

1. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1 Caractéristiques générales du manchot empereur

Les **manchots** appartiennent à l'embranchement des Vertébrés, classe des Oiseaux, sous-classe des Impennes, qui ne comporte qu'un seul ordre, les Sphénisciformes et une seule famille : les **Sphéniscidés**. On distingue 6 genres et 18 espèces de manchots, **tous ayant perdu la faculté de voler**, leurs ailes s'étant adaptées à la plongée en se transformant en ailerons (Simpson, 1976 ; Tollu, 1988). Les manchots sont **uniquement inféodés à l'hémisphère Sud** et sont largement distribués de l'Equateur (Iles Galápagos, 4°S) au pourtour de l'Antarctique (78°S), dépendant pour leur nourriture des courants froids des eaux océaniques. Totalement adaptés à la vie aquatique et à la plongée, leurs colonies se distribuent sur les îles ou les côtes dépourvues de mammifères terrestres prédateurs (Simpson, 1976 ; Tollu, 1988). Ils pondent leurs œufs à terre, pour la plupart dans un nid constitué de cailloux ou végétaux divers. Seules les deux plus grandes espèces (les manchots royal et empereur) ne construisent pas de nid et incubent leur unique œuf sur leurs pattes (Tollu, 1988). Seuls les manchots empereur et adélie se reproduisent en bordure du continent antarctique, les manchots à jugulaire et papous en péninsule antarctique.

Les premières descriptions du **manchot empereur** *Aptenodytes forsteri* (**Figure 1**) sont liées aux explorations polaires. Le premier spécimen rencontré a été dessiné durant le second voyage du Capitaine Cook (1772-1775) par les naturalistes G. et J.R. Forster, qui ont donné leur nom à l'espèce actuelle, *forsteri*. Le terme *Aptenodytes* tire son origine des mots grecs *apteron*, qui signifie « sans aile » et *dytes*, signifiant « plongeur ». La première colonie a été découverte en 1902, par le Docteur E.A. Wilson, participant à la tragique expédition du capitaine Scott (Wilson, 1907 ; Sapin-Jaloustre, 1952 ; Prévost, 1961). Le manchot empereur est de loin le plus grand de tous les Sphéniscidés. Adulte, sa masse peut varier de **20 à 40kg**, en fonction de la déplétion de ses réserves énergétiques pour une taille de **1,15 à 1,20m** (Prévost, 1961 ; Le Maho, 1977). Le manchot empereur une **espèce longévive** : il atteint sa maturité sexuelle entre 4 et 6 ans et sa durée de vie est estimée à une vingtaine d'années (Jouventin, 1971). Les causes de mortalité sont variées, en mer pour les adultes et juvéniles ou à terre sur le site de reproduction pour les poussins et les femelles lors de la ponte. Les **prédateurs en mer pour les juvéniles et les adultes** sont le léopard de mer (*Hydrurga leptonyx*), qui peut les attaquer à proximité de la colonie, ou l'orque (*Orcinus orca*), au large. La mortalité au stade œuf concerne surtout la perte de l'œuf par des adultes inexpérimentés ou des couveurs démotivés (Birr, 1968). Les œufs peuvent également être perdus lors de conflits ou bousculades au cours de l'incubation sur la colonie (Birr, 1968). Les pertes en œufs sont maximum au mois de mai, juste après les pontes ; au mois de juin, seuls les adultes expérimentés sont encore couveurs et un minimum d'œufs est perdu. La mortalité la plus importante intervient au stade **poussin** : ils meurent surtout de froid lors de **conditions météorologiques très défavorables**, notamment lors de blizzards, et de malnutrition, lorsque les voyages alimentaires des adultes sont trop espacés, de juillet à novembre (Prévost, 1961 ; Mougín, 1966). Les deux prédateurs des poussins sur la colonie sont les pétrels géants (*Macronectes giganteus*) et dans une moindre mesure les skuas antarctiques (*Catharacta maccormicki*), ces derniers étant surtout charognards.

Figure 1 : Adulte manchot empereur et son poussin



Les manchots empereurs, comme tous les Sphéniscidés, sont exclusivement des **prédateurs marins**. Ils chassent dans les eaux froides bordant l'Antarctique qui sont les plus riches du globe et recèlent une biomasse considérable, notamment planctonique. Ils se nourrissent notamment de **krill**, zooplancton de l'ordre des Euphausiacées. Ils chassent également des **poissons**, comme *Pleuragramma antarcticum*, ou d'autres espèces de la famille des nototheniidés. Leur troisième type de proies sont les **céphalopodes**, calmars notamment. Le régime alimentaire des manchots empereurs montre d'importantes variations en fonction de la localisation de leur colonie et de la période de l'année. Les proportions peuvent varier pour les poissons de 20 à 96%, de 1 à 68% pour le krill et de 3 à 65% pour les céphalopodes (Kooyman, 2002). Les poussins, jusqu'à leur mue et leur départ en mer, sont nourris par régurgitation du contenu stomacal des adultes. Les adultes chassent le krill et les poissons pélagiques sous la banquise mais peuvent capturer des proies benthiques à des profondeurs de plus de 500 mètres (Kooyman et Kooyman, 1995 ; Ponganis *et al.*, 2000). La durée maximale d'une plongée enregistrée est de 22 minutes, la profondeur de plongée maximale étant de 564 mètres (Wienecke *et al.*, 2007).

