

Introduction	3
Systématique	3
I- Présentation du manchot empereur et de son milieu	4
1. Présentation du milieu Antarctique	4
1.1- Milieu terrestre	4
1.2- Milieu marin	6
2. Présentation du manchot empereur	7
2.1 Identification	7
2.2- Répartition géographique	8
2.3- Effectifs	8
2.4- Cycle biologique	9
2.4.1- L'arrivée à la colonie et la formation des couples (pariade)	11
2.4.2- La ponte et l'incubation	11
2.4.3- Le retour des femelles et le départ des mâles couveurs	14
2.4.4- L'élevage individuel des poussins	14
2.4.5- L'émancipation des grands poussins et leur élevage en crèche	16
2.4.6- Mue et dislocation de la colonie	17
2.5- Déplacements sur la banquise	18
2.5.1- Deux types de déplacements : marche et <i>tobogganing</i>	18
2.5.2- Distances parcourues	19
2.6- Déplacements en milieu marin	20
2.6.1- Deux types de déplacements : marsouinage et plongée	20
2.6.2- Plongées réalisées	20
2.7- Alimentation	20
II- Adaptations anatomo-physiologiques au froid	22
1. La thermorégulation chez les homéothermes	22
1.1 Principes de base des échanges thermiques	22
1.1.1- Définition	22
1.1.2- Production et échanges thermiques	23
1.2- Réactions thermorégulatrices	25
1.2.1- Zone de neutralité thermique	26
1.2.2- Zone de régulation au froid	26
1.3- Mécanismes de contrôle	27
1.4- Ontogénie de la thermorégulation chez les espèces altriciales	27
2. Diminution du ratio surface corporelle / volume	29
3. Amélioration de l'isolation thermique	29
3.1- Le plumage	29
3.2 Le tissu adipeux	31
4. Perfectionnement des échangeurs à contre courant	31
4.1- Au niveau des membres	31
4.2- Au niveau de la tête	33
5. Augmentation des phases de sommeil lent	34
6. Rôle de l'exercice musculaire, du frisson musculaire et de la thermogénèse sans frisson	35
6.1- Exercice musculaire	35
6.2- Frisson musculaire	36
6.3- Thermogénèse sans frisson	36
III- Adaptations comportementales au froid	37
1. Diminution de la surface corporelle exposée	37
2. Développement d'un comportement thermorégulateur social	37

3. Adaptation du chant à l'absence de nid.....	39
3.1- La reconnaissance individuelle entre partenaires	39
3.1.1- Signification des signaux acoustiques chez l'adulte.....	40
3.1.2- Caractéristiques du chant chez l'adulte.....	40
3.1.3- Le chant, support de l'information sexuelle	43
3.1.4- Le chant, support de la reconnaissance individuelle entre partenaires	43
3.1.5- Intérêts de la structure complexe du chant de l'adulte.....	44
3.2- La reconnaissance individuelle parents-poussins	46
3.2.1- Caractéristiques du chant chez le poussin.....	46
3.2.2- Ontogenèse du chant chez le poussin.....	46
4. Autres adaptations comportementales à l'absence de nid.....	47
4.1- Maintien des liens du couple.....	47
4.2- Défense de la poche incubatrice	48
4.3- Synchronisation des partenaires.....	48
Conclusion.....	50
Bibliographie.....	51

Introduction

L'antarctique, sixième continent de 14 millions de kilomètres carrés, est un *désert froid, sec et venteux*, encerclé par la banquise pendant neuf mois de l'année. Si plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux colonisent les régions côtières en été, le manchot empereur est le seul vertébré terrestre à se reproduire pendant l'hiver antarctique. Cette espèce, particulièrement bien adaptée à ces conditions de vie extrêmes, a fait l'objet de nombreuses études par les expéditions scientifiques menées depuis les années cinquante. Ayant eu l'opportunité d'étudier pendant un an les manchots empereurs de Terre Adélie, j'ai pu recueillir des données expérimentales et audiovisuelles.

Aussi, l'objectif de ce travail est d'illustrer les adaptations de cette espèce au climat polaire, notamment au moyen de photos et vidéos sur un support cédérom.

La première partie de ce projet présente les caractéristiques climatiques et océanographiques de l'Antarctique et les données écologiques du manchot empereur. La seconde partie expose les adaptations anatomo-physiologiques de cette espèce à son milieu. Enfin, la troisième partie présente les adaptations comportementales.

Systématique

Les manchots appartiennent à l'embranchement des Vertébrés, classe des Oiseaux, sous classe des Impennes, ordre des Sphénisciformes et famille des Sphéniscidés.

La famille des Sphéniscidés, terme signifiant "en forme de coin" et faisant allusion à la forme pointue de leurs ailerons regroupe six genres et dix sept espèces, toutes présentes dans l'hémisphère sud, des côtes de l'Antarctique à l'équateur.

Exclusivement marins, ces oiseaux ont perdu la faculté de voler au profit d'une adaptation poussée à la nage et à la plongée se traduisant par de nombreuses adaptations anatomiques dont la plus remarquable est la transformation de l'aile en aileron.

Leur vie est caractérisée par l'alternance de séjours alimentaires marins et de périodes de jeûne sur terre ou sur la glace associées à la reproduction ou à la mue.

Les pingouins (macareux, guillemots...), souvent confondus avec les manchots, sont capables de voler et vivent dans l'hémisphère Nord. Les pingouins n'ont aucune parenté directe avec les manchots mais des convergences multiples (ressemblances dues à l'adoption d'un genre de vie très voisin) les en ont rapprochés morphologiquement. En effet, les pingouins, même s'ils utilisent leurs pattes et non leurs ailes pour nager, présentent une réduction de la taille de l'aile. Néanmoins, même chez le grand pingouin, seul représentant (aujourd'hui disparu) à avoir perdu sa faculté de voler, la structure osseuse et le plumage de l'aile ne sont pas aussi profondément modifiés que chez les manchots.

Le genre *Aptenodytes*, qui signifie en grec "plongeur sans ailes" ne présente que deux représentants : le manchot royal (*Aptenodytes patagonica*), et le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*). Le nom de l'espèce *forsteri* fut donné en l'honneur du naturaliste J. R. Forster qui accompagna le Capitaine Cook dans ses expéditions de 1772 à 1775.

Le manchot empereur est le seul représentant de la famille des Sphéniscidés, avec le manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) à se reproduire exclusivement sur les côtes du continent antarctique. C'est également le seul manchot à se reproduire sur la glace de mer et non sur la terre.

I- Présentation du manchot empereur et de son milieu

1. Présentation du milieu Antarctique

L'Antarctique, du préfixe anti- et du grec *arktos* "Grande et Petite Ourse", est constitué du continent, d'îles côtières et de l'océan Austral.

1.1- Milieu terrestre

La majeure partie du continent est située à l'intérieur du cercle polaire antarctique (66° 30' de latitude sud). Sa superficie est de 14 millions de kilomètres carrés environ, soit l'équivalent de la superficie des Etats-Unis et de l'Europe réunis.

La calotte glaciaire, appelée inlandsis, recouvre à 98 % le relief continental montagneux. Elle peut atteindre 4 000 m d'épaisseur dans sa partie la plus épaisse et retient 90 % des réserves d'eau douce de la planète. Cette glace terrestre est prolongée en mer par une banquise dont la surface varie entre 2 millions de kilomètres carrés en été et 18 millions de kilomètres carrés au début du printemps.

Le continent présente deux parties distinctes – occidentale et orientale – que séparent les chaînes transantarctiques, prolongement géologique de la cordillère des Andes.

Le relief continental, qui n'est pas visible à cause de l'inlandsis, est très accidenté. Certaines parties sont situées au-dessous du niveau de la mer, tandis que le plus haut pic, le mont Vinson, perçant la calotte de glace, culmine à 5 140 m.

L'antarctique est un désert froid, sec et venteux. La flore y est essentiellement représentée par plusieurs dizaines d'espèces de lichens et de mousses, ainsi que de phytoplancton, présent dans certains lacs d'eau douce. Le plus gros animal terrestre est un moucheron de 12 mm (Bidart et Dubois, 2003).

Trois régions climatiques de base peuvent être distinguées. L'intérieur des terres est caractérisé par un froid extrême et de faibles chutes de neige ; les régions côtières ont des températures plus douces et des précipitations beaucoup plus importantes ; et la presqu'île antarctique a un climat plus chaud et plus humide avec des températures souvent au-dessus de 0°C (Extrait du bulletin climatique annuel, Météo France).

Au niveau du continent glacé, le climat est d'autant plus rigoureux que l'on s'éloigne de la côte vers l'intérieur. Les températures moyennes sont comprises entre -25 et -35°C durant l'été austral (décembre à février) et atteignent -60 à -70°C au cours de la nuit polaire où le ciel clair favorise le refroidissement de l'air au contact de la surface glacée. Un maximum absolu de -91°C a été enregistré à la station de Vostok, située à 78° 28' de latitude sud et à 3 505 m d'altitude. Vers l'intérieur du plateau continental, les précipitations neigeuses sont de moins en moins importantes, l'air étant trop froid pour porter de la vapeur d'eau. Au centre du glacier, il tombe annuellement 2 à 5 cm d'équivalent eau (moins qu'au Sahara) et les vents sont de faible intensité.

Les régions côtières, où sont situées les colonies de manchot empereur, ont un climat polaire océanique très différent du continent. En effet, la présence de la mer tempère la rigueur des températures qui, en moyenne, s'échelonnent de -1°C en janvier à -18°C en août, avec des extrêmes absolus de +9,1°C et -37,5°C.

Malgré les variations interannuelles importantes des moyennes mensuelles, il est possible de mettre en évidence quatre périodes dans l'année (Clavier, 1995) :

- l'été, de décembre à février, avec une température moyenne d'environ -3°C, une vitesse moyenne du vent comprise entre 8 et 9 m/s, 7 à 8 jours de neige par mois et plus de 11 heures d'insolation par jour en décembre ;
- la période hivernale, de mai à septembre, une température moyenne inférieure à -15°C, 13 à 14 jours de vent supérieur à 100 km/h, 8 à 11 jours de neige par mois et une insolation moyenne de l'ordre de 20 minutes par jour en juin ;
- deux brèves intersaisons de deux mois chacune en mars-avril et octobre-novembre.

Sur le littoral, les températures, les précipitations et le vent dépendent de l'interaction entre l'anticyclone continental d'une part et les perturbations des latitudes australes d'autre part.

L'anticyclone d'origine thermique très stable est formé par la masse d'air froid et dense entretenue par l'immense surface gelée de l'inlandsis et de la banquise.

En juin et décembre, la pression est maximale au-dessus de l'Antarctique et les hautes pressions recouvrent alors le pourtour du continent. Ainsi, lors des conditions anticycloniques d'été, le ciel est clair, la température légèrement positive dans l'après-midi et la vitesse du vent peut rester inférieure à 5 m/s pendant plusieurs jours.

En hiver, les conditions anticycloniques entraînent des refroidissements importants : de mai à octobre, le record de température est inférieur à -30°C.

Quand l'anticyclone continental se retire, les dépressions sont à l'origine de tempêtes au niveau du littoral. En effet, de nombreuses dépressions circulent au-dessus de l'océan austral, leur déplacement est orienté vers l'est avec une faible composante vers le sud. Lors des maximums anticycloniques (en été et au début de l'hiver), ces dépressions circulent 3 à 6 ° plus au nord que pendant le reste de l'année. En revanche, elles sont plus fréquentes en seconde partie de l'hiver (août-septembre) ainsi qu'aux deux intersaisons. Ces dépressions engendrent des vents de sud-est soufflant pendant plusieurs jours en moyenne à 15 m/s en été et à 25-35 m/s en hiver (avec des rafales dépassant 50 m/s). De plus, ces perturbations en provenance de l'océan donnent presque toujours des précipitations sous forme de neige dont le total annuel peut atteindre 1,5 m, soit l'équivalent de 50 à 60 cm d'eau, aux abords du littoral.

A ce régime dominant de sud-est se superposent des vents catabatiques (du grec *cata* qui signifie vers le bas). En effet, en se refroidissant au contact des calottes glaciaires, l'air s'alourdit et glisse sous la force de gravité sur les pentes du continent en direction des côtes. De plus, le refroidissement extrême de l'air au sol s'accompagne d'un réchauffement de l'air en altitude. Ce phénomène d'inversion thermique forme une chape qui bloque les circulations ascendantes de l'air et plaque les couches d'air au sol. Ainsi, l'air s'écoulant des hauteurs du continent, provoque dans sa phase finale de violentes et soudaines tempêtes dont les vitesses de pointe atteignent ou dépassent presque toujours 55 à 60 m/s. Ils contribuent également au refroidissement de l'air : avec des vents

de 22 m/s (environ 80 km/h), une température de -30°C est équivalente à -68°C.

De telles conditions, qui peuvent persister plusieurs jours et s'arrêter brutalement, soulèvent la neige en la transportant jusqu'en mer, donnant lieu au phénomène de blizzard. Le blizzard soufflant à 40 m/s (144 km/h) est au moins deux fois plus refroidissant qu'un vent de même vitesse non chargé de glace.

1.2- Milieu marin

L'océan austral, aussi appelé océan antarctique, qui entoure le continent est formé par les eaux froides du sud des océans atlantique, indien et pacifique. Il n'a pas de limites géographiques propres et se distingue des autres océans par ses caractéristiques hydrologiques. Ses eaux influent sur les mouvements des eaux océaniques au niveau mondial (Bidart et Dubois, 2003).

A l'automne, avec la chute des températures, l'eau de mer, du fait qu'elle est salée, commence à geler en surface à partir de $-1,8^{\circ}\text{C}$. Des cristaux de glace de 1 à 2 cm apparaissent, et forment une sorte de mélasse, le fraïsil. La mer devient opaque et, en quelques heures, les cristaux de glace atteignent 5 cm. Cette pâte de cristaux s'épaissit et forme des croûtes aussi appelées de glaces qui flottent et s'entrechoquent. Les chocs entre ces plaques leur donnent leur forme ronde et les embruns soulevés gèlent en formant un bourrelet périphérique. La vitesse de formation du pack (accumulation discontinue de plaques de banquise) dépend de la chute de température : en quelques jours le pack peut devenir très solide. Avec un froid persistant et une agitation faible, les crêpes de glace s'épaississent et finissent par s'agglomérer entre elles pour ne plus former qu'une seule grande plaque dérivante.

En septembre, la glace de mer couvre jusqu'à 25 millions de kilomètres carrés et atteint une épaisseur de 1 à 3 mètres. En février, vers la fin de l'été, la banquise se disloque et les côtes sont entourées d'eau libre.

Contrairement au continent antarctique couvert de glace et stérile, l'océan austral abrite un écosystème très productif. La biomasse marine de l'océan Austral est très importante, mais de façon générale elle est peu diversifiée (Bidart et Dubois, 2003).

On compte plus de 200 espèces de poissons benthiques et pélagiques, certains particulièrement bien adaptés au froid : sans hémoglobine ou capables de produire un antigel, ainsi que des araignées de mer et des céphalopodes, comme le calmar et la pieuvre. Le zooplancton et notamment le krill, constitue la nourriture de base d'une grande partie de la faune de l'écosystème antarctique. Les eaux de surface sont dominées par les phoques, les baleines et les oiseaux marins.

Le phytoplancton est beaucoup plus diversifié, ces végétaux marins sont consommés par le krill. Il existe même des "algues des glaces", qui croissent dans la banquise pendant l'automne et le printemps, puis sont libérées en été dans l'eau de fonte.

Cette richesse s'explique par la présence de zones de convergences et de divergence.

Aux abords du continent antarctique, les vents dominants soufflent de l'est et provoquent un courant des eaux de surface dirigé vers l'ouest, le courant côtier antarctique (ou courant d'est). Au nord de 60° de latitude sud et jusqu'au tropique, circule le courant circumpolaire antarctique (ou courant d'ouest). En effet, sous l'action des vents dominants (les quarantièmes rugissants et cinquantièmes hurlants) et de la force de Coriolis, ce courant au débit quatre fois supérieur à celui du Gulfstream tourne d'ouest en est.

Ces deux zones de circulation hydrologique sont séparées par une ligne fictive appelée ligne de divergence antarctique vers 60° de latitude sud.

Pendant l'hiver austral, tout autour du continent antarctique, la densité de l'eau de surface augmente suite à son refroidissement et à l'accroissement de sa salinité (liée à la formation de la glace de mer). Cette eau froide et salée, donc particulièrement dense, est entraînée vers le fond des océans où elle forme un courant de profondeur appelé eaux antarctiques de fond. Vers 55° de latitude Sud, les eaux antarctiques de fond provoquent la remontée des eaux

profondes circumpolaires (venant des profondeurs des autres océans) et l'apport en surface des éléments nutritifs qu'elles contiennent.

Cette zone complexe, déterminée à la fois par le système des vents, les pressions atmosphériques, la circulation sous-marine des masses d'eaux et la topographie des fonds océaniques, est connue sous le nom de front polaire ou convergence antarctique. C'est la limite théorique entre l'océan Antarctique proprement dit et les eaux subantarctiques plus tempérées. A son niveau, la température de l'eau de surface passe de 3,5°C en été à -1,8°C en hiver.

Au niveau des basses latitudes, la température basse, la lumière faible et la concentration peu élevée en sels minéraux limitent le développement du phytoplancton, premier maillon de la chaîne alimentaire. Dans les zones de remontée d'eau froide de la convergence antarctique, les eaux sont beaucoup plus riches en phosphates, nitrates et minéraux. Ainsi, lors des longues heures de lumière du jour en été, la production primaire de phytoplancton devient très élevée. La biomasse zooplanctonique, peut alors atteindre 125 à 750 millions de tonnes. Le krill, petit crustacé planctonique, constitue 10 à 50 % de la biomasse planctonique et forme des bancs de couleur rosée de cinq cents kilomètres carrés. C'est un maillon essentiel et central du réseau alimentaire dont se nourrissent cinq espèces de baleines, trois espèces de phoques, la plupart des manchots, un grand nombre d'oiseaux marins mais aussi de poissons et de calmars.

2. Présentation du manchot empereur

2.1 Identification

Le manchot empereur, dont le poids varie entre 20 et 40 kg pour une hauteur moyenne de 115 cm, est le plus grand de tous les sphéniscidés. La région dorsale et la partie supérieure des ailerons sont gris ardoise ; le dessus de la tête, la joue et le menton sont noirs, ainsi qu'une bande étroite allant du cou à la partie médiane de l'aileron. La région ventrale et la face médiale des ailerons sont blanches. Deux tâches jaune-orangé, de part et d'autre de la partie supérieure du cou, vont en s'atténuant vers la région sternale. Le bec, long, courbe et pointu, est orné à la base de la mandibule inférieure de deux taches allant de l'orange au violet (Marchant et Higgins, 1990).

Le plumage des adultes est identique dans les deux sexes (comme chez les autres Sphéniscidés) et cette absence de dichromatisme sexuel (différence de couleur du plumage entre les deux sexes) persiste à chaque mue durant toute la vie de l'oiseau.

Seul le dimorphisme vocal permet de reconnaître le sexe.

Le manchot empereur est une espèce longévive, son espérance de vie moyenne est de 20 ans (Mougin et van Beveren, 1979). Un individu bagué en 1976 était encore observé en 2003 à la colonie de Pointe Géologie. Il atteint sa maturité sexuelle entre 4 et 6 ans (Jouventin, 1971).

L'immatrice (qui n'a pas atteint la maturité sexuelle) de première année, plus petit que l'adulte, est recouvert d'un plumage gris ardoise clair. Son cou est gris et son bec noir.

L'immatrice de seconde année a la taille de l'adulte. Son plumage est de couleur brunâtre dans la région dorsale et blanc légèrement teinté de jaune sur la poitrine. Son menton est complètement blanc et la pigmentation des ornements colorés de la mandibule inférieure est beaucoup moins intense que celle de l'adulte. Il ne présente pas de taches jaunes postorbitaires qui sont l'apanage de l'adulte (Prévost, 1961).

Le poussin a un duvet gris clair, sa tête est noire à l'exception de deux larges lunettes blanches autour des yeux.

La masse corporelle varie de 21 à 46 kg chez les mâles (29 kg en moyenne) et de 18,8 à 36,5 kg chez les femelles (26 kg en moyenne) en fonction de la période du cycle reproducteur (Cf tableau I).

Tableau I : Dimensions du manchot empereur adulte (**Prévost, 1961**)

	Mâles			Femelles		
	nombre individus	moyenne	valeurs extrêmes	nombre individus	moyenne	valeurs extrêmes
Poids total (kg)	40	29,18	20,60-46,65	33	25,99	18,80-36,61
Longueur totale (cm)	40	117	107-128	46	114	101-126
Longueur de l'aileron (cm)	41	34,5	32,0-38,0	46	33,9	30,6-36,2
Périmètre thoracique (cm)	36	90,8	70,5-108,0	45	85,4	66,5-96,0

Avant l'arrivée sur la colonie, fin mars, les mâles ont accumulé une grande quantité de réserves qui leur permettra de faire face à plus de 110 jours de jeûne complet.

