

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Année 2003 - Thèse n°57

CROISSANCE ET MUE
CHEZ LE POUSSIN DE MANCHOT ROYAL
(*APTENODYTES PATAGONICUS*) :
ASPECTS ECOPHYSIOLOGIQUES

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 14 mai 2003
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

VERRIER Delphine
Née le 13 janvier 1977
à Laxou (54)



DEPARTEMENTS ET CORPS ENSEIGNANT DE L'ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON
 Directeur : Professeur J.-F. CHARY

Le 1^{er} Janvier 2002

DEPARTEMENT	PREX	PRI	PR2	MC	Contractuel, associé & IPAC	AERC	Chargés de consult et d'enseignement
DEPART SANTE PUBLIQUE VETERINAIRE Microbiologie, Immunologie, Pathologie Générale		Y. RICHARD		A. KODJO D. GREZEL V. GUERIN J. VIALARD	M. ARTOIS PR associé		
Pathologie infectieuse		M. PRAVE	A. LACHERETZ	80 %			
Parasitologie & Maladies parasitaires		C. CHAUVÉ	G. BOURDOISEAU				
Qualité et Sécurité des Aliments		G. CHANTEGRELET	P. DEMONT	MP CALLAIT L. ZENNER C. VERNIZOY A. GONTHIER			
Législation & Jurisprudence			A. LACHERETZ				
DEPART DES ANIMAUX DE COMPAGNIE							
Anatomie		E. CHATELAIN	T. ROGER	M.A. BERTHELET S. SAWAYA E. TRONCY D. RÉMY	G. CHANOIT. MC	C. CAROZZO	N. DISS M. JUNOT R. PARAUT C. DECOSNE JUNOT 1
Chirurgie et Anesthésiologie		J.P. GENEVOIS	D. FAU				
Anatomie-pathologique/Dermatologie-Cancérologie		J.P. MAGNOL		T. MARCHAL	D. WATRELOT-VIRIEUX MC M.F. PERRON-LEPAGE ... MC		
Médecine interne		J.P. COTARD C. FOURNEL	J.L. CADORE	L. CHABANNE	I. BUBLOT A. JONGE-ARAGON 0,5 MC	F. Ponce C. ESCRIOU	M. HUGONNARD . 1
Imagerie médicale				P. BARTHEZ			
DEPART DES PRODUCTIONS ANIMALES Zootechnie, Ethologie & Economie rurale		M. FRANCK			A. DERNEBURG MC contractuel	L. MOUNIER	
Nutrition et Alimentation				D. GRANCHER L. ALVES de OLIVEIRA G. EGROU P. GUERIN S. MARTINOT R. FRUKHA M.A. ARCANGLIOLI D. LE GRAND	D. LAURENT MC associé 0,5		S. BUFF N. GRAUD . 1
Biol & Patho de la Reproduction		J.P. DESCHANEL F. BADINAND P. BEZILLE	M. RACHAIL-BREITN T. ALOGNINOVA				
Patho Animaux de Production							
DEPART SCIENCES BIOLOGIQUES Physiologie thérapeutique		R. BOVIN					
Biophysique/Biochimie	P. DELATOUR	F. GARNIER	E. BENOIT F. GRAIN P. JAUSAUD G. KECK	J.J. THIEBAULT J.M. BONNET-GARIN 90 % T. BURONFOSSE V. LAMBERT P. BERNY P. SABATIER M.L. DELIGNETTE 80 % K. CHALVET-MONERAY			
Génétique et Biologie moléculaire	G. LORGUE						
Pharmacie / Toxicologie Législation du Médicament							
Bio-Mathématiques							
Langues					C. FARMER A. FAVIER		
DEPART HORPPOQUE Pathologie équine Clinique équine Expertise néoépéique		O. LEVAGE	J.L. CADORÉ C. FLEURY	A. LEBLOND A. BENAMOU-SMITH	E. CAUVIN MC Associé		

REMERCIEMENTS

A Monsieur le Professeur Gharib,
De la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Lyon,
Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse,

Hommages respectueux.

A Monsieur le Professeur Boivin,
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon,
Qui a su m'encadrer et me conseiller avec rigueur et efficacité, malgré les difficultés imposées par la distance,
Qu'il trouve ici un témoignage de ma reconnaissance et de mon profond respect,

Sincère gratitude.

A Madame le Professeur Chauve,
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon,
Qui a aimablement accepté d'être membre de mon jury de thèse,

Sincères remerciements.

A Monsieur le Docteur Groscolas,
Du Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques CNRS 9010 de Strasbourg,
Qui m'a fait confiance et grâce à qui tout est devenu possible,

Infinie reconnaissance.

A Monsieur le Docteur Robin,
Du Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques CNRS 9010 de Strasbourg,
Pour sa grande générosité et les remarques faites sur ce travail,

Sincères remerciements.

A Madame le Professeur Eliane Châtelain,
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon,
Qui a toujours soutenu mes projets "exotiques" au cours de mes études vétérinaires,

Sincère gratitude.

A mes parents,

Qui m'ont permis d'aller au bout de mes rêves, même si l'appel du grand large m'éloigne souvent d'eux.

A ma sœur Justine,

Pour son amour inconditionnel.

A Hervé,

Pour son amour et sa patience.

A Francis,

Pour son amitié qui m'est si chère et tous ces moments magiques passés à Crozet.

