

Année 2010

BIOLOGIE DU MANCHOT PYGMÉE
(*Eudyptula minor*)
ETUDE DES MANIFESTATIONS DE TRIOMPHE

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MÉDECINE DE CRETEIL

Le

par

Solveig Claire Marion MOUTERDE

Née le 3 mai 1983 à Colmar (Haut-Rhin)

JURY

Président :

Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL

Membres

Directeur : M. Pascal ARNE

Maître de conférences à l'ENVA

Assesseur : M. Bertrand DEPUTTE

Professeur à l'ENVA

BIOLOGIE DU MANCHOT PYGMEE

Eudyptula minor

ETUDE DES MANIFESTATIONS DE TRIOMPHE

Solveig MOUTERDE

Résumé : Le manchot pygmée *Eudyptula minor*, oiseau endémique à l'Australie et la Nouvelle-Zélande est le plus petit sphéniscidé. Adapté au milieu marin, il se nourrit en mer et se reproduit sur terre, le plus souvent au sein de colonies où il se montre territorial et dispose d'un répertoire vocal varié. Cette étude réalisée sous l'égide de l'université de Waikato en Nouvelle-Zélande porte sur une particularité de leur comportement agonistique, les manifestations de triomphe. Le travail de terrain a été conduit sur la péninsule de Banks, dans une colonie de manchots à ailerons blancs *Eudyptula minor albosignata*.

Les manifestations de triomphe, intervenant à la suite d'un conflit, ont été décrites chez plusieurs espèces, mais aucune expérience n'a encore été menée afin de tester l'une des hypothèses majeures expliquant leur expression : annoncer la victoire aux spectateurs sociaux (« social eavesdroppers ») du conflit. Au moyen d'enregistrements sonores, nous avons pu simuler un combat entre deux manchots mâles, suivi du cri de triomphe de l'un d'entre eux. Puis nous avons fait écouter au sujet de notre expérience, occupant un terrier à proximité des haut-parleurs, le cri du « gagnant » ou le cri du « perdant » du précédent combat. En recueillant la fréquence cardiaque et le comportement des sujets, nous avons découvert que les mâles territoriaux montraient des fréquences cardiaques plus élevées et étaient moins enclins à vocaliser lorsqu'ils entendaient le cri du « gagnant ». Les femelles ont réagi de manière identique quel que soit le cri, les fréquences cardiaques étaient élevées dans les deux cas et elles n'ont jamais vocalisé en réponse aux enregistrements. En annonçant leur victoire, les manchots peuvent ainsi établir une « réputation » de gagnant, réduisant potentiellement le risque d'entrer en conflit direct dans le futur avec les autres membres de la colonie ayant assisté au combat.

Mots clés : MANIFESTATION DE TRIOMPHE / SOCIAL EAVESDROPPING / COMPORTEMENT / COMPORTEMENT AGONISTIQUE / VOCALISATION / MANCHOT / MANCHOT PYGMEE / *EUDYPTULA MINOR* / NOUVELLE ZELANDE

Jury :

Président : Pr.

Directeur : Dr. ARNE

Assesseur : Pr. DEPUTTE

Adresse de l'auteur :

7, avenue Blaise de Montesquiou
77780 Bourron-Marlotte

BIOLOGY OF THE LITTLE BLUE PENGUIN

Eudyptula minor

A STUDY OF TRIUMPH DISPLAYS

Solveig MOUTERDE

Summary: Little blue penguins *Eudyptula minor*, the smallest penguin species, are endemic birds to Australia and New Zealand. They are adapted to the marine environment, and while they feed at sea, they reproduce on land, usually within colonies where they are territorial and highly vocal animals. This study, which was realised under the aegis of the University of Waikato in New Zealand, focuses on a particularity in their agonistic behaviour: triumph displays. Fieldwork was conducted on Banks Peninsula, in a colony of white-flippered penguins *Eudyptula minor albosignata*.

While post-conflict “triumph displays” have been described for many species, no experiment has yet assessed one of the main hypotheses explaining their expression: advertising victory to social eavesdroppers. We used playback to simulate a fight between two male penguins, followed by the triumph call of one of the birds; then, territorial birds occupying burrows neighbouring the playback site were played the call of either the simulated “victor” or “loser.” By recording the neighbour’s heart rate and behaviour, we discovered that territorial males displayed higher heart rates and were less likely to vocalise in response to playback of the victor’s call. Females reacted identically when they heard either call type, their heart rate increased equally and they never called in response to playback. By advertising their victories, penguins may establish a “reputation” for winning fights, potentially reducing the likelihood of being challenged by the social eavesdroppers in future contests.

Keywords: TRIUMPH DISPLAY / SOCIAL EAVESDROPPING / BEHAVIOUR / CONFLICT BEHAVIOUR / VOCALISATION / PENGUIN / LITTLE BLUE PENGUIN / *EUDYPTULA MINOR* / NEW ZEALAND

Jury:

President: Pr.

Director: Dr. ARNE

Assessor: Pr. DEPUTTE

Author’s address:

7, avenue Blaise de Montesquiou
77780 Bourron-Marlotte FRANCE

Année 2010

BIOLOGIE DU MANCHOT PYGMÉE
(*Eudyptula minor*)
ETUDE DES MANIFESTATIONS DE TRIOMPHE

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

Le

par

Solveig Claire Marion MOUTERDE

Née le 3 mai 1983 à Colmar (Haut-Rhin)

JURY

Président :

Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL

Membres

Directeur : M. Pascal ARNE

Maître de conférences à l'ENVA

Assesseur : M. Bertrand DEPUTTE

Professeur à l'ENVA

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur MIALOT Jean-Paul

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. BRUGERE Henri, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François

LE BARS Henri, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques,

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

- UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur M. DEGUEURCE Christophe, Professeur Mme ROBERT Céline, Maître de conférences M. CHATEAU Henry, Maître de conférences* - UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur M. FREYBURGER Ludovic, Maître de conférences - UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur* M. TIRET Laurent, Maître de conférences Mme STORCK-PILOT Fanny, Maître de conférences - UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur M. TISSIER Renaud, Maître de conférences* M. PERROT Sébastien, Maître de conférences - DISCIPLINE : ETHOLOGIE M. DEPUTTE Bertrand, Professeur	-UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur * Mme BERNEX Florence, Maître de conférences Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences M. REYES GOMEZ Edouard, Maître de conférences contractuel - UNITE DE VIROLOGIE M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences - UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences* - UNITE DE BIOCHIMIE M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences* M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences - DISCIPLINE : ANGLAIS Mme CONAN Muriel, Professeur certifié - DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE M. PHILIPS, Professeur certifié
---	---

DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur

- UNITE DE MEDECINE M. POUCHELON Jean-Louis, Professeur* Mme CHETBOUL Valérie, Professeur M. BLOT Stéphane, Professeur M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Mme MAUREY Christelle, Maître de conférences Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel - UNITE DE CLINIQUE EQUINE M. DENOIX Jean-Marie, Professeur M. AUDIGIE Fabrice, Professeur* Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier Mlle CHRISTMANN Undine, Maître de conférences Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel Mme PRADIER Sophie, Maître de conférences contractuel M. CARNICER David, Maître de conférences contractuel - UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Professeur (rattachée au DPASP) M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences* M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP) Mme DEGUILLAUME Laure, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP) - DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS Mme Françoise ROUX, Maître de conférences	- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MOISSONNIER Pierre, Professeur M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mme RAVARY-PLUMIOEN Béatrice, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences M. JARDEL Nicolas, Praticien hospitalier - UNITE D'IMAGERIE MEDICALE Mme BEGON Dominique, Professeur* Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier - DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences - UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES M. CHERMETTE René, Professeur * M. POLACK Bruno, Maître de conférences M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences Mme HALOS Lénia, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. HUBERT Blaise, Praticien hospitalier - UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel - DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION M. PARAGON Bernard, Professeur
---	--

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur

- UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES M. BENET Jean-Jacques, Professeur* Mme HADDAD/ HOANG-XUAN Nadia, Professeur Mme DUFOUR Barbara, Professeur Melle PRAUD Anne, Maître de conférences contractuel - UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences - DISCIPLINE : BIOSTATISTIQUES M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences contractuel	- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE M. COURREAU Jean-François, Professeur M. BOSSE Philippe, Professeur Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Professeur* - UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences * Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur (rattachée au DSBP) M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences M. ADJOU Karim, Maître de conférences M. BELBIS Guillaume, Maître de conférences contractuel
---	---

* Responsable de l'Unité

REMERCIEMENTS

A mon jury de thèse

Au Président du jury,

Professeur à la faculté de médecine de Créteil,
Qui m'a fait l'honneur de présider ce jury de thèse.
Soyez assuré de ma profonde reconnaissance.

A Pascal Arné,

Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Qui a accepté de diriger cette thèse.
Merci pour votre gentillesse, votre soutien et la rapidité prodigieuse avec laquelle vous avez apporté vos corrections à ce travail !

A Bertrand Deputte,

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Qui a accepté de juger cette thèse.
Merci pour l'intérêt que vous avez porté à ce travail et pour vos conseils quant à mes futurs choix professionnels.

A ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail

A Joseph R. Waas,

Professeur à l'université de Waikato en Nouvelle-Zélande,
Qui a supervisé mon projet en Nouvelle-Zélande.
Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir donné cette formidable opportunité de découvrir le monde de la recherche, j'ai apprécié votre soutien et vos qualités humaines.

A Francis et Shireen Helps,

Eleveurs de bovins et ovins et gérants de la colonie de manchots pygmées de Flea Bay,
Qui m'ont logée, nourrie et aidée lors de mon travail sur le terrain.
Merci de m'avoir accueillie chez vous avec autant de gentillesse et de simplicité. Ce mois et demi passé à Flea Bay a été une très belle expérience professionnelle et personnelle.

A David Duganzich,

Statisticien à l'institut AgResearch de Ruakura en Nouvelle-Zélande,
Qui a participé à l'élaboration du protocole et a réalisé l'analyse statistique des résultats.
Merci pour votre travail précis et consciencieux.

A Laura L. Molles,

Professeur à l'université de Lincoln en Nouvelle-Zélande,
Merci pour votre aide pour l'obtention du permis d'expérimentation ainsi que durant la première nuit sur le terrain.

A Richard "Dick" Wilkins,

Professeur à l'université de Waikato en Nouvelle-Zélande,
Qui m'a aidée à réaliser le travail de laboratoire pour le sexage des sujets.
Merci pour votre aide et votre fantaisie !

A Bruce Patty,

Technicien à l'université de Waikato en Nouvelle-Zélande,
Qui s'est occupé du matériel et des réparations.
Merci pour votre aide et votre disponibilité.

A ceux avec qui tout a commencé

A André-Laurent Parodi,

Directeur honoraire de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Qui m'a donné les premiers contacts lorsque j'ai commencé à rechercher un sujet de thèse en Nouvelle-Zélande.
Merci pour vos conseils et votre enthousiasme !

A Muriel Conan,

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Merci pour votre aide à la traduction en anglais de mon CV et d'autres formalités administratives, et merci pour l'intérêt que vous avez porté à ce projet dès le début.

A ma famille,

Mes parents, pour leur amour et leur soutien inconditionnels

Mon frère et ma sœur, parce qu'on a pu rester une fratrie malgré l'éloignement

A mes amis vétérinaires (et affiliés !),

Aux membres du groupe 69, Lise, Capu, Audrey, LN, Lô, Kart, Nath, Jack's, Despé, Frenz, Manue, Jeannot, Caro, Maud, Bouli, Baudy, merci pour ces années fabuleuses que nous avons passées ensemble et pour votre précieuse amitié.

A nos parents adoptifs, Mushi, Maryline, Minh, Tacha, Simon, Johanna, pour ces soirées mémorables au théâtre, fight club, blind test ou ailleurs. Que de bons souvenirs...

A Sylvie et Marion, les meilleures colocos au monde !

A Lise et Capu, pour ce voyage extraordinaire en Argentine. Que lindo...

Au complexe QMH, continuons à honorer nos missions internationales. Au rapport !

A Eve, ma chère fille de clinique, à Charlotte, Kricht, Camille B., Alain, Cécile C., Marie-Astrid, à Zym, mon père spirituel ;-), je chéris vos amitiés.

A Benj, le meilleur prof de théâtre que j'aie rencontré. A notre prochaine rencontre !

A ceux chez qui j'ai pu travailler sur ma thèse avec efficacité, une fois n'est pas coutume : Nath et Kart, Lô et Clément, Anne et Philippe de Galard. Merci pour votre accueil !

A mes amis de Nouvelle-Zélande,

A Phil et Jenn, pour m'avoir donné le sentiment d'avoir un « chez moi » à l'autre bout du monde. Merci pour tout.

A Béatrice, pour cette rencontre et cette amitié si belles. On n'a pas fini de s'apprécier !

Aux membres du Behaviour lab, Dai (et Sarah), Cheryl, Calum, Veronica, Alyssa. C'était un grand plaisir de pouvoir passer du temps avec vous, que ce soit au labo ou à l'extérieur !

Aux « limno guys », Deniz, Britta, Matt, Chris, Tjorben, Dennis, Adam, Nicolas, Bram, Liancong, Jeroen, Matt, Nick. Merci d'avoir accepté la « behaviour girl » que j'étais, merci pour les tea time, les soirées et les weekends passés ensemble.

A tous les autres, de l'université ou non, Yuki, Régis, Julie, Alex, Koksi, Travis, Himmy, Sam, Siobhan, Rita, Andrea, David, Lasse, Simon, Jochen, Frieda, Nina, Jasper, Anja, Jenni, Silke et j'en passe, pour avoir contribué à faire de ce séjour une année inoubliable.

A mes amis d'horizons divers,

Magali, Anne-Céline, Marc, Raphaëlle, Ariane, Daphné, Solange, PDG, Christelle B., Elina, avec qui j'ai pu parler de mes difficultés de thésarde. Merci pour votre amitié et votre soutien.

Et bien sûr...

Aux cailles, à l'éclat d'infini et de liberté qui brille dans leurs yeux !

TABLE DES MATIERES

Liste des figures et tableaux.....	5
Liste des abréviations.....	7
INTRODUCTION	9
PREMIERE PARTIE : Présentation générale du manchot pygmée (<i>Eudyptula minor</i>)	11
I. PRESENTATION DE L'ESPECE EUDYPTULA MINOR	13
A. Classification	13
B. Description morphologique	14
C. Répartition géographique	15
1. Manchot pygmée (<i>Eudyptula minor</i>).....	15
2. Manchot à nageoires blanches (<i>Eudyptula minor albosignata</i>).....	16
D. Mode de vie	16
1. Habitat	16
2. Cycle de reproduction.....	17
3. Mue et repos sexuel.....	20
4. Vie en mer et alimentation	20
E. Conservation de l'espèce	22
1. Statut de l'espèce et mortalité.....	22
2. Prédateurs, parasitisme et impact de l'activité humaine.....	22
3. Efforts de conservation	23
II. LA COLONIE DE FLEA BAY	25
A. Localisation de la colonie	25
B. Suivi de la colonie	26
1. Lutte contre les prédateurs	26
2. Aménagement des sites de reproduction.....	27
3. Recensement et suivi de la population	29
4. Soins et nourrissage ponctuels.....	30
C. Tourisme et protection	31
1. Réserve marine de Pohatu	31
2. Activités touristiques	32

III. LA COMMUNICATION VISUELLE ET ACOUSTIQUE LORS	
D'INTERACTIONS AGONISTIQUES CHEZ LES MANCHOTS PYGMEES	35
A. Les manifestations de triomphe	35
1. <i>Présentation</i>	35
2. <i>Rôle du conditionnement social dans les interactions agonistiques</i>	35
3. <i>Deux hypothèses sur la fonction des manifestations de triomphe</i>	36
B. La communication vocale chez les manchots pygmées	37
1. <i>Importance de la communication vocale chez les Sphéniscidés</i>	37
2. <i>Répertoire vocal du manchot pygmée Eudyptula minor</i>	38
3. <i>Motivation et risque</i>	40
4. <i>Fonctions des signaux utilisés lors des conflits</i>	41
C. Intérêt du manchot pygmée en tant que sujet d'étude	43
1. <i>Prérequis nécessaires à notre expérimentation</i>	43
2. <i>Préambule à la deuxième partie</i>	44
DEUXIEME PARTIE : Projet expérimental	45
I. METHODES	47
A. Population étudiée	47
B. Protocole expérimental	48
1. <i>Mise en place du matériel de mesure</i>	48
2. <i>Schéma expérimental</i>	50
3. <i>Identification et sexage</i>	52
4. <i>Enregistrements vidéo</i>	54
C. Collecte et gestion des données	55
1. <i>Données de fréquence cardiaque</i>	55
2. <i>Réponses vocales</i>	55
D. Analyse statistique	55
1. <i>Analyse des fréquences cardiaques</i>	55
2. <i>Analyse des réponses vocales</i>	56
E. Considérations éthiques	56
II. RESULTATS	59
A. Données de fréquences cardiaques	59
1. <i>Données recueillies pendant les périodes de silence</i>	59
2. <i>Données recueillies pendant le cri « test »</i>	60
B. Réponses vocales	62
C. Réactions observées sur les vidéos	62

III. DISCUSSION	65
A. Interprétation des résultats	65
1. <i>Fréquences cardiaques durant les cris « test »</i>	65
2. <i>Fréquences cardiaques durant les périodes de silence M10 et M5</i>	66
3. <i>Réponses vocales durant les cris test</i>	67
B. Mécanismes en jeu dans cette expérience	67
1. <i>Rôle de l'expérience acquise</i>	67
2. <i>Manifestations de triomphe et conditionnement</i>	67
C. Fonction des manifestations de triomphe : retour à nos hypothèses	68
1. <i>Signaux sonores et visuels</i>	68
2. <i>La théorie des jeux appliquée aux manifestations de triomphe</i>	69
CONCLUSION	71
BIBLIOGRAPHIE	73
Annexe I	79
Annexe II	89

Liste des figures et tableaux

Figure 1 : Manchot pygmée (<i>Eudyptula minor</i>).....	14
Figure 2 : Couple de manchots à ailerons blancs <i>Eudyptula minor albosignata</i>	15
Figure 3 : Distribution géographique des manchots pygmées <i>Eudyptula minor</i>	15
Figure 4 : Distribution géographique des manchots à ailerons blancs <i>Eudyptula minor albosignata</i>	16
Figure 5 : Terrier naturel sous des rochers.....	17
Figure 6 : Terrier creusé dans la terre	17
Figure 7 : Œufs dans le nid d'un manchot à ailerons blancs (<i>Eudyptula minor albosignata</i>).....	18
Figure 8 : Poussins de manchots à ailerons blancs (<i>Eudyptula minor albosignata</i>) âgés d'une semaine.....	19
Figure 9 : Sardine du Pacifique <i>Sardinops neopilchardus</i>	21
Figure 10 : Anchois d'Australie <i>Engraulis australis</i>	21
Figure 11 : Localisation de Flea Bay (Pohatu Marine Reserve).....	25
Figure 12 : Vue aérienne de Flea Bay	26
Figure 13 : Un des sites de reproduction de la colonie de manchots de Flea Bay	27
Figure 14 : Brebis et manchots cohabitent à Flea Bay.....	27
Figure 15 : Terrier artificiel pour manchot pygmée.....	28
Figure 16 : Les deux modèles de terriers artificiels pour manchots créés par les Helps à Flea Bay .	29
Figure 17 : Baguage d'un manchot à ailerons blancs (<i>Eudyptula minor albosignata</i>) par F. Helps .	29
Figure 18 : Sexage d'un manchot (<i>Eudyptula minor albosignata</i>) par la mesure de sa hauteur de bec	30
Figure 19 : Nourrissage d'un manchot (<i>Eudyptula minor</i>) en train de muer	31
Figure 20 : Carte de la réserve marine de Pohatu, au large de Flea Bay	32
Figure 21 : Duo de victoire chez une paire de boubous tropicaux (sonogramme et photo)	35
Figure 22 : Vocalisations de manchots pygmées <i>Eudyptula minor</i> (d'après Waas, 2006).....	39
Figure 23 : Vocalisations de manchots pygmées <i>Eudyptula minor</i> (d'après Waas, 1990a).....	40
Figure 24 : Manchot pygmée (<i>Eudyptula minor</i>) blessé autour de l'œil après un combat	41
Figure 26 : Localisation des nids utilisés pour les expériences de terrain (source : NZ DOC)	48
Figure 27 : Incubateur portatif et sa batterie	49

Figure 28 : Œuf à capteur infrarouge et matériel d'enregistrement de la fréquence cardiaque.....	49
Figure 29 : Disposition du matériel vis-à-vis du terrier artificiel	50
Figure 30 : Séquence d'enregistrement entendue par chaque sujet de l'expérience.....	51
Figure 31 : Prélèvement de sang sur le pied d'un sujet <i>Eudiptula minor albosignata</i>	52
Figure 32 : Collecte du sang de <i>Eudiptula minor albosignata</i> sur une carte FTA.....	53
Figure 33 : Gel d'électrophorèse permettant de sexer après amplification par PCR et digestion enzymatique les manchots <i>Eudiptula minor albosignata</i>	54
Tableau 1 : Valeurs moyennes des fréquences cardiaques (battements/min) des sujets <i>Eudiptula minor albosignata</i> et écart types durant les périodes de silence M10 et M5 en fonction de la série d'enregistrement (première ou seconde série).....	59
Tableau 2 : Résultats du test REML pour les données de fréquence cardiaque (battements/min) des sujets <i>Eudiptula minor albosignata</i> durant les périodes M10 et M5	59
Tableau 3 : Valeurs moyennes des fréquences cardiaques (battements/min) des sujets <i>Eudiptula minor albosignata</i> durant le cri « test », en fonction du type de cri test, du type de terrier artificiel et du sexe des sujets.....	60
Tableau 4 : Résultats du test REML pour les données de fréquences cardiaques des sujets <i>Eudiptula minor albosignata</i> durant les cris « test » (CT)	60
Figure 34 : Fréquences cardiaques (battements/min) des sujets <i>Eudiptula minor albosignata</i> pendant les deux types de cri « test » en fonction de leur sexe (a), et du type de boîte utilisé (b).....	61
Tableau 5 : Réponses vocales des sujets <i>Eudiptula minor albosignata</i> pendant les cris « test ».....	62

Liste des abréviations

ADN : Acide désoxyribonucléique (en anglais, **DNA**)

DTE : Dithioerythritol

DOC : Department of Conservation. Agence gouvernementale chargée de la conservation du patrimoine naturel et historique de la Nouvelle-Zélande.

EDTA : Acide éthylène diamine tétra acétique

GPS : Global Positioning System. Système de géo-positionnement par satellite.

ITIS : Integrated Taxonomic Information System. Système intégré d'informations sur la taxonomie.

IUCN : International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Union internationale pour la conservation de la nature et des ressources naturelles.

PCR : Polymerase Chain Reaction. Réaction de polymérisation en chaîne.

PEG : Polyéthylène glycol

INTRODUCTION

Le manchot pygmée, dont le nom scientifique *Eudyptula minor* signifie « bon petit plongeur » (*Eudyptula* signifie « bon plongeur » en grec et *minor* signifie « petit » en latin), est également appelé petit manchot bleu, ou kōrora en Māori. C'est la plus petite espèce de manchot, endémique à l'Australie et la Nouvelle-Zélande.

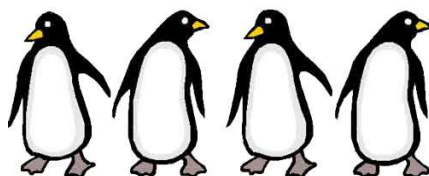
Territoriaux et agressifs, vivant en colonie et possédant un répertoire vocal développé, les manchots pygmées constituent des modèles de choix pour l'étude de la communication animale, en particulier dans le cadre des comportements agonistiques. C'est sur l'un des aspects de ces comportements qu'a porté le travail de recherche présenté ici.

A l'issue d'un conflit entre deux manchots pygmées, le vainqueur manifeste un comportement particulier en poussant notamment un cri soutenu, pendant que le vaincu bat en retraite en silence. Ce type de comportement unilatéral après une victoire a déjà été observé dans plusieurs espèces animales et a été nommé « manifestation de triomphe » par les scientifiques.

Alors qu'il est communément admis que ce comportement particulier est associé à la victoire, et que des hypothèses ont été formulées pour en expliquer le but, aucune expérience n'a été réalisée à ce jour pour mesurer l'impact d'une manifestation de triomphe sur les autres individus d'une colonie, qu'ils soient ou non concernés par la défaite. L'expérience réalisée dans le cadre de ce projet de recherche a eu pour objectif de mesurer l'impact physiologique et comportemental d'un cri de triomphe sur des sujets extérieurs au conflit. Je suis partie un an en Nouvelle-Zélande, de juin 2007 à juillet 2008, pour travailler sur ce projet sous la direction du Pr. Joseph Waas à l'Université de Waikato, à Hamilton.

La première partie de cette thèse présente les caractéristiques générales des manchots pygmées ainsi que la colonie de « Flea Bay » sur laquelle a porté l'expérimentation, avant de décrire les manifestations de triomphe et d'inscrire les particularités comportementales de l'espèce dans le cadre plus vaste de la communication animale.

La seconde partie rapporte la recherche expérimentale qui a été effectuée à l'Université de Waikato. Afin de mesurer l'impact d'un cri de triomphe (concluant un combat) sur les autres membres de la colonie étrangers au conflit, nous avons mis en place un protocole basé sur des enregistrements sonores, simulant un combat entre manchots et le cri de triomphe du vainqueur, que nous faisons écouter aux sujets tout en enregistrant leurs battements cardiaques et leurs réponses vocales. Nous pouvions ainsi comparer pour chaque sujet l'impact physiologique et comportemental d'un cri de « gagnant » et d'un cri de « perdant ». Nous commencerons donc dans cette partie par présenter en détail le protocole élaboré et le matériel utilisé, puis nous expliquerons les résultats que nous avons obtenus avant de discuter leurs implications.



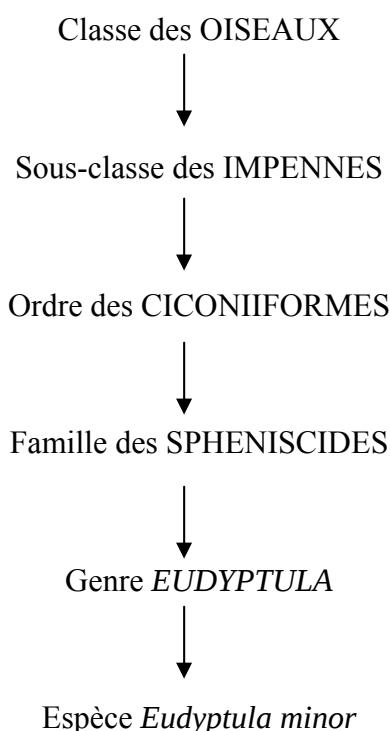
PREMIERE PARTIE :

Présentation générale du manchot pygmée
(*Eudyptula minor*)

I. PRESENTATION DE L'ESPECE *EUDYPTULA MINOR*

A. Classification

L'espèce *Eudyptula minor* est la plus petite des 17 espèces de manchots, elle a été décrite pour la première fois en 1781 par J. R. Forster. Sa classification taxinomique actuelle est la suivante (ITIS, 2009) :



L'espèce *Eudyptula minor* regroupe six sous-espèces : *E. m. minor*, *E. m. variabilis*, *E. m. iredalei*, *E. m. chathamensis*, *E. m. novaehollandiae* et *E. m. albosignata*. Cette dernière sous-espèce est nommée en français manchot à ailerons blancs (en anglais, white-flipped penguin) et elle fut initialement décrite comme une espèce distincte nommée *Eudyptula albosignata* par O. Finsch en 1874 (O'Brien, 1940). En 1976, ces manchots sont reconnus comme constituant une sous-espèce de *Eudyptula minor* sur la base de caractéristiques morphologiques externes (Kinsky et Falla, 1976).

Une étude récente fondée sur des analyses génétiques (Banks *et al.*, 2002) a depuis suggéré que les manchots pygmées de l'île du Nord de la Nouvelle-Zélande (*E. m. iredalei*), du détroit de Cook séparant les deux îles (*E. m. variabilis*) et des îles Chatham situées à l'est de la Nouvelle-Zélande (*E. m. chathamensis*) formaient une espèce distincte, dont les manchots à ailerons blancs (*E. m. albosignata*) constitueraient une sous-espèce. La question de la taxinomie de ces animaux n'est cependant pas encore tranchée, et la base de données internationale ITIS emploie encore la classification *Eudyptula minor albosignata* qui sera également adoptée dans le cadre de ce travail. C'est sur cette sous-espèce de manchots pygmées qu'a porté l'expérience présentée dans notre deuxième partie.

B. Description morphologique

Le manchot pygmée *Eudyptula minor* partage avec les autres manchots les particularités liées à leur adaptation au milieu marin : ce sont des oiseaux de l'hémisphère austral ayant perdu la capacité de vol au profit de celle de la nage. Leur corps, fusiforme et profilé, est parfaitement adapté à la plongée, leurs ailes sont des nageoires plates et fuselées leur permettant de se propulser dans l'eau et de garder leur équilibre à terre. Leur plumage imperméable et d'une densité élevée emprisonne une couche d'air isolante lors de la plongée ; tous les manchots muent au moins une fois par an. La couleur de leur plumage, foncé dorsalement et clair ventralement, assure un camouflage vis-à-vis des prédateurs aériens et marins. Leurs pattes sont courtes et palmées et situées à l'extrémité de leur corps, leur permettant de marcher à terre en position verticale, debout sur leurs deux pattes. Les manchots se nourrissent en mer du fruit de leur chasse et se reproduisent sur terre, le plus souvent au sein de colonies (Chester, 1996).