2.2- Répartition géographique

Les colonies de reproduction de l'espèce sont situées entre 66 et 78° de latitude sud et distribuées tout autour du continent antarctique. Les derniers chiffres en date (Kooyman, 2002), font état de 31 colonies.

La majorité des colonies sont établies sur la glace de mer, au pied des falaises côtières, à l'exception de celles du glacier Taylor et de Fold Island installées sur la glace continentale.

Plusieurs facteurs semblent déterminants pour l'établissement des colonies de manchots empereurs (Prévost, 1961).

La stabilité de la glace de mer apparaît comme l'une des conditions principales. En Terre Adélie par exemple, le site de reproduction est situé entre le continent et deux îles. Au niveau de cette zone, la banquise se forme très précocement (dès le mois de mars), les débâcles partielles pendant l'hiver sont très rares et elle est la dernière à débâcler en été (novembre-décembre).

La présence de grandes surfaces planes de glace paraît également nécessaire aux déplacements peu aisés des manchots empereurs, notamment au sein des regroupements denses formés en période hivernale. De plus, les colonies sont souvent situées dans des zones où règne un micro-climat venant tempérer les conditions météorologiques. C'est le cas en Terre Adélie, où le glacier de l'Astrolabe, coupe les vents dominants d'orientation sud-est.

Enfin, un dernier facteur important est la proximité de zones de nourrissage en hiver, telles que des polynies (zone d'eau libre au sein de la banquise dont la surface peut varier de quelques mètres carrés à plusieurs hectares) ou des rivières (formées entre les îles ou les glaciers).

2.3- Effectifs

L'évolution de la population de manchots empereurs de la colonie de Pointe Géologie, en Terre Adélie, est la mieux connue, les données sur l'évolution des populations d'autres colonies en Antarctique étant rares.

Depuis sa découverte en 1950, les effectifs de la colonie ont diminué de moitié. Cette évolution s'est faite en trois phases (Thomas, 1986) : une phase de stabilité entre 1952 et 1975 où la population avoisinait 5 500 couples (extrêmes : 5 000 en 1974 et 6 236 en 1963) ; une deuxième phase de décroissance rapide lors des années 1976 et 1977, pendant laquelle la

colonie est passée de 5 900 à 3 563 couples, soit une diminution de près de 40 % ; enfin une troisième phase de décroissance lente et régulière de 1977 (3 563 couples) à 2003 (2 941 couples).

Le manchot empereur étant une espèce longévive, l'évolution de la taille de la population est principalement liée à celle de la survie des adultes (Perrins et al., 1991). Une émigration importante des oiseaux vers d'autres colonies est peu probable dans la mesure où la colonie la plus proche est située à plus de 1 000 km et où les manchots, comme les autres oiseaux de mer, sont fidèles à leur site de reproduction.

Le faible taux de survie des adultes (et plus particulièrement des mâles) des années 1976-1980 correspond à la période de déclin rapide de la population de reproducteurs. L'étude des paramètres climatiques a mis en évidence l'existence d'une corrélation entre le taux de survie des adultes et la température et l'extension de la glace de mer. En effet, le taux de survie des adultes est d'autant plus faible que la température est élevée et que l'extension de la glace de mer est faible.

Ces facteurs climatiques joueraient sur la disponibilité des proies chassées par le manchot empereur : krill, poissons, céphalopodes. Ainsi lors des années marquées par des températures élevées et une faible extension de la glace de mer (comme ce fut le cas à la fin des années 70), les manchots auraient plus de difficulté à trouver de la nourriture, augmentant ainsi leur taux de mortalité.

Le succès reproducteur (égal au rapport du nombre de poussins au départ sur le nombre d'œufs pondus), est très variable d'une année sur l'autre. Sa variabilité a progressivement augmenté depuis les années 70, probablement sous l'effet d'une combinaison de facteurs locaux (conditions climatiques, état de la glace de mer). Le très faible succès reproducteur observé certaines années résulte de débâcles précoces de la glace de mer ou de blizzards prolongés en début d'élevage des poussins.

Le taux d'éclosion est corrélé négativement à l'étendue de la glace de mer, il est plus faible les années où la banquise est étendue.

L'étendue de la glace de mer est un facteur clef dans l'écosystème antarctique ayant deux effets opposés sur les paramètres démographiques chez le manchot empereur.

Le développement important de la banquise influe négativement sur le succès à l'éclosion et sur la survie des poussins mais affecte positivement la survie des adultes en augmentant la disponibilité alimentaire.

En termes de populations, l'avantage trophique d'une banquise développée, en favorisant la survie des reproducteurs prime sur les effets négatifs sur la fécondité et la survie des poussins (Barbraud et Weimerskirch, 2001).

2.4- Cycle biologique

Les manchots ont colonisé une grande partie de l'hémisphère sud entre l'Equateur (manchot des Galápagos en zone tropicale) et le pôle (deux espèces, les manchots adélie et empereur sur les côtes du continent Antarctique).

A l'exception du manchot des Galápagos, tous vivent dans des milieux où les saisons et les périodes d'abondance de la nourriture reviennent chaque année à date fixe, leur permettant de faire coïncider le cycle reproducteur avec le cycle du climat. Ainsi le cycle reproducteur se déroule tous les ans aux mêmes dates : les pontes ont lieu à la fin de l'hiver et l'élevage des poussins, période où la demande alimentaire est la plus forte, coïncide avec la période estivale pendant laquelle la production marine est la plus importante. Les poussins sont émancipés à la fin de l'été.

En Antarctique, cette stratégie est adoptée par le manchot adélie.

Le manchot empereur est le seul à se reproduire pendant l'hiver antarctique, sur la banquise. Son cycle est lié à celui de la glace de mer sur laquelle il ne construit pas de nid mais se déplace avec son œuf puis avec son jeune poussin sur ses pattes.

Compte tenu de la durée de la reproduction et notamment de la croissance du poussin (cinq mois et demi), cette stratégie s'expliquerait par la nécessité, comme chez les autres espèces, de faire correspondre la fin de l'élevage des poussins, quand leur demande est la plus forte, avec le début de l'été austral et l'augmentation des ressources alimentaires. En effet, en conséquence de sa grande taille, il ne semble pas que le manchot empereur puisse se reproduire autrement qu'en hiver. L'élevage d'un poussin de grande taille demande de nombreux mois, il est donc impossible pendant le court été antarctique. Par ailleurs, la mise en œuvre d'un comportement thermorégulateur social (en se serrant les uns contre les autres pour lutter contre le froid) requiert de grandes surfaces planes qui n'existent que sur la banquise. De plus, les grands froids de l'hiver sont supportés par les seuls adultes, l'émancipation des poussins se situe en effet au moment de l'amélioration des conditions climatiques de la fin de l'hiver. Enfin, l'augmentation des besoins alimentaires du poussin au cours de sa croissance va de pair avec une augmentation des disponibilités alimentaires et une réduction de la superficie de la glace de mer du fait de la débâcle. Ainsi, plus les poussins ont besoin de nourriture, plus celle-ci est abondante et proche. Pour paradoxal qu'il soit à première vue, le cycle reproducteur hivernal semble être la seule solution viable pour les manchots empereurs ; dans la mesure toutefois où ceux-ci ont acquis d'impressionnantes capacités de jeûne auxquelles toutes les classes d'âge ont recours à un moment du cycle.

La faible fécondité du manchot empereur pourrait être une conséquence du fait qu'il ne peut incuber qu'un seul œuf sur ses pattes et qu'il n'effectue pas de ponte de remplacement. La mortalité des œufs et des poussins est relativement basse (37,3 % en moyenne sur seize ans d'après Guillotin et Jouventin, 1979), mais elle peut varier de 14,8 à 98,0 % selon les années. Deux situations opposées sont à l'origine d'une élévation de mortalité : une débâcle de la banquise, qui provoque l'abandon des œufs ou des poussins ou une banquise très étendue qui empêche les parents de nourrir régulièrement les jeunes.

Le cycle de la glace de mer détermine donc étroitement certaines conditions de reproduction du manchot empereur, comme l'ont vérifié Guillotin et Jouventin (1979), en comparant les dates d'apparition des phases importantes de 16 cycles reproducteurs successifs. Les premières pontes et les premières éclosions, qui ne dépendent que de facteurs physiologiques, varient peu (8 et 10 jours d'intervalle entre les différentes observations de premières pontes et de premières éclosions).

En revanche, les premiers retours de femelles à la colonie pour relever les mâles en fin d'incubation sont plus variables (plus ou moins 8 jours). Leur retour dépend de la distance de la mer libre à la colonie, c'est à dire de l'épaisseur de la banquise qui est fonction de la rigueur de l'hiver antarctique. De même, les premières émancipations thermiques et les premiers regroupements de poussins varient fortement (19 jours d'intervalle pour le premier et 25 pour le second) en fonction de la précocité de l'été antarctique.

Le cycle du manchot empereur s'étend sur une période de près de dix mois, de mars à décembre. Ce long séjour des oiseaux sur la côte peut se diviser en 6 périodes principales :

- l'arrivée à la colonie et la parade,
- la ponte et l'incubation,
- le retour des femelles et le départ des mâles couveurs,
- l'élevage individuel des poussins,
- l'émancipation des grands poussins et leur séjour en crèche,
- la mue et la dislocation de la colonie

2.4.1- L'arrivée à la colonie et la formation des couples (pariade)

Les arrivées à la colonie s'échelonnent sur le mois de mars, quand la banquise commence à se former. Les oiseaux se déplacent en colonnes de nombre variable pouvant atteindre plus de 1 000 individus. Ce grégarisme a une nette valeur de survie vis-à-vis de leurs prédateurs : léopard de mer et orques (Tinbergen, 1964). A l'arrivée sur le site de reproduction les colonnes se disloquent et chaque individu déambule isolément au milieu de ses congénères.

La recherche du partenaire

Chez cette espèce, la reconnaissance individuelle n'est pas visuelle ou olfactive, mais auditive (Jouventin, 1971). Chaque oiseau émet toujours le même chant d'une année sur l'autre, très différent de celui de ses voisins (les particularités du chant seront détaillées dans le paragraphe III-3).

Les couples se forment à l'issue d'une série d'échanges vocaux et de parades mutuelles, et resteront stables tout au long de la saison de reproduction. Cependant, il arrive que des trios se forment, le plus souvent composés de deux femelles et un mâle.

Une fois le couple formé, les deux partenaires restent le plus souvent en contact étroit, à l'écart des autres oiseaux.

La copulation

Les copulations débutent mi-avril, environ un mois après l'arrivée sur la colonie. La fréquence des copulations passe par un maximum vers le 20-25 avril et décroît ensuite pour s'achever en mai. Certaines ont encore lieu au début du mois de juin et même plus tard au cours du cycle mais il ne s'agit alors que de tentatives incomplètes.

La copulation est l'aboutissement d'une série de parades mutuelles qui sont de plus en plus nombreuses à mesure que croît l'excitation sexuelle. Au début de la période de copulation, le refus de la femelle est en général assez fréquent ; le mâle peut alors l'inciter à se coucher en lui passant le bec sur son cou. En avril, les deux partenaires sont en même temps aptes au coït et la femelle se laisse tomber en fin de parade sur la glace, le corps cambré, la tête dressée, les ailerons à demi étendu et les pattes légèrement écartées.

Le mâle grimpe alors sur le dos de sa partenaire étendue, en s'aidant du bec et surtout des griffes des pattes. Juché sur la partie postérieure de celle-ci, il se maintient en équilibre avec ses ailerons et son bec qu'il glisse sous le cou de sa partenaire. Sa queue se rabat alors vers le sol et son cloaque vient s'appliquer sur celui de la femelle. Le coït dure 10 à 30 secondes mais il arrive fréquemment que le mâle tombe avant ou pendant l'éjaculation.

En mai, les manchots qui s'accouplent sont souvent assaillis par des mâles, déjà en couple ou non, qui paraissent vouloir s'approprier la femelle étendue sur la glace. Les partenaires de ces oiseaux participent ou non aux batailles qui peuvent s'en suivre. D'après leurs poids, ces oiseaux sont probablement de jeunes adultes inexpérimentés.

2.4.2- La ponte et l'incubation

La ponte

La femelle pond un seul œuf, 10 à 15 jours après l'accouplement.

Les pontes ont lieu de jour comme de nuit et les couples dont la femelle est sur le point de pondre s'isolent des autres oiseaux par beau temps.

Lors des contractions, qui ont lieu à intervalles réguliers de une à deux minutes en général, la femelle incline la tête vers le sol, se dresse sur ses pattes et applique fortement ses ailerons contre son corps. L'onde de contraction fait alors légèrement saillir son cloaque et sa queue s'abaisse vers le sol. Chaque spasme est suivi d'une période de repos d'une durée à peu près

équivalente pendant laquelle la femelle reste immobile et ferme parfois les yeux. Après quelques minutes, le pôle aigu de l'œuf apparaît au centre du cloaque. Dès l'instant où l'œuf est en grande partie engagé dans la lumière du cloaque, son expulsion se fait en une ou deux contractions. Pendant cette ultime phase, la femelle qui était auparavant cambrée sur ses pattes, se tasse sur elle-même et recourbe sa queue qu'elle fait passer entre ses pattes. L'œuf touche à peine la glace, la femelle le place aussitôt sur la face supérieure de ses pattes à l'aide du bec.

Immédiatement après la ponte, débute la parade qui aboutira à l'échange de l'œuf. Le mâle incline la tête vers la poche incubatrice de la femelle, observe l'œuf. Il le touche et tente parfois de s'en emparer de force en repoussant sa partenaire. La femelle écarte progressivement les pattes et laisse tomber doucement l'œuf sur la glace. Le mâle approche alors son bec et fait rouler l'œuf entre ses pattes sur lesquelles il le place. Des parades mutuelles se succèdent et la femelle commence à piétiner autour de son partenaire avant de partir définitivement vers l'eau libre, trois heures en moyenne après la ponte.

Entre leur arrivée à la colonie et la ponte, les femelles jeûnent pendant une durée d'un mois et demi environ. Au cours de ce jeûne physiologique, elles perdent de 5 à 10 kg, ce qui représente en moyenne 17 à 30 % de leur poids corporel initial.

La ponte est une cause de mortalité assez fréquente chez les femelles de manchot empereur. La mort peut survenir dans les quelques heures qui suivent la ponte, suite à un prolapsus ou une évagination complète du tractus génital. Elle peut également être liée à une occlusion intestinale aiguë lorsque l'œuf est trop volumineux pour franchir l'orifice utéro-cloacal ou à une hémorragie externe au niveau d'un petit prolapsus cloacal dont le frottement continu sur la glace finit par entraîner la rupture d'un vaisseau important.

Sur 7 décès de femelle observés en 1952 et 1956 sur les lieux de reproduction, 5 d'entre eux étaient en rapport plus ou moins directs avec la ponte (Prévost, 1961).

L'œuf du manchot empereur est pyriforme, plus ou moins allongé et sa surface parfois lisse, parfois finement piquetée, est souvent recouverte de nodules répartis irrégulièrement.

La longueur de l'œuf moyen varie de 117 à 132 mm, et son diamètre de 80 à 90 mm (selon Prévost sur 177 œufs mesurés).

Le poids moyen de 53 coquilles est de 67,4 g et le poids total moyen est de 447,7 g sur 56 œufs, les extrêmes allant de 313 g (106,7 X 71,8 mm) à 538,5 g (129,2 X 89 mm).

Il est majoritairement porté le pôle obtus en avant (53 cas sur 62 observations) mais aussi, dans quelques cas, le petit bout en avant (6 cas sur 62 observations) ou transversalement sur les pattes (3 cas sur 62 observations).

La température moyenne d'incubation (Prévost, 1961), mesurée en plongeant un thermomètre au centre de 45 œufs immédiatement après leur prélèvement, est de 31,4°C, les extrêmes variant de 24° à 35°C. La moyenne des températures relevées au contact de la poche incubatrice est de 35,5°C sur 7 mesures réalisées par Prévost (1961) et de 36,6°C sur 5 mesures réalisées par Cendron (1952).

La température de la poche incubatrice avoisine donc les 36°C mais le niveau thermique de l'œuf est surtout fonction de la température centrale de l'oiseau et de la manière dont il le protège de l'atmosphère ambiante et du vent. Ainsi, lors des parades pendant lesquelles l'œuf est à découvert, sa température chute, alors qu'au sein des tortues sa température doit s'équilibrer avec celle de la poche incubatrice.

L'incubation

Le mâle assure seul l'incubation de l'œuf qui dure en moyenne soixante-cinq jours et coïncide avec le milieu de l'hiver antarctique (mi-mai à mi-juillet). Cette longue période est en effet caractérisée par les températures les plus basses de l'année, la diminution considérable de la durée d'éclairement (les nuits antarctiques du mois de juin sous cette latitude atteignant près de 20 heures) et la fréquence des blizzards.

Les premiers mâles couveurs sont observés en mai, au milieu des couples et leur nombre augmente pour atteindre un maximum en juin. La période où la colonie ne compte que des mâles dure un mois tout au plus, en juin. La proportion de mâles inemployés (terme désignant les oiseaux n'ayant pas trouvé de partenaire, les couples non reproducteurs et les reproducteurs ayant perdu leur œuf ou leur poussin Jouventin 1971) à cette époque a été estimée à 5 % du nombre total d'oiseaux présents. En effet, début juin, sont encore présentes les femelles abandonnées par leur partenaire (qui ne tarderont pas à abandonner leur œuf pour retourner en mer) et les femelles inemployées, arrivées tardivement ou effectuant des allées et venues entre la mer et la colonie. Fin juin, les premières femelles reviennent de voyage alimentaire.

Au cours de l'incubation proprement dite, l'activité sur la manchotière est très réduite. Les couveurs se regroupent en tortue par vent violent et basse température. Lors des belles journées, au contraire, les soins de toilette sont nombreux ; l'œuf est inspecté et déplacé avec le bec. Les couveurs se déplacent d'un groupe à l'autre aux abords de la colonie pour manger de la neige dans les congères non souillées par leurs déjections. Des comportements agressifs limités (coups de bec et d'ailerons) sont parfois observés dans les tortues ou lors des déplacements. Il arrive, dans quelques cas, que des batailles entre couveurs aboutissent à l'échange de l'œuf entre les deux antagonistes (et le plus souvent à son abandon). Dans de rares circonstances, un œuf peut être adopté par un oiseau venant de perdre le sien quelques minutes auparavant. Mais en général, l'œuf est couvé par le même oiseau, le mâle, jusqu'au retour de la femelle.

Au début de l'incubation, l'absence de comportement incubateur ou l'inaccoutumance à la présence de l'œuf sur les pattes provoque la perte volontaire ou accidentelle de quelques œufs, le plus souvent chez les jeunes adultes.

Les abandons sont les moins fréquents au mois de juin (12,8 % en 1952 et 14,4 % en 1956) et augmentent légèrement en fin d'incubation. Ils sont alors liés à l'épuisement physiologique des couveurs. Les mâles se mettent alors à examiner leur poche incubatrice de plus en plus fréquemment, en écartant légèrement les pattes puis finissent par laisser rouler leur œuf sur le sol et s'éloignent en s'ébrouant et en secouant leurs ailerons. Cet épuisement physiologique peut avoir plusieurs causes. Lorsque l'œuf est putréfié (chute ou non fécondation), le couveur le garde sur ses pattes bien au-delà de sa durée réelle d'incubation et finit par l'abandonner (c'est le cas de nombreux œufs au mois d'août). Lorsque le couveur atteint son poids critique avant le retour de la femelle, il abandonne son œuf pour aller se réalimenter.

Les mâles couveurs sont donc caractérisés par leur passivité, leur faible agressivité et leur comportement incubateur très développé (certains oiseaux venant de perdre leur œuf sont observés en train d'essayer de le remplacer par un morceau de glace). Au contraire, les inemployés (anciens couveurs et oiseaux non reproducteurs) sont très actifs et souvent à l'origine de batailles. Si ces oiseaux sont attirés par les œufs abandonnés, ils ne les adoptent cependant jamais durablement.

Le comportement des inemployés évolue donc sensiblement pendant la période de reproduction. Leur comportement "copulateur", en mai, à l'égard des femelles prêtes à copuler et des mâles couchés sur le ventre, se transforme en comportement incubateur en juin. L'objet

de la lutte n'est plus la femelle en phase de coït mais l'œuf. Ces luttes augmentent en nombres à la fin du mois de juin, à mesure que les femelles revenant de voyage alimentaire arrivent sur la colonie.

2.4.3- Le retour des femelles et le départ des mâles couveurs

Les premières femelles commencent à regagner les lieux de reproduction dès la fin du mois de juin.

La fréquence des retours s'accélère ensuite pour atteindre un maximum entre le 15 juillet et le début du mois d'août (Guillot et Jouventin 1979). L'absence des femelles, calculée entre la date moyenne des départs en mai et celle des retours en juillet, atteint 60 à 70 jours. Au cours de leur séjour en mer, les femelles reprennent 6 kg en moyenne (Kirkwood et Robertson, 1997a). A mesure que les femelles arrivent, l'activité sur la colonie augmente et atteint un niveau comparable à celui de la période de parade.

