand their foraging range well beyond the Polar Front, sometimes venturing as far as the pack-ice region, some 1,600 km south of the Crozet Islands (Charrassin & Bost 2001, Bost et al. 2004). Concomitantly, they modify their dive behaviour by increasing both dive depth and duration compared to the summer (Charrassin et al. 2002, Oberlin et al. 2025). It is therefore possible that summer conditions are not sufficiently demanding to fully solicit the penguins' diving abilities. The fact that larger individuals have the potential to dive deeper (which is reflected by the single greatest dive depth record per bird) and possibly longer, does not necessarily mean that they are using these capacities when it is not required. A clearer expression of dive capacity differences is likely to emerge in winter, when environmental conditions become more challenging to the physiological limits of individuals. Further studies should explore this hypothesis.

4.2. Phenotypic plasticity and responses to environmental change

In the Southern Ocean, climate projections indicate that warming will continue and accelerate over the course of the 21st century (Liu & Curry 2010, IPCC 2019). Such changes are expected to have major consequences for marine ecosystems, especially for top predators such as king penguins (Péron et al. 2012). Indeed, changes in ocean currents, altered plankton productivity cycles and the redistribution of prey species could lead to profound changes in the population dynamics, threatening the balance of entire trophic webs.

King penguins are 'central-place foragers' (Orians & Pearson 1979) that forage at sea but have to return to the colony for parental duties. Chick provisioning is influenced by environmental

factors such as prey abundance and distribution, which affect both the time allocated to foraging and the amount of food delivered (Pyke 1984). It further depends on the parental quality, including physiological capacities, which likely depend on various factors, including body size (e.g., Weimerskirch 1998, Zimmer et al. 2011, Saraux et al. 2012). Beyond the effect of body size on dive behaviour and performance, it might impact reproduction and even survival. Importantly, morphological traits, such as body size, cause fitness variations that can evolve over time, if they are sufficiently heritable and responsive to selection (Endler 1986). Heritability and selection of such traits are well documented in various avian species, with often relatively high heritability estimates (e.g. Moreno et al. 1999, Merilä & Sheldon 2001, Jensen et al. 2003, Koehn et al. 2016). In particular, heritability studies in magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) (Koehn et al. 2016) and chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*) (Moreno et al. 1999) reveal a strong genetic basis for beak and flipper length in penguins. In king penguins, preliminary results from the Crozet Archipelago, their northernmost breeding locality, also indicate a heritable component of body size (*pers. obs.,* Oberlin and co-authors). These findings suggest that genetic inheritance plays a key role in maintaining variation in body size under selective ecological pressures.

Our finding that the routine dive performance of king penguins was best in individuals with an intermediate body size suggests that body size changes within the population currently occur under stabilizing selection (i.e. any selective force which push a population toward the average, or median trait) (Falconer 1989). This implies that during the breeding season birds forage in an environment, where ecological constraints, such as prey availability, favour medium body size. In many small songbirds and colonial species, survival seems to favour individuals of medium body size (mass, tarsus, flipper length, etc.), suggesting that stabilizing selection on these traits may be a frequent response to ecological constraints (Gebhardt-Henrich & Van Noordwijk 1991, Adriaensen et al. 1998, Covas et al. 2002, Susanna S. Hall et al. 2004, Brown & Brown 2018). In the sociable weaver (*Philetairus socius*), the greatest survival (investigated over several years) is found in individuals of intermediate body mass (Covas et al. 2002). In reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*), intermediate wing length (a proxy for body size) yields the greatest juvenile survival (Susanna S. Hall et al. 2004). In great tits (*Parus major*), experimental manipulations confirm stabilizing selection of body size under

varied environments (Gebhardt-Henrich & Van Noordwijk 1991). Other selection patterns, observed in seabirds, are more consistent with our initial hypothesis: In snow petrels (*Pagodroma nivea*) and chinstrap penguins, directional selection has been observed in favour of larger phenotypes (beak and flipper length), so that their offspring survival is greater (Moreno et al. 1999, Barbraud 2000). In magellanic penguins, however, the type and direction of selection varies unpredictably, due to environmental fluctuations (Koehn et al. 2016). Thus, different environmental pressures may induce the selection of certain phenotypes over others.

In king penguins, selective pressures on body size can vary substantially across colonies, depending on local ecological constraints. For instance, king penguins from a recently established breeding site in Tierra del Fuego (Chile) predominantly exploit shallow-water prey, with only 15% of dives exceeding 70 meters (Pütz et al. 2021b), a pattern that contrasts markedly with that observed in the Crozet Islands. Under such conditions, the selective advantage of larger body size may be reduced, suggesting that selection on body size is highly context-dependent. Nonetheless, high levels of migration between colonies (Clucas et al. 2016) likely constrain local adaptation and limit genetic divergence. Consequently, the species' average body size may reflect an evolutionary compromise at the global scale, shaped by the interplay between spatially variable selection and extensive genetic connectivity. However, for king penguins from the Crozet Archipelago, if environmental changes will increase the distance to favourable foraging sites, it will require birds to travel further or to access prey at greater depth closer to the colony. In this case, the regime might shift from stabilizing to directional selection, favouring larger phenotypes which, at least in absolute terms, have a greater dive capacity. Yet, the lower dive performance observed in smaller individuals may also have its roots in indirect effects associated with adverse developmental conditions, which could become increasingly prevalent in the future. A broad body of research across taxa, from humans to passerines, has shown that early-life nutritional or environmental stress can result in both smaller adult body size and lasting physiological impairment (e.g., Searcy et al. 2004, McEvoy & Visscher 2009). Thus, the lower performance of smaller individuals may not solely reflect the direct constraints of body size, but also a reduced intrinsic quality shaped by their developmental trajectory. Such developmental effects, if systematically associated with size, could bias the apparent relationship between body size and performance, and thus affect the

way selection acts on size-related traits. Furthermore, if body size is heritable, larger chicks may benefit from a twofold advantage during winter. First, their larger parents will likely be more efficient foragers, providing more food before and/or during the winter. Second, the larger size of chicks would confer a greater resistance to fasting and cold stress, due to a more favorable surface-to-volume ratio. In this scenario, larger chicks would be more likely to survive the winter and, thus, contribute to the greater prevalence of larger phenotypes in the population.

5. CONCLUSION

Our study reveals a complex relationship between body size and dive performance in king penguins, which is presumably molded by anatomical, physiological and/or ecological constraints. We found a clear positive linear relationship between individual body size and maximum dive depth reached. Considering routine dive behaviour, the restricted performance of smaller individuals was also striking, as they generally dived shallower, shorter, and with a reduced efficiency. However, while larger individuals reached greater maximum dive depths, their routine dive performance metrics showed a more complex pattern, since they did not outperform the medium-sized individuals, as we had expected. Yet, the ability to dive deeper or longer does not necessarily imply that larger penguins will systematically exploit these capacities, unless ecological conditions force them to. Hence, the observed dive behaviour of king penguins revealed a great plasticity, that was likely affected by ecological conditions and physiological constraints. These proficient divers may be capable of exceeding their usual physiological limits when required. This degree of plasticity could represent a potential advantage in the context of ongoing environmental change in marine ecosystems. Future studies should therefore focus on the winter season, when challenging ecological conditions might provide greater insights into the relationship between body size and dive capacity. Evidence for the relationship between body size and dive capacity now raises two key questions: (1) Are larger parents better at providing food for their chicks? (2) To what extent does body size similarity between parents and offspring reflect genetics or the parental environment during chick development? Answering these questions is critical to understand, and potentially anticipate, the dynamics of the king penguin population at the Crozet

Archipelago in a changing environment that threatens access to resources. Future research into the heritability of body size should shed light into these fundamental issues.

Acknowledgements

The authors thank all the members of the 54-58th mission in Crozet Islands for their commitment and important support in the field, especially Lucie Abolivier, Sandra Avril, Batsheva Bonnet, Vincent Bourret, Florent Chauvet, Douglas Couet, Adrien Garnier, Denis Michaux, Lucia Serrano, Julie Tucoulet, Pierre Uhlrich, Benoit Vallas, and Tessa van Walsum. All members of the MIBE team at the IPHC in Strasbourg are thanked for their technical expertise and support: Mathieu Brucker, Julien Courtecuisse, Robin Laesser, Marc Richer. We also thank Robin Cristofari for his helpful comments on an earlier version of the manuscript. The study was supported financially and logistically by the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, Progr. no. 394 'Oiseaux Plongeurs', PI: C.-A.B.), Progr. SEE-Life SLT-CHBOST: Prédateurs Plongeurs sentinelles, Prog. Zone Atelier de Recherches sur l'Environnement Antarctique et Subantarctique (ZATA), and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). M.O. is the recipient of a University of Strasbourg Ph.D. fellowship.

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

Conceptualization: Y.H., C.-A.B.; Methodology: Y.H., C.-A.B., M.E.; Fieldwork: M.E.; Preliminary analysis: Y.H.; Formal analysis: M.O.; Resources: C.-A.B., Y.H.; Writing - original draft: M.O.; Writing - review & editing: M.O., M.E., Y.H., C.-A.B.; Supervision: Y.H., C.-A.B.; Funding acquisition: C.-A.B., Y.H..



Manchots royaux et éléphants de mer, Baie du Marin, Archipel Crozet
© Maëlle Oberlin

CHAPITRE 3

Transmission de la taille corporelle :

Les poussins ressemblent-ils à leurs parents ?



Manchot royal adulte avec son poussin d'environ 10 jours, Baie du Marin, Archipel Crozet

© Maëlle Oberlin

BODY SIZE IN KING PENGUINS:

A FAMILY AFFAIR

Maëlle Oberlin[1,2], Manfred R. Enstipp[1], Viblanc Vincent[1],

Charles-André Bost[2,‡], Yves Handrich[1,‡]

‡ these authors contributed equally to this work and share last authorship.

[1] *Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France*

[2] *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois, France*



Poussins de manchots royaux en crèche, Baie du Marin, Archipel Crozet

© Fabrice Chapel

Article en préparation

RESUME EN FRANÇAIS

Dans un océan changeant rapidement, la taille corporelle chez les prédateurs endothermes pourrait constituer un facteur déterminant pour faire face aux fluctuations de la disponibilité alimentaire. Par conséquent, la compréhension des modes de transmission de la taille corporelle des parents aux descendants est essentielle pour évaluer la capacité des populations de prédateurs marins à répondre aux changements environnementaux via des processus microévolutifs.

Nous avons étudié l'héritabilité et l'influence relative des effets génétiques versus environnementaux sur la taille corporelle chez un plongeur profond, le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*). Nous avons utilisé un protocole de *cross-fostering* (i.e. échanges d'œufs entre couples) impliquant 134 couples reproducteurs des îles Crozet, dans le sud de l'océan Indien, durant l'été austral, en nous concentrant sur les mesures morphométriques des poussins au cours de la croissance pré-hivernale.

Nous avons constaté que la longueur du bec présentait une héritabilité significative faible à modérée (à 10 jours, $h^2 = 0,14 \pm 0,06$; à 35 jours, $h^2 = 0,31 \pm 0,12$) en début de croissance, mais pas la longueur de l'aileron. Néanmoins, en séparant les influences génétiques et environnementales, nous avons observé que ces deux facteurs façonnent clairement le développement de la taille corporelle.

Nos résultats suggèrent que les femelles influencent la croissance précoce tandis que les mâles contribuent davantage au développement à long terme. Les phénotypes de grande taille, conférant potentiellement un avantage aux poussins, peuvent ainsi être transmis à la fois génétiquement et par une performance de plongée/approvisionnement parentale favorable.

Ces résultats soulignent l'importance des études populationnelles permettant de distinguer les influences génétiques et environnementales sur la taille corporelle des descendants lors de l'évaluation de la résilience des populations face aux changements climatiques.

ABSTRACT

In a fast-changing ocean, body size in endothermic predators may be a key factor for coping with shifting food availability. Therefore, understanding the inheritance patterns of body size from parents to offspring is essential to assess the capacity of marine predator populations to respond to environmental change via microevolutionary processes. We investigated the heritability and relative influence of genetic vs. environmental effects on body size in a deep-diving predator, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). We used a cross-fostering design involving 134 breeding pairs from the Crozet Islands, South Indian Ocean, during the austral summer, focusing on chick measurements during pre-winter growth. We found that beak length was significantly lowly to moderately heritable (at 10 days, $h^2 = 0.14 \pm 0.06$, at 35 days, $h^2 = 0.31 \pm 0.12$) at the beginning of growth but not flipper length. However, when separating genetics and environment influences, we found that both clearly shaped body size development. Our results suggest that females influenced early growth while males contributed more to long-term development. Larger phenotypes, potentially conferring an advantage to chicks, may thus be transmitted through both inheritance and a favorable parental diving/foraging performance. These findings highlight the importance of population studies to partition genetic vs. environmental influences on offspring body size when evaluating population resilience in the face of climate change.

Keywords: body size; cross-fostering; growth; heritability; king penguin; parental care

1. INTRODUCTION

Body size can play an important role in various aspects of an organism's life, as it can influence its foraging ability, reproduction, survival and longevity (Lindstedt & Calder 1976, Noordwijk et al. 1988, White et al. 2013, Barneche et al. 2018, Ahti et al. 2020). It is both genetically and environmentally determined like other phenotypic traits (Mousseau & Roff 1987, Noordwijk et al. 1988, Garcia de Leaniz et al. 2007, Crozier & Hutchings 2014). At the genetic level, parental body size can be used as a predictor of offspring body size because of the genetic covariance between parents and offspring. Thus, offspring of larger parents are likely to inherit this characteristic (Noordwijk et al. 1988, Dumas et al. 2024). Heritability (h^2) measures the proportion of phenotypic variance attributable to additive genetic variance. Studies in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) report h^2 values of 0.21-0.57 depending on the body size trait under consideration (e.g. beak and flipper length, Koehn et al., 2016), and chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*) show $h^2 = 0.73$ for flipper length (Moreno et al. 1999), revealing a strong genetic basis for body size traits. These findings suggest that genetic inheritance plays a key role in maintaining variation in body size under selective ecological pressures.

The genetic transmission of body size is a relatively complex process, influenced by multiple factors, and it is difficult to identify genes that specifically control this trait (Wu et al. 2021). In birds, a comparative genomic study of 48 species have identified several bone-associated genes under positive selection, including AHSG and P2RX7 involved in bone regulation and remodeling, which contribute to explaining interspecific body size variation (Zhang et al. 2014, Wu et al. 2021). In Pekin ducks, the continued expression of one single gene can lead to increased body size and feeding efficiency (Zhou et al. 2018). However, so far, determination of genes specifically linked to body size remains scarce in avian genomic research, presumably due to the polygenic nature of this trait and pleiotropic effects.

Besides the genetic component, environmental conditions during growth also affect offspring body size, thereby altering the similarity between parental and offspring size. This is, for example, the case in great tits (*Parus major*) (Noordwijk et al. 1988). Under favourable climatic conditions, parental body size can be a good predictor of chick body size. However, when

environmental conditions deteriorate, chick growth can be restricted, resulting in also higher mortality (Noordwijk et al. 1988).

Furthermore, on an interspecific level, differences in body size can be observed along environmental gradients. According to Bergmann's rule, populations and species within a broadly distributed taxonomic clade are larger in colder environments, while populations and species of smaller size are found in warmer regions (Bergmann 1847). Especially for endotherms, this was attributed to the lower surface-to-volume ratio with increasing size that, in turn, reduces heat loss and then their metabolism.

Finally, a general variation of body size has been observed in different taxa of mammals and birds in response to global change. For example, a decline in the body size of Australian shorebirds over the past decades, was interpreted as a thermal adaptation to climate warming (McQueen et al. 2024). A decline in the body size of northern goshawks (*Accipiter gentilis*) over the last century in Scandinavia, was attributed to an increase of stochasticity in food availability (Yom-Tov & Yom-Tov 2006, Walker et al. 2023). Depending on the time scale over which environmental change takes place, body size fluctuations can affect population dynamics. For example, a study with a small passerine (superb fairy-wrens, *Malurus cyaneus*) showed that heat waves during chick growth led to a reduction in body size (assessed by mass), due to factors such as dehydration and inactivity (Kruuk et al. 2015). Whereas no short-term effects on overall population size were observed in this study, the long-term effects could be of greater concern. A body size decrease during early development might affect growth trajectories, future reproduction and the survival of individuals, making populations potentially less resilient to environmental change (Kruuk et al. 2015).

In many studies, the relative contributions of genetic and environmental influences on body size are not clearly separated. If body size is predominantly genetically defined, heritable and under selection, natural selection can be expected to modify it over generations. However, if this trait is mainly influenced by environment, current phenotypic changes do not guarantee an evolutionary response, and populations may remain vulnerable to future disturbances (Gienapp et al. 2008). Such changes could only contribute to long-term evolution if environmentally induced effects are transmitted across generations, for example through

epigenetic inheritance (Champagne 2016). In fact, many responses perceived as adaptations to changing environmental conditions could be environmentally-induced plastic responses, rather than genetic adaptations (Gienapp et al. 2008). Consequently, if one aims to understand the relative roles of plasticity and genetics in adaptation to climate change, it is important to disentangle genetic and environmental responses of a trait.

In diving air-breathing predators, body size is of great importance, as it directly relates to dive capacity. Body size positively correlates with increasing oxygen stores and decreasing consumption rate, resulting in an increasing dive duration proportional to body mass with an inter-specific allometric coefficient of 0.25 (Schreer & Kovacs 1997). Optimal Foraging Theory (Charnov 1976, Stephens & Krebs 1986) poses that divers should optimize their foraging time at depth, where are the prey, which directly relates to their dive capacity. Hence, larger divers with their increased oxygen stores and lower mass-specific metabolic rates, might be better able to achieve this, therefore displaying, for a given maximal depth, a greater dive efficiency (bottom duration/dive cycle duration; Ydenberg and Clark, 1989). This enhanced capacity may allow access to a wider range of prey types and depths, as observed in seabirds: for example, guillemots can reach greater depths than smaller Alcidae such as puffins and razorbills at similar latitudes (Watanuki & Burger 1999, Dunn et al. 2019). This may be especially important if resources shift to deeper depths with climate change. Comparable size-related patterns have also been reported in penguins, both across species (Watanuki & Burger 1999) and within species, such as in Magellanic penguins (Walker & Boersma 2003).

This study investigates the relative importance of genetic and environmental influences on body size in a deep-diving Southern Ocean predator, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). In this species, smaller individuals perform shallower and shorter dives, while dive efficiency is also lower than in larger individuals (Oberlin et al., in review 2025). While the direct fitness consequences of these performance differences in adults remain to be quantified, early-life chick body mass clearly affects survival during the chick stage (Stier et al. 2014). The particularly long chick rearing period of this species, which extends across the austral winter, when chicks are thermally independent and fed only sporadically, so that their fasting capacity is of great importance (Cherel et al. 1987), further emphasizes the importance of body size. Due to greater absolute fat stores and to their lower surface-to-volume ratio,

larger chicks are expected to show a greater resistance to prolonged fasting during winter, when both parents are foraging for months at sea. Their reduced surface-to-volume ratio minimizes heat loss, thereby reducing energy expenditure, so that lipid reserves are depleted at a slower rate.

Climate warming is intensifying on a global scale, but its effects are particularly marked in the Southern Ocean (Mayewski et al. 2009, Sallée 2018). Expected changes in ocean currents, plankton productivity and prey distribution over the 21st century threaten the balance of trophic webs. This will directly affect king penguins, whose populations in the Crozet Archipelago are at the northern limit of their breeding range. These birds rely on small schooling myctophid fish (Cherel & Ridoux 1992), a predictable food source concentrated at the Polar Front (PF; Bost et al., 2015; Péron et al., 2012). Current climate projections predict a southward shift of the PF that will increase the travel distance required for penguins to forage (Péron et al. 2012). Furthermore, the distribution of myctophids is expected to shift deeper in the water column, requiring penguins to dive to greater depth in pursuit of their prey. Such changes might have dire consequences for king penguins of the Crozet population (Sallée et al. 2010, Péron et al. 2012), since the distance to foraging grounds may prevent successful breeding in these "central-place foragers" (Orians & Pearson 1979). One possible behavioural response to the expected climate scenario would be for penguins to target prey at greater depths, but closer to the colony, rather than extending their foraging range southwards during longer trips. However, such a response requires a sufficient diving capacity to access deeper, and potentially less predictable resources.

Dive capacity in king penguins varies between individuals and depends on body size (Oberlin et al., in review 2025). For body size and associated dive capacity to change over time, the transmission of parental capacities onto the following generations is key. Offspring body size might correlate with parental size because of (1) direct genetic transmission or (2) parental foraging performance, as larger parents may provision chicks more effectively, allowing them to grow faster. In addition, chick growth can be influenced by other environmental factors, such as local social density experienced during growth (Lemonnier et al. 2024). Hence, chicks from larger parents might not only have a better chance of survival, but might also inherit this advantageous trait. This raises an essential question: to what extent is body size similarity

between parents and offspring explained by additive genetic variance and/or by the environmental conditions to which offspring were exposed? Answering this question might prove essential to predict future population dynamics and understand adaptive responses to climate change.

Here, we used a cross-fostering experiment, combined with longitudinal measurements of king penguin offspring growth trajectories and body size at different points in time, to examine the heritability of morphological traits. We further studied the genetic and/or environmental contribution to chick growth. Eggs were swapped between penguin pairs just after laying, so that chicks were raised by foster parents. We focused on the first three months of chick development, a period of rapid linear growth, preceding a prolonged interruption during the winter (Stier et al. 2014).

The heritability of morphological traits in birds is typically less obvious at early growth stages, due to strong maternal but also environmental effects (Gebhardt-Henrich & Van Noordwijk 1994, Ebrahimi et al. 2019, Resende et al. 2005). However, as the bird develops, genetic effects become more apparent (Gebhardt-Henrich & Van Noordwijk 1994, Ebrahimi et al. 2019, Resende et al. 2005). We therefore expected that the heritability (h^2) of morphological traits should increase with chick age as the relative influence of maternal and environmental effects on phenotypic variance decreases during the pre-winter growth period. In addition, if chick growth is mostly determined by genetics, we expected chick body size to be better predicted by the size of the genetic parents than by the size of the foster parents. The opposite (stronger effect of foster parents) would suggest that body size is predominantly determined by environmental effects. For example, larger parents might deliver larger quantities of food and/or more frequently to-faster growing chicks, due to an augmented dive and foraging performance. In addition to the genetic and environmental factors, we have also considered the potentially selective advantage of larger chicks to withstand the fasting periods. Because our measurements of parent – offspring size relationships were tested at three stages of pre-winter chick development (at 10, 35, and 105 days post-hatching), they could be biased by selective mortality of smaller chicks over time. Hence, we hypothesized that the survival of larger chicks should be better at each stage of their development, compared to smaller chicks.

2. MATERIALS & METHODS

2.1. Study species

King penguins are long-lived seabirds with bi-parental care (Stonehouse 1960, Jouventin & Dobson 2017). Parents take ~14 months to raise a single chick, so that the commitment to reproduction is high and parental cooperation is required (Bost et al. 2013). The incubation period lasts for about 54 days, during which the partners alternate periods on land incubating and periods at sea foraging (i.e. "shifts"), which last between 6 and 18 days (Descamps et al., 2002; Stonehouse, 1960; Weimerskirch et al., 1992). Hatching mostly takes place during the female's second incubation shift, upon which chicks are fed frequently and are guarded by one of its parents during the next ~40 days. Thereafter, both parents return to sea to feed and chicks gather into groups ("crèches", Stonehouse, 1960). During the austral fall/winter (April to September), the foraging trip durations of parents increase drastically and feeding visits become infrequent, leaving chicks to fast for several months (Cherel & Le Maho 1985, Eichhorn et al. 2011, Saraux et al. 2012). With the return of spring, feeding visits of parents become more frequent again, so that chicks resume growing. Parents discontinue feeding, once chicks undergo their first molt into a waterproof plumage. Following molt, juvenile birds leave to sea for the first time (at an age of ~10-13 months) and roam the ocean for years to come (Bost et al. 2013, Orgeret et al. 2019, Weimerskirch et al. 1992, Orgeret et al. 2016).

2.2. General procedure

This study uses morphometric data collected during a cross-fostering experiment on king penguins conducted by Lemonnier et al. (2024). The original experiment was designed to investigate the effects of social environment on development and stress physiology in this colonial seabird species. In the present study, we specifically focused our analyses on the relationship between parental body size and offspring growth trajectories.

Fieldwork was conducted during the breeding seasons 2012-13 and 2013-14 (early November to early April) in the king penguin colony "La Grande Manchotière" (*ca.* 24,000 breeding pairs,

Barbraud et al., 2020) at Baie du Marin (BDM) on Possession Island, Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean (46°250 S, 51°450 E).

We studied 134 breeding pairs of unknown age over two consecutive seasons (68 pairs in 2012-13 and 66 pairs in 2013-14). Breeding pairs were marked during courtship, using spray dye (Porcimark®, Kruuse, Denmark) and monitored daily until the egg was laid (visual observation of an incubating bird, within ± 1 day). Bird sex was determined from the chronology of parental duties, as male undertake the first incubation shift following egg laying, when the female leaves to sea. The male was flipper-banded (Darvic®) three days after egg laying to minimize disturbance, while the female was captured and flipper-banded three days after its return from the first foraging trip, when birds are less sensitive to handling stress. This allowed easy identification and monitoring of individuals for the duration of the study. All birds had their flipper bands removed at the end of the studied season, in early April. All birds selected were early breeders (laying occurred between November 21 and December 3, 2012, and between November 19 and December 6, 2013) to maximize chances of breeding success (Bost et al. 2013). Chicks were followed from hatching to the beginning of their pre-fledging molt.

2.3. Cross-fostering and bird monitoring

On the third day of incubation, eggs were switched between pairs of penguins with the same egg laying date (67 dyads, i.e. associated pairs). Two incubating males at a time were restrained and hooded to limit stress, while their respective eggs were temporarily replaced by a warm dummy egg. Before returning the foster eggs, they were measured (length and width) and weighed (1 g accuracy) using a Pesola® spring-slide scale. After this brief egg switching procedure, birds were monitored closely to ensure that they resumed incubation. No breeding abandonments were recorded at this stage.

Adult birds were monitored twice daily until egg hatching (date at which the presence of a chick and broken eggshell were observed). On their first handling, adult morphometric measurements (beak and flipper length) were taken to the nearest 1 mm, using the methods outlined in Stier et al. (2014). Each measurement was repeated three times, and the mean value was used for analyses. On day 10 post-hatching, chicks were marked using color-coded

fish tags (Floy Tag and MFG, Inc. Seattle, WA, USA), attached subcutaneously to their upper-back (Stier et al. 2014). During chick handling, the parent was hooded and received a dummy egg. At 10, 35, and 105 days after hatching, chicks were captured for blood sampling, which was taken from the marginal flipper vein. At the same time morphometric measurements were taken (beak and flipper length, taken to the nearest 1 mm, 3x), and chicks were weighed (to the nearest 5g) using a spring-slide Pesola® scale. To reduce handling stress during these procedures, chicks were also hooded. All of the 134 eggs laid by the monitored breeding pairs hatched, 107 chicks survived up to 10 days (53 in 2012, 54 in 2013), 97 up to 35 days (49 in 2012, 48 in 2013) and 80 chicks (i.e. 59.7 %) survived up to 105 days (43 in 2012, 37 in 2013).

2.4. Statistical analyses

All statistical analyses were conducted in R (version 4.4.3) (R Core Team 2025).

Sample size varied across models due to egg and chick mortality. Hence, prior to analyses we tested whether chick body size affected their survival using Generalized Linear Models (GLMs: binomial), specified as follow:

$$Chick\ survival\ (0 = failure,\ 1 = success)_{35\ or\ 105} \sim BodySize\ chick_{Beak\ or\ flipper\ at\ 10\ or\ 35\ days}$$

Chick body size (beak/flipper length) at 10 days had no significant effect on survival at emancipation (35 days; GLM, $P_{Beak} = 0.33$, $P_{Flipper} = 0.80$), and body size at 10 or 35 days did not influence pre-winter survival neither (105 days; GLM, $P_{Beak} = 0.30$, $P_{Flipper} = 0.17$), regardless of the morphometric parameter considered. Therefore, all individuals were retained for subsequent analyses.

Then, we tested the influence of biological parent body size on egg mass using linear models.

$$Egg\ mass \sim BodySize\ biological\ ♂_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ biological\ ♀_{Beak\ or\ flipper}$$

We estimated the heritability (h^2) of beak and flipper length by fitting simple linear regressions between the average size of biological parents (i.e. 'mid-parent' beak or flipper length) and that of chicks for each trait. The analyses were performed separately for each age (10, 35, and

105 days) in order to assess any changes in heritability during growth. The slopes of these regressions were used as estimates of heritability (h^2).

$$BodySize\ chick_{\ Beak\ or\ flipper} \sim BodySize\ biological\ parents_{\ Mid\text{-}Beak\ or\ flipper}$$

We further tested the influence of biological and foster parent body size on chick body size at days 10, 35, and 105 following hatching (using separate models), controlling for cross-fostering dyad identity as a random factor, to consider potential effects associated with the date of egg exchanges in linear mixed models (LMER, 'lme4' package, Bates et al., 2015). We initially included breeding zone, breeding season, and egg mass as covariates in full models. Breeding zones were included as the original cross-fostering experiment by Lemonnier et al. (2024) was designed to test effects of breeding areas and density effects. Because the study was conducted over two different breeding seasons, we tested for potential inter-annual variability by including breeding season as a factor. We also included egg mass as a covariate to control for potential effects of initial egg size on offspring development. However, model comparisons using Akaike Information Criterion (AIC) values indicated that including any of these factors did not improve model fit ($\Delta AIC < 2$), did not alter the significance of parent-offspring size relationships for all developmental stages, and the variance in chick body size explained by these factors was negligible. We therefore present the more parsimonious models focusing specifically on parental body size effects.

$$BodySize\ chick_{\ Beak\ or\ flipper\ at\ 10,\ 35\ or\ 105\ days} \sim BodySize\ biological\ ♂_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ biological\ ♀_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ foster\ ♂_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ foster\ ♀_{Beak\ or\ flipper} + (1|dyad)$$

In addition, we tested the influence of biological and foster parent body size on relative growth in chick beak or flipper length over the pre-winter period (from day 10 to day 105), with cross-fostering dyad identity as a random factor in linear mixed models (LMER, "lme4" package, Bates et al., 2015).

$$\%\Delta_{105\ -\ 10}\ BodySize\ chick_{\ Beak\ or\ flipper} \sim BodySize\ biological\ ♂_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ biological\ ♀_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ foster\ ♂_{Beak\ or\ flipper} + BodySize\ foster\ ♀_{Beak\ or\ flipper} + (1|dyad)$$

The body size variables ("*BodySize*") studied in these models were: beak length, mean right and left flipper length of each parent (biological and foster) and of chicks at day 10, 35, and

105 after hatching, as well as the average beak and flipper length between both parents of a couple ("Mid-biological" or "Mid-foster" parents) (**Tab. I**). Mid-parent measurements are used to estimate the overall genetic versus environmental effect on chick growth. Beak and flipper measurements are good descriptors of king penguin structural size and are highly repeatable (Fahlman et al. 2006). They are two morphologically and functionally distinct structures (feeding vs. locomotion), so that their respective development is not necessarily related. Furthermore, chick growth is asynchronous between beak and flipper (Erbrech et al. 2011, Canoville et al. 2024, Gownaris & Boersma 2021), and although there is a correlation between the measurements of these two structures in adults (LM, $p < 0.001$), that correlation is tenuous ($R^2 < 0.27$), so that we treated them separately in our models.

Table I: Mean body size measurements of parents and chicks during their pre-winter development

Body size measurement (mm)	Mean ± s.d.	n
Parents		
Mid-parents beak length	127.5 ± 3.5	130
Mid-parents flipper length	324.5 ± 7	130
Beak length ♂	131 ± 5	134
Beak length ♀	124 ± 5	130
Flipper length ♂	328 ± 10	134
Flipper length ♀	321 ± 9	130
Offspring		
Beak length chick – 10 days	39 ± 2	102
Beak length chick – 35 days	60 ± 4	91
Beak length chick – 105 days	85 ± 5	79
Flipper length chick – 10 days	69 ± 5	102
Flipper length chick – 35 days	148 ± 19	91
Flipper length chick – 105 days	285 ± 17	79

The different models were tested and compared manually for each chick age class (10, 35, and 105 days post-hatching). The selection of the "best" models was based on 1) the smallest AIC value and a ΔAIC value > 2 between models (Aho et al. 2014), 2) the lowest number of variables (to prevent overfitting), and 3) the greatest significance of relationships. All procedures were conducted considering biological relevance. Including too many variables relative to the

sample size can lead to overestimated effect sizes, inflated Type I error rates, and spurious significance (Forstmeier & Schielzeth 2011).

We verified that standardized model residuals (as provided by the model output) were approximately normally distributed by visually inspecting their density distributions (McCullagh & Nelder 1989). We also ensured that no substantial collinearity occurred between independent variables (Variance Inflation Factors ranged $1 < VIF < 2$; Zuur et al. 2010). We considered an explanatory variable to have a significant effect on a response variable, when the p-value was < 0.05, although, we also discuss results with regards to effect sizes as recommended for ecological data (Nakagawa & Cuthill 2007). Unless otherwise stated, only results that were statistically significant, or near significant with substantial effect sizes, are discussed in the following. All statistical results are provided in the supplementary tables (see **Supplementary Materials**).

3. RESULTS

3.1. Effect of parent body size on egg mass

At laying, eggs weighed on average 310 ± 30.5 g. Egg mass was weakly ($R^2 = 0.07$) but significantly and positively correlated with the flipper length of the biological mother (LM, P = 0.003, **Fig. 1, Tab. SI**). Globally, an increase of about 1 mm in the flipper length of the biological mother was associated with a 0.85 g increase in egg mass at laying (**Tab. SI**).

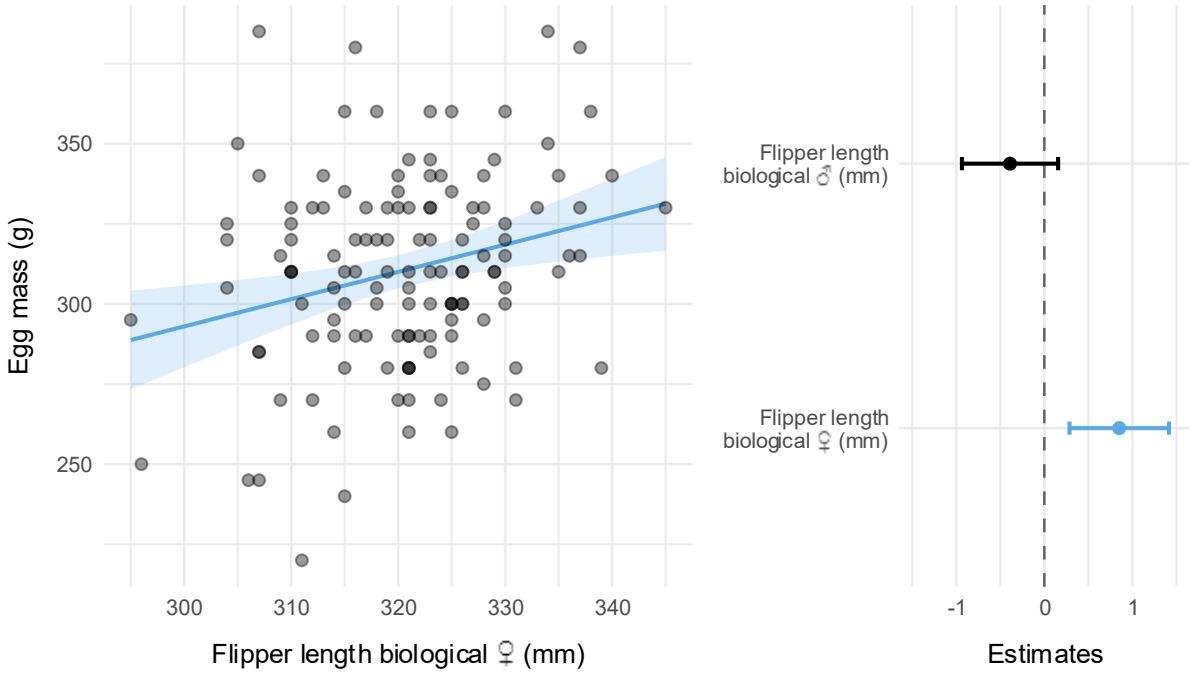


Figure 1: Relationship between king penguin egg mass at laying and biological parental flipper length (n = 130)

3.2. Effect of parent body size on chick body size

1. Heritability

The heritability of beak length (mid-parent – chick regression estimate) was low but significant at the beginning of growth (h^2 = 0.14 ± 0.06, P = 0.015, at 10 days). It increased by ~two at 35 days (h^2 = 0.31 ± 0.12, P = 0.013). At 105 days, the h^2 remained similar (h^2 = 0.27 ± 0.17) but was no longer significant (P = 0.111).

In contrast, for flipper length, heritability estimates were non-significant, at all ages considered (10 days: h^2 = 0.09 ± 0.07, P = 0.221; 35 days: h^2 = 0.29 ± 0.28, P = 0.311; 105 days: h^2 = 0.08 ± 0.27, P = 0.759), indicating that variation in this trait is mainly shaped by the environment rather than by additive genetic variation.

2. Effect of parent body size on chick beak length

At the beginning of the monitoring period (10 days post-hatching), genetic and environmental effects contributed evenly to chick beak length (**Fig 2A**). Chick beak length was positively and significantly correlated with both the mid-beak length of the biological parents

(LMER, P = 0.030, **Fig. 2A, Tab. SII**) and the beak length of the biological father (LMER, P = 0.016, **Tab. SII**). Significant positive relationships were also observed with the mid-beak length of the foster parents (LMER, P = 0.003, **Fig. 2A, Tab. SII**) and the beak length of the foster mother (LMER, P = 0.010, **Tab. SII**). On average, an increase of about 1 mm in the mid-beak length of biological parents was associated with a 0.13 mm increase in chick beak length at day 10 (**Tab. SII**). For foster parents, the same 1 mm increase corresponded to a 0.18 mm increase (**Tab. SII**).

At emancipation (35 days post-hatching), the dual effect of biological and foster parents on chick morphometrics persisted. Specifically, chick beak length was significantly and positively related to the mid-beak length of the biological parents (LMER, P = 0.003, **Fig. 2B, Tab. SII**), and the beak length of the biological mother (LMER, P = 0.029, **Tab. SII**). Chick beak length was also still significantly and positively related to the mid-beak length of foster parents (LMER, P = 0.003, **Fig. 2B, Tab. SII**) and to the beak length of the foster mother (LMER, P = 0.040, **Tab. SII**). Chick beak length increased on average by 0.39 mm for a 1 mm increase in the mid-beak length of the biological and foster parents (**Tab. SII**).

Before winter, 105 days post-hatching, only a biological effect remained, reflecting the persistence of genetic determination for this trait over time, while no significant relationship could be detected with the foster parents. Chick beak length was positively and significantly correlated with the mid-beak length of the biological parents (P = 0.048, **Fig. 2C, Tab. SII**). At this age of 105 days, a 1 mm increase in the mid-beak length of the biological parents was associated with a 0.37 mm increase in chick beak length (**Tab. SII**).

To summarize, both the beak length of biological and of foster parents affected chick beak length development over time. Nevertheless, chick beak length just before winter (105 days post-hatching) seemed to be stronger affected by the size of the genetic parents than by the size of the foster parents (**Fig. 2**).

Between 10 and 105 days, chick beak length increased by approximately 46 ± 5 mm, on average, representing a relative growth of about 118% (**Tab. SII, Tab. I**). Relative growth in beak length over the pre-winter period (day 10 to 105), however, showed no relationship with any morphological traits of genetic or foster parents (LMER, P > 0.3).