Le manchot pygmée *Eudyptula minor* mesure 41 à 45 cm et pèse en moyenne 1 kg. Son plumage est bleu foncé à gris bleu sur le dos et blanc sur la face ventrale ; il n'arbore pas de plumes colorées ou de crête sur la tête, contrairement aux autres espèces de manchots (Chester, 1996). Son bec, long de 3 à 4 cm, est gris à noir et ses yeux sont couleur bleu acier (figure 1).

Figure 1 : Manchot pygmée (*Eudyptula minor*)



photo : noodle snacks

Le manchot à ailerons blancs *Eudyptula minor albosignata* est un peu plus lourd que le pygmée (1,5 kg) et son plumage est légèrement moins foncé. Sa particularité majeure est de présenter de larges bandes de plumes blanches à l'avant et à l'arrière des nageoires, là où le manchot pygmée n'a en général qu'une mince bande blanche à l'arrière des nageoires (figure 2). *Eudyptula minor albosignata* présente également une tache blanche à la base de la queue, beaucoup plus prononcée chez les mâles que chez les femelles (O'Brien, 1940).

Figure 2 : Couple de manchots à ailerons blancs *Eudyptula minor albosignata*
(mâle à gauche, femelle à droite)

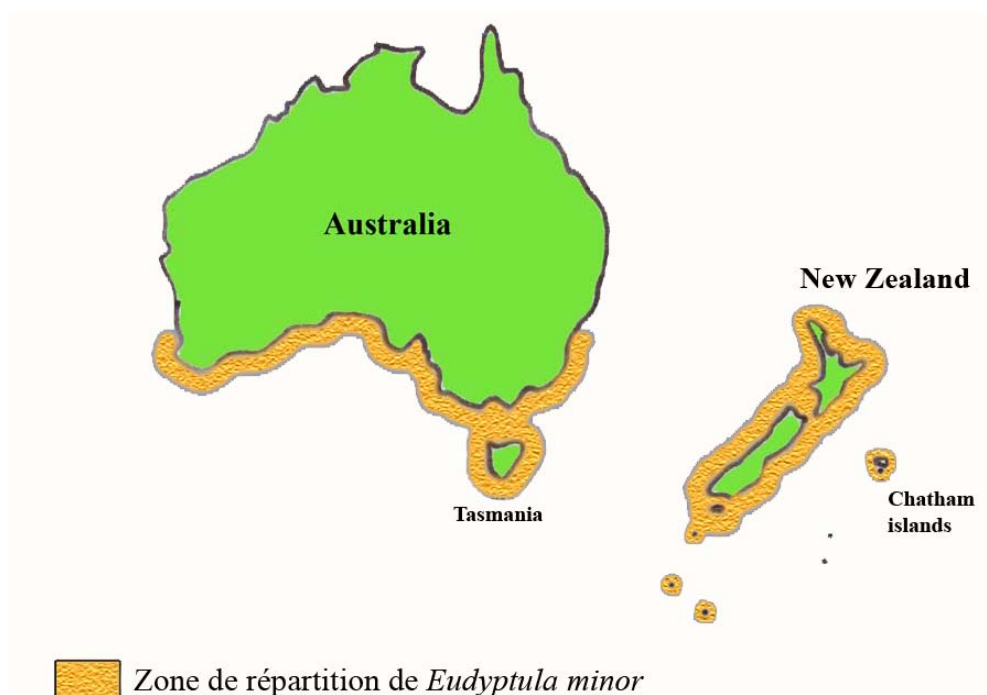


C. Répartition géographique

1. Manchot pygmée (*Eudyptula minor*)

Le manchot pygmée est endémique aux côtes de la Nouvelle-Zélande et du sud de l'Australie (Dann, 1994 ; figure 3) :

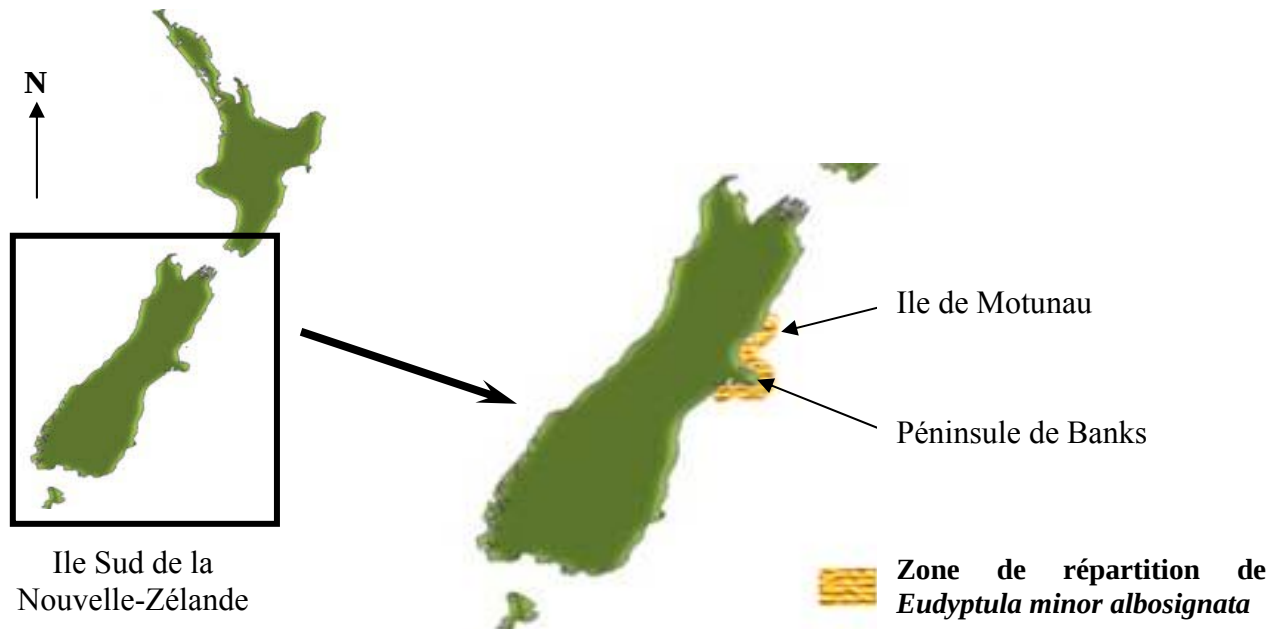
Figure 3 : Distribution géographique des manchots pygmées *Eudyptula minor*



2. Manchot à nageoires blanches (*Eudyptula minor albosignata*)

Le manchot à nageoires blanches se trouve uniquement sur la péninsule de Banks et l'île de Motunau, au large de l'île Sud de la Nouvelle-Zélande (Challies et Burleigh, 2004 ; figure 4).

Figure 4 : Distribution géographique des manchots à ailerons blancs *Eudyptula minor albosignata*



Un petit nombre (correspondant à environ 5 % de la population totale) de manchots pygmées provenant d'autres colonies au sud de la péninsule de Banks (dont la colonie d'Oamaru dans la province d'Otago) viennent se mêler aux colonies de manchots à nageoires blanches, ce qui donne lieu à quelques croisements (S. Helps, communication personnelle).

D. Mode de vie

Il existe peu de publications sur les manchots à ailerons blancs, comparativement à celles portant sur les manchots pygmées. Je présenterai donc ici, par défaut, la biologie des manchots pygmées, en précisant les différences présentées par les manchots à ailerons blancs lorsqu'il y a lieu de les évoquer.

Les manchots pygmées sont des animaux dont l'activité à terre est nocturne (Richdale, 1940) et se reproduisant, contrairement aux grandes espèces de manchots, dans des zones tempérées. Ils se reproduisent sur terre et se nourrissent en mer (Weavers, 1992).

1. Habitat

Les manchots pygmées mènent leur vie terrestre le long de la côte, en général non loin de la mer, mais une petite partie d'entre eux établissent leur nid à une altitude pouvant avoisiner les 200 mètres (Richdale, 1940 ; S. Helps, communication personnelle). Ces manchots sont opportunistes, et leurs nids peuvent prendre des aspects différents selon la morphologie de la côte (falaise, grotte,

pente herbeuse, rochers, plage... ; Dann, 1994) ; on les retrouve sous des rochers (figure 5) ou des buissons touffus, sous des racines, des troncs d'arbres ou des piles de bois (Kinsky, 1960), dans des cavités naturelles ou des terriers creusés par d'autres animaux et même sous les constructions humaines (la plupart des maisons en Nouvelle-Zélande sont construites sur pilotis) ou dans des terriers artificiels conçus à leur intention. Les manchots pygmées peuvent également creuser leur propre terrier dans le sable ou la terre, d'une profondeur de 30 cm à plus d'un mètre (figure 6) ; l'entrée est généralement étroite mais la chambre est creusée de manière à ce que les animaux puissent tenir debout à l'intérieur (Kinsky, 1960). Les manchots nichant dans des grottes au niveau de la mer et protégées des prédateurs terrestres se contentent généralement d'établir leur nid le long de la paroi, de préférence dans des recoins plus abrités.

Figure 5 : Terrier naturel sous des rochers



Figure 6 : Terrier creusé dans la terre



photos : S. Mouterde

La figure 5 illustre comment les manchots pygmées peuvent tirer profit d'un site favorable pour construire leur terrier : ces deux pierres forment une cavité au fond de laquelle la terre a été creusée pour y faire le nid. La figure 6 montre un terrier creusé directement dans la terre, à flanc de colline ; les manchots peuvent les creuser eux-mêmes mais peuvent aussi occuper des terriers de lapins après en avoir chassé les occupants.

Les manchots pygmées construisent rarement leur nid à moins de 4 mètres les uns des autres. Cependant, ils ont des contacts visuels et sonores avec leurs voisins et l'organisation sociale s'apparente à une colonie lâche (Warham, 1958). Les nids sont plus rapprochés les uns des autres (soit environ 2 mètres) dans les colonies établies dans des grottes (Kinsky, 1960 ; Waas, 1990a).

2. Cycle de reproduction

Le cycle reproducteur des manchots pygmées débute entre avril et mai, lorsque les manchots reviennent de la mer et se réunissent sur la plage lors de « rassemblements sociaux » durant plusieurs jours : à cette occasion les nouvelles paires se forment, et les anciens partenaires se réunissent (S. Helps, communication personnelle) : les manchots pygmées forment des paires reproductrices stables sur plusieurs années, et le taux de « divorce » (*i.e.* séparation d'une paire reproductrice non causée par la mort d'un des deux partenaires) est relativement faible (environ 18 % d'une année à l'autre ; Reilly et Cullen, 1981). Le record de fidélité pour une paire reproductrice à Phillip Island en Australie était de 11 ans lors de l'étude de Reilly et Cullen en 1981.

Durant les mois qui suivent les paires reproductrices reviennent sur la côte pour préparer leur nid : les nouveaux couples cherchent un terrier ou en creusent un eux-mêmes, et les couples déjà formés reviennent fréquemment dans le terrier qu'ils ont occupé l'année passée, si celui-ci est libre. Les conflits territoriaux sont fréquents à cette période entre les mâles, qui peuvent se battre

pour s'approprier un terrier. Ce sont généralement les mâles qui choisissent l'emplacement du terrier et le défendent contre les intrus ; ils passent plus de temps dans la colonie que les femelles durant cette période précédant la ponte (Reilly et Cullen, 1981 ; Chiaradia et Kerry, 1999). Le mâle, accompagné ou non de la femelle, prépare le nid avec des brindilles ou des herbes trouvées autour du terrier, tout en le défendant contre d'autres couples en recherche de logement. L'accouplement se fait également à cette période, dans le terrier, environ un mois avant la ponte (Chiaradia et Kerry, 1999). Après l'accouplement, les manchots repartent en mer pour quelques jours et reviennent régulièrement occuper leur terrier dans les semaines qui suivent, en parvenant à synchroniser leurs allers et retours d'une manière encore inexpliquée (Reilly et Cullen, 1981).

La saison de ponte varie d'une année à l'autre et d'une colonie à l'autre ; elle peut débuter dès fin juillet et se poursuivre jusqu'en novembre, avec généralement un pic dans le courant du mois de septembre. Les manchots pygmées ayant débuté assez tôt dans la saison entameront une seconde couvée trois à cinq semaines après le départ des poussins, et ceux ayant perdu leurs œufs recommenceront une nouvelle couvée deux à quatre semaines plus tard, si la saison n'est pas trop avancée (Reilly et Cullen, 1981) ; cette capacité à élever deux couvées la même année, qui ne concerne pas toutes les colonies de manchots pygmées, est unique chez les Sphéniscidés (Gales, 1985 ; Johannesen, 2003). Les manchots à ailerons blancs ont une saison de ponte plus réduite en amplitude (de fin septembre à début novembre) et ne font qu'une seule couvée ; en cas d'échec, la production d'une couvée de remplacement demeure exceptionnelle (O'Brien, 1940 ; S. Helps, communication personnelle). La femelle pond le plus souvent deux œufs, de petite taille (parfois un seul, très rarement trois, Kinsky, 1960 ; figure 7). L'intervalle entre la ponte des deux œufs est de un à deux jours, et l'incubation débute dès la ponte du dernier (Kinsky, 1960). Le parent place les œufs sous sa plaque incubatrice, une zone ventrale de l'abdomen caudal déplumée et fortement vascularisée. La couvaison dure environ 35 jours pour les manchots pygmées et 38 jours pour les manchots à ailerons blancs (Heber *et al.*, 2008 ; O'Brien, 1940), pendant lesquels les deux parents se relaient tous les 1 à 10 jours (en moyenne, 3,4 jours ; Chiaradia et Kerry, 1999) : le parent sort de l'eau une à deux heures après la tombée de la nuit (Klomp et Woller, 1991) et vient relever son partenaire, qui à son tour prend le chemin de la mer.

Figure 7 : Œufs dans le nid d'un manchot à ailerons blancs (*Eudyptula minor albosignata*)



photo : S. Mouerde

Le travail de terrain que j'ai effectué pour le projet expérimental à la colonie de Flea Bay en Nouvelle-Zélande m'a permis d'observer le comportement des manchots pygmées et notamment l'échange des partenaires lors de la couvaison : à l'entrée dans le terrier du parent venant relever

son partenaire, les deux manchots vocalisent en duo pendant une dizaine de secondes. Ces vocalisations peuvent se répéter dans les minutes qui suivent, surtout (et de manière particulièrement énergique) lorsqu'un manchot à l'extérieur passe à proximité du terrier. Les deux partenaires restent ensemble dans le nid durant 10 à 15 minutes, puis le manchot ayant été relevé sort du terrier et se dirige directement vers la mer. En une occasion, j'ai pu voir comment se passait l'échange à l'intérieur du nid : le nouvel arrivant est allé recouvrir les œufs tout de suite après la fin des premières vocalisations en duo, en se glissant précautionneusement sous le ventre de son partenaire afin de découvrir les œufs le moins possible.

A l'éclosion, les poussins pèsent 30 à 40 grammes et sont recouverts d'un duvet néoptile gris qui se raréfie à partir du 6^{ème} jour ; du 7^{ème} au 10^{ème} jour un second duvet apparaît, plus court et plus fourni (figure 8). Il tombe après un mois et est progressivement remplacé par le plumage typique de l'adulte, qui sera complet vers l'âge de 52 jours environ (Kinsky, 1960). Jusqu'à 2 à 3 semaines d'âge, les poussins sont incapables d'assurer leur homéothermie et les parents se relaient toutes les 24 heures pour rester dans le nid. Le parent rentrant au nid à la nuit tombée régurgite sa nourriture pour ses poussins, qui piaillent dès son entrée dans le terrier. La durée de cette période, dite « de garde », varie en fonction de l'année, de l'avancée de la saison et de la disponibilité de la nourriture à proximité de la colonie (Chiaradia et Kerry, 1999). A partir de la 3^{ème} semaine environ, les poussins sont laissés seuls durant la journée et nourris à la nuit tombée, un parent restant dans le nid la nuit et repartant avant le lever du soleil. A l'âge d'un mois les parents ne reviennent plus que pour les nourrir, et ne s'attardent généralement pas. Lorsque les jeunes atteignent l'âge de 9 semaines environ, les parents cessent de les alimenter ; les jeunes attendent généralement quelques jours dans le terrier, puis se décident à le quitter une nuit et rejoignent la mer.

Figure 8 : Poussins de manchots à ailerons blancs (*Eudyptula minor albosignata*) âgés d'une semaine



photo : S. Mouerde

A la mi-janvier, la majorité des jeunes ont quitté leur nid et vont passer plusieurs mois en mer. Ils reviendront sur la côte, sur le lieu de leur naissance ou dans d'autres colonies, pour se reproduire et tenter d'élever des petits à l'âge de 2 ou 3 ans ; les premières tentatives de reproduction sont souvent des échecs, et c'est vers 4 à 5 ans que les jeunes parents atteignent un taux de réussite comparable aux autres adultes plus âgés (Dann et Cullen, 1990).

La mortalité des poussins est importante durant la saison de reproduction : les chiffres varient de 46 à 53 % selon les études en comptabilisant les œufs perdus et les poussins morts dans leur terrier (voir Bull, 2000 pour un tableau récapitulatif des études réalisées jusqu'à cette date). Seul un tiers des jeunes survivent à leur première année (en comptant les oiseaux morts à terre et en mer, après le départ du nid ; Dann et Cullen, 1990) ; de manière générale, les jeunes élevés tôt dans la saison et pesant le plus lourd au moment du départ du nid ont plus de chances de survivre à leur première année en mer (Reilly et Cullen, 1982). Il a été établi que 20 % des manchots nés sur une même saison parviennent à l'âge de la reproduction et participent à la génération suivante (Dann et Cullen, 1990).

3. *Mue et repos sexuel*

Tous les ans, entre fin janvier et début mars, les manchots pygmées remplacent intégralement leur plumage sur une durée de 10 à 15 jours. C'est une période critique pour ces oiseaux car leur plumage n'étant plus imperméable durant la mue, ils ne peuvent plus aller en mer s'alimenter ; ils doivent donc constituer préalablement d'importantes réserves énergétiques afin de pourvoir aux besoins du jeûne et de la mue. Dès que les jeunes ont quitté le nid, les adultes partent en mer pour une période de pêche intensive de trois semaines environ. Ils reviennent ensuite à la colonie, les couples occupant généralement le nid dans lequel ils se sont reproduits plus tôt dans la saison ; certains manchots restent sur des rochers à proximité immédiate de la mer.

Leur plumage, devenu gris à brunâtre au début de la mue, s'ébouriffe à cause de la croissance des nouvelles plumes repoussant en dessous, et tombe progressivement pour laisser place au nouveau plumage aux couleurs vives. La demande énergétique accrue se traduit par une température corporelle plus élevée et une perte de poids importante : les manchots pygmées, qui pèsent 1,5 à 2 kg au début de la mue après constitution de leurs réserves, perdent environ 40 % de masse corporelle ; certains n'y survivent pas (Richdale, 1940 ; Warham, 1958). Au cours d'une année le poids d'un manchot pygmée peut donc varier de manière importante.

Durant la période de repos sexuel, entre la fin de la mue et le début de la saison de reproduction suivante, les manchots passent le plus clair de leur temps en mer, séjournant parfois quelques nuits à terre, de manière irrégulière (Kinsky, 1960).

4. *Vie en mer et alimentation*

Les manchots sont des oiseaux adaptés à la nage et la plongée. Leur silhouette fusiforme et la posture qu'ils adoptent pendant la nage, tête pointée en avant et pattes tendues en arrière, sont particulièrement hydrodynamiques. Leurs ailes, transformées en nageoires, leur permettent de « voler » littéralement dans l'eau ; les mouvements très amples des ailes propulsent l'animal, qui se dirige grâce à ses pattes et sa queue. Les os des ailes, courts et plats, sont très solides, et les plumes des ailes sont courtes et imperméables, ce qui permet de réduire la flottaison des nageoires et d'accroître ainsi leur efficacité dans la propulsion de l'animal. Le plumage très dense recouvrant le reste du corps emprisonne une couche d'air isolante lors de la plongée grâce à des plumes comportant de longs filaments duveteux à leur base. A leur extrémité les filaments sont recouverts de kératine qui imperméabilise le plumage. L'imperméabilité est également renforcée par les sécrétions lipophiles de la glande uropygienne, dont le manchot enduit ses plumes grâce à son bec (Sergent, 2004). Ces adaptations au milieu marin permettent à l'animal de passer des jours entiers dans l'eau, au prix toutefois d'un coût métabolique conséquent ; la température corporelle des manchots pygmées passe de 38,4 °C hors de l'eau à 39,2 °C en immersion, et la dépense énergétique nécessaire au maintien de cette température plus élevée s'accroît de manière critique lorsque la température de l'eau est inférieure à 10 °C (Stahel et Nicol, 1982).

Les manchots pygmées pêchent leurs proies jusqu'à environ 15 m de profondeur, descendant parfois jusqu'à 60 m (Gales *et al.*, 1990 ; Norman *et al.*, 1992). Ils se nourrissent de petits poissons, calmars ou crustacés ne dépassant pas 13 cm de long et ne pesant pas plus de 12 g (Montague et Cullen, 1988 ; Cullen *et al.*, 1992). Ils sélectionnent notamment les poissons de l'ordre des Cupléiformes, dont la sardine du Pacifique *Sardinops neopilchardus* (figure 9), l'anchois d'Australie *Engraulis australis* (figure 10) et le « sandy sprat » *Hyperlophus vittatus*, à l'état adulte ou post-larvaire.

Figure 9 : Sardine du Pacifique *Sardinops neopilchardus*



Figure 10 : Anchois d'Australie *Engraulis australis*



Les céphalopodes tels le calmar de Gould *Nototodarus gouldi* sont aussi prisés, tout comme le krill à l'instar de *Nyctiphanes australis*, qui ne constitue en temps normal qu'une petite part de l'alimentation des manchots pygmées, mais peut devenir une source majeure d'apports nutritifs lorsque les autres proies se font rares (Cullen *et al.*, 1992). De fait, ces manchots sont des prédateurs opportunistes qui se nourrissent de ce qu'ils trouvent dans leur zone de pêche. Plusieurs études ont montré des différences alimentaires significatives selon les sites de reproduction, et zones maritimes associées, et en fonction de la période de l'année (Cullen *et al.*, 1992 ; Hobday, 1992 ; Chiaradia *et al.*, 2003). Une faible disponibilité des proies potentielles, certaines années ou saisons, peut retarder la saison de reproduction et réduire sa réussite, et potentiellement accroître le taux de mortalité des adultes (Cullen *et al.*, 1992 ; Dann *et al.*, 2000). Ainsi, la sous-nutrition peut s'avérer être une des causes majeures de mortalité chez les manchots.

Les manchots pygmées partent en général pêcher en groupes de 5 à 10 individus. Les partenaires d'un couple font rarement partie du même groupe (Klomp et Woller, 1991). Daniel *et al.* (2007) ont montré que lors de « bonnes années » en termes de disponibilité de proies, les mêmes individus ont tendance à se retrouver jour après jour au sein d'un groupe de pêche, et que lors des « mauvaises années » les groupes se forment de manière plus aléatoire. Weavers (1992) a observé que les manchots pygmées font deux types de voyages distincts pour aller pêcher : les voyages courts, durant moins de 24 h, sont observés lors de la saison de reproduction principalement, et les voyages longs, sur une durée de plusieurs jours ou semaines, sont surtout observés durant l'hiver austral (de juin à août). Les manchots ne s'éloignent généralement pas à plus de 10 km de la côte ni à plus de 15 km de leur terrier lors de voyages courts ; lors de voyages longs ils restent à moins de 20 km de la côte les trois quarts du temps, mais certains manchots ont été observés à plus de 700 km de leur terrier. Ces variations dans les durées et les distances parcourues sont corrélées à la quantité de proies disponibles dans la zone côtière, plus faible en hiver. Lors de « mauvaises

années », quand les proies sont rares, certains manchots doivent ainsi réaliser durant la saison de reproduction des voyages longs, sur plusieurs jours, pour s'alimenter et nourrir leurs poussins ; la durée de tels voyages dans ces conditions difficiles est très variable selon les individus, et certains manchots semblent montrer une aptitude plus prononcée à la pêche que leurs congénères.

L'efficacité de leur pêche est d'une importance capitale pour la survie des manchots pygmées, notamment durant l'intense période d'alimentation nécessaire à l'accumulation de réserves en vue de la mue, mais également pour leur succès en tant que reproducteurs : en effet, il a été montré que les parents réussissant à élever leurs poussins passaient moins de temps en mer pour pêcher que les parents ayant échoué (Chiaradia et Kerry, 1999). Ceci suggère que les pêcheurs les plus efficaces sont capables d'élever leurs jeunes avec plus de succès.

E. Conservation de l'espèce

1. Statut de l'espèce et mortalité

Le manchot pygmée est une espèce protégée en Australie et en Nouvelle-Zélande. Malgré une baisse régulière des effectifs au cours des trente à quarante dernières années (Norman *et al.*, 1992 ; Stevenson et Woehler, 2007), elle n'est toujours pas inscrite dans la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (IUCN, 2009). La population totale n'a pas été estimée officiellement, mais P. Dann a évalué les effectifs à environ 500.000 couples reproducteurs (P. Dann, 2009). Les manchots juvéniles, n'ayant pas encore tenté de se reproduire, ne figurent pas dans ces estimations ; Dann et Cullen (1990) ont calculé qu'ils constituent 57 % de la population totale de Phillip Island en Australie. En ce qui concerne le manchot à ailerons blancs, la population totale a été estimée à 10.500 oiseaux en 2004, dont environ 1650 paires reproductrices sur l'île de Motunau et 2100 sur la péninsule de Banks, dispersées sur 68 colonies dont la plus grande est celle de Flea Bay (Challies et Burleigh, 2004). La sous-espèce a été considérée comme menacée par l'IUCN en 1998, la population ayant décliné de manière alarmante sur la péninsule de Banks durant la dernière décennie (déclin de 60 à 70 % entre 1980 et 1993 ; Taylor, 2000, publication réalisée à partir de données recueillies par C.N. Challies en 1998).

Reilly et Cullen (1979) ont calculé que sur Phillip Island, en Australie, la mortalité annuelle des adultes reproducteurs était de 14 %, avec des pics lors de la période suivant la mue et lors de la saison hivernale. Dann et Cullen (1990) ont enregistré un taux de mortalité de 25 % pour la même colonie, grimpant jusqu'à 50 % chez les jeunes manchots durant leur première année. En moyenne pour une colonie, on compte un taux de survie d'un poussin par couple et par an. L'espérance de vie d'un manchot pygmée est estimée à 6 ans et demi, l'un des doyens de la colonie de Phillip Island ayant atteint l'âge de 17 ans.

2. Prédateurs, parasitisme et impact de l'activité humaine

L'Australie et la Nouvelle Zélande, deux pays très différents de par leur environnement et leur faune, ont connu des problèmes écologiques semblables dus à l'arrivée de prédateurs importés volontairement ou non par l'homme (Stevenson et Woehler, 2007 ; Heber *et al.*, 2008). La Nouvelle-Zélande par exemple, le dernier pays à avoir été colonisé par l'homme (King, 2003), était par le passé un paradis pour les oiseaux : seules trois espèces de mammifères sont endémiques aux deux îles, et ce sont trois espèces de chauves-souris (*Mystacina robusta* –éteinte dans les années 1960, *Mystacina tuberculata* et *Chalinolobus tuberculatus*). Autrement dit, les nombreuses espèces d'oiseaux qui s'y sont développées durant des millénaires n'ont pas eu à s'adapter à la prédation

terrestre. L'arrivée des Māoris au 13^{ème} siècle, apportant dans leurs embarcations le rat noir (*Rattus rattus*) et le chien (*Canis familiaris*) polynésiens, fut un premier coup porté à la biodiversité des deux îles. Par la suite, la colonisation du pays par les européens au 18^{ème} siècle et l'arrivée concomitante des chats (*Felis catus*) et surtout des mustélidés a été une véritable catastrophe pour les espèces d'oiseaux présentes sur l'île qui n'avaient jamais connu auparavant une telle pression prédatrice (King, 2003). La conservation des espèces d'oiseaux endémiques de ce pays reste encore aujourd'hui un problème majeur pour le pays. Certaines îles au large de la Nouvelle-Zélande, qui n'ont jamais connu de mammifères terrestres, sont devenues des sanctuaires aviaires jalousement gardés par le gouvernement ; il en est ainsi pour l'île de Motunau, qui regroupe la plus grande colonie de manchots à ailerons blancs et dont l'accès est fermé au public et strictement réglementé. Sur les deux îles principales de la Nouvelle-Zélande, des réserves ornithologiques ont été aménagées en clôturant hermétiquement une zone délimitée avant de détruire tous les mammifères présents à l'intérieur ; néanmoins ce procédé est très coûteux et reste ponctuel.

Les prédateurs terrestres les plus meurtriers à l'égard des manchots pygmées sont principalement les renards (*Vulpes vulpes* ; espèce non endémique) et les chiens en Australie ; les chiens, les mustélidés et les rats en Nouvelle-Zélande (Stevenson et Woehler, 2007 ; Norman *et al.*, 1992 ; Heber *et al.*, 2008). Les grands labbes (*Stercorarius skua*) et les pétrels géants (*Macronectes sp.*) chassent également ces manchots. En mer, ce sont surtout les otaries à fourrure (*Arctocephalus forsteri*), les lions de mer (*Phocarctos hookeri*, *Neophoca cinerea*), les requins et parfois les orques (*Orcinus orca*) qui représentent un danger.