Les conditions météorologiques ont une influence prépondérante sur le rythme des arrivées. Après de fortes tempêtes, il n'est pas rare de voir arriver des colonnes de 100 à 200 individus, parfois plus.

La femelle arrivant à la colonie chante à travers les groupes d'oiseaux présents. La reconnaissance des partenaires se fait par une succession de chants et parades mutuelles qui aboutissent à l'échange de l'œuf. Le départ plus ou moins rapide du mâle couveur est fonction de l'état de ses réserves. Dans de nombreux cas, le mâle couve un poussin et la femelle, qui semble être plus stimulée par le chant de celui-ci que par la vue d'un œuf, s'en empare rapidement. Très souvent elle régurgite pour nourrir le poussin alors que celui-ci est encore sur les pattes du mâle.

Les couveurs quittent la colonie le plumage terne, souvent sali par les déjections ; leur maigre contraste avec le plumage brillant et l'embonpoint des femelles revenant de mer.

Le poussin empereur éclot sur les pattes de son parent après, en moyenne, 62 à 66 jours d'incubation. Son poids moyen est d'après Prévost (1961) de 315 g (250 à 383 g). C'est le poussin qui effectue le premier bris de la coquille au niveau de l'extrémité de son bec.

Pendant toute la durée de l'éclosion (24 à 48 heures, parfois plus), l'adulte observe et glisse souvent son bec au niveau de la poche incubatrice. En fin d'éclosion, ce sont ses déplacements qui semblent provoquer la libération du poussin et la chute des morceaux de coquilles sur la glace.

2.4.4- L'élevage individuel des poussins

L'élevage du jeune, qui débute en juillet et se termine en décembre, présente deux périodes bien distinctes. Au cours de la première période qui va du mois de juillet au début du mois de septembre, le poussin est élevé sur les pattes de l'adulte et ne quitte pas la poche incubatrice. Au cours de la seconde période, le jeune ayant acquis une thermorégulation satisfaisante, vit en groupes avec les autres poussins.

Les adultes nourrissent leur poussin à intervalles plus ou moins réguliers, procèdent à des soins de toilette limités mais fréquents et dorment le bec glissé sous l'aileron.

Contrairement aux inemployés, ils chassent les poussins égarés qui s'approchent d'eux. Par contre, ceux qui ont perdu leur poussin depuis peu essaient souvent d'adopter les poussins abandonnés.

A cette époque, la majorité des oiseaux porteurs de poussins sont des femelles revenant de leur voyage alimentaire. Les mâles sont en mer où ils reconstituent une partie de leurs

réserve et accumulent de la nourriture destinée au poussin. La durée de leur séjour marin va de 20 à 34 jours et elle varie vraisemblablement en fonction de leur état d'embonpoint au départ de la colonie.

Beaucoup d'oiseaux inemployés sont des femelles dont le partenaire a quitté la colonie à la suite de la perte ou de l'abandon de l'œuf ou du poussin. L'intervention de ces femelles inemployées dans les batailles semble en partie conditionnée par la présence de nourriture dans leur estomac. En effet de nombreuses batailles ont lieu pour l'adoption de poussins égarés. Ces adoptions sont le plus souvent de courte durée, l'intérêt des inemployés nourrisseurs pour leur progéniture déclinant en même temps que leur contenu stomacal.

Le poussin est le plus souvent étendu transversalement sur les pattes de l'adulte, mais il peut rester debout, maintenu par la conformation de la poche incubatrice. Les mouvements de déglutition du jeune apparaissent dès l'éclosion. Vers le 5ème jour, apparaissent les premiers mouvements de défense tels que les coups d'ailerons, les soins de toilette et une légère extension du cou. Vers les 8ème et 10ème jours, un poussin éloigné de sa poche incubatrice sait déjà se diriger vers l'adulte le plus proche de lui.

C'est aussi vers le 10ème jour qu'apparaissent les premiers coups de bec accompagnés de légers cris de colère échangés entre les poussins de deux couveurs paradant face à face.

Les premières sorties hors de la poche incubatrice sont observées 40 à 50 jours après l'éclosion. A cette époque, la taille du poussin est telle qu'il loge à peine dans la poche incubatrice de l'adulte.

L'alimentation des poussins

Si l'œuf éclot avant le retour de la femelle, le mâle nourrit son poussin par régurgitation d'une sécrétion du jabot.

En effet, le jabot des mâles couveurs présente de mai à août et plus particulièrement en juillet, une muqueuse fortement épaissie, hyperhémiee, qui sécrète une substance blanchâtre. C'est cette substance qui est distribuée au poussin pendant les premiers jours qui suivent son éclosion. La composition de cette substance a été analysée et comparée avec le lait de pigeon et de lapine par Prévost (1961). Elle est proche, presque intermédiaire, entre ces deux laits et son taux de protéines est particulièrement élevé (près de 60 % de matière sèche).

L'absence de poussin réduit cette sécrétion chez les inemployés. La présence et les chants du poussin sont donc probablement les principaux facteurs qui en stimulent la sécrétion (Prévost, 1961). Chez les femelles enfin, cette sécrétion du tube digestif est moins développée que chez les mâles.

Normalement, le jeune poussin est nourri par régurgitation du contenu stomacal ramené de la mer par la femelle.

L'adulte nourrisseur, stimulé par le chant du poussin, effectue des mouvements de régurgitation, incline la tête et le poussin introduit son bec dans celui du parent largement ouvert.

Lorsque le poussin est rassasié, l'adulte lève la tête et ravale l'excès de nourriture en effectuant quelques mouvements de déglutition.

Lors de ses premiers jours, le poussin réclame toutes les heures ou presque. Son chant est très faible et ses mouvements de tête limités, il absorbe en une seule fois ce que lui donne l'adulte. Dès le 10ème jour, la demande de nourriture devient plus impérative et les chants sont répétés. Le parent répond en général à ces cris en régurgitant, mais il arrive qu'il s'y refuse et donne alors des coups de bec au poussin qui cesse alors rapidement ses demandes. Jusqu'à l'âge de 25 à 30 jours, chaque absorption d'aliments est suivie d'une période de repos. Passé cet âge, celles-ci diminuent progressivement et le volume d'aliments ingérés devient très important.

La croissance des poussins

La croissance des poussins est surtout fonction de la quantité d'aliments ingérés, donc des allées et venues des parents à la mer.

Pendant cette période d'élevage, la croissance est relativement régulière, mais les variations individuelles sont considérables : le poids des plus gros poussins peut être 4 à 5 fois plus élevé que celui des plus petits.

La longueur totale du poussin qui est de 20-21 cm à l'éclosion atteint près de 50 cm au moment de l'émancipation. Son aileron, long de 5 cm environ le jour de l'éclosion mesure près de 10 à 12 cm au début du mois de septembre (Prévost, 1961).

Comme on l'a déjà signalé, le poussin reste sur les pattes de son parent pendant tout le début de son élevage. A partir du 35^{ème} jour, il s'affranchit toutefois progressivement et finit par former avec ses congénères des groupes ou "crèches", au milieu des adultes. Cette émancipation serait probablement en relation avec l'acquisition progressive d'une thermorégulation efficace.

2.4.5- L'émancipation des grands poussins et leur élevage en crèche

L'élevage des grands poussins se prolonge jusqu'au mois de décembre et s'achève par la dislocation de la glace de mer qui emporte avec elle toute la population de la colonie.

L'émancipation thermique des poussins débute au début du mois de septembre et se termine mi-octobre. Les poussins se regroupent pour former des crèches au sein desquelles ils se tiennent plus ou moins serrés selon les conditions climatiques. Ainsi, lors de blizzard, les poussins forment rapidement de véritables tortues. A partir du mois de novembre, avec l'amélioration des conditions climatiques, les poussins sont de plus en plus dispersés au sein de la colonie et les tortues deviennent l'exception au mois de décembre.

A partir de l'émancipation du jeune et du fait de sa demande alimentaire croissante, les deux parents s'absentent simultanément pour aller chercher de la nourriture en mer. Ils ne séjournent alors à la colonie que le temps nécessaire au nourrissage du poussin qui se fait le plus souvent à l'écart des autres oiseaux et des crèches.

Pendant cette période, les allées et venues à la colonie sont de plus en plus fréquentes. La durée du voyage alimentaire restant sensiblement la même (excepté en fin de cycle où la durée du voyage tend à se raccourcir avec le rapprochement de l'eau libre) mais l'adulte nourrisseur demeure de moins en moins longtemps à la manchotière. Les deux partenaires d'un couple ayant un poussin se rencontrent alors très rarement sur la colonie.

Les oiseaux perdant leur poussin pendant cette période deviennent des inemployés, aussi le nombre de ces oiseaux continue d'augmenter régulièrement. Cependant, malgré cette augmentation numérique, le nombre de batailles diminue et disparaît quasiment avec l'émancipation des poussins. Ces oiseaux deviennent totalement passifs, et stationnent debout ou couchés en périphérie de la colonie ou près des crèches de poussins.

L'alimentation des poussins

Les adultes qui reviennent à la colonie pour nourrir leur poussin déambulent de crèches en crèches en chantant plusieurs fois devant chacune d'elles. Les arrivants attirent toujours quelques poussins affamés, mais dans la majorité des cas ils les repoussent à coups de bec. La reconnaissance entre l'adulte et son poussin se fait après plusieurs échanges vocaux à l'issue desquels le nourrissage a lieu.

Dans les premiers jours qui suivent leur émancipation, les poussins sont souvent sous alimentés car les deux parents ont quitté la colonie pour la mer.

En octobre, 24 à 48 heures sont nécessaires au parent pour régurgiter au poussin la totalité de son contenu stomacal, alors que plus tard, quelques heures suffisent au poussin pour ingérer des masses d'aliments de plus en plus conséquentes (Prévost, 1961).

La croissance pondérale et staturale des poussins

Le poids moyen des poussins à l'émancipation est voisin de 2 kg mais les inégalités de croissance sont déjà marquées à ce stade. En effet, le poids de certains dépasse 3 kg alors que d'autres n'atteignent pas le kilogramme. Ces inégalités ne font que s'accroître au cours de l'élevage des jeunes : en novembre, l'écart de poids entre poussins peut dépasser 10 kg. L'observation de la courbe de croissance de poussins marqués par Prévost (1961) met en évidence les effets de l'irrégularité des repas sur la prise de poids des poussins. En effet, les poussins présentent une nette reprise de poids après le retour des adultes à la colonie.

Cependant, les poussins dont le retard de croissance est trop important ne survivent pas et les différences pondérales entre poussins au moment du départ de la colonie sont moins accusées. Or la durée du voyage alimentaire des adultes dépend de nombreux facteurs : les conditions météorologiques, l'état de la glace, la présence de prédateurs marins qui influent donc directement sur l'alimentation et la croissance des poussins.

De plus, les éclosions s'échelonnant sur plus d'un mois, les derniers poussins éclos ont inévitablement une durée d'élevage plus courte que les premiers éclos. En effet ils disposent de 5 mois tout au plus avant la débâcle de la banquise au mois de décembre qui signifie la fin de toute alimentation pour tous les poussins.

Au départ de la colonie, les poussins mesurent 90 à 100 cm de haut, ce qui est inférieur à la taille adulte comprise entre 114 et 117 cm. La sous-alimentation périodique ou permanente évoquée à propos des inégalités de croissance pondérale entre poussins entraîne de la même manière des inégalités de croissance staturale.

L'aileron des poussins de 5 mois, mesure 34 cm en moyenne, a atteint la dimension adulte (Prévost, 1961).

Dès son émancipation, le poussin acquiert rapidement certains gestes et attitudes de l'adulte.

Ainsi, on observe au mois de septembre des poussins étendus sur la glace, mangeant de la neige, dormant le bec glissé sous l'aileron ou la tête rentrée dans les épaules.

Poussins et adultes sont assez indifférents les uns vis-à-vis des autres. Quelques mouvements de défense sont observés chez les poussins mais les batailles sont très rares. Les poussins restent au voisinage des adultes, se déplacent comme eux, certains allant jusqu'à les suivre vers la mer.

Entre eux, les poussins sont peu agressifs sauf lors des nourrissages. En effet, pendant les repas, le poussin se défend énergiquement contre l'approche d'autres jeunes en inclinant la tête et en émettant des cris de colère (Prévost, 1961).

2.4.6- Mue et dislocation de la colonie

Dès la fin du mois de novembre, les poussins et les adultes non reproducteurs présentent les premiers signes de mue.

Chez les poussins, le remplacement du duvet mésoptile par le plumage juvénile prend un mois environ entre les mois de novembre et janvier selon leur développement.

La mue du plumage s'accompagne d'une mue de la voix. En effet, en fin de période d'élevage, le chant, le cri de trompette et le cri de colère du poussin deviennent plus graves. Cependant,

l'acquisition du chant et du port de l'adulte ne se fera que beaucoup plus tard. Le dimorphisme vocal n'est toujours pas perceptible chez un certain nombre d'immatures âgés de 17 mois.

Au départ de la colonie, le poids des poussins varie de 10 à 15 kg mais ils sont souvent maigres car la plupart d'entre eux ne sont plus alimentés par les adultes. Aussi, dès que le duvet des poussins a été remplacé par leur plumage juvénile imperméable, c'est vraisemblablement la faim qui les pousse à quitter la colonie pour aller s'alimenter en mer (Prévost, 1961).

Après avoir quitté la colonie à l'âge de 5 mois, les poussins passent une année complète en mer, à la limite du pack.

A 17 mois, les immatures reviennent fin novembre à la colonie pour muer. A l'issue de cette mue, dont la durée est voisine de celle de l'adulte, les immatures de deuxième année ont un plumage encore très différent de celui de l'adulte mature. En effet, la région dorsale est brunâtre, la région ventrale est blanche légèrement teintée de jaune, le menton est blanc ou grisâtre et les ornements colorés de la mandibule inférieure ont une pigmentation beaucoup moins intense que celle de l'adulte.

La mue des adultes est précédée par un séjour en mer prolongé, au cours duquel ils accumulent les réserves lipidiques qui leur permettront de jeûner pendant plus d'un mois.

Les inemployés, repartant en mer plus tôt que les reproducteurs, commencent à muer dès le mois de décembre. En revanche, les adultes nourrisseurs commencent leur mue beaucoup plus tard. Aussi la mue des adultes, qui dure 30 à 40 jours en moyenne (Prévost, 1961), s'étale sur une période de près de trois mois.

La mue débute toujours par la chute de l'épiderme des pattes et des ornements colorés du bec, la chute des plumes survenant plus tardivement. Les premières plumes qui tombent sont celles de l'aileron, suivies par celle des régions dorsale et ventrale ; les dernières sont celles de la tête, du cou et de l'extrémité des membres inférieurs. La mue est considérée comme terminée lorsqu'il ne reste plus que quelques plumes anciennes sur la tête et autour des pattes.

Les poussins qui se déplaçaient rapidement deviennent progressivement plus lents avec la mue et l'augmentation de leur embonpoint.

Les adultes en mue demeurent sur la glace, légèrement à l'écart des autres oiseaux, dont ils suivent néanmoins les déplacements. Contrairement aux autres oiseaux qui s'élèvent fréquemment dans les rivières et les trous d'eau, les individus en mue ne se jettent à l'eau que s'ils y sont contraints et cherchent à en sortir le plus rapidement possible.

La débâcle de la banquise entraîne au large les adultes et les poussins qui y poursuivront leur mue ou leur croissance.

2.5- Déplacements sur la banquise

2.5.1- Deux types de déplacements : marche et *tobogganning*

Sur la banquise, le manchot progresse soit en marchant sur ses membres postérieurs, soit en glissant sur le ventre (*tobogganning*).

Le manchot a une démarche balancée caractéristique. Il prend appui uniquement sur ses trois métatarsiens (Bougaeff, 1972) et ses longues griffes assurent une bonne prise sur la glace. Sa vitesse moyenne de marche est de 1,4 km/h et peut monter jusqu'à 1,8 km/h.

Lorsqu'il se déplace sur le ventre, il appuie sur son bréchet protégé par les muscles pectoraux en se servant de ses ailerons, et surtout de ses pattes, pour progresser. Il s'aide de ses ailerons

et de son bec pour passer de la position couchée à la station horizontale. Pour fuir un danger immédiat, parcourir de longues distances ou se déplacer sur des plaques de glace vive, le tobogganing est plus rapide (2,0 km/h) et moins coûteux sur le plan énergétique que la marche.

Les manchots progressent également en "tobogganant" pour franchir les failles ou les trous de glace, notamment lorsqu'ils portent leur œuf ou leur jeune poussin sur les pattes. Ils s'aident alors de leur bec et de leurs ailerons, en gardant l'œuf plaqué par leurs pattes contre la poche incubatrice.

2.5.2- Distances parcourues

Les manchots se déplacent sur la banquise pour rejoindre les zones d'eau libre de nourrissage ou les zones de mue.

Lors des voyages alimentaires entrepris par les femelles après la ponte, les mâles après l'éclosion puis les deux sexes lors de l'élevage des poussins, les distances parcourues varient en fonction des années et des sites de reproduction.

En effet, les zones de nourrissage constituées le plus souvent par des polynies dépendent des aléas climatiques et des conditions de glace qui en résultent.

Ainsi, lors de leur voyage alimentaire hivernal entre fin mai et début août, les femelles rejoignent des polynies situées à plus de 100 km de la colonie en une semaine environ et y chassent pendant 50 à 60 jours (Kirkwood et Robertson, 1997a colonies des Glaciers Auster et Taylor).

Les mâles parcourent jusqu'à 296 km lors de leur voyage hivernal en août-septembre. Ils marchent en continu sur 24 heures à une vitesse moyenne de 0,5 km/h en effectuant des haltes certaines nuits pour plonger.

Les distances parcourues lors des voyages alimentaires de fin octobre à début décembre par les oiseaux des deux sexes peuvent atteindre 1 450 km par voyage. Ils effectuent des trajets en boucle dans le pack, le voyage aller dure en général plus longtemps (1,6 km/h) que le retour (2,5 km/h). A cette période de jour continu, les haltes ont lieu à n'importe quel moment (Ancel et al., 1992 colonies de Pointe Géologie et Cap Washington).

Enfin, lorsque les oiseaux quittent la colonie en été pour aller muer, ils parcourent plus de 100 km en une trentaine de jours, pour gagner des zones de banquise épaisse de plus de 100 m² de superficie (Kooyman et al., 2000).

Chez le manchot (comme chez l'oie), la marche est plus coûteuse en énergie que chez les autres oiseaux à cause de sa démarche balancée impliquant d'importantes variations de l'énergie cinétique associés à chaque enjambée (Pinshow et al., 1976). De plus, ses membres courts nécessitent un plus grand nombre de pas pour marcher à une vitesse donnée.

Ainsi, lors de la marche, le métabolisme d'un manchot empereur de 39 kg, en début de jeûne hivernal, est de 340 W, ce qui représente 4,5 fois le métabolisme de base. Après 4 mois de jeûne, le manchot pesant alors 18 kg a un métabolisme de 140 W lors de la marche, c'est à dire 2,8 fois le métabolisme de base (Dewasmes et al., 1980).

Le coût net de la marche (métabolisme d'activité auquel a été retranché le métabolisme de base) reste pratiquement inchangé pendant la plus grande partie du jeûne et diminue lorsque le manchot atteint une masse corporelle de 23 kg environ.

A 23 kg, masse corporelle moyenne des oiseaux quittant la colonie pour aller se nourrir en mer, la masse du tissu adipeux sous-cutané est de 2,5 kg et celle du tissu adipeux abdominal est de 0,1 kg (alors qu'à la masse corporelle de 38 kg ils pèsent respectivement 10,0 kg et 1,3-1,5 kg).

La diminution progressive du tissu adipeux sous cutané et la diminution rapide du tissu adipeux abdominal induiraient un déplacement du centre de masse à l'intérieur de l'organisme.

Ainsi, la diminution du coût de la marche n'est pas liée à un meilleur rendement énergétique mais à une modification de la mécanique de marche. En effet, le mouvement de rotation du corps associé à la marche du manchot semble s'atténuer aux plus basses masses corporelles, en liaison avec l'utilisation des réserves énergétiques dans différentes localisations de l'organisme et plus particulièrement dans la région abdominale.

2.6- Déplacements en milieu marin

2.6.1- Deux types de déplacements : marsouinage et plongée

Lors des longs déplacements, les manchots marsouinent à la surface de l'eau, à la manière des cétacés. Cette nage est très économe en énergie (l'air étant plus facile à pénétrer que l'eau) et leur permet de respirer tout en progressant à une vitesse de 36 km/h.

En plongée, les manchots ont une vitesse moyenne de 11 km/h, ce qui est exceptionnellement élevé pour un vertébré (les phoques de Weddell atteignent tout juste 7 km/h Kooyman et al., 1992).

Des études menées par Kooyman et al. (1971, 1995) ont montré que les plongées typiques du manchot empereur durent 2-3 minutes à 50-100 m de profondeur mais elles peuvent durer jusqu'à 20 minutes et atteindre 534 m de profondeur.