A ma famille,

A Marie-Pierre,

Pour son amitié tenace et en souvenir de tant de fous rires.

Aux Pieds Nickelés et autres gais lurons de la 39^{ème} mission crozétienne,

Qui m'ont rendu la vie si belle.

A tous mes amis,

Qui ne m'ont pas oubliée malgré l'absence et tant d'infidélité épistolaire.

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	5
LISTE DES ILLUSTRATIONS	9
LISTE DES TABLEAUX.....	11
INTRODUCTION.....	13
PREMIERE PARTIE : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE.....	15
1. Croissance et mue chez les Oiseaux.....	17
1.1. Développement post-embryonnaire et croissance chez les Oiseaux.....	17
1.1.1. Les modalités du développement post-embryonnaire chez les Oiseaux	17
1.1.1.1. Principe du développement post-embryonnaire.....	17
1.1.1.2. Modélisation de la croissance aviaire	20
1.1.1.3. Déroulement général de la croissance aviaire.....	21
1.1.2. Contraintes internes de la croissance chez les Oiseaux.....	22
1.1.2.1. Contraintes à l'échelle de l'organisme.....	22
1.1.2.2. Contraintes à l'échelle tissulaire	23
1.1.3. Contraintes écologiques et environnementales	24
1.1.3.1. La théorie d'allocation des ressources	24
1.1.3.2. Les fluctuations de la disponibilité alimentaire.....	25
1.1.3.3. Les performances individuelles.....	26
1.1.3.4. Effort et investissement parental	27
1.2. La mue chez les Oiseaux.....	30
1.2.1. Déroulement et mécanismes de la mue aviaire	30
1.2.1.1. La mue aviaire : définition	30
1.2.1.2. Déroulement de la mue	30
1.2.1.3. Mécanismes de la mue	31
1.2.2. Coût et contraintes de la mue aviaire	31
1.2.2.1. Un processus coûteux sur les plans énergétique et nutritionnel.....	31
1.2.2.2. Contraintes	32
1.2.3. La mue dans le cycle biologique des oiseaux	32
1.2.3.1. Mue en période d'inactivité sexuelle	32
1.2.3.2. Mue en période d'activité sexuelle	32
1.2.3.3. Mue indépendante de l'activité de reproduction.....	33
1.2.3.4. Mue discontinue.....	33
1.2.3.5. Mue au cours du développement post-embryonnaire	33
1.2.4. Déterminisme de la mue	33
1.2.4.1. Contrôle hormonal de la mue.....	33
1.2.4.2. Facteurs environnementaux	34
1.3. Les hormones thyroïdiennes dans le développement et la mue chez les Oiseaux.....	36
1.3.1. Rappels sur les hormones thyroïdiennes	36
1.3.1.1. Origine et synthèse des hormones thyroïdiennes	36
1.3.1.2. Facteurs influençant la synthèse et la libération des hormones thyroïdiennes.....	37
1.3.1.3. Mode d'action	39
1.3.1.4. Actions et effets des hormones thyroïdiennes sur les tissus cibles	39

1.3.2. Evolution de l'activité thyroïdienne au cours du développement post-natal	41
1.3.3. Rôle dans l'acquisition de l'homéothermie et la thermorégulation.....	43
1.3.4. Hormones thyroïdiennes et croissance.....	43
1.3.5. Hormones thyroïdiennes et mue aviaire.....	44
2. Un modèle animal pertinent : le poussin de Manchot royal <i>Aptenodytes patagonicus</i>.....	47
2.1. Le Manchot royal : prédateur marin et oiseau colonial.....	47
2.1.1. Présentation.....	47
2.1.1.1. Systématique et origines	47
2.1.1.2. Morphologie.....	49
2.1.1.3. Aire de distribution, effectifs et statut.....	52
2.1.2. Ecologie du Manchot royal	53
2.1.2.1. Milieu de vie	53
2.1.2.2. Ecologie alimentaire	58
2.1.2.3. Une organisation coloniale.....	59
2.2. Des cycles biologiques complexes et étroitement liés.....	61
2.2.1. Cycle reproducteur.....	61
2.2.1.1. La vie reproductrice du Manchot royal	62
2.2.1.2. Phénologie du cycle reproducteur.....	62
2.2.1.3. Conséquences.....	67
2.2.2. Cycle de la mue.....	68
2.2.2.1. Mue annuelle des adultes	68
2.2.2.2. Mue du poussin	70
2.2.3. Cycles alimentaires	72
2.2.3.1. Cycle alimentaire du Manchot royal adulte	72
2.2.3.2. Cycle alimentaire du poussin	74
2.3. Contraintes imposées au poussin de Manchot royal au cours de son développement	76
2.3.1. Adaptation au jeûne prolongé	76
2.3.1.1. Les trois phases du jeûne prolongé chez le poussin de Manchot royal	76
2.3.1.2. Des adaptations physiologiques marquées.....	76
2.3.2. Une croissance discontinue.....	79
2.3.3. Le passage du milieu terrestre au milieu aquatique	79
2.3.3.1. Adaptations morphologiques	79
2.3.3.2. Adaptations physiologiques	80
3. Problématiques.....	81
DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE	83
1. Matériel et méthodes.....	87
1.1. Lieu de l'étude.....	87
1.2. Lots d'étude : choix et suivi des individus.....	89
1.2.1. Lot I.....	89
1.2.1.1. Constitution du lot I	89
1.2.1.2. Suivi du lot I.....	90
1.2.2. Lot II	90
1.2.2.1. Constitution du lot II	90
1.2.2.2. Suivi du lot II	90
1.2.3. Lot MUE	90
1.2.3.1. Constitution du lot Mue	91
1.2.3.2. Suivi du lot Mue.....	91
1.2.4. Lot 2002	92

