

4. RESULTATS

4.1 Résultats généraux

4.1.1 Bilan des paramètres du cycle reproducteur des couples équipés

Les couples ont été suivis après leur équipement, afin de connaître le jour de la ponte des femelles et ainsi leur jour de départ. Une copulation a été observée sur le couple 5, les appareils et émetteurs posés sur le dos de la femelle n'ayant visiblement pas gêné leur accouplement.

La femelle, dans les heures qui suivent la ponte, confie l'œuf au mâle et part se nourrir en mer. L'échange du couple 2 a pu être observé le 21 mai vers 11h00 du matin heure locale. Environ 20 minutes après que le mâle avait récupéré l'œuf, la femelle s'éloignait de la colonie. Toutes les dates des échanges ont pu être déterminées à quelques heures près (**Tableau I**). Les pontes des femelles se sont ainsi étalées autour du pic des pontes observé tous les ans (vers le 20 mai ; Prévost, 1961), sauf pour le couple 4, s'étant séparé après l'équipement. Le choix de capture de ce couple a sans doute été mauvais, celui-ci ayant été capturé simplement en périphérie d'un groupe, alors qu'il ne présentait pas le critère d'isolement respecté pour chacun des autres couples. La nouvelle femelle du mâle 4 n'a pas pu être équipée ni marquée avant son départ tardif, leur couple s'étant formé dans les derniers.

Quatre des mâles équipés ont réalisé la totalité de leur incubation (**Tableau I**). Le 14 juin, le mâle 2 a été observé sans œuf. La perte de cet œuf ne peut être mise en relation avec aucune cause particulière et apparaît complètement naturelle, sans lien avec le matériel implanté. Cette perte a été observée après 2 jours de blizzard. Le mâle 2 est resté sur la colonie jusqu'au 11 juillet, date à laquelle il est parti, avec les premières colonnes de mâles repartant se nourrir après l'échange de leur œuf ou poussin avec leurs femelles. Le mâle 2 a ainsi été capturé et déséquipé le 11 juillet.

Les femelles sont revenues en moyenne 72 jours après leur départ, cette durée correspondant aux durées de voyage moyennes notées par Prévost (1961), de 76 jours environ (**Tableau I**). Les appareils fixés sur les plumes n'ont ainsi visiblement pas gêné leur comportement. Les retours ont eu lieu aussi bien de jour que de nuit. La première femelle 4, marquée et inemployée, est revenue sur la colonie environ 80 jours après son départ. Sa seconde femelle n'ayant pas été observée, le mâle 4 a été déséquipé le 12 août, juste après avoir abandonné son œuf.

Tableau I : Calendrier et succès du cycle reproducteur des couples équipés

	Date des départs des femelles = dates de ponte (heure locale)	Date des retours des femelles (heure locale)	Nombre de jours de voyage en mer	Incubation (mâles)	Poussin (dernière observation)
Couple 1	18 mai pm / 19 mai am	le 30 juillet à 00h40	73 jours	Réussite	oui mi-septembre
Couple 2	21 mai – 11h30	le 29 juillet à 15h40	71 jours	Echec (14 juin)	
Couple 3	16 mai pm / 17 mai am	le 23 juillet à 09h30	68 jours	Réussite	oui mi-septembre
Couple 4	09 juin	? non équipée	?	Echec (12 août)	
Couple 5	23 mai	le 07 août vers 00h45	76 jours	Réussite	oui 13 décembre

Les femelles de retour sur la colonie ($31,0 \pm 1,4\text{kg}$) possédaient une masse corporelle supérieure à celle lors de leur capture ($27,3 \pm 1,3\text{kg}$), ceci témoignant d'un comportement alimentaire et d'un effort de chasse efficaces, malgré leur équipement (**Tableau II**). Selon Prévost (1961), la masse corporelle maximale des femelles, autour de début août est de $29,2\text{kg}$, la masse de femelles suivies et pesées immédiatement après leur retour variant de 28 à 33kg . La masse corporelle des femelles étudiées correspond ainsi tout à fait à ces études précédentes.

Tableau II : Variations des masses corporelles des 5 couples étudiés au cours de leur cycle reproducteur

	Date des équipements	Masse corporelle (kg)	Date du déséquipement	Masse corporelle (kg)	Perte au cours du jeûne (kg) (durée du jeûne, jours)	Perte de masse (g.jour ⁻¹)
Femelle 1	22 avril	27	30 juillet	?		
Femelle 2	24 avril	29	29 juillet	30		
Femelle 3	29 avril	26	23 juillet	?		
Femelle 5	06 mai	27	07 août	32		
moyenne		$27,3 \pm 1,3$		$31 \pm 1,4$		
Mâle 1	22 avril	39	30 juillet	28	11 (99 jours)	111,1
Mâle 2	24 avril	36	11 juillet	26,5	9,5 (68 jours)	139,7
Mâle 3	29 avril	41	24 juillet	30,5	10,5 (86 jours)	122,1
Mâle 4	02 mai	35	12 août	24	11 (102 jours)	107,8
Mâle 5	06 mai	37	07 août	26,5	10,5 (93 jours)	112,9
moyenne		$37,6 \pm 2,4$		$27,1 \pm 2,4$	$10,5 \pm 0,6$ ($90 \pm 13,5$ jours)	$118,7 \pm 12,9$

Après leur déséquipement, celui-ci s'effectuant en une dizaine de minutes sur la banquise, les femelles ont été immédiatement relâchées afin qu'elles rejoignent la colonie et retrouvent leurs mâles. Les couples, grâce à leur signature vocale, se retrouvent très vite même au milieu de plus de 3000 individus (Jouventin, 1971) : en moins de 10 minutes, F3 et F2 ont retrouvé respectivement M3 et M2, F1 a retrouvé M1 en 14 minutes. Après s'être retrouvés, l'échange du poussin âgé de quelques jours dure environ 3 heures (Isenmann, 1971 ; Jouventin, 1971). Pour le couple 1, l'échange a duré 3h10, pour le couple 2, 2h50 et pour le couple 5, 2h10.