2.6.2- Plongées réalisées

Dans les zones de nourrissage, les manchots ne plongent que pendant la journée. Le nombre de plongée par heure est constant mais le nombre de plongées quotidiennes augmente à mesure que la durée du jour augmente. Ainsi, entre fin mai et début août, les femelles plongent en moyenne 5 heures, pendant toute la durée du jour à cette époque (Kirkwood et Robertson, 1997a). Une femelle de poids moyen (25 kg) effectue en moyenne 26 plongées par jour et consomme environ 1,8 kg de nourriture quotidiennement (Wienecke et Robertson, 1997). Son gain de poids moyen est de 6 kg au cours de leur voyage alimentaire (Kirkwood et Robertson, 1997a).

Les mâles effectuant leur voyage hivernal (en août-septembre) plongent environ 10 heures par jour. Leur consommation quotidienne de nourriture est de 3,7 kg, soit plus du double de celle des femelles (Wienecke et Robertson, 1997).

En octobre, le temps de plongée quotidien des oiseaux des deux sexes est de 13 heures en moyenne. La quantité de proies ingérées double quasiment entre août et décembre, passant de 4,0 à 8,7 kg par jour.

Au final, entre l'éclosion et le départ de la colonie des poussins, chaque parent nourrit son poussin 7-8 fois. Pour l'élevage d'un poussin, mâle et femelle consomment environ 410 et 470 kg de proies respectivement, soit 880 kg par couple reproducteur (Kirkwood et Robertson, 1997b).

2.7- Alimentation

Les manchots se nourrissent exclusivement en mer de poissons, de crustacés et de céphalopodes.

Lors des plongées, les manchots explorent l'ensemble de la colonne d'eau, chassant aussi bien des proies pélagiques telles que le krill et certains immatures de poissons ou de calmars, que des proies benthiques.

Le régime alimentaire des manchots des colonies des glaciers Auster et Taylor a été étudié par Kirkwood et Robertson (1997b). Le krill antarctique (*Euphausia superba*) est la proie la plus commune entre août et octobre, représentant 41 % de la masse totale ingérée. Sa contribution au régime alimentaire diminue de 68 % en août à 1 % en décembre. En novembre, le calmar des glaciers (*Psychrotheutis glacialis*) domine le régime alimentaire (47-63 %), et en décembre le régime comprend différentes espèces de poissons (*Trematomus sp.* 27 %, *Pagotenia borchgrevinki* 24 % et *Pleuragramma antarcticum* 8 %), et des calmars (*Psychrotheutis glacialis* 13 % et *Alluroteuthis antarcticus* 9 %).

Les variations saisonnières de régime alimentaire sont probablement influencées par les fluctuations des conditions de la glace de mer, par les différences de disponibilité des proies, par les variations de la durée du jour et par l'augmentation de la demande alimentaire des poussins.

Les zones de nourrissage, au niveau desquelles les manchots séjournent, sont de vastes polynies en hiver et des zones de pack en été. Au cours des voyages pour gagner les zones de nourrissage ou la colonie, les manchots plongent pour se nourrir au niveau de fissures de la banquise à proximité d'icebergs ou de trous de respiration de phoques.

La technique de chasse des manchots a été étudiée au cours de plongées dans des trous d'eau isolés. Ces plongées peu profondes (moins de 50 m) consistent en une phase de descente, une phase de nage en eaux peu profondes puis des phases d'ascension (jusqu'à trois par plongée) pour chasser les poissons sous la surface de la glace et enfin une phase de nage pour regagner le trou de plongée. Des proies (principalement *Pagotenia borchgrevinki*) sont capturées au cours de la majorité des ascensions et plusieurs poissons peuvent être capturés au cours d'une même ascension. Au moment de la capture, le poisson est immobilisé dans la couche inférieure de la glace de mer et aussitôt ingéré. Les manchots présentent des denticules crochetés dorsalement, sur le palais et la langue, qui leur permettent de maintenir la proie mais aussi de la faire glisser dans l'œsophage.

II- Adaptations anatomo-physiologiques au froid

1. La thermorégulation chez les homéothermes

1.1 Principes de base des échanges thermiques

1.1.1- Définition

Les **homéothermes** ont une température interne constante malgré les fluctuations de la température de leur environnement.

La température corporelle est régulée par des **mécanismes d'homéostasie** qui contrôlent la production et les pertes de chaleur pour maintenir la température interne relativement constante (37 à 38°C chez les Mammifères euthériens et 40°C chez les oiseaux) indépendamment de la température ambiante.

La production de chaleur interne issue du métabolisme associée aux mécanismes de conservation et de dissipation de chaleur, permettent aux homéothermes de maintenir constante leur température corporelle à plus de 30°C au-dessus de la température ambiante.

Chez le manchot empereur, cet écart de température peut atteindre 90°C entre l'organisme maintenu à 38°C environ et l'air ambiant à -50°C en hiver.

En réalité, la constance de la température ne s'applique pas à la totalité de l'organisme, mais uniquement à sa partie centrale dite "**noyau**". La partie extérieure au noyau dite "**écorce**" continue à avoir une température très variable avec la température extérieure et les circonstances.

La peau et une épaisseur de tissu variable selon la température extérieure constituent l'"écorce". Dans l'épaisseur de l'écorce, la température varie progressivement de celle de la peau à celle du noyau.

Ce que l'on qualifie de température corporelle chez un homéotherme est la température du noyau. Chez les mammifères, la température rectale est considérée comme étant un bon indice de la température du noyau.

Chez le manchot empereur, les températures stomacale ou cloacale sont classiquement prises comme température de référence pour des raisons pratiques, mais ne constituent pas un bon reflet de la température du noyau.

En effet, la température stomacale moyenne d'un manchot isolé est de 38,5°C (Jarman, 1973; Bougaeff, 1974; Le Maho et al., 1976) mais peut s'abaisser de 5 à 10°C lors de l'ingestion de neige. De plus, elle est significativement supérieure à la température cloacale moyenne de 37,8°C (Pinshow et al., 1976; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964) qui peut elle-même diminuer considérablement et atteindre 34,5-36,4°C chez les oiseaux groupés en tortue (Mougin, 1966; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964).

Les mesures de température au niveau de l'aorte ou de l'hypothalamus plus difficiles à mettre en œuvre sont un meilleur indice de la température du noyau.

La température du noyau de 38,2-38,7°C en moyenne chez le manchot empereur est plus basse que celle des autres espèces de manchots. Elle est également inférieure à la température des autres oiseaux à l'exception de trois autres ordres d'oiseaux non volants que sont les autruches, les émeus et les kiwis.

Les données concernant les températures de la peau seront détaillées dans le paragraphe 4.1.

Le maintien d'une température interne constante suppose qu'à chaque instant la production de chaleur ou thermogenèse (conversion d'énergie chimique en chaleur) puisse compenser les pertes de chaleur ou thermolyse.

Or la thermogenèse varie avec le métabolisme (repos, exercice musculaire, digestion) et la thermolyse varie avec la température extérieure.

1.1.2- Production et échanges thermiques

La chaleur est produite dans le noyau puis transportée du noyau vers la peau avant d'être éliminée à l'extérieur.

Production métabolique

Le métabolisme est la somme des réactions biochimiques permettant de transformer l'énergie contenue dans les aliments en une forme d'énergie utilisable par l'organisme, l'ATP.

Le métabolisme de base correspond au métabolisme énergétique minimum chez un sujet éveillé, à jeun, au repos et dans des conditions de neutralité thermique.

Les flux d'énergie s'expriment en joule (J) ou en watt (W).

La production de chaleur est très difficile à mesurer, aussi est-elle couramment estimée en laboratoire par calorimétrie indirecte, à partir de la mesure de la consommation d'oxygène.

Cette méthode a été utilisée par Pinshow et al. (1976) avec des manchots empereurs, capturés en été et placés en chambre métabolique à température contrôlée. La consommation d'oxygène et la production de gaz carbonique étaient calculées à partir des enregistrements de gaz inspirés et expirés par les animaux dans des masques respiratoires.

En considérant que l'équivalent énergétique d'un litre d'oxygène est de 20,8 kJ, le métabolisme de base a été estimé à 42,87 W en moyenne.

Afin de faciliter les comparaisons entre espèces animales et de déterminer les particularités physiologiques d'une espèce par rapport à une autre, un modèle simplifié appelé modèle de Scholander (1950) a été développé.

Ce modèle considère le métabolisme de repos d'un animal, c'est-à-dire la production de chaleur d'un animal en conditions standards, à température contrôlée. Le métabolisme de repos d'un homéotherme est alors la somme du métabolisme de base (métabolisme de repos à neutralité thermique) et de la thermogenèse de régulation (énergie dépensée pour la thermorégulation en dehors de la zone de thermoneutralité).

Les principaux tissus à l'origine de la production de chaleur au repos sont les viscères, particulièrement le foie, les muscles (tonus de repos) et le cœur.

La production de chaleur fait l'objet de variations physiologiques en fonction de l'état d'éveil, de l'exercice musculaire et de la digestion.

En effet, le métabolisme diminue légèrement pendant le sommeil lent et augmente pendant le sommeil paradoxal. La production de chaleur augmente de façon considérable au niveau musculaire, lors d'efforts physiques. Enfin, la production de chaleur par les viscères augmente légèrement après les repas en liaison avec les réactions chimiques nécessaires pour transformer et stocker les aliments.

Transport de chaleur du noyau vers l'écorce

Le transport de chaleur du noyau vers l'écorce peut se faire par deux mécanismes : la conduction et la convection forcée par le sang.

La **conduction** se fait par un échange passif à travers les tissus, de proche en proche. Le débit de chaleur est fonction de la conductibilité thermique des tissus et de la différence entre la température centrale et la température cutanée.

La conductance thermique du corps est faible, surtout celle du tissu adipeux qui est un bon isolant thermique. Ce mécanisme est donc lent et ne permet pas un débit de chaleur important, ce qui le rend négligeable en pratique devant le second mécanisme.

La **convection** sanguine est un échange actif et variable. Le sang se réchauffe au niveau des organes produisant de la chaleur et se refroidit au niveau de la peau. La quantité de chaleur ainsi transportée du noyau vers l'écorce est proportionnelle au débit sanguin cutané et à la différence de température entre le sang artériel et le sang veineux cutané.

Echanges entre écorce et ambiance

Ils peuvent se faire par 4 mécanismes physiques : conduction, convection, radiation et évaporation.

La conduction (K)

C'est un transfert direct d'énergie lié à l'agitation moléculaire, qui se produit toujours d'une zone chaude vers une zone plus froide.

L'échange de chaleur implique un contact physique entre la surface de l'animal et la surface sur laquelle il repose (par exemple entre la patte du manchot et la glace) ou le milieu dans lequel il se trouve (air, eau).

Cet échange dépend donc de la surface de contact entre l'animal et le milieu et de la conductibilité thermique de ces milieux. La conductibilité thermique d'un milieu dépend de sa densité. Ainsi, l'air, du fait de sa faible densité a une conductibilité thermique très faible, alors que l'eau ou encore la glace ont des conductibilités thermiques supérieures. Enfin, le transfert de chaleur par conduction est proportionnel à la différence de température entre la surface de l'animal et la surface de contact.

La convection (C)

Les échanges par convection sont également liés à l'agitation moléculaire, mais ils ont lieu entre la surface de l'animal et le fluide (air ou eau) avec lequel il est en contact. L'air directement en contact avec la peau se réchauffe, devient alors plus léger et monte pour être remplacé par de l'air froid : c'est la convection naturelle.

La quantité de chaleur perdue par ce mécanisme est proportionnelle à la surface corporelle en contact avec le milieu et à la différence de température entre la surface corporelle et le milieu.

Ceci explique la position de repli adoptée par les organismes exposés au froid pour lutter contre ce type de déperdition.

Tous les facteurs ajoutant une convection forcée à la convection naturelle, augmentent considérablement les déperditions thermiques. C'est le cas du vent en renouvelant en permanence la couche d'air au contact de la peau qui n'a pas le temps de se réchauffer. La différence de température entre la peau et cette couche d'air est toujours maximale, ce qui augmente les pertes thermiques. Ceci explique que la même température est beaucoup plus difficile à supporter quand il y a du vent que quand il n'y en a pas : c'est "l'effet vent".

La combinaison "température/vent" encore appelée pouvoir de refroidissement ou winchill.

Les radiations (R)

Le transfert de chaleur par rayonnement d'un objet à un autre se fait sans contact entre ces objets et n'est pas lié à l'agitation moléculaire.

Tout corps chaud émet des rayonnements électromagnétiques qui représentent une forme d'émission et de transport de chaleur dans l'air. Cette émission est proportionnelle à la

puissance 4 de la température absolue, et ne s'arrête que pour une température de 0°K. Le corps reçoit aussi des rayonnements émis par les autres corps et les transforme en chaleur (c'est le cas par exemple des rayons solaires).

Les échanges de chaleur par radiation sont une résultante qui est fonction de ce que le corps émet et de ce qu'il reçoit de l'extérieur. Cette résultante dépend de la surface corporelle exposée à ces échanges et de la différence entre la température corporelle et la température opérative (température ambiante corrigée pour tenir compte des radiations présentes).

En simplifiant, on peut considérer que l'ensemble des pertes par conduction (K), convection (C) et radiation (R) est directement proportionnel au gradient de température entre la peau et l'air ambiant.

Le sens des échanges thermiques (K+C+R) est fonction de la différence de température et l'on parle de déperdition thermique lorsque la température cutanée est plus faible que la température opérative.

L'évaporation (E)

Les processus d'évaporation se produisent normalement au niveau de la peau et des muqueuses respiratoires. Une partie de ces pertes est obligatoire et indépendante de la thermorégulation, l'autre partie est étroitement adaptée aux besoins thermiques.

Au niveau du poumon, les pertes sont obligatoires et non régulées. L'évaporation respiratoire est d'autant plus importante que le gaz inspiré est sec et que la ventilation est importante.

Au niveau de la peau, la sudation dépend des besoins de thermorégulation. Cependant, chez les oiseaux, ce processus n'existe pas, mais ils possèdent un autres moyen : la polypnée thermique. Elle est fonction des besoins de thermorégulation. Le débit ventilatoire augmente considérablement sans modification importante de la ventilation alvéolaire : la fréquence respiratoire augmente mais le volume courant diminue, ce qui augmente exclusivement la ventilation de l'espace mort. Or c'est dans l'espace mort que se fait l'humidification et le réchauffement du gaz inspiré. Cette ventilation rapide et superficielle permet donc d'augmenter les pertes en vapeur d'eau au niveau respiratoire (sans pour autant modifier la ventilation alvéolaire) et donc d'augmenter les déperditions thermiques.

1.2- Réactions thermorégulatrices

Les réactions thermorégulatrices permettent de maintenir l'équilibre de base :

Thermogenèse = Thermolyse

Production de chaleur = Pertes de chaleur

$$M = K + C + R + E$$

M = flux d'énergie produit par le métabolisme des organes

K = flux d'énergie perdu par conduction

C = flux d'énergie perdu par convection

R = flux d'énergie perdu par radiation

E = flux d'énergie perdu par évaporation

Le métabolisme de repos (M) est autorégulé pour égaler les pertes de chaleur (Q) afin de maintenir constante la température du noyau corporel (Tb).

Les pertes de chaleur sont directement proportionnelles à la différence de température entre le noyau (Tb) et l'air ambiant (Ta) :

$M = Q = K (T_b - T_a)$, K étant la conductibilité thermique (l'inverse de l'isolation thermique) de l'organisme.

L'évolution du métabolisme de base et de la température centrale en fonction de la température ambiante permet de définir 3 zones :

- la zone de neutralité thermique dans laquelle la température centrale est maintenue constante et le métabolisme est constant et minimum,
- la zone de régulation au froid dans laquelle la température centrale est maintenue constante mais le métabolisme augmente à mesure que la température ambiante diminue,
- et la zone de régulation au chaud.

Le métabolisme respiratoire en fonction des conditions ambiantes (température ambiante et vent) a été déterminé chez le manchot empereur en caisson climatique (Pinshow et al., 1976) et dans les conditions ambiantes naturelles (Le Maho et al., 1976).

Ces deux séries d'expérimentations ont permis de mettre en évidence que pour des températures ambiantes comprises entre +20 et -10°C, le métabolisme reste constant. Cet intervalle de température est considéré comme étant la zone de neutralité thermique et le métabolisme comme étant le métabolisme standard.

Pour des températures ambiantes comprises entre -10 et -47°C, le métabolisme augmente avec la diminution de la température. A -47°C, le métabolisme est supérieur de 70 % au métabolisme standard.

1.2.1- Zone de neutralité thermique

Dans cette zone,

- le métabolisme de repos (M) est constant et minimum, il est alors égal au métabolisme de base,
- les pertes par conduction (K), convection (C) et radiation (R) sont constantes car l'écart de température entre la peau et l'ambiance est constant,
- les pertes par évaporation se limitent à l'évaporation respiratoire insensible et constante, il n'y a pas de polypnée.

Pour maintenir sa température constante, un endotherme ajuste les pertes de chaleur en modifiant sa conductibilité thermique. Ainsi, quand la température ambiante diminue, la conductibilité thermique de l'organisme diminue.

La conductibilité thermique de l'organisme atteint une valeur minimale à la température ambiante la plus faible de la zone de neutralité thermique. La température ambiante qui constitue la limite inférieure de la zone de neutralité thermique est appelée "température critique inférieure".

Cette faible conductibilité thermique, qui correspond à une isolation élevée, résulte à la fois du plumage, du panicle adipeux sous cutané, de la vasomotricité périphérique et dépend des mouvements d'air autour de l'organisme.

Chez le manchot empereur, la conductibilité thermique minimale a été évaluée à 1,6 W/m²/°C par Pinshow et al. (1976) en situation expérimentale de température contrôlée, et à 1,3 W/m²/°C par Le Maho et al. (1976) en conditions naturelles. Chez les autres oiseaux, elle varie de 0,9 à 3,5 W/m²/°C (Drent et Stonehouse, 1971).

1.2.2- Zone de régulation au froid

Quand la température ambiante descend en dessous de la température critique inférieure, le métabolisme de base devient insuffisant pour équilibrer les pertes thermiques malgré les réactions thermorégulatrices. La thermogenèse de régulation est alors mise en jeu en dessous de cette température chez l'animal isolé.

La température centrale de l'animal est maintenue constante grâce à une augmentation de son métabolisme. Le niveau d'augmentation du métabolisme dans la zone de régulation au froid

dépend de l'isolation corporelle de l'animal, l'augmentation du métabolisme étant moindre chez les animaux bien isolés.

Divers moyens anatomiques, physiologiques et comportementaux permettent d'augmenter la thermogénèse et de limiter les déperditions thermiques.

Si la température ambiante descend en dessous de la zone de régulation métabolique, les mécanismes compensateurs ne sont plus assez efficaces et le corps se refroidit. Il se produit alors une hypothermie généralisée, avec altération de la conscience, vasoconstriction profonde, baisse de la pression artérielle, réduction du débit cardiaque et des mouvements respiratoires. Si ces conditions persistent, l'animal peut en mourir.

1.3- Mécanismes de contrôle

La régulation de la température corporelle, de la production et des déperditions de chaleur met en jeu des thermorécepteurs périphériques et des neurones thermosensibles au niveau du système nerveux central.

Chez les oiseaux, la partie du système nerveux central impliquée dans les réactions thermorégulatrices au froid est située dans la moelle épinière et non dans l'aire préoptique de l'hypothalamus antérieur comme c'est le cas chez les mammifères.

Le refroidissement expérimental localisé de l'hypothalamus chez le manchot adélie inhibe le frisson thermique et active la dissipation de chaleur. Au contraire, le refroidissement de la moelle épinière induit le frisson thermique et diminue le flux sanguin périphérique (Mercer et Simon 1984).

Néanmoins, les récepteurs du système nerveux central et de la peau représentent une faible fraction de l'ensemble des récepteurs au froid de l'organisme. La sensibilité au froid serait majoritairement dépendante de thermorécepteurs situés dans les organes profonds de l'organisme en dehors du système nerveux central. Ces récepteurs joueraient un rôle plus important chez les oiseaux que chez les mammifères.

L'information de température (centrale et périphérique) enregistrée par les récepteurs est transmise au centre de contrôle qui compare la valeur actuelle à la valeur consigne.

La quantité de chaleur produite est alors proportionnelle à l'écart entre la température corporelle (température de la moelle épinière) et la valeur consigne.

1.4- Ontogénie de la thermorégulation chez les espèces altriciales

A l'éclosion, le poussin de manchot empereur, qui est une espèce altriciale (dont le poussin éclot à un stade peu développé et dépend étroitement de ses parents), est ectotherme (entièrement dépendant de la température ambiante) et peu développé. Il est incapable d'assurer sa propre thermorégulation, bien qu'il soit confronté à des températures fortement négatives. En effet, à l'éclosion, un poussin séparé de son couveur, meurt au bout de quelques dizaines de minutes.

Cependant, au cours de ses premières semaines de vie, il devient rapidement endotherme. Faiblement isolé par son duvet, il est élevé au contact de la poche incubatrice de son parent jusqu'à l'acquisition d'une thermorégulation efficace. A partir du 15-20ème jour, les premiers signes d'une régulation thermique autonome apparaissent, mais le poussin est encore incapable de maintenir sa température centrale s'il est éloigné trop longtemps de la "poche incubatrice". Vers le 35ème jour, la régulation partielle de sa température permet au poussin de sortir momentanément et par beau temps de la poche incubatrice. Mais c'est l'âge physiologique (degré de développement) qui est plus important que l'âge chronologique

véritable. Un poussin de 35 jours bien développé et alimenté régulièrement a une thermorégulation plus efficace qu'un poussin plus âgé nourri sporadiquement.