Le parasitisme constitue également un problème sanitaire important en milieu naturel chez les manchots pygmées, et peut s'avérer une cause majeure de mortalité certaines saisons, surtout chez les jeunes (Harrigan, 1992) : ascaridioses avec ulcères gastriques (*Contracaecum spiculigerum*), fascioloses hépatiques à *Mawsonotrema eudyptulae*, coccidioses intestinales ou rénales, cestodoses (*Tetrabothrius sp.*) et trématodoses intestinales sont quelques unes des parasitoses retrouvées chez cette espèce. Certaines mycoses comme les aspergilloses peuvent également représenter un danger pour ces oiseaux.

Enfin, les activités humaines ont un impact certain sur les populations de manchots pygmées à cause de la pollution maritime notamment (nappes de pétrole larguées en mer lors des dégazages sauvages, organochlorés, métaux lourds, bouts de plastique causant étranglements ou indigestions) et de l'utilisation de filets de pêche à proximité des colonies, dans lesquels les manchots s'accrochent et se noient (Harrigan, 1992). Ils sont aussi sensibles à la destruction de leur habitat, au trafic routier aux abords des colonies et potentiellement au tourisme, notamment autour des attractions touristiques consacrées aux manchots qui installent des postes d'observations dans la colonie, comme à la « Penguin Parade » de Phillip Island, en Australie (Stevenson et Woehler, 2007 ; Norman *et al.*, 1992).

3. Efforts de conservation

En Nouvelle-Zélande, le Department of Conservation (DOC) est l'organisme gouvernemental chargé de conserver le patrimoine naturel et historique du pays. Il organise notamment les opérations de recensement des colonies de manchots pygmées, de baguage des oiseaux, de surveillance des plages à la recherche de cadavres, et pose des lignes de pièges afin de réguler le nombre de prédateurs aux abords des colonies. Il dirige également les sanctuaires ornithologiques dont l'île de Motunau qui rassemble la plus grande colonie de manchots à ailerons blancs. Le DOC a enfin un rôle de sensibilisation du grand public afin que les populations locales et les touristes apprennent à respecter ces animaux et leur lieu de vie.

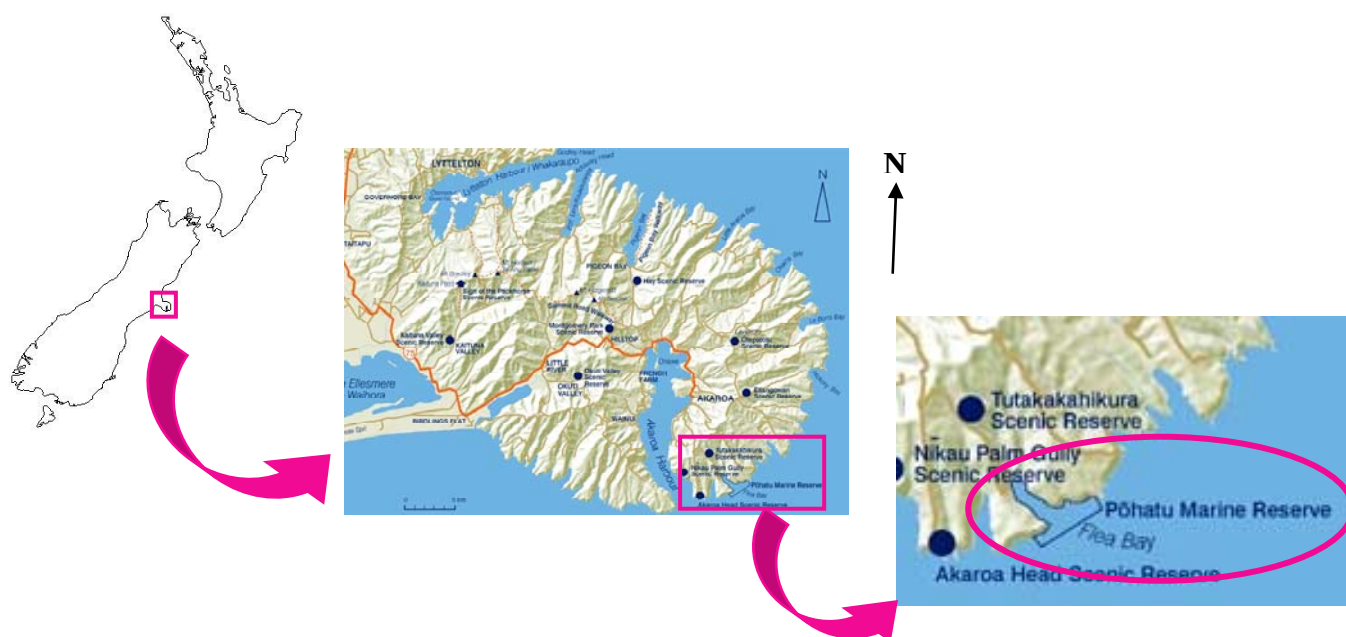
II. LA COLONIE DE FLEA BAY

La colonie de manchots de Flea Bay compte plus de 2000 individus, dont 95 % sont des manchots à ailerons blancs *Eudyptula minor albosignata*, la sous-espèce de manchot pygmée endémique de cette région de Nouvelle-Zélande. Les 5 % restants sont des manchots pygmées du sud *E. m. minor*, des manchots pygmées du nord *E. m. variabilis* ou des oiseaux issus de croisements de ces sous-espèces (S. Helps, communication personnelle ; voir Annexe I, « informations sur les manchots à ailerons blancs et la colonie de Flea Bay, données par Shireen Helps », en anglais).

A. Localisation de la colonie

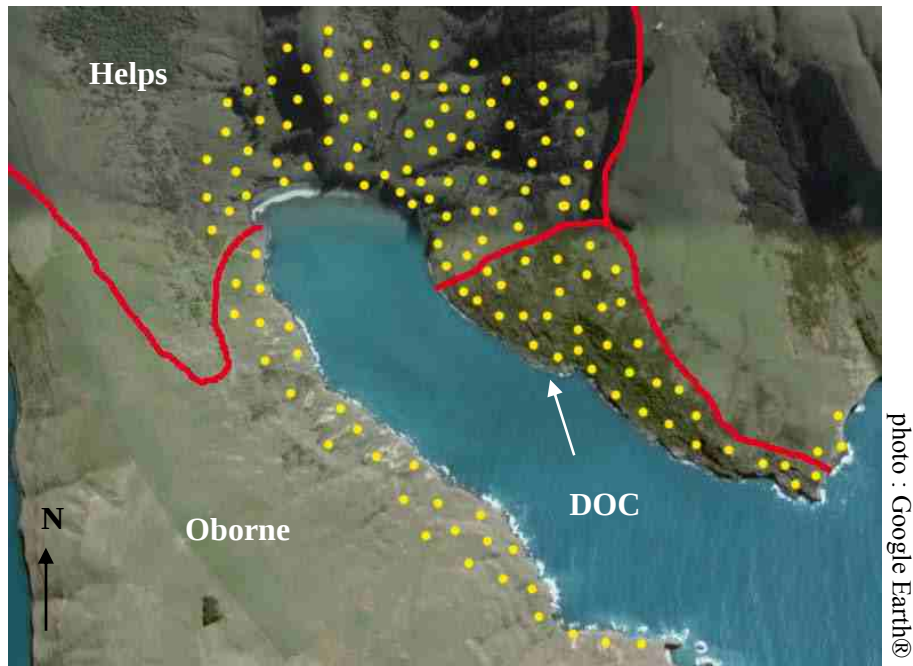
La colonie de manchots dans laquelle j'ai réalisé mon expérience se situe à Flea Bay (autrement appelée Pohatu Bay), dans la péninsule de Banks, sur la côte Est de l'île Sud de la Nouvelle-Zélande (figure 11). Cette baie très isolée n'est accessible que par véhicule 4 x 4, à 30 minutes de route du premier village, Akaroa, qui fut historiquement une colonie française.

Figure 11 : Localisation de Flea Bay (Pohatu Marine Reserve)



La colonie s'étend sur le pourtour de la baie mais la majorité des individus se trouve sur la partie orientale, sur un terrain de ferme appartenant à Francis et Shireen Helps, des éleveurs de vaches allaitantes (*Bos taurus*) et de brebis (*Ovis aries*). Ce sont ces derniers qui s'occupent de l'essentiel du travail de conservation et de suivi de la colonie, aidés financièrement par une organisation non gouvernementale et par le Department Of Conservation (DOC) du gouvernement néo-zélandais. Le reste de la colonie se trouve sur le terrain d'un autre éleveur, M. Osborne, et sur un terrain pentu et rocailleux appartenant à l'Etat néo-zélandais et géré par le DOC (figure 12).

Figure 12 : Vue aérienne de Flea Bay



La partie occidentale de la baie appartient à l'éleveur M. Osborne, qui n'effectue aucun travail de suivi ou de conservation ; un petit nombre de manchots niche sur son terrain. Le Nord et le Nord-Est de la baie sont les terrains d'élevage de F. et S. Helps, où l'essentiel des manchots de la colonie de Flea Bay se reproduit. Le Sud-Est de la baie, rocailleuse et peu propice à l'élevage, appartient à l'Etat néo-zélandais et le travail de conservation sur les manchots qui y nichent est géré par le DOC. Les traits rouges délimitent les différentes propriétés, et les points jaunes représentent des nids naturels, matérialisant l'aire approximative de répartition de la colonie.

B. Suivi de la colonie

1. Lutte contre les prédateurs

En 1991, cinq lignes de pièges ont été mises en place au sein et aux abords de la colonie pour la protéger des prédateurs, à l'initiative de Francis et Shireen Helps. Les 120 pièges sont répartis en deux groupes : deux lignes sont disposées dans les 85 hectares correspondant à l'habitat des manchots et trois lignes sont situées aux abords de la zone, sur les sentiers que pourraient emprunter les prédateurs pour accéder aux terriers. Les deux lignes de pièges situées dans l'habitat des manchots sont vérifiées et remises en état deux fois par semaine par les Helps, tandis que les trois autres lignes sont gérées par le DOC.

Les prédateurs des manchots les plus dangereux à Flea Bay sont les putois (*Mustela putorius*), hermines (*Mustela erminea*) et chats haret (*Felis silvestris catus*) qui s'attaquent à la fois aux manchots adultes et à leurs œufs. Les belettes (*Mustela nivalis*) et hérissons (*Erinaceus europaeus*) s'emparent des oisillons et des œufs, alors que les rats (*Rattus exulans*) ne s'attaquent généralement qu'aux œufs. Tous ces prédateurs ont été retrouvés dans les pièges mis en place autour de la colonie de Flea Bay, mais lors de mon passage d'octobre à novembre 2007 j'ai appris que depuis un an ou deux le nombre d'animaux retrouvés dans les pièges diminuait régulièrement (5 à 10 par semaine en 2005, et 0 à 1 par semaine en 2007), ainsi que le nombre de cadavres de manchots manifestement attaqués, ce qui montrerait l'existence d'un contrôle effectif de la prédation aux abords de la colonie (Helps, communication personnelle).

2. Aménagement des sites de reproduction

Les Helps, installés depuis 30 ans à Flea Bay, ont toujours porté un vif intérêt à la colonie de manchots résidant sur leur terrain et sont devenus de fait les responsables de celle-ci. Ils l'ont longuement observé afin d'apporter des améliorations aux sites de reproduction (figure 13).

Figure 13 : Un des sites de reproduction de la colonie de manchots de Flea Bay



La colonie est située principalement sur des pâturages de l'exploitation, mais elle s'étend jusqu'aux bâtiments, certains manchots nichant sous l'habitation principale des éleveurs construite sur pilotis à l'instar des maisons de la région. Les pâtures occupées par les manchots étaient autrefois destinées aux vaches, mais les éleveurs ont observé que ces dernières pouvaient effondrer et détruire des terriers en marchant dessus ; depuis, seules les brebis broutent sur la zone de reproduction des manchots, et aucun problème n'a été constaté (figure 14).

Figure 14 : Brebis et manchots cohabitent à Flea Bay



La pâture des brebis est colonisée par des manchots pygmées. Ceux-ci ne sont pas visibles sur cette photo car elle a été prise de jour, les manchots couvent dans leur terrier et attendront la nuit pour en sortir. Un terrier artificiel est visible devant la brebis de gauche.

Le terrain occupé par les manchots pour leur reproduction est étendu (85 hectares) et très pentu. La majorité des individus creusent leur terrier jusqu'à 50 m au dessus du niveau de la mer, mais certains peuvent nicher jusqu'au sommet de la colline à l'est de la baie, à 200m d'altitude. Cette observation, assez étonnante pour des animaux de cette taille et aussi gauches dans leurs déplacements sur la terre ferme, peut être reliée au fait que la trop grande concentration de terriers dans certaines zones à proximité de la mer entraîne souvent des conflits, ce qui peut avoir pour conséquence de mettre en danger les couvées. Les manchots pygmées sont des animaux territoriaux et agressifs, se battant pour s'approprier leur terrier, et une surpopulation dans un endroit donné peut déclencher des troubles qui nuiront au bon déroulement de la saison de reproduction dans cette zone. Certains individus, peut-être les moins à même de protéger leur terrier des assauts de manchots plus combattifs, préfèrent donc nicher à une altitude plus élevée, gagnant leur tranquillité au prix de longues heures de marche.

Les Helps ont créé des terriers artificiels, sous forme de boîtes en bois pourvues d'une entrée sur le côté et d'un plafond amovible, pour augmenter le nombre de terriers disponibles pour la colonie et également réduire les risques liés à de possibles effondrements ou inondations. Ces boîtes ont été colonisées très rapidement, et ce succès les a poussés à en construire de nouvelles. Elles sont à présent au nombre de 200, disséminées sur toute la zone de reproduction entre 5 et 50 m d'altitude (figure 15).

Figure 15 : Terrier artificiel pour manchot pygmée

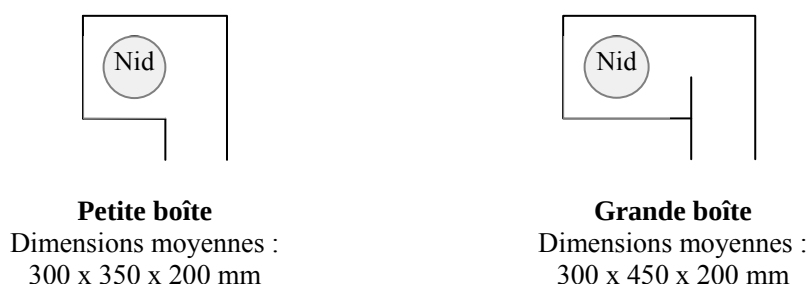


photo : S. Mouterde

La pierre située au dessus du terrier artificiel empêche le couvercle de celui-ci de s'envoler lors de vents violents ; les fientes visibles à l'entrée témoignent de l'occupation du terrier.

Les terriers artificiels ont des formes et des tailles variables, Francis et Shireen Helps fabriquant chacun leurs propres boîtes. Globalement, il en existe deux modèles, qu'il convient de présenter car ils auront leur importance pour l'expérience présentée dans la deuxième partie de ce manuscrit : les petites boîtes ont un plan plus simple que les grandes boîtes, qui ont un panneau supplémentaire dans le prolongement de l'entrée (figure 16).

Figure 16 : Les deux modèles de terriers artificiels pour manchots créés par les Helps à Flea Bay



Dès leur mise en place ces boîtes ont eu un grand succès auprès des manchots de la colonie. Cependant, l'amélioration attendue des résultats de reproduction n'a pas eu lieu tout de suite : lorsque les Helps ont installé leurs premiers terriers artificiels, ils les ont disposés trop proches les uns des autres et ont observé par la suite un nombre élevé de conflits territoriaux dans cette zone ; la plupart des couvées n'ont pas pu aller à terme, souvent parce qu'un autre couple prenait possession du terrier, expulsant les œufs hors du nid. Par la suite, les Helps ont appris à choisir judicieusement l'emplacement et l'espacement de leurs terriers artificiels, lesquels contribuent maintenant à augmenter le taux de reproduction des manchots de la colonie.

3. Recensement et suivi de la population

Francis et Shireen Helps effectuent un suivi d'une partie des manchots résidant dans leurs terriers artificiels, en ouvrant le plafond des boîtes à intervalles réguliers pour contrôler l'avancée de l'incubation puis l'élevage des jeunes. Pour suivre cette petite partie de la population de manière efficace ils ont décidé de poser des bagues sur les ailerons des oiseaux afin de pouvoir les identifier (figure 17), et ils notent chaque année quels manchots se reproduisent dans quelle boîte.

Figure 17 : Bagueage d'un manchot à ailerons blancs (*Eudyptula minor albosignata*) par F. Helps



photo : S. Mouterde

A cette occasion, ils procèdent également au sexage de ces animaux en mesurant l'épaisseur de leur bec à sa base, une méthode développée par C. N. Challies pour les manchots à ailerons blancs : en dessous de 16 mm, plus de 80 % des oiseaux mesurés sont des femelles, et au dessus cette valeur, plus de 80 % des oiseaux sont des mâles (voir Miyazaki et Waas, 2002 pour plus de détails ; figure 18). Ces mesures ne sont donc pas discriminantes à 100 % mais l'observation du comportement des manchots, notamment la formation des couples et éventuellement l'accouplement, ont toujours validé le sexage effectué grâce à cette méthode. Les Helps considèrent donc que les données qu'ils ont recueillies sur cette petite partie de la population sont justes, et ils les utilisent pour évaluer le succès d'une saison de reproduction et l'évolution de la colonie au fil des années.

Figure 18 : Sexage d'un manchot (*Eudyptula minor albosignata*) par la mesure de sa hauteur de bec



photo : S. Mouterde

Les efforts de conservation fournis par les Helps ont porté leurs fruits puisque depuis les premiers recensements menés par le DOC sur la péninsule de Banks, la population de manchots à Flea Bay n'a cessé d'augmenter : la colonie comptait 717 nids en 2001 (Challies et Burleigh, 2004), et 893 en 2005 (Cashman *et al.*, 2005). Le dernier recensement, en 2009, a comptabilisé plus de 1.000 nids de manchots pygmées à Flea Bay (S. Helps, communication personnelle).

Ces recensements de population font le décompte des nids occupés, donc des paires reproductrices actives sur une année donnée. Il est de ce fait difficile de savoir exactement combien de manchots occupent la colonie de Flea Bay, puisque les jeunes et les adultes solitaires ne sont pas comptabilisés. Comme nous l'avons vu précédemment, Dann et Cullen (1990) ont estimé que ces derniers constituent 57 % de la population totale à Phillip Island en Australie ; si ce chiffre est applicable à la colonie de Flea Bay, cela ferait plus que doubler les estimations basées sur le nombre de nids.

4. Soins et nourrissage ponctuels

Les Helps n'hésitent pas à ramener les manchots blessés ou en très mauvais état corporel chez eux afin de tenter de les soigner. Durant leur convalescence, les oiseaux sont placés dans des cages à l'extérieur de la maison, recouvertes d'un tissu foncé pendant la journée afin de réduire leur stress. Des traitements sont éventuellement mis en place en fonction des cas. Une nuit, lors de mon

travail de terrain, j'ai vu en marchant vers mon site d'expérimentation un manchot allongé sur le ventre, non loin de la mer, qui ne bougeait pas malgré mon approche ; en regardant de plus près j'ai constaté qu'il avait une patte particulièrement enflée. Je suis allée faire mes expériences comme prévu et à mon retour, le voyant exactement au même endroit où je l'avais laissé, je l'ai ramené chez les Helps et l'ai laissé dans une cage. Le lendemain, après un traitement antibiotique, nous avons décidé de le relâcher sur la plage puisque le garder aurait pu mettre en péril son éventuelle couvée. La nuit même, je l'ai revu au même endroit en me rendant à mon site d'expérimentation ; à mon retour, cette fois, il n'y était plus.

La période de la mue est, comme nous l'avons vu précédemment, particulièrement éprouvante pour les manchots pygmées, et notamment pour les retardataires de la saison de reproduction passée n'ayant pas eu le temps de se constituer des réserves suffisantes. Les Helps sont attentifs à l'état de santé des oiseaux en train de muer le long de la baie, et récupèrent ceux en très mauvais état corporel pour les nourrir jusqu'à la reconstitution complète de leur plumage. La figure 19 montre S. Helps nourrissant un manchot en pleine mue.

Figure 19 : Nourrissage d'un manchot (*Eudyptula minor*) en train de muer



photo : O. Mouterde

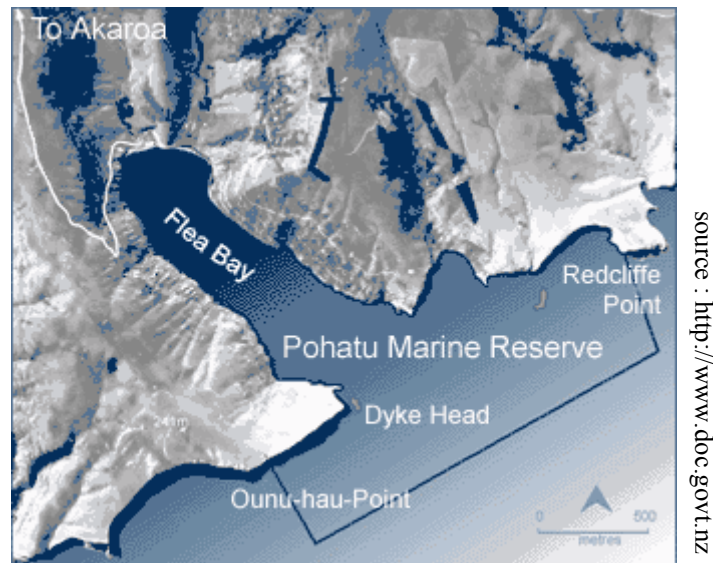
Noter le plumage ébouriffé du manchot, en cours de mue.

C. Tourisme et protection

1. Réserve marine de Pohatu

La zone maritime autour de Flea Bay est protégée depuis l'établissement de la réserve marine de Pohatu, d'une surface de 215 ha, depuis 1999 (figure 20). Le littoral est ouvert au public, et il est possible de naviguer dans la réserve, mais il est interdit de pêcher, chasser, collecter des coquillages, et de manière générale il est interdit de prélever tout organisme ou partie d'organisme animal ou végétal dans la baie.

Figure 20 : Carte de la réserve marine de Pohatu, au large de Flea Bay



La protection des eaux environnant la colonie de Flea Bay ne peut être que bénéfique à la population de manchots pygmées qui y réside. Ce cadre protégé profite également aux manchots des antipodes, *Megadyptes antipodes*, de plus en plus nombreux à nicher dans la zone ; cependant, aucune campagne de recensement n'a été menée pour évaluer cette dernière population, et l'emplacement de leur nid n'est en général même pas connu. Il n'est pas rare d'observer aussi des otaries à fourrure *Arctocephalus forsteri* dans la baie ainsi que des dauphins Hector *Cephalorhynchus hectori*, les plus petits dauphins du monde.

2. Activités touristiques

Les Helps sont très protecteurs vis-à-vis de la colonie de manchots résidant sur leur terrain. Ils se sentent extrêmement impliqués dans la conservation du manchot à ailerons blancs mais, s'ils évitent toute activité potentiellement nuisible pour ces animaux, ils sont conscients de l'importance de l'ouverture de la colonie au public et de la sensibilisation de ce dernier à la conservation des manchots pygmées.

Ils organisent donc des « penguin tours », sorties touristiques au milieu de la colonie d'une durée d'une heure et demie environ. Les horaires varient en fonction de la saison et de l'activité des manchots, mais les visites ne commencent jamais après 18h et n'interfèrent donc pas avec le retour des manchots à leur terrier, qui se passe après la tombée de la nuit. A cette heure-ci il est possible cependant d'observer les premiers manchots arrivant sur la plage, ce qui peut se faire à la jumelle, sans les déranger. Les Helps profitent de ces visites pour surveiller tour à tour les terriers artificiels qu'ils suivent, et noter le numéro de bague du parent en train d'incuber les œufs par exemple, tout en permettant aux touristes de voir ces oiseaux de plus près.

Ce type de visite peu invasif est assez différent de ce qui se fait ailleurs, dans les autres colonies importantes de manchots, comme à Oamaru en Nouvelle-Zélande et surtout à Phillip Island en Australie. Là, des stations d'observation placées à proximité de la côte et pouvant contenir des centaines de personnes sont ouvertes à la nuit tombée, ce qui permet aux visiteurs de voir les manchots revenir de la mer sous la lumière des spots. Ces oiseaux sont bien entendus habitués à la lumière et au bruit, ce qui n'est pas le cas des manchots de Flea Bay ; cependant, il est possible que leur comportement à la sortie de l'eau soit modifié par ces conditions particulières. J'estime donc

avoir eu de la chance de réaliser mes expériences à la colonie de Flea Bay, et d’avoir pu observer ces animaux dans des conditions plus naturelles. Les notes que j’ai prises lors de mon travail de terrain, la nuit, sont dans l’Annexe I de cette thèse (« Observations sur les manchots de Flea Bay, notes personnelles prises lors de mon travail de terrain », en anglais).

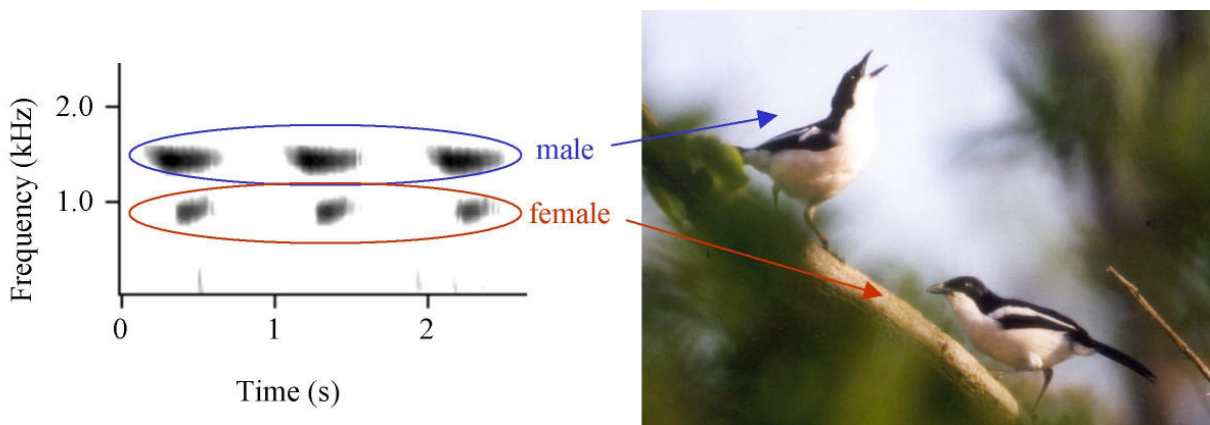
III. LA COMMUNICATION VISUELLE ET ACOUSTIQUE LORS D'INTERACTIONS AGONISTIQUES CHEZ LES MANCHOTS PYGMEES

A. Les manifestations de triomphe

1. Présentation

Si la fonction des signaux émis par les animaux lors de leurs confrontations engagées pour obtenir certaines ressources a été étudiée de manière exhaustive, les activités prenant place après des conflits, comme les manifestations de triomphe, ont comparativement reçu peu d'attention de la part des éthologues (Bradbury et Vehrencamp, 1998). Les manifestations ou cérémonies de triomphe sont des signaux produits à la suite d'un conflit et émis seulement par le(s) gagnant(s) de la confrontation. Ces comportements sont particulièrement fréquents chez les oies (par exemple, *Anser anser* et *Branta leucopsis*) et les cygnes (*Cygnus atratus*) chez lesquels ils se caractérisent par un duo de vocalisations réalisé par une paire reproductrice en direction d'une autre paire conspécifique battant en retraite (Lorenz, 1965 ; Bigot *et al.*, 1995; Kraaijeveld et Mulder, 2002). D'autres oiseaux utilisent les manifestations de triomphe, comme les perroquets du genre *Trichoglossus* (Serpell, 1981) et le boubou tropical *Laniarius aethiopicus*, chez qui les cérémonies de triomphe semblent annoncer et rendre publique la victoire après un combat territorial (Grafe et Bitz, 2004). La figure 21 représente deux boubous pendant leur cérémonie de triomphe, et le sonogramme correspondant à leurs vocalisations : il s'agit d'un duo dans lequel les vocalisations du mâle et celles de la femelle sont parfaitement synchrones.

Figure 21 : Duo de victoire chez une paire de boubous tropicaux (sonogramme et photo)



Source : Grafe TU et Bitz JH (2004).

2. Rôle du conditionnement social dans les interactions agonistiques

Un certain nombre d'auteurs ont étudié le rôle de l'expérience vécue en matière d'interactions agonistiques dans l'établissement des relations de dominance chez les poissons (McDonald *et al.*, 1968 ; Bakker *et al.*, 1989), chez les criquets (Khazraïe et Campan, 1999) et chez

les lézards (Aragón *et al.*, 2007). Il semble que l'agressivité soit modulée par le conditionnement social, le sujet tirant les leçons de son expérience agonistique passée (McDonald *et al.*, 1968). Hollis (1984) a développé l'idée que le conditionnement pavlovien (à la fois excitateur et inhibiteur) pouvait survenir dans des conditions naturelles, dans le contexte du comportement agonistique. Ses expériences, conduites sur les poissons gouramis bleus (*Trichogaster trichopterus*), consistaient à conditionner un sujet pour qu'il associe un stimulus visuel (lumière) avec la confrontation imminente avec un autre poisson, tandis que l'autre sujet (l'opposant du premier) n'avait pas reçu de stimulus conditionnel, et n'était donc pas préparé au combat qui allait suivre (Hollis, 1984). En partant du principe que le signal visuel utilisé dans l'expérience comme stimulus conditionnel représentait tous les stimuli qui, dans les conditions naturelles, pouvaient accompagner de manière fiable l'arrivée d'un intrus (signaux visuels, comme des ombres mouvantes ou une perturbation de la végétation aquatique, signaux olfactifs, modifications du courant aquatique ...), Hollis a montré que par le processus du conditionnement pavlovien, les signaux perçus juste avant les intrusions territoriales pouvaient augmenter les chances d'un mâle de défendre son territoire avec succès.

