

## **5. DISCUSSION**

De plus, nous avons pu montrer que les **individus étudiés** (3 mâles pendant l'incubation et 5 couples pendant la parade) **passaient un temps équivalent en « tortue »** : en moyenne  $38 \pm 13\%$  de leur temps journalier était passé à des températures ambiantes de plus de  $0^\circ\text{C}$ , dont  $13 \pm 12\%$  à des températures supérieures à  $20^\circ\text{C}$ . Les **individus étudiés ont ainsi profité de manière similaire de la chaleur dégagée par le groupe**. Comment cet accès à la chaleur peut-il être aussi égalitaire, alors que les manchots étaient impliqués dans plusieurs épisodes de « tortue » par jour, de durée très variable ? On pourrait supposer que des individus plus expérimentés et possédant aussi plus de stocks adipeux pourraient être plus compétitifs dans l'accès au centre du groupe, reléguant des individus plus jeunes à la périphérie du groupe. Les masses corporelles des mâles à leur arrivée sur la colonie peuvent en effet s'échelonner de 30 à 42kg (Prévost, 1961). En revanche, les manchots empereurs sont très sociaux et leur société n'est pas hiérarchisée (Jouventin, 1971). Ils sont de plus très peu agressifs et ne possèdent pas de territoire propre. Ces caractéristiques pourraient ainsi expliquer l'absence de compétition et l'accès égalitaire de chaque individu. De plus, nous avons équipé un petit nombre d'individus de masses corporelles relativement similaires (de 30 à 35kg en 1998, et de 35 à 41kg en 2001), qui étaient peut-être tous des manchots expérimentés. Malgré la variation de durée des épisodes de « tortues » lâches et denses effectués par les individus, nous pouvons cependant expliquer l'égalité des bénéfices thermiques de la thermorégulation sociale par **l'hétérogénéité de leur groupe**. En effet, cette hétérogénéité pourrait garantir une compétition moindre, les individus ayant la possibilité de se serrer fortement ou non en fonction de leurs besoins. Par ailleurs, la vision classique d'un groupe de manchots circulaire, les individus en périphérie exposés au vent se déplaçant du côté abrité reste très simpliste. Cette vision ne garantirait certainement pas cet accès égalitaire pour un groupe formé de plusieurs milliers d'oiseaux. Cette configuration est cependant retrouvée lors des jours de blizzards et de vents très forts, ou alors au cours de la parade, alors que plusieurs groupes denses d'une centaine d'oiseaux se forment. Cependant, en incubation, le groupe de 2500 mâles apparaît très hétérogène, formé de plusieurs noyaux denses d'individus regroupés. Nous suggérons ainsi que **cette hétérogénéité est la clef de l'accès égalitaire des oiseaux à la chaleur dégagée par le groupe**.

Nous avons pu montrer que **le fait de se grouper en « tortue » exposait les oiseaux à des températures presque « tropicales »**. Les **températures maximales** enregistrées en « tortue » sont de  **$37,5^\circ\text{C}$** , **équivalent à la température interne des oiseaux** (Boyd et Sladen 1971 ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976). De plus, un des résultats marquant est la fréquence avec laquelle les manchots empereurs sont exposés à des températures de plus de  $20^\circ\text{C}$  (leur température critique supérieure, à partir de laquelle ils entrent en thermolyse selon le modèle de Scholander *et al.*, 1950). Nous avons défini ces épisodes de « tortue » passés à plus de  $20^\circ\text{C}$  comme des épisodes de « **tortues** » **denses**. Pendant la période de parade 2001, la température s'est élevée à plus de  $20^\circ\text{C}$  dans **58% des épisodes** de « tortues ». Au cours du cycle de reproduction de 1998, les « tortues » denses représentaient **37%** des « tortues » effectuées par les individus. Ainsi, alors que paradoxalement ces températures excèdent leur température critique supérieure, le **fait de former des « tortues » denses paraît néanmoins être une stratégie importante de la thermorégulation sociale des manchots empereurs**. L'augmentation de température de  $20^\circ\text{C}$  à  $37,5^\circ\text{C}$  peut s'établir en moins de 2 heures, de manière asymptotique. Les « tortues » denses pourraient ainsi être considérées comme des **enceintes adiabatiques**, au moins en ce qui concerne les **parties latérales** des manchots. La couche d'air de 12mm (Dawson *et al.*, 1999) contenue dans les plumes disparaîtrait ainsi progressivement au fur et à mesure que la pression augmente, les manchots se serrant de plus en plus les uns contre les autres. Un **équilibre serait atteint lorsque la température enregistrée sur les plumes atteindrait la température interne des oiseaux**. Ainsi, une fois