L'émancipation totale du jeune, provoquée par le départ des parents, se produit au moment où sa thermorégulation devient à peu près complète. Les premiers poussins isolés sont observés au début du mois de septembre, environ un mois après les premières éclosions.

Le développement rapide d'une thermorégulation efficace est donc primordial pour la survie du poussin de manchot empereur dans le climat antarctique. Son émancipation thermique serait liée à l'accroissement de son isolation, la diminution de son ratio surface corporelle/volume et l'acquisition de mécanismes thermogéniques efficaces.

La thermorégulation du poussin se met en place en deux étapes. Au cours de la première phase, alors que l'isolation du poussin reste faible, l'augmentation de son métabolisme indique la maturation de ses mécanismes thermogéniques. Cependant, à cette époque, le contrôle des pertes de chaleur et la thermogénèse sont insuffisants pour maintenir la constance de sa température corporelle. En effet, le jeune reste dépendant de la poche incubatrice de son parent et passe rapidement en hypothermie s'il en est séparé. La faible isolation du duvet optimiserait alors les échanges de chaleur entre le poussin et la poche incubatrice glabre de l'adulte (Barré, 1978). Après cette première période, les pertes de chaleur diminuent progressivement avec l'épaississement du duvet, la diminution du ratio surface/volume et le développement des mécanismes thermogéniques. Le frisson thermique est le principal mécanisme thermogénique mis en jeu chez le poussin (aucune étude n'a pu mettre en évidence l'existence de thermogénèse sans frisson). Les premiers signes de thermorégulation impliquant le frisson thermique sont observés 15-20 jours après leur éclosion (Prévost, 1961) et il a été démontré chez le manchot royal que l'efficacité du frisson thermique augmente au cours de la croissance (Duchamps et al., 2002).

Chez l'adulte, à cette contrainte de thermorégulation, s'ajoute celle du jeûne d'environ 4 mois chez le mâle. Cette double contrainte du froid et du jeûne soumet le manchot empereur à deux impératifs apparemment contradictoires : d'une part, une dépense énergétique suffisante pour maintenir, au froid, une température interne élevée, et, d'autre part, une économie des réserves énergétiques pour assurer la survie au cours d'un jeûne prolongé.

Lors de son cycle reproducteur sur la banquise antarctique, le manchot empereur subit des températures comprises entre 0 et -50°C , avec des vents souvent supérieurs à 200 km/h et un pouvoir de refroidissement ambiant encore augmenté par le vent et les tempêtes de neige.

Chez le manchot empereur, la diminution des pertes de chaleur est permise à la fois par des adaptations anatomiques que sont le faible ratio surface/volume, le plumage et le panicle adipeux sous cutané mais également par des adaptations physiologiques que constituent les échangeurs à contre courant et l'augmentation du sommeil lent.

L'augmentation de la thermogénèse constitue l'autre moyen de maintenir la température corporelle constante grâce aux mécanismes physiologiques que sont l'activité musculaire, le frisson musculaire et la thermogénèse sans frisson.

La température critique d'augmentation du métabolisme (température ambiante minimale en dessous de laquelle le métabolisme doit augmenter pour maintenir la température interne constante) est d'environ -10°C . Cette température critique très basse est due à l'isolation thermique efficace du manchot empereur et à sa faible surface corporelle par rapport à son volume (Jouventin et al. 1980).

2. Diminution du ratio surface corporelle / volume

Le ratio surface corporelle/volume dépend principalement de la taille et de la forme de l'oiseau et de ses extrémités. La surface corporelle relative au volume est d'autant plus faible que l'organisme est gros et que ses extrémités sont petites.

Or un faible ratio surface corporelle/volume facilite la conservation de chaleur par l'organisme car les pertes sont d'autant plus faibles que le volume est grand par rapport à la surface. Ainsi les espèces colonisant des milieux froids acquièrent de grandes tailles (suivant la loi de Bergmann) et de petites extrémités (suivant la loi d'Allen).

Si cette évolution ne se vérifie pas pour toutes les espèces de manchots, le manchot empereur en est un exemple représentatif.

Sa faible surface corporelle relative résulte à la fois de sa grande taille, de sa configuration et de son attitude caractéristique lors de tempêtes (Jouventin et al., 1980).

En effet le manchot empereur pèse en moyenne 26-29 kg, pour une taille de 115 cm environ. De plus, il a proportionnellement un bec plus court, des pattes plus petites et des ailerons moins grands de 23 % environ par rapport aux autres manchots (Stonehouse, 1967).

Enfin, lors de mauvais temps, il adopte une forme générale du corps ovoïdale (cette adaptation comportementale sera détaillée dans le chapitre III-1).

La surface corporelle, incluant bec et pattes, de manchots empereurs adultes avec les ailerons plaqués le long du corps varie de 0,55 à 0,65 m² (dans une étude de Le Maho et al., 1976, les carcasses étaient recouvertes dans leur totalité avec un papier de masse connue par unité de surface puis ce papier pesé).

Or le rapport entre la surface et la masse corporelle est établi par l'équation de Meeh :

$Ab = k m^{0,667}$ dans laquelle Ab est la surface corporelle en m², m est la masse corporelle en kg et k une constante.

La valeur moyenne de cette constante k chez le manchot empereur est de 0,078, ce qui est inférieur à la valeur de 0,1 établie pour les oiseaux par Drent et Stonehouse (1971).

A masse corporelle égale, la surface corporelle du manchot empereur est donc inférieure de 22 % à celle des autres espèces d'oiseaux grâce à sa grande taille, sa silhouette ovoïdale et ses extrémités réduites.

Le Maho et al. (1976) ont également calculé l'accroissement de surface lié au décolllement des ailerons du corps. En doublant la mesure de la surface interne des deux ailerons déterminée par planimétrie, la valeur de la surface corporelle est supérieure de 16 % à la valeur mesurée lorsque les deux ailerons sont plaqués au corps.

3. Amélioration de l'isolation thermique

3.1- Le plumage

La plupart des animaux vivants ont une conductibilité thermique relativement faible (c'est à dire une bonne isolation thermique) grâce à une isolation efficace par les plumes ou les poils, la graisse. Cela leur permet de conserver la chaleur malgré des gradients thermiques importants entre leur corps et le milieu extérieur. Ils ont ainsi pu conquérir des milieux qui seraient trop froids pour des ectothermes.

L'ensemble du corps du manchot empereur est uniformément recouvert de plumes à l'exception des pattes, du bec et de la plaque incubatrice, sillon longitudinal glabre se développant lors de la reproduction.

Le manchot empereur possède les plumes les plus longues de toutes les espèces de manchots (Le Maho, 1977), et ses pattes et son bec sont, proportionnellement, plus emplumés que les autres manchots (Tollu, 1978). Des plumes courtes et denses couvrent l'espace intermandibulaire et la base de la mandibule supérieure, jusqu'au sillon séparant le culminicorne du latéricorne.

Alors que le poussin est entièrement recouvert de duvet dit néoptile, l'adulte ne présente pas de duvet sensu stricto.

Chez l'adulte, le plumage des régions dorsale et ventrale de l'adulte comprend uniquement des plumes de contour (tectrices), constituant un revêtement protecteur. Elles sont profondément modifiées : courtes, très rigides et lancéolées. Leur rachis est large et aplati, fortement arqué (Trawa, 1970), de telle sorte que les plumes voisines s'intriquent les unes entre les autres en épousant la forme du corps. Les barbes sont courtes et dépourvues de barbules. Le bulbe est enfoncé perpendiculairement à la peau et la position du rachis est sous contrôle musculaire direct.

La base du rachis des plumes (au niveau de l'ombilic supérieur) porte des barbes duveteuses de taille identique. Ces barbes duveteuses présentent des barbules régulièrement réparties de façon hélicoïdale sur toute leur longueur. Ces barbules possèdent elle-même des cils dont le nombre et la longueur augmentent de la base à la pointe des barbules.

Ces cils permettraient d'assurer une liaison étroite entre les barbules des barbes duveteuses qui ne sont pas sous contrôle musculaire direct. L'organisation des barbules entre elles permet de créer des divisions régulières et uniformes au sein de la couche d'air emprisonnée dans le plumage.

L'ensemble plumes, barbes duveteuses constitue une structure à double isolement.

L'isolation mécanique contre le vent et l'eau est assurée par la partie principale des plumes. En effet, leur rigidité, leur haute densité (jusqu'à 9 plumes au cm² en région dorsale) et leur recouvrement diagonal constituent une protection contre le vent et l'eau (le plumage est imperméable, même lors de la plongée Dawson et al., 1999).

Ceci explique pourquoi un vent de vitesse modérée (jusqu'à 5 m/s) n'a pas d'effet significatif sur la dépense énergétique des manchots (Stonehouse, 1967).

L'imperméabilité des plumes est améliorée par le liquide gras, sécrété par la glande uropygienne située à la base de la queue, dont elles sont enduites. L'oiseau prélève régulièrement cette sécrétion avec son bec pour en enduire son plumage.

L'isolation thermique est assurée par les barbes duveteuses du plumage. L'épaisseur du plumage, constituée de 4 couches de plumes, varie de 1 à 1,5 cm et garantit un espace important entre la peau et le plumage, d'environ 12 mm, qui enferme une couche d'air immobile.

La couche d'air, qui a une très faible conductibilité thermique, réduit les pertes thermiques : celles par convection sont presque nulles, celles par radiation sont diminuées (Dawson et al., 1999). Elle varie en fonction de la silhouette de l'animal, de la vitesse du vent ou des mouvements d'eau. Les oiseaux ont un système élaboré de contrôle du mouvement des plumes et de l'isolation qui en résulte, en fonction de leur balance thermique. En effet l'orientation des plumes assurée par les muscles arrectores plumorum est une adaptation physiologique sous l'action des nerfs ptilomoteurs. Ainsi, lors d'une exposition au froid, l'oiseau fait bouffer ses plumes ce qui permet d'augmenter l'épaisseur de la couche d'air emprisonnée et donc l'isolation du plumage. Les premières indications de mouvement de l'extrémité des plumes sont observées pour une vitesse du vent de 2,5 m/s (Jarman, 1973).

Le gradient de température entre le noyau et la peau permet d'estimer le pourcentage d'isolation lié au plumage. On estime qu'il assure 87 % de l'isolation thermique en milieu aérien. (Le Maho et al, 1976; Jarman, 1973).

La queue est formée de 18 rectrices, au rachis rigide, large et concave (creux face ventrale et arrondi face dorsale). Avec sa forme rectangulaire, elle joue le rôle de gouvernail lors des plongées. Elle sert également de trépied lorsque les oiseaux se tiennent sur leur métatarse.

Les plumes des ailerons, dont la densité varie de 35 à 60 plumes au cm^2 , sont petites et appliquées étroitement sur la peau. Elles ne portent pas de plumes duveteuses et ne permettent pas d'emprisonner de couche d'air isolante.

En s'usant, les plumes perdent de leur rigidité, de leur imperméabilité et donc de leur efficacité. Leur remplacement est assuré par la mue, qui est complète et annuelle chez les Sphéniscidés. Alors que chez les oiseaux la chute des anciennes plumes précède généralement la croissance des nouvelles, chez les Sphéniscidés c'est la nouvelle plume qui pousse l'ancienne, dont l'extrémité reste fichée dans le calamus de celle-ci. Ainsi, lors de la mue, aucune zone n'est déplumée.

3.2 Le tissu adipeux

Les réserves de graisse sont très importantes chez le manchot empereur, le tissu adipeux sous cutané et péritonéal pèse environ 10 kg chez un oiseau de 34 kg.

Le tissu adipeux présentant une conductibilité thermique très faible (0,19-0,20 W/m.K), notamment par rapport au muscle (0,38-0,54 W/m.K), contribue à l'isolation thermique d'un organisme (Sekins et Emery, 1982).

Cependant, chez le manchot empereur, le tissu adipeux sous cutané, qui peut atteindre 2-3 cm d'épaisseur en début de jeûne, a quasiment disparu en fin de jeûne. Ceci pourrait suggérer que la masse corporelle décroît de plus en plus rapidement à mesure que le tissu adipeux est utilisé. Or des expériences de suivi de la masse corporelle au cours du jeûne ont montré que la perte de masse reste proportionnelle à la masse corporelle, démontrant ainsi le rôle mineur du tissu adipeux dans l'isolation de l'organisme (Le Maho et al., 1976).

La contribution du tissu adipeux sous cutané à l'isolation thermique chez le manchot empereur a été évaluée à 2 % par Jarman (1973).

Si le panicule adipeux joue un rôle mineur dans l'isolation thermique du manchot empereur, le point de fusion particulièrement bas de la graisse des extrémités contribue à la souplesse des membres inférieurs malgré le froid (Trawa, 1970). En effet, le tissu adipeux et la peau des pattes ont des taux élevés d'acides gras polyinsaturés (acide arachidonique 20:4 notamment) ayant un faible point de fusion.

4. Perfectionnement des échangeurs à contre courant

4.1- Au niveau des membres

Seules les pattes et les ailerons des manchots présentent un faible isolement par rapport au milieu.

Les pattes sont recouvertes d'écailles jusqu'à l'articulation zeugopode-autopode. Les ailerons, dépourvus de tissu adipeux sous cutané, sont recouverts de petites plumes.

Sans dispositifs spéciaux, les membres constitueraient des zones de thermolyse importantes par forts pouvoirs de refroidissement.

Or des expériences d'enregistrement de la température sous cutanée au niveau des pattes et des ailerons (Bougaeff, 1972) ont mis en évidence l'existence d'un gradient de température à la surface des membres des oiseaux au repos.

En effet, au niveau des pattes, les mesures de température sous cutanée ont mis en évidence deux parties distinctes dans le membre. D'une part, les segments fémur et tibia-fibula, protégés par des plumes, ont des températures élevées qui varient peu (32-36°C). D'autre part, les segments tarse, métatarse, uniquement couverts d'un épiderme glabre ont des températures pouvant varier de 0 à 36°C en fonction du pouvoir de refroidissement (l'augmentation du pouvoir de refroidissement entraîne une diminution de sa température et inversement).

Au niveau des ailerons, les mêmes variations sont observées entre l'épaule dont la température est maintenue à 32-35°C et l'extrémité de l'aileron dont la température varie de 0 à 35°C en fonction de la température externe.

Ce gradient de température évite les pertes excessives de chaleur par les pattes et les ailerons chez le manchot empereur grâce à la présence de structures vasculaires au niveau de l'appareil circulatoire des membres. Si l'organisation des vaisseaux sanguins dans les membres constitue une adaptation morphologique aux échanges thermiques, la possibilité de contrôle du flux sanguin dans cette région via le système nerveux autonome est une adaptation physiologique.

La vascularisation des membres présente des réseaux admirables (artères se divisant en nombreux vaisseaux de plus faible calibre mais non capillaires qui confluent et reconstituent le vaisseau principal), de nombreuses anastomoses veineuses et des accolements artério-veineux étroits dont l'ensemble constitue un système d'échangeur à contre courant. Dans ces échangeurs, plusieurs veines sont accolées aux artères pour permettre un bon échange thermique entre les courants sanguins circulant dans ces vaisseaux. Lorsqu'il y a vasoconstriction, le sang veineux passe par les vaisseaux profonds où existe l'accolement artério-veineux, le débit artériel est lent, les échanges thermiques ont le temps de s'effectuer. Les températures du sang artériel et du sang veineux sont alors pratiquement identiques. Ainsi, la chaleur du sang artériel n'est pas perdue aux extrémités du corps et, inversement, le sang veineux froid provenant de la périphérie du corps n'en refroidit pas l'intérieur.

Les échangeurs de chaleurs à contre courant sont également connus dans les membres des phoques et de différents oiseaux marins, mais ce dispositif anatomique est particulièrement poussé chez les manchots en général, et chez le manchot empereur en particulier, dont le degré d'adaptation au froid est le plus poussé.

En effet, ce dispositif anatomique est particulièrement efficace du fait de la grande surface de contact entre veines et artères : les artères principales des ailerons et des pattes se ramifient en plusieurs artères dérivées auxquelles sont accolées plusieurs veines.

La vascularisation des plans superficiel et moyen du membre inférieur du manchot empereur est assurée par l'artère crurale issue de l'aorte dorsale.

Cette artère donne l'artère circonflexe externe qui irrigue les muscles supérieurs de la cuisse puis se divise en deux artères principales : l'artère fémorale sur la face interne de la cuisse et l'artère ischiatique plus profonde.

Les artères fémorale et ischiatique et les artères qui en naissent pour aller irriguer les muscles de la partie inférieure de la cuisse sont imbriquées entre deux veines, l'une supérieure et l'autre inférieure qui présentent entre elles de nombreuses anastomoses par des branches fines qui enjambent l'artère.

Au niveau de la jambe, les artères tibiales superficielles et moyennes issues de l'artère fémorale voisinent avec une seule veine chacune.

Au niveau du tarso-métatarse, l'irrigation est particulièrement développée. Quelques vaisseaux, irriguant la peau, se présentent sous forme de triples rubans, comme les vaisseaux profonds, mais la plupart des veines sont totalement indépendantes de la circulation artérielle dans leurs trajets.

La vascularisation du plan profond, au niveau du tibia et de la fibula, est assurée par les artères fémorales issues de l'artère poplitée émise par l'artère ischiatique au niveau du genou. Toutes ces artères sont accompagnées de deux veines, l'une à droite, l'autre à gauche, qui se rejoignent par de nombreuses anastomoses. Au niveau du tibio-tarse, le plan profond présente des réseaux admirables qui sont également décrits chez diverses familles d'oiseaux.

Ainsi le manchot empereur présente un accolement artério-veineux étroit avec de nombreuses anastomoses au niveau de la cuisse et du réseau profond de la jambe alors que le manchot adélie présente un accolement artério-veineux simple à ce niveau.

Au niveau de l'aileron, l'artère brachiale se divise en un grand nombre de rameaux de diamètre égal dont l'ensemble forme sur la face ventrale un réseau admirable appelé plexus huméral. Chez le manchot empereur, le plexus huméral compte 12 à 15 branches alors qu'il n'en compte que 5 chez le manchot adélie (Trawa, 1970).

Sur la face dorsale de l'aileron la vascularisation est beaucoup moins développée et surtout formée par des vaisseaux provenant de la face ventrale.

Au niveau de la face ventrale du radius et du cubitus, chez les manchots empereur et adélie, la vascularisation présente des mailles rectangulaires assez régulières.

Cependant, même lorsque la température de l'air est bien en dessous de 0°C, la température de l'extrémité distale du membre est maintenue à environ 0°C. En effet, la réduction des pertes de chaleur au niveau des membres ne doit pas entraîner la dénutrition et la nécrose des tissus.

Aussi, pour éviter que les tissus périphériques ne gèlent lors de basses températures, un flux intermittent de sang chaud irrigue les extrémités distales des membres, c'est la vasodilatation au froid (Goldsmith et Sladen, 1961).

Il est important de noter que lors de l'incubation de l'oeuf, les pattes des couveurs présentent une température élevée et constante (34°C environ) quel que soit le pouvoir de refroidissement du milieu ambiant. Les mécanismes thermorégulateurs susceptibles de refroidir la patte lorsque la température ambiante diminue sont alors inhibés.

Par ailleurs, l'excellente isolation thermique rend nécessaire la présence de structures facilitant la déperdition thermique lors d'une augmentation de la production de chaleur interne (manchot se déplaçant) ou lors d'un apport important de chaleur externe (manchot soumis en été à un rayonnement solaire important). Au niveau de l'aileron, la veine marginale est une grosse veine superficielle non accolée à une artère permettant de court-circuiter les échangeurs à contre courant. Ainsi, lors de vasodilatation des artères du plexus huméral, les veines accolées sont collabées et le sang artériel chaud se refroidit en périphérie en cédant des calories au milieu extérieur. Le retour veineux se fait alors essentiellement par la veine marginale et ses collatérales permettant le refroidissement de la région centrale (Jouventin et al., 1980).

4.2- Au niveau de la tête

La tête est aussi le centre d'un système complexe d'échange de chaleur (Murrish, 1973).

Le refroidissement de l'air expiré en dessous de la température corporelle permet de récupérer une part substantielle de la chaleur et de l'eau additionnée dans l'air inhalé.

Lors de l'inspiration, l'air entrant est réchauffé et humidifié au contact de la muqueuse des parois nasales qui sont alors refroidies par convection et évaporation. A l'expiration, l'air chargé en vapeur d'eau sort à température corporelle. Il perd alors sa chaleur et sa vapeur d'eau par condensation au contact de la muqueuse refroidie.

Ce système fonctionne selon un principe analogue à celui des échangeurs à contre courants présents dans les membres, à la différence près que les flux de fluides sont séparés dans le temps et non dans l'espace.