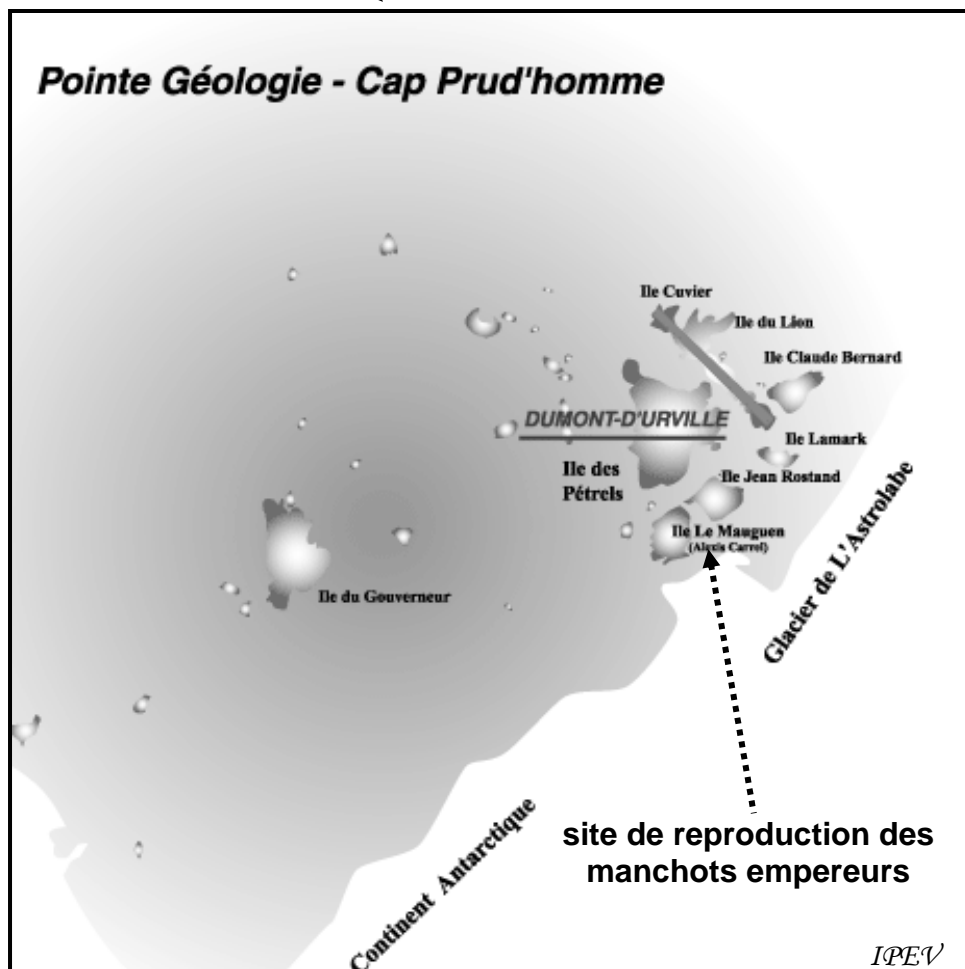
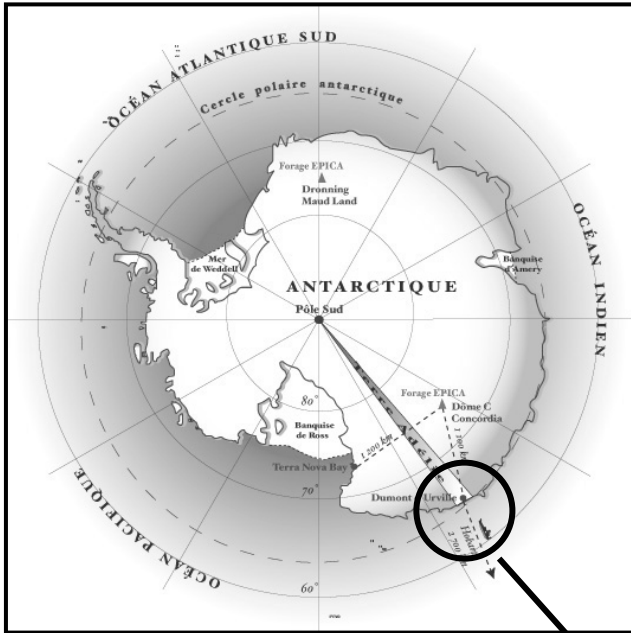
Les **colonies des manchots empereurs** sont situées exclusivement en **bordure du continent antarctique**, entre les latitudes 66° et 78° Sud (**Figure 2**). Il est difficile de connaître la totalité des colonies existantes, et surtout leurs effectifs, de par leur localisation quasi-inaccessible en hiver. Les derniers chiffres en date recensent 45 colonies (Kooyman, 1993 ; Lea et Sopper, 2005), la population entière étant estimée de 300000 à 350000 individus

(Le Maho, 1977). Les effectifs de chaque colonie sont très variables : la colonie la plus importante possède 22000 couples reproducteurs (Kooyman, 2002), la plus petite colonie compte 300 individus seulement, alors que dans la plupart des autres colonies on compte de 2000 à 3000 reproducteurs (Le Maho, 1977). Une des colonies les plus étudiées par les biologistes est celle de **Pointe Géologie**, en **Terre Adélie**, située à moins d'1km de la base scientifique française de Dumont d'Urville (**Figure 3**). Découverte en 1950, elle regroupe environ 5000 à 6000 individus actuellement, alors qu'en 1956 les effectifs étaient estimés à 12500 individus (Cendron, 1952 ; Prévost, 1961). Cette diminution de moitié de la population depuis les 50 dernières années semble être liée à une diminution de la survie adulte dans les années 1970 (Barbraud et Weimerskirch, 2001). La principale hypothèse expliquant cette diminution de survie est une augmentation des températures de surface de l'océan et une diminution de l'extension de la banquise relevées à cette période, associées également à une augmentation des températures externes (Barbraud et Weimerskirch, 2001).

Figure 2 : Répartition des colonies de manchots empereurs actuellement connues



Figure 3 : Emplacement de la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie)



Toutes les colonies sont installées en hiver sur de la glace de mer, le **cycle reproducteur du manchot empereur** étant étroitement **dépendant du cycle des glaces**. Plusieurs facteurs semblent déterminants pour l'établissement d'une colonie de manchots empereurs (Prévost, 1961 ; Kooyman, 1993) :

- la **stabilité de la glace de mer** est considérée comme l'une des conditions principales. En Terre Adélie par exemple, le site de reproduction est isolé entre le continent et deux îles (**Figure 3**) : cette zone est la première à être prise en glace en mars, est rarement soumise à des débâcles partielles pendant l'hiver et est la dernière à débâcler en été (novembre-décembre).

- la présence de **grandes surfaces planes** de glace ou de neige, la taille du manchot empereur et sa démarche chaloupée le rendant très peu habile à se déplacer sur des rochers.

- la **proximité des zones de nourrissage** et la présence de polynies (zone d'eau libre au sein de la banquise) peu éloignées de la colonie pendant l'hiver, ou de rivières formées entre les îles ou les glaciers.

- la présence d'un **microclimat** sur la colonie venant tempérer les conditions météorologiques. En Terre Adélie, le glacier de l'Astrolabe coupe les vents dominants catabatiques parfois très violents et de secteur sud-est, produits par le déferlement de l'air froid et dense qui descend les pentes continentales à partir du plateau antarctique. Ce microclimat favorable leur permet d'être exposés à des températures ambiantes de 8% supérieures et des vitesses de vent de 44% inférieures aux valeurs enregistrées par la station météorologique située sur l'île des Pétrels, à 500 mètres environ de la colonie de manchots empereurs (Prévost, 1961 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966). Cependant, les températures moyennes mensuelles s'échelonnent en été de -1 à -7°C et en hiver de -10 à -18°C (Prévost, 1961 ; Barbraud et Weimerskirch, 2001). Les vents catabatiques sont de plus particulièrement violents, le record enregistré étant de 320km.h⁻¹. Le pouvoir de refroidissement, prenant en compte les effets combinés de la température et de la vitesse du vent (Siple et Passel, 1945) varie ainsi en moyenne de -15 à -50°C en hiver, pouvant être encore inférieur lors de blizzards qui augmentent encore les pertes thermiques.

Au cours de leur cycle annuel, les manchots empereurs sont donc contraints d'effectuer de nombreux allers-retours entre leurs zones d'alimentation et leur site de reproduction, tout en faisant face à des conditions météorologiques très défavorables.

1.2 Un cycle de reproduction unique

Le manchot empereur est en effet la seule espèce animale à venir se reproduire durant le rude hiver antarctique sur la glace de mer. Il est l'un des homéothermes confronté aux plus basses températures du globe. Son cycle est étroitement dépendant de celui des glaces et les mâles vont jeûner près de quatre mois, les femelles près de deux, afin de mener à bien leur reproduction. Comme pour tous les manchots, leur reproduction est caractérisée par une alternance de phases de jeûne plus ou moins longues sur la colonie et d'alimentation en mer.