Elle a également suggéré le rôle du conditionnement pavlovien dans la tendance des mâles territoriaux à garder leur statut de « gagnant » ou de « perdant » lors de confrontations ultérieures avec d'autres conspécifiques : un stimulus conditionnel (par exemple, une lumière) couplé à une récente défaite peut prédisposer le sujet, par le biais de modifications hormonales, à montrer un « comportement de soumission caractéristique des perdants » lorsqu'il est confronté au même stimulus conditionnel (Hollis, 1990). Les expériences suivantes ont confirmé que gagner ou perdre une confrontation agonistique entraînait des changements significatifs à long terme, et que les gagnants continuaient généralement à gagner leurs combats suivants, tandis que les perdants restaient des perdants (Hollis, 1995).

Ainsi, il semble que les animaux territoriaux puissent apprendre de leurs interactions agonistiques avec leurs conspécifiques. De plus, il a été montré que les interactions prenant place à la fin d'un combat sont d'une importance capitale pour la formation de la mémoire et sa stabilité dans le temps chez certaines espèces (par exemple chez le poisson paradis, *Macropodus opercularis* L. ; Miklósi *et al.*, 1997).

3. Deux hypothèses sur la fonction des manifestations de triomphe

L'usage de manifestations de triomphe distinctes peut donc être associé à un processus de conditionnement « social » au sein de la dyade gagnant-perdant : le perdant, blessé ou apeuré, associe le signal du vainqueur (par exemple, son cri ; stimulus conditionnel) avec la peur ou la douleur infligée (stimulus inconditionnel). En conséquence, le perdant d'une confrontation sera amené dans le futur à fuir le gagnant et son cri distinctif, évitant ainsi le coût du risque d'une nouvelle défaite ou du moins d'une confrontation. De plus, les manifestations de triomphe peuvent avoir une fonction au sein du réseau social, en annonçant la victoire : un gagnant peut informer les « spectateurs sociaux » (« social eavesdroppers ») de l'issue d'un combat (Bower, 2005).

Le terme anglais « social eavesdropper », ajout assez récent dans le vocabulaire éthologique, mérite que l'on s'y attarde afin d'en préciser l'acception. « Eavesdropping » signifie en anglais « écouter aux portes ». Transposé au contexte de l'éthologie, ce terme désigne pour un individu le fait d'extraire des informations à partir des signaux émis par d'autres animaux lors d'une interaction qui ne le concerne pas ou du moins pas directement. L'emploi du mot « eavesdropping » est donc *a priori* restrictif, d'abord parce qu'il présuppose l'utilisation de signaux uniquement sonores, et ensuite parce qu'il semble indiquer que l'individu « écoutant aux portes » perçoit un signal qui ne lui était pas destiné, et qui ne devait pas être divulgué. En fait, les signaux en question peuvent bien entendu être sonores, mais également visuels ou olfactifs. De plus, il est possible qu'ils soient également émis à l'attention des « eavesdroppers » ; il convient donc ici de bien distinguer deux

types de « eavesdropping » pour préciser cette notion. Peake (2005) distingue « eavesdropping » d'interception et « eavesdropping » social : dans le premier cas, les signaux, volontaires ou non, ne sont pas destinés à être perçus ; ils sont donc interceptés, souvent par un animal d'une espèce différente comme par exemple, un prédateur localisant des proies grâce à leurs cris ou leurs mouvements. Dans le second cas, le spectateur assiste à une interaction entre des conspécifiques et en retire une information, sans forcément impliquer un désavantage pour les protagonistes de l'interaction. Dans une perspective évolutive, on peut concevoir que ce système permette à des individus de partager volontairement des informations avec les « social eavesdroppers », si ce partage peut leur amener un bénéfice. Dans le contexte des manifestations de triomphe, le vainqueur pourrait ainsi orienter son signal non seulement vers le perdant, mais aussi vers les « spectateurs sociaux », afin qu'ils le reconnaissent comme un adversaire dangereux et qu'ils évitent à l'avenir la confrontation avec lui.

La traduction en français de ce terme « social eavesdroppers » est un problème épineux. Il est difficile de trouver un terme qui englobe l'acception complète retenue par les anglosaxons, et il n'existe pas encore de consensus au sein de la communauté scientifique française à ce sujet. G. Leboucher (Université Paris X) utilise les termes « observation/écoute clandestine » en fonction des modalités concernées (Leboucher communication personnelle). Cependant, dans le cadre précis de notre expérience où nous considérons l'hypothèse que les signaux émis lors des manifestations de triomphe peuvent être orientés intentionnellement à l'encontre des « social eavesdroppers », le terme d'écoute clandestine paraît quelque peu réducteur. Nous utiliserons donc le terme plus neutre de « spectateurs sociaux », en considérant le mot « spectateur » dans sa définition la plus large, à savoir « assister à », « être le témoin de ». Ce terme nous permet donc de prendre en compte tous les modes de « social eavesdropping », que ce soit par la vision ou l'audition ; nous verrons plus loin que l'audition est le mode privilégié chez les manchots pygmées, mais il est également possible que des manchots en dehors de leur terrier puissent voir des interactions entre deux congénères et en retirer des informations. Nous ajouterons que nous n'avons en aucun cas la prétention de proposer une traduction définitive à cette expression ; nous utilisons simplement le terme français qui nous paraît le plus approprié dans le cadre de l'expérience présentée dans ce travail.

Si un certain nombre d'expériences ont montré qu'un sujet peut modifier son comportement suite à l'observation des interactions de ses conspécifiques (revue bibliographique dans Peake, 2005), l'impact des manifestations de triomphe sur le comportement des « spectateurs sociaux » n'a jamais été étudié.

B. La communication vocale chez les manchots pygmées

Avant de s'attacher à démontrer quelles caractéristiques du manchot pygmée sont intéressantes pour notre étude, il convient de présenter succinctement les particularités de la communication vocale lors d'interactions agonistiques dans cette espèce.

1. Importance de la communication vocale chez les Sphéniscidés

La famille des Sphéniscidés a été très étudiée en matière de communication vocale, et il apparaît que les manchots sont des sujets de choix en recherche bioacoustique, notamment dans le domaine de l'identification vocale (Jouventin *et al.*, 2002). En effet, si les signaux visuels tels que les crêtes ou les plumages colorés jouent un rôle important notamment dans la formation des couples, les vocalisations sont capitales pour la reconnaissance individuelle chez les manchots ;

l'existence de « signatures vocales » propres à chaque individu a été démontrée chez toutes les espèces de Sphéniscidés. Par ailleurs, il a été prouvé que la voix seule est indispensable à la reconnaissance individuelle : chez le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* par exemple, un sujet dont on a fermé le bec au moyen d'un adhésif et qui n'est donc plus capable de vocaliser n'est plus reconnu par son partenaire à son retour dans la colonie, il sera même souvent chassé à coup de bec par ce dernier (Jouventin *et al.*, 2002).

Cette « signature vocale », qui permet la reconnaissance individuelle, est due à un certain nombre de caractéristiques physiques du son émis par l'individu, dont la variabilité est nettement inférieure à la variabilité des sons émis par l'ensemble de la population. En d'autres termes, lorsque les chants individuels sont (presque) constants et que par ailleurs la variabilité au sein de la population est grande, le risque de confusion est minimal. Ces différences peuvent se baser, selon les espèces, sur les fréquences minimales et maximales du chant, ou encore sur le rythme d'émission de chaque syllabe dans le cadre par exemple d'un chant de parade.

Chez le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* par exemple, les différents chants émis par un même individu sont 11 fois moins variables que ceux de la population entière (en prenant en compte toutes les caractéristiques physiques mesurables des chants ; Jouventin, 1982). Cette espèce, qui se trouve être la plus spécialisée des manchots en ce qui concerne la « signature vocale », est aussi une espèce non territoriale : les adultes se déplacent sur la banquise avec leur œuf sur leurs pattes au sein de colonies très compactes.

La diversité des modes de reproduction au sein de la famille des Sphéniscidés a permis d'étudier le lien entre la variabilité des caractéristiques physiques des chants et la problématique de la reconnaissance individuelle chez les différentes espèces : en effet, il est beaucoup plus difficile pour un manchot empereur, espèce non territoriale, de retrouver son partenaire dans la colonie sans aucun point de repère topographique, que pour un manchot pygmée de retrouver son partenaire qui se trouve dans son terrier. Pour cette dernière espèce, les chants différents d'un même individu sont environ 3 fois moins variables que ceux de la population entière, toujours en prenant en compte toutes les caractéristiques physiques des cris (en ne prenant en compte que les paramètres de fréquence, plus discriminants chez cette espèce, ce ratio est égal à 6 ; Jouventin, 1982). L'étude acoustique des chants des autres espèces de manchots a montré l'existence d'une relation linéaire entre la précision du chant dans le contexte de la reconnaissance individuelle et les difficultés intrinsèques rencontrées par les manchots pour retrouver leur partenaire dans les conditions naturelles.

D'autres caractéristiques physiques des chants, telles les modulations d'amplitudes, ne sont pas nécessaires à la reconnaissance individuelle mais s'avèrent très importantes pour localiser l'émetteur de la vocalisation, ce qui est particulièrement utile chez les espèces peu ou non territoriales (Jouventin *et al.*, 2002).

Si le manchot pygmée fait partie des espèces les moins spécialisées en terme de « signature vocale », il n'en reste pas moins un animal présentant une activité vocale remarquable, un fait très probablement lié à son mode de vie nocturne et à l'absence de plumage coloré ou de crête sur sa tête (Jouventin, 1982).

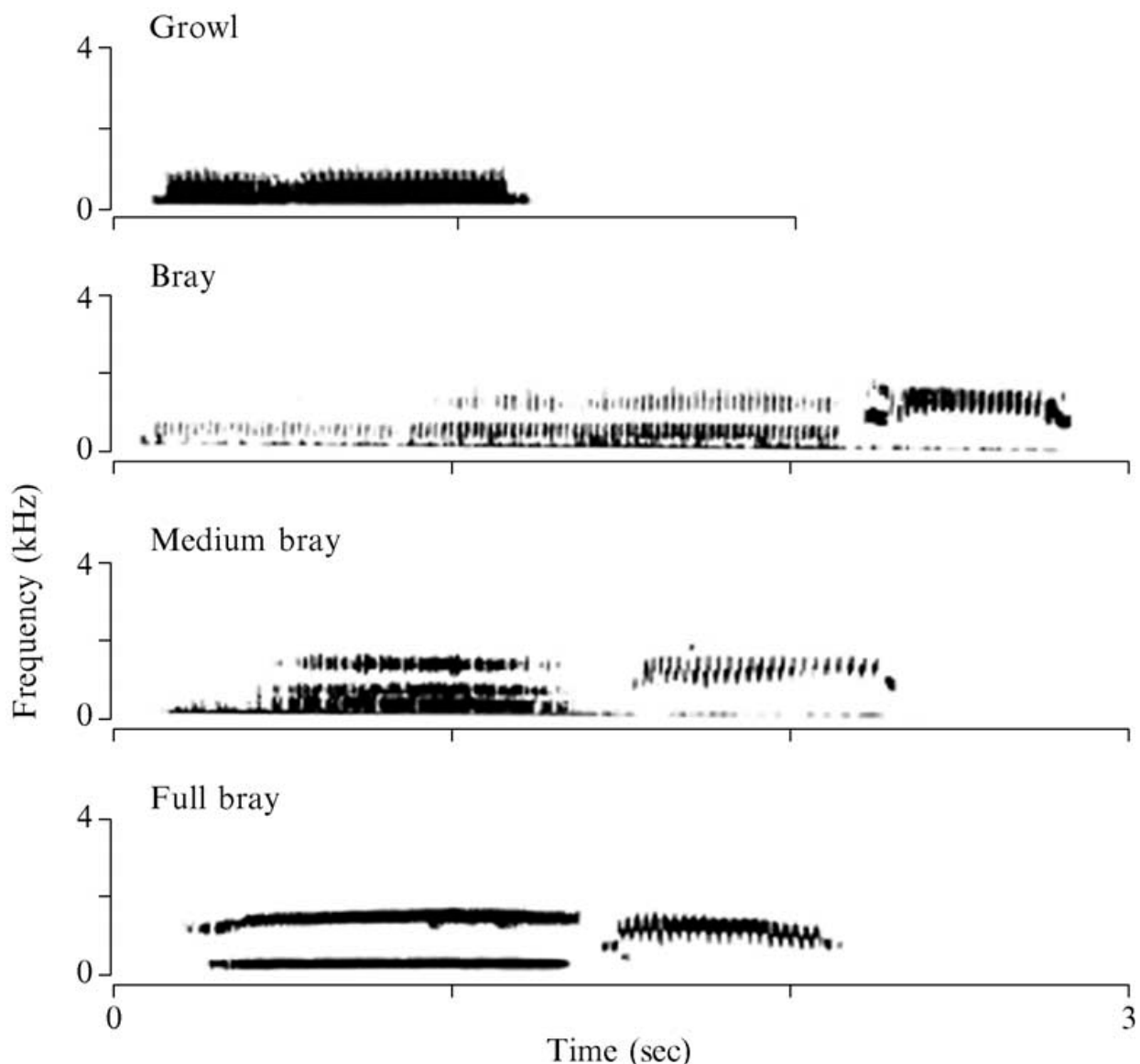
2. Répertoire vocal du manchot pygmée *Eudyptula minor*

Les manchots pygmées communiquent vocalement à l'aide de plusieurs types de cris, dont la fréquence varie de 1 à 12 kHz environ (Waas, 1990b). Le sonogramme est une représentation de l'analyse spectrale en temps/fréquence de la structure acoustique d'une production sonore : le temps (en secondes) est représenté sur l'abscisse et la fréquence (en kHz) sur l'ordonnée, et l'intensité de chaque composante du cri est représentée par l'épaisseur de la trace correspondante (figure 22).

Le grondement (« growl ») est un son sourd, guttural et pulsé, produit par l'animal en expirant. Il est court, ne dure généralement pas plus de 2 à 3 secondes, et peut évoluer en braiement (figure 22).

Le braiement (« bray ») est un cri qui se compose d'inspirations (aiguës) et d'expirations (graves) alternées, régulières dans leur forme et leur longueur (Jouventin, 1982), répétées 3 à 10 fois (Waas, 1990b). Ce cri peut prendre des intensités différentes selon les circonstances ; un braiement faible comporte une longue phase d'expiration et une phase d'inspiration plus aiguë, stridulée et peu audible. Si le cri s'intensifie les phases d'expiration/inspiration se raccourcissent, un braiement fort est strident et s'entend de loin (figure 22). Ce cri est produit au début de la saison de reproduction notamment, lorsque les mâles solitaires cherchent une partenaire : ils se postent sur la plage ou près d'un terrier potentiel et braient, ce qui a généralement pour effet d'attirer les femelles (chant de parade). Il n'est pas rare également d'entendre ce cri lorsque deux partenaires se retrouvent dans leur terrier, ou lorsqu'un intrus s'approche trop près d'un nid et que ses occupants signalent leur présence pour le repousser.

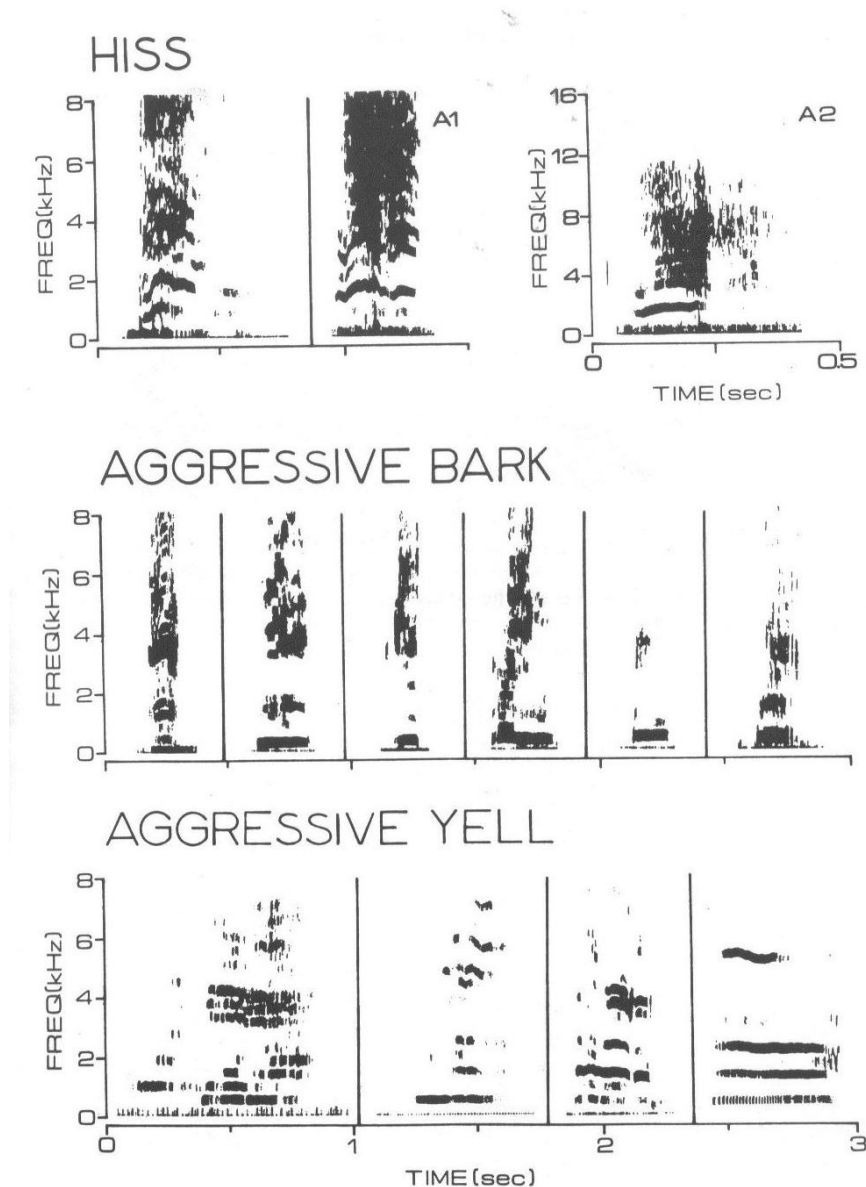
Figure 22 : Vocalisations de manchots pygmées *Eudyptula minor* (d'après Waas, 2006)



De haut en bas : grondement (*growl*), braiement faible (*bray*) , braiement moyen (*medium bray*) et braiement fort (*full bray*). Le braiement comprend une phase d'exhalation suivie d'une phase d'inhalation, répétées plusieurs fois. Source : Waas JR (2006).

D'autres cris sont particulièrement utilisés dans le contexte agonistique (figure 23) : le sifflement (« hiss ») tout d'abord, intense, aigu et feulé, puis l'aboïement (« bark »), court et sonore, et enfin le hurlement (« yell »), son un peu plus long que l'aboïement et produit à pleine voix par l'animal (Waas, 1990b).

Figure 23 : Vocalisations de manchots pygmées *Eudyptula minor* (d'après Waas, 1990a)



De haut en bas : sifflement (*hiss*), aboïement agressif (*aggressive bark*) et hurlement agressif (*aggressive yell*).
Source : Waas JR (1990a).

3. Motivation et risque

La modulation de leur répertoire vocal, associé à des postures ou des déplacements particuliers, leur permet d'exhiber différents niveaux de motivation pour revendiquer la ressource en jeu. En effet, les manchots pygmées s'engagent rarement directement dans un combat physique ; on observe une escalade codifiée vers l'agression ouverte, et chaque étape implique une motivation plus grande mais aussi un risque plus grand pour l'individu. Waas (1990b) a décrit ces comportements et les a classés en différents stades, en respectant la dichotomie des comportements

défensifs et offensifs : il distingue ainsi différents niveaux de risque, en fonction de l'orientation de l'animal par rapport à son adversaire, de sa distance par rapport à celui-ci, de son mouvement éventuel se rapprochant ou s'éloignant de ce dernier et du caractère ostentatoire du comportement (un mouvement associé à une vocalisation peut être repéré plus facilement qu'une attitude immobile et silencieuse, et représente donc un danger potentiel plus grand). Par exemple, l'approche de l'opposant accompagnée d'un braiement manifeste une motivation plus grande de l'acteur mais aussi un risque de blessure accru par rapport à une attitude offensive mais stationnaire accompagnée d'un grondement.

Ainsi, lors d'une rencontre agonistique entre deux manchots (dont l'enjeu est l'occupation d'un terrier par exemple), chaque individu a le choix entre battre en retraite et poursuivre l'escalade, et seuls deux individus prêts à prendre les mêmes risques en viendront à se battre physiquement. Ce système permet d'éviter d'en arriver systématiquement au combat, et ainsi de diminuer les coûts énergétiques et les risques de blessures propres à l'agression physique (figure 24).

Figure 24 : Manchot pygmée (*Eudyptula minor*) blessé autour de l'œil après un combat



photo : J. R. Waas

Si l'issue d'un combat entre deux manchots pygmées est rarement mortelle, les blessures sont parfois sérieuses et constituent un coût important pour l'individu. Le principe de l'escalade lors de rencontres agonistiques permet de régler les conflits en minimisant ce risque.

4. Fonctions des signaux utilisés lors des conflits

Il existe plusieurs manières d'interpréter la fonction des signaux échangés lors d'interactions agonistiques (Waas, 2006). Ils peuvent tout d'abord donner des informations sur des caractéristiques intrinsèques de l'émetteur : un cri peut renseigner sur la taille d'un individu, une couleur vive sur sa capacité à se nourrir correctement.... Ce type de communication implique un coût énergétique en amont, l'animal devant être en bonne condition physique pour l'utiliser à son avantage. Les mêmes signaux peuvent également renseigner les rivaux sur la motivation du sujet pour s'approprier la ressource en jeu ; ceci peut se traduire par une activité répétitive à coût énergétique élevé, le but étant pour l'individu de montrer à ses opposants sa motivation et sa supériorité physique, ou par des comportements impliquant un risque potentiel pour le sujet : s'approcher d'un rival ne constitue pas nécessairement un coût énergétique important mais implique un risque que l'individu en question indique qu'il est prêt à courir pour remporter la ressource en jeu. Enfin, les signaux émis lors

d'interactions agonistiques peuvent renseigner sur l'intention du sujet, c'est-à-dire sur son comportement dans un futur immédiat. Ce système paraît à première vue limité car exposé au « bluff » : un individu pourrait fort bien transmettre l'intention d'aller plus loin afin de faire reculer son adversaire, alors qu'en réalité il n'a pas la volonté de prendre un risque supplémentaire ; si le « bluff » est possible, ce système ne peut être stable au cours de l'évolution (Maynard Smith, 1982). Cependant, on peut envisager cette modalité de communication dans le cadre d'une rencontre entre deux individus se connaissant déjà et ayant un passé en terme d'interactions agonistiques : deux individus qui se sont battus à plusieurs reprises peuvent apprendre à se « connaître » et en viendront à associer un comportement particulier de leur adversaire avec une conséquence donnée ; ce même comportement lors d'un nouveau conflit avec le même adversaire pourra alors renseigner de façon plus fiable sur l'intention du sujet quant à sa future action, puisqu'il s'est déjà comporté ainsi par le passé. L'établissement d'un tel système de communication basé sur la prévisibilité des comportements implique que le sujet doive émettre des signaux « honnêtes » un certain nombre de fois afin de créer cette association, et qu'il doive également s'efforcer de la maintenir dans la durée ; dans ce contexte, et puisque le sujet doit s'efforcer d'entretenir une telle association, le recours au « bluff » semble moins probable. Ce système est donc envisageable chez les espèces vivant en communautés stables et capables de reconnaissance individuelle, avec des animaux ayant lié signaux émis et actions correspondantes un nombre de fois suffisant pour que leurs congénères, les reconnaissant comme « non bluffeurs », puissent faire l'association et anticiper leurs intentions. Les expériences de Laidre (2009) réalisées sur des bernard-l'hermites (*Pagurus bernhardus*) suggèrent même que les signaux émis lors d'interactions agonistiques entre deux individus étrangers l'un à l'autre sont beaucoup plus honnêtes que ce qui est généralement estimé par la communauté scientifique ; en prenant en compte la réponse comportementale de l'adversaire du sujet testé, il a calculé un taux de « bluff » de 3 à 10% selon les cas. Il semblerait de manière générale que plus les attaques sont fréquentes au sein d'une population, et plus le signal agressif est risqué à exécuter, moins il y a d'individus « bluffeurs » dans cette population.

Un même signal peut évidemment transmettre plusieurs types d'informations simultanément : par exemple chez le manchot, un braiement renseigne le témoin sur la taille de l'individu mais aussi sur le risque qu'il est prêt à courir lors d'un conflit. De même, un cri provenant d'un animal plus petit que la moyenne peut tout de même être considéré comme un danger non négligeable par rapport à un animal plus grand si le premier a démontré de manière répétée une plus grande volonté à attaquer suite à ce cri que le second.

Chez les manchots pygmées, Waas (1990b) a montré qu'il existe une relation directe entre le coût du comportement (en terme de risque encouru) et son efficacité à réfréner l'adversaire et l'empêcher de passer au niveau de risque supérieur (et donc à abandonner la partie). Il est également plus efficace pour un individu d'émettre une vocalisation plutôt que de garder le silence, même si le son émis ne menace pas directement l'opposant ; elle pourrait de fait démontrer une motivation plus grande, l'individu étant prêt à prendre le risque de se faire localiser pour gagner le conflit. La vocalisation peut aussi permettre à l'adversaire de jauger directement les caractéristiques physiques de l'émetteur ; en effet, la fréquence des braiements et la durée des phases d'expiration et d'inspiration sont corrélées à la masse corporelle et à la taille chez les manchots pygmées (Waas, 2006). Les individus les plus lourds (et donc potentiellement les plus dangereux en combat) ont un braiement de fréquence basse, avec des phases d'inspiration et d'expiration plus longues ; ce sont ces types de braiements qui attirent le plus de femelles en recherche de partenaire pour la saison de reproduction, signe que certaines qualités physiques des mâles sont transmises dans leur cri (Miyazaki et Waas, 2003). Il est enfin possible d'établir un lien général entre certains signaux et les actions qui les suivent directement : Waas (2006) a montré que lors de conflits, 80 % des oiseaux ayant émis un sifflement attaquent par la suite, le taux étant réduit à 40 % pour ceux ayant émis un grondement et à 20 % pour les manchots restés silencieux. Les manchots pygmées paraissent donc prendre en compte différents types d'informations dans les signaux posturaux et vocaux émis par leurs congénères.

C. Intérêt du manchot pygmée en tant que sujet d'étude

1. Prérequis nécessaires à notre expérimentation

Le manchot pygmée est une espèce particulièrement adaptée à l'étude de la communication lors d'interactions agonistiques et la fonction des manifestations de triomphe chez les oiseaux. Ce sont des animaux nocturnes communiquant beaucoup vocalement et vivant en colonies lâches, ce qui autorise la présence de « spectateurs sociaux ». Ils sont aisément manipulables et ne représentent pas de danger particulier pour l'expérimentateur. De plus, ce sont des oiseaux territoriaux qui s'engagent fréquemment dans des interactions agonistiques avec d'autres conspécifiques, en montrant des comportements stéréotypés ayant souvent une composante vocale (Waas, 1990b). Les manchots pygmées exécutent une manifestation de triomphe en cas de victoire lors de rencontres agonistiques intraspécifiques (Waas, 1990b). Ce comportement se caractérise par une posture particulière : l'oiseau se penche en avant avec les nageoires tendues vers l'arrière (figure 25), et émet simultanément un braiement.

Figure 25 : Posture de triomphe chez un manchot à ailerons blancs *Eudyptula minor albosignata*



photo : J. R. Waas

Nous avons déjà vu que les braiements des manchots pygmées étaient distincts d'un individu à l'autre, et qu'ils possédaient une « signature vocale » (Jouventin, 1982 ; Miyazaki et Waas, 2003). De plus, des expériences ont montré que les manchots pygmées sont capables de reconnaissance individuelle, sachant différencier les cris de leur partenaire de ceux de leurs voisins ainsi que de manchots étrangers (Winter et Waas, données non publiées ; Waas, 2006). Enfin, des mesures de fréquences cardiaques réalisées sur différentes espèces de manchots ont pu relier de façon fiable les variations de fréquence cardiaque avec le stress chez ces animaux (Culik *et al.*, 1990 ; Nimon *et al.*, 1995).

2. Préambule à la deuxième partie

Nous avons utilisé des mesures de fréquence cardiaque et des données comportementales pour évaluer l'impact des manifestations de triomphe sur les « spectateurs sociaux ». Les sujets ont été familiarisés, *via* des haut-parleurs, avec les braiements de deux manchots mâles avant d'entendre les bruits d'un combat intense. Juste après ce combat, l'un des deux braiements a été joué afin d'en faire une manifestation de triomphe. Plus tard, nous avons rejoué ces cris afin de comparer la réponse du sujet envers le gagnant ou le perdant du combat ; cela nous a permis de tester la prédiction qu'un cri de vainqueur engendrerait une plus grande réponse en termes de fréquence cardiaque qu'un cri de perdant.