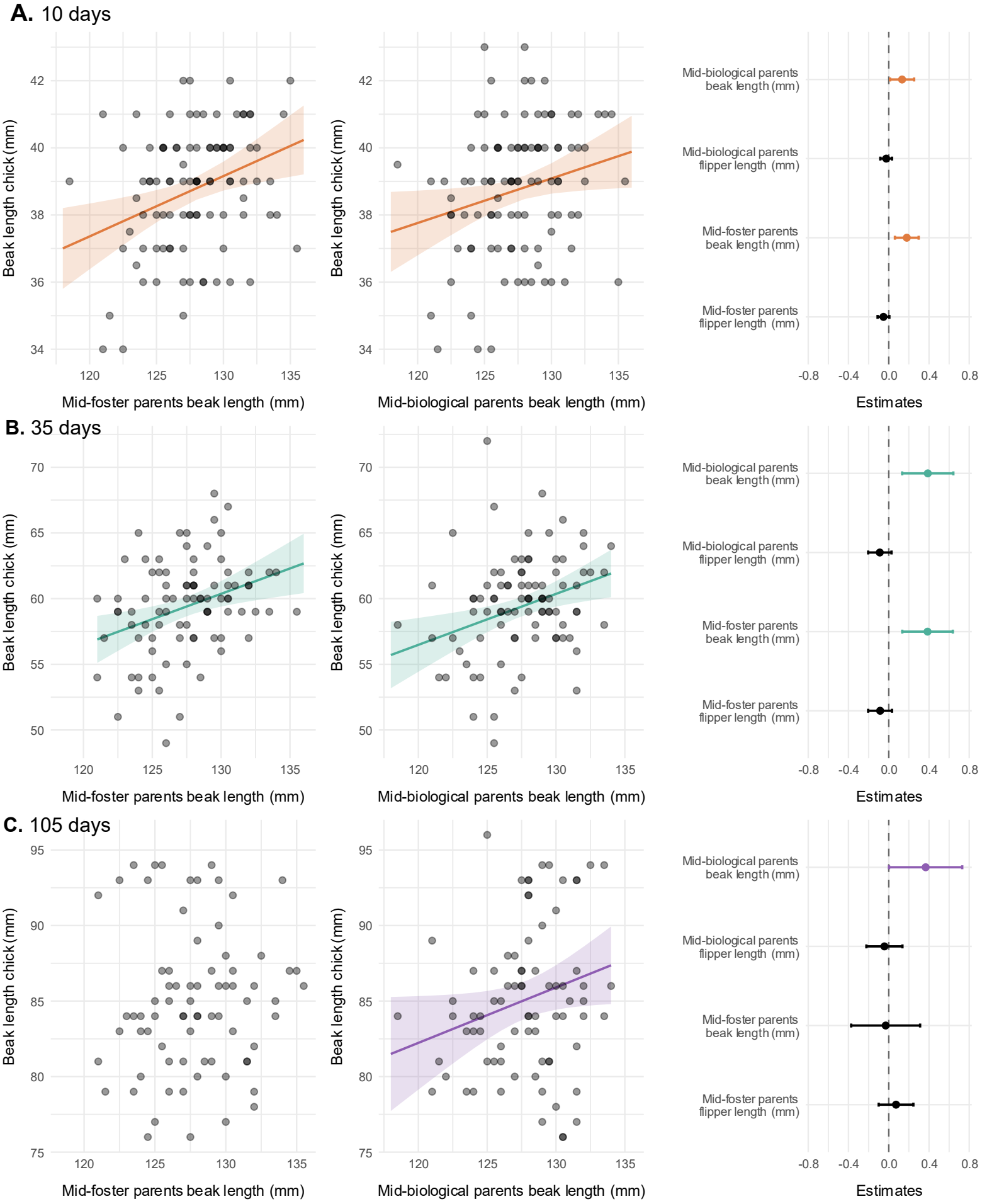


Figure 2: Relationship between beak length of king penguin chicks and mid-parental body size at three developmental stages: A) 10 days (n = 98), B) 35 days (n = 87) and C) 105 days (n = 75) post-hatching

3. Effect of parent body size on chick flipper length

At 10 days, chick flipper length was significantly and positively correlated only with morphometric traits of the biological parents: with the mid-beak length of biological parents (LMER, P = 0.037, **Fig. 3A, Tab. SIII**) and with the beak length of the biological father (LMER, P = 0.041, **Tab. SIII**). Overall, at 10 days of age, chick flipper length increased by 0.35 mm for a 1 mm increase in the mid-biological parents' beak length (**Tab. SIII**).

At 35 days, chick flipper length was still significantly and positively related to the mid-beak length of its biological parents (LMER, P = 0.003, **Fig. 3B, Tab. SIII**) and to the beak length of its biological mother and father (LMER, P = 0.03, **Tab. SIII**). Nevertheless, a positive and significant effect of foster mother beak length appeared (LMER, P = 0.03, **Tab. SIII**). A 1 mm increase in the mid-beak length of biological parents was associated with a 1.97 mm increase in chick flipper length (**Tab. SIII**).

At 105 days, genetic and environmental effects still co-occurred, but significant effects were limited to the parameters of foster parents, particularly those of the foster mother. Chick flipper length was significantly and positively related to the mid-beak length of foster parents (LMER, P = 0.004, **Fig. 3C, Tab. SIII**) and to the flipper length of the foster mother (LMER, P = 0.018, **Tab. SIII**). There was a trend for a positive correlation between chick flipper length and the mid-beak length of the biological parents (LMER, P = 0.067, **Fig. 3C, Tab. SIII**). Thus, in contrast to the previous developmental stage, contributions from the foster parents (environmental effects) were more important, without the contribution from genetic effects (biological parents) completely disappearing. In general, before winter, a 1 mm increase in mid-foster parents' flipper length corresponded to a 0.83 mm increase in chick flipper length (**Tab. I**).

In summary, similar to our findings for beak length, chick flipper length was influenced by both the characteristics of their biological parents and those of their foster parents. However, the patterns differ from that for beak length in that we observed rather a shift from genetical to environmental effects (**Fig. 3, Fig. 4**).

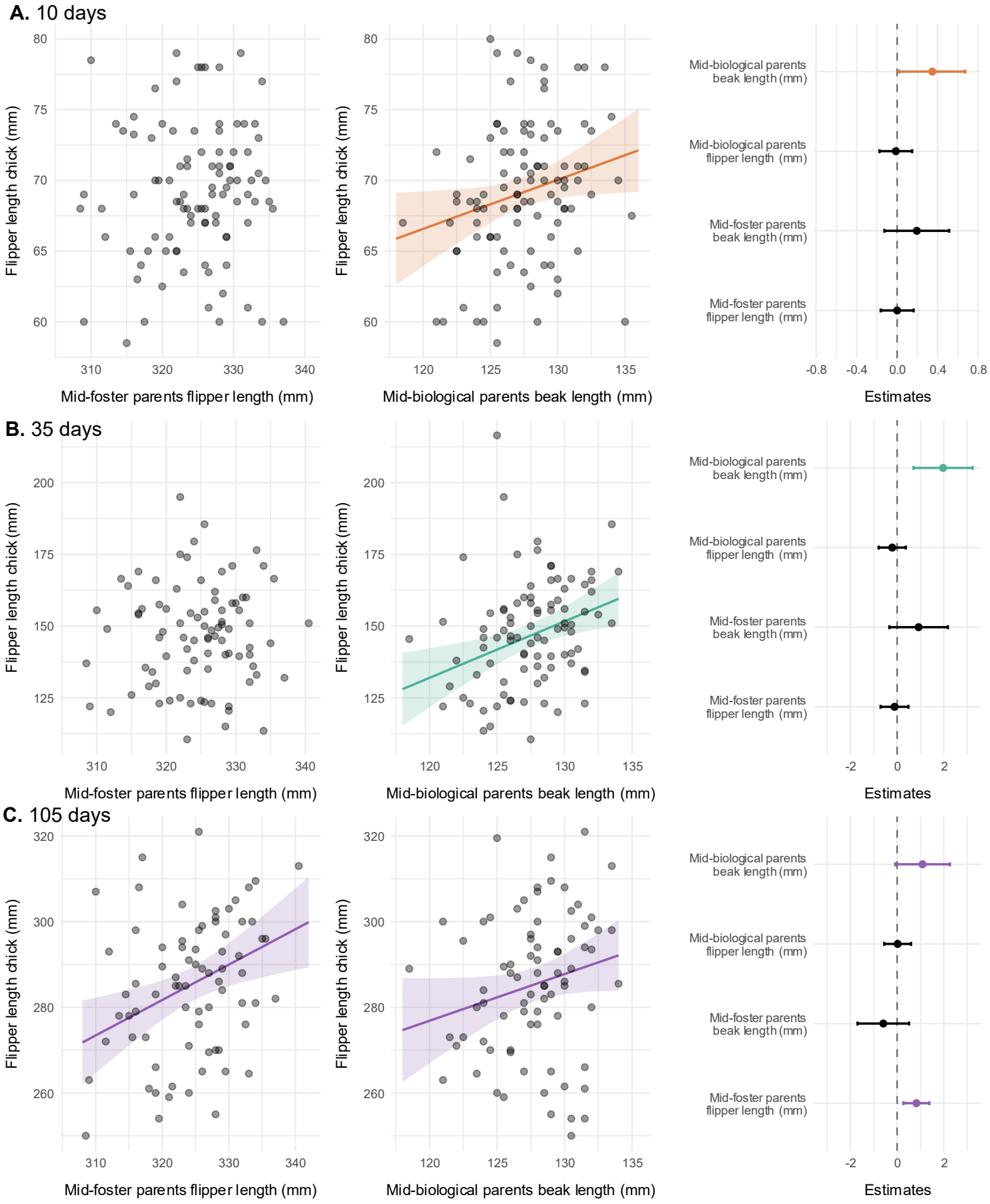


Figure 3: Relationship between flipper length of king penguin chicks and mid-parental body size at three developmental stages: A) 10 days (n = 98), B) 35 days (n = 87) and C) 105 days (n = 75) post-hatching

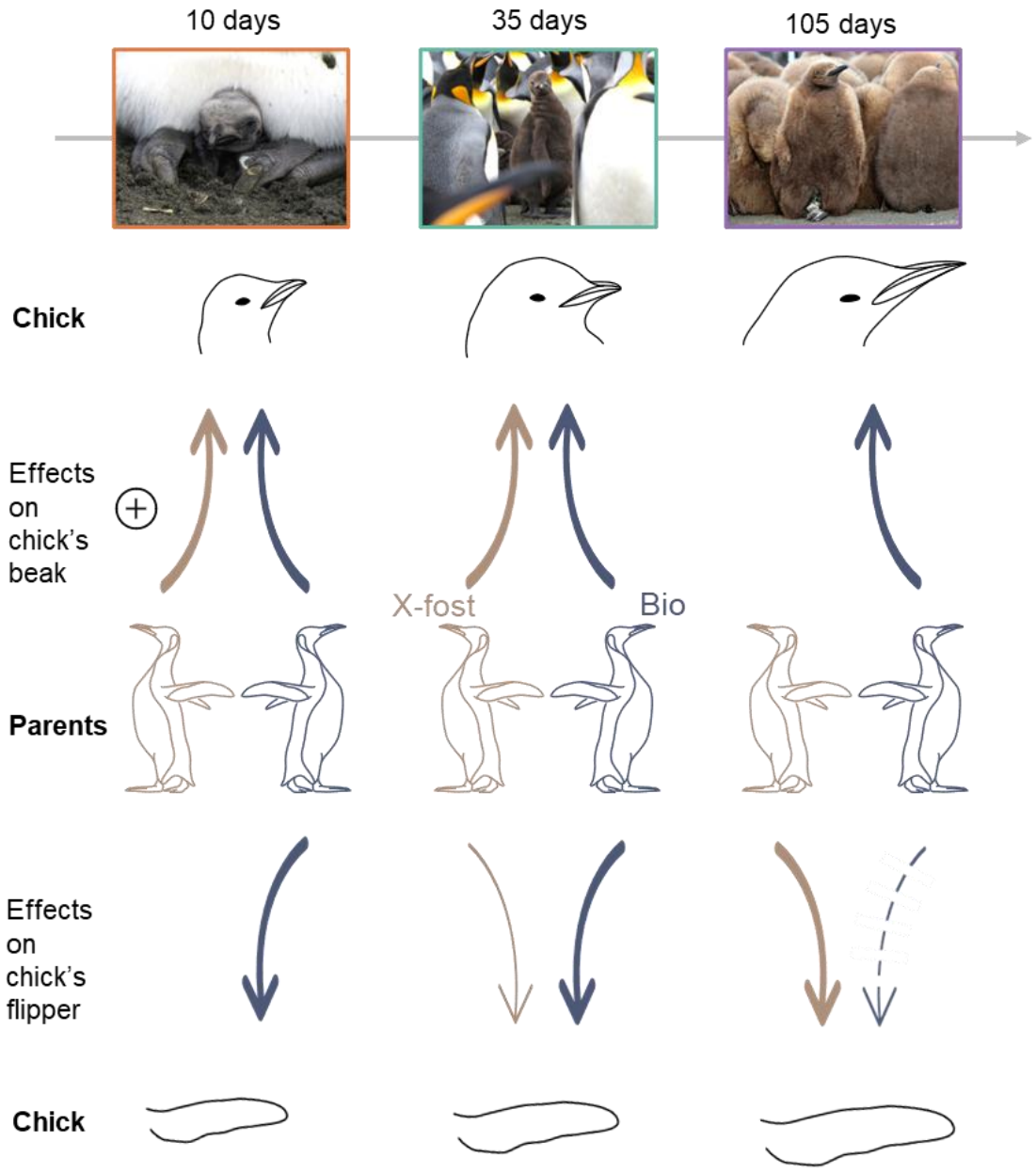


Figure 4: Summary of the relative importance of biological and foster parents on chick body size traits (beak and flipper length) of king penguins during different stages of their pre-winter development. The size of the arrows indicates relative prominence: a solid arrow indicates significant effects, while a dashed arrow indicates a marginal trend. © Maëlle Oberlin, Fabrice Chapel

Between 10 and 105 days, chick flipper length increased by approximately 216 ± 16 mm, corresponding to a relative growth of about 313% (**Tab. I**). Unlike relative growth in beak length over the pre-winter growth period, relative growth in flipper length was significantly and positively correlated with the flipper length of the foster father (LMER, P = 0.029) (**Fig. 5, Tab. SIV**).

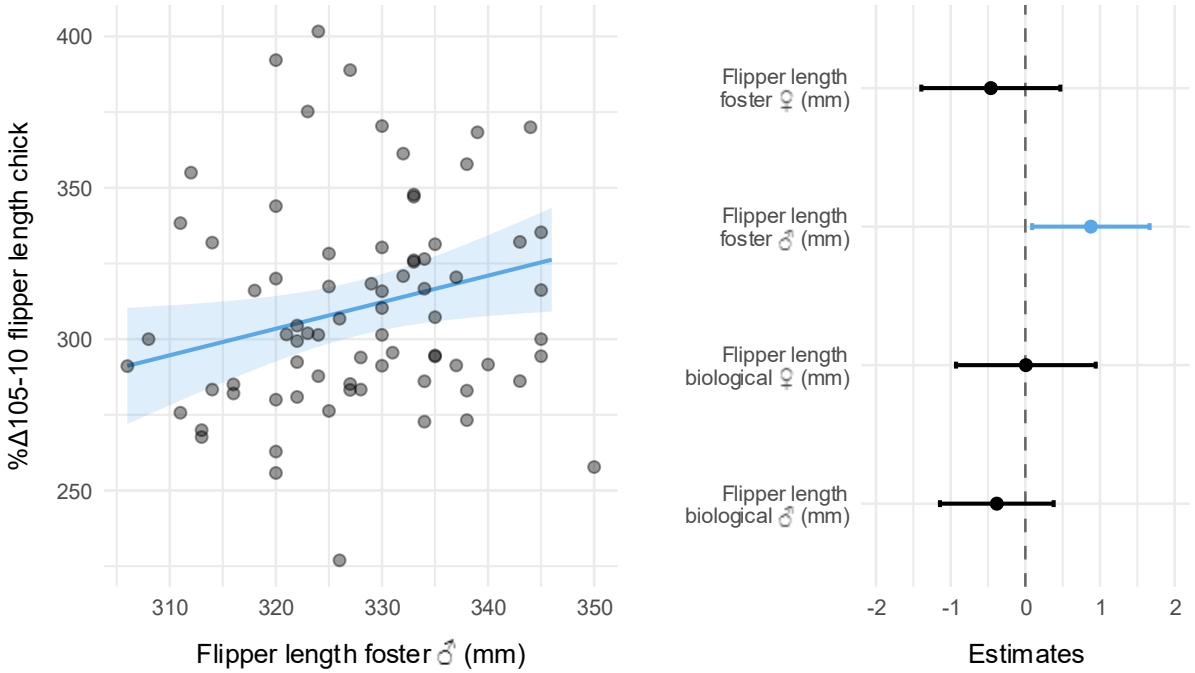


Figure 5: Relationship between relative growth in chick flipper length over the pre-winter period (day 10 to 105, expressed as percentage increase), and parental flipper lengths (n = 71)

4. DISCUSSION

Our results show that in a deep avian forager, the king penguin, beak length is a heritable trait at the start of chick growth, while this is not the case for flipper length. For beak length, heritability appears to increase between day 10 and 35. At day 105, h^2 was no longer significant. However, this does not necessarily indicate a true decrease in genetic influence, as the effect size remained nearly identical. The lack of significance could instead reflect the smaller sample size at this stage (n = 75 at day 105 vs. 98 at day 10), or relatively high environmental variance, rather than the absence of a genetic effect. Indeed, when the influence of foster parents was explicitly separated, we found genetic effects, independent of chick age or the particular morphological structure studied. During the pre-winter period, the relative importance of genetic (biological parents) and environmental (foster parents) influences on chick body size varied depending on the trait under consideration. Throughout development, genetic factors consistently affected chick beak length. By contrast, the effect attributable to foster parents became negligible over time (at 105 days post-hatching, which coincides with the end of the pre-winter growth period), suggesting that environmental

influences waned over the course of growth. By contrast, flipper length was affected by biological influence early in development but by the end of the pre-winter period, effects from foster parents had become predominant. Effects from foster parents, reflecting the impact of parental care, were mainly detectible for foster mothers, even if larger foster males were associated with a significantly greater change in flipper length before winter. In the following, we discuss the observed variations in parent-offspring similarities across body size traits and parental sex and investigate the implications this might have for the species capacity to buffer environmental change.

4.1. Body size heritability

In our study, estimates of heritability (h^2) for the beak length of king penguins were low to moderate (h^2 = 0.14 ± 0.06 at 10 days, h^2 = 0.31 ± 0.12 at 35 days), while they were insignificant for flipper length. However, when accounting for environmental effects in the models, the genetic effect became significant, with the relative importance of genetic influence increasing for the beak before winter, while environmental influence for flipper length increased in parallel. This suggests that traditional parent-offspring regressions may underestimate genetic contributions when environmental variance is high, highlighting the value of cross-fostering approaches for disentangling genetic and environmental components. Various studies have explored the heritability of morphological traits in different bird species, generally highlighting that structural traits (tarsus, flipper, beak, etc.) show moderate to high heritability. Most studies have been carried out on passerines (e.g. Åkesson et al., 2008; Alatalo et al., 1989; Cava et al., 2019; Jablonszky et al., 2024; Merilä and Gustafsson, 1996; Noordwijk et al., 1988; Wiggins, 1990). For example, in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*), several morphological traits, including beak and wing length, display significant heritability values (h^2) ranging from 0.32 to 0.97 (Åkesson et al. 2008). The Great Tit (*Parus major*) has a global heritability of 0.51 on tarsus length (Noordwijk et al. 1988). Fewer studies have been carried out with long-lived species, particularly seabirds. Among the few studies, it was found that chick body condition (i.e. mass corrected for body size) in Parasitic Jaegers (*Stercorarius parasiticus*) shows a high level of heritability, ranging from 0.92 to 1.57 (Phillips & Furness 1998). Such high values were suggested to be related to body size, as body condition may to some extent still be related to chick structural size. As for the different penguin species,

the heritability of different body size metrics has been the subject of a few studies (Moreno et al. 1999, Koehn et al. 2016), but remains relatively unexplored to date. In particular, heritability studies in Magellanic penguins (h^2 = 0.21 – 0.57, that range depending on the body size trait under consideration, Koehn et al., 2016) and chinstrap penguins (h^2 flipper length = 0.73, Moreno et al., 1999) reveal a strong genetic basis for different metrics including beak and flipper length. However, these studies were carried out on offspring at a given development stage (fledging or adult) and, hence, not throughout growth, whereas results show that the heritability of the beak length varies with age. Growth trends have also been studied, albeit in more distantly related bird species. For example, in the Japanese quail (*Coturnix japonica*), heritability estimates for body weight tend to increase with age in most studies (e.g. Aggrey and Cheng, 1994; Resende et al., 2005; Sezer, 2006). However, trends observed in this species are not consensual, which illustrates the complexity of interpreting genetic parameters during early development. The tendency of king penguin beak length heritability to increase between 10 and 35 days following hatching could be due to the progressive attenuation of maternal effects (genetic or environmental), revealing the direct additive effects more clearly after 35 days.

4.2. Drivers of penguin chick body size development

Post-hatching growth and morphology of penguin chicks during development are determined by genetics but also by the quality of parental care and external environmental factors. Immediately after hatching, king penguin chicks rely on parental care for food, protection and warmth (they remain in the brood pouch on top of the parents' feet). They would not survive alone in the colony due to high predation pressure and because they are not yet thermally independent, which would lead to rapid hypothermia (Duchamp et al. 2002). Only at 2-3 weeks do chicks reach thermal independence and can be observed standing frequently in front of their guarding parent (Duchamp et al. 2002). As the chick grows, it becomes progressively less dependent on parental care. Beak growth of chicks in our study revealed that foster parental effects tended to fade with age, whereas genetic effects (biological parents) persisted throughout the developmental period considered. A clear opposite trend was observed for flipper length, suggesting that it may be more responsive to external influences (such as the size of foster parents that might affect food provisioning, etc.)

as the chick grows. Hence, flipper length might potentially display a greater developmental plasticity than beak length. Importantly, foster rather than biological parental telomere length predicts offspring survival and telomere length in king penguins (Viblanc et al. 2020), further supporting the critical role of parental care quality in this species.

Differences of parental effects on growth trajectories, depending on the specific trait studied, could also be explained by distinct morphological growth dynamics of chicks. In penguins, the development of beak, flippers and tarsi follows contrasting allometric growth patterns, adapted to the functional requirements of terrestrial and aquatic life (Erbrech et al. 2011, Canoville et al. 2024, Gownaris & Boersma 2021). These traits grow asynchronously: the muscles and bones of the hindlimbs, which support early terrestrial locomotion, develop faster than those of the forelimbs used for swimming, which continue to grow until fledging, when chicks are nearly one year old (Erbrech et al. 2011, Gownaris & Boersma 2021, Canoville et al. 2024). This developmental delay of forelimb growth is synchronized with the chicks' transition from its terrestrial to the marine environment, where juveniles forage at a depth exceeding 100 m within the first days at sea (Orgeret et al. 2016, Enstipp et al. 2021). Furthermore, flipper growth precedes beak development (Gales 1987, Van Heezik 1990, Volkman & Trivelpiece 1980, Gownaris & Boersma 2021). This temporal difference in growth might leave flipper development initially largely determined by genetic factors (biological parents), with environmental influences (foster parents) acting later. In contrast, beak development is initially influenced by genetic and environmental effects, which could be progressively supplanted by internal growth mechanisms (genetic) specific to individuals. Functionally, this difference between the development of flipper and beak length might reflect different ecological requirements. Flippers, essential for thermoregulation during growth (Gales 1987, Van Heezik 1990, Gownaris & Boersma 2021), might benefit from an environmentally flexible development, especially before the winter. The beak, on the other hand, is crucial for the autonomous feeding of myctophids fish after winter, once fledglings leave the colony to roam at sea.

4.3. Maternal and paternal contributions to offspring body size

In an environment under multiple pressures (high predation, social aggression between adults, prolonged period of fasting ashore during winter…, e.g. Cherel and Le Maho, 1985), chick development strongly depends on parental care, including the parental ability to feed and protect the chick before it joins the crèche. Furthermore, biparental feeding is crucial in king penguins, with meal size and feeding frequency directly regulating chick growth rates. Longer foraging trips during winter reflect trade-offs between adult maintenance and chick provisioning, with parental strategies potentially varying according to sex, age, and body size of individuals (Saraux et al. 2012).

Indeed, the number of chick feeding events is generally higher for older parents, larger parents, and also for male parents (Saraux et al. 2012). These factors interact with environmental conditions, such as food availability and seasonal variability, leading to changes in the provisioning strategies adopted by the parents (Saraux et al. 2012). Our results therefore suggest a combined influence of both foster parents' body size on chick growth and, potentially, a temporal complementarity between maternal and paternal care roles during the austral summer. Below, we examine these respective roles, starting with the female.

In the early stages of growth (10-35 days), the beak length of the chicks was strongly associated with that of the foster mother. This relationship may be explained by the fact that, around hatching, the probability of being present in the colony is generally higher for females than for males (Gauthier-Clerc et al. 2000) either because they return shortly before the chick hatches (early breeders) or shortly after (late breeders). This would make the female the main food provider during the first days after hatching, potentially linking her body size to early chick growth through enhanced dive capacity (Oberlin et al., in review 2025). One limitation of our study is that the age of the parents was not known. Older females are expected to target more frequently large prey, such as *Gymnoscopelus nicholsi* (Cherel et al., 2010) and also display a greater number of wiggles during diving (reflecting prey encounter events) (Le Vaillant et al. 2013). Such a strategy might increase the overall foraging success of these females (returning with more food for the chick) and could reinforce their early impact on chick growth,

particularly in experienced mothers. Further studies, investigating the age of the parents, are required to gain insights into these matters.

On the other hand, while the role of the foster father appears rather subtle at a given age, it persists, influencing the pre-winter growth trajectory of the chick. This could mean that males provide more food to the chick upon return and/or that they return more frequently during this period than females. Given the well-established positive relationship between body size and dive performance in diving vertebrates and especially penguins (e.g. Schreer and Kovacs, 1997; Walker et al., 2023; Oberlin et al., in review 2025), king penguin males, being on average larger than females, are expected to possess a greater dive capacity. Furthermore, dive efficiency (bottom duration / dive cycle duration) is also greater in males than in females, even when controlling for body size, suggesting an additional sex-specific effect on dive performance (Oberlin et al., in review 2025). Thus, chick growth might result from an asynchronous dynamic of parental care, in which mothers might initiate growth through rich, early feedings, while fathers would sustain growth over time.

4.4. Body size and environmental change

In the context of ongoing climate change, our findings raise important questions about the capacity of king penguins to adjust morphologically to future foraging conditions during the breeding season. During large-scale climatic anomalies, the position of their preferred foraging area, the Polar Front, is observed to shift significantly southward, lengthening the distance to feeding areas, reducing food delivery frequency and, consequently, breeding success (Bost et al. 2015). Traits such as body size may then become a key determinant of foraging success and, ultimately, reproductive output. Our results suggest that morphological traits of chicks, reflecting structural body size, are at least partially inherited from their biological parents. This could confer a dual advantage in coping with increasing pressures in the marine environment. On the one hand, larger adults, with an enhanced dive capacity, could be able to reach prey closer to the colony that are located deeper within the water column. On the other, larger chicks will be able to better tolerate longer fasting periods associated with the extended foraging trips of their parents, especially if climatic trends imply warmer conditions ashore during winter. Individuals combining a genetically inherited large

body size with efficient growth rates, reinforced by increased feeding frequency as their larger parents forage closer to the colony, could thus benefit in terms of development and survival. Our findings establish a key component of the evolutionary potential of body size in king penguins. While the complete pathway from genes to fitness requires further validation, substantial evidence already supports critical links: larger chicks have higher winter survival (Stier et al. 2014), and larger adults exhibit greater dive capacity and efficiency (Oberlin et al., in review 2025).

This study has demonstrated that body size is heritable, particularly for beak length. This suggests that king penguin populations possess the genetic variability necessary for micro-evolutionary responses to environmental changes. However, demonstrating actual evolutionary change requires several additional steps: (1) rigorous tests documenting directional selection on body size in the current population, (2) evaluation of phenotypic shifts by comparing mean body size between parental and offspring cohorts, and (3) assessment of how environmental variation, particularly during strong climatic anomalies, affects chick body size and growth trajectories. These aspects remain necessary to fully understand the role of body size in the evolutionary and adaptive dynamics of king penguin populations in the face of ongoing oceanographic changes.

5. CONCLUSION

Our study emphasizes a genetic determination of body size in king penguins through morphological traits, such as beak and flipper length, modulated by the influence of the parental environment. Larger parents, who are likely more performant during diving and foraging, seem to enable a faster growth of their chicks. Furthermore, our results suggest a split in parental roles, with females likely to have a greater influence on early chick growth, while males might play a supportive role during the long-term pre-winter development. This underlines the combined importance of genetic transmission and parental care in chick development. In this regard, our results indicate a potential for coping with climate warming, but actual selection and population-level responses remain to be demonstrated. New questions are also arising that need to be addressed, especially concerning the influence of climatic and oceanographic conditions on chick body size and growth. Integrating these

aspects should refine our understanding of the mechanisms underlying population resilience in the face of future environmental changes.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table SI: Linear model estimates for the relationship between egg mass (g) and biological parental body size (mm). Confidence intervals at 95% and variance inflation factors (VIFs) are provided, as well as the number of eggs (n) and dyads (N)

Egg mass	Estimate ± SE	CI95	t	P	VIF	R^2	AIC	n(N)
Intercept	165.46 ± 119.17	-70.36 – 401.27	1.39	0.167	-			
Flipper biological ♂	-0.39 ± 0.28	-0.94 – 0.16	-1.41	0.161	1.02	0.07	1252.8	130(65)
Flipper biological ♀	0.85 ± 0.29	0.29 – 1.42	2.98	**0.003***	1.02			

Table SII: Linear mixed model estimates for the relationship between chick beak length (mm) and parental body size (mm) during development. Confidence intervals at 95% and variance inflation factors (VIFs) are provided, as well as the number of chicks (n) and dyads (N). Sample sizes vary between models due to chick mortality

Beak length chick – 10 days	Estimate ± SE	CI95	t	P	VIF	R^2	AIC	n(N)
Intercept	24.14 ± 12.86	-0.67 – 48.94	1.88	0.064	-			
Mid-biological parents beak length	0.13 ± 0.06	0.02 – 0.25	2.20	**0.030***	1.33			
Mid-biological parents flipper length	-0.03 ± 0.03	-0.08 – 0.03	-0.86	0.390	1.26	0.16	411.95	98(58)
Mid-foster parents beak length	0.18 ± 0.06	0.07 – 0.29	3.03	**0.003***	1.33			
Mid-foster parents flipper length	-0.05 ± 0.03	-0.11 – 0.005	-1.77	0.081	1.27			
Intercept	6.17 ± 8.7	-10.61 – 22.95	0.71	0.480	-			
Beak biological ♂	0.09 ± 0.04	0.02 – 0.16	2.44	**0.016***	1.00			
Beak biological ♀	0.02 ± 0.04	-0.06 – 0.1	0.45	0.654	1.11	0.15	413.84	98(58)
Beak foster ♂	0.05 ± 0.04	-0.02 – 0.12	1.28	0.205	1.00			
Beak foster ♀	0.1 ± 0.04	0.03 – 0.17	2.61	**0.010***	1.11			

Beak length chick – 35 days	Estimate ± SE	CI95	t	P	VIF	R^2	AIC	n(N)
Intercept	17.34 ± 27.33	-35.27 – 70.46	0.63	0.529	-			
Mid-biological parents beak length	0.39 ± 0.13	0.14 – 0.63	3.04	**0.003***	1.26			
Mid-biological parents flipper length	-0.09 ± 0.06	-0.2 – 0.03	-1.52	0.131	1.31	0.32	474.66	87(55)
Mid-foster parents beak length	0.39 ± 0.13	0.14 – 0.63	3.06	**0.003***	1.26			
Mid-foster parents flipper length	-0.09 ± 0.06	-0.2 – 0.03	-1.44	0.154	1.28			
Intercept	-17.37 ± 20.32	-56.85 – 21.79	-0.86	0.397	-			
Beak biological ♂	0.12 ± 0.08	-0.03 – 0.27	1.60	0.113	1.01			
Beak biological ♀	0.19 ± 0.09	0.02 – 0.36	2.23	**0.029***	1.03	0.28	478.05	87(55)
Beak foster ♂	0.12 ± 0.07	-0.02 – 0.26	1.59	0.116	1.04			
Beak foster ♀	0.17 ± 0.08	0.01 – 0.33	2.09	**0.040***	1.04			

Beak length chick – 105 days	Estimate ± SE	CI95	t	P	VIF	R^2	AIC	n(N)
Intercept	32.51 ± 45.26	-55.4 – 119.74	0.72	0.477	-			
Mid-biological parents beak length	0.37 ± 0.18	0.02 – 0.72	2.01	**0.048***	1.31			
Mid-biological parents flipper length	-0.04 ± 0.09	-0.22 – 0.13	-0.48	0.634	1.57	0.51	459.27	75(51)
Mid-foster parents beak length	-0.03 ± 0.17	-0.36 – 0.3	-0.18	0.859	1.26			
Mid-foster parents flipper length	0.07 ± 0.09	-0.09 – 0.24	0.84	0.403	1.49			

Table SIII: Linear mixed model estimates for the relationship between chick flipper length (mm) and parental body size (mm) during development. Confidence intervals at 95% and variance inflation factors (VIFs) are provided, as well as the number of chicks (n) and dyads (N). Sample sizes vary between models due to chick mortality

Flipper length chick – 10 days	Estimate ± SE	CI95	t	P	VIF	R^2	AIC	n(N)
Intercept	3.89 ± 38.28	-69.92 – 78.33	0.10	0.919	-			
Mid-biological parents beak length	0.35 ± 0.16	0.03 – 0.66	2.12	**0.037***	1.28			
Mid-biological parents flipper length	-0.01 ± 0.08	-0.17 – 0.15	-0.15	0.878	1.31	0.27	599.08	98(58)
Mid-foster parents beak length	0.19 ± 0.16	-0.12 – 0.51	1.21	0.231	1.28			
Mid-foster parents flipper length	0.0007 ± 0.08	-0.16 – 0.16	0.01	0.993	1.32			
Intercept	1.91 ± 25.73	-47.83 – 51.82	0.07	0.941	-			
Beak biological ♂	0.21 ± 0.1	0.01 – 0.4	2.07	**0.041***	1.01			
Beak biological ♀	0.11 ± 0.11	-0.1 – 0.31	1.01	0.316	1.03	0.28	598.76	98(58)
Beak foster ♂	0.06 ± 0.1	-0.13 – 0.25	0.63	0.530	1.04			
Beak foster ♀	0.15 ± 0.1	-0.05 – 0.35	1.47	0.144	1.04			
Flipper length chick – 35 days	**Estimate ± SE**	**CI95**	**t**	**P**	**VIF**	**R^2**	**AIC**	**n(N)**
Intercept	-118.4 ± 149.48	-406.67 – 172.18	-0.79	0.432	-			
Mid-biological parents beak length	1.97 ± 0.64	0.72 – 3.21	3.10	**0.003***	1.27			
Mid-biological parents flipper length	-0.21 ± 0.29	-0.78 – 0.36	-0.71	0.478	1.43	0.48	737.34	87(55)
Mid-foster parents beak length	0.92 ± 0.63	-0.3 – 2.14	1.46	0.147	1.27			
Mid-foster parents flipper length	-0.11 ± 0.3	-0.68 – 0.47	-0.36	0.716	1.40			
Intercept	-181.13 ± 108.51	-391.19 – 28.82	-1.67	0.102	-			
Beak biological ♂	0.82 ± 0.38	0.09 – 1.55	2.19	**0.031***	1.11			
Beak biological ♀	0.89 ± 0.41	0.09 – 1.67	2.16	**0.033***	1.01	0.51	735.35	87(55)
Beak foster ♂	0.03 ± 0.36	-0.68 – 0.73	0.07	0.943	1.14			
Beak foster ♀	0.86 ± 0.39	0.11 – 1.62	2.21	**0.030***	1.02			
Flipper length chick – 105 days	**Estimate ± SE**	**CI95**	**t**	**P**	**VIF**	**R^2**	**AIC**	**n(N)**
Intercept	-54.34 ± 144.57	-335.57 – 224.31	-0.38	0.709	-			
Mid-biological parents beak length	1.09 ± 0.59	-0.04 – 2.22	1.86	**0.067.**	1.30			
Mid-biological parents flipper length	0.02 ± 0.29	-0.53 – 0.58	0.08	0.937	1.55	0.54	622.78	75(51)
Mid-foster parents beak length	-0.59 ± 0.55	-1.65 – 0.47	-1.07	0.290	1.25			
Mid-foster parents flipper length	0.83 ± 0.28	0.3 – 1.36	2.99	**0.004***	1.47			
Intercept	-65.33 ± 141.13	-339.21 – 207.16	-0.46	0.646	-			
Flipper biological ♂	-0.06 ± 0.18	-0.4 – 0.29	-0.31	0.760	1.04			
Flipper biological ♀	0.32 ± 0.21	-0.08 – 0.72	1.53	0.130	1.21	0.45	632.31	75(51)
Flipper foster ♂	0.31 ± 0.18	-0.04 – 0.67	1.71	0.091	1.07			
Flipper foster ♀	0.51 ± 0.21	0.11 – 0.92	2.43	**0.018***	1.21			

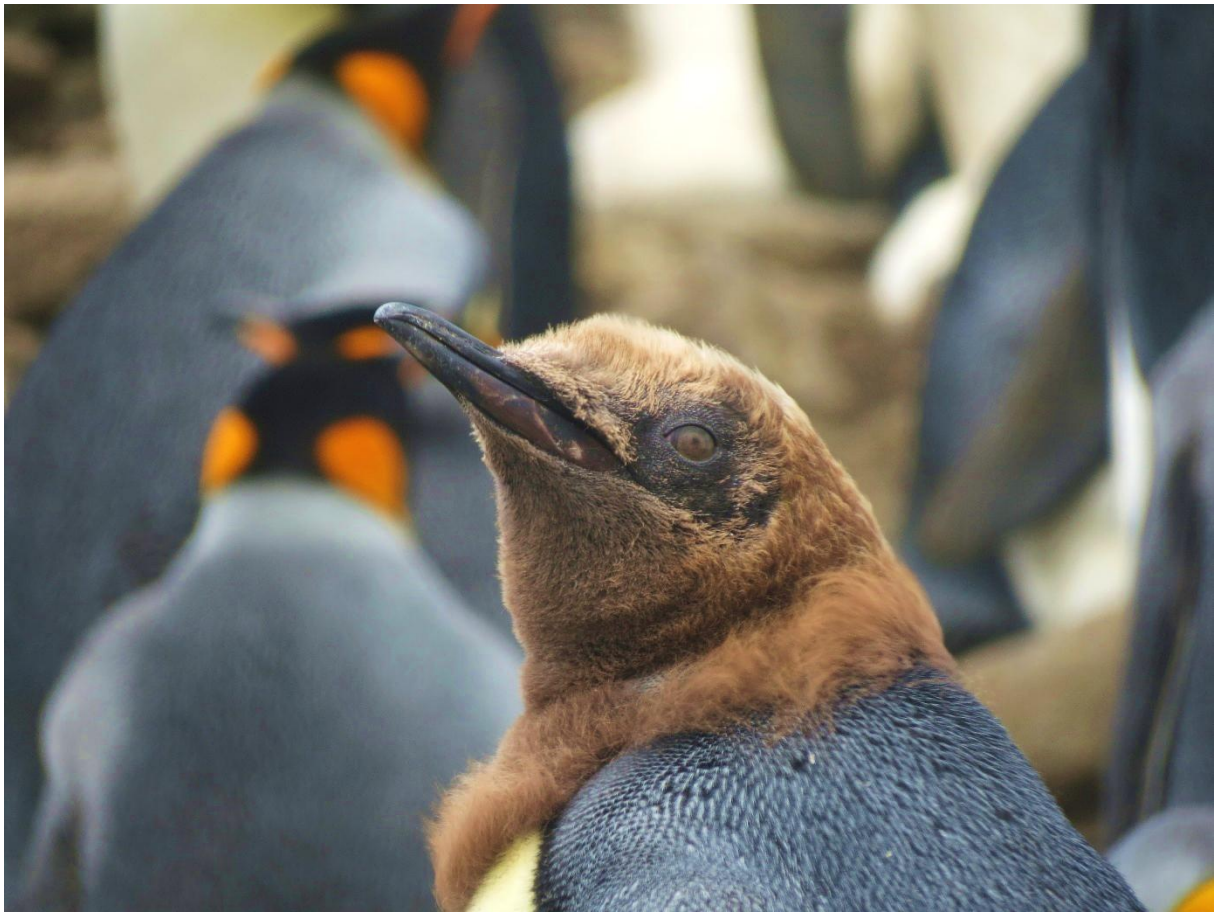
Table SIV: Linear mixed model estimates for the relationship between parental flipper length (mm) and relative growth in chick flipper length over the pre-winter period (day 10 to 105, expressed as percentage increase). Confidence intervals at 95% and variance inflation factors (VIFs) are provided, as well as the number of chicks (n) and dyads (N)

$\%\Delta_{105\text{-}10}$ Flipper length chick	Estimate ± SE	CI95	t	P	VIF	R^2	AIC	n(N)
Intercept	294.34 ± 325	-335.42 – 923.06	0.91	0.371	-			
Flipper biological ♂	-0.38 ± 0.38	-1.11 – 0.35	-1.00	0.319	1.13			
Flipper biological ♀	0.0067 ± 0.47	-0.9 – 0.9	0.01	0.989	1.38	0.58	696.93	71(49)
Flipper foster ♂	0.88 ± 0.39	0.12 – 1.64	2.23	**0.029***	1.14			
Flipper foster ♀	-0.46 ± 0.46	-1.35 – 0.43	-0.99	0.325	1.38			

CHAPITRE 4

Tendances temporelles et impacts environnementaux sur la taille corporelle des poussins manchots royaux au départ en mer

Etude préliminaire



Poussin de manchot royal en train de muer avant son départ en mer (*fledging*), Ile de la Possession, Archipel Crozet

© Maëlle Oberlin

TEMPORAL AND ENVIRONMENTAL DETERMINANTS OF CHICK BODY SIZE AT FLEDGING

Maëlle Oberlin[1,2], Bardon Gaël[1,3,4], Manfred R. Enstipp[1], Le Bohec Céline[1,3,4], Charles-André Bost[2], Yves Handrich[1]

[1] *Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France*

[2] *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UMR 7372, 79360 Villiers en Bois,* France

[3] *Centre d'Ecologie Fonctionnelle & Evolutive, CNRS UMR5175, 34293 Montpellier 5, France*

[4] *Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, MC 98000, Monaco*



Poussins manchots royaux en fin de mue, partant en mer pour la première fois (*fledging*), Ile de la Possession, Archipel Crozet

© Fabrice Chapel

Article en préparation

RESUME EN FRANÇAIS

Le changement climatique entraîne des réponses généralisées chez la faune sauvage, notamment des modifications de la taille corporelle. Sur une période de 20 ans, nous avons examiné les tendances temporelles et les facteurs environnementaux influençant la taille corporelle des poussins au départ en mer (i.e. '*fledging*') chez le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), de l'Archipel Crozet, secteur sud de l'océan Indien. Cet archipel constitue la limite nord de l'aire de reproduction du manchot royal, fortement exposé au réchauffement progressif de ses zones d'alimentation.