Les mâles ont ensuite été capturés, après l'échange, afin de les déséquiper. Les masses corporelles des mâles capturés en début de parade, fin avril – début mai, étaient de $37,6 \pm 2,4$ kg. La perte de masse corporelle totale au cours des $90 \pm 13,5$ jours de jeûne était de $10,5 \pm 0,6$ kg en moyenne (**Tableau II**). Prévost (1961) note un amaigrissement moyen au cours du jeûne de 15kg. La perte de masse quotidienne des mâles étudiés ($118,7 \pm 12,9$ g.jour⁻¹) correspond ainsi tout à fait aux études précédentes, évaluant celle-ci de 120g.jour⁻¹ (Prévost, 1961) à 137g.jour⁻¹ (Ancel *et al.*, 1997).

Les femelles sont restées ensuite sur la colonie, afin de couvrir et nourrir leur poussin pendant environ 3 semaines à 1 mois, alors que le mâle était en mer. Les trois mâles possédant des poussins ont tous été observés à nouveau sur la colonie, venant nourrir leur poussin. Ceci témoigne de la réussite réelle des opérations chirurgicales. Les mâles 2 et 4, ayant abandonné leur œuf, n'ont pas été observés par la suite. En revanche, la première femelle du mâle 4, inemployée car ne s'étant pas retrouvé de partenaire, est revenue après 80 jours en mer, et a été observée nourrissant des poussins sur la colonie. Seul le couple 5 a mené à terme la croissance de son poussin. Les poussins des couples 1 et 3 sont probablement morts à la mi-septembre, de même que de nombreux poussins sur la colonie : ceux-ci ont dû faire face à de forts blizzards, alors qu'ils étaient tout juste émancipés thermiquement (**Tableau I**). Il convient de noter que le succès reproducteur de l'année 2001 a été particulièrement faible, étant de 42%, contre au moins 70% habituellement. Les animaux de l'étude ont toujours été traités avec un maximum de respect pour leur bien être et afin qu'ils puissent poursuivre normalement leur cycle de reproduction. De même, une grande attention a été portée afin de limiter au maximum le dérangement des autres couples sur la colonie.

4.1.2 Résultats physiologiques lors des interventions chirurgicales

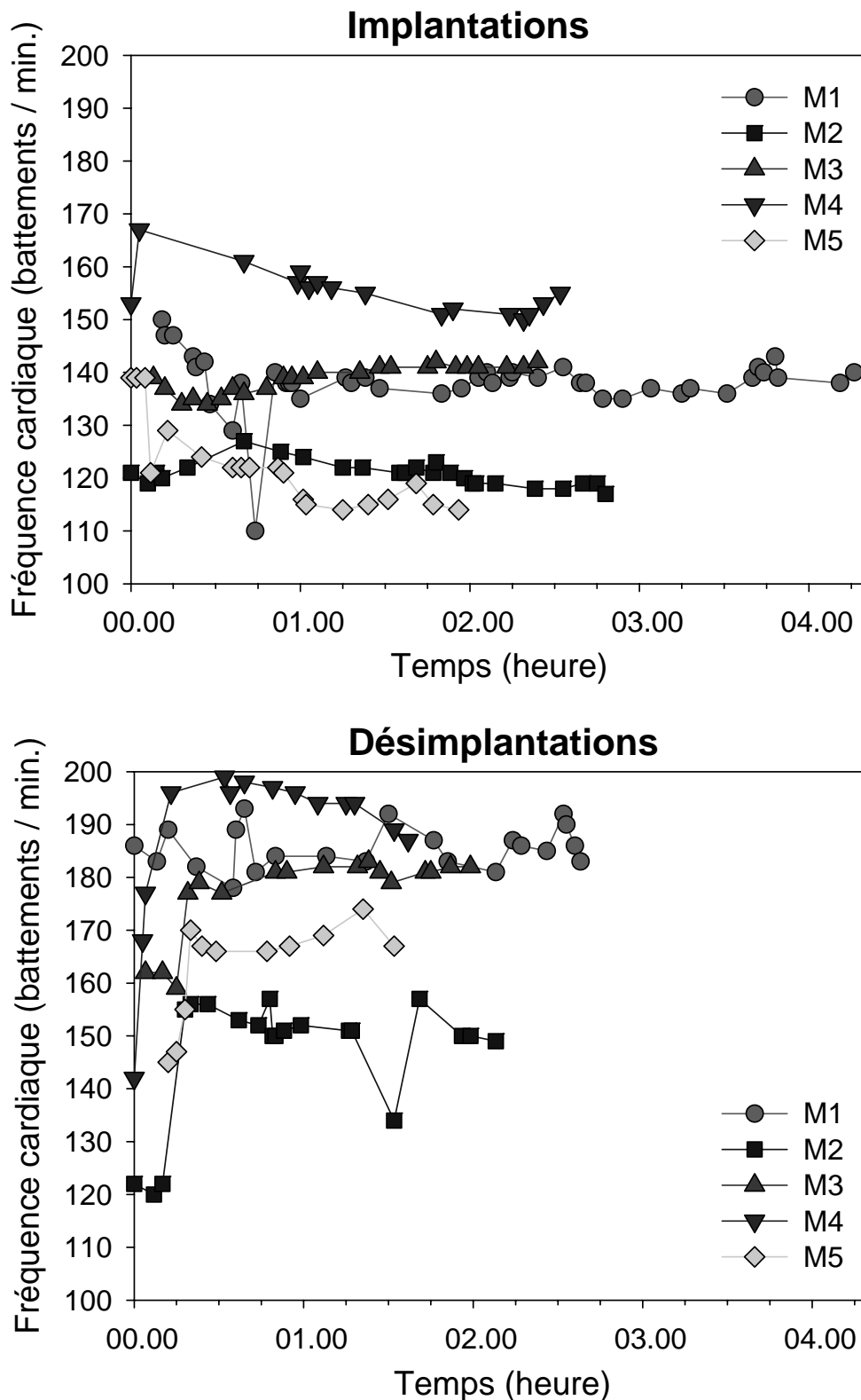
Les 10 interventions chirurgicales se sont déroulées sans problème majeur, les 5 mâles ayant récupéré un comportement normal dans la demi-heure après l'opération. Les durées des interventions étaient variables, de 2h30 à 4h30 d'anesthésie, les temps opératoires stériles ayant duré de 1h00 à 2h00.