Ce protocole a permis d'expérimenter l'hypothèse qu'en poussant un cri de triomphe, le vainqueur d'une rencontre agonistique fait associer aux « spectateurs sociaux » (et potentiellement au perdant) une vocalisation caractéristique avec la peur engendrée par les hostilités.

DEUXIEME PARTIE :

Projet expérimental

I. METHODES

A. Population étudiée

L'expérience a été réalisée dans la colonie de Flea Bay sur la péninsule de Banks en Nouvelle-Zélande, sur le bord nord-est de la baie, dans une zone réservée au pâturage de moutons (43°52'S, 173°00'E). Le travail de terrain a duré du 4 octobre au 12 novembre 2007. La colonie comptait environ 900 paires reproductrices de manchots à ailerons blancs (*Eudyptula minor albosignata*).

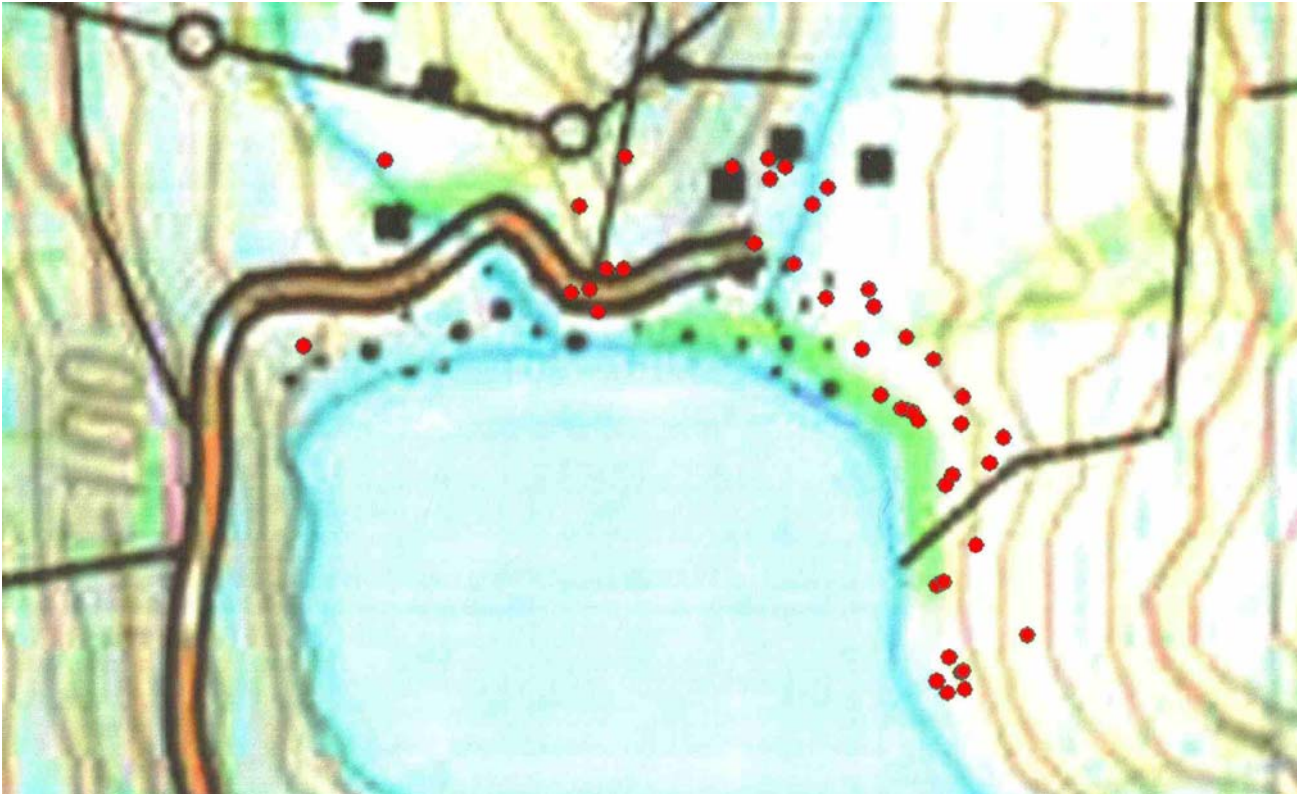
Nous avons utilisé pour l'expérience des manchots couvant dans leur nid, et uniquement les oiseaux nichant dans les boîtes artificielles disposées dans la colonie par Francis et Shireen Helps, les propriétaires du terrain. Ces boîtes, de petite taille ($n = 38$) ou de taille plus grande ($n = 5$; figure 16), ont permis de standardiser la position des sujets par rapport aux stimuli présentés et leur champ de vision durant l'expérience (*i.e.* les terriers naturels peuvent avoir de longs tunnels d'entrée, parfois coudés). On notera néanmoins que le champ de vision des sujets diffère entre les petites et les grandes boîtes, ce qui aura son importance plus loin : les petites boîtes ont un plan simple qui permet au manchot qui y réside de voir ce qui se passe à l'extérieur sans quitter le nid et donc sans interrompre l'incubation de ses œufs ; les grandes boîtes ont un panneau bloquant la vue, l'animal ne peut donc surveiller les alentours en même temps qu'il incube ses œufs.

Les manchots nichant dans les 43 boîtes utilisées pour l'expérience étaient majoritairement bagués (environ 80 %). Une partie de ces oiseaux (environ 70 %) avaient déjà été sexés grâce à la mesure de leur bec (S. et F. Helps, données personnelles ; voir Miyazaki et Waas, 2002 pour plus de détails).

Les expériences ont été conduites à la nuit tombée, entre 21 h et 04 h, période d'activité des manchots pygmées sur la terre ferme ; nous les avons annulées les nuits de pluie ou de grand vent, afin de ne pas prendre le risque que les sujets ne puissent entendre les enregistrements délivrés par les haut-parleurs. Le secteur de la colonie utilisé pour les expériences (environ 30 hectares) a été divisé en 7 zones différentes. Deux expériences étaient faites chaque nuit ; les deux nids correspondants étaient choisis de manière à ne pas être dans deux zones adjacentes, afin de réduire le risque de pré-exposition aux enregistrements. De plus, nous changions de zones d'une nuit à la suivante.

La figure 26 montre l'emplacement des terriers artificiels que nous avons utilisés pour les expériences.

Figure 26 : Localisation des nids utilisés pour les expériences de terrain (source : NZ DOC)



Les points rouges représentent les terriers artificiels utilisés. Les coordonnées ont été enregistrées par GPS et le placement sur la carte a été réalisé par le Department of Conservation (North Canterbury Area Office).

B. Protocole expérimental

1. Mise en place du matériel de mesure

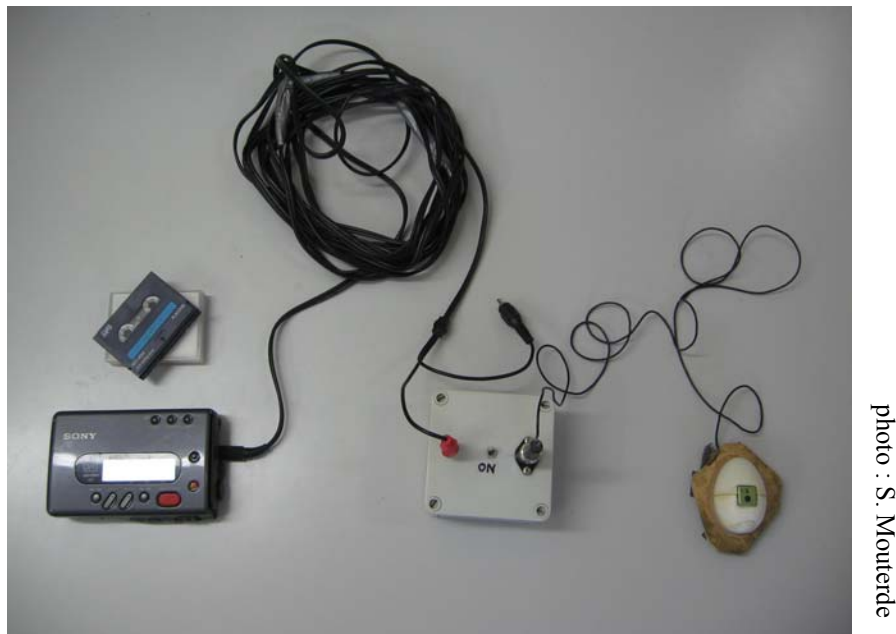
Les expériences ont été conduites sur des manchots incubant seuls dans leur nid (27 mâles et 16 femelles), dans les 43 terriers artificiels utilisés, pendant que leur partenaire était en mer. Nous avons profité de cette période d'incubation pour remplacer les œufs des sujets par un œuf artificiel mesurant leur fréquence cardiaque, afin d'évaluer leur niveau de stress durant l'expérience. Alors que le sujet était en train de couvrir, je glissais la main sous son ventre pour prendre les œufs et les retirais avec précaution du nid, en les protégeant avec le dos de la main des coups de bec de l'animal. Je les plaçais ensuite dans un incubateur portatif (Domic Minilab Incubator, Dominion Incubators Ltd, 11 Prospect Place, Hamilton 2001, New Zealand) à 36°C (en suivant les recommandations de Groscolas *et al.*, 2000), pour la durée de l'expérience (figure 27).

Figure 27 : Incubateur portatif et sa batterie



L'œuf artificiel était ensuite glissé sous le corps du sujet et placé au centre du nid. Il était basé sur un schéma de Nimon *et al.* (1996) et mesurait 55,0 x 42,0 mm (la taille des œufs de manchots à ailerons blancs varie de 45,5 x 42,7 mm à 59,0 x 45,0 mm ; O'Brien, 1940) et contenait un capteur infrarouge (UFI transducteur modèle 1020; UFI 545 Main st., Morro Bay, CA USA) fixé sous une fenêtre transparente en acrylique, à la surface de l'œuf. Au contact de la plaque incubatrice du sujet, zone très vascularisée, le capteur enregistrait le pouls artériel, et donc indirectement la fréquence cardiaque de l'oiseau. Le signal électrique était amplifié à 2 V (de pic à pic) grâce à un amplificateur, afin de l'enregistrer sur un magnétophone numérique Sony DAT corder (TCD-D7 ou TCD-D8 ; figure 28).

Figure 28 : Œuf à capteur infrarouge et matériel d'enregistrement de la fréquence cardiaque

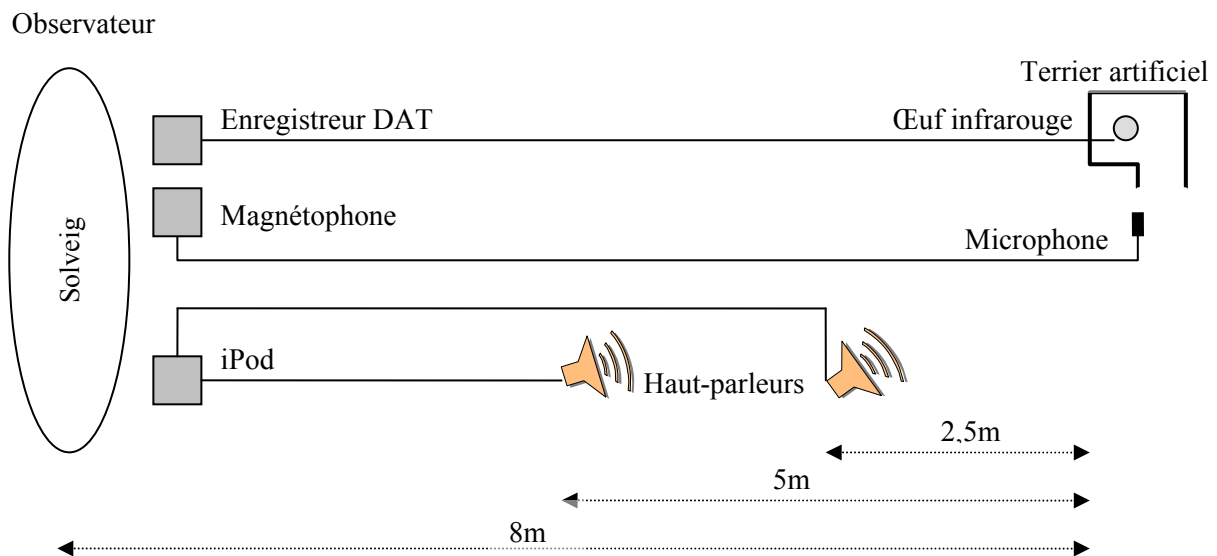


De droite à gauche : l'œuf artificiel, fixé sur sa base, le capteur infrarouge au sommet (fenêtre verte) ; l'amplificateur ; l'enregistreur DAT avec une cassette.

Les réponses vocales du sujet durant l'expérience étaient enregistrées par un microphone (Sony ECM-T145), placé à côté de l'entrée du terrier artificiel (figure 29), connecté à un magnétophone (Sony Tape Recorder WM-F2041). L'œuf artificiel et le microphone étaient connectés respectivement au DAT corder et au magnétophone *via* 8 mètres de câbles audio, afin que

je puisse me poster à bonne distance du nid (figure 29). Je me positionnais si possible sous le vent afin d'éviter que le sujet ne me détecte ou qu'il ne soit gêné par ma présence.

Figure 29 : Disposition du matériel vis-à-vis du terrier artificiel



Les haut-parleurs étaient placés devant le terrier artificiel, selon le terrain, mais jamais en face de son entrée.

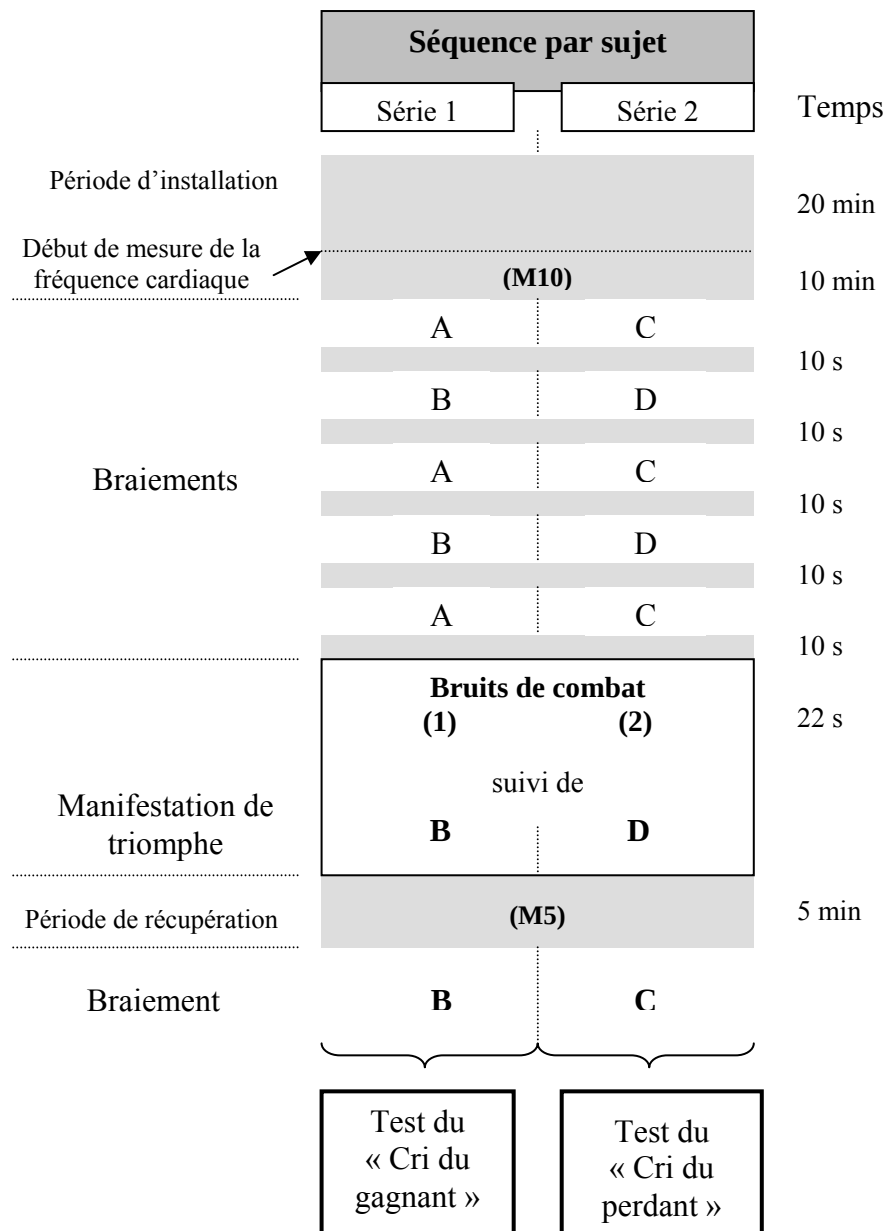
2. Schéma expérimental

Une fois le matériel mis en place, j'attendais en silence pendant 30 minutes afin de permettre au sujet de se calmer, de s'installer et de reprendre l'incubation (œuf artificiel). Durant les 10 dernières minutes de cette période d'installation, la fréquence cardiaque du sujet était enregistrée, dans le but d'établir une fréquence de base correspondant à l'animal incubant au repos (figure 30).

Chaque sujet entendait deux séries d'enregistrements audio, une série testant sa réponse au cri du vainqueur (série « gagnant ») et une série testant sa réponse au cri du vaincu (série « perdant » ; figure 30). Les séquences d'enregistrements étaient stockées et jouées depuis un iPod (Apple iPod 30 GB). Antérieurement à ce travail de terrain, des braiements de quatre manchots à ailerons blancs différents (cris A, B, C et D) avaient été enregistrés afin de créer les séquences utilisées pour la présente expérience. Les enregistrements provenaient de vidéos tournées durant l'été et l'automne 1985 dans la baie d'Otanerito (aussi connue sous le nom de Long Bay), sur la péninsule de Banks, à 10 km en droite ligne de Flea Bay. Nous avons choisi des braiements d'oiseaux criant vigoureusement alors que le reste de la colonie était silencieuse ; c'étaient des cris typiques de mâles solitaires cherchant une partenaire en début de saison de reproduction. Si les études de bioacoustique ont montré des différences entre les vocalisations de certaines sous-espèces de manchots pygmées, tous les manchots de la péninsule de Banks vocalisent dans le même « dialecte » (JR Waas, communication personnelle) ; l'utilisation d'enregistrements provenant de la baie d'Otanerito ne semblait donc pas porter préjudice à notre expérience. Les braiements comportaient 5 à 6 cycles d'inspiration/expiration et duraient 13 à 21 secondes. Des bruits caractéristiques de combat entre manchots (*i.e.* claquements des nageoires, aboiements et hurlements agressifs, grognements et bruits de mouvements de pieds ; voir Waas, 1990a) ont été récupérés de la même bande vidéo et montés afin de créer deux enregistrements de combat différents (Combat 1 et Combat 2), d'une durée de 22 secondes chacun. Ainsi, les sujets n'ont pas entendu deux fois la même séquence de combat lors des deux séries d'enregistrements auxquelles

ils ont été confrontés (figure 29). Les fichiers audio ont été extraits grâce au logiciel Adobe Premium Pro CS3, normalisés avec Sound Studio (version 3.5.2) et montés avec Audacity (version 1.2.6, 1991).

Figure 30 : Séquence d'enregistrement entendue par chaque sujet de l'expérience



Les lettres A, B, C et D représentent les braiments (13 à 21 secondes) de quatre manchots pygmées. Les cases en gris clair représentent des périodes de silence (échelle non respectée). La séquence totale durait environ 80 minutes, soit 40 minutes pour chacun des deux tests consécutifs. Une pause d'une heure était observée en silence entre les deux tests.

La série « gagnant » consistait en cinq braiments émanant des deux individus A et B, imitant une interaction vocale entre ces deux manchots situés non loin du terrier du sujet de l'expérience ; chaque braiment était séparé par dix secondes de silence (figure 30). Suivait un enregistrement de combat, simulant une interaction agonistique entre les deux oiseaux précédents ; immédiatement après, le cri du second oiseau (B) était joué, simulant un « cri de triomphe ». Le haut-parleur utilisé pour cette séquence (Sony, modèle SRS-77G) était placé à 5 mètres environ du

terrier (figure 29) ; avant le début des expériences nous avons réglé le volume des haut-parleurs au niveau sonore moyen d'un manchot isolé criant dans des conditions naturelles (environ 85 dB) grâce à un sonomètre (Techcessories, modèle 33-2050). Après cinq minutes de silence (figure 30), le braiement du même oiseau (le gagnant, manchot B) était joué depuis le second haut-parleur placé à 2,5 mètres du terrier (figure 29), afin de simuler le gagnant du précédent combat approchant le terrier du sujet ; ceci permettait d'accentuer la réponse de ce dernier au stimulus auquel il était exposé.

Nous avons réalisé la séquence d'enregistrements de telle sorte que les sujets entendaient chaque cri un même nombre de fois avant d'entendre le cri final (le cri « test », soit pour la série « gagnant » le cri de triomphe, répété à proximité du terrier), afin d'éviter une surexposition à l'un des deux cris avant le cri « test » (figure 30). La fréquence cardiaque du sujet était enregistrée pendant toute la séquence, ainsi que ses réponses vocales.

Après une pause de 60 minutes, la série « perdant » était lancée, avec le même sujet (figure 30). Cette deuxième série suivait le même modèle que la première avec les cris de deux oiseaux différents (C et D), mais cette fois le cri de l'oiseau donné pour perdant (c'est-à-dire celui n'ayant pas poussé le cri de triomphe) était joué à la fin de la série, lors du cri « test » (après la période de récupération de 5 minutes ; figure 30). Ce protocole nous a permis de comparer la réaction du sujet au cri d'un perdant apparent avec celle associée au gagnant. Les séquences d'enregistrement ont été réalisées avec l'aide d'un statisticien afin d'équilibrer les séquences de telle manière que les quatre cris différents (A, B, C et D) soient arrangés dans toutes les combinaisons possibles. Chaque oiseau simulé dans l'enregistrement était utilisé comme gagnant et comme perdant afin d'éviter toute possibilité de biais provenant de l'un des cris. La moitié des sujets entendait le cri du gagnant lors de la première série et l'autre moitié entendait le cri du perdant en premier.

3. Identification et sexage

A la fin de la séquence d'enregistrement le sujet était retiré de son terrier afin de noter son numéro de bague et son sexe. Si l'animal n'était pas bague ou n'avait pas été préalablement sexé (comme expliqué précédemment), il était placé dans un sac en tissu noir en vue d'un sexage par prélèvement sanguin. Un pied du manchot était extrait du sac et désinfecté avec une solution alcoolique. Une ponction de la face palmaire au moyen d'une aiguille stérile permettait alors de récupérer le sang qui perlait (figure 31).

Figure 31 : Prélèvement de sang sur le pied d'un sujet *Eudyptula minor albosignata*



photo : S. Mouterde

Le sang était collecté sur du papier buvard de laboratoire (FTA Card ; figure 32), puis le pied était à nouveau désinfecté. L'œuf artificiel était retiré du nid et les vrais œufs remplacés avant de relâcher le sujet dans son terrier.

Figure 32 : Collecte du sang de *Eudyptula minor albosignata* sur une carte FTA



photo : S. Mouterde

Le sexage des sujets à partir des prélèvements sanguins s'est fait par la suite au laboratoire de biologie cellulaire et moléculaire de l'Université de Waikato. Un disque d'un diamètre de 2 mm était prélevé sur les cartes FTA contenant le sang d'un sujet d'expérience, et lavé dans 100 μ L de mélange TE (10 mM Tris-HCl, 1 mM EDTA [pH 8,0]). L'ADN était extrait en secouant le mélange à 65 °C pendant 5 minutes avec 20 μ L de réactif alcalin PEG (Alkaline PEG Reagent), une solution développée par Chomczynski et Rymaszewski (2006) permettant d'ajouter directement les échantillons au mélange PCR.

Le protocole PCR que nous avons utilisé a été développé par Griffiths *et al.* (1998). Le milieu réactif contenait 1 μ L de l'ADN extrait (dans le PEG) dans 20 μ L de mélange PCR. Ce mélange était constitué de 20 mM de Tris-HCl [pH 8,4], 50 mM de KCl (Invitrogen), 1.5 mM de $MgCl_2$, 10 μ g/mL de sérumalbumine bovine (Promega), 200 μ M de chacun des 4 nucléotides triphosphates (Roche), 1 μ M de chaque amorce P₂ (5'-TCTGCATCGCTAAATCCTTT-3') et P₈ (5'-CTCCCAAGGATGAGRAAYTG-3' ; Invitrogen) et 1 unité d'ADN Taq-polymérase (Platinum Taq DNA polymerase, Invitrogen).

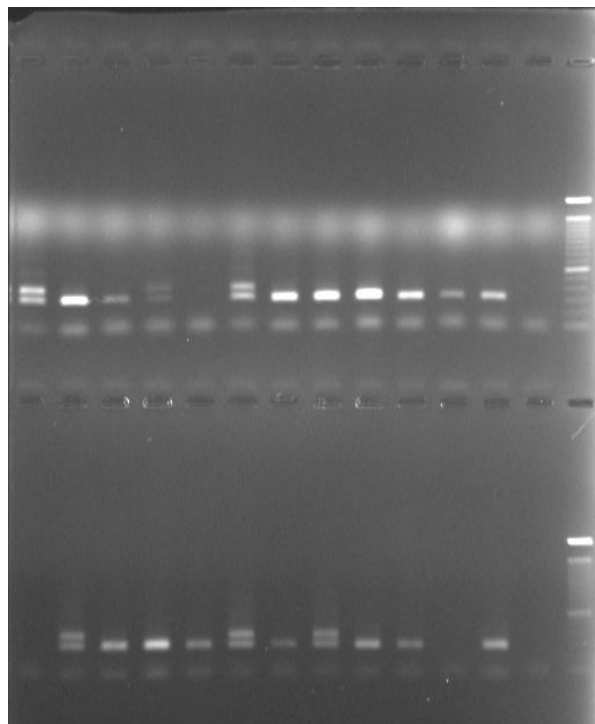
L'amplification était réalisée grâce à un thermocycleur (Peltier Thermal Cycler, PTC-200). L'ADN était initialement dénaturé à 95 °C pendant 4 min, suivi de 39 cycles, consistant en une phase de dénaturation à 94 °C pendant 20 s, une phase d'appariement des amorces à 52 °C durant 30 s et une phase d'élongation à 72 °C pendant 30 s. Une dernière incubation à 72 °C pendant 1 min complétait le programme pour l'extension finale. Après un premier test, nous nous sommes rendus compte que la taille des produits de la PCR ne nous permettrait pas de différencier les échantillons des mâles de ceux des femelles, et que l'utilisation d'une enzyme de restriction serait nécessaire. En nous basant sur les travaux de Griffiths *et al.* (1998), nous avons ajouté 2 μ L de mélange de restriction Mx10 (100 mM tris-HCl, 100 mM $MgCl_2$, 500 mM NaCl et 10 mM DTE, [pH 7,5]) et

20 unités de l'enzyme de restriction *Hae* III (Roche) aux 20 µL de mélange PCR ; les échantillons ont été incubés à 37 °C pendant 1 heure.

Nous avons visualisé les produits de la PCR par électrophorèse sur un gel d'agarose à 1 % imprégné de bromure d'éthidium. Quatre échantillons (deux mâles et deux femelles) pris sur des manchots qui avaient été sexés préalablement par la mesure de leur bec ont été utilisés comme contrôles sur le gel. Les produits de PCR des sujets mâles (ayant deux chromosomes Z) étaient digérés par l'enzyme de restriction *Hae* III pour donner un produit d'environ 310 paires de bases (pb) et un autre d'environ 90 pb, peu visible. Les sujets femelles ayant un chromosome Z et un chromosome W non digéré par *Hae* III, les produits de PCR sur leur échantillon migraient en deux bandes distinctes et visibles de 400 et 310 pb, le dernier fragment de digestion, plus petit, n'étant pas visualisé distinctement (figure 33).

Cette méthode a été utilisée pour sexer 23 sujets. Trois d'entre eux, en plus des manchots ayant servi de « contrôle », avaient aussi été sexés par mesure de leur bec (F. et S. Helps, données personnelles), et les résultats de cette méthode concordaient avec l'analyse de l'ADN.

Figure 33 : Gel d'électrophorèse permettant de sexer après amplification par PCR et digestion enzymatique les manchots *Eudyptula minor albosignata*



Les bandes doubles correspondent aux femelles, les bandes simples aux mâles (les bandes correspondant à 90 pb sont difficilement visualisables). Les quatre premières colonnes (en haut à gauche) correspondent aux quatre échantillons utilisés comme contrôles (de gauche à droite : femelle, mâle, mâle, femelle).

4. Enregistrements vidéo

L'idée nous est venue après le début du travail de terrain de filmer le sujet à l'intérieur de son terrier pendant l'expérience. Nous avons donc créé un « faux plafond » surélevé en bois remplaçant le couvercle du terrier artificiel et percé de deux trous par lesquels nous pouvions éclairer le nid (grâce à une lampe frontale) et filmer les réactions du sujet. Un rebord sur le faux plafond permettait de poser la caméra et de poursuivre l'expérience normalement, l'expérimentateur étant situé à distance du nid. Cinq sujets ont été filmés ainsi, dans le but de récolter quelques données comportementales descriptives sur leurs réactions aux enregistrements sonores.