1.3. Protocoles de capture et de manipulation des poussins.....	92
1.3.1. Lot I et lot 2002.....	92
1.3.1.1. Stade J0	92
1.3.1.2. Stade J7	94
1.3.1.3. Stade J14	94
1.3.1.4. Stade J25	95
1.3.1.5. Emancipation	95
1.3.1.6. Stades ultérieurs : de J45 au départ en mer	96
1.3.2. Lot II	97
1.3.2.1. Constitution du lot et premier stade d'étude: "Fin de première phase de croissance (FC1)"	97
1.3.2.2. Stades ultérieurs jusqu'au départ en mer	97
1.3.3. Lot Mue.....	97
1.3.3.1. Capture et marquage des poussins du lot Mue	98
1.3.3.2. Stades d'étude : protocole et fréquence	98
1.3.3.3. Observations et nourrissages.....	99
1.4. Prélèvements sanguins et traitement des échantillons sanguins prélevés	100
1.4.1. Matériel et technique de prélèvement	100
1.4.2. Contention.....	100
1.4.2.1. Cas des poussins avant émancipation	100
1.4.2.2. Cas des poussins de l'émancipation à l'âge de 3-4 mois	101
1.4.2.3. Cas des poussins âgés de plus de 4 mois.....	101
1.4.3. Le facteur temps.....	101
1.4.4. Etat nutritionnel.....	102
1.4.4.1. Cas des prises de sang après mise à jeun préalable des poussins.....	102
1.4.4.2. Cas des prises de sang sans mise à jeun préalable des poussins	102
1.4.5. Traitement des échantillons.....	102
1.5. Pesée et mesures morphométriques.....	103
1.5.1. Pesée	103
1.5.1.1. Chez le poussin âgé de 0 à 7 jours	103
1.5.1.2. Chez le poussin âgé de 14 à 25 jours	103
1.5.1.3. A partir de l'émancipation	103
1.5.2. Mesures morphométriques	103
1.5.2.1. Longueur de l'aile.....	103
1.5.2.2. Longueur du tarse.....	105
1.5.2.3. Longueur du bec.....	105
1.5.2.4. Périmètre thoracique	105
1.5.3. Mesures des longueurs du duvet et des plumes.....	105
1.6. Dosages des hormones thyroïdiennes.....	106
1.7. Analyses et traitements statistiques des données.....	106
1.7.1. Calculs.....	106
1.7.2. Représentation graphique.....	106
1.7.3. Courbes de croissance.....	106
1.7.4. Statistiques	106
2. Résultats.....	109
2.1. Croissance chez le poussin de Manchot royal.....	109
2.1.1. Déroulement général de la croissance.....	109
2.1.1.1. Mise en évidence des trois phases du développement	109
2.1.1.2. La première phase de croissance.....	109
2.1.1.3. La phase d'amaigrissement et d'"arrêt" de la croissance hivernale	117

2.1.1.4. La seconde phase de croissance	119
2.1.2. Variabilité de la croissance	120
2.1.2.1. Variabilité interindividuelle en fonction de la date d'éclosion	120
2.1.2.2. Variabilité inter-annuelle	123
2.1.3. Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours de la croissance	124
2.1.3.1. Evolution de la concentration plasmatique en T_4	124
2.1.3.2. Evolution de la concentration plasmatique en T_3	124
2.1.4. Mortalité au cours du développement post-natal	127
2.1.4.1. Mortalité précoce	127
2.1.4.2. Mortalité hivernale	129
2.1.4.3. Mortalité en seconde phase de croissance	129
2.2. Mue chez le poussin de Manchot royal	131
2.2.1. Déroulement de la mue et du départ en mer	131
2.2.1.1. Phénologie de la mue et du départ en mer	131
2.2.1.2. Durée de la mue	134
2.2.1.3. Cinétique de croissance du nouveau plumage	134
2.2.1.4. Intervalle de temps jusqu'au départ en mer	136
2.2.2. Variations pondérales et staturales au cours de la mue	138
2.2.2.1. Evolution générale	138
2.2.2.2. Hétérogénéité des variations pondérales et staturales au cours de la mue	139
2.2.3. Etat nutritionnel et déroulement de la mue	143
2.2.3.1. Nourrissages au cours de la mue	143
2.2.3.2. Effet de la prise alimentaire	144
2.2.3.3. Effet de la masse corporelle	144
2.2.3.4. Effet de la condition corporelle	145
2.2.4. Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours de la mue	146
2.2.4.1. Evolution de la concentration plasmatique en T_4	146
2.2.4.2. Evolution de la concentration plasmatique en T_3	147
3. Discussion	149
3.1. Déroulement de la croissance chez le Manchot royal	149
3.1.1. Première phase de croissance	149
3.1.2. Jeûne hivernal	150
3.1.3. Seconde phase de croissance	151
3.1.4. L'activité thyroïdienne au cours de la croissance chez Manchot royal	152
3.2. Contraintes de la croissance chez le Manchot royal	154
3.2.1. Croissance et disponibilité alimentaire	154
3.2.2. Croissance et investissement parental	155
3.2.3. Mortalité et pression de prédation	156
3.3. Mue et départ en mer	157
3.3.1. Déroulement de la mue	157
3.3.2. Mue, réserves énergétiques et apports alimentaires	158
3.3.3. Départ en mer	159
3.3.4. L'activité thyroïdienne pendant la mue et le départ en mer chez le poussin de Manchot royal	160
CONCLUSION	163
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	165