Fréquence cardiaque

La fréquence cardiaque, mesurée par l'oscilloscope, était notée régulièrement pendant l'intervention. Les fréquences cardiaques moyennes au cours des implantations étaient de 134 ± 13 battements par minute et de 172 ± 19 battements par minute au cours des désimplantations. Les fréquences cardiaques sont restées stables pendant la durée des interventions (**Figure 16**). Bougaeff (1972) note des fréquences cardiaques relevées sur des manchots empereurs au repos de 60 à 100 battements par minute, avec une moyenne de 80 battements par minute, mais présentant des variations importantes en fonction de l'activité des individus ou du dérangement par l'homme. L'injection d'un pré-anesthésique (glycopyrrolate), réduisant les effets bradycardisants de l'anesthésie, peut expliquer le fait que les fréquences cardiaques relevées au cours des opérations étaient supérieures à celles de Bougaeff (1972). La différence de fréquence cardiaque au cours des opérations pourrait également s'expliquer par la perte de masse au cours du jeûne, de 10,5kg en moyenne (la

fréquence cardiaque étant d'autant plus élevée que la masse corporelle est faible), un niveau de métabolisme différent, des changements de composition corporelle au cours du jeûne (notamment un niveau d'hydratation moindre au cours des désimplantations), un taux de stress plus important dû aux re-captures, ou encore des températures ambiantes différentes au cours des interventions.

Figure 16 : Evolution de la fréquence cardiaque au cours des interventions chirurgicales

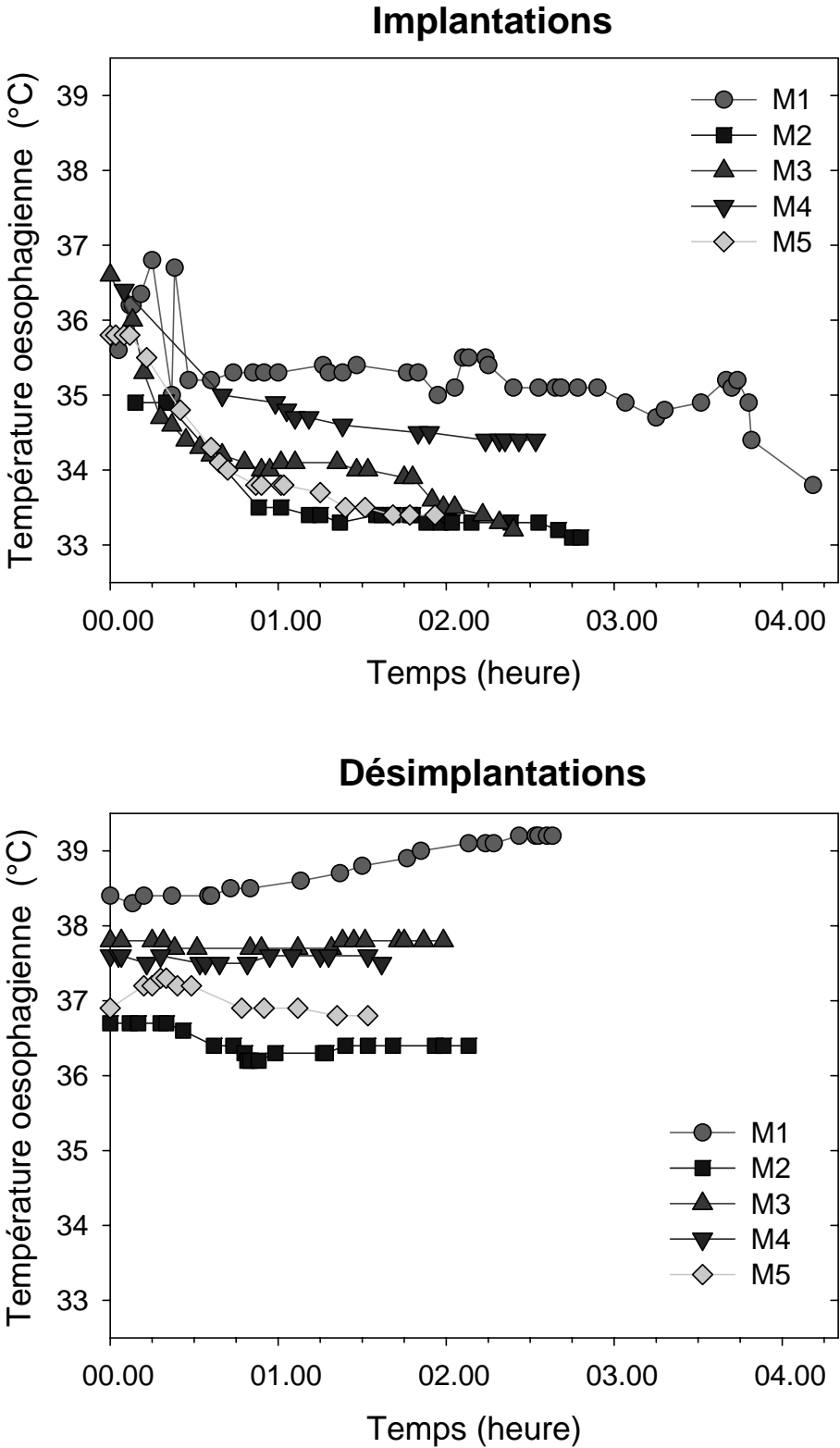


Températures internes

Les températures internes moyennes étaient de $34,5 \pm 0,9^{\circ}\text{C}$ au cours des implantations et de $37,6 \pm 0,9^{\circ}\text{C}$ au cours des désimplantations (**Figure 17**). Les températures internes relevées au cours des implantations étaient ainsi inférieures de plus de 3°C par rapport à celles des désimplantations, se révélant être particulièrement basses pour cet homéotherme. De plus, on peut noter chez tous les individus une diminution des températures internes au cours des implantations, alors qu'elles sont restées stables au cours des désimplantations.