La longueur moyenne du bec des poussins au *fledging* a augmenté de 3,8 mm par décennie, tandis que la longueur des ailerons a augmenté de 2,5 mm par décennie. L'augmentation temporelle de la longueur du bec était indépendante du succès reproducteur et des variables environnementales testées. En revanche, la longueur des ailerons était fortement associée au succès reproducteur annuel (qui a également augmenté au cours de la période d'étude) et présentait une relation négative avec la latitude de l'isotherme de surface à 4 °C (c'est-à-dire la zone d'alimentation principale) en fin d'été (avril) et en hiver (juin-juillet). Cela indique que les ailerons des poussins au *fledging* étaient plus longs lorsque le Front Polaire était situé plus au sud. Ensemble, le succès reproducteur et la latitude de l'isotherme de surface à 4 °C expliquaient plus de 70 % de la variance interannuelle de la longueur des ailerons.

Ces différences de patrons entre appendices suggèrent que la longueur des ailerons est fortement sensible aux conditions démographiques et océanographiques, tandis que la longueur du bec pourrait suivre une trajectoire développementale distincte. La longueur des ailerons semble médier les réponses du manchot royal à la variabilité océanographique, un mécanisme qui mérite une investigation plus approfondie concernant son potentiel à tamponner la dynamique des populations face aux changements induits par le climat dans un contexte de conditions d'alimentation contraignantes.

ABSTRACT

Climate change is driving widespread responses in wildlife, including body size changes. We examined temporal trends and environmental drivers of chick body size at fledging in king penguins (*Aptenodytes patagonicus*), at the Crozet Archipelago, South Indian Ocean, over 20 years. Crozet constitutes the northern limit of King penguin breeding range, highly exposed to progressive warming of penguins' foraging areas. Mean beak length of fledging chicks increased by 3.8 mm per decade, while flipper length increased by 2.5 mm per decade. The temporal increase in beak length was independent of breeding success and environmental variables tested. In contrast, flipper length was strongly associated with annual breeding success (which also increased over the study period) and showed a negative relationship with the latitude of the 4°C surface isotherm (i.e. the main foraging zone) during late summer (April) and winter (June-July). This indicates that chicks' flippers at fledging were longer when the Polar Front was located further south and thus, further away from the colony. Together, breeding success and the latitude of the 4°C surface isotherm explained over 70% of interannual variance in flipper length. These contrasting patterns between appendages suggest that flipper length is highly responsive to demographic and oceanographic conditions, whereas beak length may follow a distinct developmental trajectory. This responsiveness may allow flipper length to mediate king penguin population dynamics in response to oceanographic variability, a mechanism that warrants further investigation regarding its potential to buffer against climate-driven shifts in the context of constraining foraging conditions.

Keywords: Body size; breeding success; climate change, king penguin, Polar Front

1. INTRODUCTION

Climate change is driving species extinction risks, raising the question of how species will be able to respond and adapt to these changes. Beyond shifts in geographic distribution and phenological patterns, a decline in body size has been proposed as the "third universal response to climate change" (Gardner et al. 2011, Sheridan & Bickford 2011). Understanding how climate change shapes body size is critical, as such responses may either be beneficial or constitute ecological traps.

Changes in body size have been observed in an increasing number of species across multiple continents and affect both endotherms and ectotherms, in terrestrial as well as aquatic environments. Underlying mechanisms can be a direct effect of warming, as they often follow general patterns predicted by physical rules to optimize heat dissipation through higher surface area-to-volume ratios (i.e. Bergmann's rule, Allen's rule) (Bergmann 1847, Allen 1877, Blackburn et al. 1999). In birds, numerous studies have documented such patterns, with global body size decreasing and appendage size increasing in response to rising temperatures (e.g. Weeks et al. 2019, Jirinec et al. 2021, Dubiner & Meiri 2022, Ryding et al. 2024). For instance, in 78 species of Australian terrestrial and aquatic birds, appendage size (beak, tarsus, wings) increased while overall body size declined over time (Ryding et al. 2024). Alternatively, warming can alter the availability, quality, size spectra, and phenology of nutritional resources (Boag 1987, Metcalfe & Monaghan 2001, van Gils et al. 2016). In common guillemots (*Uria aalge*), warming of the sea may negatively affect chick body mass at fledging, mediated through effects on their prey, which is correlated with chick wing length (Barrett & Erikstad 2013). However, not all reductions in body size represent adaptive thermoregulatory responses, and morphological responses to climate change are often complex and trait specific. In some populations, declining body size may signal maladaptation or demographic stress, potentially leading to population collapse (Séguin et al. 2014). For example, the European hamster (*Cricetus cricetus*) experienced a 21% decrease in body mass over 77 years in response to agricultural intensification and increasing winter rainfall, leading to reduced reproductive success and survival, ultimately contributing to severe population decline (Tissier et al. 2016).

While body size changes have been documented across multiple ecosystems, polar and subpolar regions are warming faster than the rest of the world, making species inhabiting these regions specifically sensitive to climate change (IPCC 2022).

In this context, the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*), represents a compelling model for studying body size responses to climate change. Indeed, in this deep diver and pelagic forager of the Southern Ocean, larger size may confer advantages both on land during chick development and at sea for adult foraging. On land, larger chicks (generally raised by larger parents; Oberlin et al., in prep) may be better equipped to survive harsh winter conditions, as greater pre-winter body mass provides larger energy reserves for fasting and their reduced surface-to-volume ratios minimize peripheral heat loss. At sea, climate models predict a southward shift of the main foraging zone of king penguins during chick rearing, the Antarctic Polar Front, as well as a deepening of the depth layer where the main prey of king penguins (myctophid fish) aggregate (Péron et al. 2012). This shift would double foraging distances at the Crozet Islands (the northern limit of the breeding range) by the end of the century, and parents may no longer return in time to feed their chick and relieve their partner, increasing the risk of chick abandonment and mortality (Le Bohec et al. 2008, Péron et al. 2012, Bost et al. 2015). However, several indexes of the structural body size (beak, flipper, tarsus) interfere with dive performance in king penguins, with larger individuals achieving greater dive depths and durations than smaller ones, potentially enhancing foraging success (Oberlin et al. in review 2025). Larger individuals may be better at exploiting deeper fish closer to the colony, compensating for the southward displacement of current optimal foraging areas. Hence, body size could strongly affect the resilience of king penguins under fast-changing oceanographic conditions.

In the current study, we analyzed data from an electronic monitoring program in the Possession Is., Crozet Archipelago, allowing individual penguins to be monitored continuously since 1998 (e.g. Bardon et al. 2023). A recent study found a shift toward earlier breeding (~19 days) and increased breeding success over the past 20+ years (from 44% in 2000 to 62% in 2023), associated with increased sea surface temperature and chlorophyll *a* concentration (Bardon et al. preprint). Here, we examined whether chick body size at fledging (i.e. beak and flipper lengths) increased over this period. We also investigated environmental drivers of this

variability. We tested two main hypotheses. First, if climate warming has consistently modified the environment during the study period, we expected a long-term increase in body size at fledging, consistent with Allen's rule predicting longer appendages in warmer climates. Second, we hypothesized that fledging body size would depend on climatic and oceanographic conditions during chick rearing, with both on-land conditions for chicks and at-sea foraging conditions for adults being important.

2. MATERIALS & METHODS

This study builds on the work of Bardon et al. (preprint), who investigated the effect of environmental factors on breeding success and timing. Accordingly, we applied their approach to investigate temporal trends and assess the influence of environmental factors on beak and flipper length in king penguin chicks at fledging.

2.1. Study site

The study was conducted on the king penguin colony at "Baie du Marin" (Possession Island, Crozet Archipelago; 46°25'S, 51°45'E). Since 1998, an area with approximately 10,000 breeding pairs has been continuously monitored through radio frequency identification (RFID) technology (Gendner et al. 2005, Bardon et al. 2023; **Fig. 1**). As of 2024, this database included approximately 17,000 birds, ~12,000 of which were of known age and ~5,500 of these birds were still frequenting the colony (Bardon et al. preprint).

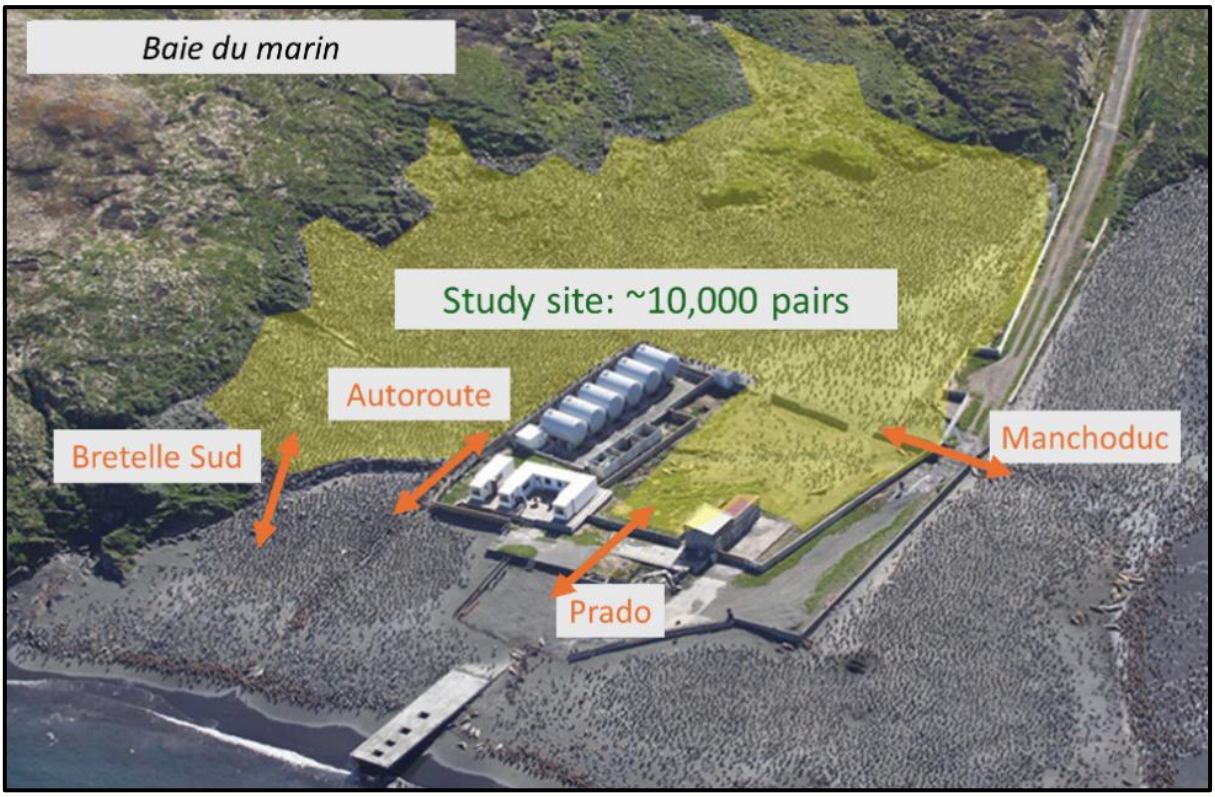


Figure 1, adapted from Bardon et al. (2024): Study site in Baie du Marin, Possession Island, Crozet Archipelago. This colony is located on the southeastern coast of the island and hosts ~24,000 breeding pairs, of which ~ 10,000 pairs are nesting within the study area (shown in yellow). To reach the study site, birds use one of four access routes ("Autoroute", "Bretelle Sud", "Manchoduc", or "Prado"), where RFID antenna systems are in place.

2.2. Breeding cycle

Like other seabirds, king penguins are central-place foragers: during breeding, they must return to land to feed their chick after foraging trips at sea (Orians & Pearson 1979). The breeding cycle takes approximately 14 months to raise a single chick (Bost et al. 2013). During the austral summer, parents alternate between colony duties and foraging trips lasting 6-18 days (Stonehouse 1960, Weimerskirch et al. 1992), targeting the Polar Front where the preferred temperature layer of myctophids is found at shallow depth (~150 m) (Charrassin et al. 2002, Bost et al. 2009, 1997). About 30 days following hatching, both parents return to sea to feed, and the chicks gradually gather in "crèches" (Stonehouse 1960, Geiger et al. 2011, Saraux et al. 2012). During winter, trip durations increase considerably, leaving chicks fasting for months (Cherel & Le Maho 1985, Oberlin et al. 2025), while parents forage much farther and dive deeper (200 – 400 m; Charrassin et al. 2002). With the return of spring, the parents return more frequently to feed their chicks, allowing them to resume their growth and develop

their waterproof plumage (Corbel et al. 2009). After their moult, juveniles fledge and enter the sea for their first time (~ 10 to 13 months old).

2.3. Biological data

Breeding success

Breeding success data were obtained from Bardon et al. (preprint), who used a deep learning approach to analyze the data from RFID monitoring of the colony (Bardon et al. 2023, preprint). For each breeding season, birds were classified according to their current breeding status (non-breeding, failed breeding, successful breeding). To minimize the effect of the species' asynchronous breeding cycle (Barrat 1976, Jiguet & Jouventin 1999), analyses were restricted to experienced individuals (≥ 8 years old) that had failed to reproduce in the previous season (i.e. early breeders). A total of 8,800 individual breeding seasons were selected to calculate the colony's annual breeding success, defined as the proportion of successful breeding attempts (Bardon et al. preprint).

Chick body size at fledging

Chicks were PIT-tagged during their first moult, which precedes fledging. At the same time, they were weighed and right flipper length and beak length were recorded (measured three times to the nearest millimeter). The median value of each measurement was retained, and the mean annual value for each season was computed. Chick growth is asynchronous for the beak and flippers (Erbrech et al. 2011, Gownaris & Boersma 2021, Canoville et al. 2024). Since there was no correlation between the length of these two structures at fledging (LM, $p = 0.1$, $R^2 = 0.09$), we treated them separately in our models. During moult, chicks undergo rapid growth and substantial mass loss (Corbel et al. 2009). We therefore restricted our dataset to individuals at the onset of the moulting stage. The final dataset comprised 7,247 birds that were PIT-tagged between November 2003 and December 2022.

2.4. Climate and oceanographic data

The environmental variables likely to influence chick beak or flipper length at fledging were selected based on the results of Bardon et al. (preprint). Here, only variables that showed a significant effect on the phenology and breeding success of Crozet king penguins were retained. Four classes of variables were tested (**Tab. I**).

Table I: Environmental variables tested for their effects on chick body size at fledging. Variables were selected based on their documented effects on king penguin breeding phenology and success.

Variable	Description
Sea surface temperature (SST)	The SST is widely recognized as one of the main drivers of marine productivity, trophic interactions, and species distribution (Cheung et al. 2013). Daily SST averages (optimal interpolation) were calculated for two areas: (1) around the Crozet Archipelago (43°S-47°S – 46°E-56°E), used during circular foraging trips (Jouventin et al. 1994), and (2) south of the archipelago (47°S-53°S – 49°E-55°E), corresponding to the main summer foraging area linked to the Polar Front (Charrassin & Bost 2001, Bost et al. 2015).
Latitude of 4°C and 5°C surface isotherms	Average latitude representing the southern (4°C) and northern (5°C) limits of the Polar Front in summer (Park et al. 1993, Bost et al. 2015). The Polar Front is conventionally delineated by the northern boundary of Antarctic waters, operationally identified as the northernmost extent of the 2°C isotherm at 200 m depth, corresponding to 4-5°C surface isotherms during austral summer (Park et al. 1993, Bost et al. 2015).
Chlorophyll *a* concentration	Average chlorophyll *a* concentration south of the Crozet Archipelago, an indicator of primary productivity and potential prey abundance.
Southern Annular Mode (SAM)	Climate variability index linked to circumpolar winds and ocean circulation (Thompson & Wallace 2000).

2.5. Analysis

All statistical analyses were conducted in R (version 4.4.3) (R Core Team 2025).

General trends

The annual trend in chick flipper or beak length at fledging was tested using a linear regression ('lm' function) of the mean annual flipper or beak length at fledging as a function of year. Since the temporal trend in size at fledging may potentially be related to the mean annual breeding success, we also included this variable in the linear models.

Time window identification

We used a systematic approach to determine which period (time window) most strongly affected the mean annual beak or flipper length at fledging. For this purpose, we used a custom function from Bardon et al. (preprint), based on a sliding-window approach using the 'Climwin' package (see below for details, van de Pol et al. 2016, Bailey & Pol 2016).

First, we defined reference models including only the mean annual beak or flipper length at fledging as a function of either year or mean annual breeding success (see **Results**), to avoid spurious relationships due to temporal trends. We considered a 51-week period preceding fledging (defined as November 1), corresponding to a full year. This period is long enough to encompass the entire growth of the chick and capture short-term effects of climatic conditions, while minimizing issues of autocorrelation between seasons. All combinations of time windows within this interval were tested, at a weekly resolution. For each environmental explanatory variable, the best model was selected based on the lowest corrected Akaike Information Criterion (AICc) and the largest difference in AICc (ΔAICc) compared with the reference models, with a minimum threshold of $\Delta AICc > 2$ (Akaike 1998, Aho et al. 2014).

To control for the risk of false positives (i.e., correlations appearing by chance) due to the large number of temporal windows tested, we used the randomization procedure implemented in Climwin (Van de Pol et al. 2016). This approach randomizes the response variable 10 times, while preserving the temporal structure of the environmental predictors, generating a null distribution, reflecting the distribution of values we would expect if no relationship existed between response variable and predictors. The probability that the observed signal could arise by chance was then calculated (Pc) and only environmental variables with $Pc < 0.5$ were retained.

Environmental drivers of observed trends

To estimate the extent to which the trends observed in mean annual beak and flipper length at fledging could be explained by environmental variables selected in our models, we added the year variable to the final selected model. Then, we extracted the remaining linear

coefficient associated with it. We then compared this coefficient to the slope obtained from a model including only the temporal trend. This comparison allowed us to quantify the proportion of the observed temporal trend that could be attributed to the environmental variables included in the final model (Bardon et al. preprint).

3. RESULTS

3.1. General trends

Over the 20 years of the study, the average beak and flipper length of king penguin chicks at fledging was 103 ± 4 mm and 315 ± 4 mm, respectively.

The mean beak length of chicks at fledging increased by approximately 0.38 mm (± 0.12 mm) per year or 3.8 mm per decade over the 20 years of the study, from 97 ± 5 mm in 2003 to 104 ± 5 mm in 2022 (LM: *beak ~ year*, p = 0.006, R^2 = 0.32, **Fig. 2A**). Over the same period, flipper length also increased, by approximately 0.25 ± 0.10 mm per year or 2.5 mm per decade, from 315 ± 11 mm in 2003 to 317 ± 10 mm in 2022 (LM: *flipper ~ year + breeding success*, p = 0.02, R^2 = 0.72, **Fig. 2B**).

Unlike beak length, this increase in flipper length was also positively associated with mean annual breeding success (LM: *flipper ~ year + breeding success*, β = 20.88 ± 4.82 mm per unit breeding success, p = 0.0005, R^2 = 0.72, **Fig. 2C**). Because mean annual breeding success itself increased with year (LM: *breeding success ~ year*, β = 0.011 ± 0.004, p = 0.018, R^2 = 0.23, **Fig. 2D**), we tested a mediation model. This analysis showed that nearly half (48%) of the effect of year on mean annual chick flipper length at fledging was mediated by annual breeding success rate (p = 0.004), while the direct effect of year, independent of breeding success, marginally missed significance (β = 0.25, p = 0.08). These results show that the temporal trend in flipper length was largely explained by breeding success. Consequently, we used the models LM: *beak ~ year* and LM: *flipper ~ breeding success* as reference models for subsequent environmental analyses.

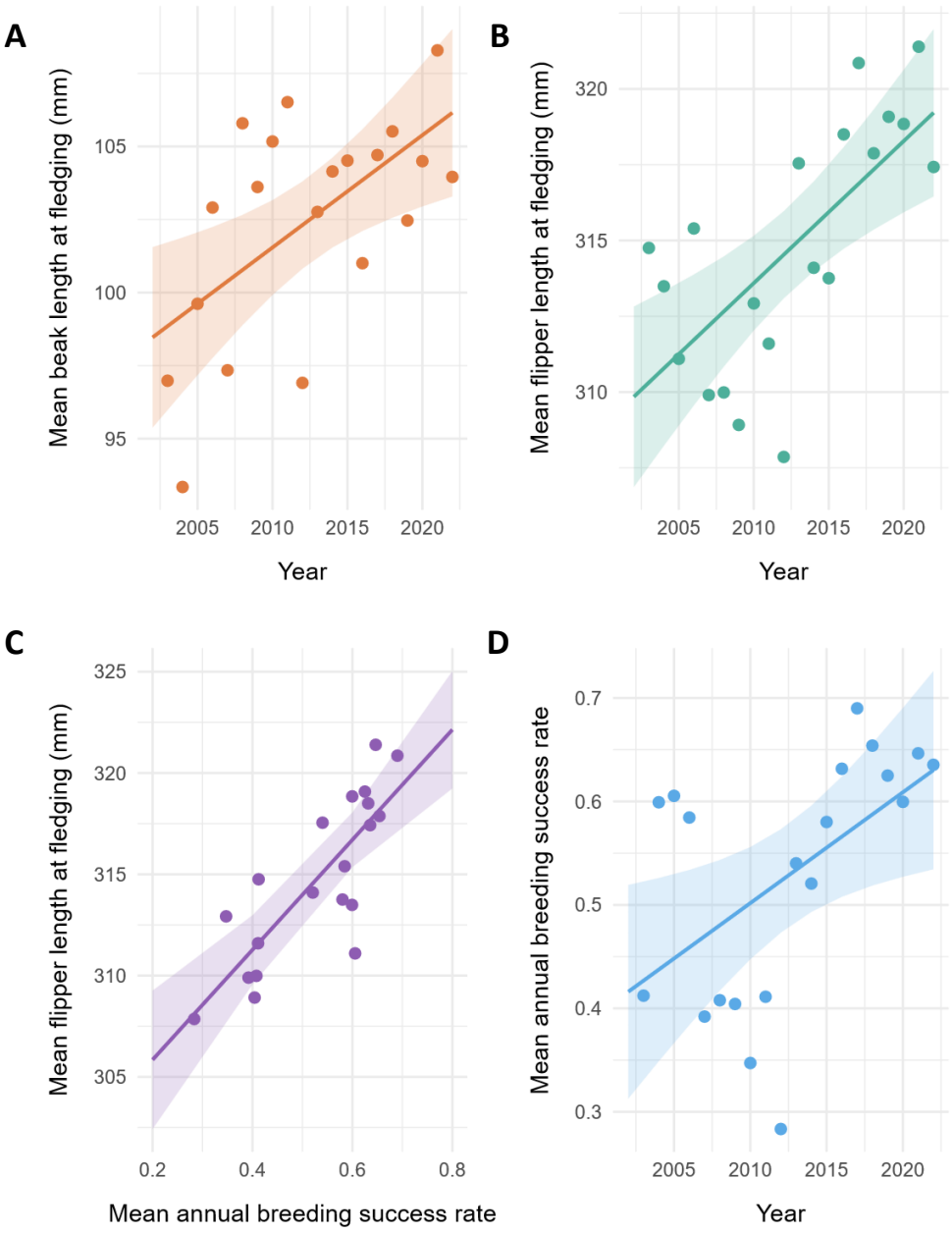


Figure 2: Temporal trends for mean annual chick beak length at fledging (A) and mean annual chick flipper length at fledging (B). Also shown are the mean annual chick flipper length at fledging that is explained by the mean annual breeding success (C) and the temporal trend for the mean annual breeding success of king penguins at the Antavia colony of Baie du Marin on Possession Island, Crozet Archipelago, South Indian Ocean (D). Each point represents a single year, while the lines represent univariate linear regressions. The shaded areas show the 95% confidence interval for the regression lines.

3.2. Environmental drivers of observed trends

No environmental variable was significantly correlated with mean annual beak length at fledging (Pc > 0.5).

In contrast, we identified one environmental variable significantly associated with the mean annual flipper length of king penguin chicks at fledging (Pc = 0.47): the latitude of the 4°C surface isotherm, which reflects the position of the Antarctic Polar Front. Two optimal time windows emerged, in April and from late June to mid-July (**Fig. 3A**).

Consequently, linear models including breeding success and the latitude of the 4°C isotherm for these windows (LM: *flipper ~ breeding success + latitude of the 4°C isotherm in April or June-July*) explained the temporal variation in chick flipper length at fledging. Importantly, once the isotherm latitude was included, the year effect was no longer significant, indicating that temporal variation in flipper length was largely driven by breeding success and the position of the 4°C surface isotherm. Together, these two predictors explained more than 70% of the interannual variance in fledging flipper length.

Hence, flipper length increased with breeding success (LM: $\beta_{\text{April 4°C iso}} = 28.86 \pm 4.23$, $p < 0.001$; $\beta_{\text{June-July 4°C iso}} = 28.69 \pm 3.82$, $p < 0.001$) and with a more southerly position of the 4°C isotherm, i.e. further away from the colony (LM: $\beta_{\text{April 4°C iso}} = -1.87 \pm 0.79$, $p = 0.03$; $\beta_{\text{June-July 4°C iso}} = -1.72 \pm 0.54$, $p = 0.005$, because latitude is expressed in degrees south, the negative slope reflects an increase towards higher southern latitudes, **Fig. 3B**).

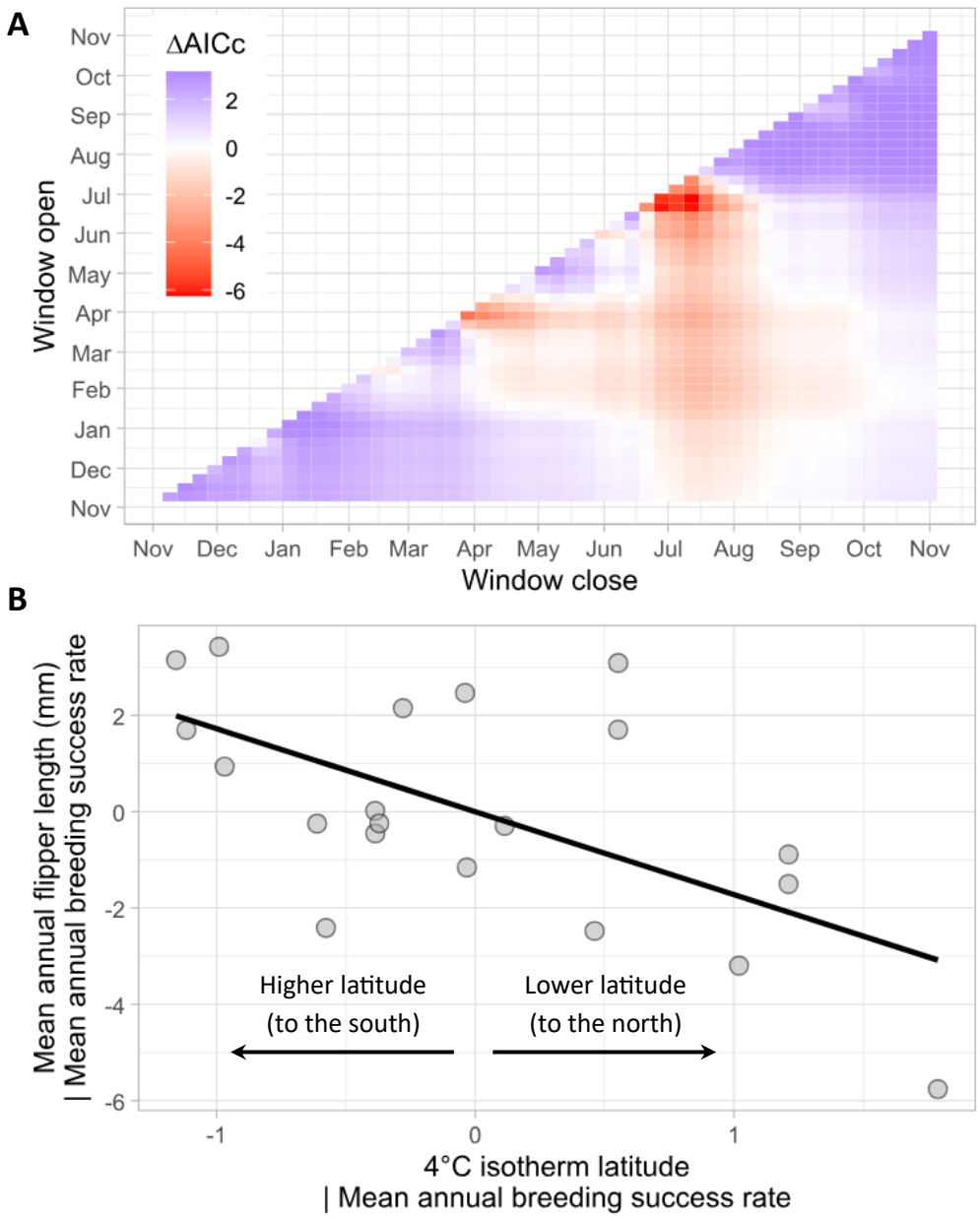


Figure 3: Latitude of the 4°C surface isotherm, affecting king penguin flipper length at fledging. (**A**) the ΔAICc between the reference model explaining mean annual chick flipper length at fledging (LM: *flipper ~ breeding success*) and the same model including the mean latitude of the 4°C surface isotherm over each time window. Time windows are defined by the coordinates of each pixel: the window starts at the y-axis coordinate and ends at the x-axis coordinate. (**B**) Partial regression plot showing the isolated effect of the 4°C surface isotherm latitude on mean annual chick flipper length at fledging during the first best time window identified (late June to mid-July). Points represent residuals after removing effects of breeding success, with means added back to allow interpretation. X-axis represents latitude of the 4°C surface isotherm (negative values correspond to more southern positions, positive values to more northern positions). Y-axis shows mean annual flipper length (mm). The negative slope indicates that flipper length increases toward higher southern latitudes (i.e., further south).

4. DISCUSSION

Over the 20-year study period, we observed a clear increase in appendage size of king penguins at fledgling. While beak length increased throughout the study period was independent of breeding success or tested environmental variation, this was not the case for flipper length at fledging. This suggests that flipper length is highly responsive to both demographic and environmental factors, whereas beak length appears to follow a more intrinsic temporal trajectory. This distinction highlights the interplay between life-history traits and environmental variability in shaping the morphological development of king penguin chicks. Here, we will first discuss the trends in increasing beak and flipper length at fledging. We will then discuss the environmental and demographic factors that may drive the observed trends. Finally, we will present the limitations and future directions of this work, outlining how further research could refine our understanding of the processes shaping morphological variation at fledging.

4.1. Trends in increasing appendage size at fledging

To illustrate the magnitude of model-predicted changes over the 20-year study period, we used the 20-year average values as a baseline. Applying the model estimates to these baseline values, we found that beak length in king penguin chicks at fledging increased by 7.5%, and flipper length increased by 1.6%. This observed difference suggests that distinct selective pressures or developmental plasticity may be acting on these two appendages. In the context of global warming, Bergmann's and Allen's rules would predict a decrease in body size and an elongation of appendages in populations exposed to rising temperatures, respectively. However, it remains unclear whether the observed elongation of the beak and flipper is absolute, reflecting a genuine increase in appendage size, or merely relative to overall body size (e.g., total body length), resulting from proportional changes. If the latter, it could contradict Bergmann's rule. Measuring overall body size accurately in penguins is technically very difficult for several reasons. First, the time during which the user can handle and measure the penguin must be limited to avoid causing excessive stress. Second, unlike rigid skeletal structures such as beak or flipper length, body size measurement depends on neck extension, which varies with posture and can be compressed during handling.

Few studies have documented temporal morphological changes in penguins, with most research focusing on phenology or demographic parameters. In Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*), changes in body mass have been reported in relation to variations in food availability and sea-ice conditions (when sea ice retreats late, chicks are heavier when they fledge; Cimino et al. 2023). In Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from the Kerguelen Islands, spatial differences in morphology have been observed at a microgeographical scale, with individuals from colonies exposed to open-sea conditions (particularly at the northern and southern extremes of the archipelago) exhibiting longer beaks and flippers than those breeding in the sheltered Golfe du Morbihan (Bost et al. 1992). These morphological differences are associated with contrasting foraging habitats and prey types: birds from the inner gulf feed mainly on benthic or demersal prey in shallow, coastal waters, whereas those from oceanic areas outside the gulf exploit more mobile pelagic prey in deeper waters (Bost et al. 1992). However, no clear temporal trend has been detected in appendage length in either species. Studies on the emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) have focused more on the impacts of climate change on survival and breeding success than on the evolution of chick morphology (Jenouvrier et al. 2005, 2012). In the little penguin (*Eudyptula minor*), significant interannual variation in adult body mass has been observed in relation with oceanographic conditions, but no clear temporal trend has been identified (Salton et al. 2015). The originality of our results therefore lies in documenting a robust increase in beak and flipper lengths over two decades.

4.2. Environmental and biological drivers of observed trends in morphology

Unlike flipper, beak length at fledging showed no relationship with either environmental conditions tested, or breeding success, suggesting that other factors may primarily drive this trend. One plausible explanation is that beak length covaries with overall body size: chicks that grow larger overall may also develop longer beaks. This hypothesis implies that the temporal increase in beak length could reflect changes in overall growth patterns, rather than direct environmental or ecological pressures acting on beak length.

Nonetheless, subtle or indirect environmental effects cannot be entirely excluded. Changes in prey availability, microclimatic conditions in the colony, or interannual variations in parental

foraging success might influence chick growth in ways that are not captured by the environmental variables analyzed here. One alternative hypothesis relates to terrestrial rather than marine conditions. For example, if climate warming has reduced the frequency or severity of freezing events at the colony during winter, this could influence beak growth through reduced thermoregulatory stress. Then longer beaks may no longer impose the same energetic costs associated with heat loss in historically colder conditions. Testing this hypothesis would require analyzing terrestrial microclimate data from the colony site, particularly temperature extremes and freeze-thaw cycles, to determine whether changes in these terrestrial conditions parallel the observed increase in beak length.

At first glance, the strong relationship between flipper length at fledging and both breeding success and southward shift of the 4 °C surface isotherm (i.e., fledglings had longer flippers in years when the Polar Front was located further away from the colony at the end of summer and during winter) seems to stand in contrast with the observations of Bost et al. (2015). Indeed, the authors documented the deleterious effects of a summer southward shift of the Polar Front during abnormally warm years, particularly during the extreme climatic events of 1997. During that event, the southward shift of the front considerably increased foraging distances for breeding birds (596 vs. ~400 km normally), and the dive depth required to reach prey by nearly one-third (Bost et al. 2015). This resulted in the lowest breeding success ever recorded in their long time-series and a 30% reduction of the breeding population the following year (Bost et al. 2015). Why, then, do we observe larger flippers at fledging under conditions (southward-shifted front) previously associated with breeding failure, and this occurs during a period when breeding success is improving rather than declining?

A demographic explanation emerges from considering what our study actually measured. Our analyses exclusively focused on early breeders that failed to reproduce in the previous season. If for some reason, successful breeders in year x-1 increasingly skipped breeding in year x rather than re-entering as late breeders, they would join the pool of early breeders in year x+1. This would increase the proportion of early breeders in the total breeding population over time, with a reduction in late breeders, a pattern that could be directly tested by examining the temporal evolution of early versus late breeders representation in the monitored population. Such a demographic shift would directly explain three simultaneous observations:

(i) the ~19-day phenological advance documented by Bardon et al. (preprint) reflects increased early breeders representation, (ii) breeding success increases because early breeders consistently outperform late breeders; and (iii) mean flipper length increases through the reduced representation of late breeders' offspring, which are typically smaller due to constrained growth periods before winter. Critically, however, this increased breeding success would be largely artifactual: if fewer individuals breed overall due to increased skip-breeding, population recruitment would decline even if measured breeding success among those that do breed appears to improve. This interpretation aligns with the slight population decline observed by Barbraud et al. (2020), suggesting that the apparent improvements in breeding success and flipper length at fledging may mask an underlying demographic contraction. This demographic filtering hypothesis makes a testable prediction that would distinguish it from a genuine growth improvement scenario: if the increase in mean flipper length results from losing small individuals (late breeders' offspring) rather than all chicks growing larger, we should observe reduced variance in fledgling size over time, with fewer small fledglings but no corresponding increase in maximum fledgling size. This demographic filtering would operate at the population level, reshaping the composition of breeders over time. However, additional selective processes may operate within breeding cohorts, further contributing to increased fledgling size. These mechanisms would amplify rather than replace the demographic effects.

At sea, body size strongly influences dive capacity in king penguins, with larger adults achieving greater dive depths and durations (Oberlin et al. in review 2025). Under challenging foraging conditions, when the Polar Front is displaced southward, larger parents may be disproportionately successful at provisioning their chicks, whether by reaching deeper prey at the front itself or by exploiting alternative resources in peri-insular waters that smaller individuals cannot access efficiently. In addition, their chicks may inherit larger body size, resulting in greater structural body size at fledging (Oberlin et al., in prep). This would bias the subset of chicks successfully raised to fledging toward offspring from larger parents.

On land, selective processes may also operate during the winter fasting period, when larger chicks benefit from lower surface-to-volume ratios that enhance thermoregulatory efficiency and fasting endurance. Under challenging winter conditions, larger chicks would experience lower mortality than smaller ones (Stier et al. 2014), further shifting the surviving cohort

toward larger individuals. However, terrestrial conditions at the colony remain largely unexplored in our study and represent an important gap in understanding the mechanisms behind increased breeding success and appendage elongation. The southward displacement of the 4°C isotherm during winter months could reflect large-scale warming processes that may also affect terrestrial climate at the colony. If this broader warming trend has reduced winter severity at the colony site (e.g., fewer freezing events, milder temperatures), this could contribute to increased breeding success through enhanced baseline chick survival and could also promote appendage elongation via Allen's rule, potentially explaining part of the increase in both beak and flipper length. These hypotheses would require systematic analysis of terrestrial microclimate data from the colony site to be tested directly.