Il est le seul manchot à ne pas posséder de territoire, celui-ci étant restreint à sa poche incubatrice (Isenmann et Jouventin, 1970). L'incubation est ainsi dite ambulatoire : les mâles et les femelles se déplacent avec l'œuf ou le poussin logé dans un repli de peau abdominal et placé sur les pattes. Ne possédant pas de comportement territorial, les manchots empereurs sont très peu agressifs (Isenmann et Jouventin, 1970). Ces deux caractéristiques leur permettent ainsi d'économiser de l'énergie à travers la formation de groupes denses, les « tortues », tout au long de leur cycle de reproduction.

Le cycle de reproduction complet du manchot empereur s'étend du **mois de mars au mois de décembre**, soit près de 10 mois (Figures 4 et 5 ; Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971).

Figure 4 : Cycle de reproduction du manchot empereur

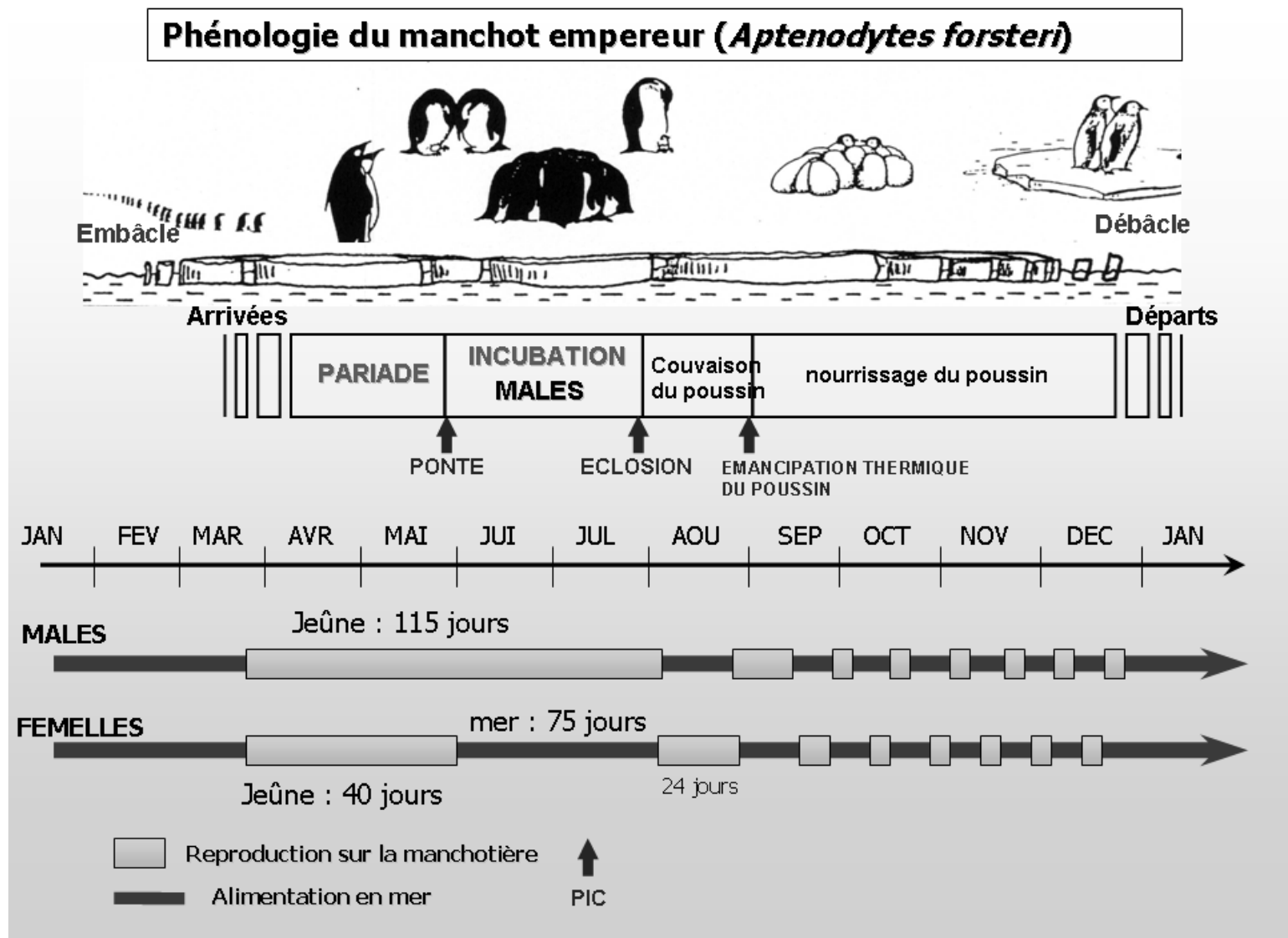


Figure 5 : Illustration du cycle de reproduction du manchot empereur



arrivées



pariade



incubation



croissance des poussins



mue et départs

1.2.1 Période de pariade

Dès début mars la banquise se forme et les adultes reproducteurs ayant passé 2 à 3 mois en mer afin de reconstituer leurs réserves graisseuses rejoignent leur colonie : ils pèsent alors de 30 à 40kg (Prévost, 1961). Les arrivées s'échelonnent sur 1 mois et demi environ, le maximum des arrivées ayant lieu fin mars (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971). Les manchots empereurs arrivent généralement en colonnes rangées de plusieurs centaines d'individus, pouvant parcourir plus de 100km afin de rejoindre la colonie (Budd, 1962).

On nomme **pariade** la période s'étendant **depuis la formation du couple jusqu'au départ de la femelle**. Une fois arrivés, les couples se forment rapidement : c'est la période des **parades mutuelles** et des bagarres en trio (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971). Après les appariements, pendant lesquels de nombreux chants sont émis successivement par les deux partenaires et qui aideront ultérieurement à leur reconnaissance mutuelle, le couple stable observe un silence préposital jusqu'à la ponte. Les couples s'isolent en marge de la colonie et se déplacent ensemble, avec une démarche chaloupée caractéristique : les deux partenaires ne se séparent plus. Les couples sont fidèles pour la durée du cycle, la fidélité inter-annuelle étant faible, estimée à 14,5% (Isenmann *et al.*, 1971). La **reconnaissance individuelle** entre les deux partenaires est très importante puisque l'absence de territoire ne peut fournir aucun indice de reconnaissance, elle s'effectue par le chant, véritable signature vocale (Jouventin, 1971). Le maximum des **copulations** a lieu fin avril. Les **pontes** s'étalent sur tout le mois de mai jusqu'au début du mois de juin, le pic des pontes ayant lieu vers le 20 mai. La femelle pond un seul œuf, pesant environ 450g (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971). Quelques heures après la ponte, la femelle confie l'œuf au mâle qui va assurer seul l'incubation. Le moment de l'échange est très actif, de nombreux chants successifs sont échangés entre les deux partenaires. La femelle part alors se nourrir en mer, à quelques centaines de kilomètres de la colonie, dans des polynies ou des zones de pack dense (Ancel *et al.*, 1992 ; Croxall, 1997). Les femelles ont alors jeûné un mois et demi environ (40 à 50 jours en moyenne), perdant 20 à 25% de leur masse initiale (Prévost, 1961).