Ces différences moyennes de 3°C peuvent être expliquées 1) par des températures ambiantes au cours des implantations dans la salle de chirurgie qui étaient inférieures, et 2) par un état physiologique différent entre le début et la fin du cycle reproducteur. Les températures ambiantes dans la salle de chirurgie n'ont pas été relevées. Cependant, les résultats exposés ci-dessous témoignent bien d'une régulation métabolique originale des mâles au cours de leur cycle reproducteur.

Figure 17 : Evolution des températures internes au cours des interventions chirurgicales



4.2 Etude des caractéristiques des « tortues » du manchot empereur, du temps passé en « tortue » et des différences inter-individuelles

Ces résultats sont exposés plus en détails dans l'article 1 (Gilbert C., Robertson G., Le Maho Y., Naito Y., Ancel A. (2006). Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling. *Physiology and Behavior* 88: 479-488), **fourni en annexe.**

L'étude des enregistrements des températures ambiantes en « tortue » nous a permis de distinguer deux types de « tortues » : les « tortues lâches » et les « tortues denses », pour lesquelles les températures dépassent 20°C, température critique supérieure du manchot empereur. Nous avons pu établir que les « tortues » sont préférentiellement nocturnes, 97% du temps total passé en « tortue » se produisant la nuit. Les manchots équipés ont effectué en moyenne 6 épisodes de « tortue » sur une journée, comprenant 3 épisodes de « tortue » dense. De plus, contrairement à la vision classique du comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs, nos résultats montrent que les épisodes de « tortue » sont courts (en moyenne : $1,6 \pm 1,7$ heures, 75% des « tortues » durant moins de 2 heures) et très variables (de quelques minutes jusqu'à 11h50 pour le plus long épisode enregistré ; **Figure 18**). Les durées moyennes des épisodes passés à plus de 20°C sont de $1,3 \pm 1,3$ heures. Par ailleurs, le microclimat enregistré au cœur des « tortues » peut être qualifié de « tropical » : alors que les températures externes moyennes étaient de -17°C, les températures maximales enregistrées au cours des épisodes de « tortue » étaient de 37,5°C, équivalentes à la température interne des manchots. De plus, 17% des épisodes avec des températures de plus de 17°C ont montré des températures supérieures ou égales à 35°C.

Sur l'ensemble du cycle de reproduction (pariade et incubation), les mâles ont passé $38 \pm 18\%$ de leur temps par jour en « tortue », dont $13 \pm 12\%$ exposés à des températures ambiantes de plus de 20°C. Le temps passé en « tortues denses » représente ainsi près de 2/3 du temps passé en « tortue ». Par ailleurs, le temps passé en « tortue » pendant l'incubation ($42 \pm 18\%$) était supérieur à celui passé en « tortue » pendant la pariade ($29 \pm 17\%$).

Pendant la période de pariade en 2001, les couples n'ont montré aucune différence inter-individuelle dans leur pourcentage de temps passé par jour en « tortue » (entre 20 et 24%) et en « tortue » dense (entre 9 et 13%) par jour. De même, pendant l'incubation de 1998, les mâles ont passé un pourcentage de temps par jour similaire en « tortue » (de 34 à 46%), et en « tortue » dense (de 16 à 18% ; **Figure 19**).

Figure 18 : Episodes de tortues pendant 5 jours pour un couple de manchots empereurs (Les barres noires représentent la nuit).

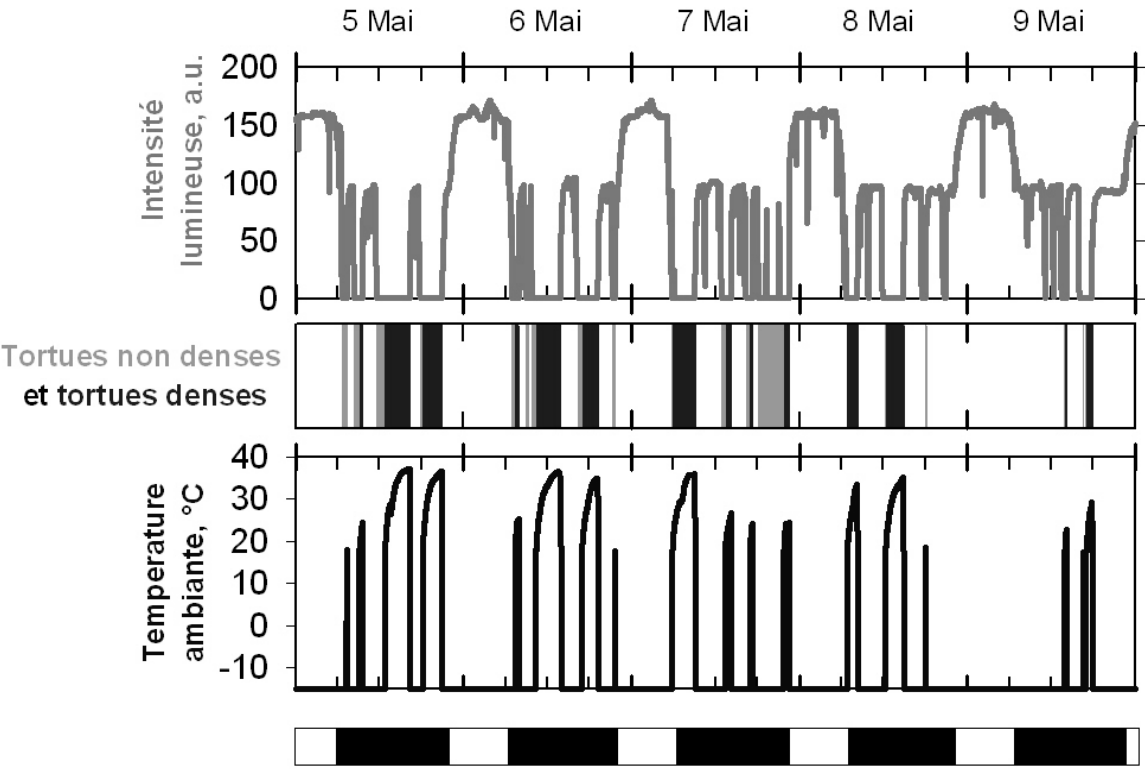
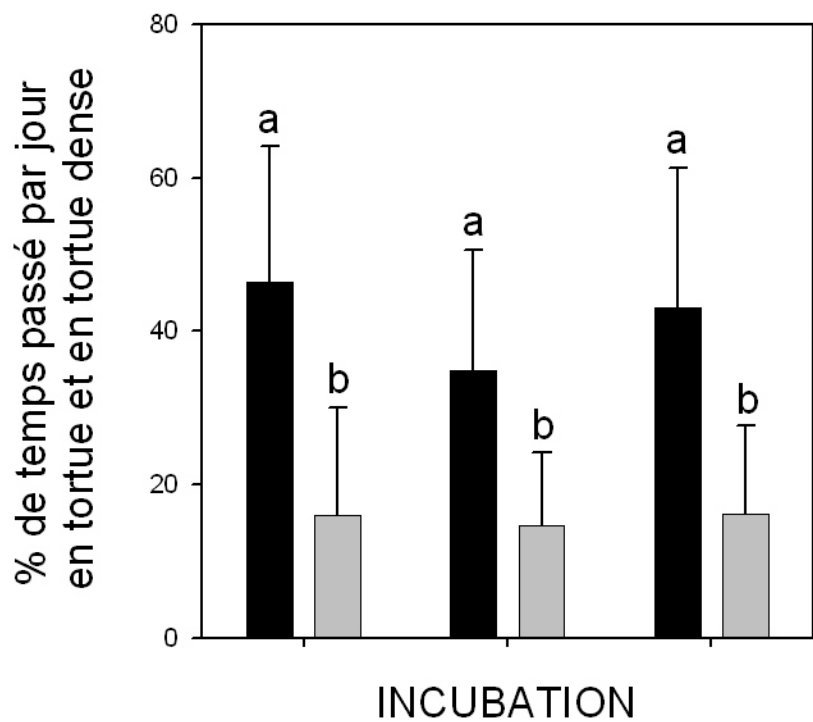