Cet échange d'énergie et de masse est basé sur des principes physiques élémentaires dépendant de plusieurs paramètres :

- l'aire totale des surfaces où ont lieu les échanges thermiques,
- la distance séparant le centre du flux d'air de ces surfaces,
- la vitesse des mouvements d'air sur ces surfaces,
- le flux sanguin au niveau des muqueuses nasales.

L'air entrant par les narines externes passe par des conduits latéraux de forme ovale qui se rejoignent pour former une chambre nasale de forme rectangulaire. Deux conduits partent de cette chambre et se rejoignent avant de passer vers le bas dans la cavité buccale.

Les particularités anatomiques des manchots résident au niveau de la chambre nasale. Le fort gradient de température existant dans cette chambre lors de basses températures ambiantes indique que la majorité des échanges de chaleur se font au niveau de cette portion des conduits nasaux.

En effet, l'air entrant dans cette chambre rencontre une section transversale dont la surface est trois fois supérieure à celle des conduits externes, diminuant ainsi sa vitesse de deux tiers. Cette faible vitesse, la courte distance séparant le centre du flux d'air de la surface d'échange la plus poché et la longueur de la chambre améliorent de façon notable le réchauffement et l'humidification de l'air inspiré.

Cet échange de chaleur et d'eau n'est pas seulement un phénomène passif dépendant des dimensions géométriques des conduits nasaux, de la température et de l'humidité ambiante. Il s'agit d'un contrôle physiologique actif de l'équilibre thermique au niveau du système respiratoire.

En effet, le flux sanguin au niveau des muqueuses nasales et plus particulièrement au niveau de la chambre nasale est contrôlé par le système nerveux sympathique en fonction de la balance thermique de l'organisme. Ainsi, lorsque la température ambiante diminue, les récepteurs alpha adrénergiques des petits vaisseaux sanguins des muqueuses nasales sont activés par des amines sympathiques, entraînant une vasoconstriction et une réduction du flux sanguin au niveau des muqueuses. L'air froid et sec entrant dans les conduits nasaux refroidit les tissus et les échanges de chaleur et d'eau lors de l'expiration sont améliorés, diminuant la température de l'air expiré.

Au contraire, lors de stress thermique, l'activité nerveuse sympathique de la muqueuse nasale diminue et les vaisseaux sont alors partiellement ou complètement vasodilatés. L'air issu des poumons passant au contact des muqueuses chaudes n'est pas refroidi. Il est expiré à une température proche de celle du corps et saturé en vapeur d'eau. L'eau et la chaleur cédée par conduction par le flux sanguin rapide et chaud sont perdues et l'excès de chaleur est dissipé.

5. Augmentation des phases de sommeil lent

Un autre type de stratégie physiologique impliquant une réduction importante du niveau de la dépense énergétique dans une situation du jeûne est la torpeur. Chez les oiseaux comme chez les mammifères, elle est caractérisée par un abaissement de la température corporelle. Or la

diminution marquée de température du noyau thermique corporel permet une diminution conséquente à la fois du métabolisme de base et de la thermogenèse induite par le froid. La torpeur peut être induite par une restriction calorique, le froid ou toute condition climatique entraînant une dépense énergétique supérieure aux réserves de l'oiseau. L'animal en torpeur se trouve presque exclusivement en sommeil lent, c'est à dire dans un état de vigilance dont la fonction principale semble être l'économie d'énergie.

Le manchot empereur qui n'entre pas dans un état de torpeur, présente cependant une augmentation de son sommeil lent. Les mécanismes d'épargne semblent analogues, seul le niveau d'épargne réalisé diffère (Le Maho, 1984).

En effet, le passage en sommeil lent permet une réduction de 7 à 15 % du métabolisme de base (Stahel, 1984). Ainsi l'augmentation de la proportion journalière de sommeil lent profond, permet une économie d'énergie lors du jeûne prolongé d'espèces n'entrant pas dans un état de torpeur ou d'hibernation. Les données électrophysiologiques associant électroencéphalogramme, électrooculogramme et électromyogramme permettent de définir quatre états de vigilance : éveil, sommeil lent léger, sommeil lent profond et sommeil paradoxal. Ces quatre états ont été étudiés chez le manchot empereur au cours du jeûne.

Pendant la période de jeûne, la durée du sommeil lent léger et profond augmente alors que la fréquence des épisodes d'éveil et la durée du sommeil paradoxal diminuent.

Ceci suggère que la réponse métabolique au jeûne pourrait moduler les mécanismes du sommeil. L'accroissement net du sommeil lent profond, associé à la mobilisation des lipides et à l'épargne protéique pendant la première phase du jeûne, est suivi d'une nouvelle augmentation régulière du sommeil lent profond alors que les lipides restent la principale source énergétique. Le jeûne induit donc une augmentation de la proportion de sommeil lent profond et paradoxal (qui représentent des états de moindre consommation énergétique et d'alerte minimale) associée à une diminution des proportions de temps d'éveil et de sommeil lent léger (qui représentent des états élevés de consommation énergétique et d'alerte). Dans la nature, une diminution de la fréquence des temps d'éveil peut interférer avec la reproduction, compromettre la recherche alimentaire et augmenter le risque de prédation. Mais cette diminution des états d'alerte sur le site de reproduction chez le manchot empereur ne paraît pas préjudiciable pour au moins deux raisons : ils n'ont pas la possibilité de trouver de la nourriture et ils ne sont pas menacés par des prédateurs qui sont uniquement présents dans la mer libre (Dewasmes, 1989).

6. Rôle de l'exercice musculaire, du frisson musculaire et de la thermogenèse sans frisson

Chez les homéothermes, l'augmentation de la thermogenèse est assurée par trois mécanismes physiologiques que sont l'exercice, le frisson et la thermogenèse sans frisson.

Cependant, ces mécanismes représentent des adaptations mineures au froid chez le manchot empereur.

6.1- Exercice musculaire

L'exercice musculaire est un moyen très efficace de produire beaucoup de chaleur mais il implique une importante dépense énergétique et donc un ingéré énergétique conséquent.

La production de chaleur est à la fois métabolique mais aussi physique par le frottement des fibres les unes contre les autres, lors des phénomènes de contraction - relâchement.

Seule une faible proportion de l'énergie consommée par les muscles est convertie en travail mécanique, la majorité de l'énergie étant dissipée sous forme de chaleur.

Cependant, le jeûne subi par le manchot empereur lui impose une économie d'énergie et donc une activité limitée. Ainsi, son répertoire comportemental est caractérisé par une activité locomotrice limitée. En effet, au moment des parades, la distance journalière moyenne parcourue par les oiseaux est de 150 m (Geloën and Jouventin in Le Maho, 1983).

6.2- Frisson musculaire

Le frisson musculaire est un moyen de libérer de la chaleur par le biais d'une augmentation du tonus musculaire normal avec des contractions désynchronisées des fibres musculaires. Le système nerveux active des muscles squelettiques antagonistes, de sorte qu'il n'y a pratiquement pas de mouvement en dehors du frémissement. L'activation des muscles provoque l'hydrolyse d'ATP fournissant ainsi l'énergie de la contraction. Comme ces contractions s'opposent mutuellement, elles ne produisent pas de travail physique mais de la chaleur.

Les expériences menées sur des manchots empereurs isolés, placés à différentes températures ambiantes (Le Maho et al., 1976) ont montré l'apparition d'un frissonnement chez les animaux placés à des températures inférieures à -10°C (T_{ci}).

6.3- Thermogenèse sans frisson

Il s'agit d'une augmentation du métabolisme cellulaire en réponse au froid, qui n'est pas liée à une contraction musculaire.

En effet, à l'échelle cellulaire, au niveau de la chaîne respiratoire mitochondriale, la force proton motrice permet la synthèse d'ATP. Les espèces développant une thermogenèse sans frisson présentent au niveau de la membrane mitochondriale des protéines particulières qui produisent un découplage entre le gradient de protons et la synthèse d'ATP entraînant la production de chaleur. Ces protéines découplantes, aussi appelées UCP, ont été mises en évidence chez les mammifères au niveau du tissu adipeux brun, du muscle squelettique et du foie.

Chez les oiseaux, qui ne possèdent pas de tissu adipeux brun, la thermogenèse sans frisson a été longtemps controversée. Elle a néanmoins été mise en évidence chez les poussins de manchot royal de 6-8 mois au niveau du muscle squelettique (Duchamp et al., 1991). Par ailleurs, une protéine découplante aviaire (avUCP) au niveau du muscle squelettique a été mise en évidence et séquencée chez le poulet (Raimbault et al., 2001).

L'exploration de la thermogenèse sans frisson reste à mettre en œuvre chez le manchot empereur.

III- Adaptations comportementales au froid

1. Diminution de la surface corporelle exposée

Lorsque le pouvoir refroidissant augmente, les manchots isolés ou en groupe adoptent une attitude caractéristique : la tête est rentrée dans les épaules et les deux ailerons sont maintenus plaqués contre le corps. Cette posture, qui permet de diminuer la surface apparente du corps, est un important moyen de minimiser les pertes de chaleur et explique en partie la faible température critique chez cette espèce.

En effet, selon que le manchot maintient ses ailerons écartés ou plaqués contre le corps, la surface de déperdition est multipliée ou divisée par trois (Bougaeff, 1974). Ce contact étroit entre la face interne de l'aileron et le corps de l'animal permet de maintenir la température de la face interne 3 à 5°C au dessus de celle de la face externe.

Dans des conditions climatiques plus sévères (tempête de neige, blizzard), les individus isolés (même avec un œuf ou un poussin sur les pattes) se tiennent parfois couchés sur le ventre. Cette posture présente deux avantages : les pertes de chaleur lors de grand vent sont minimisées car la vélocité du vent est inférieure au niveau du sol ; la neige joue un rôle de barrière partielle contre le vent et une plus faible surface corporelle est ainsi exposée au vent.

Une troisième attitude caractéristique est observée chez les individus isolés au repos. Ils maintiennent alors la tête glissée sous l'aileron, limitant ainsi les pertes de chaleur par la tête qui est peu isolée.

Enfin, à toutes les périodes du cycle où les manchots séjournent sur la glace, isolés ou en groupe, ils reposent sur trois points d'appuis : les deux tarses et la queue. Les métatarsiens s'incurvent et restent couverts par les longues plumes abdominales et seules les griffes sont en contact avec la surface froide.

Pratiquement tous les oiseaux adoptent cette position au cours de l'incubation mais seul le manchot empereur est capable de se déplacer pendant deux mois de l'année uniquement sur ses tarses.

Lors de l'incubation de l'œuf, les variations du pouvoir de refroidissement ne modifient en rien les températures des pattes, les mécanismes thermorégulateurs susceptibles de les refroidir étant inhibés. Ainsi la température des métatarses descend rarement en dessous de 30°C et il a été mis en évidence un gradient transversal de température, croissant de la périphérie vers l'intérieur des métatarses, dans la zone où se trouve l'œuf. Le maintien d'une température élevée au niveau de la palmure est permis par une particularité anatomique du tarse. En effet, à l'opposé des autres oiseaux, la partie inférieure du tarse chez le manchot empereur est recouverte d'un bourrelet calleux isolant permettant de diminuer considérablement les pertes de chaleur par conduction. L'oiseau s'isole ainsi de la glace mais ses capacités locomotrices sont fortement diminuées par raccourcissement du membre (Bougaeff 1972).

2. Développement d'un comportement thermorégulateur social

Les basses températures critiques et l'absence d'effet du vent jusqu'à cinq mètres par secondes indiquent une bonne adaptation anatomophysiologique au froid du manchot empereur. Cependant, lors du cycle reproducteur hivernal, le manchot empereur se trouve en

permanence à des températures inférieures à -10°C et la vitesse du vent est fréquemment supérieure à cinq mètres par secondes. Le manchot empereur isolé se trouve donc en permanence à une température inférieure à sa température critique et doit mettre en jeu sa thermogenèse de régulation en augmentant sa production énergétique pour maintenir sa température interne constante.

Or des études écologiques et éthologiques ont montré que les manchots empereurs sont le plus souvent groupés en amas denses (J. Prévost a dénombré jusqu'à dix oiseaux au mètre carré). Ces regroupements qui peuvent compter plusieurs milliers d'oiseaux ont été nommés tortues par analogie avec les formations militaires romaines. Au sein des tortues, les oiseaux sont en mouvement continu de la périphérie vers le centre, toujours orientés dos au vent. En effet, les oiseaux situés à la périphérie de la tortue, du côté exposé au vent, gagnent le côté sous le vent et se retrouvent progressivement à l'intérieur de la tortue. Ainsi, lors d'une période de 48 h de blizzard, la tortue se déplace dans le sens du vent sur une distance de plus de 200 m.

Au moment des parades, mâles et femelles ne se regroupent en tortues que la nuit et lors de mauvaises conditions climatiques. En période d'incubation, où la température moyenne est de -15°C et le vent souffle à 40 km/h en moyenne sur la colonie, il arrive que les mâles forment des tortues plusieurs fois par 24 heures.

Pendant les voyages alimentaires, lors de mauvais temps, les oiseaux se mettent également en tortue de nuit, sur la glace de mer et progressent à nouveau avec le rétablissement de conditions météorologiques plus favorables (Kirkwood et Robertson, 2001).

Enfin, le comportement de tortue est également observé chez les poussins dès les premiers jours de leur émancipation. Le poussin cherchant à intégrer une tortue reproduit les mêmes mouvements et adopte la même attitude que lorsqu'il s'abritait dans la poche incubatrice de l'adulte.

Il introduit sa tête en premier, s'arc-boute sur ses pattes et essaie de s'engager le plus profondément possible entre les corps des autres poussins formant la tortue. Cette attitude reste identique chez l'adulte rejoignant une tortue.

La dépense énergétique totale des manchots en tortue, déterminée à partir de leur perte de poids et des données sur l'utilisation des différents tissus au cours du jeûne, est voisine du métabolisme de base, c'est à dire du métabolisme de repos déterminé à neutralité thermique chez l'animal isolé (Le Maho et al., 1976).

Plus récemment, le métabolisme moyen des manchots empereurs mâles au cours du jeûne hivernal a été déterminé par le calcul des changements de masse corporelle et d'eau corporelle (en utilisant la technique d'eau deutérée). Il est apparu que le comportement de tortue permet aux mâles de maintenir un métabolisme moyen inférieur de 25 % à celui mesuré chez un individu isolé à neutralité thermique (Ancel et al., 1997).

Le maintien d'un métabolisme voisin du métabolisme de base pour les plus basses températures ambiantes rencontrées par cette espèce est permis par plusieurs facteurs.

Au niveau des tortues, seul le dos des manchots situés à la périphérie est exposé au froid. La densité élevée de manchots au sein de la tortue, jusqu'à 10 individus par m^2 , permet la formation d'un micro-climat plus favorable. Dans la tortue, la température de l'air ambiant est localement supérieure de 10° à la température externe à la tortue et le pouvoir refroidissant du vent n'est que de 5-10 % de celui soufflant sur un empereur solitaire.

Par ailleurs, la dépense d'activité des manchots est négligeable lors des regroupements en tortue. L'activité locomotrice des mâles n'est cependant pas nulle : la distance journalière

moyenne parcourue par les oiseaux est de 30 m au moment de l'incubation (Geloën and Jouventin, in Le Maho 1983).

De plus, pendant l'hiver, où la durée de la nuit dépasse 20 heures, les mâles en tortue passeraient la majeure partie de la journée à dormir.

Enfin la température interne des oiseaux en tortue s'abaisse en dessous de la température moyenne interne (38,2°C) et peut atteindre 35°C (Prévost, 1961; Mougin, 1966; Groscolas, 1986).

Ancel et Gilbert (2003) ont suivi l'évolution de la température des mâles au cours du cycle reproducteur au moyen d'enregistreurs de température externe et interne (sous-cutanée, périphérique et profonde) afin de comprendre comment cette économie d'énergie se met en place.

La température interne profonde diminue de 37,6°C à 36,4°C environ du début à la fin de la pariade, puis augmente transitoirement au moment de l'échange de l'œuf.

Pendant la période d'incubation, la température interne profonde se stabilise à environ 37°C avec deux cas en fonction de la réussite de l'incubation. Chez les couveurs menant à terme leur incubation, l'amplitude des variations thermiques profondes reste faible ($\pm 0,5^\circ\text{C}$), oscillant autour de 37°C. Chez les mâles en échec de reproduction, l'amplitude des variations autour de la moyenne est plus importante ($\pm 1,5^\circ\text{C}$) et oscille autour de 36°C environ après la perte de leur œuf.

Par ailleurs, quand un mâle entre en tortue, aussi bien lors de la pariade que lors de l'incubation, sa température interne diminue alors que ses températures sous-cutanée et périphérique augmentent au contact de ses congénères : il peut faire +38°C au sein d'une tortue alors qu'à l'extérieur il fait -20°C.

La réduction de la taille du noyau thermique, qui est le volume du corps normalement régulé à une température haute et constante (Le Maho, 1977) permet au manchot empereur mâle d'économiser de l'énergie au cours de ses 4 mois de jeûne hivernal tout en maintenant sa poche incubatrice à une température permettant le développement de l'embryon.

En effet, la perte de masse d'un empereur en tortue (environ 100 g par jour) est deux fois moindre que celle d'un empereur isolé (Prévost, 1961).

Les regroupements en tortue permettent donc au manchot empereur d'assurer l'incubation de l'œuf à une température adéquate et pendant la durée nécessaire.

Ainsi, le manchot empereur, qui ne s'approprie pas de territoire, peut avoir un comportement thermorégulateur social qui complète son adaptation anatomophysiologique au froid et a permis à cette espèce de se reproduire durant l'hiver antarctique.

C'est le seul oiseau de mer à ne pas posséder de nid ou au moins d'emplacement de reproduction fixe. Pour compenser l'absence de repères topographiques, cette espèce possède un système de reconnaissance complexe, à la fois entre partenaires d'un couple, mais aussi entre parents et poussin.

3. Adaptation du chant à l'absence de nid

Comme on l'a vu, le manchot empereur porte son œuf ou son poussin sur les pattes et se déplace ainsi sur la banquise. Pour pouvoir localiser topographiquement son partenaire ou son poussin parmi les milliers d'oiseaux de la colonie, seule la reconnaissance vocale demeure et doit être très efficace.

3.1- La reconnaissance individuelle entre partenaires

3.1.1- Signification des signaux acoustiques chez l'adulte

Le répertoire acoustique du manchot empereur comprend trois grandes catégories de cris et de chants : cris de contact, d'agressivité et chant de parade. Le cri d'agressivité est le moins élaboré, son rôle est d'attirer l'attention de l'adversaire. Sa signification est perçue par les congénères et souvent des espèces plus ou moins éloignées. Le cri de contact, dont la structure est moins complexe que celle du chant de parade, ne contient que l'information d'espèce. Le chant de parade est le plus complexe, sa structure est très stéréotypée. Il regroupe un grand nombre de renseignements : informations spécifique, sexuelle et individuelle (Isenmann et Jouventin, 1970).

Nous limiterons cette étude au chant de parade, qui est émis sur le territoire en association avec des attitudes ritualisées.

Le chant de parade est le signal acoustique utilisé par le manchot empereur aussi bien dans la recherche du partenaire que le renforcement des liens du couple et l'identification des partenaires et du poussin.

A son arrivée sur l'emplacement de la colonie, l'oiseau émet un signal qui, à cette époque du cycle de reproduction, informe principalement sur le sexe du chanteur. En effet, au début du cycle, le chant de cour est émis par des oiseaux seuls à la recherche d'un partenaire.

L'oiseau isolé s'appêtant à chanter incline la tête vers le sol, dans l'axe de symétrie du corps, tout en effectuant une inspiration profonde. Il émet son chant en entrouvrant le bec, puis relève lentement la tête et écoute. Si un autre oiseau situé à proximité (le récepteur), est sensible à l'appel, il se dirige vers celui qui en est l'auteur (l'émetteur). A ce stade, une nouvelle parade mutuelle peut succéder à cette émission vocale ; mais il arrive, que l'un des deux individus quitte brusquement son partenaire pour en chercher un autre.

Après la ponte, les chants de parade qui se succèdent permettent la reconnaissance individuelle de chacun des partenaires du couple. Lors de ces duos, la position de la tête dans l'instant qui précède le chant n'est pas la même lors de la recherche du partenaire. Chaque oiseau du couple incline la tête sur le coté et oriente son oreille vers le bec du partenaire comme pour écouter attentivement son chant.

Les premiers contrôles de bagues effectués par Prévost (1961) ont montré que les couples restent fidèles tout au long du cycle de reproduction ; mais, fait exceptionnel chez les Sphéniscidés, cette fidélité s'étend rarement au-delà d'une année. D'après Jouventin (1971), sur 41 couples bagués ou contrôlés en 1967, 6 seulement se sont reformés en 1968, et 2 en 1969. Ces quelques exemples de fidélité montrent qu'il n'y a pas un oubli systématique du chant du partenaire. Il semblerait que le manchot empereur qui arrive à la colonie a encore en mémoire le chant de son partenaire de l'année précédente mais que l'absence de territoire l'amène, en règle générale, à se mettre en couple avec un autre partenaire. Retrouver son ancien partenaire sans repère topographique prendrait trop de temps.