1.2.2 Incubation

Ce sont ainsi les mâles qui couvent l'œuf, placé sur leurs pattes contre la poche incubatrice, pendant 65 jours environ. Il est couvé à une température constante de 35 à 36°C (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). Les mâles subissent ainsi un jeûne physiologique de près de 4 mois : il est estimé à 115 jours en moyenne, et varie de 105 à 134 jours (Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971). Leur activité est alors très réduite, ils se déplacent avec l'œuf et vont former les « tortues », groupes très denses, rassemblant le plus souvent la totalité des 2500 reproducteurs à Pointe Géologie. Ils subissent ainsi lors de leur jeûne des conditions météorologiques très défavorables (pouvoir de refroidissement moyen de -30°C en 2001) pendant les deux mois d'incubation (Prévost, 1961). Ainsi le couveur mâle, selon la durée de son jeûne physiologique, perd de 10 à 15kg, soit 30 à 45% de sa masse initiale (34 à 40kg) lorsqu'il rejoint la mer libre pour se nourrir (Prévost, 1961). Il devra de plus marcher sur la banquise plusieurs dizaines de kilomètres pour rejoindre l'eau libre. Les mâles ayant atteint

leur poids critique, de 20 à 22,5kg (Le Maho, 1977), sont contraints à abandonner leur œuf avant la fin de l'incubation et le retour de leur femelle. Les éclosions débutent au mois de juillet, le maximum ayant lieu vers le 20 juillet (Isenmann *et al.*, 1971).

1.2.3 Elevage des poussins

La durée moyenne du premier voyage alimentaire des femelles est de 75 jours (Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971). Les premières femelles reviennent début juillet, leur pic de retour ayant lieu fin juillet (de la mi-juillet à début août). Les femelles ont reconstitué complètement leurs réserves graisseuses perdues pendant la parade et vont relayer leur partenaire. L'échange, dans 80% des cas du poussin ou de l'œuf dans 20% des cas, dure quelques heures (Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971). Si la femelle n'est pas revenue avant l'éclosion, le mâle, après avoir jeûné près de 4 mois, est quand même capable de nourrir son poussin pendant plus de 10 jours par une sécrétion oesophagienne blanchâtre, équivalente au lait de pigeon (Prévost, 1961 ; Prévost et Vilter, 1963). L'élevage du poussin dure près de cinq mois (147 jours ; Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971) et comprend en moyenne 14 visites alimentaires entre début août et mi-décembre. C'est la femelle qui nourrit en premier le poussin par régurgitation de son contenu stomacal pendant trois semaines à un mois (Isenmann *et al.*, 1971), alors que le mâle reconstitue ses réserves énergétiques en mer. Le mâle revient, pour une durée de sept jours en moyenne (Isenmann *et al.*, 1971). Puis les échanges sont de plus en plus rapprochés : mâle et femelle effectuent chacun six visites en octobre et novembre, espacées de quelques jours, jusqu'en décembre. La reconnaissance entre adultes et poussins se fait aussi par le chant. Les parents en novembre peuvent posséder plus de 4kg de nourriture dans leur estomac (Prévost, 1961) pour nourrir leur poussin, le krill étant très abondant à cette époque. Le poussin est abrité dans la poche incubatrice et placé sur les pattes de l'adulte jusqu'à son émancipation thermique début septembre (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964). Les poussins sont regroupés en « crèches » dès qu'ils sont émancipés thermiquement. Les premières « tortues » de poussins sont visibles dès le mois de septembre (Arnaud, 1964) lorsque les conditions météorologiques sont mauvaises, notamment lors de blizzards.

Les poussins quittent la colonie à partir de début décembre, le maximum de départs ayant lieu mi-décembre (Isenmann *et al.*, 1971). Ils pèsent alors en moyenne de 10 à 12kg (Prévost, 1961 ; Isenmann et Jouventin, 1970). Après avoir totalement mué, leur duvet de poussin étant intégralement remplacé par le plumage de juvénile, ils partent alors que la glace de mer a en partie ou totalité débâclé. Les juvéniles semblent se disperser relativement loin de leur colonie, à plusieurs centaines de kilomètres (Kooyman *et al.*, 1996).

La mue, effectuée tous les ans en été (novembre à janvier) par les sub-adultes et les adultes, dure un mois à un mois et demi (Isenmann *et al.*, 1971). Elle est complète et très coûteuse en énergie, car les oiseaux ne peuvent pas aller se nourrir en mer et perdent une partie importante de leur isolation thermique assurée par le plumage : ils peuvent perdre 15kg en 30 à 40 jours (Le Maho *et al.*, 1976). Puis ils vont alors rejoindre la mer pour 2-3 mois (Prévost, 1961) afin de reconstituer leurs réserves graisseuses pour le cycle suivant.

Les manchots empereurs, seule espèce à se reproduire au cours de l'hiver antarctique, ont ainsi développé de nombreuses adaptations leur permettant de réduire leurs pertes thermiques afin de faire face à leur long jeûne au froid et ainsi assurer la réussite de leur cycle reproducteur.

1.3 Les adaptations des manchots empereurs au froid

Nous allons tout d'abord rappeler quelques généralités sur la thermorégulation et les transferts de chaleur, avant d'évoquer les adaptations particulières des manchots empereurs afin de faire face au froid, qui concernent notamment leur comportement de thermorégulation sociale.

1.3.1 Généralités à propos de la thermorégulation et des transferts de chaleur

La thermorégulation

Les Oiseaux et les Mammifères sont **endothermes** : ils produisent leur propre chaleur, contrairement aux **ectothermes** (reptiles, poissons), dépendant presque totalement de la chaleur de leur environnement. Les endothermes peuvent ainsi élever leur température interne au-dessus de celle de leur environnement et ont donc été capables de coloniser des milieux froids. Les endothermes régulant leur température interne dans des limites étroites, malgré les fortes variations de la température ambiante, sont dits **homéothermes**. Enfin, on qualifie d'**hétérothermes** les espèces qui sont capables de produire leur chaleur, mais peuvent diminuer leur température interne à des degrés proches de la température ambiante. C'est le cas des espèces hibernantes ou de celles qui utilisent la torpeur afin d'économiser de l'énergie. En effet, le **maintien de la température interne** a un **important coût métabolique** : le métabolisme d'un endotherme au repos est généralement au moins 5 fois supérieur à celui d'un ectotherme de même taille et de même température corporelle (Schmidt-Nielsen, 1997).

La température interne des homéothermes est ainsi soigneusement régulée par des **mécanismes d'homéostasie qui contrôlent la production et les pertes de chaleur afin de maintenir une température centrale relativement constante**, indépendamment de la température ambiante : c'est la **thermorégulation**. La température interne est ainsi régulée par deux mécanismes physiologiques antagonistes :

- la **thermogenèse**, qui correspond la production de chaleur interne à partir de transformations de l'énergie des aliments ou de l'énergie stockée ;
- la **thermolyse**, qui consiste en la dissipation de chaleur vers le milieu extérieur.