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Caractéristiques des différents modes de développement post-embryonnaire chez les Oiseaux (d'après Nice 1962).....	18
Figure 2 : Représentation graphique de l'équation logistique (d'après Ricklefs 1967)	21
Figure 3 : Principe de l'allocation des ressources (d'après Williams 1966).....	25
Figure 4 : Les interactions génotype – phénotype (d'après Stearns 1992)	27
Figure 5 : Bilan des facteurs influençant l'effort parental (d'après Durant 2000).....	28
Figure 6 : Structure des hormones thyroïdiennes	36
Figure 7 : L'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien et sa régulation chez les Galliformes (d'après Decuypere & Kühn 1988).....	38
Figure 8 : Modèle général d'action des hormones thyroïdiennes au sein du noyau cellulaire (d'après Yen 2001)	39
Figure 9 : Evolution de la concentration plasmatique des hormones thyroïdiennes chez les les poussins précoces et altriciaux (d'après Mc Nabb & Olson 1996)	42
Figure 10 : Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours du développement post-natal et de la mue chez le poussin de Manchot empereur (d'après Groscolas & Chérel 1992).....	45
Figure 11 : Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours de la mue chez le Manchot empereur adulte (d'après Groscolas & Leloup 1986)	45
Figure 12 : Les représentants du genre Aptenodytes (d'après Marchant & Higgins 1990)	46
Figure 13 : Couple de Manchots royaux et leur poussin âgé de 3 mois environ	49
Figure 14 : Aire de répartition du Manchot royal (d'après Marchant & Higgins 1990)	51
Figure 15 : Situation géographique de l'Archipel de Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises (d'après Weimerskirch et al. 1992)	54
Figure 16 : Variations de la photopériode et de la température moyenne au cours de l'année sur l'Archipel de Crozet (d'après Vaucoulon et al. 1985).....	55
Figure 17 : Localisation des colonies de Manchots royaux sur l'Ile de la Possession, Archipel de Crozet, TAAF (d'après Weimerskirch et al. 1992).....	57
Figure 18 : Cycle reproducteur du Manchot royal à Crozet (d'après Ménard 1998).....	63
Figure 19 : Concentrations plasmatiques en T_4 (A) et T_3 (B) en fonction du temps au cours de la mue chez le Manchot royal (d'après Chérel et al. 1988).....	71
Figure 20 : Le cycle reproducteur du Manchot royal (d'après Ménard 1998).....	73
Figure 21 : Perte de masse (A), amaigrissement spécifique dm/mdt (B) et profil biochimique (C) au cours du jeûne total chez le poussin de Manchot royal (d'après Chérel et al. 1987)	77
Figure 22 : Structure des plumes de Manchot royal adulte (d'après Ménard 1998).....	80
Figure 23 : Situation géographique des territoires des T.A.A.F.	87
Figure 24 : Plan de la Grande Manchotière (d'après Clerquin 1996).....	88
Figure 25 : Repères anatomiques utilisés pour les mesures morphométriques chez le poussin de Manchot royal	104

Figure 26 : Evolution de la masse corporelle chez le poussin de Manchot royal au cours de l'année (A) et en fonction de la date d'éclosion (B).....	108
Figure 27 : Courbes de croissance pondérale des poussins 15-2001 (A) et 25-2002 (B) au cours de la première phase de croissance.....	110
Figure 28 : Evolution de la stature chez le poussin de Manchot royal au cours de l'année.....	112
Figure 29 : Croissance staturale du poussin 9 du lot I.....	114
Figure 30 : Mensurations du poussin de Manchot royal en proportion des dimensions adultes moyennes*....	115
Figure 31 : Accroissement spécifique de la masse corporelle du poussin de Manchot royal.....	116
Figure 32 : Evolution de la masse corporelle standardisée au cours de la croissance chez le poussin de Manchot royal.....	121
Figure 33 : Evolution des concentrations plasmatiques de T_4 et de T_3 au cours du développement post-natal chez le poussin de Manchot royal.....	125
Figure 34 : Masse corporelle standardisée des poussins intermédiaires et tardifs 2001 : survivants vs décédés.....	127
Figure 35 : Mortalité en fonction de l'âge et de la date d'éclosion chez les poussins de Manchot royal des différents lots.....	128
Figure 36 : Part des décès en fonction de la saison et de la date d'éclosion chez les poussins de Manchot royal des différents lots.....	128
Figure 37 : Evolution de la masse corporelle du poussin 77 du lot "Mue".....	129
Figure 38 : Evénements de la mue du poussin de Manchot royal.....	132
Figure 39 : Cinétique de croissance des rectrices principales au début de la mue chez le poussin de Manchot royal.....	133
Figure 40 : Cinétique de croissance des nouvelles plumes au cours de la mue chez le poussin 70 du lot "Mue".....	135
Figure 41 : Evolution de la masse corporelle moyenne au cours de la mue chez le poussin de Manchot royal.....	138
Figure 42 : Evolution de la stature au cours de la mue du poussin de Manchot royal.....	141
Figure 43 : Profils d'évolution de la masse corporelle au cours de la mue chez quatre poussins de Manchot royal du lot "Mue".....	142
Figure 44 : Concentrations plasmatiques de T_4 au cours des différentes étapes de la mue du poussin de Manchot royal.....	146
Figure 45 : Concentrations plasmatiques de T_3 au cours des différentes étapes de la mue chez le poussin de Manchot royal.....	147