3.1.2- Caractéristiques du chant chez l'adulte

Organe vocal des oiseaux

Les notes et les syllabes (son complexe formé de séries d'harmoniques), unités acoustiques du chant des oiseaux, sont générées par un organe vocal, la syrinx et l'activité coordonnée de plusieurs groupes musculaires.

La syrinx est un organe pair composé de cartilages modifiés situés à la jonction entre la trachée et les deux bronches primaires. Le son est généré par le passage de l'air au contact des lèvres médiale et latérale qui sont de petites masses de tissu conjonctif situées à l'extrémité craniale des bronches.

La tension des lèvres de chaque côté de la syrinx est contrôlée par différentes paires de muscles, innervés par les branches trachéosyringéales des nerfs hypoglosses. Les oiseaux peuvent vocaliser en faisant vibrer les deux côtés de la syrinx alternativement ou simultanément, comme c'est le cas chez le manchot empereur.

Caractéristiques physiques du son émis

Le son est une onde mécanique, qui est un phénomène de propagation d'une perturbation dans un milieu élastique. L'onde mécanique est appelée onde acoustique, elle est produite par des objets en vibration et se propage dans l'air. La perturbation peut se déplacer à travers l'air car il s'agit d'un milieu élastique : les molécules sont déplacées et retrouvent leur position après le passage de la perturbation.

En effet, les molécules de l'air oscillent autour de leur position d'équilibre, provoquant des variations de pression, en fonction des caractéristiques de l'onde sonore qui les traverse.

L'air opposant une résistance au son, l'amplitude de la perturbation diminue avec la distance parcourue ou les obstacles rencontrés.

Un son (perception auditive) peut être décrit par trois paramètres :

- sa hauteur, liée à la périodicité plus ou moins grande des vibrations des lèvres de la syrinx (cette périodicité produit une fréquence de la variation de pression de l'air plus ou moins grande) ;
- son intensité, causée par une énergie plus ou grande en provenance du diaphragme (cette énergie provoque une pression plus ou moins forte de l'air sur les lèvres) ;
- et son timbre lié à la tension des lèvres (le son est plus ou moins riche en harmoniques graves ou aigües).

Les trois paramètres du son correspondent respectivement à trois caractéristiques de l'onde (physique acoustique).

- Sa fréquence est le nombre de vibrations par seconde, c'est-à-dire le nombre de fois par secondes où un même mouvement de l'air se reproduit. Si ce mouvement est périodique, la hauteur du son entendu est facilement identifiable. Dans le cas contraire, le son entendu est complexe, il s'agit d'un bruit (qui se compose d'ondes acoustiques de fréquences différentes). La fréquence est exprimée en hertz (Hz) ; homogène à s^{-1} : 1 Hz correspond à une seule vibration complète par seconde.
- Son amplitude est la distance parcourue par la vibration dans une direction ou dans l'autre indépendamment de sa fréquence.
- Enfin son timbre correspond à sa constitution harmonique. Un son périodique peut se décomposer selon la méthode décrite par Fourier en une somme de sinusoïdes élémentaires : une composante fondamentale (notée F_0) et plusieurs composantes harmoniques de fréquences multiples de F_0 .

Analyse physique du chant

Le chant est un son complexe, qui peut se décomposer en une somme de sons simples appelés composantes spectrales, grâce à la transformation de Fourier.

Il se caractérise donc par :

- sa hauteur, liée à sa fréquence fondamentale exprimée en hertz (Hz) ;
- son intensité, liée au déplacement des molécules d'air exprimée en décibels (dB). L'intensité d'un son est mesurée en le comparant avec un son standard, le décibel exprime le logarithme du rapport de la puissance du son étudié à la puissance du son standard pris comme référence.
- son timbre lié à la répartition des composantes (basse ou haute fréquence). L'empreinte du timbre est le spectre sonore.

Le chant n'est pas un son stable, il se modifie au cours du temps. Cela signifie que les intensités des différentes fréquences présentes dans le signal évoluent au cours du temps.

Il se caractérise donc par l'intensité des différentes fréquences présentes dans le signal à chaque instant. Si l'on veut représenter ces caractéristiques, il s'agit d'un graphique à trois dimensions : deux dimensions pour le spectre (intensité et fréquences) et une dimension pour le temps.

On obtient ainsi un spectrogramme acoustique (appelé aussi sonagramme) en projetant l'objet sonore sur le plan de base (temps x fréquence). Les variations d'intensité sont marquées par le noircissement plus ou moins grand des bandes.

Pour étudier précisément les fréquences et les intensités à un instant donné, on fait une analyse spectrale (aussi appelée analyse fréquentielle) à cet instant. L'analyse spectrale représente les variations d'intensité d'un son (axes vertical) en fonction des fréquences (axe horizontal) à un instant donné.

Méthodes d'analyse du chant et de sa signification

Pour pouvoir étudier la signification du chant, il est nécessaire de connaître ses caractéristiques, afin de comparer les chants d'individus différents entre eux mais également pour permettre la synthèse de chants modifiés et de les tester. Les caractéristiques générales du chant : durée et nombre de trains d'onde (constituant le découpage temporel du chant) ; fréquence principale (bande où se concentre le maximum d'énergie sonore) et fréquence maximum des différents train d'onde sont chiffrées à partir de l'analyse des sonagrammes.

Afin de corréliser les caractéristiques du chant à ses fonctions, il est nécessaire de mettre en œuvre des expériences de phonocomportement. Pour ce faire, les chants de couples de manchots marqués ou bagués sont enregistrés. Les enregistrements, modifiés ou non, du chant de la femelle sont ensuite diffusés aux mâles en cours d'incubation afin de noter leur réponse comportementale. Une réponse est considérée comme positive lorsque le mâle s'oriente vers le signal diffusé de sa partenaire et y répond en chantant à son tour.

Méthode d'évaluation des capacités auditives du manchot empereur

Des expériences de conditionnement sur des poussins en captivité, menées par Jouventin et al. (1979) ont montré que les fréquences audibles chez le manchot empereur vont de 30 à plus de 12 500 Hz. Ce spectre de fréquences étendu facilite la localisation. De plus, la résolution temporelle (l'intervalle minimum perçu entre deux sons) est inférieure à 15 millisecondes alors que celle de l'homme est de 50 millisecondes. Le manchot empereur peut donc percevoir au moins trois fois plus d'informations que l'homme dans un même message acoustique.

Caractéristiques physiques du chant du manchot empereur

Le chant du manchot empereur est formé d'une succession de syllabes séparées par des silences.

Les deux parties de la syrinx constituent deux sources acoustiques générant simultanément deux fréquences fondamentales et leurs harmoniques correspondantes. Parmi les 17 espèces de manchots, cette particularité n'est retrouvée que chez les deux espèces non territoriales, le manchot empereur et le manchot royal (Robisson, 1992).

Au sein de chaque syllabe du chant, l'interaction de ces deux sources acoustiques génère un son caractérisé par des variations d'amplitude périodiques et une fréquence égale à la différence de fréquence de chacune des deux sources. La valeur moyenne de chaque fréquence fondamentale est de 371 Hz et 432 HZ, la valeur moyenne de la fréquence du chant étant de 60 Hz (Robisson et al., 1989).

L'analyse d'une syllabe dans le domaine temporel en séparant les deux voix par filtrage, a mis en évidence une modulation d'amplitude de 10 Hz (qui peut être calculée par la transformation de Fourier) de chacune des deux voix. Cette même analyse appliquée cette fois au signal naturel met en évidence une forte modulation de l'amplitude du signal de 77 Hz environ, qui n'apparaissait pas dans la TF et n'a donc pas les propriétés d'une modulation d'amplitude. La modulation, qui mime une modulation d'amplitude, est le résultat d'un phénomène de battement entre les deux voix (Bremond et al., 1990).

3.1.3- Le chant, support de l'information sexuelle

La comparaison des sonagrammes des chants de femelles et de mâles a permis de mettre en évidence que la durée du chant, les fréquences et la durée des trains d'onde varient peu d'un sexe à l'autre. Par contre, le nombre de trains d'onde des chants des femelles est presque le double de celui des mâles. Il existe donc un dimorphisme vocal très net, basé sur le découpage temporel : les mâles possèdent des chants aux trains d'onde longs alors que les chants des femelles comportent des trains d'ondes courts et plus nombreux (Jouventin et al., 1979).

3.1.4- Le chant, support de la reconnaissance individuelle entre partenaires

L'étude des sonagrammes a également montré que les chants d'un même individu sont plus de dix fois plus stables que ceux de l'ensemble de la population, et ceci même d'une année à l'autre.

En comparant des chants d'individus entre eux, il est apparu que les coefficients de variation des paramètres du chant d'un même individu sont beaucoup plus petits que ceux de l'ensemble de l'échantillon d'individus. En effet, les coefficients de variation de la durée de trains d'onde sont très bas chez le même individu et très élevés chez différents individus, alors que les fréquences (maximum et principale) constituent un caractère beaucoup plus aléatoire. Le découpage temporel (durée et nombre de trains d'onde) est donc remarquablement fixe chez le même individu et très variable dans la population, fournissant ainsi une base physique à l'identification acoustique (Jouventin et al., 1979).

Mise en évidence expérimentale du paramètre physique de l'identification vocale

Des expériences de phono comportement ont été mises en œuvre chez le manchot empereur en vue de préciser le paramètre physique (découpage temporel, timbre, hauteur du son) de l'identification vocale (Jouventin et al., 1979).

A l'émission de l'enregistrement du chant non modifié de sa partenaire, le couveur sort du groupe et répond en chantant alors qu'il n'a aucune réaction à l'émission d'enregistrements de chants de femelles autres que sa partenaire.

La modification des fréquences du chant ne gêne en rien l'identification : la diffusion de la bande passante du chant du conjoint comprise entre 1 000 et 2 000 Hz entraîne autant de réponses positives qu'à l'émission du chant non modifié.

En revanche, la modification du rythme du chant (découpage temporel) empêche toute identification : la diffusion du chant du conjoint au double ou à la moitié de sa vitesse normale ne provoque jamais de réponse positive de la part du couveur. Le changement de la vitesse du chant modifie la hauteur du son et sa structure temporelle. Or l'expérience précédente montrant que la hauteur du son n'empêche pas la reconnaissance, c'est la modification de la structure temporelle du chant qui le rend méconnaissable pour le couveur. C'est donc bien le découpage temporel (rythme du chant) et non la fréquence du chant qui est l'élément déterminant de la reconnaissance individuelle chez le manchot empereur.

Afin de savoir si le découpage temporel constitue le seul critère de la reconnaissance individuelle, la technique de synthèse digitale a été utilisée pour modifier la structure syllabique des chants (Aubin et al., 2000). Deux signaux de synthèse digitale respectant le découpage temporel du chant du partenaire ont été construits. Le premier signal ne comportait que les fondamentales et les premières harmoniques du chant contrôle et le second signal ne présentait qu'une des deux sources du chant contrôle.

Alors que le premier signal (basses fréquences) provoquait autant de réponses positives que le chant contrôle, le second signal (une seule des deux sources) ne provoquait aucune réponse.

Le découpage temporel est donc complété par un système d'identification plus sophistiqué, le système des deux voix, avec un codage basé sur l'interaction des deux sources sonores de fréquences différentes.

3.1.5- Intérêts de la structure complexe du chant de l'adulte

Une grande variété de signatures vocales

Le découpage temporel associé au système des deux voix permet la création d'une très grande variété de signatures vocales et un faible risque de confusion.

Ainsi, chez le manchot empereur, la variation inter-individuelle est 12,2 fois supérieure à la variation intra-individuelle.

En effet, le rapport : coefficient de variation d'un chant pour l'ensemble de la population / coefficient de variation des chants chez un même individu est de 12,2 chez le manchot empereur alors qu'il est compris entre 1,8 à 4,1 chez quatre espèces de manchots possédant un nid et qu'il est de 6,4 chez le manchot royal qui possède un emplacement fixe d'incubation mais pas de nid (Jouventin et al., 1979). Plus une espèce est territoriale, plus le rapport de la variabilité de l'ensemble des caractéristiques physiques des chants sur celle des individus est faible. Ainsi, cette très faible variabilité du chant chez le manchot empereur par rapport aux manchots territoriaux lui permet de distinguer beaucoup plus facilement son partenaire au sein des milliers d'oiseaux de la colonie, ce qui n'est pas nécessaire pour les espèces territoriales dont la reconnaissance entre partenaire est facilitée par le repère topographique que constitue le nid.

Cependant le découpage temporel du chant ne permet pas un codage illimité. Toutes les combinaisons ne sont pas réalisables, sans doute pour des raisons de contraintes anatomiques et psychophysiologiques. En effet, un oiseau, à la différence d'un système électro-acoustique, émet plus aisément une série de sons de durée croissante qu'une succession aléatoire de bruits et de silences de durée variable (Jouventin et al., 1979). Ainsi, le chant est composé de une à quatre séries de sons, chaque série étant formée d'une succession de syllabes se terminant par une syllabe plus longue.

Une grande redondance du chant

L'intensité du chant émis par le manchot empereur est de 95 dB (Robisson 1993), mais le bruit de fond dans une colonie de manchots empereurs atteint 72 dB (Robisson, 1991). Même si le ratio intensité du chant –intensité du bruit de fond est plus élevé chez les espèces non territoriales que chez les espèces territoriales, le manchot empereur ne peut entendre un chant émis à une distance de plus de 10-12 mètres (Aubin et Jouventin, 2002).

Or la moitié d'une syllabe du chant du manchot empereur est nécessaire pour l'identification de l'oiseau (Jouventin et al. 1979), alors que le manchot adélie (espèce territoriale) nécessite une syllabe entière. Cette observation est confirmée par l'analyse de la structure fine des syllabes (Bremond et al, 1990) qui a permis de mettre en évidence une grande redondance du signal, tant dans le domaine des fréquences que dans le domaine temporel. La structure syllabique hautement redondante du chant du manchot empereur, portant l'information

individuelle, est donc tout à fait adaptée à la communication dans l'environnement bruyant et obstrué de la colonie chez cette espèce non territoriale.

Une meilleure localisation du chanteur

La succession de syllabes de durées inégales séparées par des silences constitue un signal divisé et répété considéré par les acousticiens comme le plus favorable au repérage de la source d'émission du signal (Jouventin et al., 1980). En effet, la répétition des trains d'onde aide la comparaison binaurale par laquelle se fait le repérage de l'émetteur. Ce type de chant, retrouvé chez de nombreux oiseaux marins, semble avoir une nette valeur de survie dans les colonies denses, surtout dans le cas extrême du manchot empereur qui ne possède pas de repère topographique.

Une meilleure propagation du chant

Le système d'identification par modulation d'amplitude créé par les deux voix est plus efficace qu'une réelle modulation d'amplitude pour transmettre le code d'identification particulièrement à travers la colonie dense de manchots. En effet, une réelle modulation d'amplitude est fortement modifiée lors de sa propagation au sein d'une colonie car les signaux acquièrent des fluctuations irrégulières d'amplitude lorsqu'ils progressent à travers une atmosphère turbulente ou en présence de corps en mouvements. Les fluctuations d'amplitude masquent alors les détails de la modulation d'amplitude du signal. Au contraire, les variations d'amplitude nettes liées aux successions de syllabes et de silence sont conservées lors de la propagation et le chant généré par l'interaction de deux sources sonores de basses fréquences se propagent bien à travers les corps des manchots. Les hautes fréquences du chant ne se propagent pas à plus de quelques mètres alors que les basses fréquences sont peu modifiées sur une propagation de 16 m (Aubin et al., 2000).

La modulation d'amplitude résultant de la succession de syllabes et de silences, complétée par le système des deux voix permet donc de localiser l'émetteur parmi plusieurs milliers d'oiseaux sans nid et de décoder son identité. L'adulte à la recherche de son partenaire se déplace au sein de la colonie en émettant régulièrement son chant. La structure fine de son chant n'est pas modifiée sur une distance de 7 m environ, ce qui permet à son partenaire de le reconnaître et de le localiser.

Ce système de codage complexe, qui n'existe que chez les espèces non territoriales, requiert un contrôle très fin des deux sources sonores par l'oiseau (Aubin et Jouventin., 2002).

Brouillage du signal

Si la structure complexe du chant permet la localisation et l'identification chez le manchot empereur, encore faut-il que cette précision dans le découpage temporel soit audible, notamment lorsque deux oiseaux chantent côte à côte. Lorsque deux manchots se trouvent en position de chant à proximité l'un de l'autre, le second n'émet aucun son lorsque son voisin chante (Jouventin, 1971). Afin de vérifier expérimentalement cette observation l'enregistrement d'un chant a été diffusé juste au moment où un manchot baissait la tête sur sa poitrine avant de chanter. Le déplacement du haut-parleur à différentes distances du chanteur, a permis de mettre en évidence l'existence d'un seuil de proximité en deçà duquel les manchots empereurs évitent de chanter en même temps. Ainsi, lorsqu'ils se trouvent à moins de 7 mètres l'un de l'autre, les manchots évitent de superposer leur chant, alors qu'au-delà de 7 mètres les oiseaux ne tiennent plus compte du chant émis dans leur voisinage (Jouventin et al., 1979).

Il s'agit d'un des rares cas de communication animale où un mécanisme éthologique simple permet d'empêcher le brouillage des signaux.

3.2- La reconnaissance individuelle parents-poussins

La reconnaissance ne s'effectue pas seulement entre les deux partenaires d'un couple, mais aussi entre les deux partenaires et leur poussin.

Des observations d'individus bagués par Prévost ont permis de montrer que la reconnaissance visuelle suffit dans le cas d'une courte séparation parent poussin à faible distance.

Le rôle des signaux sonores est cependant très important dans la reconnaissance entre parent et poussin. C'est grâce au chant du poussin que le parent, expérimentalement privé de celui-ci, peut faire un choix entre plusieurs jeunes qui lui sont présentés (Jouventin et al., 1979).

C'est également grâce au chant qu'il pourra retrouver son poussin parmi des centaines d'autres au sein des crèches, après l'émancipation. En effet, les adultes reproducteurs ne nourrissent que leur poussin. Des expériences de marquage ont permis de montrer que la reconnaissance de son poussin par le parent se fait après plusieurs échanges vocaux. Le poussin chante alors en balançant la tête rythmiquement de bas en haut en réponse au chant de l'adulte. Après avoir identifié son poussin, le parent effectue de petits déplacements entrecoupés de chants qui l'isolent légèrement de la crèche. Le chant du poussin qui demande sa nourriture se transforme progressivement en quelques notes brèves et insistantes qui sont émises en direction de la tête de l'adulte. L'analyse au spectrographe de ce son par Prévost (1961) permet de voir que la trame du signal est voisine de celle du chant, seule sa durée est modifiée : 2/10 de seconde environ, au lieu de 5/10 en moyenne pour le chant.

3.2.1- Caractéristiques du chant chez le poussin

Le chant du poussin est un sifflement modulé en amplitude et en fréquence. Pour pouvoir le comparer avec le chant de l'adulte, deux paramètres ont été mesurés : la hauteur du son et le découpage temporel, c'est à dire ici le nombre et la durée des motifs secondaires. La méthode des sonagrammes employée précédemment a permis de montrer qu'au niveau individuel, les chants des poussins sont aussi stables que ceux des adultes. En revanche, la variabilité au niveau de la population est moins grande : le rapport de la variabilité de la population sur celle de l'individu est de 5,6 alors que celui obtenu par la même méthode chez l'adulte était de 12,2. Ceci entraîne une différenciation moins nette des chants de poussins, mais les poussins étant moins nombreux que les adultes dans la colonie, il est moins difficile pour un manchot adulte de retrouver son poussin que son partenaire (Jouventin et al., 1979).

3.2.2- Ontogenèse du chant chez le poussin

Chez les Sphéniscidés territoriaux, et en particulier chez le manchot adélie (Jouventin et Roux, 1979), le chant du poussin se modifie totalement au moment de l'émancipation hors du nid. En quelques jours seulement, il devient complexe et stéréotypé. Au contraire, chez le manchot empereur, le chant du poussin s'individualise très tôt : sa structure ne change quasiment pas de l'éclosion au départ en mer. Il semble qu'il s'agisse d'une adaptation supplémentaire à l'absence de territoire. En effet, le poussin de manchot empereur risquant dès sa naissance d'être perdu par son parent qui se déplace en le portant sur les pattes, possède un chant à peu près toujours aussi complexe et stéréotypé de l'éclosion au départ en mer. Par contre, pour les espèces territoriales chez lesquelles le poussin reste sur le nid pendant plusieurs semaines, la reconnaissance individuelle n'apparaît qu'à partir de l'émancipation hors du nid (Jouventin et al., 1979).

Par ailleurs, lorsqu'il chante, le poussin soulève rythmiquement sa tête à chaque cri. Ce mouvement s'ajoutant à la coloration particulière de la tête (tours des yeux blanc cernés de noir sur un corps de couleur grise) constitue un stimulus très efficace (Jouventin, 1971). Ce stimulus combine en effet trois modes de signalisation : un sonore (le chant) et deux optiques (mouvement et opposition noir et blanc). Cette adaptation au climat froid (qui n'existe pas chez le manchot royal vivant en climat tempéré) permet un repérage immédiat du poussin lorsqu'il tombe des pattes du parent.