La plus grande partie de la production de chaleur d'un endotherme a lieu dans le « **noyau thermique** » du corps, constitué des principaux organes : foie, appareil digestif, etc... A l'opposé, le reste du corps, constitué des muscles et de la peau, correspond à l'« **enveloppe périphérique** ». Les températures des tissus périphériques et des extrémités sont moins constantes et peuvent approcher celles de l'environnement, permettant de diminuer les gradients thermiques et les pertes de chaleur. Concernant le manchot empereur, les études précédentes ont confirmé la constance de sa température interne, avec une **normothermie** estimée autour de **37,5 à 38,5°C** (Goldsmith et Sladen, 1961 ; Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Mougin, 1966 ; Boyd et Sladen, 1971 ; Bougaeff, 1972 ; Jarman, 1973 ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976 ; Le Maho, 1977 ; Dewasmes *et al.*, 1980 ; Groscolas, 1986 ; Ponganis *et al.*, 2001). Il existe cependant dans la bibliographie

de nombreuses variations, notamment en fonction des types de mesures : sondes stomacales, abdominales, ou thermomètres insérés dans le rectum. Le Maho *et al.* (1976) notent que les mesures enregistrées par les sondes stomacales sont en moyenne supérieures de 0,6 à 1,6°C aux mesures cloacales. Les températures cutanées relevées sur le dos, correspondant à l'enveloppe thermique, sont de 28°C en moyenne (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964).

Le contenu total en chaleur corporelle est ainsi déterminé par la **production métabolique de chaleur** et par les **flux thermiques** entre l'animal et son environnement. C'est donc parce que la température ambiante est souvent inférieure à la température corporelle que le maintien de la température interne d'un endotherme est coûteux en énergie.

Rappelons le modèle de Scholander (Scholander *et al.*, 1950) basé sur le principe de la loi de Newton :

$$\text{MR} = \text{C} \cdot (\text{Tb} - \text{Ta}), \text{ avec}$$

MR : taux métabolique (Metabolic Rate)

C : conductance thermique (inverse de l'isolation)

Tb : température interne (Body Temperature)

Ta : température ambiante (Ambient Temperature).

Selon ce modèle, le **métabolisme est constant et minimal dans la zone de neutralité thermique pour laquelle les pertes de chaleur sont minimales**. Dans cette zone de **neutralité thermique**, l'animal n'a pas besoin de dépenser de l'énergie pour maintenir sa température interne constante (**Figure 6**). Il peut ainsi réguler celle-ci en ajustant les pertes de chaleur simplement en modifiant la conductance thermique de la peau. Ceci est réalisé par des activités vasomotrices, par un changement de position pour modifier la surface exposée et/ou par la modification de l'isolation de son plumage ou pelage. Le métabolisme basal est ainsi mesuré dans cette zone, au sein de laquelle il est minimal et constant (taux métabolique basal mesuré sans stress physiologique, au repos, sans stress thermique et à jeun).

Cette zone de neutralité thermique est bornée par la **température critique inférieure (TCI)** et la **température critique supérieure (TCS)** (**Figure 6**).

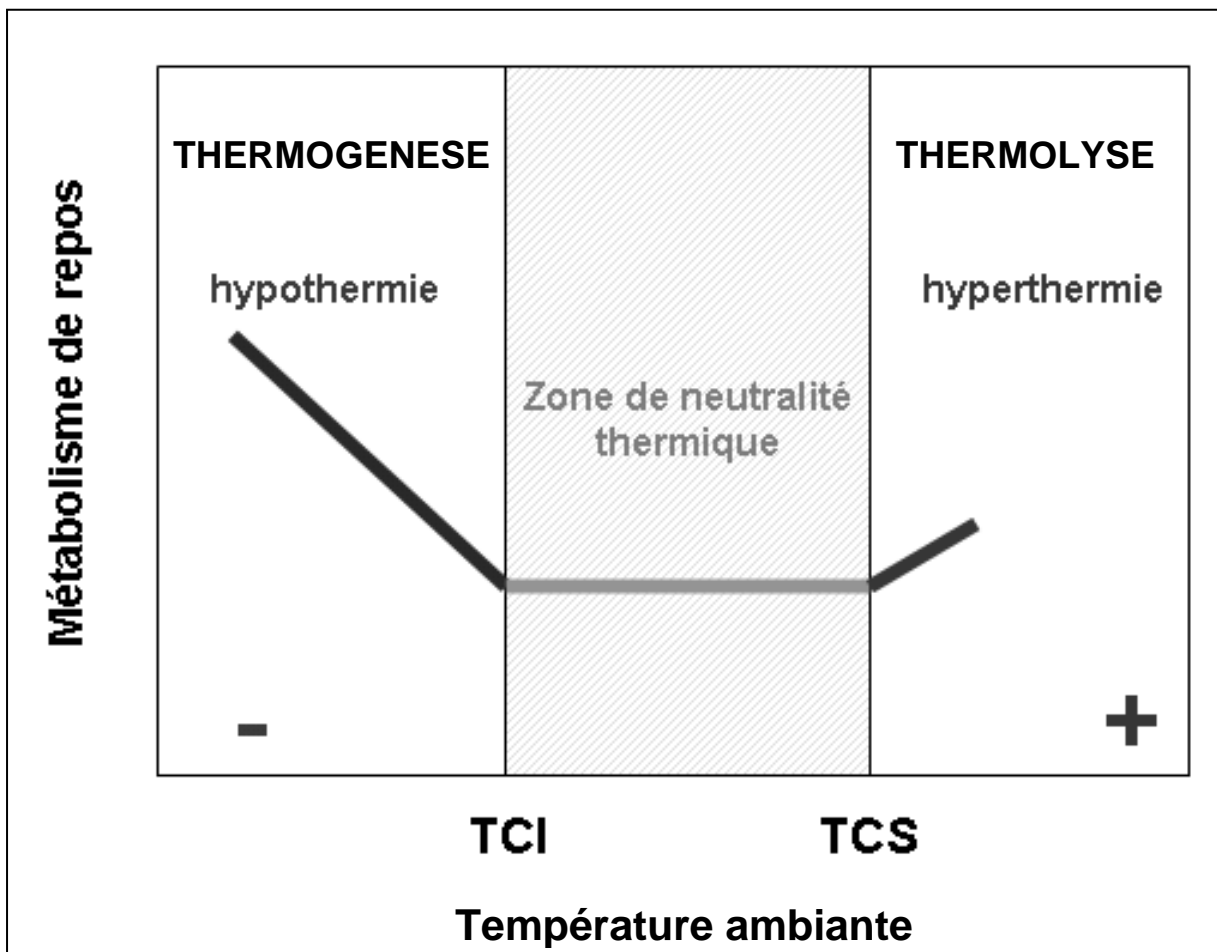
Lorsque l'animal est exposé à des températures inférieures à sa TCI, sa production de chaleur est augmentée : le **métabolisme augmente linéairement** au fur et à mesure que la température externe diminue. Si les pertes de chaleur sont supérieures à la thermogénèse, alors l'animal entre en hypothermie. La thermogénèse peut se faire par **frisson thermique**, qui implique une variation de tonus musculaire : l'élévation de l'activité musculaire permet d'augmenter le métabolisme et la production de chaleur. Un autre type de thermogénèse, la **thermogénèse sans frisson** se fait au niveau du tissu adipeux brun, riche en mitochondries qui produit de la chaleur par oxydation. Chez les manchots, qui ne possèdent pas de tissu adipeux brun, une thermogénèse sans frisson a pu être mise en évidence dans le muscle squelettique (Skora, 1994).