4.3. Limitations and future directions

Our results raise several testable hypotheses that require additional data to distinguish between mechanisms driving the observed morphological trends. We outline here the key priorities for future research. First, examining the temporal evolution of early versus late breeder representation in the monitored population would directly test whether the breeding population composition has shifted as proposed. If the proportion of early breeders has increased over time while late breeders declined, this would support the hypothesis that more adults are skipping breeding years. Second, GPS tracking data combined with adult morphometrics would test whether larger adults adopt different foraging strategies under challenging conditions, such as exploiting deeper peri-insular resources rather than traveling to the distant Polar Front. Third, size-specific chick survival data would directly quantify whether larger fledglings experience higher winter survival, testing the selective mortality hypothesis.

Moreover, unlike flipper length, beak length increased substantially without any detectable relationship to the environmental variables tested. Two complementary approaches could address this gap: Terrestrial microclimate data from the colony site, including temperature extremes, wind strength, storm probability, and indices of freezing, could test whether terrestrial conditions correlate with beak elongation via relaxed thermoregulatory constraints. If climate warming has reduced thermoregulatory costs, longer beaks may no longer impose

the same energetic penalties historically associated with heat loss in cold conditions. Additionally, measurements of indices that could represent overall body size (e.g., total body length or more easily measurable indices such as beak-head length) would clarify whether beak and flipper elongations are absolute or merely reflect proportional changes relative to overall body size. This distinction is critical for evaluating whether the observed patterns align with Allen's or Bergmann's rules.

Finally, integrating chick sex into future analyses could reveal sex-specific growth trajectories. Sex determination was available only for chicks born before 2011, limiting temporal coverage. However, the balanced sex ratio in years where sex was known suggests that random sampling across the breeding season did not bias our results. Nonetheless, sex-specific analyses could help disentangle potential differences in morphological responses to environmental variation between male and female chicks.



Manchot royal adulte au milieu d'une crèche de poussins, Ile de la Possession, Archipel Crozet
© Fabrice Chapel

DISCUSSION GENERALE



Manchots royaux dans la colonie de la Baie du Marin, Ile de la Possession, Archipel Crozet

© Fabrice Chapel

Cette thèse avait pour objectif d'explorer, à une **échelle intraspécifique, les liens possibles entre la variabilité de la taille corporelle et celle des performances de plongée**, sur une des espèces les plus performantes en plongée parmi les endothermes marins : le manchot royal. Cela en abordant deux domaines distincts :

- **Problématique 1 :** les conséquences fonctionnelles de la variabilité intraspécifique.
- **Problématique 2 :** les déterminants de cette variabilité au cours de la croissance du poussin, qu'ils soient génétiques ou environnementaux.

De façon générale, nos résultats démontrent que **la taille corporelle influence les capacités de plongée des manchots royaux**, confirmant notre **hypothèse H_1**. Cependant, ces résultats sont à nuancer dans la mesure où, en période de reproduction, ce ne sont pas tant les plus grands individus qui sont les plus performants en plongée, mais plutôt les individus de plus petite taille qui se distinguent par de moindres performances (**Chapitre 2**).

Nous avons également montré que la taille corporelle au cours de la croissance du poussin résulte d'une interaction complexe entre transmission génétique, environnement social de croissance (**Chapitre 3**) ; et conditions océanographiques (**Chapitre 4**), confirmant respectivement nos **hypothèses H_2 et H_3**.

Enfin et de manière remarquable, la taille de certains traits morphologiques des poussins au moment de leur départ en mer (au '*fledging')*, a augmenté significativement au cours des deux dernières décennies à Crozet, limite nord de l'aire de répartition (**Chapitre 4**).

Ce travail révèle des interactions complexes qui pourraient structurer la réponse de l'espèce aux pressions environnementales : interactions entre spécialisation écologique et flexibilité comportementale, déterminisme génétique et plasticité développementale ; et entre performances individuelles et potentiel évolutif de la population. Ces interactions ne sont d'ailleurs pas forcément antagonistes. Elles ouvrent des fenêtres de réflexion sur la complexité des mécanismes de réponses des vertébrés plongeurs face aux changements environnementaux.

Au cours de cette discussion, nous aborderons dans un premier temps les **limites physiologiques de la flexibilité comportementale** du manchot royal. Nous examinerons ensuite les **déterminants et la dynamique de la taille corporelle**, combinant transmission génétique et plasticité phénotypique. Puis, nous discuterons de **l'avenir des manchots royaux de Crozet dans un contexte de changements environnementaux**. Enfin, nous aborderons les **limites de notre étude et les perspectives de recherche**.

1. Limites physiologiques de la flexibilité comportementale du manchot royal

L'observation des plongées hivernales des manchots royaux de Crozet (**Chapitre 1**) a révélé des performances exceptionnelles chez l'espèce, avec des plongées atteignant jusqu'à **424,5 m** de profondeur et **10 minutes** de durée. Ces valeurs, largement supérieures aux moyennes estivales (p.ex. 127 m et 4,1 min ; Halsey et al. 2007b), et aux records précédemment établis (343 m et 9,2 min ; Pütz et al. 1998, Pütz & Cherel 2005), traduisent à la fois des capacités extrêmes de l'espèce en matière de plongée, mais aussi d'un ajustement comportemental à la saison. En effet, nous avons vu que le manchot royal pêche principalement au niveau du Front Polaire en été. Ces nouveaux records observés en hiver, pendant de plus longues apnées et à de plus grandes profondeurs, s'effectuent aussi sur des rayons de prospection immenses par rapport à l'été, en lien avec des conditions océanographiques et trophiques bien moins favorables. Le manchot royal est donc un prédateur plongeur **spécialiste**, dans la mesure où il pêche majoritairement un même type de proies (les poissons lanternes), détecté à de grandes profondeurs. Cependant, les individus sont **flexibles** dans la manière dont ils mobilisent leurs capacités physiologiques et comportementales selon les saisons ou les conditions environnementales.

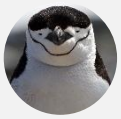
Mais si l'on replace les performances records du manchot royal parmi les autres espèces de manchots, sont-elles toujours aussi remarquables ?

1.1. Le manchot royal est-il vraiment un plongeur d'exception ?

Nous pouvons comparer les différents records de profondeur et de durée de plongée observés chez les différentes espèces de manchots en fonction de leur taille corporelle, ici représentée par les longueurs de bec et aileron (**Tab. I**).

Tableau I : Comparaison interspécifique des records de plongée chez les manchots pour 14 des 18 espèces actuelles. Les mesures d'aileron et de bec sont des longueurs (en mm) et proviennent des références citées par (Borboroglu & Boersma 2013), sauf pour le gorfou de Schlegel qui proviennent de (Hull 1996). Ces mensurations sont des moyennes spécifiques, tandis que les records obtenus proviennent d'un individu unique, le plus performant. © Dans l'ordre d'apparition : M. Oberlin, Antarctic Logistics & Expeditions, W. Warby, Polartours, R. Bigonneau, J.-L. Metzker, A. Jackson, K. Raw, Getty, M. Oberlin, P. de Chabannes, L'Aquàrium Barcelona, D. Cook, Galapagos Wildlife

Espèce			Aileron (mm)	Bec (mm)	Durée max (min)	Profondeur max (m)	Référence
	**Manchot royal**	*Aptenodytes patagonicus*	325-378	88-137	10,0	424,5	Chapitre 1 (Oberlin et al. 2025)
	**Manchot empereur**	*A. forsteri*	345-347	72-80	27,6	564	(Wienecke et al. 2007, Sato et al. 2011)
	**Gorfou sauteur**	*Eudyptes chrysocome*	152-185	36-47	11,0	113	(Hull 2000, Schiavini & Rey 2004)
	**Gorfou macaroni**	*E. chrysolophus*	204-211	54-61	6,3	163	(Boyd & Croxall 1996, Green et al. 1998)
	**Gorfou de Moseley**	*E. moseleyi*	185-185	44-49	3,2	168	(Tremblay et al. 1997, Tremblay & Cherel 2003)
	**Gorfou de Schlegel**	*E. schlegeli*	-	56-74	7,5	226	(Hull 2000)
	**Manchot pygmée**	*Eudyptula minor*	118-121	37-39	1,5	69	(Montague 1985, Ropert-Coudert et al. 2006)

Espèce			Aileron (mm)	Bec (mm)	Durée max (min)	Profondeur max (m)	Référence
	**Manchot Adélie**	*Pygoscelis adeliae*	186-211	33-42	5,9	180	(Norman & Ward 1993, Watanuki et al. 1997)
	**Manchot à jugulaire**	*P. antarctica*	187-193	45-49	3,6	179	(Takahashi et al. 2003)
	**Manchot papou**	*P. papua*	197-257	47-63	7,3	227	Oberlin, Kato & Bost, *com. pers.*
	**Manchot du Cap**	*Spheniscus demersus*	180-191	-	4,6	130	(Wilson 1985, Pichegru et al. 2012)
	**Manchot de humboldt**	*S. humboldti*	149-217	60-65	2,8	54	(Luna-Jorquera & Culik 1999, Culik et al. 2000)
	**Manchot de Magellan**	*S. magellanicus*	147-186	53-58	4,6	97	(Peters et al. 1998, Walker et al. 2023)
	**Manchot des Galapagos**	*S. mendiculus*	113-128	54-59	3,1	32	(Mills 2000)

Rappelons que les mesures morphométriques utilisées dans ce tableau représentent des moyennes générales au niveau de l'espèce, sans tenir compte du sexe ou de l'âge des individus, tandis que les records correspondent à des performances individuelles. Pour affiner cette analyse, il serait idéal de disposer des mesures morphométriques individuelles des manchots ayant établi les records de plongée, ce qui serait d'autant plus important si les individus « champions » se situent aux extrêmes de taille de l'espèce. Cependant, en l'absence de telles données, ces valeurs permettent tout de même de tenir compte de certaines contraintes allométriques.

Ainsi en « corrigeant » les records par la taille moyenne des différentes espèces, on constate qu'à longueur d'aileron ou de bec équivalente, le manchot royal se distingue toujours comme un plongeur d'exception. Il présente en effet un ratio profondeur max/aileron de 1,21 m/mm, le plaçant en 2ème position derrière l'espèce la plus grande, le manchot empereur (1,63 m/mm) et nettement devant toutes les autres. Ce ratio est environ 1,3 fois supérieur à celui des espèces de taille moyenne du genre *Pygoscelis*, manchot papou (1 m/mm), manchot à jugulaire (0,94 m/mm), et manchot Adélie (0,91 m/mm). Plus encore, il est plus de 4 fois supérieur à celui du manchot des Galapagos (0,27 m/mm). Ce résultat est d'autant plus impressionnant que nous avons montré que notre champion, atteignant le record de profondeur de 424,5 m (« Jacques Mayol », **Chapitre 1**), avait fait une succession de plongées répétées dépassant les 400 m (comme plusieurs autres individus, témoignant ainsi d'un comportement typique de l'espèce).

En revanche, concernant la durée d'apnée, le manchot royal affiche un ratio durée max / aileron de seulement 1,68 sec/mm, le situant en 7ème position sur 13 espèces, notamment derrière des espèces de taille inférieure comme le gorfou sauteur (3,90 sec/mm) et le manchot papou (1,92 sec/mm). Ces résultats interspécifiques concernant les performances de durée d'apnée relativement à la longueur de l'aileron pourraient sembler surprenants au regard des performances spectaculaires du manchot royal en terme de profondeur, mais les records de durée de plongée obtenus chez les autres espèces ont souvent été qualifiés d'évènements exceptionnels, clairement non représentatifs d'un comportement typique de l'espèce (p. ex. la plongée de plus de 27 min du manchot empereur issue d'individus équipés prospectant sous la glace n'ayant accès qu'à un seul trou de sortie, et celle de 11 min du gorfou sauteur, Sato et al. 2011, Hull 2000). Dans notre étude sur le manchot royal, nous avons montré que ces records de profondeurs étaient régulièrement observés au cours de plongées alimentaires pouvant se prolonger entre 9 et 10 minutes de durée.

Face à ces observations, il semble que les manchots royaux étudiés au **Chapitre 1** n'avaient pas atteint leur limite physiologique de durée maximale d'apnée. Cela nous amène naturellement à nous demander : **est-ce que les records d'apnée observés sont proches du plafond physiologique ? quelle est la valeur ultime de ce plafond pour l'espèce ? Et qu'est ce qui la détermine à l'échelle individuelle ?**

1.2. Plafond physiologique et limite aérobie

Lorsque l'on évalue la capacité de plongée d'une espèce (ou d'un individu), la « limite de plongée aérobie » (*'Aerobic Dive Limit'*, ADL ; Kooyman et al., 1980) est un indicateur incontournable. Ce concept de l'ADL part du principe que chez les endothermes, la très grande majorité des plongées alimentaires observées sont de nature aérobie. **L'ADL est donc définie comme la durée de plongée associée à l'apparition d'une accumulation d'acide lactique dans le sang en fin d'apnée, typiquement suite à l'épuisement de l'oxygène musculaire et à la glycolyse qui s'ensuit (Kooyman et al. 2021)**. A ce jour chez les manchots, la valeur de l'ADL, déterminée par des mesures du lactate sanguin, n'a été établie que chez le manchot empereur (entre 5 et 7 minutes, Ponganis et al. 1997). Aucune mesure directe de l'ADL n'a encore été effectuée pour les manchots royaux. Cependant, en l'absence de telles mesures, leur ADL a été calculée sur la base d'estimations des réserves d'oxygène et de leur taux métabolique en plongée (*'calculated ADL'* ; cADL). Culik et al. (1996) ont estimé la cADL des manchots royaux à 4,2 minutes, en supposant un taux métabolique en plongée égal à celui observé au repos en surface. Outre les mesures ou les calculs de l'ADL, des critères comportementaux ont également été utilisés pour l'estimer (*'behavioral ADL'*, bADL). La bADL peut être déduite des intervalles post-plongée, c'est-à-dire le temps passé en surface, qui permet la récupération physiologique après une plongée et la préparation de la plongée suivante. Pendant cette période, un important échange gazeux a lieu, au cours duquel le CO_2 et les lactates sont éliminés et les réserves d'O_2 reconstituées (Kooyman 1989, Butler & Jones 1997, Ponganis 2015). Les plongées peu profondes de déplacement rapide (*'travelling'*), intercalées entre les plongées profondes alimentaires, peuvent également servir à éliminer l'azote accumulé en apnée et à traiter l'excès de lactate (Kooyman & Ponganis 1998, Fahlman et al. 2007, Halsey et al. 2010). La bADL est généralement estimée à partir de la courbe représentant la durée de la plongée en fonction de la durée post-plongée. Celle-ci est une courbe rectiligne jusqu'à une durée d'apnée critique, la bADL, où la durée de récupération de surface se met à augmenter de façon exponentielle (Horning 2012, **Fig. 1**). Chez les manchots empereurs, la bADL a été estimée à environ **8 minutes** (**Fig. 1A** ; Kooyman & Kooyman 1995, Zimmer et al. 2010), ce qui correspond généralement à des plongées entre 350 et 400 m de profondeur. Malgré la nette différence de taille corporelle en faveur du manchot empereur (**Tab. I**), une analyse

préliminaire de cette relation appliquée aux plongées hivernales du manchot royal suggère que leur bADL serait remarquablement similaire : **~ 7-8 min** (**Fig. 1B**).

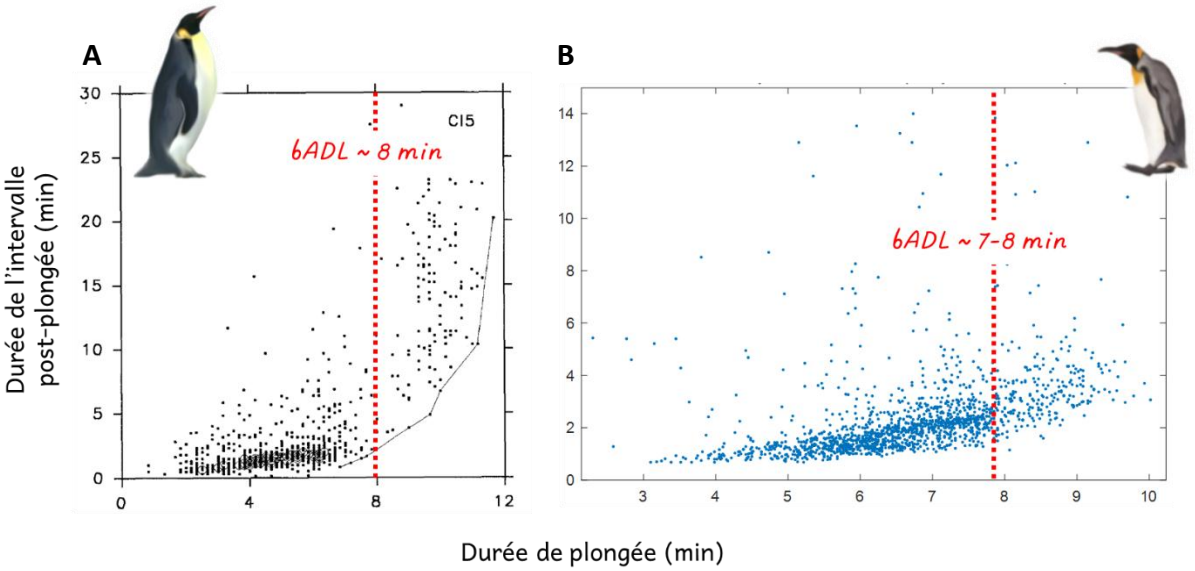


Figure 1 : Relations entre durée de plongée et intervalle post-plongée pour (A) un manchot empereur (Kooyman & Kooyman 1995) ; et (B) un manchot royal (Jacques Mayol, détenteur des records de profondeur et durée, Chapitre 1)

L'écart important entre la cADL calculée et la bADL observée chez ces deux espèces suggère que les hypothèses de calcul sous-estiment leur capacité réelle à réduire leur métabolisme en apnée pendant les séries de plongées longues et profondes. En effet, les valeurs de cADL pour les deux espèces sont étonnamment faibles et impliquent qu'un grand nombre de leurs plongées (> 60 % si on exclut les plongées non alimentaire (< 50 m) chez le manchot royal) sont plus longues que leur cADL. La raison la plus plausible est l'hypothermie de plongée (Handrich et al. 1997), qui, à notre connaissance, n'a d'ailleurs encore jamais été vérifiée chez le manchot empereur. Par ailleurs, nos données montrent qu'un grand nombre des plongées hivernales du manchot royal dépassent ces valeurs de bADL de 7-8 minutes, avec des durées même régulièrement supérieures à 9 min et atteignant un maximum de 10 min (**Fig. 1B**). Ces plongées au-delà de la bADL, ne sont clairement pas des événements exceptionnels mais font partie du répertoire comportemental typique de l'espèce, au moins pendant la période hivernale.

Toutefois, contrairement à ce que le terme « limite » pourrait suggérer, l'ADL n'est pas un plafond physiologique infranchissable mais plutôt un seuil qui marque la transition entre un métabolisme principalement aérobie et un métabolisme nécessitant un recours croissant à la

glycolyse anaérobie. Les plongées dépassant l'ADL sont donc possibles, mais impliquent un coût physiologique accru qui doit être « remboursé » pendant des intervalles post-plongée prolongés. L'hypothèse généralement retenue pour expliquer ces dépassements (observés d'ailleurs encore plus fréquemment chez certains phocidés) repose sur un compromis entre une longue récupération de la dette lactique et le bénéfice d'une capture particulièrement rentable en termes de gain nutritionnel (Kooyman 1989).

Mais où se situe alors le véritable plafond physiologique ? Le plafond physiologique absolu, c'est-à-dire la durée maximale qu'un individu pourrait maintenir en plongée, reste inconnu et est probablement rarement atteint en conditions naturelles. En revanche, plus pertinente est la notion de limite soutenable : **quelle durée de plongée peut être maintenue de manière répétée sans accumulation de cette dette lactique ?**

Alors que l'estimation du bADL classique est définie sur des plongées isolées, le comportement naturel de recherche alimentaire implique des séquences de plongées successives. Nos observations préliminaires suggèrent en effet, que pour une succession de plongées prolongées très rapprochées dans le temps, la dette métabolique devrait plutôt être mesurée sur l'ensemble de cet épisode de plongée. Si le retour à un état physiologique stationnaire après l'apnée est contrôlé via le compromis acquisition de nutriments / [durée totale du cycle de plongée (apnée + surface)], il pourrait être avantageux de récupérer d'une grande dette lactique sur plusieurs plongées profondes consécutives. D'autant plus que le muscle squelettique étant capable de métaboliser les lactates en présence du dioxygène, leur élimination est plus efficace pendant la descente en profondeur qu'en surface (Kooyman 1989). Etudier la validité de cette hypothèse nécessiterait l'analyse de ce bADL à l'échelle de séquences de plongées en corrélant la durée d'une ou plusieurs plongées anormalement longues (par rapport au comportement de routine), avec non pas l'intervalle post-plongée immédiat mais une durée cumulée à l'échelle de plusieurs plongées successives.

Mais au-delà de cette notion de limite soutenable et de coût temporel d'une plongée trop prolongée, l'étude des plongées hivernales (**Chapitre 1**) a révélé une variabilité interindividuelle considérable dans l'atteinte de records de profondeur ou de durée d'apnée. Sur les sept manchots suivis durant l'hiver Austral 2023, six ont dépassé le précédent record

de profondeur (343 m) et quatre celui de durée (9,2 min). Cependant, ces performances exceptionnelles n'étaient pas uniformément réparties : un individu (W36) n'a réalisé aucune plongée très profonde (≥ 343 m) ni très longue (≥ 9,2 min), tandis qu'à l'autre extrémité du spectre, « Jacques Mayol » a réalisé 195 plongées très profondes et 24 plongées très longues, établissant simultanément les deux nouveaux records de l'espèce (424,5 m et 10 min). Cette hétérogénéité des performances interindividuelles soulève une question complémentaire fondamentale : **quels individus sont capables d'approcher les limites de l'espèce, et pourquoi ?**

1.3. Variabilité interindividuelle des performances de plongée

Taille corporelle et performance de plongée

Durant la période estivale, les individus de moyenne et grande taille plongent globalement plus profondément et plus longtemps que ceux de petite taille (**Chapitre 2**), conformément aux prédictions allométriques (Kooyman 1989, Schreer & Kovacs 1997). Toutefois, nos résultats sont à nuancer dans la mesure où même si les individus de petite taille ont été moins performants, les classes de taille moyenne et grande ont montré des performances plus homogènes.

Nous avions émis l'hypothèse que, les proies étant plus accessibles en été pour les manchots royaux (Charrassin et al. 2002), les individus de grande taille ne seraient pas contraints d'exploiter leurs capacités physiologiques maximales pendant cette saison plus favorable. Par conséquent, **si des différences marquées de performances de plongée existent, elles devraient surtout être observables en hiver. Mais est-ce vraiment le cas ?**

Premières indications d'un effet taille en hiver

La variabilité interindividuelle étudiée en hiver n'a pas fait l'objet d'une analyse statistique formelle pour deux raisons : le faible nombre d'individus disponibles (n = 7), et le fait que ces individus n'étaient pas sélectionnés selon des extrêmes de taille, contrairement à l'analyse estivale. Cependant, nos observations préliminaires sur ces données complémentaires, certes parcellaires, révèlent des premiers indices particulièrement

intéressants (**Tab. II**). Pour ces premières analyses, nous avons utilisé les mesures de longueur de bec et d'aileron (moyenne côtés droit et gauche), qui, comme nous l'avons démontré, sont représentatives de la taille structurale des individus.

Tableau II : Caractéristiques de plongée et morphométrie des sept manchots suivis en hiver 2023

Individu	Sexe	Plongées profondes ≥ 50 m (n)	Plongées très profondes ≥ 343 m (n)	Plongées très longues ≥ 9,2 min (n)	Longueur de bec (mm)	Longueur d'aileron (mm)
W07	M	1949	33	10	126	323
W33	M	3118	12	1	117	324
W34	F	3037	16	0	121	339
W35	M	3247	3	0	127	334
W36	**F**	**3471**	**0**	**0**	**114**	**327**
MAYOL	**M**	**1531**	**195**	**24**	**128**	**322**
W38	M	2988	80	2	120	327

Un point remarquable est que l'individu du groupe ayant le plus petit bec, une femelle identifiée par « W36 », est le seul à n'avoir réalisé aucune plongée « exceptionnelle » (0 % de plongées très profondes, 0 % de plongées très longues, **Tab. II**). À l'inverse, Jacques Mayol, l'individu présentant la plus forte proportion de plongées de grandes profondeur et durée (~ 13 % et 2 %, respectivement), et détenteur des deux nouveaux records, disposait du bec le plus long (**Tab. II**). Ce contraste entre ces deux individus suggère que, dans les conditions contraignantes de l'hiver et donc lorsque les manchots sont potentiellement amenés à exploiter leurs capacités maximales, l'effet de la taille corporelle sur les performances de plongée pourrait se maintenir. En revanche, quand on s'intéresse à la longueur des ailerons, ou même aux individus de longueur de bec intermédiaire, ce lien taille vs. plongées très longues ou très profondes ne se maintient pas forcément. Le champion ici étudié, « Jacques Mayol » présentait d'ailleurs des ailerons relativement courts par rapport aux autres individus (**Tab. II**). Cette observation nous rappelle que la taille corporelle est une combinaison complexe de multiples traits morphologiques et qu'il est important de considérer des indices qui en tiennent compte, comme dans le **Chapitre 2,** d'autant plus sachant que ces traits sont influencés par les conditions environnementales rencontrées au moins pendant la période de croissance du poussin **(Chapitres 3 et 4)**.

Néanmoins, en prenant en compte nos résultats estivaux et ceux parcellaires obtenus en hiver, nous pouvons émettre l'hypothèse de l'existence d'un effet « seuil » de la taille corporelle sur les performances de plongées : **une taille minimale serait requise pour être capable de réaliser des plongées très profondes et prolonger significativement la durée d'apnée**.

L'identification de tels seuils morphologiques pourrait avoir des implications majeures dans un contexte de changement climatique. Des études récentes documentent un approfondissement significatif de la distribution des proies mésopélagiques sous l'effet du réchauffement des eaux de surface. Dans le courant de Californie, Iglesias et al. (2024) ont observé que durant la vague de chaleur marine de 2015-2016, les poissons mésopélagiques se sont enfoncés plus profondément que dans les conditions pré-vague de chaleur, jusqu'à un maximum de 100 m. Dans l'océan Austral, les modèles climatiques prédisent un approfondissement de 10-15 m de la distribution verticale du biote mésopélagique d'ici la fin du siècle (McMahon et al. 2019), accompagné d'une migration sud des myctophidés (Liu et al. 2024). Si certaines stratégies de fourragement estivales et/ou hivernales devenaient inopérantes en-dessous d'un seuil critique de taille, les petits individus pourraient être particulièrement affectés par ce double mouvement d'approfondissement et de déplacement latitudinal des proies, avec des conséquences potentielles sur la distribution des tailles corporelle dans les populations de manchots royaux.

Mais au-delà de ce seuil potentiel de taille, une problématique particulièrement intéressante qui reste à explorer est **: est-ce que tous les individus de même taille ont les mêmes capacités de plongée ?**

Au-delà de la taille : autres déterminants des performances individuelles de plongée

Pour y répondre, quels autres traits individuels prioriser ? Dans un premier temps, **l'âge des individus**, dont l'impact sur différents paramètres de plongée comme la profondeur a déjà été mis en évidence (**Fig. 2**, Le Vaillant et al. 2013). D'autant plus qu'une étude récente particulièrement prometteuse (Cristofari et al. preprint) ouvre une nouvelle voie pour estimer l'âge chez les oiseaux, ou au moins chez le manchot royal, grâce à une simple prise de sang et

à l'analyse du degré de méthylation de l'ADN des érythrocytes. L'étude, menée sur des manchots de zoo, demande encore à être validée *in natura*, mais la méthode présente un atout considérable : elle permettrait d'exploiter *a posteriori* des échantillons sanguins déjà collectés, offrant ainsi une opportunité unique d'explorer l'effet de l'âge sur de nombreuses études antérieures.

Ensuite, nos résultats (voir le '*Dive efficiency'* en **Chapitre 2)**, et les études de Le Vaillant et al. (2013) et Saraux et al. (2012), démontrent l'importance du **sexe** sur les performances de plongée, avec pour le moment de grandes incertitudes sur les possibles effets combinés avec la taille corporelle et l'âge des individus (**Fig. 2**). Le sexe serait donc le deuxième trait individuel à considérer en priorité.

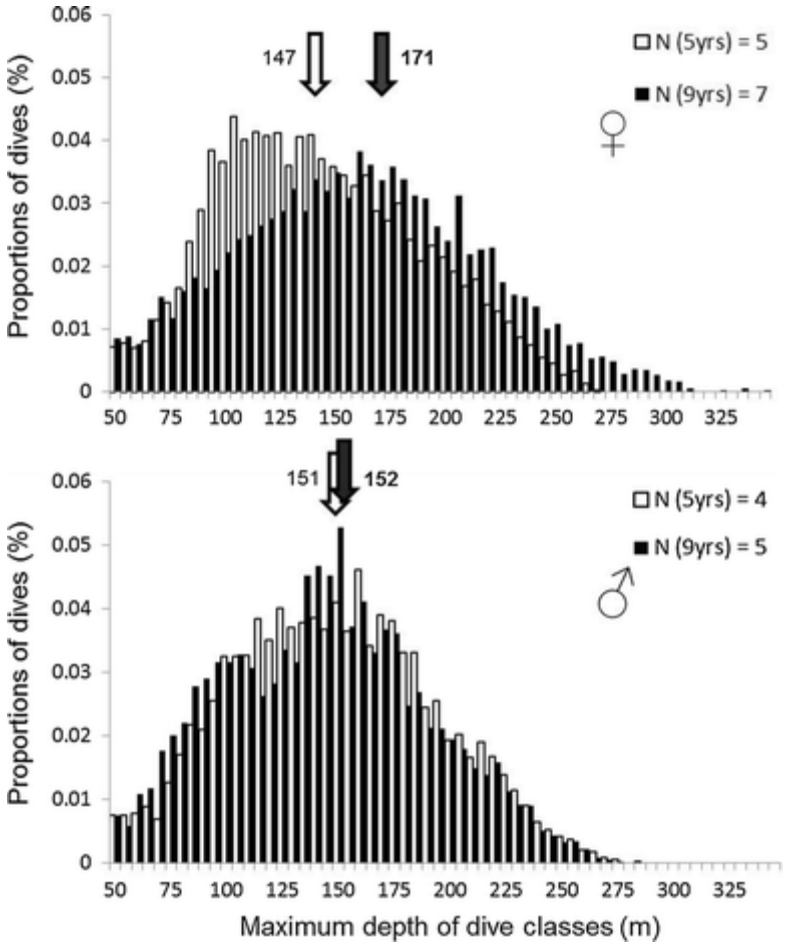


Figure 2 (Le Vaillant et al. 2013): Répartition des plongées selon la profondeur maximale (> 50 m, au sein des séries de plongées) en fonction du sexe (haut : femelles, bas : mâles) et de l'âge (barres vides : reproducteurs de 5 ans, barres pleines : reproducteurs de 9 ans). Les flèches ouvertes et fermées indiquent les valeurs moyennes pour les reproducteurs de 5 et 9 ans, respectivement.

On pourrait ensuite s'intéresser à **la condition corporelle**, dont la mesure permettrait d'accéder à plusieurs informations clés : (1) l'importance de l'adiposité dans l'isolation thermique (et donc, potentiellement, sur la durée d'apnée) et la profondeur de plongée via son effet sur la flottabilité ; (2) la profitabilité du voyage en mer à travers le bilan de masse corporelle totale, incluant la restauration des réserves adipeuses ; et (3) la masse musculaire à travers le gain de masse maigre. Néanmoins, ce paramètre reste particulièrement difficile à mesurer de manière reproductible sur le terrain, pour plusieurs raisons : (i) la capture des individus au moment précis de leur départ en mer est délicate (alors qu'elle est plus aisée à leur retour) ; (ii) les méthodes disponibles, qu'il s'agisse de techniques de dilution (par exemple au deutérium, voir HDO18) ou d'impédancemétrie (Ancel et al. 1997, Bour et al. 2007), restent coûteuses et parfois peu reproductibles ; (iii) leur mise en œuvre pose des questions éthiques quant au niveau de manipulation acceptable des individus au sein de la colonie (avec nécessité d'une anesthésie de courte durée); et (iv) ces approches restent imprécises lorsqu'on ne peut pas éliminer la masse du contenu stomacal, qui varie chez le manchot royal au retour de mer de 0 à plus d'un 1 kg (Gauthier-Clerc et al. 2000). Cette dernière limite pourrait être levée par échographie du contenu stomacal, réalisable sur le terrain à Crozet lors d'une anesthésie générale en complément des mesures de composition corporelle, grâce à la présence du DEEPER et de sa salle d'anesthésie-chirurgie dédiée (**Fig. 3**).

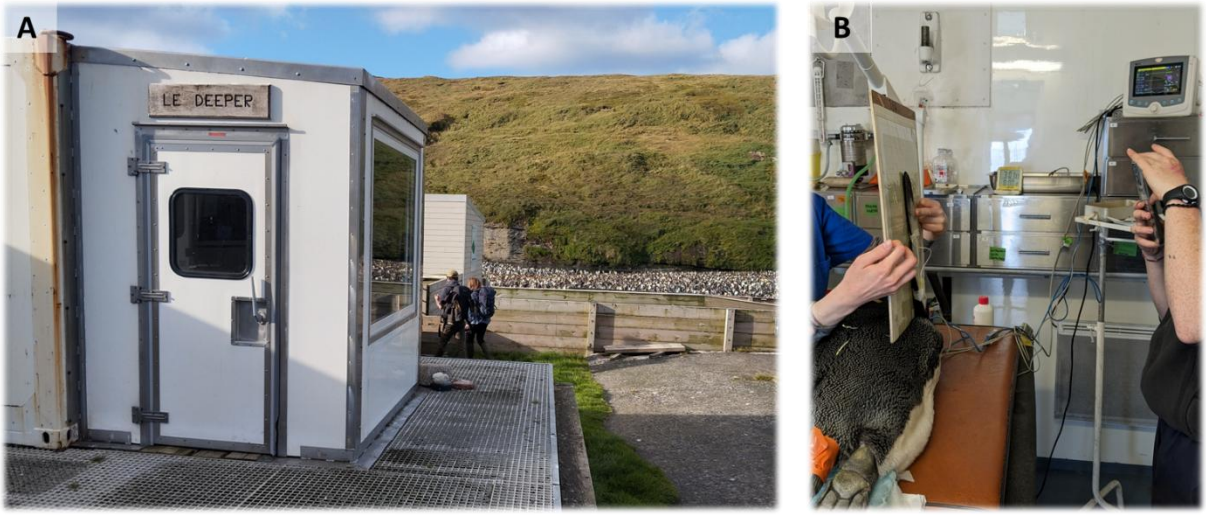


Figure 3 : (A) Batiment DEEPER et (B) salle de chirurgie à l'intérieur. En photo (B), un manchot adulte est mesuré après pose d'un *logger* LuL sous-cutané en anesthésie générale. © Maëlle Oberlin, Camille De Pasquale

La personnalité des individus serait également intéressante à considérer, d'autant plus qu'elle est relativement facilement accessible via des observations comportementales pendant au moins la période d'incubation et de soin du poussin jusqu'au stade crèche (indices d'agressivité, etc.). Une étude chez les manchots du Cap a ainsi démontré que les femelles qualifiées d'« audacieuses » suivent des trajectoires de recherche alimentaire plus sinueuses, ont une fréquence de *wiggles* plus élevée, parcourent une plus grande distance verticale, et explorent plus intensivement leur environnement (Traisnel & Pichegru 2019). Ces comportements suggèrent des stratégies de plongée et d'acquisition de ressources différentes selon la personnalité.

Enfin, plusieurs traits physiologiques pourraient jouer un rôle déterminant dans ces différences de performance individuelles. Parmi ceux-ci, les **capacités de stockage et de transport du dioxygène** constituent des candidats importants. Chez les manchots, les trois compartiments de stockage du dioxygène (système respiratoire (poumons et sacs aériens), sang et muscles) contribuent de façon équitable, chacun représentant environ un tiers des réserves totales (Kooyman 1989). On sait qu'il existe effectivement une certaine plasticité de teneurs ou qualité des pigments respiratoires, dans la mesure où la concentration en myoglobine du muscle pectoral des poussins de manchots royaux âgés de moins de 6 jours ne représente qu'environ 9 % des valeurs adultes (Noren et al. 2001). Ce schéma de développement est d'ailleurs similaire à d'autres endothermes marins comme les grands dauphins (*Tursiops truncatus*) ou les éléphants de mer du Nord (*Mirounga angustirostris*) (Noren et al. 2001). Une étude plus récente montre néanmoins que les manchots royaux juvéniles sont capables d'effectuer des plongées à plus de 100 m de profondeur dès la première semaine suivant leur premier départ en mer (Enstipp et al. 2021).

Cette approche « pigments respiratoires » faisait partie de mes objectifs de thèse à son début. Aussi Bastien Bauger, étudiant M2, m'avait aidée à **caractériser l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène des érythrocytes du manchot royal.** Nous avions pour projet d'étudier, pour le manchot royal, la variabilité interindividuelle et le lien potentiel avec la taille corporelle. Malheureusement, d'importants soucis techniques n'ont pas permis l'exploitation des résultats à une échelle intraspécifique (voir **Limites et perspectives**). Les résultats de la comparaison interspécifique sont présentés en **BOX 1** à titre informatif.

BOX 1 – Comparaison interspécifique de l'affinité Hb-O_2 (Bauger 2023)

A 18°C, le manchot royal présente une affinité Hb-O_2 intermédiaire entre celle du pélican frisé, vivant en basse altitude à affinité plus faible, et celle de l'oie à tête barrée, espèce capable de voler activement à haute altitude (au-dessus de l'Everest) à affinité plus forte (**Fig. A**). Autrement dit, à des températures équivalentes à celles atteintes en hypothermie de plongée (18°C abdomen, Handrich et al. 1997), l'hémoglobine du manchot royal fixe le dioxygène plus efficacement que celle d'un oiseau de plaine, mais moins que celle de l'oie à tête barrée à la même température de mesure.

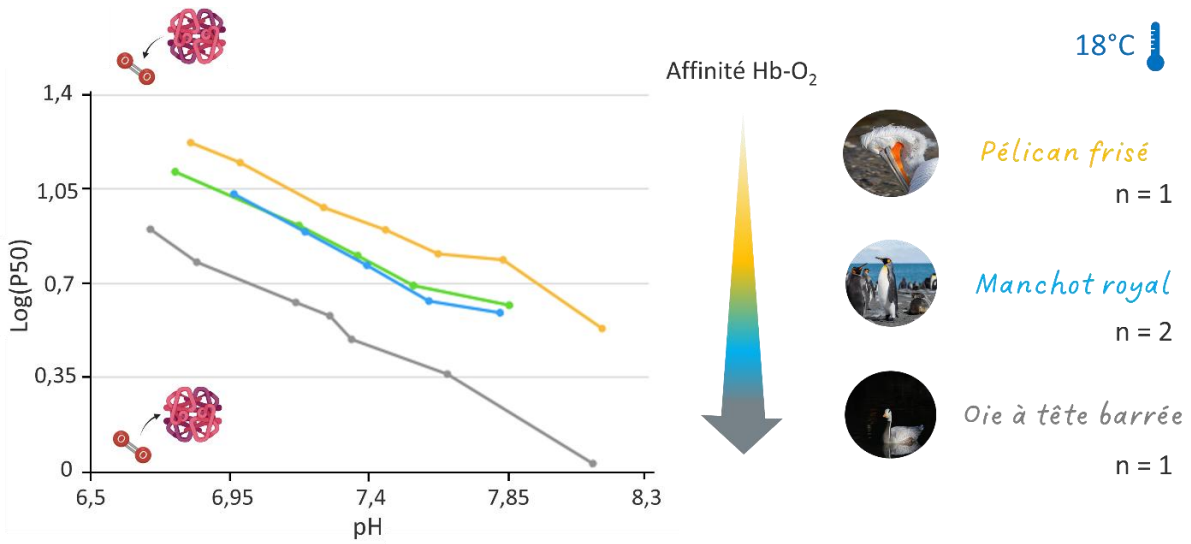


Figure A, adaptée de Bauger (2023): Courbes de dissociation de l'oxyhémoglobine chez le manchot royal, le pélican frisé, et l'oie à tête barrée, en fonction du pH à 18°C

Cette affinité diminue à pH acide (**Fig. A**), une propriété qui pourrait être avantageuse lors de la phase de remontée en fin de plongée, lorsque la reperfusion musculaire induit une acidose métabolique (libération de CO_2 et lactate accumulés dans les tissus).