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des différents lots de poussins de Manchot royal constitués pour cette étude.....	89
Tableau 2 : Matériel et technique de prélèvement sanguin chez le poussin de Manchot royal	100
Tableau 3 : Récapitulatif des paramètres de croissance obtenus par la méthode graphique de Ricklefs, 1967	111
Tableau 4 : Récapitulatif des paramètres de la croissance staturale des poussins du lot I.....	113
Tableau 5 : Masses corporelles moyennes des poussins de Manchot royal des différents lots suivis entre 2001 et 2002	118
Tableau 6 : Masse corporelle et stature des poussins de la saison 2001 en fin de première phase de croissance	120
Tableau 7 : Masse corporelle et stature des poussins de la saison 2001 au départ en mer	123
Tableau 8 : Comparaison interannuelle de la masse corporelle et de la stature des poussins de Manchot royal en fin de première phase de croissance	123
Tableau 9 : Paramètres de croissance des nouvelles plumes au cours de la mue juvénile chez le poussin de Manchot royal.....	135
Tableau 10 : Durée des phases jusqu'au départ en mer chez le poussin de Manchot royal	136
Tableau 11 : Stature et masse corporelle standardisée moyenne en début et en fin de mue.....	140
Tableau 12 : Mue, départ et dernier repas	143

INTRODUCTION

Cette thèse est le fruit d'un hivernage effectué dans le cadre ma cinquième année des études vétérinaires (T1 Pro), en tant que volontaire de l'aide technique (VAT) sur le District de Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises, du 13 décembre 2000 au 27 février 2002. Expérience humaine et personnelle forte, ce séjour aura aussi été l'occasion de mener à bien des travaux de recherche scientifique passionnants, sous la direction du Dr. René Groscolas, directeur de recherche CNRS au Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques (CEPE-CNRS UPR 9010) de Strasbourg, France. Dans le cadre de son programme "Stockage et mobilisation des réserves énergétiques", j'ai ainsi eu l'immense chance de travailler sur un modèle animal aussi fascinant qu'attachant : le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*).

Cet ouvrage relate une partie des travaux dont j'ai eu la charge au cours de mon hivernage, concernant les aspects écophysiologiques de la croissance et de la mue chez le poussin de Manchot royal. Le premier volet consiste en une synthèse bibliographique présentant un bilan des connaissances actuelles sur les processus de croissance et de mue chez les Oiseaux d'une part, et sur la biologie du Manchot royal d'autre part. La seconde partie de cette thèse, de nature expérimentale, a pour objectif de décrire les modalités du développement post-embryonnaire et de la mue chez le poussin de Manchot royal. Elle présente les méthodes utilisées au cours des manipulations sur le terrain et en laboratoire, ainsi que les résultats obtenus, qui font par la suite l'objet d'une discussion globale.

PREMIERE PARTIE : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Cette synthèse bibliographique a pour objectif de dresser un bilan des connaissances disponibles sur les modalités écologiques et physiologiques de la croissance et de la mue chez les représentants de la Classe des Oiseaux. Elle vise également à présenter la biologie de l'animal choisi comme modèle pour l'étude expérimentale : le Manchot royal *Aptenodytes patagonicus*.

1. Croissance et mue chez les Oiseaux

1.1. Développement post-embryonnaire et croissance chez les Oiseaux

La théorie d'histoire de vie ("life history theory", Stearns 1992) intègre et explicite les relations entre sélection naturelle, condition phénotypique ("fitness"), adaptations et contraintes. Les traits d'histoire de vie s'expriment directement dans la fonction de reproduction et la survie. Parmi ces principaux traits, on compte notamment : la taille à la naissance, le déroulement de la croissance, ainsi que l'âge et la taille à maturité (Stearns 1992). Le schéma du développement et de la croissance post-embryonnaires apparaît donc comme un élément-clé de l'histoire de vie des espèces.

1.1.1. Les modalités du développement post-embryonnaire chez les Oiseaux

1.1.1.1. Principe du développement post-embryonnaire

1.1.1.1.1. Les différents modes de développement

Tous les oiseaux pondent des œufs et, à l'exception de certains mégapodes, les couvent ou du moins s'en occupent jusqu'à l'éclosion, soit durant 11 à 70 jours après la ponte selon les espèces (Lack 1968). En revanche, l'élevage des jeunes est une période de durée très variable en fonction de la taille des espèces considérées et de leur longévité. De plus, l'intensité, la qualité et la durée des soins parentaux accordés aux jeunes varient nettement d'une espèce à l'autre, selon un spectre très large : d'inexistants chez les mégapodes à prodigués durant toute la période du développement chez les rapaces, les oiseaux marins et les passereaux. Ainsi, à l'éclosion, les poussins sont dans un état de dépendance variable, complémentaire du degré de soins parentaux qui leur sont accordés (Ricklefs 1979).