4. Autres adaptations comportementales à l'absence de nid

Signification biologique du territoire (Isenmann et Jouventin, 1970)

Chez la plupart des manchots, le territoire se limite strictement au nid ou plus précisément à l'espace que peut balayer avec son bec l'oiseau sur son nid.

Le rôle du territoire est d'assurer une égale répartition des nids à travers l'espace occupé par la colonie et donc de permettre à chaque couple de mener à bien sa reproduction (Tinbergen, 1964). Une autre fonction du territoire chez les Sphéniscidés est de faciliter la formation du couple (Hinde, 1956).

Le manchot empereur ne possède plus de territoire au sens habituel du terme. En effet, il ne possède pas de nid, l'élevage est itinérant et la distance individuelle est nulle lors de la thermorégulation sociale.

L'absence de territoire entraîne des perturbations à tous les moments du cycle : lors de la formation du couple avec l'apparition de trios, lors de la copulation avec l'intervention de mâles étrangers perturbant le coït (le stimulus sexuel que constitue la femelle couchée sur le sol attire les mâles avoisinants qui empêchent généralement la copulation d'aboutir et seraient responsables de 37 % des échecs de copulation d'après Guillotin et Jouventin, 1979) ou lors des passations de poussin avec l'apparition de raptus.

4.1- Maintien des liens du couple

Si le chant permet la reconnaissance des partenaires en l'absence de nid, le silence a également un rôle dans la stabilité des couples venant de se former.

En effet, les reproducteurs s'arrêtent de chanter dès que le couple est formé et restent muets pendant un mois et demi, jusqu'à la ponte de l'œuf où les duos recommencent.

Chez cette espèce non territoriale, aucune barrière n'empêche de nouveaux partenaires de se joindre au couple et de le dissoudre. C'est ce qui est observé lorsqu'un mâle se remet exceptionnellement à chanter pendant cette période. La femelle lui donne alors des coups de bec, mais une autre femelle peut avoir rejoint le couple avant même que le mâle ait fini de chanter. Les trios qui s'en suivent durent plusieurs heures au cours desquelles les oiseaux échangent des coups de becs et d'ailerons, et le couple initial peut se trouver rompu.

L'importance du silence préposital a été montrée expérimentalement par Jouventin et al. (1979). En effet, l'émission d'un chant mâle, au moyen de haut-parleurs, à quelques mètres de couples déjà formés entraîne l'arrivée de célibataires qui paradent avec le chanteur présumé et séparent souvent le couple (4 fois sur 10), compromettant ainsi la reproduction.

Pendant toute cette période, les deux partenaires qui ne peuvent employer de message auditif de reconnaissance restent en liaison visuelle étroite. Le couple s'isole en général des autres oiseaux par beau temps, et regagne les tortues par mauvais temps ou lorsqu'il fait nuit. Les deux oiseaux ne s'éloignent jamais l'un de l'autre et restent le plus souvent côte à côte, même

au sein des tortues. Il arrive que les couples soient désunis lors de ruptures brutales de tortue mais deux partenaires séparés de la sorte se recherchent activement et se retrouvent presque toujours.

Leurs déplacements sont peu nombreux et lorsqu'ils ont lieu, le mâle précède généralement la femelle qui reste dans la foulée et leur démarche est caractéristique.

Le renforcement des liens du couple se fait par la parade mutuelle, silencieuse, et également par des courbettes qui sont de plus en plus nombreuses avant la copulation.

Lors de la parade mutuelle, les deux oiseaux qui se font face sont très proches, parfois l'un contre l'autre. Les deux partenaires sont en extension, la tête dressée, et restent ainsi immobiles pendant plusieurs dizaines de secondes. Puis les oiseaux reviennent lentement à leur position habituelle. Cette attitude est répétée lors de la formation des couples, tout au long de la période prépositale, mais aussi à chaque rencontre des couples, ce qui laisse supposer que cette attitude est fondamentale dans le maintien des liens du couple (Jouventin, 1971). Son origine est difficile à définir dans la mesure où elle n'apparaît ni dans les attitudes de la vie quotidienne, ni dans les activités de substitution mais c'est certainement l'attitude la plus ancienne, car on la retrouve chez toutes les espèces de Sphéniscidés.

4.2- Défense de la poche incubatrice

Si le territoire n'est pas lié au sol chez le manchot empereur qui ne défend aucun emplacement, une forme de territorialisme existe à certaines périodes du cycle reproducteur et se confond avec la défense individuelle (Jouventin, 1971).

En effet, lors de la formation du couple, de la ponte, du transfert de l'œuf ou du poussin et de son élevage, les oiseaux s'isolent, stationnent et l'agressivité augmente très fortement.

Le manchot défend alors sa poche incubatrice, qui prend valeur de territoire, en balayant par demi-cercle de la tête ses environs immédiats (Guillotin et Jouventin, 1979). Il rejette la tête en arrière, la ramène vers l'avant en décrivant un demi-cercle latéral et pousse un grognement. Cette attitude se manifeste à l'encontre de congénères mais également de prédateurs en vol (skua, pétrel géant), passant à proximité. Il s'agit d'une attitude agressive sous forme de mouvement d'intention ritualisé, puisque son efficacité est quasiment nulle. Elle aurait une signification territoriale, d'autant qu'elle est particulièrement fréquente et prononcée à tous les moments cruciaux du cycle où l'animal semble vouloir s'isoler. En revanche, la fréquence d'apparition de cette attitude est très faible entre ces phases clefs, comme c'est le cas lorsque les couples sont formés ou lorsque les mâles couvent seuls. Cette attitude peut donc être considérée comme un bon indice de l'agressivité générale de la colonie.

4.3- Synchronisation des partenaires

La courbette (dénomination de Sapin Jaloustre, 1960), qui apparaît lors de tous les événements importants du cycle reproducteur, est considérée comme un élément fondamental de l'éthogramme du manchot empereur (Jouventin, 1971). Cette posture et ses différentes variantes sont très fréquentes lors de la copulation, de la ponte, du transfert de l'œuf puis du poussin.

En effet, au moment de la copulation, la courbette dans laquelle l'oiseau incline la tête vers le sol évolue en exhibition de la poche incubatrice par contraction de son abdomen, à mesure que l'excitation augmente (Guillotin et Jouventin, 1979).

Au moment de la ponte et des relèves, l'oiseau se penche vers le sol et touche du bec sa poche incubatrice ou celle de son partenaire. L'œuf ou le poussin est longuement exposé et observé par les deux oiseaux qui émettent une succession de chants. Cette variante est complètement

absente lors de la copulation, ce qui semble lié à l'absence de stimulus (oeuf ou poussin) à cette époque.

L'origine de la courbette pourrait être la toilette de la région abdominale (en particulier de la poche incubatrice), très fréquente lors de l'incubation ou les soins de la couvée (Jouventin, 1971). Son origine est incertaine car cette attitude est totalement ritualisée. Elle a en effet acquis une signification sociale qui paraît stimuler le partenaire et parfois même les autres oiseaux. La courbette, plutôt que n'importe quelle activité de déplacement, aurait été retenue au cours de l'évolution en raison de son efficacité dans la transmission de l'information. En effet, elle semble représenter un signal dont la perception est particulièrement claire et sans équivoque dans cette espèce à station verticale (Jouventin, 1971).

Cette attitude contagieuse entre les deux partenaires, dont la fréquence augmente de la copulation aux relèves, a vraisemblablement pour rôle de synchroniser la motivation des deux partenaires afin d'aboutir à une coordination de la copulation ou des transferts (Jouventin, 1971).

En effet, la synchronisation des partenaires qui vont se transmettre l'oeuf ou le poussin possède une nette valeur de survie sous ce climat en réduisant les abandons d'œufs.

Conclusion

Seul être vivant à se reproduire pendant l'hiver antarctique, le manchot empereur présente les adaptations les plus poussées au froid.

Chez cette espèce, le maintien de l'homéothermie est permis par des adaptations anatomiques telles que l'acquisition d'une grande taille (l'espèce est la plus grande de la famille des manchots), d'extrémités proportionnellement plus réduites que chez les autres représentants de la famille et d'un plumage procurant une protection mécanique contre le vent et plus de 85 % de l'isolation thermique de l'animal.

Sur le plan physiologique, le développement de systèmes vasculaires d'échangeurs à contre-courant au niveau des parties peu emplumées (ailerons et pattes) limite les déperditions de chaleur. L'augmentation des phases de sommeil lent et la faible activité du manchot empereur permettent également de diminuer sa dépense énergétique.

Enfin, le manchot empereur présente des adaptations comportementales originales : l'incubation et l'élevage se déroulent sur la banquise en l'absence de tout territoire. Les couveurs, qui transportent leur œuf ou leur poussin sur les pattes, se regroupent en tortues lors de blizzards. C'est le chant qui, en l'absence de nid, permet alors la reconnaissance individuelle entre partenaires ou entre parent et poussin. Le maintien des liens du couple est assuré par le silence préposital et la parade mutuelle. La courbette permet la synchronisation des partenaires, indispensable lors de l'échange de l'œuf et du poussin sous ce climat.

Bibliographie

1. ANCEL A, GILBERT C. (2003) Mécanismes d'épargne énergétique. Nos recherches en Antarctique. In : *Centre d'Ecologie et de Physiologie Energétique*. [en-ligne]. Strasbourg : CEPE [<http://www.cepe.c-strasbourg.fr/pages/recherches/antarctique/antarctique1.html>] (consulté le 05 août 2004).
2. ANCEL A, VISSER H, HANDRICH Y, MASMAN D, LE MAHO Y. (1997) Energy saving in huddling penguins. *Nature*, **385**, 304-305.
3. ANCEL A, KOOYMAN GL, PONGANIS PJ, GENDNER JP, LIGNON J, MESTRE X *et al.* (1992) Foraging behaviour of Emperor Penguins as a resource detector in winter and summer. *Nature*, **360**, 336-339.
4. AUBIN T, JOUVENTIN P. (2002) How to vocally identify kin in a crowd : the penguin model. *Adv. Study Behav.*, **31**, 243-277.
5. AUBIN T, JOUVENTIN P, HILDEBRAND C. (2000) Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, **267**, 1081-1087.
6. BARBRAUD C, WEIMERSKIRCH H. (2001) Emperor penguin and climate change. *Nature*, **411**, 183-186.
7. BARRE H. (1978) Dépense énergétique du poussin de manchot royal *Aptenodytes patagonicus* (J.F. Miller) au cours de la croissance. *J. Physiol.*, **74**, 555-561.
8. BIDART A, DUBOIS L. (2003) Les régions polaires. [en-ligne], Mai 2003, Fondation Polaire Internationale [<http://www.educapoles.org/f/enseignants/dossiers/exploration.pdf>], (consulté le 05 août 2004).
9. BOUGAEFF S. (1972) Note préliminaire sur quelques données physiologiques enregistrées chez le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*). *L'Oiseau et R.F.O.*, **42**, 131-145.
10. BOUGAEFF S. (1974) Etude comparative de quelques paramètres physiologiques enregistrés chez deux espèces de Manchots antarctiques, le Manchot empereur et le Manchot adélie. *Com. nat. fr. Rech. Antarct.*, **33**, 99-110.
11. BREMOND JC, AUBIN T, NYAMSI RM, ROBISSON P. (1990) Le chant du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) : recherche des paramètres utilisables pour la reconnaissance individuelle. *C. R. Acad. Sci. III, Sci. Vie*, **311**, 31-35.
12. CENDRON J. (1952) Une visite hivernale à une rookerie de Manchots empereurs. *Terre et vie*, 101-108.
13. CLAVIER B. (1995) Le pays où il ne pleut jamais. *Metmar*, **169**.
14. DAWSON C, VINCENT JFV, JERONIMIDIS G, RICE G, FORSHAW P. (1999) Heat transfer through penguin feathers. *J.Theor.Biol.*, **199**, 291-295.
15. DEWASMES G, LE MAHO Y, CORNET A, GROSCOLAS R. (1980) Resting metabolic rate and cost of locomotion in long-term fasting emperor penguins. *J. Appl. Physiol.*, **49**(5), 888-896.
16. DEWASMES G, BUCHET CL, GELOEN A, LE MAHO Y. (1989) Sleep changes in emperor penguins during fasting. *Am. J. Physiol.*, **256**, R476-480.
17. DRENT RH, STONEHOUSE B. (1971) Thermoregulatory responses of the Peruvian penguin, *Spheniscus humboldti*. *Comp. Biochem. Physiol. A*, **40**, 689-710.
18. DUCHAMP C, ROUANET JL, BARRE H. (2002) Ontogeny of thermoregulatory mechanisms in king penguin chicks (*Aptenodytes patagonicus*). *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.*, **131**(4), 765-773.
19. DUCHAMP C, BARRE H, ROUANET JL, LANNI A, COHEN-ADAD F, BERNE G *et al.* (1991) Nonshivering thermogenesis in king penguin chicks. I. Role of skeletal muscle. *Am. J. Physiol.*, **261**, R1438-45.

20. GOLDSMITH R, SLADEN WJL. (1961) Temperature regulation of some Antarctic Penguins, *J. Physiol.*, **157**, 251-262.
21. GROSCOLAS R. (1986) La reproduction et la mue des manchots antarctiques: aspects écophysiologiques, endocrinologiques et nutritionnels. *Océanis*, **12**(2), 85-101.
22. GUILLOTIN M, JOUVENTIN P. (1979) La parade nuptiale du manchot empereur et sa signification biologique. *Biol. Behav.*, **4**, 249-267.
23. HINDE R. (1956) The biological significance of the territories. *Ibis*, **98**, 340-369.
24. ISENMANN P, JOUVENTIN P. (1970) Eco-éthologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) et comparaison avec le Manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le Manchot royal (*Aptenodytes patagonica*). *L'Oiseau et R.F.O.*, Numéro spécial, **40**(2), 136-159.
25. JARMAN M. (1973) Experiments on the Emperor Penguin, *Aptenodytes forsteri*, in various thermal environments. *Br. Antarctic Surv. Bull.*, **33**, 57-63.
26. JOUVENTIN P. (1971) Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *Terre et vie*, **25**, 510-586.
27. JOUVENTIN P, ROUX P. (1979) Le chant du Manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*). Rôle dans la reconnaissance individuelle et comparaison avec le Manchot empereur non territorial. *L'Oiseau et R.F.O.*, **49**, 31-37.
28. JOUVENTIN P, GUILLOTIN M, CORNET A. (1979) Le chant du manchot empereur et sa signification adaptative. *Behaviour*, **70**(3-4), 231-250.
29. JOUVENTIN P, LE MAHO Y, MOUGIN JL. (1980) Les manchots. *Pour la science*, **30**, 79-91.
30. KIRKWOOD R, ROBERTSON G. (1997a) The foraging ecology of female Emperor penguins in winter. *Ecol. Monogr.*, **67**, 155-176.
31. KIRKWOOD R, ROBERTSON G. (1997b) Seasonal change in the foraging ecology of Emperor penguins on the Mawson coast, Antarctica. *Mar. Ecol.*, **156**, 205-223.
32. KIRKWOOD R, ROBERTSON G. (2001) The Occurrence and Purpose of Huddling by Emperor Penguins During Foraging Trips. *Emu*, **99**(1), 40-45.
33. KOOYMAN GL. (2002) Evolutionary and ecological aspects of some Antarctic and sub-Antarctic penguin distributions, *Oecologia*, **130**, 485-495.
34. KOOYMAN GL, KOOYMAN TG. (1995) Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman island, Antarctica. *Condor*, **97**, 536-549.
35. KOOYMAN GL, DRABEK CM, ELSNER R, CAMPBELL WB. (1971) Diving behavior of the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*. *Auk*, **88**, 775-795.
36. KOOYMAN GL, HUNKE EC, ACKLEY SE, VAN DAM RP, ROBERTSON G. (2000) Molt of the Emperor penguin : travel, location and habitat selection. *Mar. Ecol.*, **204**, 269-277.
37. KOOYMAN GL, PONGANIS PJ, CASTELLINI MA, PONGANIS EP, PONGANIS KV, THORSON PH *et al.* (1992) Heart rates and swim speeds of Emperor penguins diving under sea ice. *J. Exp. Biol.*, **165**, 161-180.
38. PERRINS CM, LEBRETON JD, HIRONS GJM. (1991) *Bird population studies*. Oxford : Oxford university press, 683p.
39. LE MAHO Y. (1977) The emperor penguin: a strategy to live and breed in the cold. *Am. Sci.*, **65**, 680-693.
40. LE MAHO Y. (1983) Le manchot empereur : une stratégie basée sur l'économie d'énergie. *Le courrier du CNRS*, **50**, 15-21.
41. LE MAHO Y. (1984) Adaptations métaboliques au jeûne prolongé chez l'oiseau. *J. Physiol.*, **79**, 113-119.
42. LE MAHO Y, DELCLITTE P, CHATONNET J. (1976) Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am. J. Physiol.*, **231**(3), 913-922.

43. MARCHANT S, HIGGINS PJ. (1990) *Handbook of Australian New Zealand & Antarctic birds*. Melbourne : Oxford university press Australia, 736p.
44. MERCER JB, SIMON E. (1984) A comparison between total body thermosensitivity and local thermosensitivity in mammals and birds. *Pflügers Arch.*, **400**, 228-234.
45. METEO-FRANCE. *Site de Météo-France* [en-ligne], Mise à jour en 2003 [<http://www.meteofrance.com>], (consulté le 05 août 2004).
46. MOUGIN JL. (1966) Observations écologiques à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. *L'Oiseau et R.F.O.*, **36**, 167-226.
47. MOUGIN JL, VAN BEVEREN M. (1979) Structure et dynamique de la population de manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*) de la colonie de l'archipel de Pointe Géologie, Terre Adélie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **289**, 157-160.
48. MURRISH DE. (1973) Respiratory heat and water exchange in penguins. *Respir. Physiol.*, **19**, 262-270
49. PINSHOW B, FEDAK MA, BATTLES DR, SCHMIDT-NIELSEN K. (1976) Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in Emperor Penguins. *Am. J. Physiol.*, **231**(3), 903-912.
50. PREVOST J. (1961) *Ecologie du Manchot empereur Aptenodytes forsteri*. Paris : Hermann, 206p.
51. PREVOST J, SAPIN-JALOUSTRE J. (1964) A propos des premières mesures de topographie thermique chez les Sphéniscidés de la Terre Adélie. *L'Oiseau et R.F.O.*, **34**, n spécial, 52-90.
52. RAIMBAULT S, DRIDI S, DENJEAN F, LACHUER J, COUPLAN E, BOUILLAUD F *et al.* (2001) An uncoupling protein homologue putatively involved in facultative muscle thermogenesis in birds. *Biochem. J.*, **353**, 441-444.
53. ROBISSON P. (1991) Broadcast distance of the call in the emperor penguin. *Behaviour*, **119**, 302-316.
54. ROBISSON P. (1992) Vocalizations in *Aptenodytes* penguins : application of the two-voice theory. *Auk.*, **109**(3), 654-658.
55. ROBISSON P. (1993) Adaptation au transfert de l'information individuelle en milieu colonial chez les manchots. *Terre et Vie*, **48**, 133-141.
56. ROBISSON P, AUBIN T, BREMOND JC. (1989) La reconnaissance individuelle chez le manchot empereur *Aptenodytes forsteri* : rôles respectifs du découpage temporel et de la structure syllabique du chant de cour. *C. R. Acad. Sci. III, Sci. Vie*, **309**, 383-388.
57. SAPIN-JALOUSTRE J. (1960) *Ecologie du manchot adélie*. Paris, Hermann.
58. SEKINS KM, EMERY AF. (1982) Thermal science for physical medicine. In : LEHMANN JF, editor. *Therapeutic Heat and Cold*. Baltimore : Williams & Wilkins, 70-132.
59. SCHOLANDER PF, HOCK R, WALTERS V, JOHNSON F, IRVING I. (1950) Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.*, **99**, 237 -259.
60. STAHEL CD, MEGIRIAN D, NICOL SC. (1984) Sleep and metabolic rate in the little penguin. *Eudyptula minor*. *J. Comp. Physiol. B, Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, **154** : 487-494.
61. STONEHOUSE B. (1967) The general biology and thermal balances of penguins. *Advances in Ecological Research.*, **4**, 131-196.
62. THOMAS T. (1986) L'effectif des oiseaux nicheurs de l'archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie) et son évolution au cours des trente dernières années. *L'Oiseau et R.F.O.*, **56**(4), 349-368.
63. TINBERGEN N. (1964) Territory. In : THOMSON AL, editor. *A New Dictionary of Birds*. New York : McGraw-Hill, 928p.
64. TOLLU B. (1978) Les manchots. *Recherche*, **93**, 834-844.

65. TRAWA G. (1970) Note préliminaire sur la vascularisation des membres des Sphéniscidés de Terre Adélie, *L'Oiseau et R.F.O.*, Numéro spécial, **40**, 142-156.
66. WIENECKE BC, ROBERTSON G. (1997) Foraging space Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Antarctic shelf waters in winter. *Mar. Ecol.*, **159**, 249-263.