A l'inverse, pour des températures environnantes au dessus de **la TCS**, la thermolyse (*via* l'évaporation, halètement ou sudation) est activée. Si les pertes de chaleurs par thermolyse deviennent insuffisantes pour maintenir la température interne, l'animal entre alors en hyperthermie.

Les manchots empereurs possèdent une très large zone de thermoneutralité, leur TCI étant de -10°C et leur TCS de +20°C (Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976). Leur métabolisme est ainsi minimal pour une large échelle de températures ambiantes.

Figure 6 : Métabolisme en fonction de la température ambiante selon le modèle de Scholander (1950)

La zone de thermoneutralité est comprise entre la température critique inférieure (TCI) et la température critique supérieure (TCS). Elle correspond à l'échelle de température ambiante pour laquelle le métabolisme est minimal.



Les transferts de chaleur

La chaleur corporelle peut être dissipée par différents moyens : conduction, convection, radiation et évaporation (McNab, 1974 ; **Figure 7**).

Le transfert par **conduction** peut être défini comme le transfert de chaleur entre deux milieux de températures différentes, sans qu'il y ait déplacement de l'un par rapport à l'autre. C'est un transfert d'énergie direct, par contact, de la zone la plus chaude vers la zone la plus froide. Par exemple, les transferts se feront au niveau des surfaces du corps d'un individu en contact avec un substrat (roche, neige, etc...).

La **convection** est un transfert de chaleur s'effectuant entre deux milieux de températures différentes se déplaçant l'un par rapport à l'autre. Classiquement, la convection a lieu au niveau de la peau d'un sujet exposé au vent, ou au niveau des parois des voies aériennes. La notion de « *wind-chill* » ou « pouvoir de refroidissement » tient compte de l'effet combiné de la température extérieure et du vent. Par exemple, pour une température extérieure de -15°C et une vitesse de vent de 15km.h^{-1} , la température ressentie sera de -25°C .

Le transfert de chaleur par **radiation** (ou rayonnement) d'un objet à un autre se fait sans contact entre ces objets. Tout corps physique dont la température est supérieure au zéro absolu émet des radiations électromagnétiques.

Enfin, l'**évaporation** concerne tout liquide possédant sa propre chaleur latente d'évaporation, qui est la quantité d'énergie nécessaire pour le transformer en sa forme gazeuse à température constante. Beaucoup d'animaux dissipent la chaleur en laissant l'eau s'évaporer par la surface du corps, ou par la respiration.

La vitesse des transferts de chaleur entrant et sortant d'un animal dépend de plusieurs facteurs :

- de la **surface du corps** par unité de masse corporelle, ou le **rapport surface / volume**. Celui-ci diminue quand la masse de l'animal augmente. Chez les animaux endothermes, qui compensent les pertes par la production de chaleur interne, le taux métabolique par unité de masse corporelle augmente avec la réduction de la taille corporelle. Les animaux peuvent contrôler leur surface exposée par des postures, individuelles ou collectives, à travers la thermorégulation sociale, en se regroupant les uns contre les autres et donc en diminuant leurs surfaces corporelles exposées au milieu ambiant ;

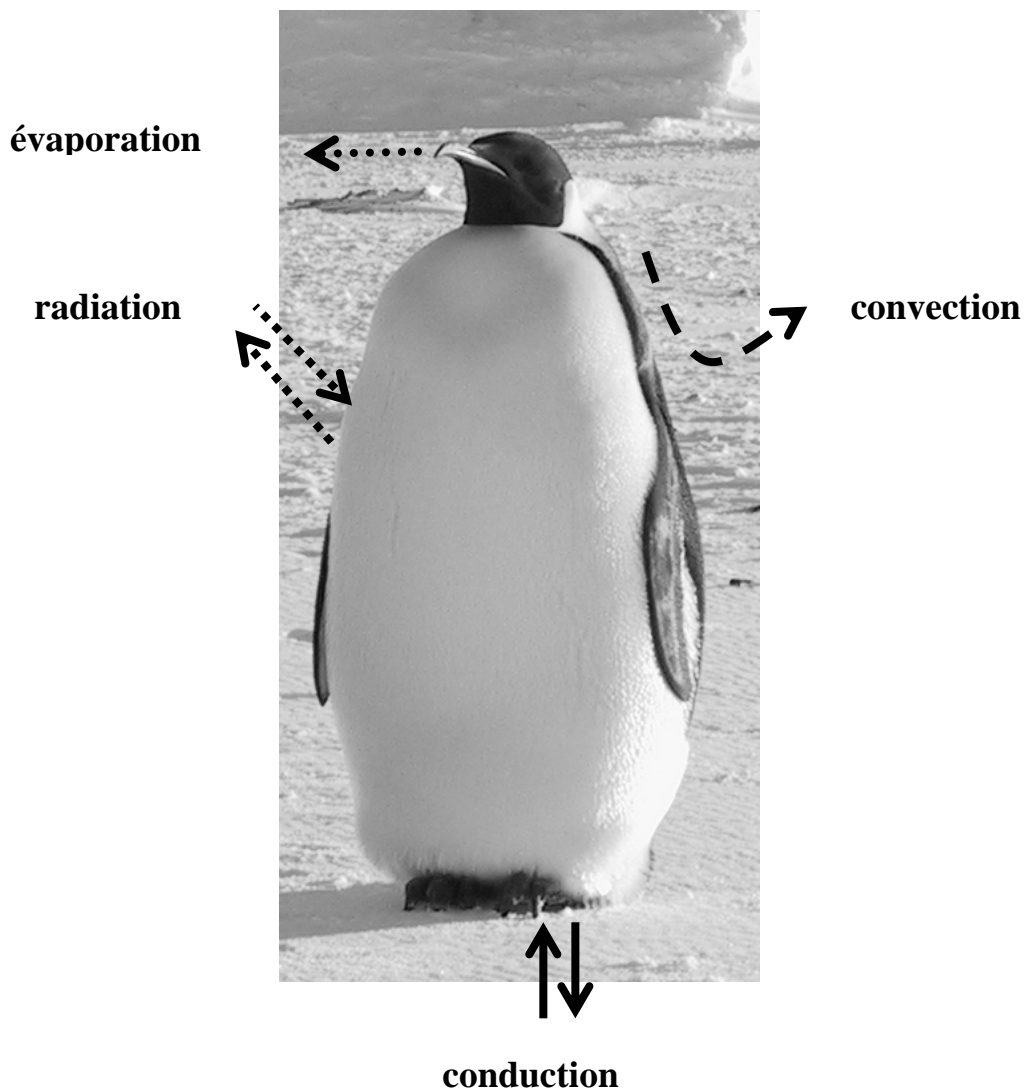
- de la **différence entre la température de l'environnement et la température interne de l'animal**. Plus l'animal est capable de maintenir une température proche de celle de la température ambiante, moins il y aura de chaleur entrant ou sortant dans son corps.