Mode de développement post-embryonnaire		Duvet	Yeux	Mobilité	Nourrissage	Soins parentaux	Exemples
Précoce	1	●	●	●	●	●	Mégapodes
	2	●	●	●	●	○	Canards
	3	●	●	●	●	○	Cailles
	4	●	●	●	◐	○	Grèbes
Semi-précoce		●	●	◐	○	○	Goëlands, Sternes
Semi-altricial	1	●	●	○	○	○	Hérons, Faucons, Manchots
	2	●	○	○	○	○	Chouettes
Altricial		○	○	○	○	○	Passereaux

Figure 1 : Caractéristiques des différents modes de développement post-embryonnaire chez les Oiseaux (d'après Nice 1962)

Les différents modes de développement sont basés sur les critères suivants :

- duvet : présent ou absent,
- yeux : ouverts ou fermés,
- mobilité : active ou non / poussin nidifuge ou nidicole,
- nourrissages : autonome ou non,
- soins parentaux : absents ou présents.

Le poussin est soit indépendant (●), soit dépendant (○) par rapport au caractère considéré.

Selon ces critères, différents modes de développement ont été définis par Nice en 1962 (Figure 1) :

- Développement précoce ("precocial") :

Les poussins précoces (dits nidifuges) sont couverts de duvet, éclosent avec les yeux ouverts et quittent le nid au cours des deux premiers jours suivant l'éclosion. Ce groupe peut être subdivisé en fonction du degré d'attention parentale. Par exemple, les poussins de mégapodes (Megapodidae) sont totalement autonomes dès éclosion. Chez les canards (Anatidae), les poussins suivent leurs parents mais se nourrissent d'eux-mêmes. Chez les cailles et les poules (Galliformes), le jeune suit ses parents et apprend à se nourrir avec eux, en suivant leur exemple. Chez les grèbes (Podicipedidae), les adultes nourrissent les poussins sur une courte période hors du nid.

- Développement semi-précoce ("semi-precocial") :

Les poussins semi-précoces éclosent couverts de duvet et avec les yeux ouverts, comme les précoces. Cependant, bien que capables de marcher, ils restent dans le nid jusqu'à l'envol. Ils sont en outre nourris par les parents. C'est le cas des goélands (Laridae) et des sternes (Sternidae).

- Développement semi-altricial :

Les poussins semi-altriciaux éclosent plus ou moins couverts de duvet mais sont incapables de quitter le nid. A l'éclosion, leurs yeux peuvent être ouverts comme chez les hérons (Ardeidae), les manchots (Sphénisciformes) et les faucons (Falconiformes), ou fermés comme chez les chouettes (Strigiformes). Ces poussins sont nourris par leurs parents.

- Développement altricial :

Les oiseaux altriciaux (dits nidicoles) éclosent avec les yeux fermés et peu voire pas de duvet. Ils sont par ailleurs incapables de quitter le nid et nourris par leurs parents. C'est typiquement le cas des passereaux (Passériformes).

1.1.1.1.2. La maturation des fonctions

A l'éclosion, le degré de maturité est très variable. Tout au long du développement post-embryonnaire, une maturation différentielle des fonctions non présentes à la naissance s'opère. Cette maturation permet l'acquisition progressive de la thermorégulation, de la locomotion au sol puis de l'aptitude au vol (Ricklefs 1973).

La proportion de temps passé au nid par le poussin dépend de son état de maturité à l'éclosion. Selon les espèces, les poussins nidifuges seront efficaces plus ou moins rapidement pour assurer seuls leurs déplacements, leur thermorégulation et l'acquisition de la nourriture (Nice 1962). Le degré d'attention apporté par les parents aux poussins nidifuges varie en conséquence. Les poussins altriciaux, quant à eux, sont totalement dépendants des parents à

l'éclosion. Chez ces poussins, le temps de présence au nid est long car il permet la croissance et la maturation des différents tissus et fonctions. Les soins apportés par les parents après l'envol relèvent uniquement de l'aide au nourrissage et à l'apprentissage de la recherche alimentaire.

1.1.1.1.3. *La croissance post-natale*

Après l'éclosion, le poussin croît jusqu'à atteindre sa taille adulte, sur une période pouvant aller de deux semaines chez les passereaux de petite taille à plus d'un an chez les grandes espèces d'albatros, de manchots et de rapaces. La fécondité annuelle d'une espèce est inversement proportionnelle à cette période de développement. Ainsi, certaines espèces de passereaux peuvent élever jusqu'à trois à quatre nichées multiples au cours d'une même saison. A l'opposé, chez les espèces à développement très long, les individus ne peuvent guère élever plus d'un poussin tous les deux ans (Ricklefs 1979 ; Van Heezik *et al.* 1994 ; Jouventin & Dobson 2002).

1.1.1.2. *Modélisation de la croissance aviaire*

Les caractéristiques de croissance linéaire et pondérale des individus décrivent des courbes auxquelles peuvent être adaptés différents types d'équations. A partir de ces équations peuvent être extraits des paramètres-clefs de la croissance, objectifs et reproductibles. L'analyse de ces paramètres permet d'effectuer des comparaisons intra- et interspécifiques.