cet équilibre en place, **aucun échange de chaleur ne pourrait avoir lieu au niveau des parties latérales du corps** des individus en « tortue », **réduisant les pertes de chaleur au minimum**. Cependant, l'exposition de manchots à des températures si élevées au sein des « tortues » pourrait à l'inverse poser problème. En effet, cela pourrait être un désavantage pour l'incubation de l'œuf, qui doit être maintenu à une température constante de 35°C (Prévost 1961). La proportion de temps passé en « tortue » dense est cependant supérieure pendant l'incubation par rapport à la parade ( $16 \pm 12\%$  contre  $6 \pm 7\%$ ). L'incubation ne semble pas être un facteur limitant la formation des « tortues » denses. Un deuxième problème réside dans le fait que des manchots exposés à des températures aussi élevées risquent d'entrer en hyperthermie. En effet, les pertes de chaleur par évaporation de manchots placés à 25°C en laboratoire sont multipliées par 5 (Pinshow *et al.*, 1976). De plus, il a été montré que des manchots exposés à 20°C deviennent hyperthermiques en moins de 2 heures, leur température interne atteignant 40°C (Groscolas, 1975). Ce stress thermique et ces pertes en eau seraient probablement incompatibles avec une incubation réussie.

Afin de répondre à ces questions, nous avons ainsi pu **comparer les températures internes profondes et sous-cutanées de manchots à l'extérieur et à l'intérieur de « tortues »**, lâches et denses. Nous avons ainsi montré que la **température profonde de manchots en « tortue » dense était diminuée de 0,5°C en parade par rapport à celle de manchots hors « tortue » et qu'elle restait constante en incubation**. Elle était cependant **diminuée de 0,9°C pour un mâle ayant perdu son œuf**. A l'inverse, la **température sous-cutanée de manchots en « tortue » était augmentée de 0,7°C en parade, et de 0,6°C en incubation**. Ces résultats confirment ainsi l'hypothèse selon laquelle la couche d'air emprisonnée dans les plumes se réduit au fur et à mesure que le manchot s'enfonce dans le groupe, ceci provoquant une augmentation de sa température périphérique. **Contrairement aux résultats rapportés par des études effectuées en laboratoire, l'exposition de manchots en « tortue » dense à des températures de plus de 20°C induit une diminution de leur température profonde**. Comment expliquer alors cette légère diminution de leur température profonde alors que leurs surfaces exposées au froid sont réduites et qu'ils sont exposés à des températures de plus de 20°C ? Une hypothèse serait que l'excès de chaleur soit dissipé par les surfaces corporelles encore exposées (les pattes, le haut du dos, la nuque et la tête). Cependant, cette hypothèse semble peu probable. En effet, d'une part, les pertes de chaleur par conduction au niveau du sol sont probablement mineures, la surface de glace en contact avec les pattes étant réduite à quelques centimètres carrés seulement, les manchots reposant sur leurs tarses et leurs ongles. Les gradients thermiques sont de plus fortement limités puisque la température cutanée des pattes des manchots empereurs est en moyenne de seulement 3,3°C, grâce des échanges vasculaires à contre-courant (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). D'autre part, les pertes de chaleur via le haut du dos, la nuque et la tête ne sont probablement pas des fenêtres thermiques efficaces pour dissiper beaucoup de chaleur. En effet, les manchots serrés les uns contre les autres de façon très dense pendant les blizzards accumulent de la neige sur leur dos. Or celle-ci ne fond pas, ce qui suggère que ces flux sont limités. Enfin, les oiseaux en « tortue » dense n'ont montré aucun signe de déperdition de chaleur par halètement ou hyperventilation, ces comportements suggérant un besoin urgent d'évacuer de la chaleur en excès. Les manchots en « tortue » dense peuvent de plus atteindre des densités de 8 à 10 oiseaux par m<sup>2</sup> (Prévost, 1961), rendant probablement impossible toute hyperventilation. Comment peut-on alors expliquer la constance ou la diminution des températures internes d'individus en « tortue » dense ? **La seule explication possible est qu'ils réduisent leur métabolisme** au cours de ces épisodes. D'après la loi de Newton sur les flux de chaleur, cette **réduction métabolique serait ainsi proportionnelle à la réduction des surfaces exposées au froid, garantissant la constance (ou la légère diminution) des**

**températures internes.** Ainsi, les individus ne risqueraient pas d'entrer ni en hyperthermie, ni en hypothermie. **Cette dépression métabolique garantirait la légère diminution passive de la température du noyau thermique et l'augmentation passive de la température périphérique.** Le sommeil pourrait de plus intervenir dans cette réduction métabolique puisqu'il est associé chez le manchot à une diminution de 8% de la dépense énergétique (Stahel *et al.*, 1984). Nous avons de plus montré qu'une très forte proportion de « tortues » est nocturne (94% du temps passé en « tortue » ayant lieu la nuit).