C. Collecte et gestion des données

1. Données de fréquence cardiaque

Les données enregistrées sur les cassettes DAT ont été transférées sur ordinateur grâce au logiciel AviSoft (SASLab Pro). J'ai pu ensuite visualiser le signal acoustique sur Audacity (version 1.2.6, 1991) et compter le nombre de battements cardiaques par minute quand cela était possible, ou sur des périodes plus courtes quand des modifications du signal (causées par les mouvements du sujet) réduisaient sa clarté. Dans certains cas j'appliquais au signal un filtre passe-bas d'une fréquence de coupure de 7 Hz (*via* le logiciel Audacity) pour diminuer le bruit de fond et analyser les données plus aisément. J'ai analysé cinq échantillons de données avec et sans ce filtre, et observé que les fréquences cardiaques obtenues par les deux méthodes étaient identiques ; le filtre permettait simplement de faciliter l'analyse des cassettes présentant un bruit de fond important.

Les données enregistrées pendant les dernières 10 minutes de la période d'installation (M10) ont servi à estimer la fréquence cardiaque de base des sujets, en l'absence de stimulation. La fréquence cardiaque des sujets pendant la période de silence de 5 min suivant le combat (et précédant le cri final ; M5, voir figure 30) a été calculée également, rendant compte de leur réaction vis-à-vis de la première partie de l'enregistrement. Enfin, j'ai calculé la fréquence cardiaque des sujets pendant le cri « test ».

2. Réponses vocales

Les réponses vocales du sujet ont été enregistrées pendant le cri « test » *via* le microphone en précisant si le sujet émettait un braiement, un grondement ou s'il restait silencieux (de mon point d'observation à 8 mètres du terrier il m'était en effet difficile de savoir si les cris que j'entendais provenaient du sujet de mon expérience ou d'autres oiseaux nichant dans des terriers proches : l'emploi du microphone s'est donc révélé très utile).

D. Analyse statistique

1. Analyse des fréquences cardiaques

L'une des cassettes DAT contenant les données de six expériences a présenté un dysfonctionnement et l'intégralité des données qu'elle contenait ont été perdues. Sur les 37 expériences restantes, nous n'avons pas pu extraire la fréquence cardiaque dans six autres cas à cause de modifications de signal (correspondant aux sujets bougeant ou se soulevant de l'œuf) empêchant la lecture. Nous avons analysé les données restantes avec un test REML (Restricted Maximum Likelihood) sur GenStat (10^{ème} édition). Nous avons comparé les résultats obtenus en analysant les données brutes (*i.e.* la fréquence cardiaque des sujets enregistrée pendant les 13 à 21 secondes que dure le cri « test ») de ceux obtenus en utilisant une covariable prenant en compte la fréquence cardiaque des sujets pendant la période de silence de 5 minutes précédant le cri « test »

(i.e. le cri du gagnant ou le cri du perdant ; nous avons décidé d'utiliser la fréquence cardiaque pendant cette période de 5 minutes plutôt que pendant la période d'installation car nous ne voulions prendre en compte que l'effet du cri « test », et non de l'expérience entière, sur le stress du sujet). Les résultats obtenus avec les données brutes et ceux obtenus en utilisant la covariable étaient comparables dans tous les cas, pour tous les facteurs. Nous avons donc simplement exploité les résultats obtenus à partir des données brutes (sans utiliser la covariable).

Nous avons analysé les effets du sexe, du type de boîte utilisée pour le terrier artificiel (petite ou grande), du type de cri « test » entendu (cri du gagnant ou cri du perdant) et de l'ordre dans lequel le sujet a entendu chaque cri « test ». Les interactions entre le sexe et le type de cri « test », et entre le type de boîte et le type de cri « test », ont été analysées également. Pour cette dernière interaction, les moyennes ajustées ont été calculées suivant le même ratio du nombre de grandes boîtes par rapport aux petites que ce qui a été observé dans nos données (1/6).

2. Analyse des réponses vocales

A partir du microphone installé devant l'entrée du terrier du sujet, nous devions enregistrer toutes les réponses vocales du sujet durant l'expérience. Cependant nous n'avons pu récupérer qu'un petit nombre d'enregistrements intacts à cause de problèmes techniques. Nous n'avons au final suffisamment de données que pour analyser les réponses des sujets durant la première série d'enregistrements sonores, et non la seconde. De plus, étant donné qu'un grand nombre de sujets sont restés silencieux en entendant le cri « test », nous n'avons pas assez de puissance statistique pour distinguer les grondements des braiements dans l'analyse ; nous avons donc simplement pris en compte les sujets ayant vocalisé par rapport à ceux restés silencieux. Les sujets étaient répartis selon le sexe et le type de cri « test » entendu (gagnant ou perdant) ; un test exact de Fisher a été réalisé pour détecter les différences significatives. Nous avons ensuite effectué un test de permutation, avec énumération complète de toutes les permutations possibles et en supposant une distribution du khi carré, afin de déterminer les contributions du sexe et du type de cri « test ».

E. Considérations éthiques

Le protocole présenté ici a été préalablement accepté par le Comité d'Éthique Animale de l'Université de Waikato (protocole n° 691) et nous avons reçu un permis pour l'expérimentation animale du Department of Conservation (DOC) du gouvernement néo-zélandais (voir l'Annexe II pour les formulaires de demande que nous avons remplis). Aucun œuf n'a été cassé durant les expériences. Chaque manchot n'a été dérangé qu'une seule fois.

Un sujet a fui de son terrier artificiel pendant l'échange des œufs, au début de l'expérience ; le protocole a été arrêté immédiatement et les vrais œufs ont été remis dans le nid. Un autre terrier, suffisamment éloigné du premier pour éviter les perturbations, a été utilisé pour l'expérience. Je suis revenue une heure plus tard vérifier le premier terrier, le sujet était revenu incuber ses œufs. Ces derniers ont éclos quelques semaines plus tard (S. et F. Helps, données personnelles).

Les expériences débutaient au moins une heure après le coucher du soleil, pour éviter toute interférence avec le retour des manchots à leur terrier. Sur le terrain, j'utilisais une lampe Dolphin et une lampe frontale, toutes deux recouvertes de papier cellophane rouge afin d'éviter autant que possible de déranger les oiseaux avec la lumière. De manière générale, les manchots ne semblaient

pas particulièrement alarmés par la lumière rouge ; ils étaient plus attentifs à mes mouvements qu'aux mouvements de la lampe. A mon approche, certains restaient sur place, la plupart s'éloignaient en marchant et quelques uns se sont jetés dans la pente dans un mouvement de panique. Je marchais donc lentement afin d'éviter de les effrayer, autant que possible sans bruit, et ne faisais aucun geste brusque.

Sur les 43 terriers sur lesquels nous avons travaillé, quatre n'ont pas réussi à produire des poussins ; dans deux cas les œufs n'ont pas éclos, un autre a échoué pour des raisons inexplicables après la fin du travail de terrain et le dernier a échoué parce que le mâle a déserté le nid et a été remplacé par un autre mâle (des traces de combat ont été observées près du terrier). Ce taux de perte est comparable à celui du reste de la colonie de Flea Bay ; de manière générale, la réussite de la saison de reproduction de 2007-2008 a été bien au-delà de ce qui est généralement attendu pour les manchots à ailerons blancs (S. et F. Helps, données personnelles).

II. RESULTATS

A. Données de fréquences cardiaques

1. Données recueillies pendant les périodes de silence

L'analyse avec le test REML des données de fréquence cardiaque obtenues pendant les dix dernières minutes de la période d'installation (M10) et pendant la période de 5 minutes de silence précédant le cri final (M5 ; figure 29) a montré que la fréquence cardiaque des sujets était plus élevée durant la première partie de l'expérience (première série d'enregistrements entendue par le sujet ; voir figure 29) que durant la seconde, et qu'elle était également plus élevée durant la période M10 que durant la période M5 (tableau 1).

Tableau 1 : Valeurs moyennes des fréquences cardiaques (battements/min) des sujets *Eudiptula minor albosignata* et écart types durant les périodes de silence M10 et M5 en fonction de la série d'enregistrement (première ou seconde série)

	Période M10		Période M5	
Première série	164,1	Ecart type :	154,0	Ecart type :
Deuxième série	152,1	12,1	146,6	7,4

L'analyse statistique a montré que les différences trouvées en fonction de l'ordre (première ou deuxième série entendue par le sujet) et de la période de silence considérée (M10 ou M5) étaient significatives (tableau 2) :

Tableau 2 : Résultats du test REML pour les données de fréquence cardiaque (battements/min) des sujets *Eudiptula minor albosignata* durant les périodes M10 et M5

	d.l	Waldss	Fstat	d.l.d	Fprob
Ordre (série 1 ou série 2)	1	9,57	9,57	26,6	0,005
Période considérée (M10 ou M5)	1	11,14	11,14	106,5	0,001

Le tableau montre les degrés de liberté (d.l), la statistique de Wald (Waldss), la statistique F (Fstat), les degrés de liberté du dénominateur (d.l.d) et la probabilité F (Fprob).

La fréquence cardiaque des sujets était donc significativement plus élevée au début de chaque expérience, avant d'entendre les premiers braiements, et avait tendance à diminuer pour chaque sujet lors de la seconde série d'enregistrements.

2. Données recueillies pendant le cri « test »

Les fréquences cardiaques recueillies pendant que les sujets entendaient le cri « test » (le dernier cri de chaque série, voir figure 28) figurent dans le tableau 3 :

Tableau 3 : Valeurs moyennes des fréquences cardiaques (battements/min) des sujets *Eudiptula minor albosignata* durant le cri « test », en fonction du type de cri test, du type de terrier artificiel et du sexe des sujets

Sexe	Type de boîte	Type de cri « test »		Erreur standard à la moyenne
		Cri gagnant	Cri perdant	
Femelles	petite	172,0	181,7	10,2
	grande	194,8	156,8	16,5
Mâles	petite	181,2	155,1	8,9
	grande	204,0	130,2	16,6

L'analyse REML pour ces données a montré que le seul facteur fixe simple significatif était le type de cri « test » ($F_{1,20,8} = 8,52$; $p = 0,008$; tableau 4) : la fréquence cardiaque des sujets augmentait significativement en présence apparente d'un gagnant, en comparaison avec la présence apparente d'un perdant. L'ordre (cri gagnant ou cri perdant en premier), le sexe et le type de boîte n'avaient aucun effet significatif en tant que facteurs simples (tableau 4). Cependant nous avons trouvé des interactions significatives entre le type de cri « test » et le sexe ($F_{1,21} = 6,59$; $p = 0,018$) ainsi qu'entre le type de cri « test » et le type de boîte ($F_{1,19,6} = 8,11$; $p = 0,010$).

Tableau 4 : Résultats du test REML pour les données de fréquences cardiaques des sujets *Eudiptula minor albosignata* durant les cris « test » (CT)

Facteurs fixes simples	d.l	Waldss	Fstat	d.l.d	Fprob
ordre	1	0,04	0,04	21,4	0,837
sexe	1	0,34	0,34	30,7	0,562
type de boîte	1	0,01	0,01	30,0	0,916
type de cri test (CT)	1	8,52	8,52	20,8	0,008
Interactions					
sexe par CT	1	6,59	6,59	21,0	0,018
type de boîte par CT	1	8,11	8,11	19,6	0,010

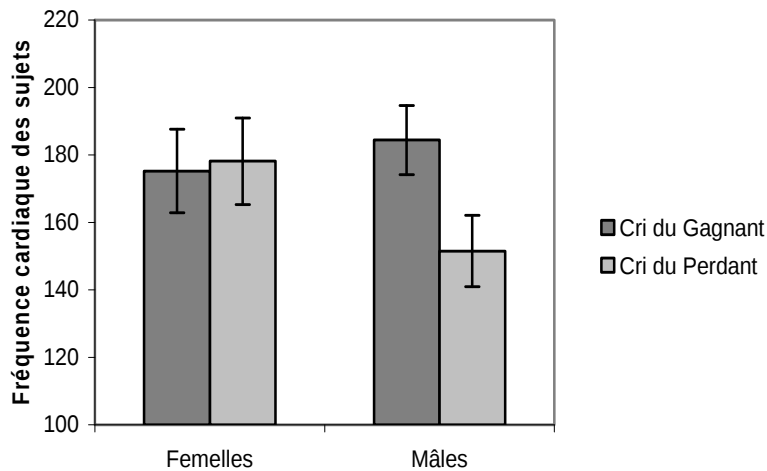
Ces résultats ont été obtenus à partir des données brutes, comme cela a été expliqué dans le texte. Le tableau montre les degrés de liberté (d.l), la statistique de Wald (Waldss), la statistique F (Fstat), les degrés de liberté du dénominateur (d.dl) et la probabilité F (Fprob).

Le graphique (figure 34) montre que la significativité de l'interaction du sexe et du type de cri « test » est imputable à la fréquence cardiaque enregistrées chez les mâles : elle augmentait chez eux quand ils étaient confrontés à la présence apparente d'un gagnant à proximité immédiate de leur terrier (figure 34a). Les résultats de l'interaction entre le type de cri « test » et le type de boîte montrent que la variation des fréquences cardiaques des sujets selon que ceux-ci entendent le cri du gagnant ou du perdant est particulièrement flagrante pour les sujets couvant dans les grandes boîtes (figure 34b).

Figure 34 : Fréquences cardiaques (battements/min) des sujets *Eudyptula minor albosignata* pendant les deux types de cri « test » en fonction de leur sexe (a), et du type de boîte utilisé (b)

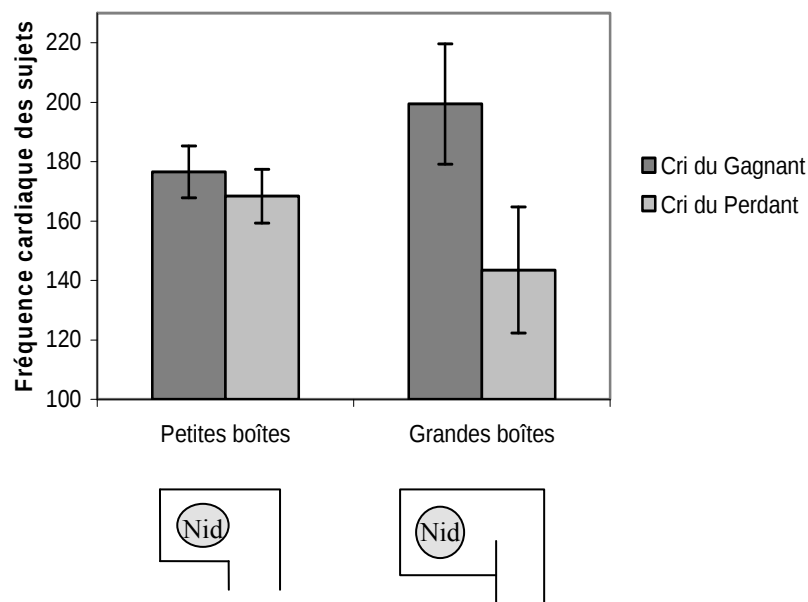
Fréquences cardiaques des sujets mâles et femelles, avec l'effet du type de boîte pondéré

(a)



Fréquences cardiaques des sujets incubant dans les petites et grandes boîtes, avec l'effet du sexe pondéré

(b)



Les valeurs des fréquences cardiaques correspondent aux valeurs moyennes prévues par l'analyse REML réalisée sur GenStat pour l'interaction du type de cri « test » avec le sexe en pondérant l'effet du type de boîte (a), et pour l'interaction du type de cri « test » avec le type de boîte, en pondérant l'effet du sexe (b). Les graphiques montrent également les erreurs standard à la moyenne.

Les effets des différents braiements utilisés pour réaliser les séquences d'enregistrement (cris A, B, C et D) sur la fréquence cardiaque des sujets ont été analysés statistiquement, afin de savoir si certaines caractéristiques intrinsèques de ces cris changeaient sensiblement la réponse des sujets : par exemple, si le cri du manchot B était perçu comme plus impressionnant par les sujets, ceux-ci auraient réagi avec une intensité accrue à ce cri même lorsqu'il était utilisé comme « cri du perdant », ce qui aurait biaisé les résultats obtenus. Aucune différence significative n'a été trouvée, que ce soit en analysant l'effet de chaque cri comme un facteur simple ou dans une interaction avec le type de cri « test ».

B. Réponses vocales

Sur les 43 sujets testés, nous n'avons pu récupérer des données que pour 38 d'entre eux, comme expliqué précédemment. Seuls 9 sujets sur ces 38 ont émis une vocalisation lors du cri « test » (tableau 5). L'analyse statistique montre qu'il existe une association significative entre le sexe des sujets et le type de réponse : les femelles ont tendance à rester silencieuses, les mâles répondant vocalement dans près d'1/3 des cas (Test de Fisher, $p=0,000651$).

Tableau 5 : Réponses vocales des sujets *Eudyptula minor albosignata* pendant les cris « test »

Sexe	Cri test	Réponses vocales	Silence	Total
Femelle	perdant	0	9	9
	gagnant	0	6	6
Mâle	perdant	7	3	10
	gagnant	2	11	13
Total		9	29	38

Nombre de réponses vocales (grondements et braiements) enregistrées durant chaque type de cri test. Neuf mâles sur les 23 ont répondu au cri, et les 15 femelles sont restées silencieuses.

Plus précisément, on note un effet significatif du sexe ($p=0,0060$) et une tendance vers une influence du type de cri « test » ($p=0,0525$). Les mâles sont beaucoup plus enclins que les femelles à répondre vocalement à une menace potentielle près de leur terrier, et ils répondent significativement plus vocalement à des cris de perdant, restant silencieux à la suite de la repasse de cris de gagnant (Test de Fisher : $p=0,012$; tableau 5).

C. Réactions observées sur les vidéos

Une fois le matériel installé et l'expérimentateur parti, les sujets s'intéressaient de nouveau à l'œuf et reprenaient l'incubation. L'un d'entre eux est resté presque immobile pendant la période d'installation tandis que les autres étaient plus ou moins agités, bougeant autour de l'œuf, lissant leurs plumes ou écoutant les bruits provenant de l'extérieur. Deux d'entre eux ont réarrangé le nid pendant une dizaine de minutes, repoussant les branchages autour de l'œuf avec leurs membres postérieurs ou les réarrangeant avec leur bec. Ils essayaient parfois de faire tourner l'œuf avec leur

bec, sans succès car celui-ci était fixé sur une base. Les sujets restaient le plus clair de leur temps sur l'œuf, même s'ils tournaient ou bougeaient dessus. Un individu, nichant dans une grande boîte, a passé néanmoins près de la moitié de la période d'installation éloigné de l'œuf artificiel, étant occupé à lisser ses plumes ou à regarder dehors. La plupart des manchots testés ne semblaient pas porter d'attention particulière aux vocalisations d'autres espèces (oiseaux, moutons), ni à celles des manchots nichant dans les terriers voisins (même celles émanant des terriers les plus proches, à un niveau sonore équivalent à celui de la séquence d'enregistrement lancée par la suite). Plus exactement, ils y étaient parfois attentifs pendant quelques secondes avant de reporter leur attention ailleurs.

Les réactions étaient beaucoup plus marquées à l'écoute de la séquence d'enregistrement : certains sujets se figeaient et semblaient écouter les cris avec une attention soutenue. D'autres se sont montrés agités et très alertes, tournant la tête en direction du bruit avec des mouvements brusques, tapant parfois les parois de la boîte avec leur bec. Deux sujets ont commencé un braiement dès la fin du premier cri de la séquence, et l'ont arrêté brusquement dès que le second cri a commencé (10 secondes après le premier). Tous les sujets ont montré des réactions d'une intensité accrue en entendant les bruits de combat, ils se sont figés et sont restés silencieux, semblant écouter les bruits avec attention ; ils ont également semblé écouter très attentivement le cri de triomphe. Ils sont restés dans un état d'alerte plus ou moins marqué pendant la période de cinq minutes de silence (M5), certains très attentifs aux bruits extérieurs et d'autres finissant par reprendre des activités observées pendant la période d'installation. Lors du cri « test » ils se sont de nouveau figés et se sont montrés extrêmement attentifs à la vocalisation. L'un d'entre eux a vocalisé pendant le cri de triomphe.

Ces observations, malgré leur caractère descriptif, fournissent un aperçu du comportement des sujets pendant notre expérience, et elles semblent confirmer que notre protocole visant à simuler les interactions entre deux manchots *via* des enregistrements sonores a été efficace vis-à-vis de nos sujets.

III. DISCUSSION

A. Interprétation des résultats

Nos résultats montrent pour la première fois que le fait de signaler l'issue d'un combat avec une manifestation de triomphe a un effet sur le comportement des « spectateurs sociaux » qui n'auraient pas pu autrement détecter la nouvelle relation asymétrique de dominance entre les deux protagonistes.

1. *Fréquences cardiaques durant les cris « test »*

Les sujets mâles ont montré des fréquences cardiaques significativement plus élevées en présence d'un gagnant simulé, qu'en présence d'un perdant simulé. Ces résultats suggèrent que les mâles sont plus agités et/ou se sentent plus menacés quand un manchot qui a annoncé sa victoire approche leur terrier ; ceci est compatible avec notre hypothèse initiale que les gagnants font associer aux « spectateurs sociaux » de leur rencontre leur cri distinctif avec le stress (et, pour le perdant, la douleur) associé(e) au combat. Cette peur ressentie par les « spectateurs sociaux » lors d'un combat dans lequel ils n'ont pas été impliqués a pu être observée directement lors du travail de terrain : au cours des expériences il n'était pas rare de voir des manchots solitaires ou en groupe remonter la pente vers leur terrier, en passant à proximité des haut-parleurs. Lors de la diffusion des séquences d'enregistrements sonores, ces manchots s'arrêtaient en général de marcher pour écouter les braiements et tenter de les localiser ; mais à l'écoute des bruits de combat, ils se dispersaient et fuyaient la zone des haut-parleurs avec une rapidité saisissante (S. Mouterde, observation personnelle).

Les sujets femelles présentaient des fréquences cardiaques élevées pendant les deux cris « test », contrairement aux mâles. Les femelles des manchots pygmées sont plus passives que les mâles (Waas, 1991), et il est possible qu'elles soient intimidées par n'importe quel mâle approchant de leur terrier (qu'ils soient gagnants ou perdants) étant donné qu'il représente probablement un danger potentiel.

Les résultats concernant les sujets incubant dans les grandes boîtes rendent compte de fréquences cardiaques très élevées pendant les cris des gagnants et très basses durant les cris des perdants en comparaison avec les valeurs trouvées pour les sujets couvant dans les petites boîtes ; (figure 33b). Ceci peut être expliqué par le fait que contrairement aux petites boîtes ($n = 38$), les grandes boîtes ($n = 5$) avaient un panneau à l'entrée bloquant la vue de l'extérieur au manchot en train d'incuber (figure 16) ; n'étant pas capables de surveiller les alentours, les sujets concernés pourraient avoir été plus agités en entendant les enregistrements, et auraient donc réagi aux cris « test » du gagnant avec plus d'intensité. Ces manchots, en entendant le gagnant apparent s'approcher de leur terrier, verraient leur fréquence cardiaque s'accroître en accord avec leur niveau de stress plus élevé ; à l'inverse, la chute de fréquence cardiaque observée lors du cri du perdant serait l'expression d'une « réponse de soulagement », le sujet montrant de par sa diminution de fréquence cardiaque un comportement d'apaisement en entendant que le manchot s'étant approché n'est pas le plus dangereux (Winter et Waas, données non publiées ; Waas, 2006). Cette diminution drastique de fréquence cardiaque pourrait également correspondre au phénomène que Gabrielsen *et*

al. (1977) nomment bradycardie « émotionnelle » : leur expérience sur des lagopèdes des saules (*Lagopus lagopus*) sauvages en incubation a montré que la présence d'un intrus près du nid du sujet pouvait induire une bradycardie (i.e. une fréquence cardiaque basse), pouvant évoluer en tachycardie si la perturbation atteignait une certaine intensité. En appliquant cette hypothèse dans le cadre de notre expérience, et en gardant à l'esprit qu'un manchot incubant dans une grande boîte aurait tendance à réagir à une perturbation avec plus d'intensité, nous pouvons considérer le cri du perdant, émis plus près du nid que le reste de l'enregistrement, comme une perturbation induisant la bradycardie. Le cri du gagnant, qui implique un degré de perturbation et de stress plus élevés, induirait plutôt une tachycardie. Cependant, ce schéma ne semble pas s'appliquer au reste des données (manchots incubant dans les petites boîtes), il semblerait donc que la bradycardie émotionnelle ne soit pas une caractéristique physiologique chez les manchots pygmées et que l'hypothèse de la réponse de « soulagement » soit plus appropriée pour expliquer les résultats.

Une petite précision sur la méthodologie nous semble utile en ce qui concerne les résultats de fréquence cardiaque obtenus pendant le cri « test ». Il est possible que le comportement des sujets ait été modifié par la présence de l'œuf artificiel, puisque comme nous avons pu le voir sur les vidéos, ils ne pouvaient pas le retourner régulièrement comme ils le font avec leurs propres œufs. Cependant, si cela semble avoir effectivement modifié dans une certaine mesure leur comportement durant la période d'installation, il semble au vu de ces vidéos que lors des séquences d'enregistrements l'attention des sujets était totalement accaparée par ce qui se passait en dehors de leur terrier, et que l'œuf artificiel ne posait plus de problème à ce moment-là. Il est donc peu probable que la présence de ce dispositif dans le nid ait biaisé nos mesures de fréquence cardiaque pendant le cri « test ».

2. Fréquences cardiaques durant les périodes de silence M10 et M5

Les données obtenues durant les 10 minutes de la période d'installation (M10) et durant les 5 minutes de période de silence précédant le cri « test » (M5) peuvent être considérées comme des valeurs de référence, M10 étant la fréquence cardiaque du sujet dans son nid et non perturbé, et M5 étant la fréquence cardiaque durant l'expérience, juste avant le cri « test ». Ces données montrent, de par la baisse sensible des valeurs entre la première et la deuxième série d'enregistrements, que nous n'avons peut-être pas échappé au risque que les manchots se soient habitués à la répétition des cris. Nous avons choisi d'attendre une heure entre chaque série pour éviter ce biais, mais nos données suggèrent que les sujets ont été de manière générale moins stressés pendant la deuxième série. Il aurait été possible d'attendre plus longtemps entre les deux séries, ou même de les séparer d'un ou plusieurs jours, mais alors le contexte aurait potentiellement changé, ainsi que les conditions météorologiques, d'autres événements sur lesquels nous n'avons aucun contrôle auraient pu se produire, et ceci nous aurait mené à devoir considérer un nombre trop important de variables pour l'analyse statistique. Cependant, si l'analyse montre des différences significatives entre les deux séries pour les valeurs de référence (M10 et M5), nous avons vu précédemment que l'effet de l'ordre sur la fréquence cardiaque des sujets pendant le cri « test » était négligeable ; le risque d'habituation ne semble donc pas porter à conséquence pour notre interprétation des résultats concernant les cris « test ».

La baisse de fréquence cardiaque entre les deux périodes de silence M10 et M5 pour un même sujet peut être expliquée à nouveau par la réponse de « soulagement » expliquée plus haut (« relief response » ; Waas, 2006) : le sujet, éprouvant un niveau de stress élevé après avoir entendu un combat à proximité de son nid, serait apaisé et soulagé de savoir le combat terminé sans qu'il ait été impliqué, et pourrait ainsi voir sa fréquence cardiaque décroître même au dessous de la fréquence basale enregistrée pendant la période d'installation.

3. Réponses vocales durant les cris test

Les femelles étaient manifestement moins enclines que les mâles à vocaliser et signaler leur position pendant l'incubation : sur les données que nous avons analysées, aucune femelle n'a répondu pendant les cris « test » (voir aussi Waas, 1991). Les mâles étaient beaucoup plus susceptibles de répondre vocalement à une menace potentielle près de leur terrier, et il est probable qu'ils répondent plus fréquemment au perdant qu'au gagnant approchant de leur nid. Ceci suggère que les mâles, montrant plus d'agressivité face aux perdants qu'aux gagnants, soient plus impressionnés par ces derniers.

Nos résultats suggèrent qu'après avoir associé le cri distinctif du gagnant avec la peur et le stress ressentis pendant la simulation de combat (mis en évidence par les variations de fréquence cardiaque), les sujets tirent une leçon de cette association : ils choisissent généralement de faire profil bas (en restant silencieux) quand le gagnant du précédent combat menace leur territoire et préfère signaler leur position si le perdant approche de leur terrier.

B. Mécanismes en jeu dans cette expérience

1. Rôle de l'expérience acquise

Comme nous l'avons vu dans la première partie de ce travail, les informations récoltées par les « spectateurs sociaux » pendant les rencontres agonistiques ayant lieu dans le voisinage peuvent amener ces derniers à modifier leur comportement lors de leurs rencontres ultérieures avec des conspécifiques (Peake, 2005). Earley et Dugatkin (2002) ont montré que l'observation, « eavedrsopping », chez les poissons xiphos (*Xiphophorus helleri*) affectait principalement la réponse du spectateur vis-à-vis du gagnant (plutôt que du perdant) de l'interaction : le spectateur était peu enclin à initier un combat avec des individus qu'il avait vu gagner auparavant.