Chez les Oiseaux, malgré les grandes variations du mode de développement et du déroulement de la croissance, les courbes de croissance sont généralement de type sigmoïde (Figure 2). Elles se caractérisent par une croissance lente au départ, par une augmentation rapide dans un second temps, puis par une nouvelle période de croissance lente alors que le poussin approche la taille adulte. Parmi les différents types d'équations sigmoïdes, l'équation logistique semble la plus appropriée pour décrire la croissance de la plupart des espèces aviaires (Ricklefs 1967, 1968, 1973, 1979) :

$$Y(t) = A / (1 + e^{-K(t-t_i)})$$

avec $Y(t)$: masse corporelle ou longueur d'un composant corporel (en g ou en mm) à l'âge t en jours, A : asymptote de la courbe de croissance (en g ou en mm), K : constante de croissance (en jour^{-1}) et t_i : point d'inflexion de la courbe (soit l'âge au maximum de taux de croissance, en jours).

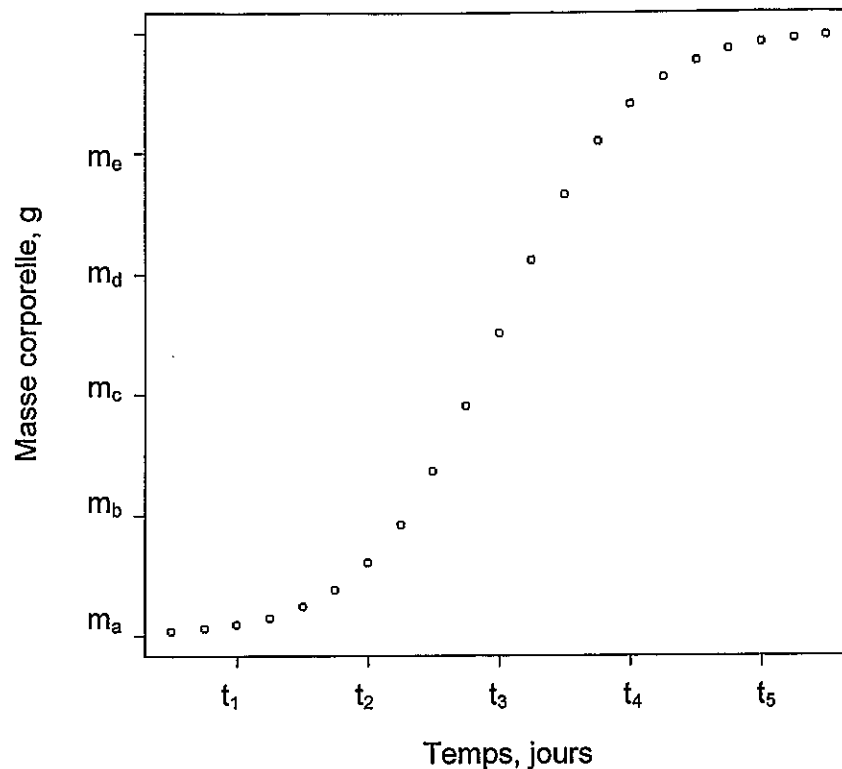


Figure 2 : Représentation graphique de l'équation logistique (d'après Ricklefs 1967)

Ces modèles mathématiques ont permis de décrire les schémas de développement et de calculer les taux et paramètres de croissance de nombreuses espèces aviaires. Par suite, ils ont contribué à expliciter les contraintes, adaptations et compromis du développement post-natal chez les Oiseaux (Ricklefs 1969, 1979).

1.1.1.3. *Déroulement général de la croissance aviaire*

Les oiseaux ont une croissance très rapide, deux fois plus rapide en moyenne que des mammifères de même taille. Le taux de croissance est maximal à l'éclosion puis tend à décroître progressivement tout au long du développement, avec l'âge et le développement croissant des fonctions de l'organisme (Ricklefs 1979).

Ce taux de croissance est inversement proportionnel à la fois à la masse qu'ils auront à l'âge adulte et à leur degré de maturité à l'éclosion (Ricklefs 1973, 1979). Au sein d'un groupe homogène, le taux de croissance est effectivement corrélé négativement à la masse corporelle à l'âge adulte, de manière constante : plus les espèces sont grandes, plus le taux de croissance est faible. Par ailleurs, il est également corrélé négativement à la précocité du développement fonctionnel : plus le développement est précoce, plus la croissance est lente. Ainsi, la croissance des espèces précoces est en moyenne 3 à 4 fois plus lente que celle des espèces altriciales de même corpulence à l'âge adulte (Ricklefs 1979). Schématiquement, la maturation

rapide des tissus permet aux poussins précoces d'acquérir rapidement une autonomie relative, indispensable pour des oiseaux nidifuges. Chez les poussins altriciaux, la maturation plus lente des tissus permet de réinvestir l'énergie ainsi libérée dans une croissance plus rapide.

Les oiseaux marins constituent une exception à la règle. Leurs taux de croissance sont uniformément faibles, alors que les modes de développement sont diversifiés : de semi-précoces (Diomedidae, Procellariidae, Hydrobatidae, Pelecanoididae, Laridae et Alcidae) à semi-altriciaux (Spheniscidae) et altriciaux (Phaethonidae, Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae et Fregatidae ; Starck & Ricklefs 1998). Cette réduction du taux de croissance s'explique en terme de stratégie de reproduction : elle limiterait les besoins énergétiques des poussins au cours du développement et permettrait donc aux parents de pouvoir assurer l'élevage d'au moins un poussin, même dans un environnement imprévisible en terme de disponibilité des ressources alimentaires (Ricklefs 1968).