Figure 19 : Pourcentage de temps passé par jour en tortue (en noir) et en tortue dense (en gris) pendant l'incubation des 3 mâles – hiver 1998
(Les symboles différents indiquent des différences significatives).



4.3 Le déterminisme de la formation des « tortues » du manchot empereur en réponse aux variations des conditions environnementales

Ces résultats sont exposés plus en détails dans l'article 2 (Gilbert C., Robertson G., Le Maho Y., Ancel A. (en révision). How do meteorological factors affect the huddling behaviour of emperor penguins? *Polar Biology*), **fourni en annexe.**

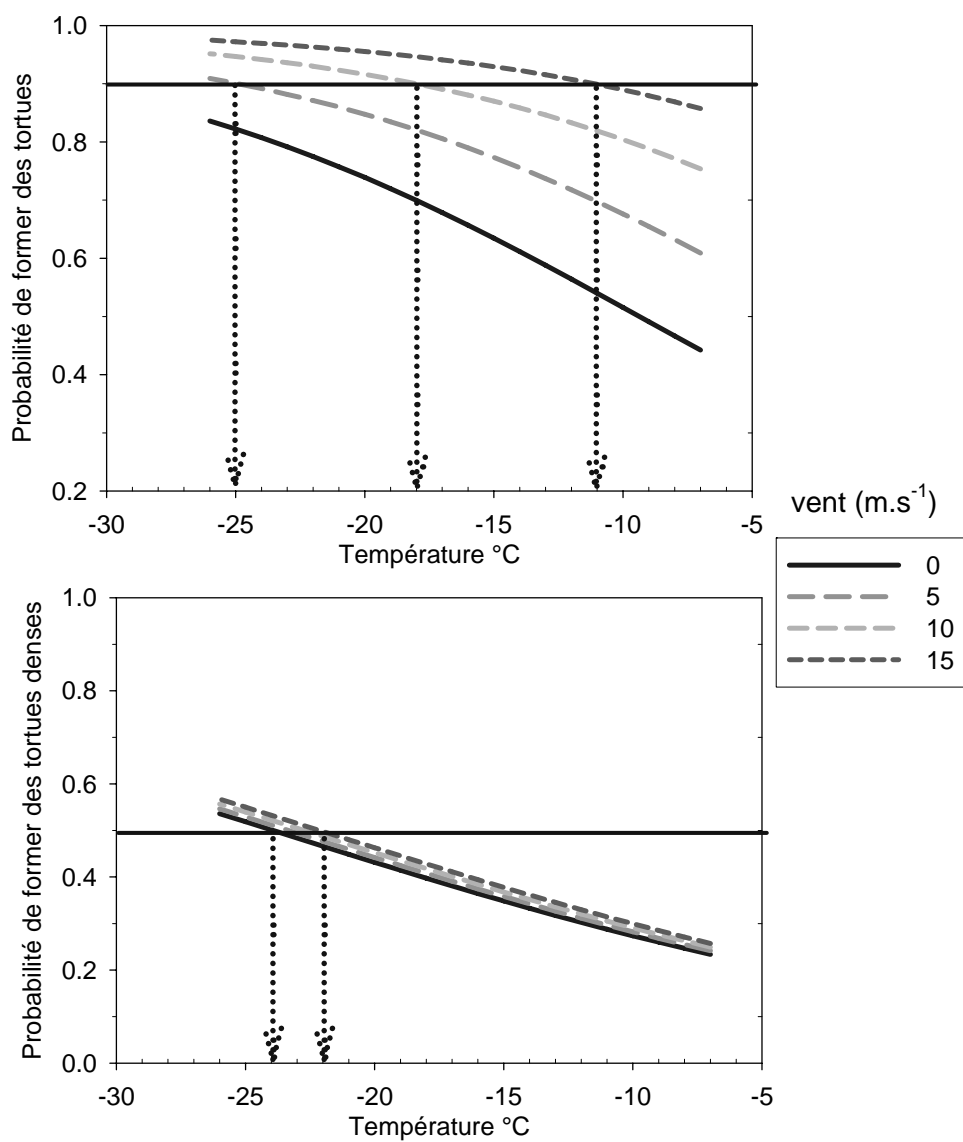
Nous avons étudié d'une part à l'échelle de la colonie les variations des densités et mouvements des groupes de « tortue », et d'autre part à l'échelle individuelle le comportement d'oiseaux équipés au sein des groupes. Nous avons choisi deux facteurs météorologiques afin d'étudier le déterminisme de la formation des « tortues » : les températures externes et les vitesses du vent.