Des expériences conduites sur des poissons killis des mangroves (*Rivulus marmoratus*) ont montré que l'expérience acquise pendant un combat avait un effet sur l'issue des confrontations sans escalade (*i.e.* des confrontations où l'un des protagonistes repart vaincu dès la première interaction, sans atteindre un niveau d'agression plus élevé ; voir le paragraphe « Motivation et risque » p. 40) et sur la probabilité d'escalade, mais n'avait pas d'effet sur l'issue des confrontations pour lesquelles une escalade dans l'agression a eu lieu (Hsu et Wolf, 2001). Autrement dit, lorsqu'un individu s'engage dans une confrontation avec escalade, son expérience acquise durant les combats précédents n'affecte pas significativement ses chances de gagner ladite confrontation. Dans cette perspective, un manchot pygmée annonçant sa victoire au voisinage gagnerait un avantage dans les confrontations ultérieures en rendant ses futurs opposants peu disposés à s'engager dans un combat, évitant ainsi potentiellement le risque d'une escalade dont l'issue dépendrait plus de ses capacités physiques présentes que de l'impact de ses victoires passées.

2. Manifestations de triomphe et conditionnement

Le processus d'association étudié dans cette expérience relève du domaine du conditionnement rétroactif, où le stimulus inconditionnel SI (*i.e.* le stress engendré par la confrontation) précède le stimulus conditionnel SC (*i.e.* le cri de triomphe ; Chang *et al.*, 2003).

Dans ce contexte, le sujet n'exprime généralement pas de réponse comportementale au stimulus conditionnel. Cependant, des procédures de conditionnement de second ordre et de préconditionnement sensoriel ont montré que l'association est bien réelle et que les sujets peuvent être conditionnés suivant une association rétroactive (voir Savastano et Miller, 1998 pour une étude bibliographique sur le sujet). L'association SI $\rightarrow$ SC est examinée indirectement grâce à un stimulus conditionnel de second ordre (SC₂) qui est associé au stimulus conditionnel étudié (SC) grâce à une procédure de conditionnement classique (SC₂ $\rightarrow$ SC) ; SC₂ ayant une relation prédictive avec SC, il pourra permettre de visualiser la réponse comportementale liée à SC et donc d'étudier indirectement l'association SI-SC. Bien que SC₂ n'ait jamais été associé directement avec SI, il induit une forte réponse conditionnelle chez le sujet, ce qui montre que l'apprentissage associatif peut être réalisé par des procédures de conditionnement rétroactif.

Chang *et al.* (2003) ont montré qu'alors que peu (*i.e.* 4) d'appariements SI $\rightarrow$ SC induisaient une réponse conditionnelle excitatrice chez des rats Sprague-Dawley, un grand nombre (*i.e.* 96) d'appariements rétroactifs induisait une réponse inhibitrice. Les manchots pygmées ont dans leur répertoire agonistique un grand nombre de comportements qu'ils peuvent utiliser dans le cadre d'une escalade avant de s'engager dans une lutte physique (11 à 15 pour les comportements offensifs seuls, selon le type de colonie envisagé ; Waas, 1990a), et les véritables combats ne constituent qu'un faible pourcentage de la totalité des interactions prenant place (0,5 % dans les colonies nichant dans des terriers et 1,2 % dans les colonies nichant dans des grottes ; Waas, 1990a). Nous pouvons donc argumenter que dans les conditions naturelles, le faible nombre de combats entre deux mêmes individus résulteraient en un faible nombre d'appariements SI $\rightarrow$ SC et que l'association faite par le perdant serait excitatrice : entendre le cri de triomphe (SC) induirait et renforcerait la peur engendrée par le fait d'avoir perdu le combat. Cependant, peut-on considérer le cas du grand nombre d'appariements chez les manchots pygmées ? Considérant qu'un manchot ayant entendu un cri de triomphe éviterait très probablement par la suite le gagnant ayant vocalisé, il est tout aussi probable que deux manchots ayant combattu ne combattront pas à nouveau pendant quelque temps. Mais si l'on considère qu'un manchot ayant combattu et ayant perdu un grand nombre de fois avec des conspécifiques différents puisse regrouper toutes ces expériences de défaites et les différents cris de triomphe qui leur sont associées, cela pourrait-il induire chez lui une réponse inhibée face à n'importe quel cri de triomphe ? Le sujet en viendrait avec le temps à associer le cri de victoire avec la fin des hostilités, et ce cri n'engendrerait donc plus chez lui de réaction de crainte. Les données présentes suggèrent cependant que l'association en question est excitatrice, c'est-à-dire que les « spectateurs sociaux » apprennent effectivement à craindre les gagnants. Cependant, cette conclusion est indirecte puisque nous avons étudié les spectateurs sociaux et leur réaction aux cris de triomphe, et non directement les perdants. Des recherches plus poussées sur le sujet, impliquant notamment le suivi d'une population et la reconnaissance de réels perdants au sein de celle-ci, pourraient permettre de préciser l'hypothèse de conditionnement et les modalités de l'association se mettant en place à cette occasion.

C. Fonction des manifestations de triomphe : retour à nos hypothèses

1. Signaux sonores et visuels

Comme nous l'avons expliqué plus haut, les manifestations de triomphe des manchots pygmées sont constituées d'une composante visuelle (oiseau penché en avant avec les ailes rejetées vers l'arrière ; Waas, 1990b) et d'une composante sonore (le cri de triomphe). Notre expérimentation portait uniquement sur cette dernière en utilisant des enregistrements sonores.

Aussi utiles que puissent être les signaux visuels pour les oiseaux se tenant à proximité du sujet et à l'extérieur, les manchots pygmées sont des oiseaux nocturnes et sont donc portés à dépendre surtout des signaux vocaux dans un environnement obscur où les mouvements et postures ne seraient potentiellement pas visibles. De plus, les manchots pygmées passent peu de temps à l'extérieur lorsqu'ils retournent à leur terrier (nous parlons ici des colonies d'oiseaux construisant leur nid dans des terriers et non dans des grottes) ; une fois sortis de la mer, ils se dirigent directement vers leur terrier, s'arrêtant parfois sur le chemin pour de courtes périodes, afin de se reposer ou lisser leurs plumes (observation personnelle). Une fois dans leur terrier, où leur champ de vision est limité voire nul, ils prennent très probablement plus en compte les signaux vocaux que les comportements visuels des autres manchots. Sur le terrain, je n'ai jamais observé de manchot sortant de son terrier lors des séquences d'enregistrement ; il semble donc que les sujets couvant dans leur terrier ne cherchent pas à confirmer ou préciser l'information sonore par un contact visuel. Ainsi, notre expérience basée sur des séquences d'enregistrements pourrait reproduire de manière assez réaliste ce qu'un manchot incubant dans son terrier éprouve lorsqu'un combat a lieu à proximité.

2. *La théorie des jeux appliquée aux manifestations de triomphe*

La théorie des jeux est une approche mathématique des problèmes de stratégie qui prend en compte toutes les options possibles dont disposent les protagonistes du « jeu » et les conséquences de celles-ci, et ce pour chaque étape du jeu jusqu'à atteindre un équilibre. Mesterton-Gibbons et Sherratt (2006) l'ont appliquée aux manifestations de triomphe, en suivant les deux propositions de Bower (2005) quant à leur fonction : (1) fonction au sein du réseau social (où les signaux visent à annoncer la victoire aux autres membres du réseau qui ne pouvaient pas assister directement à la confrontation) et (2) fonction au sein de la dyade gagnant-perdant (où les signaux ont pour fonction d'empêcher l'opposant d'initier une nouvelle confrontation). Alors que les deux hypothèses apparaissent être des stratégies stables dans un contexte d'évolution (Mesterton-Gibbons et Sherratt, 2006), le modèle mathématique prédit que les manifestations de triomphe visant à annoncer la victoire aux « spectateurs sociaux » sont prédominantes quand les conditions font qu'il est difficile pour l'audience de déterminer qui est le gagnant. Une autre conclusion est que ces manifestations ont vraisemblablement une fonction vis-à-vis du réseau social dans les groupes où l'avantage reproductif de la dominance est faible, *i.e.* où il y a peu d'avantage reproductif à gagner en dominant un opposant plutôt qu'en n'étant simplement pas subordonné à cet opposant. Le statut de non subordination est défini par Mesterton-Gibbons et Sherratt par l'absence de hiérarchie linéaire établie dans un groupe –absence de transitivité–, par exemple lorsque A domine B et B domine C, mais qu'il n'y a pas de relation de dominance entre A et C, soit parce qu'il n'y a pas eu de confrontation, soit parce que celle-ci n'a pas été conclusive.

Dans le cas des manchots pygmées, leur mode de vie nocturne implique que les « spectateurs sociaux » ne peuvent pas s'appuyer beaucoup sur les signaux visuels, et ce d'autant plus s'ils nichent dans des terriers ; dans ces conditions, déterminer qui est le gagnant d'un combat ayant eu lieu dans le voisinage est potentiellement difficile pour les autres membres de la colonie. De plus, les manchots pygmées sont une espèce monogame formant des couples stables sur plusieurs années (Reilly et Balmford, 1975) ; il n'y a pas à proprement parler de combat entre les mâles pour s'apparier avec une femelle, puisque ce sont les femelles qui choisissent leur partenaire entre les différents mâles solitaires vocalisant en début de saison de reproduction (Miyazaki et Waas, 2002). L'avantage reproductif de la dominance est donc faible, et selon la théorie des jeux les manifestations de triomphe chez cette espèce viseraient avant tout à annoncer la victoire au reste de la colonie. Nous parlons ici d'un avantage reproductif direct, parce que le fait de dominer un opposant peut avantager un individu dans la protection de son territoire de reproduction, et ceci peut être considéré comme un avantage reproductif indirect. Globalement cependant, le modèle proposé par Mesterton-Gibbons et Sherratt (2006) semble prédire que la fonction de la manifestation du triomphe vis-à-vis du réseau social est prédominante chez les manchots pygmées.

Cette prédiction doit toutefois être considérée en étant conscient des limites du modèle, simplifiant nécessairement la réalité. Mesterton-Gibbons et Sherratt (2006) ont considéré dans cette analyse que tous les adversaires avaient exactement les mêmes capacités à se battre ; de plus, ce modèle ne prend pas en compte la taille du groupe (plus le groupe est grand, plus la fonction vis-à-vis du réseau social prend de l'importance) et le fait qu'une manifestation de triomphe puisse être adressée à la fois au perdant et au reste du groupe. Cette approche soulève néanmoins la question de l'objectif d'un tel comportement, et l'expérience présentée ici a prouvé que les « spectateurs sociaux » d'un combat étaient affectés par son issue, annoncée par le cri de triomphe.

Ainsi, les gagnants de combats peuvent utiliser les manifestations de triomphe afin de faire connaître leur victoire et se construire une « réputation » au sein de la colonie, prévenant potentiellement d'autres combats coûteux avec les autres membres du groupe témoins de l'interaction agonistique.

Il est intéressant de constater que dans certaines occasions des manchots du voisinage, étrangers au combat qui vient de se dérouler, tentent d'empiéter sur le cri de triomphe du vainqueur en criant par-dessus le sien (JR Waas, observation personnelle). Ce phénomène de « chevauchement » de cri a été étudié sur le braiement des mâles solitaires en recherche de partenaire pour la reproduction, et les femelles ont montré une attirance plus marquée pour les cris « chevauchant » que pour les cris « chevauchés » (Miyazaki et Waas, 2002). Ceci semble suggérer que le fait de vocaliser par-dessus les cris de leurs rivaux peut permettre aux mâles solitaires de signaler leur dominance ou d'informer les femelles de leurs qualités intrinsèques. Ainsi, en chevauchant le cri de triomphe d'un gagnant, les autres manchots essaient peut-être de lui « voler la vedette » et de bénéficier de l'effet d'annonce d'une victoire sans payer le prix d'un combat.

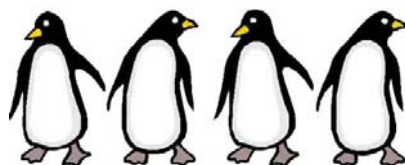
CONCLUSION

Comme nous avons pu le voir, les manchots pygmées *Eudyptula minor* sont d'excellents sujets pour l'étude de la communication lors d'interactions agonistiques chez les oiseaux. Leur mode de vie colonial et territorial, leur répertoire vocal varié et leur aptitude à reconnaître individuellement leurs conspécifiques nous ont permis de réaliser à partir d'enregistrements sonores une expérience visant à mesurer l'impact des manifestations de triomphe sur les spectateurs sociaux. Nous avons ainsi pu montrer que les mâles sont plus stressés et semblent moins agressifs à l'approche simulée d'un gagnant, alors que les femelles, beaucoup plus passives, semblent considérer l'approche de tout mâle, quel que soit son statut, comme un danger conséquent. Ces résultats concordent avec notre hypothèse de départ à savoir qu'en annonçant leur victoire, les mâles territoriaux se construisent une réputation de « gagnant » vis-à-vis des spectateurs sociaux, évitant potentiellement des futurs conflits avec les autres membres de la colonie.

Dans le cadre de ce travail, effectué à l'Université de Waikato, j'ai pu découvrir chacune des étapes de l'élaboration d'un projet expérimental et m'y investir à tous les niveaux, de la mise en place du protocole expérimental à la rédaction d'un article. J'ai eu la chance, lors du travail de terrain, d'approcher les manchots d'une colonie très préservée et d'observer leur comportement dans leur milieu naturel. Ce fut une expérience extraordinaire.

Deux explications ont été proposées pour expliquer l'existence des manifestations de triomphe : leur fonction sur le perdant du combat et celle sur les « spectateurs sociaux ». L'étude présentée ici a exploré la deuxième hypothèse, mais à notre connaissance, l'impact des manifestations de triomphe sur les perdants n'a jamais été étudié expérimentalement. L'abord de cette question serait certes plus complexe, puisqu'il faudrait pouvoir distinguer l'impact propre de la manifestation de triomphe de celui de la défaite en tant que telle. Dans tous les cas, les manchots pygmées *Eudyptula minor* resteraient des sujets de choix pour envisager une telle étude : le fait qu'ils soient territoriaux et qu'ils aient tendance à garder le même terrier d'une année sur l'autre pourrait permettre le suivi à long terme d'une petite zone où se reproduisent des manchots « voisins », afin de connaître les relations entre chaque individu ainsi que l'issue des conflits. Il serait alors possible, grâce à des enregistrements sonores des vocalisations des mêmes individus, d'étudier l'impact du cri de triomphe d'un gagnant sur son adversaire réel ayant perdu le combat. L'étude expérimentale des manifestations de triomphe chez les animaux n'en est qu'à ses débuts et offre de nombreuses voies de recherche pour mieux comprendre ce phénomène.

Ce travail a fait l'objet d'une présentation orale au Congrès International d'Ethologie à Rennes le 23 août 2009 (sanctionné par un premier prix) et est en cours de publication.



BIBLIOGRAPHIE

- ARAGON P, LOPEZ P, MARTIN J. (2007). Familiarity modulates social tolerance between male lizards, *Lacerta monticola*, with size asymmetry. *Ethology, Ecology & Evolution*, **19**, 69-76.
- BAKKER TCM, FEUTH-DE BRUIJN E, STEVENSER P. (1989). Asymmetrical Effects of Prior Winning and Losing on Dominance in Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ethology*, **82**, 224-229.
- BANKS JC, MITCHELL AD, WAAS JR, PATERSON AM. (2002). An unexpected pattern of molecular divergence within the blue penguin (*Eudyptula minor*) complex. *Notornis*, **49**(1), 29-38.
- BIGOT E, HAUSBERGER M, BLACK JM. (1995). Exuberant youth: the example of triumph ceremonies in Barnacle geese (*Branta leucopsis*). *Ethology, Ecology & Evolution*, **7**, 79-85.
- BOWER JL. (2005). The occurrence and function of victory displays within communication networks. In : MCGREGOR PK, editor. *Communication networks*. Cambridge : Cambridge University Press, 114-126.
- BRADBURY JW, VEHCENCAMP SL. (1998). *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 882p.
- BULL L. (2000). Fidelity and breeding success of the blue penguin *Eudyptula minor* on Mitiu-Somes island, Wellington, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, **27**, 291-298.
- CASHMAN S, HELPS S, HELPS F, LALAS C, BURLEIGH R. (2005). A rapid increase in nest numbers of white-flipped penguins at Flea Bay, Banks Peninsula. Proceedings of the Oamaru Penguin Symposium 2005 in *New Zealand Journal of Zoology*, **32**(4), 265.
- CHALLIES CN, BURLEIGH RR. (2004). Abundance and breeding distribution of the white-flipped penguin (*Eudyptula minor albosignata*) on Banks Peninsula, New Zealand. *Notornis*, **51**, 1-6.
- CHANG RC, BLAISDELL AP, MILLER RR. (2003). Backward conditioning: mediation by the context. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **29**(3), 171-183.
- CHESTER J. (1996). *The world of the penguin*. San Francisco : Sierra Club Books, 128p.
- CHIARADIA AF, KERRY KR. (1999). Daily nest attendance and breeding performance in the Little Penguin *Eudyptula minor* at Phillip Island, Australia. *Marine Ornithology*, **27**, 13-20.
- CHIARADIA AF, COSTALUNGA A, KERRY K. (2003). The diet of Little Penguins (*Eudyptula minor*) at Phillip Island, Victoria, in the absence of a major prey – Pilchard (*Sardinops sagax*). *Emu*, **103**, 43-48.

- CHOMCZYNSKI P, RYMASZEWSKI M. (2006). Alkaline polyethylene glycol-based method for direct PCR from bacteria, eukaryotic tissue samples, and whole blood. *BioTechniques*, **40**, 454-458.
- CULIK B, ADELUNG D, WOAKES AJ. (1990). In : KERRY KR, HEMPEL G, editors. *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*. The effects of disturbance on the heart rate and behaviour of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) during the breeding season. Berlin : Springer-Verlag, 177-182.
- CULLEN JM, MONTAGUE TL, HULL C. (1992). Food of little penguins *Eudyptula minor* in Victoria: comparison of three localities between 1985 and 1988. *Emu*, **91**, 318-341.
- DANIEL TA, CHIARADIA A, LOGAN M, QUINN GP, REINA RD. (2007). Synchronised group association in little penguins, *Eudyptula minor*. *Animal Behaviour*, **74**, 1241-1248.
- DANN P. (1994). The abundance, breeding distribution and nest sites of blue penguins in Otago, New Zealand. *Notornis*, **41**(3), 157-166
- DANN P. *International Penguin Conservation Work Group* [en-ligne], [<http://www.penguins.cl/little-penguins.htm>], (consulté le 1er octobre 2009).
- DANN P, CULLEN JM. (1990). Survival, patterns of reproduction, and lifetime reproductive output in little blue penguins (*Eudyptula minor*) on Philip Island, Victoria, Australia. In : DAVIS LS, DARBY JT, editors. *Penguin Biology*. San Diego Academic Press, 63-84.
- DANN P, NORMAN FI, CULLEN JM, NEIRA FJ, CHIADARIA A. (2000). Mortality and breeding failure of little penguins, *Eudyptula minor*, in Victoria, 1995–96, following a widespread mortality of pilchard, *Sardinops sagax*. *Marine and Freshwater Research* **51**, 355–362.
- EARLEY RL, DUGATKIN LA. (2002). Eavesdropping on visual cues in green swordtail (*Xiphophorus helleri*) fights: a case for networking. *Proceedings: Biological Sciences*, **269**, 943-952.
- GABRIELSEN G, KANWISHER J, STEEN JB. (1977). “Emotional” bradycardia: a telemetry study on incubating willow grouse (*Lagopus lagopus*). *Acta physiologica scandinavica*, **100**, 255-257.
- GALES R. (1985). Breeding seasons and double brooding of the little penguin *Eudyptula minor* in New Zealand. *Emu*, **85**, 127-130.
- GALES R, WILLIAMS C, RITZ D. (1990). Foraging behaviour of the little penguin, *Eudyptula minor*: initial results and assessment of instrument effect. *Journal of Zoology*, **220**, 61-85.
- GRAFE TU, BITZ JH. (2004). An acoustic postconflict display in the duetting tropical boubou (*Laniarius aethiopicus*) : a signal of victory ? *BMC Ecology*, **4**, 1-6.
- GRIFFITHS R., DOUBLE MC, ORR K, DAWSON RJG. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, **7**, 1071-1075.
- GROSCOLAS R, DECROCK F, THIL M-A, FAYOLLE C, BOISSERY C, ROBIN JP. (2000). Refeeding signal in fasting-incubating king penguins: changes in behaviour and egg temperature. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **279**, R2104-R2112

- HARRIGAN KE. (1992). Causes of mortality of little penguins *Eudyptula minor* in Victoria. *Emu*, **91**, 273-277.
- HEBER S, WILSON KJ, MOLLES L. (2008). Breeding biology and breeding success of the blue penguin (*Eudyptula minor*) on the West coast of New Zealand's South Island. *New Zealand Journal of Zoology*, **35**, 63-71.
- HOBDAY DK (1991). Abundance and Distribution of Pilchard and Australian Anchovy as Prey Species for the Little Penguin *Eudyptula minor* at Phillip Island, Victoria. *Emu* **91**, 342-354.
- HOLLIS KL. (1984). The biological function of Pavlovian conditioning: the best defence is a good offence. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, **10**, 413-425.
- HOLLIS KL. (1990). The role of Pavlovian conditioning in territorial aggression and reproduction. In : DEWSBURY DA, editor. *Contemporary issues in comparative psychology*. Sunderland, MA : Sinauer Associates, 197-219.
- HOLLIS KL. (1995). Pavlovian conditioning of aggressive behaviour in the blue gourami fish (*Trichogaster trichopterus*): winners become winners and losers stay losers. *Journal of Comparative Psychology*, **109**(2), 123-133.
- HSU Y, WOLF LL. (2001). The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced? *Animal Behaviour* **61**(4), 777-786.
- ITIS. *Integrated Taxonomic Information System* [en-ligne], mise à jour le 12 août 2009 [<http://www.itis.gov>], (consulté le 19 septembre 2009).
- IUCN 2009. *IUCN Red List of Threatened Species* [en-ligne] version 2009.1 [www.iucnredlist.org], (consulté le 1er octobre 2009).
- JOHANNESSEN E, HOUSTON D, RUSSELL J. (2003). Increased survival and breeding performance of double breeders in little penguins *Eudyptula minor*, New Zealand: evidence for individual bird quality? *Journal of Avian Biology*, **34**, 198-210.
- JOUVENTIN P. (1982). *Visual and vocal signals in penguins, their evolution and adaptive characters*. Berlin : Parey, 148p.
- JOUVENTIN P, AUBIN T, SEARBY A. (2002). Le manchot, fantaisie de la nature ou modèle de communication ? *Pour la Science* **34**, 84-89.
- KHAZRAIE K, CAMPAN M. (1999). The role of prior agonistic experience in dominance relationships in male crickets *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera : Gryllidae). *Behavioural Processes*, **44**, 341-348.
- KING M. (2003). *The Penguin History of New Zealand*. North Shore : Penguin Books, 570p.
- KINSKY FC. (1960). The yearly cycle of the northern blue penguin (*Eudyptula minor novaehollandiae*) in the Wellington harbour area. *Rec. Dominion Mus. Wellington*, **3**, 145-218.
- KINSKY FC, FALLA RA. (1976). A subspecific revision of the Australasian Blue Penguin (*Eudyptula minor*) in the New Zealand area. *Rec. Nat. Mus. N.Z.*, **1**(7), 105-126.

- KLOMP NI, WOLLER RD. (1991). Patterns of arrival and departure by breeding little penguins at Penguin Island, Western Australia. *Emu*, **91**, 32-35.
- KRAAIJEVELD K, MULDER RA. (2002). The function of triumph ceremonies in the black swan. *Behaviour*, **139**, 45-54.
- LAIDRE ME. (2009). How often do animals lie about their intentions? An experimental test. *The American Naturalist*, **173**(3), 337-346.
- LORENZ K. (1965). The triumph ceremony of the greylag goose, *Anser anser* L. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **251**, 477.
- MAYNARD SMITH J. (1982). Do animals convey information about their intentions? *Journal of Theoretical Biology*, **97**, 1-5.
- MCDONALD AL, HEIMSTRA NW, DAMKOT DK. (1968). Social modification of agonistic behaviour in fish. *Animal Behaviour*, **16**, 437-441.
- MESTERTON-GIBBONS M, SHERRATT TN. (2006). Victory displays: a game-theoretic analysis. *Behavioral Ecology*, **17**, 597-605.
- MIKLOSI Á, HALLER J, CSANYI V. (1997). Learning about the opponent during aggressive encounters in paradise fish (*Macropodus opercularis* L.): when it takes place ? *Behavioural processes*, **40**, 97-105.
- MIYAZAKI M, WAAS JR. (2002). “Last word” effects of male advertising calls on female preference in little blue penguins. *Behaviour*, **139**, 1413-1423.
- MIYAZAKI M, WAAS JR. (2003). Acoustic properties of male advertisement and their impact on female responsiveness in little blue penguins *Eudyptula minor*. *Journal of Avian Biology*, **34**, 229-232.
- MONTAGUE TL, CULLEN JM. (1988). The diet of the little penguin *Eudyptula minor* at Phillip Island, Victoria. *Emu*, **88**, 138-149.
- NIMON AJ, SCHROTER RC, STONEHOUSE B. (1995). Heart rate of disturbed penguins. *Nature*, **374**, 415.
- NIMON AJ, SCHROTER RC, OXENHAM RK. (1996). Artificial eggs: measuring heart rate and effects of disturbance in nesting penguins. *Physiology & Behavior*, **60**, 1019-1022.
- NORMAN FI, CULLEN JM, DANN P. (1992). Little penguins *Eudyptula minor* in Victoria: past, present and future. *Emu*, **91**, 402-408.
- O'BRIEN PJ. (1940). Some observations on the breeding habits and general characteristics of the White flippered penguin (*Eudyptula albosignata* Finsch). *Records of the Canterbury Museum*, Canterbury College, University of New Zealand, **4**(6), 311-327.
- PEAKE TM. (2005). Eavesdropping in communication networks. In : MCGREGOR PK, editor. *Communication networks*. Cambridge : Cambridge University Press, 13-37.

- REILLY PN, BALMFORD P. (1975). A breeding study of the little penguin *Eudyptula minor* in Australia. In : STONEHOUSE B, editor. *The biology of penguins*. Baltimore : University Park Press, 161-187.
- REILLY PN, CULLEN JM. (1979). The little penguin *Eudyptula minor* in Victoria, I: mortality of adults. *Emu*, **79**, 97-102.
- REILLY PN, CULLEN JM. (1981). The little penguin *Eudyptula minor* in Victoria, II: breeding. *Emu*, **81**, 1-19.
- REILLY PN, CULLEN JM. (1982). The little penguin *Eudyptula minor* in Victoria, III: dispersal of chicks and survival after banding. *Emu*, **82**, 137-142.
- RICHDALE LE. (1940). Random notes on the genus *Eudyptula* on the Otago Peninsula, New Zealand. *Emu*, **40**, 180-217.
- SAVASTANO HI, MILLER RR. (1998). Time as content in Pavlovian conditioning. *Behavioural Processes*, **44**, 147-162.
- SERGEANT NJ. (2004). *Influence de facteurs écologiques et biologiques sur les paramètres sanguins du manchot pygmée, Eudyptula minor*. Thèse Méd. Vét., Nantes.
- SERPELL J. (1981). Duets, greetings and triumph ceremonies: analogous displays in the parrot genus *Trichoglossus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **55**(3), 268-283.
- STAHEL CD, NICOL SC. (1982). Temperature regulation in the little penguin, *Eudyptula minor*, in air and water. *Journal of Comparative Physiology*, **148**, 93-100.
- STEVENSON C, WOEHLE EJ. (2007). Population decreases in little penguins *Eudyptula minor* in southeastern Tasmania, Australia, over the past 45 years. *Marine Ornithology*, **35**, 61-66.
- TAYLOR GA. (2000). *Action Plan for Seabird Conservation in New Zealand. Part A: Threatened Seabirds*. Threatened species occasional publication n° 16. Wellington : Department of Conservation, 233 p.
- WAAS JR. (1990a). Intraspecific variation in social repertoires: evidence from cave- and burrow-dwelling little blue penguins. *Behaviour*, **115**(1-2), 63-98.
- WAAS JR. (1990b). An analysis of Communication during the Aggressive Interactions of Little Blue Penguins (*Eudyptula minor*). In : DAVIS LS, DARBY JT, editors. *Penguin Biology*. San Diego : Academic Press, 345-376..
- WAAS JR. (1991). Do little blue penguins signal their intentions during aggressive interactions with strangers? *Animal Behaviour*, **41**, 375-382.
- WAAS JR. (2006). How Do Little Blue Penguins “Validate” Information Contained in Their Agonistic Displays? *Advances in the Study of Behaviour*, **36**, 397-447.
- WARHAM J. (1958). The nesting of the little blue penguin *Eudyptula minor*. *Ibis*, **100**, 605-616.
- WEAVERS BW. (1992). Seasonal foraging ranges and travels at sea of little penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. *Emu*, **91**, 302-317.

Annexe I

1. Informations sur les manchots à ailerons blancs et la colonie de Flea Bay, données par Shireen Helps

2. Observations sur les manchots de Flea Bay, notes personnelles prises lors de mon travail de terrain

**General information on white-flippered penguins retrieved from Shireen Helps,
Flea Bay, Banks Peninsula (New Zealand), in November 2007.**

The Colony of Flea Bay

The penguin colony of Flea Bay, Banks Peninsula, covers three distinct areas: a small number of nests are found on the south-western side of the bay, owned by a farmer, Mr Osborne; the northern and eastern part of the bay, where most of the penguins stay, is farmland owned by Francis and Shireen Helps, and this is where I carried on with my experiments; next to the Helps' land, the steep and rocky area stretching towards the head of the bay, where penguins' nests can be found, is owned by the New Zealand government and managed by the DoC.