- de la **conductance thermique** (inverse de l'isolation). Celle-ci est fonction de la surface corporelle d'un animal et varie avec la nature de la surface de son corps. Les plumes, la fourrure et/ou une couche adipeuse réduisent la conductance thermique superficielle, elle-même affectée par la couleur du plumage ou du pelage. Une particularité importante des plumes et de la fourrure est qu'elles retiennent de l'air qui a une très faible conductance thermique et permet de limiter les transferts de chaleur.

Ainsi, les **adaptations thermorégulatrices** adoptées par les endothermes pour résister au froid vont consister à faire varier les différents paramètres de l'équation de Scholander, afin de **réduire les flux de chaleur des individus vers l'environnement extérieur**. D'une manière générale, un individu exposé au froid pourra diminuer ses pertes de chaleur en faisant varier sa conductance (piloérection, vasoconstriction, modification de la posture, thermorégulation sociale), ou pourra réduire sa température interne *via* l'hibernation ou la

torpeur, réduisant alors les gradients thermiques entre sa température corporelle et la température ambiante. Il pourra aussi migrer vers des zones au climat plus clément, ou anticiper une saison froide en modifiant son plumage ou son pelage, afin de diminuer sa conductance. De plus, il pourra faire varier son environnement proche en augmentant les températures ambiantes afin qu'elles atteignent sa zone de thermoneutralité, et par la même réduire son taux métabolique. C'est notamment le cas de la thermorégulation sociale. Les manchots empereurs, étant les seuls endothermes à venir se reproduire sur la glace de mer au cours de l'hiver antarctique, ont ainsi développé de nombreuses adaptations afin de résister aux températures polaires.

Figure 7 : Modalités d'échanges de chaleur entre l'organisme et le milieu



1.3.2 Adaptations au froid chez les manchots empereurs

Les manchots empereurs étant particulièrement résistants au froid, leurs adaptations sont particulièrement intéressantes à étudier. Elles peuvent être **morphologiques**, **physiologiques** et **comportementales** et concourent à la réduction des pertes de chaleur, via la **diminution des gradients thermiques** et la **réduction des surfaces corporelles exposées au froid**.

1.3.2.1 Réduction des pertes de chaleur par limitation des gradients thermiques

Isolation thermique exceptionnelle (adaptation morphologique)

Le très haut degré d'isolation thermique des manchots empereurs est dû notamment à leur **plumage** et à leur importante **couche de graisse sous-cutanée**.

Le **plumage** du manchot empereur est **imperméable** et **extrêmement isolant** : il assure plus de **85% de l'isolation** (Jarman, 1973 ; Le Maho *et al.*, 1976). L'ensemble du corps du manchot empereur est entièrement et uniformément recouvert de plumes à l'exception des pattes, du bec et de la plaque incubatrice. Le plumage de l'adulte comprend uniquement des plumes de contour, le duvet sensu stricto manquant totalement. Les plumes sont courtes et raides, de telle sorte qu'elles s'imbriquent les unes entre les autres (Trawa, 1970). Leur recouvrement est diagonal et assure une **protection contre le vent et l'eau** : le plumage est imperméable, même lors de la plongée (Dawson *et al.*, 1999). La base du rachis porte des barbes duveteuses qui renforcent l'épaisseur et l'étanchéité du plumage (Tollu, 1988). La **haute densité des plumes** assure une enveloppe protectrice importante : dans la région dorsale, elle est de 9 au cm². L'**épaisseur** du plumage du manchot empereur varie de 10 à 15mm. Elle garantit un espace d'environ 12mm entre la peau et le plumage, qui enferme une couche d'air immobile et isolante (Dawson *et al.*, 1999). La couche de graisse sous-cutanée assure donc moins de 20% de l'isolation. Elle représente l'essentiel des réserves lipidiques chez l'empereur, soit environ 25% de la masse corporelle (Groscolas, 1975).

Limitation des échanges thermiques au niveau des extrémités (adaptation physio-anatomique)

L'enveloppe isolante du plumage est réduite au niveau des ailerons, recouverts de plumes plus courtes et fines, et nulle au niveau des pattes (Trawa, 1970). **Pattes** et **ailerons** peuvent ainsi jouer le rôle de « radiateurs » contrôlant la thermorégulation, en diminuant les pertes de chaleur par vasoconstriction ou en favorisant la dissipation de celle-ci par vasodilatation (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). La vascularisation des membres est très particulière, constituant un système d'**échangeurs à contre-courant**. Chez le manchot empereur, le dispositif est complexe et plusieurs systèmes à contre-courant empêchent la déperdition de chaleur en récupérant la chaleur du sang artériel avant qu'il n'atteigne l'extrémité du membre (Trawa, 1970).

La température des pattes et des ailerons est variable, et montre un gradient diminuant de la base des membres à leurs extrémités, ceci afin de diminuer les gradients thermiques et pertes de chaleur par conduction ou convection. La température cutanée du segment proximal des pattes varie de 32 à 36°C, alors que celle des segments les plus distaux de la patte, tarse et métatarse, est en moyenne de 4°C (variations de -1,3 à +15,5°C ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). La température de la surface interne des ailerons est généralement supérieure de 3 à 5°C à celle de la face externe, confirmant la notion de « radiateur thermique » (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964).

De plus, les manchots empereurs possèdent un système de **recyclage de l'air dans leurs voies respiratoires supérieures, au niveau des cavités nasales**, afin de diminuer les pertes par évaporation (Murrish, 1973).

1.3.2.2 Réduction des pertes de chaleur par diminution des surfaces corporelles exposées au froid

Faible rapport surface / volume (adaptation morphologique)

Les manchots empereurs ont une **taille corporelle** et **une forme** leur garantissant un **très faible rapport surface / volume**, limitant ainsi leurs surfaces corporelles exposées au froid (Croxall, 1997). D'une manière générale, plus un animal possède une masse corporelle importante, plus son rapport surface / volume est faible. Les animaux de petite taille possèdent ainsi un métabolisme rapporté à leur masse corporelle beaucoup plus élevé que les animaux de grande taille, qui sont soumis à des pertes thermiques moindres. Ainsi, les manchots empereurs sont de loin les plus grands et les plus lourds manchots, ce qui leur permet de diminuer ce rapport au maximum.

De plus, leurs ailerons et leur bec sont proportionnellement plus petits que ceux des autres manchots : en diminuant, ces extrémités réduisent les possibilités d'échanges thermiques afin de limiter les pertes de chaleur (Croxall, 1997). La **surface des ailerons** du manchot empereur est **réduite** : alors que sa masse est environ le double de celle du manchot royal, leur surface n'est que de 13% supérieure (Tollu, 1988).