Toute dépression métabolique chez un individu isolé entraînerait une baisse de sa température interne, conséquence des pertes de chaleur de l'organisme vers son environnement. Une telle stratégie présenterait deux inconvénients majeurs. D'une part, une hypothermie serait incompatible avec une incubation menée à terme. D'autre part, les individus brûleraient beaucoup d'énergie afin de se réchauffer à nouveau. D'après Schmidt-Nielsen (1997), 3,34kJ sont nécessaires chez un mammifère pour réchauffer 1kg de 1°C. Pour un empereur de 30kg, 100kJ seraient nécessaires, ce qui représente environ 3% de sa dépense énergétique totale. Ceci peut expliquer pourquoi des individus isolés retenus captifs sur la colonie maintiennent des températures de 2,2°C en moyenne supérieures à celles d'oiseaux libres de former des « tortues » ( $37,7 \pm 0,3^\circ\text{C}$  contre  $35,5 \pm 0,4^\circ\text{C}$  ; Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Mougin, 1966). De plus, des individus captifs en petits groupes maintiennent une température supérieure de 1,1°C à celle d'oiseaux libres sur la colonie ( $36,6 \pm 0,4^\circ\text{C}$  contre  $35,5 \pm 0,4^\circ\text{C}$  ; Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Mougin, 1966). Nous avons montré que les oiseaux équipés maintiennent une température interne moyenne de  $36,7^\circ\text{C}$  sur l'ensemble de la période et de l'incubation. **La période de période est caractérisée par une diminution de la température interne profonde de 1°C, passant de  $37,5^\circ\text{C}$  en milieu de période pour se stabiliser à  $36,5^\circ\text{C}$  en fin de période.** Nous suggérons que cette **diminution serait due à un changement de leur thermostat corporel, avec une diminution de leur point de consigne.** De plus, alors que les **oiseaux en incubation maintiennent une température constante autour de  $37^\circ\text{C}$ , la perte de l'œuf est associée à une diminution de température jusqu'à  $35,7^\circ\text{C}$  en moyenne.** L'incubation semble ainsi empêcher toute diminution additionnelle de leur température interne, suggérant un compromis entre économie d'énergie et incubation, comme cela a déjà été montré pour d'autres espèces (Vehrencamp, 1982 ; Csada et Brigham, 1994). L'idée classiquement admise expliquant l'économie d'énergie via la formation de « tortues » des manchots empereurs est que l'accès à un microclimat favorable représenterait la totalité des bénéfices énergétique. Nous avons pu en fait estimer qu'une **diminution de 1°C tout au long du cycle des manchots empereurs expliquerait 17% des bénéfices énergétiques associés à leur thermorégulation sociale.** Les manchots en « tortue » réduisent en effet leur métabolisme de 21% par rapport à des individus retenus captifs en petits groupes, qui présentent eux-mêmes un métabolisme réduit de 39% par rapport à des oiseaux isolés. Nous avons estimé que **l'exposition à un microclimat favorable créé à l'intérieur des « tortues », associé à la réduction des surfaces corporelles lorsque les individus sont serrés les uns contre les autres ne représenterait que 24% de réduction métabolique.** Ainsi, à côté de l'exposition à un microclimat favorable et de la réduction des surfaces corporelles exposées au froid, nous avons pu souligner que les **ajustements physiologiques semblent être déterminants dans la réduction de dépense énergétique liée à la thermorégulation sociale chez les manchots empereurs.**

Enfin, nous nous sommes intéressés au déterminisme de ce comportement afin d'évaluer l'impact des conditions météorologiques sur la formation de ces groupes. En complément de la discussion sur l'hétérogénéité des « tortues », nous avons montré que la

densité moyenne des groupes formés au cours de l'incubation était de 2,8 individus par m<sup>2</sup>. Cette densité moyenne est moindre par rapport à celle communément citée de 8 à 10 oiseaux par m<sup>2</sup>, calculée par Prévost (1961), pour des oiseaux en « tortue » dense. De plus, nous avons pu montrer que des vents plus forts et des températures extérieures plus basses déterminent la formation de « tortues » alors que la formation de « tortues » denses est influencée seulement par une baisse des températures extérieures. Nous pouvons alors suggérer qu'une augmentation des températures due au réchauffement de la planète aura un impact négatif sur le comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs, ainsi que sur les bénéfices énergétiques associés à ce comportement. Une diminution de l'intensité des regroupements pourrait ainsi diminuer l'économie d'énergie associée, les mâles brûlant alors plus rapidement leurs réserves adipeuses. La survie des mâles jeûnant quatre mois pourrait ainsi être diminuée, certains individus pouvant être moins compétitifs dans leur recherche alimentaire à leur retour en mer.

**Le comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs, seuls animaux à se reproduire pendant l'hiver antarctique, leur permet ainsi d'économiser l'énergie nécessaire à l'incubation de leur œuf au cours de leurs 4 mois de jeûne. La formation de « tortues », plus ou moins denses, par les adultes reproducteurs est certainement l'une des formes les plus abouties de la thermorégulation sociale dans le monde animal. Nous avons pu souligner que ce comportement permet en effet aux mâles de réduire leurs dépenses énergétiques de 21 à 26%. Ces groupes très hétérogènes assurent de plus aux reproducteurs une exposition équitable à des températures plus clémentes. Celles-ci peuvent néanmoins s'élever jusqu'à 37,5°C en groupe dense, équivalent à leur température interne. Le fait de former des groupes très denses leur permet ainsi d'entrer en dépression métabolique et de maintenir leur température interne nécessaire à l'incubation. Même si ce travail répond à de nombreuses questions, restées sans réponse depuis plusieurs dizaines d'années, il souligne également la complexité de ce comportement adaptatif, qui reste encore largement incompris.**