During the last survey in 2004, organised by the New Zealand's Department of Conservation (DoC), 893 breeding pairs of little blue penguins were found in Flea Bay. These were mostly (c. 95%) white-flippered penguins, but some (c. 5%) southern blue and northern blue penguins or mixed blood animals were also found.

White-flippered penguins are found only in Canterbury, New Zealand, and the biggest colony stays on Motunau Island, where it is protected from terrestrial predators. Other colonies are found on Banks Peninsula, Flea Bay being the biggest situated on mainland; a smaller colony (approx. 40 breeding pairs) reside in Stony Bay, in an open hill area comparable to Flea Bay. Other white-flippered penguin colonies on Banks Peninsula are situated on cliffs or dry sea caves, thus being naturally protected from most predators.

Predators and conservation work

Predators such as ferrets, stoats and feral cats attack both the adult penguins and their eggs. Weasels and hedgehogs attack the chicks and eat the eggs, while rats eat mostly the eggs.

Two separate sets of traps protect the penguin colony of Flea Bay from predators. The DoC has set a ring of traps covering the entire bay from the top, and Francis & Shireen Helps have set 120 traps, in five separate lines, throughout 91 hectares of penguin breeding habitat (two large trap lines) and on the approaches, i.e. the path that predators would use to get to the penguins nests (three trap lines).

Major differences between little blue penguins (*Eudyptula minor*) and white-flipped penguins (*Eudyptula minor albosignata*)

White-flipped penguins are a little bit larger and paler than the little blue penguins and noticeably have a white leading edge on each flipper as well as a white stripe across the tail. They have never been seen double clutching (we define the double clutch as the fact of raising effectively two different generations of chicks in the same breeding season), while a percentage of little blue penguins do, mostly the southern blue penguins.

When white-flipped penguins lose their eggs during incubation, only a small percentage of them will try to breed again, while it is very likely to happen in the case of little blue penguins. As such, the egg laying period for white-flipped penguins is quite short, from September to November, compared to that of the little blue penguins, which can start laying as early as July and double clutch around November and December.

Differences between male and female white-flipped penguins

Males are usually slightly bigger and more aggressive than female, though this is not always true. They often have wider white band on their flipper, and sometimes a white mark across it. The most precise way to sex the birds directly on the field is to measure their bill depth: the discriminative measure between the two sexes is 16mm for the white-flipped penguins, 80% of males' bill depth measuring 16mm or more, and 80% of the females' measuring 16mm or less.

Yearly cycle in Flea Bay

- *April*

Early April, penguins come ashore for social gatherings of 4 or 5 days long, looking around for partners and mating. As breeding pairs usually stay together throughout the years, both penguins of a pair will meet up during this time. Pairs which haven't successfully raised chicks the year before will potentially split up, joining the young penguins and the ones that have lost their partners in the search for a new partner.

Between these gatherings, penguins spend their time mostly at sea, not far from the bay, or on the shore rocks.

Later in April, penguins start checking potential nest sites or spend some more time at sea.

- *May*

Penguins come again ashore for about a week, during which they scrape out old nesting material in their burrow from the previous breeding season; then they go back out to sea for about three weeks, before coming back ashore for 2 to 4 days to protect their burrow from intruders, and so on. These cycles of burrow protection are based on the phases of the moon, so as to avoid one burrow to be coveted by two or three different breeding pairs at different times.

- *June and July*

Penguins start bringing nesting material to the burrow; the male usually comes in first, joined by the female 1 or 2 days later. The Helps have noticed that when the whole colony is ashore, penguins tend to stay in their burrows as long as possible, and they believe that the penguins stay in their burrow as long as they can to prevent others to take over their nest, until everyone is too hungry to stay and they all walk back to sea!

- *Late August - November*

A very small percentage of penguins lay as early as late August or early September. Parents swap incubation shifts about every week, and go out to sea in the meantime to get some food.

Approximatively $\frac{3}{4}$ of the penguins have laid in October, and late pairs can lay until November.

- *December – January*

The fledging of the chicks takes place from December to late January. The parents then leave the nest and spend 2 to 3 weeks feeding at sea.

- *Late January – beginning of March*

Penguins come back ashore to moult; this period varies from one year to the other, but it is finished by the beginning of March at the latest. The moult takes 21 days, during which penguins can't go back to sea to feed. They stay on rocks near the shore, and are noticeably quiet.

When the moult is finished, penguins head back to sea and come back, 6 to 8 weeks later, for the next breeding season.

Breeding cycle of the white-flipped penguins

After the laying one, or more frequently two eggs, the female usually leaves the burrow to go to sea, leaving the male in charge of the first incubation shift. The incubation lasts for 37 to 38

days, during which male and female exchange shifts about every week. Penguins usually come ashore one hour after dusk and the other parents will leave the burrow and head out to sea after spending a few moments with its partner in the nest.

Hatching occurs as early as the 25th of September, and the chicks enter the guard stage. During this time there is always one parent with them, night and day, and the parents shift duties every 24h to go to sea and fetch some food for the chicks. Chicks are guarded until two and a half to three weeks old, after what they are left alone during the day (post-guard stage); parents come in turn at nights to feed them.

Chicks get their adult feathers around 6-7 weeks old and fledge around 8 weeks. The fledging takes place in two different ways: either the parents stop coming back; either both parents come in, feed the chicks and stay all day in the burrow, and take off the night after, le chicks following them to sea.

Life span

Young white-flippered penguins start breeding at 3-4 years old, sometimes as early as 2 years old. They are usually not very successful at the beginning, and by 4 years old they are as successful as any adult penguin.

Divorces can occur in breeding pairs, but some penguins have been seen breeding together for 9 years in a row.

The white-flippered penguins' life span in Flea Bay is around 15 years. The biggest loss occurs during their first year at sea.

**Penguin observations during the fieldwork of the triumph display experiment on
white-flipped penguins in Flea Bay, Banks Peninsula, New Zealand.**

From 9:30 pm to 03:00 am, October – November 2007.

Most penguins were incubating.

Walking on the track with a dolphin lamp covered with red cellophane

The penguins don't seem to be disturbed by the light in itself: after a few seconds looking in my direction they settle down and resume their previous activities. While walking however, they usually tend to flee; the movement and the standing posture seem to frighten them. Some of them really panic and can throw themselves over the ridge or on the fence, others walk calmly away. Some penguins stay where they are, or even attack my shoes, but that usually happens when I am walking really slowly.

Sitting down on a penguin run with a small headlamp covered with red cellophane

Penguins seem to hesitate a little to approach me, as I am sitting on their path upwards; but after a few minutes they come really close. They walk straight up the hill, pausing every now and again and having a look around. Some of them stay a few centimetres only from me, and one actually considered jumping over my legs before finally going away. I am sitting on a flat track in the middle of a steep slope, and penguins seem to enjoy a pause here to recover on their way up. Some lay down for around 10-15 minutes or more; some stand, looking and listening around, before resuming their walk. Some preen their feathers.

A little number of penguins come close to me and have a look at my gear or poke my shoes. They don't seem particularly alarmed when I stir, as long as it is with slow movements.

They are usually very silent when they are not in their burrows. I have only seen a few doing bray calls outside their burrows; if they do they will repeat it a few times. There are also very few interactions between penguins heading towards their burrow; I saw a few penguins bickering each other, one of them usually retreating with the other following him on a small distance before coming to a halt. It happened once while I was standing on a narrow path, and the fleeing penguin ran over my shoes to get away from the male that had lunged towards him.

On one occasion a penguin (female?) came a few centimetres from my legs as I was sitting, laid down and stayed there for 50 minutes. I moved from lying to a sitting position, opened and closed my Pelican case a few times during my experiment, stood up and walked around her to the burrow I was working on, went back, and she stayed there. She was following my every move, sometimes looking a bit alarmed, but she only went away when I stood up a second time and walked more briskly.

These observations at Flea Bay are quite different from what I hear happens in colonies such as Oamaru (New Zealand) or Philipps Island (Australia), where the penguins' breeding grounds are being observed by numerous tourists and where powerful spotlights enlighten the grounds at night. There, I was told (S. Helps), penguins are more familiar with the noise and the light than the ones in Flea Bay, but coming out from sea they tend to run or walk quickly to their burrows without pausing much on the way. What I saw at Flea Bay, where I was one of the rare people to be able to watch them at night, might be a bit closer to their natural behaviour in the wild.

Reaction of the penguins to the audio playbacks

On hearing penguin's bray calls on audio playbacks, penguins freeze and listen very intently; some of them look in the direction of the speaker, trying to spot the caller. They seem to be listening more intently to my playbacks than to other penguins calling around. This could be explained by the fact that the audio calls I use come from recordings made in 1985 in Long Bay, located 10 km in a straight line from Flea Bay; penguins would therefore consider the calls to come from total strangers, thus particularly calling their attention.

On hearing the sounds of a fight, most penguins move away from the speakers. I saw a group scattering away in a few seconds; on another occasion, the penguins moved away a few steps but stayed in the area and listened. They seemed to listen very intently to the triumph call being played just after the fight sounds. On a few occasions penguins in the vicinity called over the triumph call, overlapping the playback call.

On one occasion I filmed a female penguin inside her burrow while carrying on with my experiment; during the settling period bray calls could be heard from a couple in the vicinity, and the subject didn't react much to them. However, when the audio playbacks were played, featuring the stranger penguins, she froze and listened very intently to the bray calls.

Parental care during incubation and guard stage

During the incubation period, parents swap about every week on their incubation duties (Francis & Shireen Helps, personal communication). As they enter their burrow, penguins are usually greeted by their partner and mutual calls can be heard for around 10 sec. They will repeat these calls every now and again, and do so most vigorously if some penguin walks past their burrow or if I make a sound while moving.

Sometimes aggressive calls can be heard from the penguin inside the burrow when its partner comes in: in these cases it is likely that the first penguin didn't recognise his partner right away, as mutual calls immediately follow the angry calls.

Penguins will be much more likely to call or attack an intruder when both of them are in the burrow rather than when they are alone.

I saw a swapping by partly removing the lid of a nesting box; the newcomer went to incubate the eggs immediately after the end of the first mutual calls. The two penguins moved cautiously, sliding against each other's bellies, to uncover the eggs as least as possible.

Penguins will usually stay around 10-15 minutes together before the partner released from its duty heads back to sea. I saw a penguin exit its burrow then go back into it after a few seconds; mutual calls were heard. The same penguin came out again 10 minutes later and headed for the sea.

Coming close to hatching, penguins tend to swap more frequently, about every 2-3 days (estimation).

When the chicks hatched they swap every day or every two days (F & S Helps). During the guard stage I have made the same observations as for the incubating period when penguins entered their burrow to relieve their partner, but both penguins tended to stay together much longer in the burrow.

Notes: Solveig Mouterde

Annexe II

1. Formulaire rempli pour le Comité d’Ethique Animale
de l’Université de Waikato (protocole n° 691)

2. Demande de permis d’expérimentation animale
au DOC (Department of Conservation)

THE UNIVERSITY OF WAIKATO

APPLICATION TO THE ANIMAL ETHICS COMMITTEE
FOR APPROVAL OF EXPERIMENTS ON ANIMALS

ANIMAL SPECIES: Little Blue Penguins

NUMBER OF ANIMALS: up to 50

STARTING DATE: August 2007

COMPLETION DATE: December 2007

1. (a) Name of applicant: Solveig Mouterde
- (b) Position: Sixth year vet student completing an "Internship" in Biological Sciences
- (c) Department: Department of Biological Sciences
/Address for Mailing)
University of Waikato, Hamilton
- (d) Contact Phone number & email address: 8384466 extn.8123 ; solveigm@waikato.ac.nz
- (e) Qualifications and Experience:
2002 : Admitted to the National Veterinary School of Alfort (ENVA), France
2006 : Veterinarian Fundamental Studies Diploma
2007 : Additional study year focusing on sheep and goat medicine
- I have been handling animals, including cats, dogs, cattle, sheep, goats and horses, as part of my practical training at the Veterinary School since 2004. In 2003 and 2004 I worked on an optional course in the wildlife rehabilitation center of the School, handling and looking after a variety of european birds (pigeons, raptors, swanns, owls etc...).
- (f) Have you previously carried out related experiments? No
- (g) Other Personnel involved (including titles and roles):
Prof. Joseph R. Waas (thesis supervisor)
Bruce Patty (technician)

2. Title of Project:

Function of the triumph display in little blue penguins *Eudyptula minor* : investigating the "social conditioning hypothesis".

3. Aim of Project (written in terms that people with a non-scientific background will understand):

To determine if animals use threat displays to “condition” opponents to associate their individually distinctive signals with “fear” responses elicited by exposure to overt aggression.

4. Significance of this Project (written in terms that people with a non-scientific background will understand):

Little effort has been devoted to understanding why aggressive displays are effective in deterring opponents. In particular, the role that learning plays in how animals use and perceive aggressive displays has been ignored. We will determine if the “triumph displays” used by little blue penguins (and many other animals) immediately after fights make opponents associate their individually specific signals with fear (through the process of “classical conditioning”).

5. Is/Has this work already being/been carried out (provide details)

(a) In New Zealand? Experimental investigations of the function of triumph displays have yet to be conducted. However, a similar protocol involving call playbacks and heart rate measurements has been successfully conducted by S. Winter and J.R. Waas in 1999 to investigate individual recognition in this species.

(b) Overseas? No

6. Have alternative methods to achieving the aims that do not involve the use of animals been explored?

Not applicable ; live animals must be used to investigate the function of triumph displays.

7. How will the results of this work be disseminated?

This work will be presented in my veterinary thesis, as the final step of my qualification in France.

It will also be published as a scientific paper in an international journal, and be presented at a scientific conference.

8. Description of Experiments

(a) Full details of procedures

The experiments will be conducted on free living little blue penguins on the South Island, during the incubation period (August to November) of the 2007-2008 breeding season. Only single penguins incubating eggs in their burrow will be selected for the experiment.

1. The eggs will be carefully removed from the burrow (the eggs being protected from the pecks of subjects by the fieldworker’s hand) and placed in a portable incubator, at 37°C, for the duration of the experiment. An artificial egg will be placed in the center of the nest (using a hand to gently slide it under the subject’s body) and will enable us to measure the penguin’s arterial pulse, and thus indirectly its heart rate, with an infrared sensor (as used by Winter, 1999, in a previous University of Waikato protocol).
2. Each subject will hear two sets of playbacks, a “Winner call” series and a “Loser call” series (Figure 1). Prior to starting each test, a 30 minute settling period will be observed in silence after the real eggs are replaced with the artificial one, allowing the subject to settle and return to incubation. During the final 10 minutes the heart rate of the subject will be measured; this measurement will be used as a control (the subject being settled and undisturbed).

The “Winner call” series will consist of four bray calls to simulate the presence of two birds (eg. A and B) outside of the subject’s burrow (Figure 1). Each of these bray calls will be separated by 10 seconds of silence. A fight playback will then follow, simulating a fight between the two previous birds, and the bray call of the first bird (eg. A) will follow immediately after, simulating a triumph call. After another five minutes period of silence, the bray call of that same bird (the “winner”, eg. A) will be played, and the heart rate changes of the subject in response to the playback will enable us to determine how it reacts to this apparent winner’s call.

After a 60 minute break, the “Loser call” series will take place, with the same subject. This second set follows the same pattern as the first, with two different bird calls (eg. C and D), except that the apparent loser’s call will be broadcast at the end of the test (following the 5 min recover period; Figure 1). This design will enable us to compare the subject’s reaction to an apparent “loser’s call” with that associated with the “winner’s call”(Figure 1).

The different sequences in the playback will be selected from balanced order sequences developed by a statistician (David Duganzich, Ruakura).

3. When the second playback test is finished, the penguin will be removed from the burrow and placed in a black cloth bag. A blood sample will then be drawn for sex differentiation by piercing the skin of the foot with a sterile syringe needle in order to collect a bead of blood on blot paper (FTA Card) ; the area will be disinfected before and after the sampling using an ethanol solution. The artificial egg will be removed from the nest and carefully replaced with the real eggs. The subject will be released into its burrow.

The experiments will be conducted on Flea Bay, on Banks Peninsula, or at Oamaru. Up to 50 penguins will be tested with playback recordings on clear, calm nights, between 1900 and 0500h. A department of Conservation permit will be obtained before any work begins (a process that involves iwi consultation).

Playbacks will be broadcast through a high quality speaker using a Sony DAT. The speaker will be placed 2,5m from the entrance to the burrow, and playback volume will be matched using a sound level meter to the level of the call of a lone bird in natural conditions (c. 85dB). Each penguin will only hear two sequences on one night and will not be re-tested.

The burrows will be selected so as to be far enough from one another to reduce the possibility of pre-exposure of subjects to treatments.

If a subject shows excessive signs of distress during the playback sequence (extreme agitation and/or vocalizations, flight from the burrow, non-acceptance of the artificial egg), the experiment will be ceased immediately.

(b) The statistical design of the experiments

An unbalanced multi-factorial least squares model will be used to analyse the data (an approach adopted in consultation with David Duganzich, Ruakura).

9. **List the relevant SOP’s (#) to be used:** N/A
10. (a) **Where experiments will be conducted:** Flea Bay, on Banks Peninsula / Oamaru
 - (b) **Where the animals will be housed:** N/A
 - (c) **Person in immediate charge of laboratory and housing:** N/A
 - (d) **Veterinary advisor to the laboratory:** Dr G. Verkerk
11. **Is there an operational procedure required for the use of a product (drug/chemical) in these experiments?**
No
12. (a) **Anaesthetic:** N/A
 - (b) **Method of Restraint:** Penguins removed from their burrow will be placed in a black fabric bag (the birds settle quickly under these circumstances). To draw the blood sample, only the foot will be placed through the bag opening to limit stress to the bird.
 - (c) **Will the animal have to recover from anaesthetic?** _____

(d) How will you deal with post-operative pain and/or discomfort? _____

13. What is the fate of the animals at termination of experiment?

Released into their burrow to continue incubation

14. Has this application in whole or in part previously been declined approval by another Animal Ethics Committee?

No

15. For experiments to be undertaken at Ruakura or at other facilities under the control of another Animal Ethics Committee, has an application also been made to that Committee:

No

If 'YES' state which Committee _____

16. Is any of this work being used in a thesis to be submitted for a degree at The University of Waikato?

No

This work will be used in my thesis which will be submitted at the National Veterinary School of Alfort, France.

17. I have read and understand the conditions outlined in the Code of Ethical Conduct for the Use of Animals for Teaching and Research.

Yes

18. Further conditions:

In the event of this application being approved, the undersigned agrees to inform the Ethics Committee of any change, subsequently proposed, which may affect animal welfare.

If any death or illness occurs in the animals which may in any way be construed to be part of the experimental condition this must be reported to the Ethics Committee.

Signed by the applicant: _____ Date: _____

Signed by the Supervisor: _____ Date: _____

Approved/NOT approved

Signed on behalf of the Committee:

.....

(Chairperson)

Date:

.....

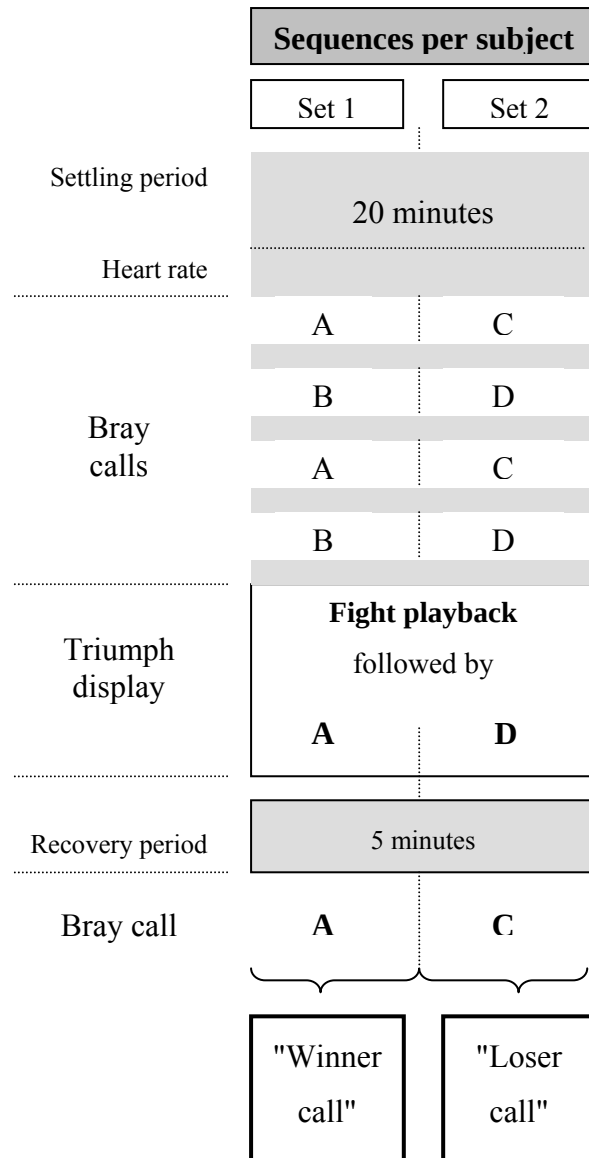


Figure 1 : Experimental design for the triumph display experiment

The capital letters A, B, C and D stand for the bray calls of four different little blue penguins. The boxes colored in light grey represent periods of complete silence. The total sequence will be 80 minutes long (40 minutes for each test). The subject will be left undisturbed during one hour between the two tests.



High Impact, Research and Collection Application Form

Applicants are required to cover the costs of processing their application. A *processing fee deposit* of \$380 + GST, is payable in advance. The Department will consider your application and supply you with an estimate of further charges that may be incurred to process your application. Application processing fees are not refundable if your application is unsuccessful.

Applicants will be advised if further information is required before this application can be fully processed by the Department. The Department recommends that the applicant contact the relevant Conservancy Officer to discuss the application prior to filling in this application form.

Office Use Only

Application *processing fee deposit* \$

received on: / /

A. The Applicant

Applicant (company/individual)

Joe Waas and Solveig Mouterde (Waikato University)

Legal Status (tick)

Individual

☒

Company

☐

Trust

☐

Incorporated Society

☐

Research Institute

University of Waikato, Biology Department

Contact Person

Solveig Mouterde / Laura Molles (Lincoln University)

Postal Address

Biological Science Office, University of Waikato
E block – level 2 Gate 8
Hillcrest Road, Hillcrest
Hamilton

Phone

07 8384466 *8123

Cell Phone

0211170151

E-mail

solveigm@waikato.ac.
nz

B. The Area

Describe the areas of your operation in detail (eg track names and hut names) and attach map. Identify the status of the area(s) (ie national park, conservation area, forest park, recreation reserve etc). If you are unable to identify the areas or you do not know them, seek the assistance of departmental staff.

Flea Bay, Banks Peninsula

C. Details of Proposed Activity

What is the proposed activity? Include details of the reason for the collecting or undertaking research. (Append a copy of the research outline. Include FORST programme reference if applicable.)

Please refer to attached file (Application to the Waikato Animal Ethics Committee for Approval of Experiments on Animals).

The protocol has been accepted by the Waikato Ethics Committee in July 2007 (Protocol n° 691).

It has been rated as a grade A ("Manipulations that involve minor stress or pain, any pain is of short duration") by the Waikato Ethics Committee, having the lowest possible level of suffering on the subjects.

Please describe the methods of collection / research.

See attached file.

Please note that as an alternative to drawing blood for sexing, we can use bill measurements.

Purpose of collecting/research

Research

☒

Educational

☐

Commercial Use

☐

Type of material to be collected/researched

Little Blue Penguins (*Eudyptula minor*)

Quantity of material to be collected/researched

Up to 50

How many people are involved in the research activity? (please provide names of the field staff or assistants involved in the research)

Pr. Joe Waas (supervisor), Waikato University

Bruce Patty (technician), Waikato University

Laura Molles, Lincoln University

Proposed dates

10/09/07

to

20/10/07

Alternative dates

As soon as possible

Method of transportation to the site

On foot

Will any of the material be used for genetic modification outside of gene sequencing for taxonomic purposes? (if yes, please attach ERMA application)

No

Will any of the material or its DNA be leaving New Zealand? (yes/no)

No

If yes where will the sample be stored?

Please list any Department facilities that will be used

N/A

D. Identification of Actual and Potential Effects of Proposed Activity

Please describe the direct and indirect effects that your proposal will have on the following conservation values. Failure to complete this section may result in a decline of your application. All activities have effects.

Describe the effect of your activity on the species or its habitat

This activity will result in a short term disturbance to approximately 50 penguins. Over the research period each penguin will be disturbed on only one occasion. Eggs will be removed from the burrows and kept in an incubator for the duration of the experiment (approx. 2.5 hrs). A single drop of blood will then be collected by a pin prick on the foot of each penguin, for sexing purposes. This is the least invasive way of sexing penguins and the pain

inflicted is minor compared to injuries that penguins can sustain during fights. However, we can use bill measurements as an alternative to drawing blood for sexing.

At the conclusion of the experiment eggs will be returned to the burrows and penguins left undisturbed to resume incubation.

A very similar protocol has been successfully used on little blue penguin colonies at Tiri Tiri Matangi and Mt Maunganui in 1999 (refer to protocol details in attached Ethics Committee Application). No nests were abandoned and no eggs were lost as a result of the procedure.

Natural waterways or bodies of water?

No effect

Any disturbance of native vegetation?

No effect

Disturbance to soils, wetlands or any other natural feature either during the initial start-up phase or on an ongoing basis?

No effect

Wildlife species either within or near the area where you want to operate? eg kea

No other species will be disturbed.

Historic or archaeological sites?

No effect

What other visitors will be present? Describe the effect of your activity on other visitors, whether they are on commercial tours or a private visit?

Experimentation will occur at night between the hours of 7pm and 5am. It is unlikely that visitors to the area will be present during this time period.

What aspects of your activity will be visible from within or adjoining the areas where you want to conduct your activity (please explain)?

Experimentation will occur at night between the hours of 7pm and 5am. As such it is unlikely that our activities will be visible except within the immediate vicinity.

Is it possible that your activity will introduce weeds, including lake weeds, or seeds of weeds into the area (please explain)?

It is highly unlikely that this activity will introduce weeds into the area.

What is the risk of fire from your activity (please explain)?

The risk of fire from this activity is minimal.

What noise will be caused by your activity (please explain)?

The playback sequences will consist of penguin bray calls and fight noises (flapping sounds, growls) at a level of approximately 85dB. Penguins being removed from their burrows may also make some noise (bray, growl). These sounds are common in penguin colonies, and as such, will cause minimal disturbance.

Is there any aspect of your activity that will effect current or future public access to the area (please explain)?

No effect

What effects will your activity have on plants, animals or sites of traditional importance to Maori and who have you consulted over this matter?

Apart from the above documented impacts on the little blue penguins, no other plants or animals will be affected. No Maori have been consulted over this matter.

Will your activity have any positive effects on natural or historic values (please explain)?

This research will increase our knowledge of little blue penguins. At present little is known about the function of triumph calls or displays in this species. In addition to conditioning their conspecifics to associate their vocal signature with the fear or pain caused by the defeat (and thus to avoid costly fights in the future), penguins may also use this type of display to establish their “reputation”. Penguins have been observed ‘cashing in’ on the triumph calls of other victorious penguins ; by calling over the winner’s bray call weaker individuals might enhance their standing within the colony. This experiment will reveal how penguins react to triumph calls, and thus may explain much about the behaviour of this important New Zealand species.

Will your activity promote understanding of conservation (please explain)?

Gaining a fundamental understanding of a species’ basic biology is critical to the development of conservation plans and wildlife management. Basic biological research forms the foundations for all subsequent research on the species, be it applied research like conservation biology or “pure” research on issues like animal communication or mate choice. This is something that conservation biologists have become keenly aware of in New Zealand and overseas. For example, studies of kokako vocal behaviour (Molles et al. 2006, Molles & Waas 2006) were crucial in the development the “acoustic anchoring” technique currently being used to establish translocated communities of kokako (Molles et al., In Press). This technique has now been adopted in translocation work on many other species in New Zealand.

E. Measures to Avoid, Remedy or Mitigate

Where you identified actual or possible adverse effects in your description, please also describe the actions you propose to take to avoid, remedy or mitigate those effects.

Example: Weeds may be introduced on sampling equipment. Proposed action to avoid this: washing of sampling equipment before arriving in sampling area.

The disturbance caused by the experiment will be mitigated by a gentle handling of the penguins, avoiding all unnecessary stress to the animals. I am a veterinarian (graduated in France, see Ethics Application for details), and as such have experience in taking blood from an animal in a professional and humane way.

The incubator temperature will be set at the appropriate temperature so as to keep the eggs warm for the duration of the experiment.

Thank you for your application. Please ensure that:

- * You have attached any maps, plans and additional information relevant to your application.
- * Your *application processing fee deposit* of \$380 + GST is included with your application.

If you have any queries on the application process, please contact the nearest Conservancy Office of the Department of Conservation.

I certify that the information provided on this application form and attached additional information is to the best of my knowledge true and correct:

Signature of Applicant

Solveig Mouterde

Dated:

27-08-07

Signature of Witness

Bruce Patty

Dated:

27-08-07

Address of Witness

Biology Department, University of Waikato

This application is made pursuant to sections 17R and 17S of the Conservation Act 1987 [and (where applicable) section 49 of the National Parks Act 1980/Section 59A of the Reserves Act 1977].

All costs relating to the application are payable by the applicant to the Department of Conservation (see section 60B of the Conservation Act 1987).

Applicants should be aware that provisions of the Official Information Act may require that some or all information in this application be publicly released if so requested.