En résumé, nous avons donc mis en évidence une **forte variabilité des performances de plongée au sein de la population de manchot royal de la Baie du Marin à Crozet, notamment associée à la diversité de taille corporelle**.

Nos résultats des **Chapitres 3 et 4** montrent que cette diversité phénotypique résulte d'une **interaction complexe entre transmission génétique et facteurs environnementaux**, dont l'investissement parental et certaines conditions océanographiques.

Mais **comment les changements de taille corporelle pourraient-ils potentiellement impacter les trajectoires futures de cette population située en limite nord de l'aire de répartition ?** Pour y répondre, nous devons d'abord établir le cadre conceptuel de la pensée évolutive, puis examiner comment nos observations s'y inscrivent.

2. Déterminants et dynamique de la taille corporelle

2.1. Fondements évolutifs

Variation phénotypique : le substrat de la sélection

Tout processus évolutif repose sur une condition fondamentale : l'existence d'une variabilité phénotypique au sein de la population. Sans cela, la sélection naturelle ne peut opérer. Nos résultats du **Chapitre 2** documentent précisément cette diversité intraspécifique : les manchots royaux de Crozet présentent une gamme de tailles corporelles qui se traduit fonctionnellement par des performances de plongée contrastées. Les individus de grande taille peuvent soutenir des plongées plus profondes et plus longues, accédant potentiellement à des ressources inaccessibles aux plus petits. **Une telle variabilité de taille corporelle n'est pas anecdotique car elle structure fortement les stratégies de recherche alimentaire et pourrait, dans un contexte de changements environnementaux, devenir le substrat d'une réponse adaptative**.

La transmission génétique comme condition d'évolution

Cependant, la présence de variation phénotypique à elle seule ne suffit pas pour qu'une population puisse répondre à la sélection naturelle sur plusieurs générations. Les traits morphologiques en question doivent être transmissibles à la descendance. C'est précisément ce que révèle notre **Chapitre 3** : la taille corporelle (longueurs de bec et d'aileron) des poussins de manchots royaux présente une composante génétique significative au cours de leur croissance pré-hivernale. À travers notre approche de cross-fostering, nous avons démontré que les parents biologiques de grande taille (aussi longueurs de bec et/ou d'aileron) produisent des poussins génétiquement prédisposés à être plus grands. **Cette transmission génétique constitue le deuxième pilier nécessaire à toute réponse évolutive**.

L'avantage reproducteur des phénotypes favorisés

Le troisième élément du triptyque évolutif concerne la relation entre le trait considéré et le succès reproducteur. Nos résultats suggèrent qu'une grande taille corporelle pourrait

conférer un avantage reproducteur, à travers plusieurs mécanismes. D'une part, les capacités de plongée supérieures des grands individus (**Chapitre 2**) leur permettraient théoriquement de maintenir un approvisionnement alimentaire supérieur à celui des parents les plus petits, en particulier lorsque les conditions océanographiques se dégradent. D'autre part, nos observations préliminaires du **Chapitre 4** montrent une association positive entre l'augmentation temporelle de la longueur de l'aileron des poussins au *fledging* et le succès reproducteur annuel de la population. Notons qu'il est tout à fait possible qu'une amélioration des conditions environnementales (notamment à terre, et pour conséquence une limitation des pertes thermiques) puisse avoir simultanément favorisé la croissance générale des poussins, et augmenté leur survie à l'hiver, donc le succès reproducteur global de la population (Brisson-Curadeau et al. 2023). Mais dans ce cas de figure, ce serait une corrélation sans lien causal direct entre taille individuelle et performances reproductrices. En revanche, nous avons aussi discuté l'hypothèse que dans le contexte d'une dégradation des conditions en mer, de meilleurs soins parentaux et une meilleure résistance au jeûne des grands poussins pourraient s'additionner. Plus précisément, les grands poussins sont davantage produits par les parents de grande taille, qui pourraient mieux approvisionner leur descendance (**Chapitres 2 et 3**), et les poussins de grande taille pourraient mieux survivre à l'hiver grâce à (i) leur rapport surface/volume plus avantageux face au froid, (ii) de plus grandes réserves adipeuses initiales et (iii) peut-être de meilleures dispositions à se maintenir au cœur des crèches, limitant pertes caloriques et (iv) risques de prédation. **Même si, certes, le lien entre taille corporelle et succès reproducteur individuel reste à prouver, cette convergence d'indices renforce l'hypothèse d'une possible réponse adaptative à la sélection. Mais ces prérequis sont-ils suffisants ?**

Le temps de génération comme facteur limitant ?

Même si les trois conditions décrites ci-dessus semblent réunies (variabilité phénotypique, héritabilité, potentiel avantage sélectif), une contrainte majeure persiste compte tenu de la grande longévité du manchot royal : le temps de génération (i.e. âge moyen des parents d'une cohorte de poussins). Estimé à environ 17,4 ans chez cette espèce (Delord et al. 2004), ce paramètre démographique limite considérablement la vitesse à laquelle une réponse évolutive pourrait se manifester.

Une synthèse de 484 études menées sur des espèces d'oiseaux et mammifères marins a en effet montré que **celles concernées par des temps de génération relativement longs sont plus vulnérables aux changements climatiques (Orgeret et al. 2022)**. Les auteurs ont également démontré que les effets des changements climatiques ne deviennent détectables qu'après des durées d'étude variant de 10 à 29 ans selon les espèces et les régions océaniques considérées, soulignant l'importance des programmes de suivi à long terme pour comprendre les impacts des changements environnementaux (comme le programme long-terme ANTAVIA de Céline Le Bohec, ayant permis l'étude développée en **Chapitre 4**).

Cette contrainte temporelle est d'autant plus marquée chez les manchots que des analyses génomiques récentes ont révélé leurs taux d'évolution moléculaire comme étant les plus faibles jamais détectés chez les oiseaux (avec leurs cousins Procellariiformes, **Fig. 4**, Cole et al. 2022). Bien que certains gènes spécifiques liés au développement osseux et à la croissance (CREB3L1 et SMARCAD1) montrent des signaux de sélection positive chez les deux plus grandes espèces, dont le manchot royal, les taux d'évolution demeurent globalement très faibles (Cole et al. 2022).

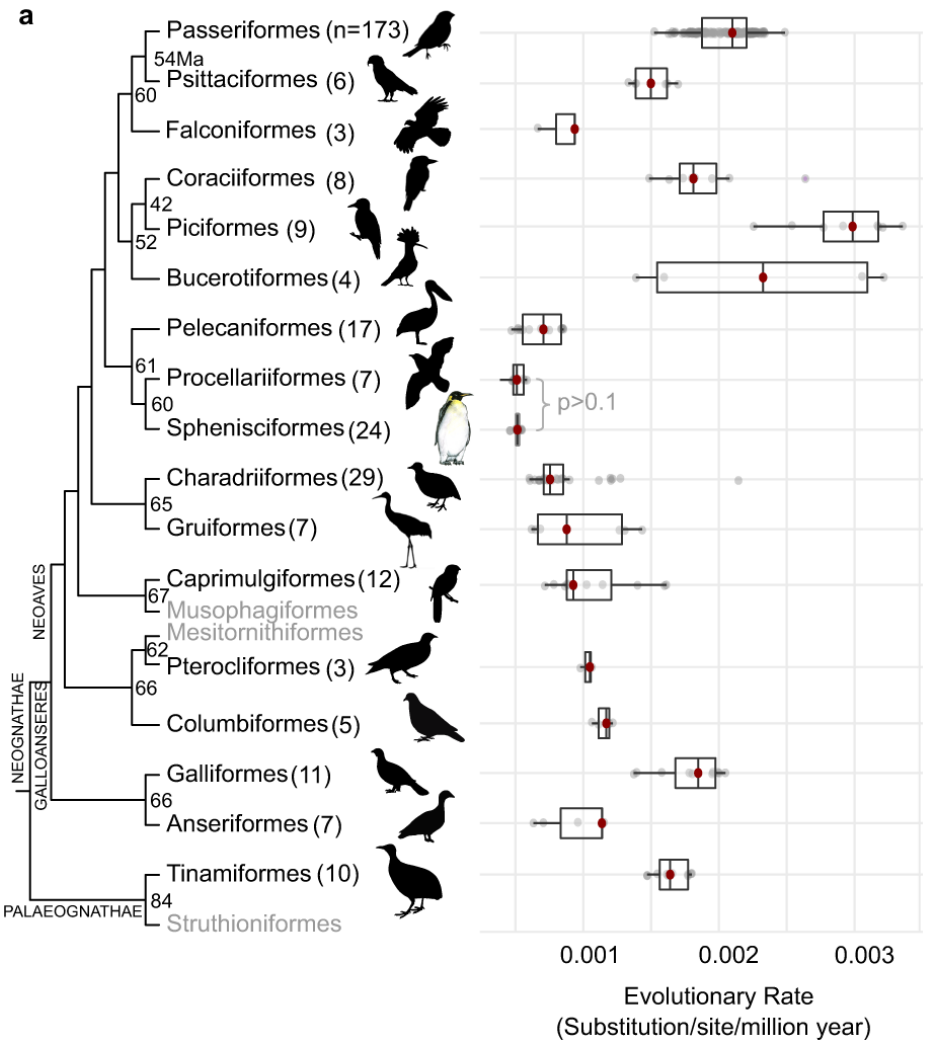


Figure 4 (Cole et al. 2022) : Taux d'évolution dans les ordres d'oiseaux. Les Sphénisciformes (manchots) et les Procellariiformes présentent le taux d'évolution le plus faible parmi les ordres d'oiseaux actuels. Les chiffres indiqués à l'extrémité des branches représentent la taille de l'échantillon dans chaque groupe. Les chiffres situés aux nœuds indiquent les temps de divergence (en millions d'années) entre chaque ordre et son taxon frère. Les taux d'évolution pour les ordres comprenant moins de trois espèces échantillonnées (en gris : Musophagiformes, Mésitornithiformes et Struthioniformes) n'ont pas été estimés. Les boîtes à moustaches montrent la médiane, les charnières correspondant aux 1er et 3ème quartiles, et les moustaches s'étendant jusqu'à 1,5 fois l'intervalle interquartile. Les points rouges représentent les valeurs moyennes.

Ainsi, **même si la taille corporelle du manchot royal pourrait théoriquement répondre à la sélection naturelle, l'adaptation évolutive de ce trait est questionnable à l'échelle de temps des changements climatiques en cours** (l'espèce ne pourrait accumuler que 3 à 6 générations sur la période critique projetée de changements climatiques (50-100 ans, Péron et al. 2012). **Dans ce contexte, les mécanismes proximaux, notamment la plasticité phénotypique et les**

effets parentaux, pourraient jouer un rôle déterminant dans la réponse immédiate de l'espèce aux variations environnementales.

2.2. Plasticité phénotypique : mécanisme clé de réponse rapide

'Nature versus nurture'

Le fait d'observer à la fois une transmission génétique de la taille corporelle (**Chapitre 3**) et une influence de l'environnement (**Chapitres 3 et 4**) n'est pas particulière au manchot royal ! Dans le monde vivant, la plupart des traits phénotypiques résultent d'une telle combinaison entre héritage génétique et conditions de développement, ce que l'on nomme communément '*nature versus nurture'* (Galton 1874, Pigliucci 2001, West-Eberhard 2008).

Cela reflète l'existence d'une **plasticité phénotypique de la taille corporelle, soit la capacité d'un même génotype à produire différents phénotypes selon l'environnement auquel il est confronté (ce qui, dans le cas du poussin de manchot royal, correspond à son environnement de croissance) (Pigliucci 2001).** Cette plasticité phénotypique est un mécanisme important par lequel les populations peuvent répondre plus rapidement à des changements environnementaux que par la seule voie de la sélection génétique (Pigliucci 2001). Face à des modifications océanographiques rapides telles que celles projetées pour les prochaines décennies, cette capacité d'ajustement phénotypique pourrait s'avérer cruciale pour les manchots royaux de Crozet. En effet, si la population peut produire des individus de tailles variées en fonction des conditions rencontrées pendant leur croissance, elle dispose d'une flexibilité immédiate pour faire face aux fluctuations environnementales, sans attendre qu'une réponse génétique ne se mette en place sur plusieurs générations.

Toutefois, la taille corporelle étant en réalité un composite de plusieurs traits morphologiques (p.ex. longueurs de bec, d'aileron, de tarse, etc.), la « réponse » aux changements environnementaux pourrait ne pas être uniforme pour tous les traits considérés. Cette variabilité trait-spécifique de la plasticité soulève donc la question suivante : **tous les traits morphologiques constitutifs de la taille corporelle présentent-ils la même sensibilité environnementale ?**

Variabilité de la plasticité phénotypique

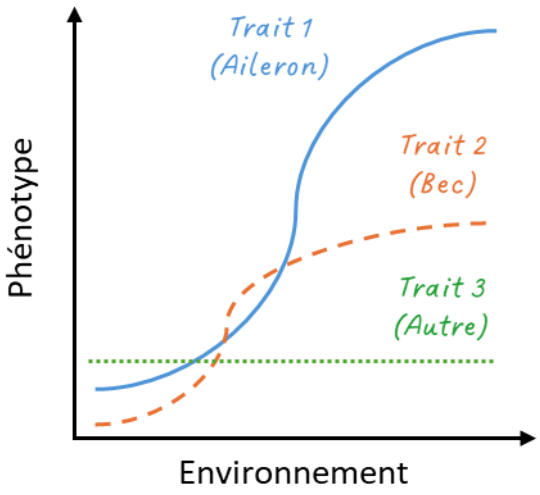


Figure 5 : Normes de réaction théoriques pour trois traits morphologiques. Le trait morphologique 1 présente une plasticité phénotypique supérieure aux traits 2 et 3. Le trait morphologique 3 dont le phénotype ne varie pas quel que soit le niveau de changement environnement est dit « robuste »

La norme de réaction, illustrée en **Figure 5,** décrit la sensibilité d'un trait phénotypique à la modification d'un ou plusieurs facteurs de l'environnement pour un génotype donné (West-Eberhard 2008). La pente de cette courbe reflète le degré de plasticité phénotypique. Au sein d'un même individu, différents traits morphologiques peuvent présenter des normes de réaction contrastées, et donc des degrés de plasticité différents (Scheiner & Lyman 1989, Schlichting & Pigliucci 1998). La **Figure 5** illustre ce principe : un même génotype peut exprimer une forte plasticité pour un trait (« Trait 1 », courbe à pente prononcée) et une faible plasticité pour un autre trait (« Trait 2 », courbe à pente plus faible).

Prenons l'exemple concret des traits morphologiques des poussins de manchots royaux. Dans notre étude, nous avons observé que les effets relatifs des parents biologiques et adoptifs sur la taille des poussins varient au cours du développement pré-hivernal et diffèrent entre les longueurs de bec et d'aileron (**Chapitre 3**). À l'échelle interannuelle, cette différence est également apparente : la longueur du bec après l'hiver, au *fledging,* n'est pas significativement affectée par la latitude de l'isotherme 4 °C (soit la localisation du Front Polaire), contrairement à celle de l'aileron (**Chapitre 4**). Ensemble, ces observations suggèrent que le bec et l'aileron présentent des sensibilités environnementales contrastées, reflétant possiblement des normes de réaction différentes (**Fig. 5**). Une interprétation possible est que le bec serait soumis à une canalisation développementale plus forte (**Fig. 5**, « Trait 2 »), tandis que l'aileron bénéficierait d'une plus grande plasticité phénotypique en réponse aux conditions environnementales rencontrées pendant la croissance (par exemple nutritionnelles et thermiques, **Fig. 5**, « Trait 1 »). En effet, du fait de la spécialisation alimentaire du manchot

royal, le bec pourrait avoir une longueur optimale pour être pleinement fonctionnel. L'aileron, en revanche, pourrait être moins contraint fonctionnellement et donc plus libre de varier en fonction des ressources disponibles pendant la croissance. Ce patron a d'ailleurs été documenté chez les oiseaux terrestres, notamment dans une étude sur le roselin familier (*Carpodacus mexicanus*), montrant que la longueur de l'aile présente une plus grande sensibilité aux conditions environnementales pendant le développement que la longueur du bec (Badyaev 2009).

Cette variabilité trait-spécifique de la plasticité démontre que la population de manchots royaux dispose d'une capacité de réponse phénotypique différenciée face aux variations environnementales, **certains traits morphologiques (longueur de l'aileron) pourraient être plus sensibles que d'autres (longueur du bec) à certaines conditions de croissance**. Toutefois, si nos résultats établissent l'existence de cette plasticité, ils nous amènent maintenant à considérer les **mécanismes par lesquels les conditions environnementales se traduisent concrètement en termes de variations de taille chez les poussins**.

2.3. Les parents, médiateurs entre environnement et croissance

A moins d'être corrélées à des conditions climatiques à terre, les conditions océanographiques en tant que telles n'affectent pas directement la croissance des poussins, mais transitent par les capacités de recherche alimentaire et d'approvisionnement de leurs parents. Cette médiation parentale soulève une question importante : **si les conditions environnementales varient, dans quelle mesure la taille et les performances des parents influencent-elles la capacité de leur poussin à atteindre son plein potentiel de croissance ?**

Taille potentielle versus celle atteinte

Les parents biologiques de grande taille, grâce à leurs capacités de plongée supérieures (**Chapitre 2**), pourraient maintenir un approvisionnement alimentaire suffisant même lors d'années où le Front Polaire se décale vers le sud, permettant à leurs poussins (de grande taille du fait de leur potentiel génétique, **Chapitre 3**) d'atteindre pleinement leur potentiel de croissance dans des conditions environnementales défavorables (**Fig. 6**). Autrement dit, **la plus**

grande taille des parents pourrait permettre l'apport de bols alimentaires plus grands, permettant à leurs poussins d'atteindre pleinement la taille déterminée par leur génétique, même dans des années difficiles. Ce phénomène serait amplifié, comme discuté plus haut, par le fait que les **grands poussins résisteraient mieux au jeûne prolongé lorsque leurs parents sont en mer, ou lors de conditions météorologiques plus froides/venteuses à terre**, en raison notamment d'un rapport surface/volume plus faible limitant leurs pertes thermiques.

À l'inverse, les parents de petite taille produisant des poussins génétiquement plus petits (**Chapitre 3**) et disposant de performances de plongée réduites (**Chapitre 2**) seraient moins bien armés pour compenser un approvisionnement alimentaire limité lors des années défavorables. Cela réduirait la vitesse de croissance de leur poussin et ses capacités à atteindre une masse ou une taille corporelle suffisantes avant les rigueurs de l'hiver (**Fig. 6**).

Ce mécanisme pourrait entraîner à court-terme deux conséquences (**Fig. 6**) :

1. Une **augmentation de la variabilité interindividuelle de la taille** : lors des mauvaises années, les poussins issus de parents petits demeurant encore plus petits, la gamme de tailles au *fledging* pourrait s'élargir.

2. Une **survie différentielle en faveur des grands poussins** : si les individus de plus petite taille sont trop maigres/petits pour survivre à l'hiver, seuls les poussins plus gras/ de grande taille persisteraient dans la cohorte, conduisant à une sélection en faveur des phénotypes de grande taille. Il est important de noter que cette mortalité différentielle interviendrait probablement durant l'hiver Austral, et non au moment du *fledging* lui-même. En effet, nous savons que les poussins issus de reproducteurs tardifs ('*late breeders'*), sont généralement plus maigres et plus petits au *fledging*, et survivent beaucoup moins que ceux issus des reproducteurs précoces ('*early breeders'*), du moins dans les colonies d'étude de Kerguelen et Crozet (Observations du CEBC, Stier et al. 2014).

Cette seconde hypothèse de survie différentielle rejoint nos observations du **Chapitre 4** (voir section 2.1) avec l'hypothèse de l'élimination préférentielle des petits poussins issus de petits parents lors des années défavorables. Des études sur la survie des poussins en fin d'hiver en fonction de leur taille à l'entrée de l'hiver seraient nécessaires pour tester cette hypothèse.

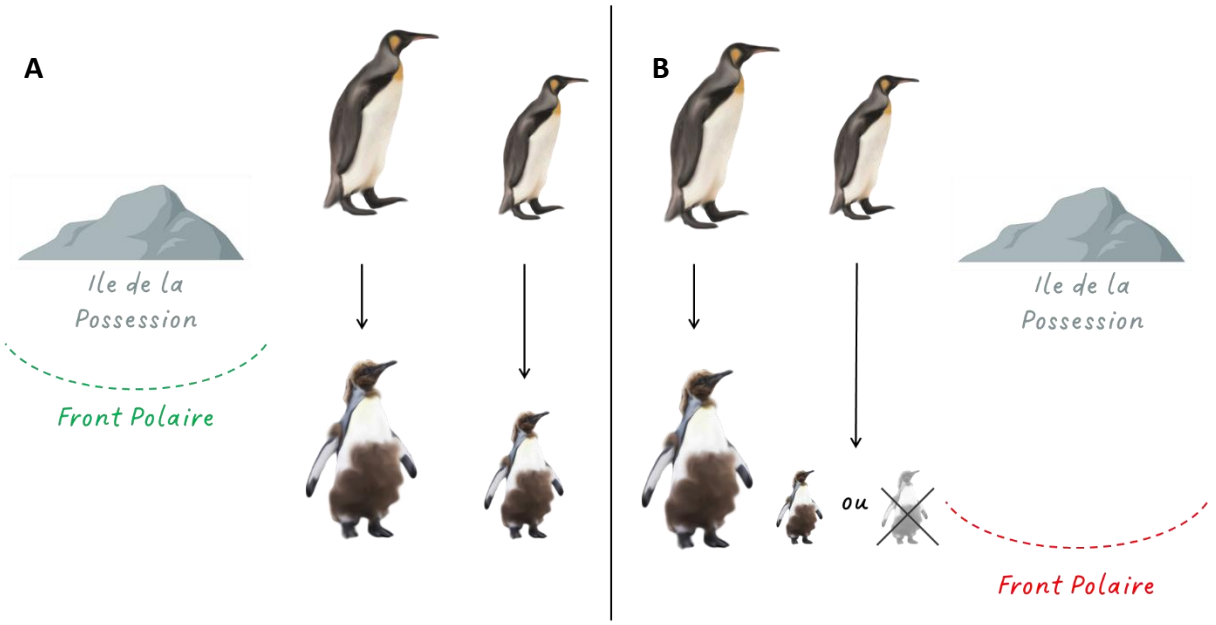


Figure 6 : Schéma conceptuel de l'effet de la taille parentale sur la taille des poussins au *fledging* en fonction des conditions océanographiques (ici exemple de la position du Front Polaire) (A) favorables, et (B) défavorables

Fenêtres développementales critiques

Le concept de « fenêtre développementale critique » émerge de ces considérations (e.g. Van de Pol & Cockburn 2011). Il postule que **l'impact des conditions environnementales sur le phénotype des juvéniles n'est pas uniforme tout au long de la croissance**, mais particulièrement fort pendant certaines périodes spécifiques du développement.

L'existence de telles fenêtres développementales critiques a été documentée chez d'autres espèces d'oiseaux marins. Chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) par exemple, la température de l'air et la température de surface de la mer pendant les périodes de pré-ponte et d'incubation prédisent le taux de croissance maximal du poussin et le moment où ce maximum est atteint, tandis que ces mêmes températures mesurées pendant la période de croissance elle-même (après éclosion) prédisent mieux la masse maximale atteinte par les poussins (Sauve et al. 2022). Chez le manchot Adélie, les poussins de plus grande taille (longueur d'aileron, longueur tibia-tarse, masse) à l'entrée en crèche présentent une probabilité plus élevée de survie jusqu'au *fledging* (**Fig. 7**, Jennings et al. 2023). Cette variation de taille reflète la capacité des parents à nourrir leur poussin pendant leur croissance, même

dans des conditions environnementales défavorables, sans que l'étude ne précise les facteurs expliquant les différences entre parents (Jennings et al. 2023).

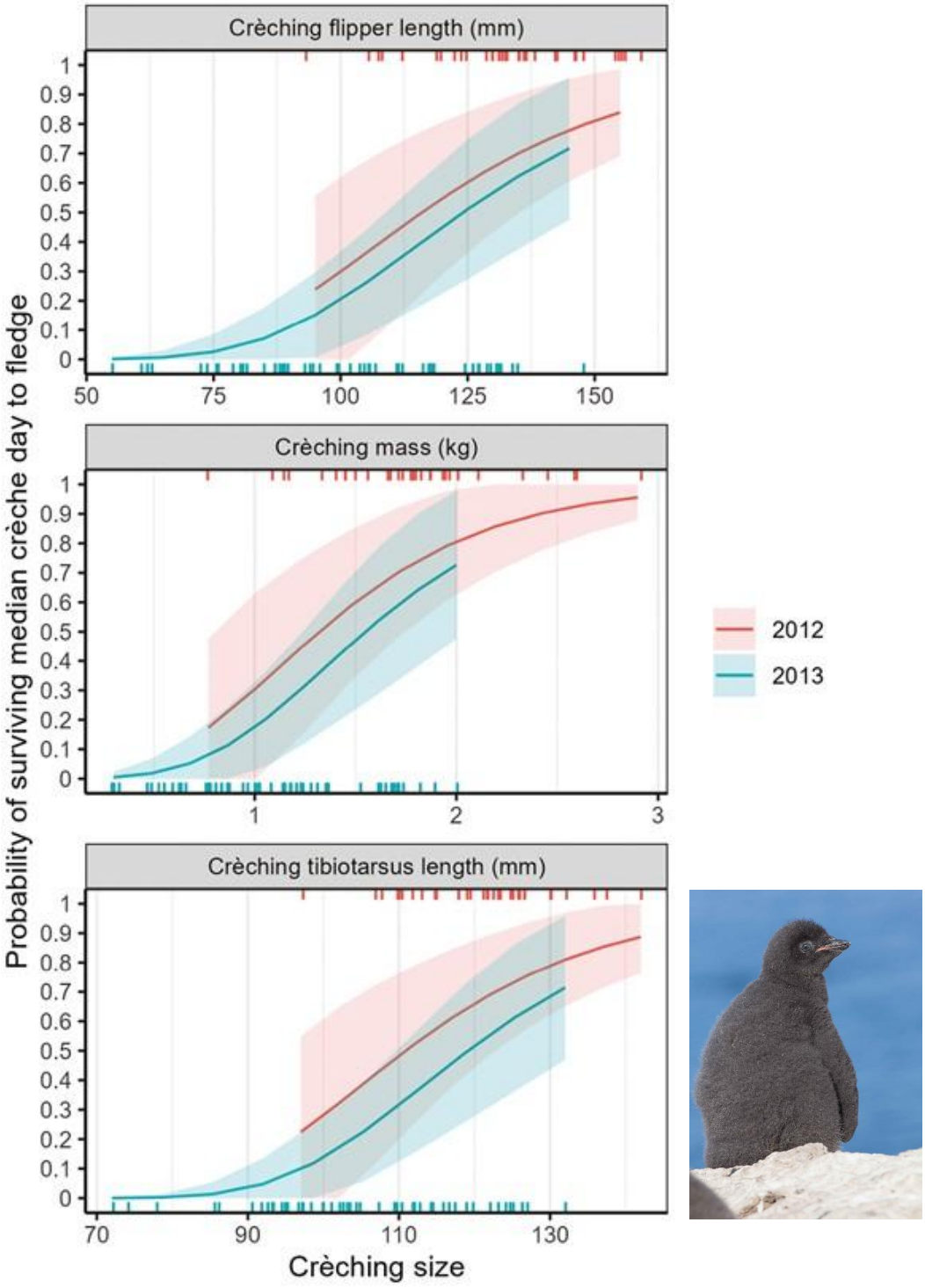


Figure 7 (Jennings et al. 2023) : Estimations de la probabilité de survie entre l'entrée en crèche et le *fledging*, en fonction de la taille à l'entrée en crèche, chez les poussins de manchots Adélie de Cape Crozier, île de Ross, Antarctique

Dans notre étude préliminaire du **Chapitre 4**, nous avons identifié deux périodes critiques pour l'effet de l'éloignement de l'isotherme 4°C de surface sur la longueur de l'aileron, dont une qui se situait en fin d'été Austral (avril) et l'autre au cœur de l'hiver Austral (juin-juillet). La première période correspond justement au moment où les poussins se regroupent en crèches et où les adultes effectuent plusieurs courts voyages de recherche alimentaire avant les longs départs hivernaux (Bost et al. 2013).

Ces périodes pourraient représenter des fenêtres développementales critiques pendant lesquelles la latitude de la position du Front Polaire pourrait moduler les capacités de recherche alimentaire et la stratégie des parents par rapport à un choix de voyages courts à proximité de la colonie ou de voyages longs, avec un impact direct sur la croissance des poussins. **Mais si les conditions rencontrées pendant ces fenêtres critiques déterminent la taille des poussins au *fledging*, qu'advient-il de ces différences une fois les individus devenus adultes ?**

2.4. Le paradoxe temporel des déterminants de la taille corporelle

En l'absence de données adaptées (peu de poussins suivis ayant été remesurés à l'âge adulte), nous n'avons pas été en mesure d'établir un lien entre la taille des parents et celle de leur poussin à l'âge adulte. Toutefois, nos résultats révèlent un apparent paradoxe temporel : bien qu'une grande taille corporelle semble conférer un avantage fonctionnel à l'âge adulte par l'amélioration des capacités de plongée (**Chapitre 2**), cette taille est particulièrement impactée par les conditions environnementales rencontrées pendant la période de croissance juvénile (**Chapitres 3 et 4**). Ce décalage temporel entre la détermination d'un trait (pendant la croissance) et l'expression de son avantage fonctionnel (à l'âge adulte) est défini comme un mécanisme d'effets *carry-over* (Harrison et al. 2011).

D'une part, **les individus ayant atteint une grande taille au *fledging* conserveraient cet avantage morphologique tout au long de leur vie avec de meilleures performances de plongée et donc aussi, potentiellement, reproductives (*'silver spoon effect',* Grafen 1988).** D'autre part, **les individus contraints à une croissance sous-optimale demeureraient**

durablement plus petits, subissant ainsi une double pénalité, d'abord pendant la croissance, puis durant toute leur vie d'adulte, avec des performances de plongée et reproductives moindres. Il convient néanmoins de considérer la possibilité d'une croissance compensatoire en période *post-fledging*, une fois la phase critique des 3-4 premiers mois en mer franchie (Orgeret et al. 2016), permettant aux individus d'atteindre une taille conforme à leur génome. Cette hypothèse mériterait d'être testée en comparant la taille au *fledging* et la taille adulte des mêmes individus.

De tels effets à long terme des conditions précoces ont également été mis en évidence chez d'autres oiseaux marins longévifs. Chez le manchot pygmée (*Eudyptula minor*), une étude sur 26 ans portant sur plus de 2 200 poussins a révélé que les trajectoires de croissance juvénile déterminent la survie et le succès reproducteur tout au long de la vie (Wintz et al., 2025). Les poussins ayant connu une croissance sous-optimale (masse corporelle réduite au '*fledging*') présentent non seulement une survie juvénile réduite, mais également un âge à la première reproduction retardé et un succès reproducteur à vie (nombre total de descendants produits) diminué. Bien que les déterminants de ces différentes trajectoires de croissance restent à élucider (combinaison de facteurs environnementaux, qualité parentale et caractéristiques individuelles), cet exemple illustre comment la variabilité de la croissance précoce génère une hétérogénéité durable au sein d'une population.

Nous avons ainsi exploré différents mécanismes par lesquels la taille corporelle est déterminée chez le manchot royal et comment ces mécanismes pourraient permettre à la population de répondre aux variations environnementales. **Mais ces capacités d'adaptabilité seront-elles suffisantes face à l'ampleur et <u>la rapidité</u> des changements océanographiques projetés pour l'océan Austral ?**

3. Quel avenir pour le manchot royal de Crozet face aux changements océanographiques ?

Les conséquences potentielles de ces changements océanographiques sur la population de manchots royaux de Crozet ont déjà fait l'objet de projections alarmantes. Les modèles développés par Péron et al. (2012) prévoient un déplacement vers le sud du Front

Polaire de 25 à 40 km par décennie selon les scénarios climatiques du GIEC, conduisant à un doublement de la distance de prospection nécessaire pour atteindre les zones d'alimentation optimales d'ici 2100. Un tel éloignement dépasserait largement la portée de prospection habituelle des manchots royaux reproducteurs et pourrait entraîner un déclin chronique de la population, à moins que les manchots ne développent des stratégies alternatives.

3.1. Réponses comportementales et écologiques aux changements projetés

Face à ces projections pessimistes, nous pouvons désormais dresser un bilan d'ensemble et apporter des éléments de réponse à la question qui a sous-tendu nos réflexions au cours des différents chapitres de cette thèse : **le manchot royal de Crozet pourrait-il théoriquement adopter une stratégie alternative consistant à exploiter les myctophidés des couches profondes en plongeant plus près de la colonie ?**

A l'échelle individuelle, les capacités physiologiques documentées au **Chapitre 1** indiquent que la plupart des manchots peuvent atteindre les profondeurs nécessaires (> 300 m) et prolonger leur durée d'apnée en conséquence. Néanmoins, maintenir régulièrement ces plongées profondes comme comportement de routine semble plus contraignant, voire hors de portée pour les individus de petite taille (**Chapitre 2**), questionnant leur capacité à assurer un apport alimentaire suffisant pour leur poussin. Même pour les individus de grande taille, la soutenabilité de ce comportement reste incertaine : l'efficacité de plongée (durée au fond de la plongée / durée totale du cycle de plongée) diminue forcément avec la profondeur (**Chapitres 1 et 2**). Toutefois, deux facteurs pourraient atténuer cette contrainte : (i) une réduction du coût énergétique des plongées prolongées, suggérée par nos résultats préliminaires sur les données hivernales (**Fig. 1**), et (ii) une densité ou accessibilité des proies plus favorable en profondeur, une information dont nous ne disposons pas actuellement, mais que nos données en cours d'analyse (loggers LuL, enregistreurs de température corporelle en plus de la pression) permettront de tester.

À l'échelle populationnelle, si cette pression environnementale (approfondissement et éloignement des proies) persistait sur plusieurs générations, une réponse démographique

pourrait théoriquement s'opérer. La transmission de la taille corporelle des parents aux poussins (**Chapitre 3**), combinée à l'avantage physiologique des grands plongeurs face à des proies plus profondes, pourrait favoriser progressivement une population composée majoritairement d'individus de plus grande taille. L'augmentation temporelle de la longueur d'aileron au *fledging* observée au **Chapitre 4** pourrait constituer un signal précoce d'un tel processus.

Toutefois, d'autres réponses alternatives méritent d'être considérées :

D'une part, est-ce qu'un changement de régime alimentaire pourrait-être envisageable ?

Des changements dans la disponibilité des proies peuvent conduire les prédateurs supérieurs des hautes latitudes à modifier leur régime alimentaire vers des proies sous-optimales, moins caloriques (Österblom et al. 2008). Ces changements de qualité alimentaire peuvent entraîner divers effets négatifs sur les prédateurs marins, incluant un déclin de la condition corporelle et du succès reproducteur (Österblom et al. 2008). Une étude menée au Spitzberg et au Groenland prédit qu'en réponse au réchauffement des masses d'eau d'ici la fin du 21ème siècle, le régime alimentaire du mergule nain (*Alle alle*) basculera vers une communauté zooplanctonique dominée par *Calanus finmarchicus*, un copépode typique des eaux plus chaudes, moins riche en lipides que l'espèce arctique *C. glacialis* actuellement consommée (Karnovsky et al. 2010). Pendant l'élevage des poussins, les manchots royaux de Crozet se nourrissent principalement de trois espèces de myctophidés : *Krefftichthys anderssoni, Protomyctophum tenisoni* et *Electrona carlsbergi* (Cherel et al. 1993). Ils consomment occasionnellement des calmars et l'on pourrait envisager un changement de régime alimentaire vers plus de céphalopodes. Toutefois, les calmars sont moins énergétiques (faible contenu lipidique) et en biomasse moindres que les poissons lanternes (Cherel & Ridoux 1992), ce qui rend cette hypothèse peu probable, en tout cas pour un maintien de la population de Crozet.

D'autre part, est-ce que les manchots pourraient répondre aux changements environnementaux en se dispersant vers des colonies moins impactées par les modifications océanographiques ?

Dans certaines régions de l'océan Austral, comme l'Archipel Kerguelen, la position du Front Polaire est davantage contrainte par la bathymétrie, ce qui limite de façon importante la variabilité temporelle de sa position latitudinale (**Fig. 8,** Sokolov & Rintoul 2009, Pauthenet et al. 2018). Ces populations devraient donc être moins affectées par l'éloignement du Front Polaire prédite par les modèles climatiques (Brisson-Curadeau et al. 2023).

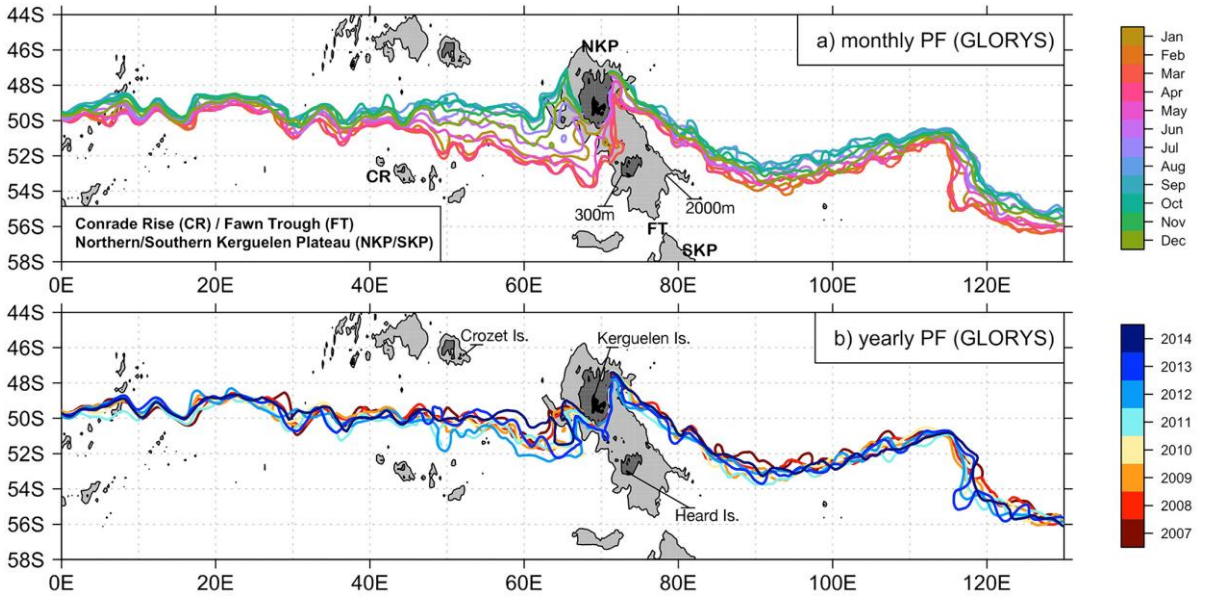


Figure 8 (Pauthenet et al. 2018) : Cartes du Front Polaire (PF) dans le secteur indien de l'océan Austral, montrant la position moyenne mensuelle (en haut), et la position moyenne annuelle du PF (en bas) selon les données GLORYS (2007–2014)

Cependant, bien que les manchots royaux possèdent une capacité de dispersion à longue distance, comme en témoigne la faible différenciation génétique entre colonies séparées par des milliers de kilomètres, environ 77% des juvéniles qui ont quitté la colonie retournent se reproduire sur leur colonie natale, suggérant une faible mortalité juvénile et une philopatrie élevée (Saraux et al. 2011, Clucas et al. 2016). Les mouvements juvéniles observés lors de la première année en mer, bien que couvrant de vastes zones océaniques, constituent aussi bien une phase d'exploration et d'apprentissage des compétences de recherche alimentaire qu'une véritable prospection de nouveaux sites de reproduction (Orgeret et al. 2019). Cependant, au vu de la forte philopatrie actuelle, la dispersion juvénile ne pourrait à elle seule compenser l'éloignement du front auquel sont confrontées les colonies de Crozet, et demeurerait donc plutôt un phénomène marginal. En revanche, la dispersion des adultes reproducteurs vers

d'autres colonies reste un phénomène largement inexploré et pourrait constituer une réponse possible aux changements environnementaux en cours et futurs.