La densité moyenne des oiseaux au sein des « tortues » était de 2,8 oiseaux par m². Les variations de densité étaient influencées par les températures externes : plus les températures étaient basses, plus la surface des groupes était réduite, et ainsi plus leur densité était élevée. De plus, les mouvements des groupes étaient conditionnés par la direction des vents, les groupes se déplaçant sous les vents dominants (secteur 120°).

Le pourcentage de temps passé en « tortue » par jour est influencé d'une part par le vent (corrélation positive) et d'autre part par les températures (corrélation négative). Des vitesses de vent plus élevées ont augmenté le nombre de « tortues » effectuées par jour, alors que des températures externes plus basses ont augmenté la durée des épisodes de « tortue ». Concernant les « tortues » denses, seules des températures basses ont augmenté le nombre de « tortues » denses effectuées par jour. Par ailleurs, nous avons pu étudier la probabilité de former des « tortues » lâches et denses en fonction de ces deux paramètres météorologiques. Vent et températures ont eu tous deux une influence sur la probabilité de formation des « tortues », un vent élevé et des températures basses augmentant cette probabilité. A titre d'exemple, pour une probabilité de 90% de former des « tortues », la température seuil était de -25°C pour des vents de 5m.s⁻¹, et de -11°C pour des vents de 15m.s⁻¹ (**Figure 20**). En revanche, seules les températures ont eu un impact sur la formation des « tortues » denses, des températures plus basses augmentant leur probabilité de formation.

Ainsi ces deux paramètres météorologiques influencent la formation des groupements de manchots empereurs et peuvent avoir un impact sur l'économie d'énergie réalisée grâce à la thermorégulation, donc sur la capacité des mâles reproducteurs à résister à leur long jeûne au cours de l'hiver austral.

Figure 20 : Effet de la température externe et de la vitesse du vent sur la probabilité de formation de tortues et de tortues denses



4.4 Régulation des températures internes des manchots empereurs via la thermorégulation sociale

Ces résultats sont exposés plus en détails dans l'article 3 (Gilbert C., Le Maho Y., Perret M., Ancel A. (2007). Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins. *American Journal of Physiology* 292: R176-185), **fourni en annexe.**

Nous avons mesuré les températures internes profonde et sous-cutanée de 5 manchots empereurs mâles au cours de leur cycle de reproduction (pariade et incubation).

A l'échelle de leur cycle reproducteur, leur température interne profonde moyenne était de $36,7 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$. Au cours de la période de pariade, la température interne profonde a diminué progressivement de $37,5 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$ à $36,5 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$. Pendant l'échange de l'œuf, phase associée à une activité intense des couples, la température interne a augmenté jusqu'à $37,7 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Puis, pendant l'incubation, elle a été maintenue à $36,9 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Cependant, en cas d'échec reproducteur et après la perte de l'œuf, cette température a diminué jusqu'à $35,5 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$ (cas du mâle 2 ; **Figure 21**). Ceci suggère un compromis entre l'économie d'énergie et l'incubation de l'œuf, nécessitant le maintien d'une température interne profonde d'environ 37°C .

Pendant la pariade, lors des épisodes de « tortue » dense (associés à des températures ambiantes de plus de 20°C), la température interne profonde a montré une baisse significative de $0,5 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$, alors que la température sous-cutanée a augmenté de $0,7 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (**Figure 22**). Pendant la période d'incubation, la température sous-cutanée a augmenté (non significativement) de $0,6 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$. En revanche, toujours pendant l'incubation, la température interne des mâles reproducteurs n'a pas varié en fonction de leur position en et hors « tortue » (respectivement $36,9 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ et $37,0 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$). Cependant, le mâle 2, en échec reproducteur, a diminué sa température interne au cours des épisodes de « tortue » de $0,9^{\circ}\text{C}$ (en « tortue » : $35,4 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$ et hors « tortue » : $36,3 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$; **Figure 22**).

Figure 21 : Profils de température interne profonde de 5 manchots empereurs mâles en reproduction.
 (La ligne noire verticale représente l'échange de l'œuf entre mâle et femelle).