Protection des surfaces exposées (adaptation comportementale)

Les manchots empereurs adoptent des **postures individuelles** qui leur permettent de protéger leurs surfaces corporelles exposées aux échanges thermiques. Afin de réduire les pertes par conduction au niveau des pattes, notamment lors de leur longue incubation, les manchots ne reposent que sur le bourrelet plantaire (bourrelet calleux isolant) de leur tarse et leurs griffes, réduisant la surface portante en contact avec la glace (Bougaeff, 1972). Ils protègent également le dos de leurs pattes en les cachant sous leurs plumes, et peuvent rentrer la tête dans le cou, plaquer leurs ailerons contre le corps et tourner le dos au vent (Trawa, 1970).

Réduction des surfaces exposées au froid : la thermorégulation sociale (adaptation comportementale)

Afin de diminuer les pertes de chaleur par convection, la formation de groupes plus ou moins importants et denses permet de réduire pour chaque individu sa surface corporelle exposée au milieu extérieur. La thermorégulation sociale, ou « *huddling* » en anglais, est définie au sens large comme le « comportement qui conduit à la **formation et au maintien d'un groupe d'animaux** » (Alberts 1978). Hayes *et al.* (1992) définissent un « *huddling group* », comme « un groupe d'individus qui partagent un terrier ou un nid à des fins de thermorégulation ». Ces auteurs rappellent que le terme de « *huddling group* » décrit des groupes d'individus engagés dans un comportement **actif** de thermorégulation sociale, en rapport avec des **conditions de températures extérieures défavorables**. Ils opposent ces regroupements aux agrégations sociales passives, résultant par exemple de groupes communautaires de reproduction dans des nids communs en hiver, dus au caractère social notamment des rongeurs. Enfin, Canals *et al.* (1998) définissent la thermorégulation sociale comme le « **regroupement d'individus les uns contre les autres afin de se réchauffer** ». Ainsi, la thermorégulation sociale peut être définie comme le **regroupement actif d'individus en réponse à des conditions de températures défavorables, afin de bénéficier de la chaleur du groupe**.

Ce comportement est très répandu dans le monde animal, et utilisé par les adultes comme les jeunes ou les nouveaux-nés. On peut compter au moins 16 familles d'Oiseaux qui l'utilisent, ainsi que 17 familles de Mammifères, tels les rongeurs, primates, marsupiaux, chiroptères... (Gilbert, 2006). Les études s'intéressant aux bénéfices énergétiques de ce comportement montrent qu'il permet une **diminution du métabolisme** s'échelonnant de **10 à 40% chez les Mammifères** et de **6 à 50% chez les Oiseaux**, en fonction des espèces, des conditions de température ambiante, ainsi que du nombre d'individus composant les groupes (Gilbert, 2006).

La thermorégulation sociale permet de diminuer les pertes de chaleur pour les animaux qui se regroupent en **réduisant leurs surfaces corporelles exposées au froid**. Canals (1998) estime que la réduction des surfaces corporelles est de 29 à 39% pour des rongeurs serrés les uns contre les autres. C'est le principal facteur classiquement décrit comme expliquant la majorité des bénéfices énergétiques : Canals *et al.* (1997) estiment en effet que ce facteur expliquerait 58 à 94% des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale. Une deuxième explication des bénéfices est **l'augmentation de la température ambiante autour des animaux**, ou la création d'un **microclimat** plus favorable (Canals *et al.*, 1997). Ce dernier point a surtout été décrit chez les rongeurs au sein de leur nid, mais il peut aussi être efficace dans la protection contre le vent pour des animaux en groupe. La principale conséquence de cet effet est d'augmenter les températures ambiantes autour des animaux qui sont ainsi exposés à des températures se rapprochant de (ou égalant) leur zone de thermoneutralité. La majorité des études comparant les températures internes d'animaux groupés et non groupés rapportent que la thermorégulation sociale permet aux individus de **maintenir une température interne constante plus élevée**. Vickery et Millar (1984) résument en effet les bénéfices de la thermorégulation sociale par une réduction des pertes de chaleur et donc, pour une même production de chaleur, une température interne augmentée. C'est le cas pour de nombreux rongeurs et nouveaux-nés (par exemple Stanier, 1975 ; Bautista *et al.*, 2003). Cependant, plusieurs études ont montré que la thermorégulation sociale permet de **diminuer la température interne des individus**. Une étude portant sur de jeunes

oies des neiges émancipées thermiquement a en effet montré que la température des oisons lors des épisodes de regroupement est inférieure de 0,8°C à celle d'oisons non regroupés (Fortin *et al.*, 2000). Ainsi, selon ces auteurs, les regroupements ne sont pas un moyen pour ces animaux d'augmenter leur température interne. Ce comportement leur permettrait donc d'économiser de l'énergie supplémentaire en réduisant leur température interne.

Chez les manchots empereurs, les groupes qu'ils forment sur la banquise au long de leur cycle reproducteur ont été dénommés « **tortues** » pour la première fois par Cendron (1952), par analogie aux formations romaines de combat. Parallèlement, le terme anglophone de « *huddle* » a été proposé par Stonehouse (1953). Ce type de thermorégulation sociale existe chez les poussins de plusieurs espèces de manchots, mais n'existe à l'état adulte que chez le manchot empereur. Ces **groupements très denses des manchots empereurs**, pouvant **rassembler plusieurs milliers d'individus**, permettent ainsi la **réduction de leur surface corporelle exposée aux échanges** lorsque le pouvoir de refroidissement est important (**Figure 8**). En effet, seuls la tête, la nuque, et le haut du dos sont exposés au froid pour un manchot situé au centre d'un groupe. L'abandon de toute agressivité intra-spécifique et de la notion de territoire par le manchot empereur est une condition essentielle à la formation de ces groupes très denses (Isenmann *et al.*, 1971). Prévost (1961) estime la **densité des mâles en « tortue » entre 8 et 10 individus par mètre carré**.

Le **comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs**, par la formation des « tortues », est décrit comme un **moyen clé pour économiser de l'énergie afin de mener à bien leur cycle reproducteur**. Le manchot empereur est en effet la seule espèce animale qui se reproduit pendant l'hiver austral en bordure du continent Antarctique, loin de la mer libre où il se nourrit (Ancel *et al.* 1992). La réussite de leur cycle reproducteur est conditionnée par l'**aptitude des mâles à économiser leurs réserves corporelles** au cours d'un **jeûne de quatre mois au froid**. Prévost (1961) décrivait déjà les « tortues » comme « une **réaction de défense communautaire de l'ensemble des oiseaux de la colonie, ayant valeur de survie** ». Il souligne de plus qu'« il est probable que, sans ce comportement social remarquable, rendu possible par une disparition quasi-totale de la compétition territoriale, l'espèce ne pourrait pas mener à bien sa reproduction dans les conditions d'extrême sévérité de l'hiver antarctique ». La **formation de « tortues »** par les manchots empereurs adultes est certainement l'une des **formes les plus extrêmes et abouties de la thermorégulation sociale dans le monde animal**. Cependant, de nombreuses questions restaient sans réponse concernant la dynamique de ce comportement ainsi que les mécanismes d'économie d'énergie qui lui sont associés.

Figure 8 : Photo d'une « tortue » de manchots empereurs au cours d'un blizzard lors de l'incubation

Noter la réduction des surfaces corporelles exposées au froid pour les individus au centre du groupe.