3.2. La diversité intraspécifique est-elle vraiment un atout ?

Nous avons mis en lumière une diversité intraspécifique marquée dans les comportements de plongée / recherche alimentaire chez le manchot royal, corrélée notamment à la taille corporelle et à la saison. Cette variabilité phénotypique peut être interprétée selon deux scénarios contrastés quant à l'avenir de la population de Crozet.

Scénario optimiste : effet portfolio et résilience de la population

Dans un scénario optimiste, les manchots royaux de l'Archipel Crozet maintiendraient des populations viables grâce à la combinaison des mécanismes d'ajustement à plusieurs niveaux, du comportemental à la microévolution. Tout d'abord, les individus pourraient ajuster leurs stratégies de recherche alimentaire (profondeur, zones de prospection, durée des voyages) en fonction du déplacement du Front Polaire et de l'approfondissement des proies, comme ils le font déjà entre l'été et l'hiver (**Chapitres 1 et 2**). Ensuite, la variabilité de taille corporelle et de performances de plongée au sein de la population pourrait permettre de tamponner l'effet des fluctuations environnementales, les individus de grande taille, capables d'atteindre les proies les plus profondes, étant favorisés (**Chapitre 2**). Enfin, la transmission génétique de la taille corporelle permettrait une sélection progressive des phénotypes les mieux adaptés aux nouvelles conditions sur plusieurs générations (**Chapitre 3**).

Ce scénario s'appuie sur le concept d'effet portfolio, selon lequel la diversité au sein des systèmes biologiques permet de stabiliser leurs propriétés globales (Schindler et al. 2015). Surtout documenté chez les saumons, l'exemple classique provient des saumons rouges (*Oncorhynchus nerka*) de la baie de Bristol en Alaska : la présence de plusieurs centaines de populations différentes réduit de plus de 50 % la variabilité interannuelle du nombre de saumons qui reviennent se reproduire dans la baie, comparé à ce qui serait attendu pour une population homogène unique (Schindler et al. 2010).

Plus généralement, des travaux récents suggèrent que la variation intraspécifique de traits phénotypiques, notamment la taille corporelle, pourrait également jouer ce rôle de tampon. L'analyse de ~400 000 spécimens collectés entre 1880 et 2020 en Amérique du Nord, sur 302 espèces de mammifères et 78 espèces d'oiseaux, révèle une augmentation généralisée de la variabilité intraspécifique de la taille corporelle (Zheng et al. 2023), alors même que le rétrécissement de la taille corporelle moyenne est largement documenté comme réponse au réchauffement climatique. Cette augmentation de variabilité de la taille corporelle résulte de l'apparition de nouveaux extrêmes phénotypiques dans les populations (Zheng et al. 2023) : soit l'apparition de très petits individus sans perte complète des grands (comme chez l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*)), soit l'émergence simultanée de nouveaux extrêmes petits et grands (comme chez le lièvre d'Alaska (*Lepus othus*) et le colin de Californie (*Callipepla californica*)) (**Fig. 9**). Or, si l'éventail de tailles corporelles s'élargit dans une population, sa niche écologique s'élargit aussi (Van Valen 1965), augmentant la probabilité que certains phénotypes favorisent la survie et la reproduction dans un environnement changeant (Des Roches et al. 2018).

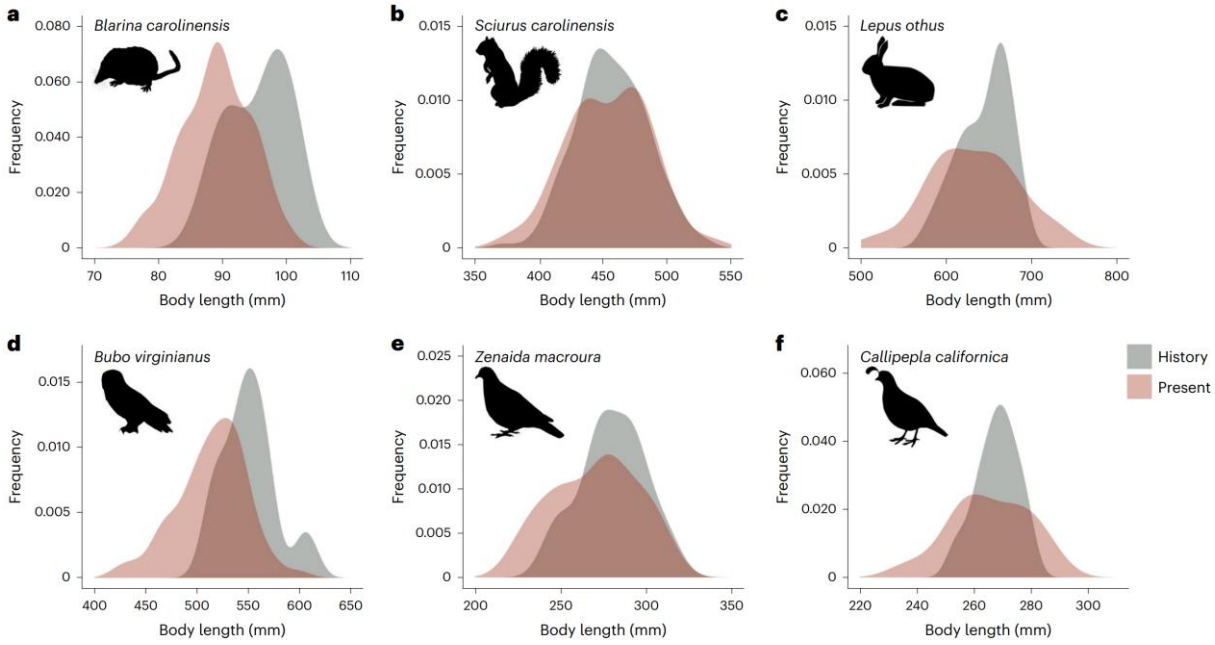


Figure 9 (Zheng et al. 2023): Exemples de changements dans la distribution intraspécifique de la taille corporelle pour différentes espèces entre le passé et le présent. Trois types de changements dans la distribution de fréquence du trait sont illustrés ici : la création de nouvelles valeurs extrêmes faibles avec perte des grandes valeurs (a, d) ; la création de nouvelles valeurs extrêmes faibles sans perte des grandes valeurs (b, e) ; et la création de nouvelles valeurs extrêmes aux deux extrémités de la distribution du trait (c, f). Les graphiques de densité montrent les distributions intraspécifiques du trait dans le passé (zones grises) et actuelle (zones rouges).

Pour le manchot royal, la diversité de taille corporelle associée aux performances de plongée, et surtout la présence de phénotypes de grande taille, pourrait constituer un réservoir adaptatif permettant de « tamponner » les effets des changements environnementaux futurs sur la population : avec l'augmentation de la température, certains pourraient être naturellement favorisés par leur phénotype (dans nos hypothèses les plongeurs de grande taille, capables d'atteindre et de soutenir des plongées à des profondeurs et durées plus importantes), permettant le maintien de la population.

Ce scénario optimiste requiert cependant trois conditions. (1) A court terme, que les changements environnementaux restent dans les limites des capacités d'ajustement comportementale et physiologique de l'espèce et que la diversité phénotypique au sein de la population se maintienne, permettant l'effet portfolio. (2) Si ces changements se poursuivent ou s'intensifient à long terme, que leur vitesse reste suffisamment lente pour permettre une sélection phénotypique sur la taille corporelle, renforçant ainsi la résilience de la population sur plusieurs générations. Et (3) que des alternatives écologiques (biomasse suffisante de myctophidés à différentes profondeurs et distances) demeurent disponibles.

Scénario pessimiste : dépassement des seuils critiques et basculement

A l'inverse, un scenario pessimiste repose sur l'idée que le franchissement de seuils critiques de perturbations environnementales, (au-delà desquels la capacité tampon de la population est dépassée) pourrait rendre les individus les plus désavantagés (individus de petite taille) incapables de se reproduire avec succès, conduisant à terme, à une érosion de la diversité intraspécifique. Le lien entre variabilité intraspécifique et seuils critiques de perturbations environnementales, est rarement établi directement, mais l'étude d'espèces de poissons tropicaux a montré qu'une faible variabilité intraspécifique de tolérance thermique les rend plus vulnérables aux impacts du stress thermique (Nati et al. 2021). Cette baisse de diversité de taille corporelle, si elle s'avérait, pourrait donc réduire la résilience de la population des manchots royaux face aux fluctuations futures.

De plus, la vitesse et l'ampleur des changements océanographiques (éloignement du Front Polaire, approfondissement des proies) pourrait excéder les capacités d'ajustement, même

pour les individus les plus performants (de grande taille). Si les proies devenaient inaccessibles et/ou que le coût énergétique pour les capturer-transférer à la progéniture devenait prohibitif, pour le parent ou son poussin, le succès reproducteur de la population s'effondrerait.

Etat actuel des connaissances et trajectoire la plus probable

En l'état actuel des connaissances, le scénario de basculement vers un déclin apparaît malheureusement le plus probable. Pour l'instant, on observe un léger déclin de la population de Crozet (Barbraud et al. 2020) et en cas d'éloignement interannuel du Front Polaire, les manchots royaux continuent de s'y alimenter en priorité (Bost et al. 2015, Lemonnier et al. 2025). Des travaux récents sur les voyages en mer des manchots étudiés de manière expérimentale (en mimant ou non des conditions en mer défavorables) suggèrent d'ailleurs que les adultes vont plus loin en mer se nourrir plutôt que rester plus près des côtes en plongeant plus profond (Lemonnier et al. 2025). Les manchots royaux semblent ainsi contraints par la distribution spatiale de leurs proies qui, pour l'instant, demeure liée au Front Polaire et ne peut donc que diminuer en termes de quantité ramenée aux colonies par unité de temps. Toutefois, ces études ne portaient pas sur des individus aux extrêmes de taille, et il est possible, selon notre hypothèse initiale, que les plus grands manchots adoptent une stratégie d'exploitation des zones côtières plus proches. De plus, les éloignements du Front observés jusqu'à présent restent ponctuels et les manchots pourraient continuer à s'y rendre par habitude, mais si l'éloignement du Front devenait persistant sur plusieurs années consécutives, il n'est pas exclu que les adultes ajustent leur comportement en conséquence.

Pour le manchot royal, il serait important de quantifier l'évolution temporelle de la variabilité de la taille corporelle. Un maintien ou une augmentation de cette diversité soutiendrait le scénario optimiste d'un effet portfolio, tandis qu'une érosion renforcerait les inquiétudes du scénario pessimiste. Même si nos travaux préliminaires sur les données long-terme (**Chapitre 4**) ont mis en évidence une tendance à l'augmentation de la taille corporelle des poussins, nous ne savons pas si la gamme de taille s'est maintenue, resserrée ou étendue. Or, même une tendance à l'augmentation de taille moyenne pourrait s'avérer insuffisante si la variabilité intraspécifique diminuait parallèlement, réduisant ainsi la capacité de la population à tamponner de futurs changements environnementaux.

3.3. Implications écologiques

Au-delà des enjeux de conservation de l'espèce elle-même, un déclin de la population de manchots royaux de Crozet pourrait entrainer des répercussions en cascade sur l'ensemble des écosystèmes océaniques et insulaires.

Dans l'écosystème marin

Dans le cadre de cette thèse, mais plus généralement dans l'étude des relations entre proies et oiseaux marins, l'accent porte plutôt sur l'impact des fluctuations des ressources sur les prédateurs (effet '*bottom-up*', p.ex. Brisson-Curadeau et al. 2023). Pourtant, l'approche inverse (effet '*top-down*') mérite une attention particulière. Les manchots constituent collectivement 90 % de la biomasse aviaire de l'océan Austral (Woehler 1993), et le manchot royal se distingue comme le sixième plus grand consommateur au monde parmi les oiseaux marins en termes de biomasse ingérée (Brooke 2004). Cette position de prédateur supérieur suggère un potentiel d'influence considérable sur les communautés de myctophidés.

Des effets *top-down* ont déjà été documentés pour d'autres prédateurs supérieurs de l'océan Austral. Par exemple, en mer de Ross, l'intensification de la prédation par les manchots Adélie et les cétacés a provoqué un enfoncement progressif du krill et des poissons dans la colonne d'eau (Ainley et al. 2015). Bien qu'à notre connaissance, aucun effet *top-down* directement attribuable aux manchots royaux n'ait encore été démontré, principalement faute de modèles écosystémiques intégrant explicitement leur rôle fonctionnel, il est raisonnable d'envisager que des modifications de structure et/ou de dynamique de la population de manchots royaux de l'Archipel Crozet (estimée contenir ~ 26 % de la population mondiale, Barbraud et al. 2020) puissent entraîner des conséquences très importantes sur les communautés de myctophidés, au moins dans le secteur Indien de l'océan Austral.

Dans l'écosystème terrestre

A terre, les colonies denses de manchots royaux, avec jusqu'à plusieurs dizaines de milliers d'individus concentrés sur quelques kilomètres carrés, constituent des *hotspots* de transfert de nutriments marins vers les écosystèmes terrestres. Ces concentrations d'oiseaux

et leurs sous-produits fournissent des ressources de nutriments essentiels pour la flore, la microfaune du sol (contre l'érosion), et pour les prédateurs et charognards terrestres tels que les skuas, pétrels géants, ou encore chionis, qui dépendent directement des fientes, reliefs de repas, œufs, poussins et carcasses produites au sein des colonies (**Fig. 10**).



Figure 10 : Prédation de pétrels géants et chionis sur un poussin en crèche de manchot royal dans la colonie de la Baie du Marin, Ile de la Possession, Crozet. © Fabrice Chapel

Ainsi, les fluctuations démographiques des manchots royaux, qu'elles soient causées par des changements océanographiques ou d'autres facteurs, sont susceptibles d'avoir des effets en cascade à travers l'ensemble de la chaîne trophique océanique et insulaire, affectant la disponibilité en nutriments et la viabilité des populations de proies et prédateurs qui en dépendent, voire la végétation, la composition des sols et les paysages.

3.4. Enjeux de conservation

Si la plasticité comportementale que nous avons documentée (capacité à plonger exceptionnellement profond et longtemps en hiver (**Chapitre 1**) et effet de la variabilité de la taille corporelle (**Chapitres 2**)), témoignent d'une capacité de réponse potentielle face aux changements environnementaux, il est légitime de se questionner quant à l'adéquation des stratégies actuelles de conservation à mettre en place.

Vers des stratégies dynamiques

Créée en 2006 et étendue en 2016 puis en 2022, la Réserve naturelle nationale des Terres Australes françaises couvre actuellement environ 1,6 million de km², ce qui en fait l'une des plus grandes aires marines protégées au monde (**Fig. 11,** Terres Australes et antarctiques françaises 2024). Sa gestion repose sur une organisation spatiale hiérarchisée, combinant différents niveaux de protection en fonction des enjeux écologiques et des activités humaines. Depuis 2022, environ 450 000 km², soit 27 % de la superficie totale de la réserve, sont classés en zones de protection forte (ZPF). Un examen au cas par cas, engagé en septembre 2024, vise à étudier la possibilité d'étendre ce statut jusqu'à 85 % de la zone économique exclusive (ZEE) des îles Australes (Terres Australes et antarctiques françaises 2024).

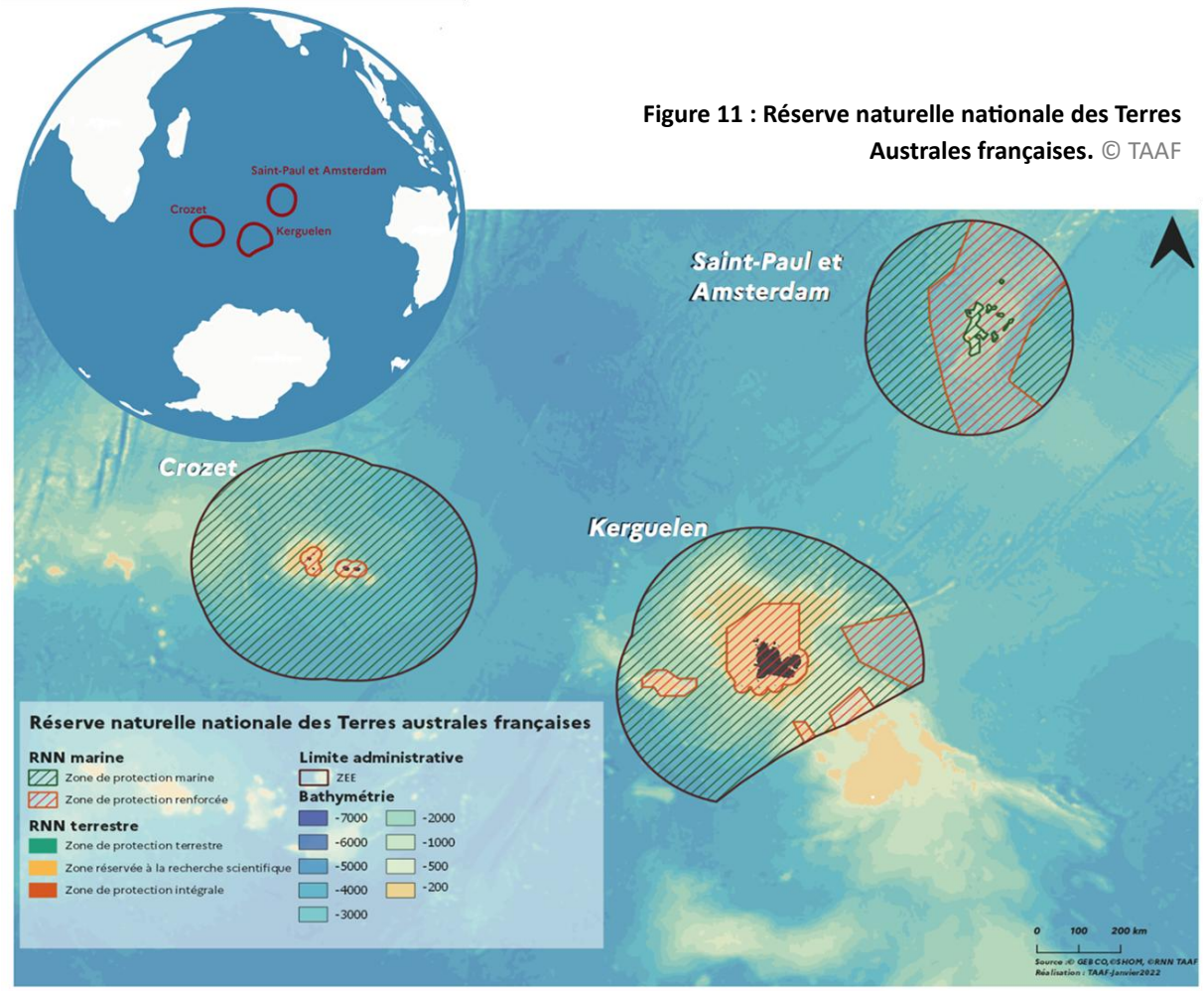


Figure 11 : Réserve naturelle nationale des Terres Australes françaises. © TAAF

Toutefois, bien que cette approche témoigne d'une volonté forte de protection, elle se heurte à une réalité océanographique intrinsèquement dynamique : les zones d'alimentation des manchots royaux, par exemple, ne sont pas définies par une latitude ou une longitude particulière, mais par la position de ressources mobiles. Les changements océanographiques pourraient entrainer des modifications de ces ressources, associées à des modifications de comportement de recherche alimentaire et donc des zones à protéger. Modéliser ces aires d'alimentation en fonction des changements futurs (dont cette fameuse taille corporelle des individus, par exemple) serait par conséquent relativement pertinent.

Cette problématique des aires protégées statiques face à des écosystèmes mobiles n'est pas propre aux TAAF et suscitent des discussions internationales. Des propositions d'aires marines protégées dynamiques, dont les limites se déplacent dans l'espace et le temps sont de plus en plus considérées (Maxwell et al. 2020). Le concept n'est en effet plus purement théorique : en Australie, par exemple, les bateaux de pêche à la palangre évitent les zones où les modèles prédisent la présence du thon rouge du sud (*Thunnus maccoyii*), afin de ne pas excéder les quotas (Hobday et al. 2011).

Vers des indicateurs fonctionnels et démographiques

Au-delà des mesures spatiales, même si la présence d'une dimension génétique de la taille corporelle (**Chapitre 3**) et d'une diversité phénotypique (**Chapitre 2**) offrent théoriquement une base pour une réponse évolutive adaptative (par sélection des phénotypes de grande taille mieux adaptés aux conditions futures), la conservation ne peut miser sur cette hypothèse. Le plan de gestion 2018-2027 de la Réserve Naturelle identifie des indicateurs de suivi essentiellement tournés vers des métriques de surface protégée (pourcentage de ZPF) plutôt que vers des indicateurs fonctionnels et démographiques sensibles (Terres Australes et antarctiques françaises 2024).

Une approche comparative à plusieurs échelles permettrait d'identifier quels traits ou stratégies confèrent la plus grande résilience populationnelle. Comparer les réponses des populations de manchots royaux de différentes colonies (p. ex. Crozet, Kerguelen, Géorgie du Sud, Terre de Feu) permettrait d'identifier les facteurs clés de vulnérabilité. Ces colonies étant

exposées à des contextes océanographiques contrastés, notamment concernant la dynamique d'éloignement des fronts, cette analyse permettrait de guider les priorités de conservation spécifiques à chaque district.

4. Limites et perspectives

4.1. Méthodologiques

Données hivernales restreintes

La principale limite de cette thèse réside dans la disponibilité restreinte des données de plongée hivernale. Bien que les résultats du **Chapitre 1** soient novateurs et révèlent des performances exceptionnelles, l'échantillon de sept individus suivis en hiver 2023 est faible et n'inclut pas les extrêmes de taille de la population, contrairement à l'approche utilisée pour l'étude estivale (**Chapitre 2**). Par conséquent, bien que nos observations préliminaires suggèrent un effet de la taille corporelle sur les performances hivernales, nous n'avons pu quantifier formellement cet effet.

Des données hivernales plus complètes devaient être analysées au cours de cette thèse, issues de l'implantation sous-cutanée d'un logger LuL (pression-température en 1 Hz), sur des individus mâles et femelles ciblés aux extrêmes de taille de la population. Malheureusement, d'importants artefacts dans les données de pression ont considérablement allongé le temps de pré-traitement, compromettant leur accessibilité dans la durée impartie. Ces données sont actuellement en cours de traitement et devraient permettre de tester rigoureusement l'hypothèse d'un effet de la taille corporelle plus marqué en hiver, lorsque les conditions environnementales se dégradent.

Taille des descendants à l'âge adulte

Une autre limite importante de notre étude est l'absence de données reliant directement la taille des poussins au *fledging* à leur taille une fois adultes (> 4 ans), et à celle de leurs parents. Bien que nous ayons établi l'héritabilité de certains paramètres de taille corporelle durant la croissance pré-hivernale (**Chapitre 3**) et documenté leur augmentation au

fledging (**Chapitre 4**), nous ne pouvons affirmer avec certitude que cette taille juvénile prédit suffisamment bien celle atteinte à l'âge adulte (**Fig. 12**). Or, cette relation est cruciale pour valider l'hypothèse des effets *carry-over* et comprendre si les conditions de croissance déterminent durablement les capacités de plongée à l'âge adulte.

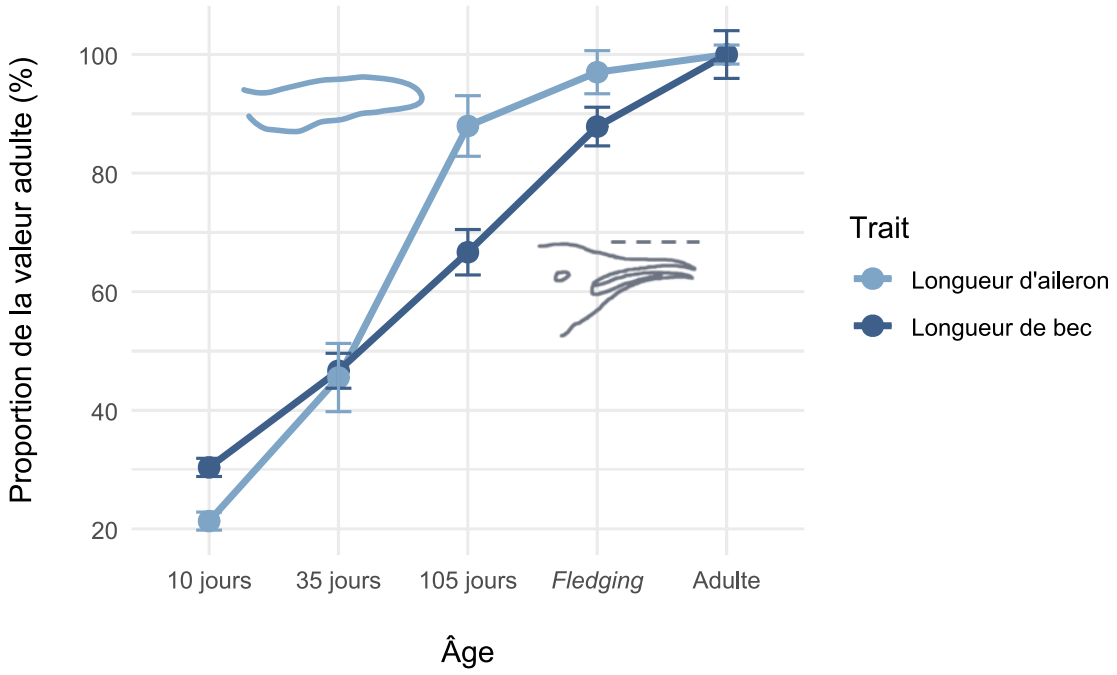


Figure 12 : Trajectoires de croissance relative de la longueur d'aileron et de bec chez les poussins de manchots royaux. Les valeurs représentent la proportion de la taille adulte atteinte à différents stades de développement : 10, 35, 105 jours post-éclosion et au *fledging*. Les mesures aux différents stades ne sont pas forcément issues d'un suivi longitudinal des mêmes individus (N = 102, 91, 79 et 34, respectivement). La référence adulte (100 %) correspond à 264 individus distincts. Les points représentent les moyennes et les barres d'erreur les écarts-types. Les données sont présentées tous sexes confondus. L'axe temporel n'est pas à l'échelle : l'intervalle entre le *fledging* et le stade adulte représente plusieurs années, tandis que les stades précédents sont séparés de quelques semaines.

Le suivi longitudinal à long terme de cohortes marquées permettrait de combler cette lacune. La recapture d'individus adultes, dont on possède les mesures des parents, est d'ailleurs un protocole que l'équipe 137 de Céline Le Bohec a mis en place depuis peu dans la sous-colonie ANTAVIA de la Baie du marin (et auquel j'ai participé pendant ma campagne d'été 2023 à Crozet), et qui devrait permettre, à terme, de répondre à ces interrogations. Malgré un effort soutenu de recapture de ces oiseaux transpondés, nous ne disposions fin 2024 que de 9 trios où la taille des deux parents biologiques et de leur poussin devenu reproducteur était connue, à la fois au *fledging* et une fois adulte (≥ 4 ans).

Mesures physiologiques intrinsèques

Lier la taille corporelle aux capacités de transport et stockage du dioxygène devait être un axe complémentaire de ce travail de thèse. Même si le travail exploratoire de Bastien Bauger sur l'affinité de l'hémoglobine a permis d'apporter des premiers éléments de réflexion concernant les caractéristiques de liaison Hb-O_2 chez le manchot royal au niveau interspécifique, ce travail s'est malheureusement heurté à plusieurs contraintes méthodologiques au niveau intraspécifique, limitant l'interprétation et la généralisation des résultats obtenus, qui n'ont donc pas été présentés ici. Cette étude serait à refaire entièrement, et pourrait être combinée à celle de la myoglobine. Des prélèvements musculaires, permettant d'accéder aux concentrations en myoglobine et à son affinité au dioxygène, ont d'ailleurs été réalisés sur le terrain dans le cadre de cette thèse mais n'ont pas encore été exploités.

Par ailleurs, améliorer la capacité de plongée aérobie implique une production énergétique efficace (rapport ATP/oxygène) dans les mitochondries des tissus les plus actifs en plongée (i.e., les muscles pectoraux). Par conséquent, la flexibilité de la densité et/ou de l'efficacité mitochondriales pourrait être essentielle pour ces animaux plongeant en apnée de longue durée, d'autant plus avec une hypothermie musculaire pouvant dépasser 3 °C (Schmidt et al. 2006). Grâce à ces techniques de respirométrie haute résolution, il serait donc intéressant d'étudier comment ces paramètres varient dans une plage de températures pertinentes, et de P_{CO_2}, en fonction de la taille corporelle et surtout juste avant ou juste après un voyage long en mer. La combinaison de ces approches offrirait ainsi une vision plus complète des capacités de transport, de stockage et d'utilisation de l'oxygène, particulièrement pertinente pour comprendre pourquoi certains individus, comme Jacques Mayol (**Chapitre 1**), atteignent plus régulièrement les performances extrêmes, cela après un certain temps déjà passé en mer. Néanmoins par rapport à cette hypothèse d'une acclimatation à l'activité en mer, le plus probable reste celle d'un effet important de l'adiposité qui permettrait de limiter les pertes caloriques, à la fois pendant l'apnée et au cours des périodes d'inactivité de surface pendant la nuit.

Stratégies et flexibilité du régime alimentaire

Enfin, afin de mieux anticiper les réponses comportementales des manchots royaux face aux changements océanographiques, plusieurs axes de recherche mériteraient d'être développés. Une approche intégrative couplant la taille corporelle des manchots avec leur succès reproducteur, des suivis GPS, des analyses de comportement de plongée (TDR) et des analyses des contenus stomacaux et/ou une approche isotopiques stables ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) permettrait de cartographier précisément les habitats d'alimentation et les niveaux trophiques exploités en fonction de la taille des individus et de la profondeur des plongées (p. ex. Cherel et al. 2007, 2018). L'ADN dans les contenus stomacaux ou les fèces constituerait également un complément puissant pour identifier taxonomiquement les proies consommées, y compris les espèces rares ou dégradées non identifiables visuellement (Jarman et al. 2013). Cette approche a d'ailleurs révélé une diversité de proies jusqu'alors insoupçonnée chez les manchots Adélie (Jarman et al. 2013), suggérant qu'elle pourrait également mettre en évidence des flexibilités alimentaires méconnues chez le manchot royal. De telles données seraient essentielles pour évaluer l'adaptabilité réelle de l'espèce à des modifications de disponibilité ou de distribution de ses proies principales.

4.2. Conceptuelles et interprétatives

Nos résultats montrent à la fois une héritabilité de la taille corporelle et une forte sensibilité aux conditions environnementales. Toutefois, comme il est rappelé plus haut, distinguer la part relevant de la plasticité phénotypique (ajustement individuel) de celle relevant de la sélection différentielle (survie ou reproduction différentielle selon les phénotypes) reste difficile, étant donné nos effectifs individuels et la faible durée de notre étude en nombre d'années. Par ailleurs, des analyses quantifiant la relation entre la taille corporelle et le succès reproducteur (pour les parents) ou la survie (du poussin cette fois) manquent nettement à ce travail, et permettraient d'estimer l'intensité et la direction de la sélection éventuelle.

Ceci étant dit, prédire la réponse évolutive à long terme de cette espèce longévive nécessiterait de considérer de nombreux paramètres et interrelations : **les contraintes**

génétiques (corrélations entre traits, compromis énergétiques…), les changements environnementaux futurs (non-linéarités, effets synergiques…) et les interactions écologiques complexes (compétition, prédation…). L'intégration de ces éléments dans des modèles éco-évolutifs couplant dynamiques écologiques et évolutives offrirait un cadre prometteur pour explorer différents scénarios climatiques, sous réserve de disposer de paramètres démographiques et génétiques robustes.

5. CONCLUSION

Cette thèse avait pour ambition d'**explorer, à l'échelle intraspécifique, les liens entre variabilité de la taille corporelle et performances de plongée chez le manchot royal de l'Archipel Crozet, tout en identifiant les déterminants de cette variabilité au cours de la croissance**. Nos travaux apportent plusieurs contributions importantes à la compréhension de l'écologie et de l'évolution de cette espèce emblématique de l'océan Austral.

Premièrement, nous avons documenté des **capacités de plongée hivernales exceptionnelles, avec des records de profondeur (424,5 m) et de durée (10 min)** largement supérieurs aux valeurs précédemment établies, témoignant d'une **remarquable plasticité comportementale face aux contraintes saisonnières.** Ces performances extrêmes, observées chez plusieurs individus, ne constituent pas des événements isolés mais reflètent un **comportement typique de l'espèce pendant la période hivernale**, lorsque les conditions océanographiques d'accès à leurs proies favorites se dégradent.

Nous avons aussi démontré que **la taille corporelle influence significativement les performances de plongée en période de reproduction estivale, les individus de petite taille présentant des capacités réduites par rapport aux individus de taille moyenne et grande**. Cette relation taille-performance suggère l'existence d'un seuil minimal de taille nécessaire pour exploiter efficacement les ressources profondes, avec des implications potentielles majeures dans un contexte d'approfondissement des proies lié au réchauffement océanique. Cependant, il n'a pas été possible d'étendre cette relation aux voyages hivernaux, où le besoin de prolonger son apnée au maximum de ses capacités physiologiques devient plus ardent.

Par ailleurs, nos expériences de cross-fostering ont révélé que **la taille corporelle pendant la croissance pré-hivernale présente une composante génétique tout en restant sensible aux conditions environnementales et à l'investissement parental**. Cette double détermination confirme l'existence d'une **plasticité phénotypique** qui pourrait, à plus court terme, permettre des ajustements face aux fluctuations environnementales. Parallèlement, la **base génétique de la variabilité de la taille corporelle** observée constitue théoriquement un substrat pour une éventuelle réponse évolutive sur le long terme, bien que celle-ci soit contrainte par le temps de génération particulièrement long de l'espèce.

Enfin, l'analyse préliminaire des données long terme a mis en évidence une **augmentation significative au cours des 20 dernières années de certains traits morphologiques (longueurs de bec et d'aileron) des poussins au *fledgling*, corrélée pour la longueur de l'aileron, à la position du Front Polaire en fin d'été et pendant l'hiver Austral**.

Au-delà de ces résultats empiriques, notre travail ouvre des perspectives sur les mécanismes multiples par lesquels les vertébrés plongeurs, selon leur âge et leur statut (parents ou leur progéniture) peuvent potentiellement répondre aux pressions environnementales. Toutefois, nos résultats invitent également à la prudence quant à l'avenir des manchots royaux de Crozet. Si la diversité phénotypique observée peut théoriquement conférer un atout, plusieurs éléments suggèrent que les capacités d'ajustement de l'espèce pourraient être dépassées par la vitesse et l'ampleur des changements océanographiques projetés. Pour l'instant, le comportement de recherche alimentaire des manchots royaux demeure étroitement lié au Front Polaire, dont l'éloignement progressif mais rapide vers le sud conduirait inévitablement en tous les cas pour les populations de l'Archipel Crozet, à un allongement des trajets en mer, avec des conséquences funestes sur l'approvisionnement des poussins et le succès reproducteur.

Dans ce contexte, la conservation des manchots royaux ne peut se limiter à des approches spatiales statiques. Elle nécessite le développement de stratégies dynamiques de protection des aires d'alimentation, intégrant la mobilité des ressources océaniques, le suivi d'indicateurs fonctionnels et démographiques sensibles, et une compréhension approfondie des mécanismes déterminant la variabilité de stratégies adoptées dans la trajectoire de leurs

voyages alimentaires. Au-delà de l'enjeu de conservation d'une espèce si emblématique, c'est la stabilité d'écosystèmes marins et terrestres qui est en jeu, le manchot royal étant un maillon central des réseaux trophiques de l'océan Austral.

Les questions soulevées par cette thèse appellent des recherches complémentaires, notamment sur les liens entre taille juvénile et taille adulte, sur les déterminants physiologiques des performances de plongée à une échelle plus cellulaire et moléculaire, et sur les mécanismes de sélection opérant au cours du cycle de vie. Plus fondamentalement, elles soulignent la nécessité d'approches intégratives, combinant écologie comportementale, écophysiologie, énergétique cellulaire, génétique quantitative et modélisation éco-évolutive, pour anticiper les trajectoires futures des populations de prédateurs marins dans un océan en rapide transformation.



Manchot royal de dos, Ile de la Possession, Archipel Crozet
© Fabrice Chapel

REFERENCES

Abrahms B, Scales KL, Hazen EL, Bograd SJ, Schick RS, Robinson PW, Costa DP (2018) Mesoscale activity facilitates energy gain in a top predator. Proc R Soc B Biol Sci 285:20181101.

Adriaensen F, Dhondt AndréA, Dongen SV, Lens L, Matthysen E (1998) Stabilizing selection on blue tit fledgling mass in the presence of sparrowhawks. Proc R Soc Lond B Biol Sci 265:1011–1016.

Aggrey SE, Cheng KM (1994) Animal Model Analysis of Genetic (Co)Variances for Growth Traits in Japanese Quail. Poult Sci 73:1822–1828.

Aho K, Derryberry D, Peterson T (2014) Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. Ecology 95:631–636.

Ahti PA, Kuparinen A, Uusi-Heikkilä S (2020) Size does matter — the eco-evolutionary effects of changing body size in fish. Environ Rev 28:311–324.

Ainley D, Ballard G, Jones R, Jongsomjit D, Pierce S, Smith W, Veloz S (2015) Trophic cascades in the western Ross Sea, Antarctica: revisited. Mar Ecol Prog Ser 534:1–16.

Akaike H (1998) Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In: *Selected Papers of Hirotugu Akaike*. Parzen E, Tanabe K, Kitagawa G (eds) Springer, New York, NY, p 199–213

Åkesson M, Bensch S, Hasselquist D, Tarka M, Hansson B (2008) Estimating Heritabilities and Genetic Correlations: Comparing the 'Animal Model' with Parent-Offspring Regression Using Data from a Natural Population. PLoS ONE 3:e1739.

Alatalo RV, Gustafsson L, Lundberg A (1989) Extra-Pair Paternity and Heritability Estimates of Tarsus Length in Pied and Collared Flycatchers. Oikos 56:54–58.

Alba R, Chamberlain D (2025) Elevational shifts in bird communities reveal the limits of Alpine protected areas under climate change. Biol Conserv 309:111267.

Allan LE, William Froneman P, Durgadoo JV, McQuaid CD, Ansorge IJ, Richoux NB (2013) Critical indirect effects of climate change on sub-Antarctic ecosystem functioning. Ecol Evol 3:2994–3004.

Allen JA (1877) The Influence of Physical Conditions in the Genesis of Species.

Ancel A, Visser H, Handrich Y, Masman D, Maho YL (1997) Energy saving in huddling penguins. Nature 385:304–305.

Anton LM, Delord K, Barbraud C, Ribout C, Bonnet T (2024) Causes of recent changes in bill length in Crozet wandering albatross, a long-lived seabird. Ecology and Evolutionary Biology.

Ashmole NP (1963) The Regulation of Numbers of Tropical Oceanic Birds. Ibis 103b:458–473.

Atkinson A, Hill SL, Pakhomov EA, Siegel V, Reiss CS, Loeb VJ, Steinberg DK, Schmidt K, Tarling GA, Gerrish L, Sailley SF (2019) Krill (Euphausia superba) distribution contracts southward during rapid regional warming. Nat Clim Change 9:142–147.

Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. Nature 432:100–103.

Badyaev AV (2009) Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: an empirical test of the Baldwin effect. Philos Trans R Soc B Biol Sci 364:1125–1141.

Bai Y, Zhao L, Xiao J, Lin S (2022) Contraction and warming of Antarctic Bottom Water in the Amundsen Sea. Acta Oceanol Sin 41:68–79.

Bailey LD, Pol M van de (2016) Climwin: An R Toolbox for Climate Window Analysis. PLOS ONE 11:e0167980.

Bannasch R, Wilson RP, Culik B (1994) Hydrodynamic Aspects of Design and Attachment of A Back-Mounted Device in Penguins. J Exp Biol 194:83–96.

Barbraud C (2000) Natural selection on body size traits in a long-lived bird, the snow petrel Pagodroma nivea. J Evol Biol 13:81–88.