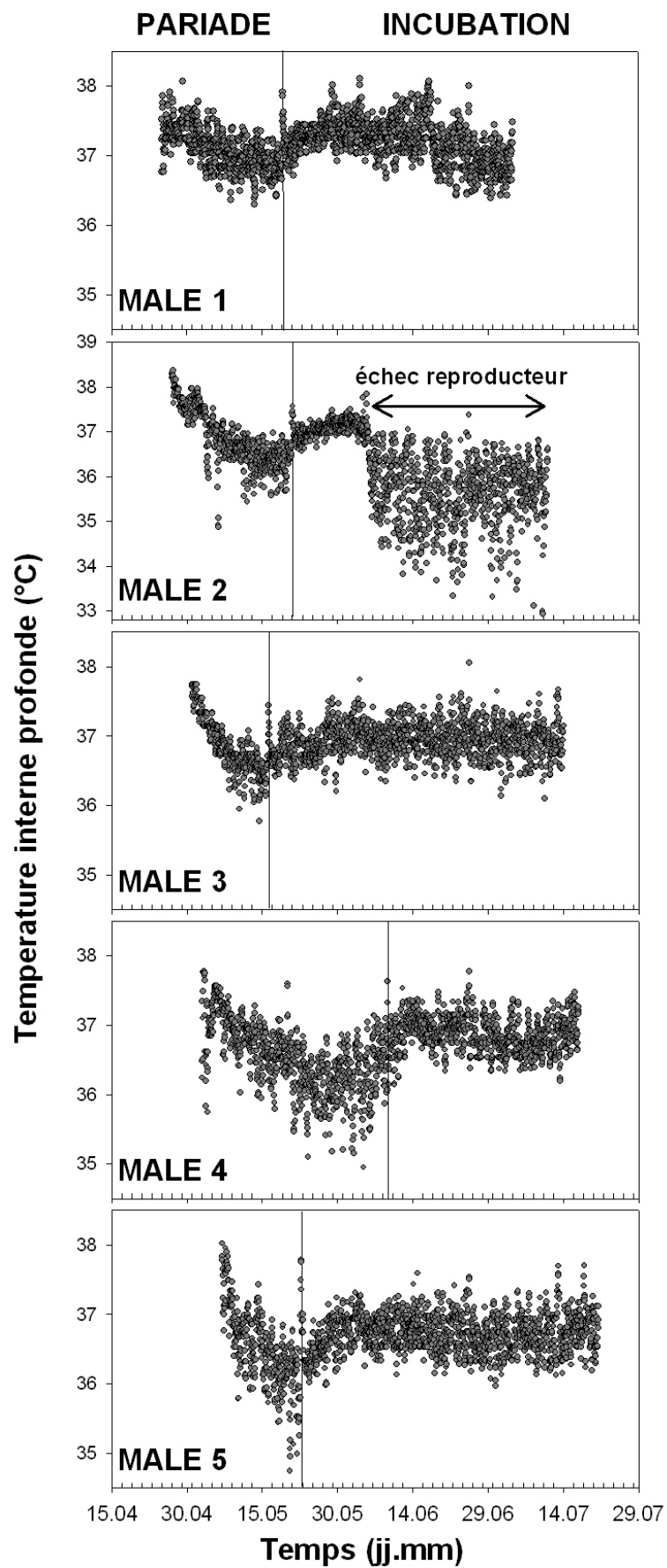
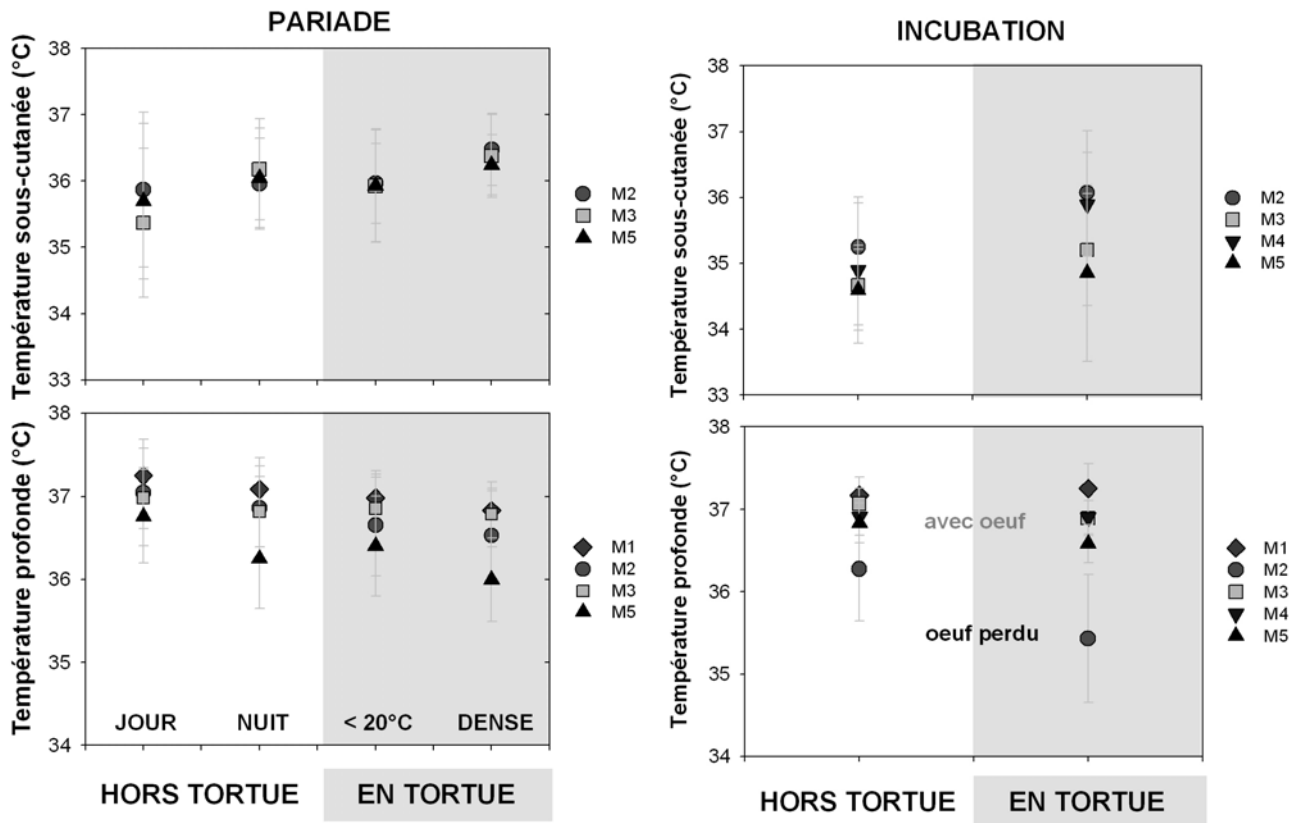


Figure 22 : Températures internes profondes et sous-cutanées de manchots empereurs mâles associées à leur position (hors tortue ou en tortue) pendant la pariade et l'incubation



4.5 Importance des composantes physiques et physiologiques dans les bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez le manchot empereur

Ces résultats sont exposés plus en détails dans l'article 4 (Gilbert C., Blanc S., Le Maho Y., Ancel A. Energy saving processes in huddling emperor penguins: from experiments to theory. *Journal of Experimental Biology*), **fourni en annexe.**