Barbraud C, Delord K, Bost CA, Chaigne A, Marteau C, Weimerskirch H (2020) Population trends of penguins in the French Southern Territories. Polar Biol 43:835–850.

Barbraud C, Weimerskirch H (2006) Antarctic birds breed later in response to climate change. Proc Natl Acad Sci 103:6248–6251.

Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. Nature 411:183–186.

Bard E (2024) Evolution du climat et de l'océan. Collège de France, Paris.

Bardon G (2024) Réponses individuelles et populationnelles à la variabilité spatio-temporelle environnementale d'une espèce longévive : le cas du manchot royal, Aptenodytes patagonicus. Thèse de doctorat, Université de Strasbourg, France

Bardon G, Barracho T, Durant JM, Lecomte N, Maho YL, Stenseth NC, Cristofari R, Bohec CL (preprint) Multiannual environmental forcing shapes breeding phenology and success in a subantarctic seabird. 2025.07.09.663721.

Bardon G, Cristofari R, Winterl A, Barracho T, Benoiste M, Ceresa C, Chatelain N, Courtecuisse J, Fernandes F, Gauthier-Clerc M, Gendner J-P, Handrich Y, Houstin A, Krellenstein A, Lecomte N, Salmon C-E, Trucchi E, Vallas B, Wong E, Le Bohec C (2023) RFIDeep: Unfolding the potential of deep learning for radio- frequency identification. Methods Ecol Evol 14:1–13.

Barneche DR, Robertson DR, White CR, Marshall DJ (2018) Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. Science 360:642–645.

Barrat A (1976) Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du manchot royal (Aptenodytes patagonicus) des îles Crozet. Com Natl Fr Rech Antarct 40:9–51.

Barrera-Oro E (2002) The role of fish in the Antarctic marine food web: differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. Antarct Sci 14:293–309.

Barrett RT, Erikstad KE (2013) Environmental variability and fledging body mass of Common Guillemot Uria aalge chicks. Mar Biol 160:1239–1248.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. J Stat Softw 67:1–48.

Bauger B (2023) Master 2 - Conséquence de la taille corporelle sur les capacités de stockage et de transport du dioxygène chez un prédateur marin endotherme : le manchot royal, sous la direction de M. Oberlin et Y. Handrich, en collaboration avec S. Hourdez.

Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Siegel DA, McClain CR, Sarmiento JL, Feldman GC, Milligan AJ, Falkowski PG, Letelier RM, Boss ES (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. Nature 444:752–755.

Benninghoff WS (1987) The Antarctic ecosystem. Environ Int 13:9–14.

Bergmann C (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. Göttinger Stud, p 595–708

Bert P (1870) Leçons sur la physiologie comparée de la respiration professées. Muséum d'histoire naturelle, Paris.

Bevan RM, Butler PJ, Woakes AJ, Boyd IL (2002) The energetics of Gentoo Penguins, Pygoscelis papua, during the breeding season. Funct Ecol 16:175–190.

BirdLife International (2020) Aptenodytes patagonicus. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T22697748A184637776.

Birt V, Birt T, Goulet D, Cairns D, Montevecchi W (1987) Ashmole's halo: direct evidence for

prey depletion by a seabird. Mar Ecol Prog Ser 40:205–208.

Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. Divers Distrib 5:165–174.

Blanchard P (2005) On lactation and rumination in bighorn ewes (Ovis canadensis). J Zool 265:107–112.

Boag PT (1987) Effects of Nestling Diet on Growth and Adult Size of Zebra Finches (Poephila guttata). The Auk 104:155–166.

Bodley K, Schmitt TL (2014) Penguins. In: *Zoo Animal and Wildlife Immobilization and Anesthesia*, 1st ed. West G, Heard D, Caulkett N (eds) Wiley, p 435–443

Borboroglu PG, Boersma PD (eds) (2013) Penguins: Natural History and Conservation. University of Washington Press, Seattle.

Bost C-A, Charrassin J-B, Clerquin Y, Ropert-Coudert Y, Le Maho Y (2004) Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. Mar Ecol Prog Ser 283:293–297.

Bost C-A, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. J Mar Syst 78:363–376.

Bost C-A, Cotté C, Terray P, Barbraud C, Bon C, Delord K, Gimenez O, Handrich Y, Naito Y, Guinet C, Weimerskirch H (2015) Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. Nat Commun 6:8220.

Bost C-A, Georges J-Y, Guinet C, Cherel Y, Pütz K, Charrassin J, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. Mar Ecol Prog Ser 150:21–33.

Bost C-A, Handrich Y, Butler PJ, Fahlman A, Halsey LG, Woakes AJ, Ropert-Coudert Y (2007) Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adélie penguins. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 54:248–255.

Bost CA, Jouventin P, Sel NP du (1992) Morphometric variability on a microgeographical scale in two inshore seabirds. J Zool 226:135–149.

Bost C-A, Karine D, Cotte C, Péron C, Weimerskirch H (2013) The King Penguin: Life History, current status and priority conservation actions. In: *Penguins: Natural History and Conservation*, P. dee Boersma&P. G. Borboroglu. University of Washington Press, Seatle, U.S.A, p 7–22

Bost CA, Zorn T, Maho YL, Duhamel G (2002) Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. Mar Ecol Prog Ser 227:51–61.

Both C, Artemyev AV, Blaauw B, Cowie RJ, Dekhuijzen AJ, Eeva T, Enemar A, Gustafsson L, Ivankina EV, Järvinen A, Metcalfe NB, Nyholm NEI, Potti J, Ravussin P-A, Sanz JJ, Silverin B, Slater FM, Sokolov LV, Török J, Winkel W, Wright J, Zang H, Visser ME (2004) Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. Proc Biol Sci 271:1657–1662.

Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. Nature 441:81–83.

Bour A, Hsaini HE, Kari KE, Janah K, Belghiti H, Chahid N, Atef E, Landais E, Choua G, Gartner A, Aguenaou H, Mokhtar N (2007) P046 Mesure de la composition corporelle chez les personnes âgées marocaines par les méthodes des isotopes stables et d'impédancemétrie. Nutr Clin Métabolisme 21:68–69.

Bourguignon A, Rameau A, Toullec G, Romestaing C, Roussel D (2017) Increased mitochondrial energy efficiency in skeletal muscle after long-term fasting. Its relevance to animal performance. J Exp Biol:jeb.159087.

Boyce DG, Lewis MR, Worm B (2010) Global phytoplankton decline over the past century. Nature 466:591–596.

Boyd C, Grünbaum D, Hunt Jr GL, Punt AE, Weimerskirch H, Bertrand S (2017) Effects

of variation in the abundance and distribution of prey on the foraging success of central place foragers. J Appl Ecol 54:1362–1372.

Boyd IL, Croxall JP (1996) Dive durations in pinnipeds and seabirds. Can J Zool 74:1696–1705.

Brisson-Curadeau É, Elliott K, Bost C (2023) Contrasting bottom-up effects of warming ocean on two king penguin populations. Glob Change Biol 29:998–1008.

Brisson-Curadeau É, Scheffer A, Trathan P, Roquet F, Cotté C, Delord K, Barbraud C, Elliott K, Bost C-A (2023) Investigating two consecutive catastrophic breeding seasons in a large king penguin colony. Sci Rep 13:12967.

Bromwich DH, Nicolas JP, Monaghan AJ, Lazzara MA, Keller LM, Weidner GA, Wilson AB (2013) Central West Antarctica among the most rapidly warming regions on Earth. Nat Geosci 6:139–145.

Brown CR, Brown MB (2018) Parasites favour intermediate nestling mass and brood size in cliff swallows. J Evol Biol 31:254–266.

Budnikova LL, Blokhin SA (2012) Food contents of the eastern gray whale Eschrichtius robustus Lilljeborg, 1861 in the Mechigmensky bay of the Bering Sea. Russ J Mar Biol 38:149–155.

Buesseler KO, Bianchi D, Chai F, Cullen JT, Estapa M, Hawco N, John S, McGillicuddy DJ, Morris PJ, Nawaz S, Nishioka J, Pham A, Ramakrishna K, Siegel DA, Smith SR, Steinberg D, Turk-Kubo KA, Twining BS, Webb RM, Wells M, White A, Xiu P, Yoon J-E (2024) Next steps for assessing ocean iron fertilization for marine carbon dioxide removal. Front Clim 6.

Burke KD, Williams JW, Chandler MA, Haywood AM, Lunt DJ, Otto-Bliesner BL (2018) Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates. Proc Natl Acad Sci 115:13288–13293.

Butler PJ (2006) Aerobic dive limit. What is it and is it always used appropriately? Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 145:1–6.

Butler PJ (2004) Metabolic regulation in diving birds and mammals. Respir Physiol Neurobiol 141:297–315.

Butler PJ, Jones DR (1997) Physiology of diving of birds and mammals. Physiol Rev 77:837–899.

Cai W, Santoso A, Wang G, Yeh S-W, An S-I, Cobb KM, Collins M, Guilyardi E, Jin F-F, Kug J-S, Lengaigne M, McPhaden MJ, Takahashi K, Timmermann A, Vecchi G, Watanabe M, Wu L (2015) ENSO and greenhouse warming. Nat Clim Change 5:849–859.

Cannon B, Nedergaard J (2004) Brown Adipose Tissue: Function and Physiological Significance. Physiol Rev 84:277–359.

Canoville A, Robin J-P, De Buffrénil V (2024) Ontogenetic development of limb bone microstructure in the king penguin, *Aptenodytes patagonicus* (Miller, 1778), with considerations for palaeoecological inferences in Sphenisciformes. Zool J Linn Soc:zlae002.

Cava JA, Perlut NG, Travis SE (2019) Heritability and evolvability of morphological traits of Savannah sparrows (Passerculus sandwichensis) breeding in agricultural grasslands. PLOS ONE 14:e0210472.

Champagne FA (2016) Epigenetic legacy of parental experiences: Dynamic and interactive pathways to inheritance. Dev Psychopathol 28:1219–1228.

Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. Theor Popul Biol 9:129–136.

Charrassin J-B, Bost C-A (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. Mar Ecol Prog Ser 221:285–298.

Charrassin J-B, Bost C-A, Pütz K, Lage J, Dahier T, Zorn T, Le Maho Y (1998) Foraging strategies of incubating and brooding king penguins Aptenodytes patagonicus. Oecologia 114:194–201.

Charrassin J-B, Le Maho Y, Bost C-A (2002) Seasonal changes in the diving parameters of king

penguins (Aptenodytes patagonicus). Mar Biol 141:581–589.

Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. Science 333:1024–1026.

Cherel Y (1995) Nutrient reserve storage, energetics, and food consumption during the prebreeding and premoulting foraging periods of king penguins. Polar Biol 15.

Cherel Y, Ducatez S, Fontaine C, Richard P, Guinet C (2008) Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. Mar Ecol Prog Ser 370:239–247.

Cherel Y, Hobson KA, Guinet C, Vanpe C (2007) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. J Anim Ecol 76:826–836.

Cherel Y, Le Maho Y (1985) Five months of fasting in king penguin chicks: body mass loss and fuel metabolism. Am J Physiol 249:R387-392.

Cherel Y, Parenteau C, Bustamante P, Bost C (2018) Stable isotopes document the winter foraging ecology of king penguins and highlight connectivity between subantarctic and Antarctic ecosystems. Ecol Evol 8:2752–2765.

Cherel Y, Pütz K, Hobson KA (2002) Summer diet of king penguins (Aptenodytes patagonicus) at the Falkland Islands, southern Atlantic Ocean. Polar Biol 25:898–906.

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

Cherel Y, Ridoux V, Rodhouse P (1996) Fish and squid in the diet of king penguin chicks, Aptenodytes patagonicus, during winter at sub-Antarctic Crozet Islands. Mar Biol 126:559–570.

Cherel Y, Stahl J-C, Maho YL (1987) Ecology and Physiology of Fasting in King Penguin Chicks. The Auk 104:254–262.

Cherel Y, Verdon C, Ridoux V (1993) Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. Polar Biol 13:355–357.

Cheung WWL, Watson R, Pauly D (2013) Signature of ocean warming in global fisheries catch. Nature 497:365–368.

Cimino MA, Conroy JA, Connors E, Bowman J, Corso A, Ducklow H, Fraser W, Friedlaender A, Kim HH, Larsen GD, Moffat C, Nichols R, Pallin L, Patterson-Fraser D, Roberts D, Roberts M, Steinberg DK, Thibodeau P, Trinh R, Schofield O, Stammerjohn S (2023) Long-term patterns in ecosystem phenology near Palmer Station, Antarctica, from the perspective of the Adélie penguin. Ecosphere 14:e4417.

Clarke A (1988) Seasonality in the Antarctic marine environment. Comp Biochem Physiol A 90:461–473.

Clessin A, Briand F-X, Tornos J, Lejeune M, de Pasquale C, Fischer R, Souchaud F, Hirchaud E, Bralet T, Guinet C, McMahon C r, Grasland B, Baele G, Boulinier T, Tornos J, Lejeune M, de Pasquale C, Fischer R, Souchaud F, Hirchaud E, Bralet T, Guinet C, McMahon C r, Grasland B, Baele G, Boulinier T (2025) Mass mortality events in the sub-Antarctic Indian Ocean caused by long-distance circumpolar spread of highly pathogenic avian influenza H5N1 clade 2.3.4.4b. BioRxiv.

Clucas GV, Younger JL, Kao D, Rogers AD, Handley J, Miller GD, Jouventin P, Nolan P, Gharbi K, Miller KJ, Hart T (2016) Dispersal in the sub-Antarctic: king penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range. BMC Evol Biol 16:211.

Cole TL, Zhou C, Fang M, Pan H, Ksepka DT, Fiddaman SR, Emerling CA, Thomas DB, Bi X, Fang Q, Ellegaard MR, Feng S, Smith AL, Heath TA, Tennyson AJD, Borboroglu PG, Wood JR, Hadden PW, Grosser S, Bost C-A, Cherel Y, Mattern T, Hart T, Sinding M-HS, Shepherd LD, Phillips RA, Quillfeldt P, Masello JF, Bouzat JL, Ryan PG, Thompson

DR, Ellenberg U, Dann P, Miller G, Dee Boersma P, Zhao R, Gilbert MTP, Yang H, Zhang D-X, Zhang G (2022) Genomic insights into the secondary aquatic transition of penguins. Nat Commun 13:3912.

Collins MA, Xavier JC, Johnston NM, North AW, Enderlein P, Tarling GA, Waluda CM, Hawker EJ, Cunningham NJ (2008) Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. Polar Biol 31:837–851.

Corbel H, Morlon F, Geiger S, Groscolas R (2009) State-dependent decisions during the fledging process of king penguin chicks. Anim Behav 78:829–838.

Corriol (2002) La plongée en apnée : Physiologie et médecine. Editions Masson, Paris.

Cottle W, Carlson LD (1954) Adaptive Changes in Rats Exposed to Cold. Caloric Exchange. Am J Physiol-Leg Content.

Cotton PA (2003) Avian migration phenology and global climate change. Proc Natl Acad Sci 100:12219–12222.

Covas R, Brown CR, Anderson MD, Brown MB (2002) Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver Philetairus socius. Proc R Soc Lond B Biol Sci 269:1905–1909.

Cristofari R, Davis L, Bardon G, Fernandes FAN, Figueroa ME, Franzenburg S, Gauthier-Clerc M, Grande F, Heidrich R, Hukkanen M, Maho YL, Ollikainen M, Paciello E, Rampal P, Stenseth NC, Trucchi E, Zahn S, Bohec CL, Meyer BS (preprint) Sedentary life accelerates epigenetic ageing in King penguins. 2024.09.24.614416.

Croxall JP (1987) Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems. Cambridge University Press.

Croxall JP, Callaghan T, Cervellati R, Walton DWH (1992) Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 338:319–328.

Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. Science 297:1510–1514.

Crozier LG, Hutchings JA (2014) Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. Evol Appl 7:68–87.

Culik B (2001) Finding food in the open ocean: foraging strategies in Humboldt penguins1. Zoology 104:327–338.

Culik B, Hennicke J, Martin T (2000) Humboldt Penguins Outmanoeuvring El NiñO. J Exp Biol 203:2311–2322.

Culik BM, Pütz K, Wilson RP, Allers D, Lage J, Bost C-A, Le Maho Y (1996) Diving Energetics in King Penguins (*Aptenodytes Patagonicus*). J Exp Biol 199:973–983.

Culik BM, Wilson RP, Bannasch R (1994) Underwater Swimming At Low Energetic Cost By Pygoscelid Penguins. J Exp Biol 197:65–78.

Davis LS, Renner M (2003) Penguins. Bloomsbury Publishing.

Dawson C, Vincent JF, Jeronimidis G, Rice G, Forshaw P (1999) Heat transfer through penguin feathers. J Theor Biol 199:291–295.

De Broyer C, Danis B (2011) How many species in the Southern Ocean? Towards a dynamic inventory of the Antarctic marine species. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 58:5–17.

Dejours P (1988) Respiration in Water and Air: Adaptions Regulations Evolution. Elsevier Science Ltd, Amsterdam.

Delord K, Barbraud C, Weimerskirch H (2004) Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? Polar Biol 27:793–800.

Des Roches S, Post DM, Turley NE, Bailey JK, Hendry AP, Kinnison MT, Schweitzer JA, Palkovacs EP (2018) The ecological importance of intraspecific variation. Nat Ecol Evol 2:57–64.

Descamps S, Gauthier-Clerc M, Gendner J-P, Le Maho Y (2002) The annual breeding cycle of unbanded king penguins Aptenodytes

patagonicus on Possession Island (Crozet). Avian Sci 2.

DeVries T (2014) The oceanic anthropogenic CO2 sink: Storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era. Glob Biogeochem Cycles 28:631–647.

Diffenbaugh NS, Field CB (2013) Changes in Ecologically Critical Terrestrial Climate Conditions. Science 341:486–492.

Dubiner S, Meiri S (2022) Widespread recent changes in morphology of Old World birds, global warming the immediate suspect. Glob Ecol Biogeogr 31:791–801.

Duchamp C, Rouanet J-L, Barré H (2002) Ontogeny of thermoregulatory mechanisms in king penguin chicks (*Aptenodytes patagonicus*). Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 131:765–773.

Dumas MN, St. Lawrence S, Masoero G, Bize P, Martin JGA (2024) Adult body mass is heritable, positively genetically correlated and under selection of differing shapes between the sexes in a bird with little apparent sexual dimorphism. J Anim Ecol 93:567–582.

Dunn RE, Wanless S, Green JA, Harris MP, Daunt F (2019) Effects of body size, sex, parental care and moult strategies on auk diving behaviour outside the breeding season. J Avian Biol 50:jav.02012.

Ebrahimi K, Dashab GR, Faraji-Arough H, Rokouei M (2019) Estimation of additive and non-additive genetic variances of body weight in crossbreed populations of the Japanese quail. Poult Sci 98:46–55.

Eichhorn G, Groscolas R, Le Glaunec G, Parisel C, Arnold L, Medina P, Handrich Y (2011) Heterothermy in growing king penguins. Nat Commun 2:435.

Emslie SD, Fraser W, Smith RC, Walker W (1998) Abandoned penguin colonies and environmental change in the Palmer Station area, Anvers Island, Antarctic Peninsula. Antarct Sci 10:257–268.

Endler JA (1986) Natural Selection in the Wild. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Enstipp MR, Bost C-A, Le Bohec C, Bost C, Laesser R, Le Maho Y, Weimerskirch H, Handrich Y (2019) The dive performance of immature king penguins following their annual molt suggests physiological constraints. J Exp Biol 222:jeb208900.

Enstipp MR, Bost C-A, Le Bohec C, Bost C, Le Maho Y, Weimerskirch H, Handrich Y (2017) Apparent changes in body insulation of juvenile king penguins suggest an energetic challenge during their early life at sea. J Exp Biol 220:2666–2678.

Enstipp MR, Bost C-A, Le Bohec C, Chatelain N, Weimerskirch H, Handrich Y (2021) The early life of king penguins: ontogeny of dive capacity and foraging behaviour in an expert diver. J Exp Biol 224:jeb242512.

Erbrech A, Robin J-P, Guérin N, Groscolas R, Gilbert C, Martrette J-M (2011) Differential muscular myosin heavy chain expression of the pectoral and pelvic girdles during early growth in the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) chick. J Exp Biol 214:1829–1835.

Eskuche-Keith P, Hill SL, López-López L, Rosenbaum B, Saunders RA, Tarling GA, O'Gorman EJ (2024) Temperature alters the predator-prey size relationships and size-selectivity of Southern Ocean fish. Nat Commun 15:3979.

Fahlman A, Halsey LG, Butler PJ, Jones DR, Schmidt A, Durand S, Froget G, Bost C-A, Woakes AJ, Duchamp C, Handrich Y (2006) Accounting for body condition improves allometric estimates of resting metabolic rates in fasting king penguins, Aptenodytes patagonicus. Polar Biol 29:609–614.

Fahlman A, Schmidt A, Jones DR, Bostrom BL, Handrich Y (2007) To what extent might N2 limit dive performance in king penguins? J Exp Biol 210:3344–3355.

Fahlman A, Svärd C, Rosen DAS, Jones DR, Trites AW (2008) Metabolic costs of foraging and the management of O2 and CO2 stores in Steller sea lions. J Exp Biol 211:3573–3580.

Falconer DS (1989) Introduction to Quantitative Genetics, 3rd edn. Longman ScientiÆc & Technical, London, UK., Harlow.

Fogt RL, Marshall GJ (2020) The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere. WIREs Clim Change 11:e652.

Forcada J, Trathan PN (2009) Penguin responses to climate change in the Southern Ocean. Glob Change Biol 15:1618–1630.

Forin-Wiart M-A, Enstipp MR, Le Maho Y, Handrich Y (2019) Why implantation of bio-loggers may improve our understanding of how animals cope within their natural environment. Integr Zool 14:48–64.

Forstmeier W, Schielzeth H (2011) Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: overestimated effect sizes and the winner's curse. Behav Ecol Sociobiol 65:47–55.

Foxton P (1956) The distribution of the standingcrop of zooplankton in the Southern Ocean. Discov Rep 28:191–236.

Fraser WR, Trivelpiece WZ, Ainley DG, Trivelpiece SG (1992) Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? Polar Biol 11:525–531.

Fretwell PT, Bamford C, Skachkova A, Trathan PN, Forcada J (2025) Regional emperor penguin population declines exceed modelled projections. Commun Earth Environ 6:436.

Fretwell PT, Boutet A, Ratcliffe N (2023) Record low 2022 Antarctic sea ice led to catastrophic breeding failure of emperor penguins. Commun Earth Environ 4:273.

Friedlingstein P, O'Sullivan M, Jones MW, Andrew RM, Hauck J, Landschützer P, Le Quéré C, Li H, Luijkx IT, Olsen A, Peters GP, Peters W, Pongratz J, Schwingshackl C, Sitch S, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Alin SR, Arneth A, Arora V, Bates NR, Becker M, Bellouin N, Berghoff CF, Bittig HC, Bopp L, Cadule P, Campbell K, Chamberlain MA, Chandra N, Chevallier F, Chini LP, Colligan T, Decayeux J, Djeutchouang LM, Dou X, Duran Rojas C, Enyo K, Evans W, Fay AR, Feely RA, Ford DJ, Foster A, Gasser T, Gehlen M, Gkritzalis T, Grassi G, Gregor L, Gruber N, Gürses Ö, Harris I, Hefner M, Heinke J, Hurtt GC, Iida Y, Ilyina T, Jacobson AR, Jain AK, Jarníková T, Jersild A, Jiang F, Jin Z, Kato E, Keeling RF, Klein Goldewijk K, Knauer J, Korsbakken JI, Lan X, Lauvset SK, Lefèvre N, Liu Z, Liu J, Ma L, Maksyutov S, Marland G, Mayot N, McGuire PC, Metzl N, Monacci NM, Morgan EJ, Nakaoka S-I, Neill C, Niwa Y, Nützel T, Olivier L, Ono T, Palmer PI, Pierrot D, Qin Z, Resplandy L, Roobaert A, Rosan TM, Rödenbeck C, Schwinger J, Smallman TL, Smith SM, Sospedra-Alfonso R, Steinhoff T, Sun Q, Sutton AJ, Séférian R, Takao S, Tatebe H, Tian H, Tilbrook B, Torres O, Tourigny E, Tsujino H, Tubiello F, van der Werf G, Wanninkhof R, Wang X, Yang D, Yang X, Yu Z, Yuan W, Yue X, Zaehle S, Zeng N, Zeng J (2025) Global Carbon Budget 2024. Earth Syst Sci Data 17:965–1039.

Froget G, Butler PJ, Woakes AJ, Fahlman A, Kuntz G, Le Maho Y, Handrich Y (2004) Heart rate and energetics of free-ranging king penguins (Aptenodytes patagonicus). J Exp Biol 207:3917–3926.

Fröhlich A, Kotowska D, Martyka R, Symonds MRE (2023) Allometry reveals trade-offs between Bergmann's and Allen's rules, and different avian adaptive strategies for thermoregulation. Nat Commun 14:1101.

Frölicher TL, Sarmiento JL, Paynter DJ, Dunne JP, Krasting JP, Winton M (2015) Dominance of the Southern Ocean in Anthropogenic Carbon and Heat Uptake in CMIP5 Models.

Frost PGH, Siegfried WR, Greenwood PJ (1975) Arterio-venous heat exchange systems in the Jackass penguin Spheniscus demersus. J Zool 175:231–241.

Gales RP (1987) Growth Strategies in Blue Penguins Eudyptula minor minor. Emu - Austral Ornithol 87:212–219.

Galton F (1874) English men of science : their nature and nurture. London : Macmillan.

Garcia de Leaniz C, Fleming IA, Einum S, Verspoor E, Jordan WC, Consuegra S, Aubin-Horth N, Lajus D, Letcher BH, Youngson AF, Webb JH, Vøllestad LA, Villanueva B, Ferguson A,

Quinn TP (2007) A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. Biol Rev Camb Philos Soc 82:173–211.

Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R (2011) Declining body size: a third universal response to warming? Trends Ecol Evol 26:285–291.

Gauthier-Clerc M, Le Maho Y, Clerquin Y, Drault S, Handrich Y (2000) Penguin fathers preserve food for their chicks. Nature 408:928–929.

Gebhardt-Henrich SG, Van Noordwijk AJ (1991) Nestling growth in the Great Tit I. Heritability estimates under different environmental conditions. J Evol Biol 4:341–362.

Gebhardt-Henrich SG, Van Noordwijk AJ (1994) The Genetical Ecology of Nestling Growth in the Great Tit. Environmental Influences on the Expression of Genetic Variances During Growth. Funct Ecol 8:469–476.

Geiger S, Le Vaillant M, Lebard T, Reichert S, Stier A, Le Maho Y, Criscuolo F (2011) Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks. Mol Ecol 21:1500–1510.

Gendner J-P, Gauthier-Clerc M, Le Bohec C, Descamps S, Le Maho Y (2005) A new application for transponders in studying penguins. J Field Ornithol 76:138–142.

Gherardi-Fuentes C, Pütz K, Anguita C, Simeone A (2019) Comparative foraging and diving behaviour of coexisting breeding and non-breeding King Penguins (Aptenodytes patagonicus) in Tierra del Fuego, Chile. Emu - Austral Ornithol.

Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills JA, Merilä J (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. Mol Ecol 17:167–178.

Gillett NP, Fyfe JC, Parker DE (2013) Attribution of observed sea level pressure trends to greenhouse gas, aerosol, and ozone changes. Geophys Res Lett 40:2302–2306.

van Gils JA, Lisovski S, Lok T, Meissner W, Ożarowska A, de Fouw J, Rakhimberdiev E, Soloviev MY, Piersma T, Klaassen M (2016) Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range. Science 352:819–821.

Goetz K, McDonald B, Kooyman G (2018) Habitat preference and dive behavior of non-breeding emperor penguins in the eastern Ross Sea, Antarctica. Mar Ecol Prog Ser 593:155–171.

González Á, Trathan P, Yau C, Rodhouse P (1997) Interactions between oceanography, ecology and fishery biology of the ommastrephid squid Martialia hyadesi in the South Atlantic. Mar Ecol-Prog Ser - MAR ECOL-PROGR SER 152:205–215.

Gownaris NJ, Boersma PD (2021) Feet first: Adaptive growth in magellanic penguin chicks. Ecol Evol 11:4339–4352.

Grafen A (1988) On the uses of data on lifetime reproductive success. Philos Trans R Soc B Biol Sci 363:1635–1645.

Green K, Williams R, Green M (1998) Foraging Ecology and Diving Behaviour of Macaroni Penguins Eudyptes Chrysolophus at Heard Island. Mar Ornithol 26.

Guinet C, Chastel O, Koudil M, Durbec JP, Jouventin P (1998) Effects of warm sea–surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. Proc R Soc Lond B Biol Sci 265:1001–1006.

Haidr NS (2023) Ecomorphological variation of the penguin wing. J Morphol 284:e21588.

Hall A (2004) The Role of Surface Albedo Feedback in Climate.

Hall M, Nordahl O, Forsman A, Tibblin P (2023) Maternal size in perch (Perca fluviatilis) influences the capacity of offspring to cope with different temperatures. Front Mar Sci 10.

Halsey LG, Bost C-A, Handrich Y (2007a) A thorough and quantified method for classifying seabird diving behaviour. Polar Biol 30:991–1004.

Halsey LG, Butler P, Fahlman A, Bost C-A, Handrich Y (2010) Changes in the foraging dive behaviour and energetics of king penguins through summer and autumn: a month by month analysis. Mar Ecol Prog Ser 401:279–289.

Halsey LG, Butler PJ, Blackburn TM (2006) A phylogenetic analysis of the allometry of diving. Am Nat 167:276–287.

Halsey LG, Handrich Y, Fahlman A, Schmidt A, Bost C-A, Holder R, Woakes A, Butler P (2007b) Fine-scale analyses of diving energetics in king penguins Aptenodytes patagonicus: how behaviour affects costs of a foraging dive. Mar Ecol Prog Ser 344:299–309.

Handrich Y, Bevan RM, Charrassin J-B, Butler PJ, Ptz K, Woakes AJ, Lage J, Le Maho Y (1997) Hypothermia in foraging king penguins. Nature 388:64–67.

Handrich Y, Gendner J-P, Le Maho Y (1995) Breeding penguins as indicators of marine resources: a study with minimal human disturbance. In: *The Penguins: Ecology and Management*, P. Dann, I. Norman and P. Reilly. Chipping Norton, NSW, Australia: Surrey Beatty & Sons., p 73–79

Hanuise N, Bost C-A, Handrich Y (2013) Optimization of transit strategies while diving in foraging king penguins. J Zool 290:181–191.

Hanuise N, Bost C-A, Huin W, Auber A, Halsey LG, Handrich Y (2010) Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding. J Exp Biol 213:3874–3880.

Harada N, Oura T, Maeda M, Shen Y, Kikuchi DM, Tanaka H (2021) Kinematics and hydrodynamics analyses of swimming penguins: wing bending improves propulsion performance. J Exp Biol 224:jeb242140.

Harrison XA, Blount JD, Inger R, Norris DR, Bearhop S (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. J Anim Ecol 80:4–18.

Hassrick JL, Crocker DE, Teutschel NM, McDonald BI, Robinson PW, Simmons SE, Costa DP (2010) Condition and mass impact oxygen stores and dive duration in adult female northern elephant seals. J Exp Biol 213:585–592.

Hays JD, Imbrie J, Shackleton NJ (1976) Variations in the Earth's Orbit: Pacemaker of the Ice Ages. Science 194:1121–1132.

Hayward A, Wright SW, Carroll D, Law CS, Wongpan P, Gutiérrez-Rodriguez A, Pinkerton MH (2025) Antarctic phytoplankton communities restructure under shifting sea-ice regimes. Nat Clim Change 15:889–896.

Henson SA, Laufkötter C, Leung S, Giering SLC, Palevsky HI, Cavan EL (2022) Uncertain response of ocean biological carbon export in a changing world. Nat Geosci 15:248–254.

Hobday AJ, Hartog JR, Spillman CM, Alves O (2011) Seasonal forecasting of tuna habitat for dynamic spatial management. Can J Fish Aquat Sci 68:898–911.

Hoffmann AA, Sgrò CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. Nature 470:479–485.

Hohtola E (2002) Facultative and obligatory thermogenesis in young birds: a cautionary note. Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 131:733–739.

Hohtola E (2004) Shivering Thermogenesis in Birds and Mammals.

Horning M (2012) Constraint lines and performance envelopes in behavioral physiology: the case of the aerobic dive limit. Front Physiol 3.

Hückstädt LA, Tift MS, Riet-Sapriza F, Franco-Trecu V, Baylis AMM, Orben RA, Arnould JPY, Sepulveda M, Santos-Carvallo M, Burns JM, Costa DP (2016) Regional variability in diving physiology and behavior in a widely distributed air-breathing marine predator, the South American sea lion (Otaria byronia). J Exp Biol 219:2320–2330.

Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends Ecol Evol 15:56–61.

Hull CL (2000) Comparative diving behaviour and segregation of the marine habitat by breeding Royal Penguins, Eudyptes schlegeli, and eastern Rockhopper Penguins, Eudyptes chrysocome filholi, at Macquarie Island. Can J Zool 78:333–345.

Hull CL (1996) Morphometric Indices for Sexing Adult Royal Eudyptes Schlegeli and Rockhopper E Chrysocome Penguins at Macquarie Island. Mar Ornithol 24.

Hulley PA (1992) Upper-slope distributions of oceanic lanternfishes (family: Myctophidae). Mar Biol 114:365–383.

Iglesias IS, Fiechter J, Santora JA, Field JC (2024) Vertical distribution of mesopelagic fishes deepens during marine heatwave in the California Current. ICES J Mar Sci 81:1837–1849.

IPCC (ed) (2018) Annex I: Glossary. In: *Global Warming of 1.5°C: IPCC Special Report on Impacts of Global Warming of 1.5°C above Pre-industrial Levels in Context of Strengthening Response to Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. Cambridge University Press, Cambridge, p 541–562

IPCC (2023a) Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland., First. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).

IPCC (ed) (2023b) Framing, Context, and Methods. In: *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, p 147–286

IPCC (2019) IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)], 1st ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

IPCC (2022) The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

Irving L (1939) RESPIRATION IN DIVING MAMMALS. Physiol Rev.

IUCN (2025) The IUCN Red List of Threatened Species. https://www.iucnredlist.org/en (accessed August 27, 2025)

Jablonszky M, Canal D, Hegyi G, Herényi M, Laczi M, Markó G, Nagy G, Rosivall B, Szöllősi E, Török J, Garamszegi LZ (2024) The estimation of additive genetic variance of body size in a wild passerine is sensitive to the method used to estimate relatedness among the individuals. Ecol Evol 14:e10981.

Jacobs SS (2004) Bottom water production and its links with the thermohaline circulation. Antarct Sci 16:427–437.

Jarman SN, McInnes JC, Faux C, Polanowski AM, Marthick J, Deagle BE, Southwell C, Emmerson L (2013) Adélie Penguin Population Diet Monitoring by Analysis of Food DNA in Scats. PLOS ONE 8:e82227.

Jennings S, Dugger KM, Ballard G, Ainley DG (2023) Faster growth and larger size at crèche onset are associated with higher offspring survival in Adélie Penguins. Ornithology 140.

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) Long-Term Contrasted Responses to Climate of Two Antarctic Seabird Species. Ecology 86:2889–2903.

Jenouvrier S, Holland M, Stroeve J, Barbraud C, Weimerskirch H, Serreze M, Caswell H (2012) Effects of climate change on an emperor penguin population: analysis of coupled demographic and climate models. Glob Change Biol 18:2756–2770.

Jensen H, Sæther B-E, Ringsby TH, Tufto J, Griffith SC, Ellegren H (2003) Sexual variation in heritability and genetic correlations of morphological traits in house sparrow (Passer domesticus). J Evol Biol 16:1296–1307.

Jiguet F, Jouventin P (1999) Individual breeding decisions and long-term reproductive strategy in the King Penguin Aptenodytes patagonicus. Ibis 141:428–433.

Jirinec V, Burner RC, Amaral BR, Bierregaard RO, Fernández-Arellano G, Hernández-Palma A, Johnson EI, Lovejoy TE, Powell LL, Rutt CL, Wolfe JD, Stouffer PC (2021) Morphological consequences of climate change for resident birds in intact Amazonian rainforest. Sci Adv 7:eabk1743.

Jouventin P, Capdeville D, Cuenot-Chaillet F, Boiteau C (1994) Exploitation of pelagic resources by a non-flying seabird: satellite tracking of the king penguin throughout the breeding cycle. Mar Ecol Prog Ser 106:11–19.

Jouventin P, Dobson FS (2017) Why Penguins Communicate: The Evolution of Visual and Vocal Signals, 1st edition. Academic Press, London.

Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of Wandering albatrosses. Nature 343:746–748.

Jouzel J, Masson-Delmotte V, Cattani O, Dreyfus G, Falourd S, Hoffmann G, Minster B, Nouet J, Barnola JM, Chappellaz J, Fischer H, Gallet JC, Johnsen S, Leuenberger M, Loulergue L, Luethi D, Oerter H, Parrenin F, Raisbeck G, Raynaud D, Schilt A, Schwander J, Selmo E, Souchez R, Spahni R, Stauffer B, Steffensen JP, Stenni B, Stocker TF, Tison JL, Werner M, Wolff EW (2007) Orbital and Millennial Antarctic Climate Variability over the Past 800,000 Years. Science 317:793–796.

Karnovsky N, Harding A, Walkusz W, Kwaśniewski S, Goszczko I, Jr JW, Routti H, Bailey A, McFadden L, Brown Z, Beaugrand G, Grémillet D (2010) Foraging distributions of little auks Alle alle across the Greenland Sea: implications of present and future Arctic climate change. Mar Ecol Prog Ser 415:283–293.

Kirkwood R, Robertson G (1997a) Seasonal change in the foraging ecology of emperor penguins on the Mawson Coast, Antarctica. Mar Ecol Prog Ser 156:205–223.

Kirkwood R, Robertson G (1997b) THE FORAGING ECOLOGY OF FEMALE EMPEROR PENGUINS IN WINTER. Ecol Monogr 67.

Kleiber M (1932) Body size and metabolism. Hilgardia 6:315–351.

Koehn LE, Hard JJ, Akst EP, Boersma PD (2016) Natural selection on morphology varies among years and by sex in Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). The Auk 133:783–805.

Kokubun N, Hamabe K, Yamada N, Sasaki H, Nishizawa B, Watanuki Y, Murase H (2025) Abundance and estimated food consumption of seabirds in the pelagic ecosystem in the eastern Indian sector of the Southern Ocean. Prog Oceanogr 231:103385.

Kokubun N, Takahashi A, Mori Y, Watanabe S, Shin H-C (2010) Comparison of diving behavior and foraging habitat use between chinstrap and gentoo penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. Mar Biol 157:811–825.

Kooyman GL (1989) Diverse Divers: Physiology and Behavior. Springer Berlin Heidelberg.

Kooyman GL, Cherel Y, Le Maho Y, Croxall JP, Thorson PH, Ridoux V, Kooyman CA (1992) Diving Behavior and Energetics During Foraging Cycles in King Penguins. Ecol Monogr 62:143–163.

Kooyman GL, Kooyman TG (1995) Diving Behavior of Emperor Penguins Nurturing Chicks at Coulman Island, Antarctica. The Condor 97:536–549.

Kooyman GL, McDonald BI, Williams CL, Meir JU, Ponganis PJ (2021) The aerobic dive limit: After 40 years, still rarely measured but commonly used. Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 252:110841.

Kooyman GL, Ponganis PJ (1998) THE PHYSIOLOGICAL BASIS OF DIVING TO DEPTH: Birds and Mammals. Annu Rev Physiol 60:19–32.

Kooyman GL, Wahrenbrock EA, Castellini MA, Davis RW, Sinnett EE (1980) Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary

diving in Weddell seals: Evidence of preferred pathways from blood chemsitry and behavior. J Comp Physiol 138:335–346.

Kozlov AN, Shust KV, Zemsky AV (1991) Seasonal and inter·annual variability in the distribution of Electrona carlsbergi in the southern polar front area (the area to the north of south georgia is used as an example).

Kriesell HJ, Aubin T, Planas-Bielsa V, Benoiste M, Bonadonna F, Gachot-Neveu H, Le Maho Y, Schull Q, Vallas B, Zahn S, Le Bohec C (2018) Sex identification in King Penguins Aptenodytes patagonicus through morphological and acoustic cues. Ibis 160:755–768.

Kruuk LEB, Osmond HL, Cockburn A (2015) Contrasting effects of climate on juvenile body size in a Southern Hemisphere passerine bird. Glob Change Biol 21:2929–2941.

Kurita N, Bromwich DH, Kameda T, Motoyama H, Hirasawa N, Mikolajczyk DE, Keller LM, Lazzara MA (2025) Summer warming in the East Antarctic interior triggered by southern Indian Ocean warming. Nat Commun 16:6764.

de L. Brooke M (2004a) Albatrosses and petrels across the World. Bird Fam World.

de L. Brooke M (2004b) The food consumption of the world's seabirds. Proc R Soc B Biol Sci 271:S246–S248.

Le Bohec C, Durant JM, Gauthier-Clerc M, Stenseth NC, Park Y-H, Pradel R, Grémillet D, Gendner J-P, Le Maho Y (2008) King penguin population threatened by Southern Ocean warming. Proc Natl Acad Sci 105:2493–2497.

Le Maho Y (1977) The Emperor Penguin: A Strategy to Live and Breed in the Cold: Morphology, physiology, ecology, and behavior distinguish the polar emperor penguin from other penguin species, particularly from its close relative, the king penguin. Am Sci 65:680–693.

Le Maho Y, Delclitte P, Chatonnet J (1976) Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. Am J Physiol-Leg Content 231:913–922.

Le Vaillant M, Le Bohec C, Prud'Homme O, Wienecke B, Le Maho Y, Kato A, Ropert-Coudert Y (2013) How age and sex drive the foraging behaviour in the king penguin. Mar Biol 160:1147–1156.

Lee Z, Hu C, Shang S, Du K, Lewis M, Arnone R, Brewin R (2013) Penetration of UV-visible solar radiation in the global oceans: Insights from ocean color remote sensing. J Geophys Res Oceans 118:4241–4255.

Lemonnier C, Bost C-A, Joly N, Stier A, Robin J-P, Handrich Y, Cillard A, Montblanc M, Bize P, Viblanc VA (2025) Foraging flexibility in response to at-sea constraints in a deep diver, the king penguin: an experimental study. Oecologia 207:123.

Lemonnier C, Schull Q, Stier A, Boonstra R, Delehanty B, Lefol E, Durand L, Pardonnet S, Robin J-P, Criscuolo F, Bize P, Viblanc VA (2024) Social, not genetic, programming of development and stress physiology of a colonial seabird. Proc R Soc B Biol Sci 291:20240853.

Leroy CC, Parthiot F (1998) Depth-pressure relationships in the oceans and seas. J Acoust Soc Am 103:1346–1352.

Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. Nature 412:816–819.

Li G, Cheng L, Zhu J, Trenberth KE, Mann ME, Abraham JP (2020) Increasing ocean stratification over the past half-century. Nat Clim Change 10:1116–1123.

Lindstedt SL, Calder WA (1976) Body Size and Longevity in Birds. The Condor 78:91–94.

Liu J, Curry JA (2010) Accelerated warming of the Southern Ocean and its impacts on the hydrological cycle and sea ice. Proc Natl Acad Sci 107:14987–14992.

Liu S, Liu Y, Teschke K, Hindell MA, Downey R, Woods B, Kang B, Ma S, Zhang C, Li J, Ye Z, Sun P, He J, Tian Y (2024) Incorporating mesopelagic fish into the evaluation of

conservation areas for marine living resources under climate change scenarios. Mar Life Sci Technol 6:68–83.

Luna-Jorquera G, Culik B (1999) Diving Behaviour of Humboldt Penguins Spheniscus Humboldti in Northern Chile. Mar Ornithol 27.

Maekawa S, Kato T (2015) Diverse of Erythropoiesis Responding to Hypoxia and Low Environmental Temperature in Vertebrates. BioMed Res Int 2015:747052.

Maina JN, King AS (1987) A morphometric study of the lung of a Humboldt penguin (Sphenicus humboldti). Anat Histol Embryol 16:293–297.

Martin GR (1999) Eye structure and foraging in King Penguins Aptenodytes patagonicus. Ibis 141:444–450.

Martin JH (1990) Glacial-interglacial CO2 change: The Iron Hypothesis. Paleoceanography 5:1–13.

Maxwell SM, Gjerde KM, Conners MG, Crowder LB (2020) Mobile protected areas for biodiversity on the high seas. Science 367:252–254.

Mayewski PA, Meredith MP, Summerhayes CP, Turner J, Worby A, Barrett PJ, Casassa G, Bertler N a. N, Bracegirdle T, Naveira Garabato AC, Bromwich D, Campbell H, Hamilton GS, Lyons WB, Maasch KA, Aoki S, Xiao C, van Ommen T (2009) State of the Antarctic and Southern Ocean climate system. Rev Geophys 47.

McCullagh P, Nelder JA (1989) Generalized Linear Models. https://doi.org/10.1201/9780203753736 (accessed October 29, 2024)

McDonald BI, Ponganis PJ (2012) Lung collapse in the diving sea lion: hold the nitrogen and save the oxygen. Biol Lett 8:1047–1049.

McEvoy BP, Visscher PM (2009) Genetics of human height. Econ Hum Biol 7:294–306.

McGowan JA, Bograd SJ, Lynn RJ, Miller AJ (2003) The biological response to the 1977 regime shift in the California Current. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 50:2567–2582.

McMahon CR, Hindell MA, Charrassin J-B, Corney S, Guinet C, Harcourt R, Jonsen I, Trebilco R, Williams G, Bestley S (2019) Finding mesopelagic prey in a changing Southern Ocean. Sci Rep 9:19013.

McQueen A, Klaassen M, Tattersall GJ, Ryding S, Group VWS, Group AWS, Atkinson R, Jessop R, Hassell CJ, Christie M, Fröhlich A, Symonds MRE (2024) Shorebirds Are Shrinking and Shape-Shifting: Declining Body Size and Lengthening Bills in the Past Half-Century. Ecol Lett 27:e14513.

Meir JU, Champagne CD, Costa DP, Williams CL, Ponganis PJ (2009) Extreme hypoxemic tolerance and blood oxygen depletion in diving elephant seals. Am J Physiol-Regul Integr Comp Physiol 297:R927–R939.

Merilä J, Gustafsson L (1996) Temporal Stability and Microgeographic Homogeneity of Heritability Estimates in a Natural Bird Population. J Hered 87:199–204.

Merilä J, Hendry AP (2014) Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. Evol Appl 7:1–14.

Merilä J, Sheldon BC (2001) Avian Quantitative Genetics. In: *Current Ornithology*. Nolan V, Thompson CF (eds) Springer US, Boston, MA, p 179–255

Metcalfe NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? Trends Ecol Evol 16:254–260.

Mills KI (2000) Diving Behaviour Of Two Galápagos Penguins Spheniscus Mendiculus. Mar Ornithol 28.

Mirceta S, Signore AV, Burns JM, Cossins AR, Campbell KL, Berenbrink M (2013) Evolution of Mammalian Diving Capacity Traced by Myoglobin Net Surface Charge. Science 340:1234192.

Montague T (1985) A Maximum Dive Recorder for Little Penguins. Emu - Austral Ornithol 85:264–267.

Monternier P-A, Marmillot V, Rouanet J-L, Roussel D (2014) Mitochondrial phenotypic flexibility enhances energy savings during winter fast

in king penguin chicks. J Exp Biol:jeb.104505.

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

Moore JK, Abbott MR (2002) Surface chlorophyll concentrations in relation to the Antarctic Polar Front: seasonal and spatial patterns from satellite observations. J Mar Syst 37:69–86.

Moreno, Barbosa, León, Fargallo (1999) Phenotypic selection on morphology at independence in the Chinstrap penguin Pygoscelis antarctica. J Evol Biol 12:507–513.

Mousseau TA, Roff DA (1987) Natural selection and the heritability of fitness components. Heredity 59 (Pt 2):181–197.

Nakagawa S, Cuthill IC (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. Biol Rev 82:591–605.

Nati JJH, Svendsen MBS, Marras S, Killen SS, Steffensen JF, McKenzie DJ, Domenici P (2021) Intraspecific variation in thermal tolerance differs between tropical and temperate fishes. Sci Rep 11:21272.

Nesteruk I, Passoni G, Redaelli A (2014) Shape of Aquatic Animals and Their Swimming Efficiency. J Mar Sci 2014:470715.

Noordwijk AJV, Balen JHV, Scharloo W (1988) Heritability of body size in a natural population of the Great Tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. Genet Res 51:149–162.

Noren SR, Williams TM, Pabst DA, McLellan WA, Dearolf JL (2001) The development of diving in marine endotherms: preparing the skeletal muscles of dolphins, penguins, and seals for activity during submergence. J Comp Physiol [B] 171:127–134.

Norman F, Ward S (1993) Foraging Group Size and Dive Duration of Adelie Penguins Pygoscelis Adeliae at Sea Off Hop Island, Rauer Group, East Antarctica. Mar Ornithol 21.

Oberlin M, Enstipp MR, Bost C-A, Handrich Y (in review in MEPS) Into the deep: how body size shapes king penguin dive capacity.

Oberlin M, Enstipp MR, Le Bohec C, Dardel R, Bost C-A, Handrich Y (2025) Exploring new depths: king penguins break dive records during the austral winter. J Exp Biol 228.

Olsson O (1996) Seasonal Effects of Timing and Reproduction in the King Penguin: A Unique Breeding Cycle. J Avian Biol 27:7–14.

Orgeret F, Péron C, Enstipp MR, Delord K, Weimerskirch H, Bost C-A (2019) Exploration during early life: distribution, habitat and orientation preferences in juvenile king penguins. Mov Ecol 7:29.

Orgeret F, Thiebault A, Kovacs KM, Lydersen C, Hindell MA, Thompson SA, Sydeman WJ, Pistorius PA (2022) Climate change impacts on seabirds and marine mammals: The importance of study duration, thermal tolerance and generation time. Ecol Lett 25:218–239.

Orgeret F, Weimerskirch H, Bost C-A (2016) Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. Biol Lett 12:20160490.

Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: *Analysis of Ecological Systems*. D. J. Horn, R. D. Mitchell & G. R. Stairs, Columbus: Ohio State University Press, p 154–177

Orsi AH, Whitworth T, Nowlin WD (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap 42:641–673.

Osman MB, Tierney JE, Zhu J, Tardif R, Hakim GJ, King J, Poulsen CJ (2021) Globally resolved surface temperatures since the Last Glacial Maximum. Nature 599:239–244.

Österblom H, Olsson O, Blenckner T, Furness RW (2008) Junk-food in marine ecosystems. Oikos 117:967–977.

Paredes R, Orben RA, Roby DD, Irons DB, Young R, Renner H, Tremblay Y, Will A, Harding AMA, Kitaysky AS (2015) Foraging ecology during nesting influences body size in a pursuit-diving seabird. Mar Ecol Prog Ser 533:261–276.

Park Y-H, Durand I, Kestenare E, Rougier G, Zhou M, d'Ovidio F, Cotté C, Lee J-H (2014) Polar Front around the Kerguelen Islands: An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. J Geophys Res Oceans 119:6575–6592.

Park Y-H, Gamberoni L, Charriaud E (1993) Frontal structure, water masses, and circulation in the Crozet Basin. J Geophys Res Oceans 98:12361–12385.

Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421:37–42.

Pauthenet E, Roquet F, Madec G, Guinet C, Hindell M, McMahon CR, Harcourt R, Nerini D (2018) Seasonal Meandering of the Polar Front Upstream of the Kerguelen Plateau. Geophys Res Lett 45:9774–9781.

Péron C, Weimerskirch H, Bost C-A (2012) Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. Proc R Soc B Biol Sci 279:2515–2523.

Peters G, Wilson RP, Scolaro JA, Laurenti S, Upton J, Galleli H (1998) The Diving Behavior of Magellanic Penguins at Punta Norte, Peninsula Valdés, Argentina. Colon Waterbirds 21:1–10.

Phillips RA, Furness RW (1998) Measurement of heritability of hatching date and chick condition in parasitic jaegers. Can J Zool 76:2290–2294.

Pichegru L, Cook T, Handley J, Voogt N, Watermeyer J, Nupen L, McQuaid CD (2013) Sex-specific foraging behaviour and a field sexing technique for Endangered African penguins. Endanger Species Res 19:255–264.

Pichegru L, Ryan PG, van Eeden R, Reid T, Grémillet D, Wanless R (2012) Industrial fishing, no-take zones and endangered penguins. Biol Conserv 156:117–125.

Piersma T, Davidson NC (1991) Confusions of mass and size. Auk 108:441–444.

Pigliucci M (2001) Phenotypic Plasticity. Johns Hopkins University Press.

Piot E, Picard B, Badaut J, Gilbert C, Guinet C (2023) Diving behaviour of southern elephant seals: new models of behavioural and ecophysiological adjustments of oxygen store management. J Exp Biol 226:jeb245157.

Ponganis P, Meir J, Williams C (2010) Oxygen store depletion and the aerobic dive limit in emperor penguins. Aquat Biol 8:237–245.

Ponganis PJ (2015) Diving Physiology of Marine Mammals and Seabirds, 1st ed. Cambridge University Press.

Ponganis PJ, Kooyman GL, Starke LN, Kooyman CA, Kooyman TG (1997) Post-dive blood lactate concentrations in emperor penguins, Aptenodytes forsteri. J Exp Biol 200:1623–1626.

Ponganis PJ, Meir JU, Williams CL (2011) In pursuit of Irving and Scholander: a review of oxygen store management in seals and penguins. J Exp Biol 214:3325–3339.

Ponganis PJ, St Leger J, Scadeng M (2015) Penguin lungs and air sacs: implications for baroprotection, oxygen stores and buoyancy. J Exp Biol 218:720–730.

Ponganis PJ, Williams CL, Scadeng M (2025) Respiratory anatomy and physiology in diving penguins. Philos Trans R Soc B Biol Sci 380.

Pütz K (2002) Spatial and Temporal Variability in the Foraging Areas of Breeding King Penguins. Condor Ornithol Appl 104:528–538.

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

Pütz K, Gherardi-Fuentes C, García-Borboroglu P, Godoy C, Flagg M, Pedrana J, Vianna JA, Simeone A, Lüthi B (2021a) Exceptional foraging plasticity in King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from a recently established breeding site in Tierra del Fuego, Chile. Glob Ecol Conserv 28:e01669.

Pütz K, Gherardi-Fuentes C, García-Borboroglu P, Godoy C, Flagg M, Pedrana J, Vianna JA, Simeone A, Lüthi B (2021b) Exceptional foraging plasticity in King Penguins (Aptenodytes patagonicus) from a recently established breeding site in Tierra del Fuego, Chile. Glob Ecol Conserv 28:e01669.

Pütz K, Wilson RP, Charrassin J-B, Raclot T, Lage J, Le Maho Y, Kierspel MAM, Culik BM, Adelung D (1998) Foraging Strategy of King Penguins (Aptenodytes patagonicus) during Summer at the Crozet Islands. Ecology 79:1905.

Pyke GH (1984) Optimal Foraging Theory: A Critical Review. Annu Rev Ecol Evol Syst 15:523–575.

Queirós JP, Borras-Chavez R, Friscourt N, Groß J, Lewis CB, Mergard G, O'Brien K (2024) Southern Ocean food-webs and climate change: A short review and future directions. PLOS Clim 3:e0000358.

R Core Team (2025) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

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

Ratcliffe N, Takahashi A, O'Sullivan C, Adlard S, Trathan PN, Harris MP, Wanless S (2013) The Roles of Sex, Mass and Individual Specialisation in Partitioning Foraging-Depth Niches of a Pursuit-Diving Predator. PLoS ONE 8:e79107.

Reiertsen TK, Erikstad KE, Barrett RT, Sandvik H, Yoccoz NG (2012) Climate fluctuations and differential survival of bridled and non-bridled Common Guillemots Uria aalge. Ecosphere 3:art52.

Resende RO, Martins EN, Georg PC, Paiva E, Conti ACM, Santos AI, Sakaguti ES, Murakami AE (2005) Variance components for body weight in Japanese quails (Coturnix japonica). Braz J Poult Sci 7:23–25.

Riaz J, Bestley S, Wotherspoon S, Cox MJ, Emmerson L (2023) Spatial link between Adélie penguin foraging effort and krill swarm abundance and distribution. Front Mar Sci 10.

Riet-Sapriza FG, Costa DP, Franco-Trecu V, Marín Y, Chocca J, González B, Beathyate G, Louise Chilvers B, Hückstadt LA (2013) Foraging behavior of lactating South American sea lions (*Otaria flavescens*) and spatial–temporal resource overlap with the Uruguayan fisheries. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 88–89:106–119.

Rintz CL, Koubbi P, Ramiro-Sánchez B, Azarian C, Caccavo JA, Cotté C, Goberville E, Godet C, Hulley PA, Le Goff R, Leprieur F, Robuchon M, Serandour B, Leroy B (2025) Biogeographical Regions and Climate Change: Lanternfishes Shed Light on the Role of Climatic Barriers in the Southern Ocean. Glob Change Biol 31:e70256.

Robinson PW, Costa DP, Crocker DE, Gallo-Reynoso JP, Champagne CD, Fowler MA, Goetsch C, Goetz KT, Hassrick JL, Hückstädt LA, Kuhn CE, Maresh JL, Maxwell SM, McDonald BI, Peterson SH, Simmons SE, Teutschel NM, Villegas-Amtmann S, Yoda K (2012) Foraging Behavior and Success of a Mesopelagic Predator in the Northeast Pacific Ocean: Insights from a Data-Rich Species, the Northern Elephant Seal. PLOS ONE 7:e36728.

Rodríguez DH, Dassis M, Ponce de León A, Barreiro C, Farenga M, Bastida RO, Davis RW (2013) Foraging strategies of Southern sea lion females in the La Plata River Estuary (Argentina–Uruguay). Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 88–89:120–130.

Rodríguez FA, Casas H, Casas M, Pagés T, Rama R, Ricart A, Ventura JL, Ibáñez J, Viscor G (1999) Intermittent hypobaric hypoxia stimulates erythropoiesis and improves aerobic capacity. Med Sci Sports Exerc 31:264.

Roe HSJ (1969) The Food and Feeding Habits of the Sperm Whales (Physeter Catodon L.) Taken off the West Coast of Iceland. J Cons 33:93–102.

Roncon G, Bestley S, McMahon CR, Wienecke B, Hindell MA (2018) View From Below: Inferring Behavior and Physiology of Southern Ocean Marine Predators From Dive Telemetry. Front Mar Sci 5.

Ropert-Coudert Y, Chiaradia A, Kato A (2006) An Exceptionally Deep Dive by a Little Penguin Eudyptula Minor. Mar Ornithol 34.

Ropert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. Front Ecol Environ 3:437–444.

Rounsevell DE, Copson GR (1982) Growth Rate and Recovery of a King Penguin, Aptenodytes patagonicus, Population after Exploitation. Wildl Res 9:519–525.

Ryding S, McQueen A, Klaassen M, Tattersall GJ, Symonds MRE (2024) Long- and short-term responses to climate change in body and appendage size of diverse Australian birds. Glob Change Biol 30:e17517.

Sallée J-B (2018) Southern Ocean Warming. Oceanography 31:52–62.

Sallée JB, Speer KG, Rintoul SR (2010) Zonally asymmetric response of the Southern Ocean mixed-layer depth to the Southern Annular Mode. Nat Geosci 3:273–279.

Salton M, Saraux C, Dann P, Chiaradia A (2015) Carry-over body mass effect from winter to breeding in a resident seabird, the little penguin. R Soc Open Sci 2:140390.

Saraux C, Friess B, Le Maho Y, Le Bohec C (2012) Chick-provisioning strategies used by king penguins to adapt to a multiseasonal breeding cycle. Anim Behav 84:675–683.

Saraux C, Viblanc VA, Hanuise N, Maho YL, Bohec CL (2011) Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. PLOS ONE 6:e20407.

Sato K, Naito Y, Kato A, Niizuma Y, Watanuki Y, Charrassin JB, Bost C-A, Handrich Y, Le Maho Y (2002) Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? J Exp Biol 205:1189–1197.

Sato K, Shiomi K, Marshall G, Kooyman GL, Ponganis PJ (2011) Stroke rates and diving air volumes of emperor penguins: implications for dive performance. J Exp Biol 214:2854–2863.

Sato K, Shiomi K, Watanabe Y, Watanuki Y, Takahashi A, Ponganis PJ (2010) Scaling of swim speed and stroke frequency in geometrically similar penguins: they swim optimally to minimize cost of transport. Proc R Soc B Biol Sci.

Saunders PM (1981) Practical Conversion of Pressure to Depth.

Sauve D, Charmantier A, Hatch SA, Friesen VL (2022) Environmental conditions variably affect growth across the breeding season in a subarctic seabird. Oecologia 198:307–318.

Scheiner SM, Lyman RF (1989) The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. J Evol Biol 2:95–107.

Schiavini A, Rey AR (2004) Long days, long trips: foraging ecology of female rockhopper penguins Eudyptes chrysocome chrysocome at Tierra del Fuego. Mar Ecol Prog Ser 275:251–262.

Schindler DE, Armstrong JB, Reed TE (2015) The portfolio concept in ecology and evolution. Front Ecol Environ 13:257–263.

Schindler DE, Hilborn R, Chasco B, Boatright CP, Quinn TP, Rogers LA, Webster MS (2010) Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. Nature 465:609–612.

Schlichting C, Pigliucci M (1998) Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sinauer.

Schmidt A, Alard F, Handrich Y (2006) Changes in body temperatures in king penguins at sea: the result of fine adjustments in peripheral heat loss? Am J Physiol-Regul Integr Comp Physiol 291:R608–R618.

Scholander PF (1940) Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. In: *Hvalradets skrifter ;; Nr. 22*. I kommisjon hos Jacob Dybwad

Scholander PF, Irving L (1941) Experimental investigations on the respiration and diving of the florida manatee. J Cell Comp Physiol 17:169–191.

Scholander PF, Irving L, Grinnell SW (1942a) AEROBIC AND ANAEROBIC CHANGES IN SEAL MUSCLES DURING DIVING. J Biol Chem 142:431–440.

Scholander PF, Irving L, Grinnell SW (1942b) On the temperature and metabolism of the seal during diving. J Cell Comp Physiol 19:67–78.

Schreer JF, Kovacs KM (1997) Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. Can J Zool 75:339–358.

Searcy WA, Peters S, Nowicki S (2004) Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows Melospiza melodia. J Avian Biol 35:269–279.

Seebacher F, White CR, Franklin CE (2015) Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. Nat Clim Change 5:61–66.

Séguin A, Harvey É, Archambault P, Nozais C, Gravel D (2014) Body size as a predictor of species loss effect on ecosystem functioning. Sci Rep 4:4616.

Sezer M (2006) Genetic Parameters Estimated for Sexual Maturity and Weekly Live Weights of Japanese Quail (Coturnix coturnix japonica). Asian-Australas J Anim Sci 20:19–24.

Sheridan JA, Bickford D (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. Nat Clim Change 1:401–406.

Smith DM, Screen JA, Deser C, Cohen J, Fyfe JC, García-Serrano J, Jung T, Kattsov V, Matei D, Msadek R, Peings Y, Sigmond M, Ukita J, Yoon J-H, Zhang X (2019) The Polar Amplification Model Intercomparison Project (PAMIP) contribution to CMIP6: investigating the causes and consequences of polar amplification. Geosci Model Dev 12:1139–1164.

Sokolov S, Rintoul SR (2009) Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 2. Variability and relationship to sea surface height. J Geophys Res Oceans 114.

Somero GN (2010) The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers.' J Exp Biol 213:912–920.

Speakman JR, Ward S (1998) Infrared thermography: principles and applications. Zoology 101:224–232.

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

Stier A, Viblanc VA, Massemin-Challet S, Handrich Y, Zahn S, Rojas ER, Saraux C, Le Vaillant M, Prud'homme O, Grosbellet E, Robin J-P, Bize P, Criscuolo F (2014) Starting with a handicap: phenotypic differences between early- and late-born king penguin chicks and their survival correlates. Funct Ecol 28:601–611.

Stonehouse B (1960) The King Penguin, Aptenodytes Patagonica, of South Georgia: Breeding behaviour and development. Colonial Office.

Strass VH, Naveira Garabato AC, Pollard RT, Fischer HI, Hense I, Allen JT, Read JF, Leach H, Smetacek V (2002) Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr 49:3735–3769.

Susanna S. Hall K, Ryttman H, Fransson T, Stolt B-O (2004) Stabilising selection on wing length in reed warblers Acrocephalus scirpaceus. J Avian Biol 35:7–12.

Takahashi A, Dunn MJ, Trathan PN, Sato K, Naito Y, Croxall JP (2003) Foraging strategies of chinstrap penguins at Signy Island, Antarctica: importance of benthic feeding on Antarctic krill. Mar Ecol Prog Ser 250:279–289.

Talbot DA, Duchamp C, Rey B, Hanuise N, Rouanet JL, Sibille B, Brand MD (2004) Uncoupling protein and ATP/ADP carrier increase mitochondrial proton conductance after cold adaptation of king penguins. J Physiol 558:123–135.

Taylor CR, Heglund NC, Maloiy GM (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. J Exp Biol 97:1–21.

Terhaar J, Frölicher TL, Joos F (2021) Southern Ocean anthropogenic carbon sink constrained by sea surface salinity. Sci Adv 7:eabd5964.

Terres australes et antarctiques françaises (2024) Fiches actions COP 2024. Saint-Pierre, La Réunion : TAAF.

Tessier E, Bost C-A (2020) Behavioural adjustments during foraging in two diving seabirds: king and macaroni penguins. Mar Biol 167:138.

Texas Instruments (2000) 32-mm Glass Transponder Read Only, Read/Write.

Thackeray SJ, Henrys PA, Hemming D, Bell JR, Botham MS, Burthe S, Helaouet P, Johns DG, Jones ID, Leech DI, Mackay EB, Massimino D, Atkinson S, Bacon PJ, Brereton TM, Carvalho L, Clutton-Brock TH, Duck C, Edwards M, Elliott JM, Hall SJG, Harrington R, Pearce-Higgins JW, Høye TT, Kruuk LEB, Pemberton JM, Sparks TH, Thompson PM, White I, Winfield IJ, Wanless S (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. Nature 535:241–245.

Thomas DB, Ksepka DT, Fordyce RE (2010) Penguin heat-retention structures evolved in a greenhouse Earth. Biol Lett 7:461–464.

Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Townsend Peterson A, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. Nature 427:145–148.

Thompson DWJ, Wallace JM (2000) Annular Modes in the Extratropical Circulation. Part I: Month-to-Month Variability.

Tissier ML, Handrich Y, Robin J-P, Weitten M, Pevet P, Kourkgy C, Habold C (2016) How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. Sci Rep 6:25531.

Traisnel G, Pichegru L (2019) Boldness at the nest predicts foraging and diving behaviour of female but not male African penguins. Anim Behav 150:113–125.

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

Tremblay Y, Guinard E, Cherel Y (1997) Maximum diving depths of northern rockhopper penguins (Eudyptes chrysocome moseleyi) at Amsterdam Island. Polar Biol 17:119–122.

Tynan CT (1998) Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. Nature 392:708–710.

Uesaka L, Bost CA, Sato K, Sakamoto KQ (2025) Deep-sea ascending predation by king penguin and its prey reaction observed by animal-borne video camera. Ecology 106:e70117.

Urban MC (2015) Accelerating extinction risk from climate change. Science 348:571–573.

Van de Pol M, Bailey LD, McLean N, Rijsdijk L, Lawson CR, Brouwer L (2016) Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. Methods Ecol Evol 7:1246–1257.

Van de Pol M, Cockburn A (2011) Identifying the Critical Climatic Time Window That Affects Trait Expression. Am Nat.

Van Heezik Y (1990) Patterns and Variability of Growth in the Yellow-Eyed Penguin. The Condor 92:904.

Van Valen L (1965) Morphological Variation and Width of Ecological Niche. Am Nat 99:377–390.

Viblanc VA, Schull Q, Stier A, Durand L, Lefol E, Robin J, Zahn S, Bize P, Criscuolo F (2020) Foster rather than biological parental telomere length predicts offspring survival and telomere length in king penguins. Mol Ecol 29:3154–3166.

Vimeux F, Masson V, Jouzel J, Stievenard M, Petit JR (1999) Glacial-interglacial changes in ocean surface conditions in the Southern Hemisphere. Nature 398:410–413.

Volkman NJ, Trivelpiece W (1980) Growth in pygoscelid penguin chicks. J Zool 191:521–530.

de Vries J, van Eerden MR (1995) Thermal Conductance in Aquatic Birds in Relation to the Degree of Water Contact, Body Mass, and Body Fat: Energetic Implications of Living in a Strong Cooling Environment. Physiol Zool 68:1143–1163.

Walker B, Boersma P (2003) Diving behavior of Magellanic penguins (Spheniscus magellanicus) at Punta Tombo, Argentina. Can J Zool 81.

Walker SJ, Lislevand T, Meijer HJM (2023) A long-term study of size variation in Northern Goshawk Accipiter gentilis across Scandinavia, with a focus on Norway. Ecol Evol 13:e10789.

Watanabe S, Sato K, Ponganis PJ (2012) Activity Time Budget during Foraging Trips of Emperor Penguins. PLoS ONE 7:e50357.

Watanabe YY, Ito K, Kokubun N, Takahashi A (2020) Foraging behavior links sea ice to breeding success in Antarctic penguins. Sci Adv 6:eaba4828.

Watanuki Y, Burger AE (1999) Body mass and dive duration in alcids and penguins. 77.

Watanuki Y, Kato A, Naito Y (1996) Diving performance of male and female Japanese Cormorants. Can J Zool 74:1098–1109.

Watanuki Y, Kato A, Naito Y, Robertson G, Robinson S (1997) Diving and foraging behaviour of Adélie penguins in areas with and without fast sea-ice. Polar Biol 17:296–304.

Weeks BC, Willard DE, Ellis AA, Witynski ML, Hennen M, Winger BM (2019) Shared morphological consequences of global warming in North American migratory birds. 610329.

Weimerskirch H (1998) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. J Anim Ecol 67:99–109.

Weimerskirch H, Louzao M, de Grissac S, Delord K (2012) Changes in Wind Pattern Alter Albatross Distribution and Life-History Traits. Science 335:211–214.

Weimerskirch H, Mougey T, Hindermeyer X (1997) Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. Behav Ecol 8:635–643.

Weimerskirch H, Stahl JC, Jouventin P (1992) The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. Ibis 134:107–117.

Weimerskirch H, Wilson RP (2000) Oceanic respite for wandering albatrosses. Nature 406:955–956.

West-Eberhard MJ (2008) Phenotypic Plasticity. In: *Encyclopedia of Ecology*. Jørgensen SE, Fath BD (eds) Academic Press, Oxford, p 2701–2707

White JR, Meekan MG, McCormick MI, Ferrari MCO (2013) A Comparison of Measures of Boldness and Their Relationships to Survival in Young Fish. PLOS ONE 8:e68900.

Wienecke B, Robertson G, Kirkwood R, Lawton K (2007) Extreme dives by free-ranging emperor penguins. Polar Biol 30:133–142.

Wiggins DA (1990) Food availability, growth, and heritability of body size in nestling tree swallows (Tachycineta bicolor). Can J Zool 68:1292–1296.

Williams TM (2018) Swimming. In: *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Würsig B,

Thewissen JGM, Kovacs KM (eds) Academic Press, p 970–979

Williams TM (1999) The evolution of cost efficient swimming in marine mammals: limits to energetic optimization. Philos Trans R Soc B Biol Sci 354:193–201.

Williams TM, Davis RW, Fuiman LA, Francis J, Le Boeuf BJ, Horning M, Calambokidis J, Croll DA (2000) Sink or swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. Science 288:133–136.

Wilson R (1985) The Jackass Penguin (Spheniscus demersus) as a pelagic predator. Mar Ecol Prog Ser 25:219–227.

Wilson R, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro A, Charrassin J-B, Ropert-Coudert Y (1997) Long term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. Wildl Soc Bull 25:101–106.

Wilson RP, Culik BM (1992) Packages on penguins and device-induced data. In: *Wildlife Telemetry: Remote Monitoring and Tracking Of Animals*. I. M. Priede and S. M. Swift, Chichester, UK: Ellis Horward., p 573–580

Wilson RP, Hustler K, Ryan PG, Burger AE, Noldeke EC (1992) Diving Birds in Cold Water: Do Archimedes and Boyle Determine Energetic Costs? Am Nat 140:179–200.

Woehler E (1993) The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic penguins. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Wright A, Ponganis K, McDonald B, Ponganis P (2014) Heart rates of emperor penguins diving at sea: implications for oxygen store management. Mar Ecol Prog Ser 496:85–98.

Wu L, Jiao X, Zhang D, Cheng Y, Song G, Qu Y, Lei F (2021) Comparative Genomics and Evolution of Avian Specialized Traits. Curr Genomics 22:496–511.

Yang G, Atkinson A, Pakhomov EA, Hill SL, Racault M-F (2022) Massive circumpolar biomass of Southern Ocean zooplankton: Implications for food web structure, carbon export, and marine spatial planning. Limnol Oceanogr 67:2516–2530.

Ydenberg RC, Clark CW (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: An optimal foraging approach. J Theor Biol 139:437–447.

Yom-Tov Y, Yom-Tov S (2006) Decrease in body size of Danish goshawks during the twentieth century. J Ornithol 147:644–647.

Yoon J-E, Yoo K-C, Macdonald AM, Yoon H-I, Park K-T, Yang EJ, Kim H-C, Lee JI, Lee MK, Jung J, Park J, Lee J, Kim S, Kim S-S, Kim K, Kim I-N (2018) Reviews and syntheses: Ocean iron fertilization experiments – past, present, and future looking to a future Korean Iron Fertilization Experiment in the Southern Ocean (KIFES) project. Biogeosciences 15:5847–5889.

Zhang G, Li C, Li Q, Li B, Larkin DM, Lee C, Storz JF, Antunes A, Greenwold MJ, Meredith RW, Ödeen A, Cui J, Zhou Q, Xu L, Pan H, Wang Z, Jin L, Zhang P, Hu H, Yang W, Hu J, Xiao J, Yang Z, Liu Y, Xie Q, Yu H, Lian J, Wen P, Zhang F, Li H, Zeng Y, Xiong Z, Liu S, Zhou L, Huang Z, An N, Wang J, Zheng Q, Xiong Y, Wang G, Wang B, Wang J, Fan Y, da Fonseca RR, Alfaro-Núñez A, Schubert M, Orlando L, Mourier T, Howard JT, Ganapathy G, Pfenning A, Whitney O, Rivas MV, Hara E, Smith J, Farré M, Narayan J, Slavov G, Romanov MN, Borges R, Machado JP, Khan I, Springer MS, Gatesy J, Hoffmann FG, Opazo JC, Håstad O, Sawyer RH, Kim H, Kim K-W, Kim HJ, Cho S, Li N, Huang Y, Bruford MW, Zhan X, Dixon A, Bertelsen MF, Derryberry E, Warren W, Wilson RK, Li S, Ray DA, Green RE, O'Brien SJ, Griffin D, Johnson WE, Haussler D, Ryder OA, Willerslev E, Graves GR, Alström P, Fjeldså J, Mindell DP, Edwards SV, Braun EL, Rahbek C, Burt DW, Houde P, Zhang Y, Yang H, Wang J, Avian Genome Consortium, Jarvis ED, Gilbert MTP, Wang J, Ye C, Liang S, Yan Z, Zepeda ML, Campos PF, Velazquez AMV, Samaniego JA, Avila-Arcos M, Martin MD, Barnett R, Ribeiro AM, Mello CV, Lovell PV, Almeida D, Maldonado E, Pereira J, Sunagar K, Philip S, Dominguez-Bello MG, Bunce M, Lambert D, Brumfield RT, Sheldon FH, Holmes EC, Gardner PP, Steeves TE, Stadler PF, Burge SW, Lyons E,

Smith J, McCarthy F, Pitel F, Rhoads D, Froman DP (2014) Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. Science 346:1311–1320.

Zheng S, Hu J, Ma Z, Lindenmayer D, Liu J (2023) Increases in intraspecific body size variation are common among North American mammals and birds between 1880 and 2020. Nat Ecol Evol 7:347–354.

Zhou Z, Li M, Cheng H, Fan W, Yuan Z, Gao Q, Xu Y, Guo Z, Zhang Y, Hu J, Liu H, Liu D, Chen W, Zheng Z, Jiang Y, Wen Z, Liu Y, Chen H, Xie M, Zhang Q, Huang W, Wang W, Hou S, Jiang Y (2018) An intercross population study reveals genes associated with body size and plumage color in ducks. Nat Commun 9:2648.

Zhuang J-G, Zhou Z-N (1999) Protective Effects of Intermittent Hypoxic Adaptation on Myocardium and Its Mechanisms. Biol Signals Recept 8:316–322.

Zimmer I, Ropert-Coudert Y, Kato A, Ancel A, Chiaradia A (2011) Does Foraging Performance Change with Age in Female Little Penguins (Eudyptula minor)? PLOS ONE 6:e16098.

Zimmer I, Wilson RP, Beaulieu M, Ropert-Coudert Y, Kato A, Ancel A, Plötz J (2010) Dive efficiency versus depth in foraging emperor penguins. Aquat Biol 8:269–277.

Zimmer I, Wilson RP, Gilbert C, Beaulieu M, Ancel A, Plötz J (2008) Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Polar Biol 31:229–243.

Zimova M, Mills LS, Nowak JJ (2016) High fitness costs of climate change-induced camouflage mismatch. Ecol Lett 19:299–307.

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods Ecol Evol 1:3–14.

Avertissement au lecteur / Warning to the reader

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition des membres de la communauté universitaire. Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Cela implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document. D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction ou représentation illicite encourt une poursuite pénale.

This document is the result of a long process approved by the jury and made available to members of the university community. It is subject to the intellectual property rights of its author. This implies an obligation to quote and reference when using this document. Furthermore, any infringement, plagiarism, unlawful reproduction or representation will be prosecuted.

Code de la Propriété Intellectuelle

Article L122-4 :

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite. Il en est de même pour la traduction, l'adaptation ou la transformation, l'arrangement ou la reproduction par un art ou un procédé quelconque.

Any representation or reproduction in whole or in part without the consent of the author or his successors in title or assigns is unlawful. The same applies to translation, adaptation or transformation, arrangement or reproduction by any art or process whatsoever.

Articles L335-1 à L335-9. : Dispositions pénales / Penal provisions.



Université de Strasbourg

Maëlle OBERLIN

École Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé STRASBOURG

Variabilité intraspécifique de la taille corporelle chez un prédateur marin plongeur, le manchot royal :

Conséquences sur les performances de plongée et l'adaptabilité au réchauffement climatique

Cette thèse explore le lien entre la variabilité de taille corporelle et les performances de plongée chez un prédateur marin plongeur, le manchot royal, ainsi que les facteurs influençant cette taille au cours de la croissance. Nos travaux ont révélé des capacités de plongée hivernales exceptionnelles, avec des **records de profondeur (424,5 m) et de durée (10 min)**, témoignant d'une forte plasticité comportementale chez cette espèce. En période de reproduction estivale, **les plus petits individus ont présenté des capacités limitées**, suggérant que la taille corporelle conditionne l'accès aux ressources profondes. La taille du poussin au cours de sa croissance a montré une **composante génétique tout en restant sensible à l'environnement et à l'investissement parental**. Ensemble, ces résultats ouvrent des perspectives sur les réponses possibles de l'espèce dans un contexte de déplacement des ressources lié au changement climatique, et questionnent leurs implications pour le devenir de la population de Crozet.

Mots-clés : *Aptenodytes patagonicus*, conditions environnementales, écophysiologie, héritabilité, performances de plongée, plasticité, taille corporelle

Intraspecific variability in body size of a marine diving predator, the king penguin:

Consequences for dive performance and adaptability to global warming

This thesis explores the relationship between body size variability and dive performance in a marine diving predator, the king penguin, as well as the factors influencing this size during growth. Our work revealed exceptional winter dive capacities, **with depth (424.5 m) and duration (10 min) records**, demonstrating high behavioral plasticity in this species. During the breeding season, in summer, **smaller individuals exhibited limited capacities**, suggesting that body size constrains access to deep resources. Chick size during growth showed a **genetic component while remaining sensitive to environment and parental investment**. Together, these findings raise questions about potential species responses to climate-induced resource shifts and their consequences for the Crozet population.

Keywords: *Aptenodytes patagonicus*, body size, dive performance, ecophysiology, environmental conditions, heritability, plasticity