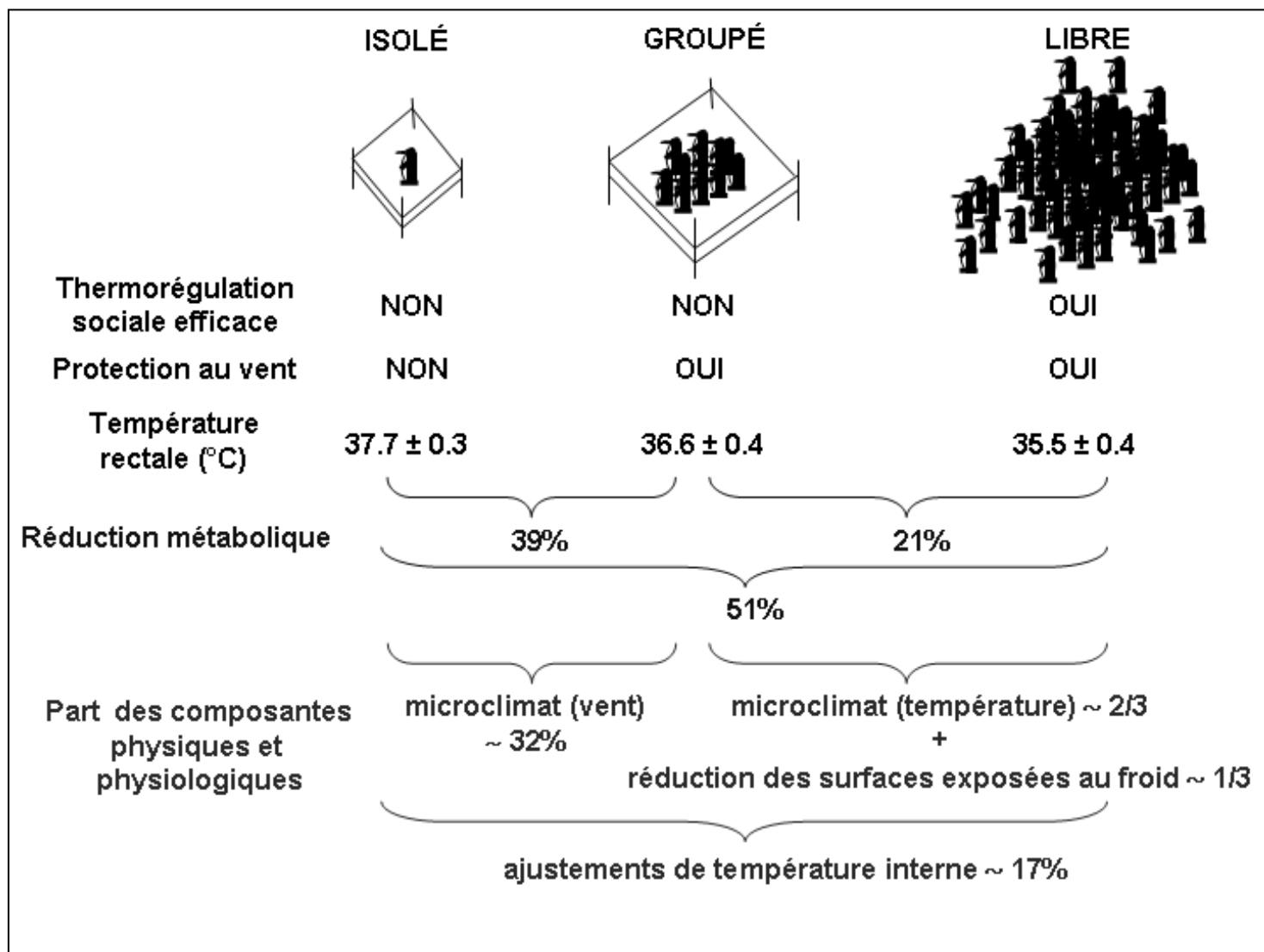
L'évaluation des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez les manchots empereurs résulte de la comparaison de données de la littérature (Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Ancel *et al.*, 1997) concernant 1) des manchots libres de se déplacer et pouvant former des « tortues », 2) des manchots maintenus captifs en petit groupe d'une dizaine d'individus, pouvant se grouper mais ne pouvant pas bénéficier efficacement de la thermorégulation sociale et 3) des manchots isolés en parc (**Figure 23**). Ces trois lots étaient soumis aux mêmes conditions environnementales. La perte moyenne de masse quotidienne de manchots en « tortue » était de 26% inférieure à celle d'individus captifs en groupe et inférieure de 56% à celle d'individus isolés. De même, le métabolisme estimé de manchots en « tortue » était inférieur de 21% à celui d'individus captifs en groupe et inférieur de 51% à celui d'individus isolés.

L'estimation de la part des composantes physiques et physiologiques a été réalisée en s'appuyant sur des mesures de dépense énergétique de manchots empereurs exposés à des températures comprises dans leur zone de thermoneutralité et en dessous de celle-ci (Le Maho *et al.* 1976). Nous avons ainsi pu estimer que la réduction de perte de masse des oiseaux captifs en groupe par rapport à ceux isolés est due en majeure partie à la protection contre le vent, intervenant pour 32% des 39% de réduction métabolique (**Figure 23**).

Nous avons estimé par ailleurs que l'exposition à un microclimat favorable créé à l'intérieur des « tortues », associé à la réduction des surfaces corporelles lorsque les individus sont serrés les uns contre les autres ne représenterait que 24% de réduction métabolique, 2/3 étant représentés par le bénéfice du microclimat et 1/3 l'étant par la réduction des surfaces corporelles (**Figure 23**). De plus, les oiseaux captifs en groupe maintiennent une température interne de 1°C inférieure à celle des oiseaux isolés (Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). Ceci représenterait une réduction métabolique de 17% (**Figure 23**).

Ces composantes physiques et physiologiques, étant étroitement liées dans les bénéfices énergétiques, expliquent ainsi l'économie d'énergie réalisée par le comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs au cours de leur long jeûne d'incubation.

Figure 23 : Importance des composantes physiques et physiologiques dans la réduction métabolique des manchots empereurs en « tortue » ou captifs en petit groupe, par rapport à des individus captifs isolés



MCours.com