1.1.2. Contraintes internes de la croissance chez les Oiseaux

Le gain de masse corporelle et l'accroissement linéaire attendant à la croissance sont le résultats de nombreux processus physiologiques simultanés. Au cours de la croissance, la composition corporelle, *i.e.* les proportions en constituants corporels basiques (protéines, eau, lipides et matières minérales), varient nettement, de même que les tailles relatives des différents organes (Ricklefs 1967b ; O'Connor 1977 ; Phillips & Hamer 2000). Face à ces remaniements profonds, des contraintes internes limitantes, propres à chaque espèce, s'exercent sur la croissance à deux niveaux : à l'échelle de l'organisme, à travers la quantité d'énergie et de nutriments allouée à la croissance du poussin, et à l'échelle tissulaire, à travers les taux de prolifération et de croissance des cellules.

1.1.2.1. Contraintes à l'échelle de l'organisme

Les taux d'approvisionnement en énergie et en nutriments, la qualité du régime alimentaire et l'allocation de l'énergie et des nutriments entre maintenance et croissance sont autant de facteurs susceptibles de contraindre la croissance.

L'entretien des fonctions vitales requiert de l'énergie allouée au métabolisme de base. La croissance, également coûteuse sur le plan énergétique, requiert en outre la disponibilité de constituants spécifiques de l'organisme : acides aminés essentiels pour la synthèse protéique, phosphore pour la synthèse des acides nucléiques, calcium pour la croissance osseuse. Pour un maximum d'efficacité de croissance, l'alimentation doit couvrir ces exigences nutritionnelles. Les régimes alimentaires de la plupart des espèces aviaires se révèlent équilibrés et adéquats pour assurer une croissance maximale (Ricklefs 1979). En revanche, la proportion d'énergie et de nutriments investie dans le processus de croissance serait dépendante de la taille des organes digestifs qui assimilent le bol alimentaire et de l'allocation relative de l'énergie

disponible dans les fonctions matures (entretien) ou embryonnaires (croissance). Les taux de croissance seraient donc limités de façon intrinsèque par cette part d'énergie mise à disposition pour le développement post-embryonnaire.

Cependant, de multiples exemples semblent indiquer que ces contraintes à l'échelle de l'organisme ne sont pas déterminantes. Entre autres, les espèces aviaires terrestres à développement précoce présentent des taux de croissance très homogènes au sein du groupe, alors que les schémas d'approvisionnement alimentaire et les environnements climatiques sont très variables. Par ailleurs, les poussins élevés dans des environnements de basses températures et qui doivent consacrer une grande part d'énergie à la thermorégulation, n'exhibent pourtant pas des développements plus lents (Ricklefs 1979).

1.1.2.2. Contraintes à l'échelle tissulaire

Il semblerait que les contraintes primaires de la croissance aviaire s'exercent davantage au niveau tissulaire. Une cinétique déterminée de la réplication de l'ADN et de la synthèse protéique conditionnerait les taux de croissance et de prolifération cellulaires.

Croissance et précocité du développement apparaissent comme des fonctions antagonistes et exclusives au niveau des tissus. De fait, la croissance post-natale est plus rapide chez les espèces ayant le moins de tissus matures et le moins de fonctions développées à l'éclosion (Ricklefs 1973). Par ailleurs, l'accroissement spécifique des individus est maximal à l'éclosion, puis ralentit avec l'âge et le développement croissant des fonctions. Dans le même sens, la croissance embryonnaire est plus rapide que la croissance post-natale (Ricklefs 1979). Ainsi, les capacités fonctionnelles du poussin sont directement proportionnelles à la part déjà différenciée de ses tissus. Son taux de croissance, quant à lui, est proportionnel à la part des tissus encore indifférenciés. Au stade ultime, ce taux de croissance est limité à l'échelle biochimique, par le taux auquel les cellules embryonnaires sont capables de croître et de se diviser. Finalement, plus la maturation avance, plus le nombre de cellules embryonnaires qui se différencient et deviennent fonctionnelles augmente et plus le taux de croissance décline.

Les variations de taux de croissance interspécifiques au sein de la Classe des Oiseaux résultent donc d'un compromis entre prolifération et/ou croissance cellulaire d'une part, et acquisition des fonctions matures d'autre part.

1.1.3. Contraintes écologiques et environnementales

Chez les oiseaux, le décours de la croissance intègre des informations sur les adaptations évolutives et sur les performances d'individus, poussins ou parents, en relation avec des facteurs environnementaux (Ricklefs 1968, 1979). Les différences de croissance interspécifiques reflètent directement les adaptations aux contraintes énergétiques ou autres facteurs écologiques (Ricklefs 1979). Les variations de croissance individuelles, quant à elles, reflètent la variabilité de l'environnement ou les variations des performances individuelles. Dans les espèces où les poussins sont indépendants d'un point de vue alimentaire, les variations de la croissance résultent principalement de variations dans les caractéristiques et qualités des poussins. Dans les espèces où les poussins sont nourris par les parents, les variations de la croissance résultent principalement de variations dans les caractéristiques et qualités des parents (Lequette & Weimerskirch 1990).

1.1.3.1. *La théorie d'allocation des ressources*

Les théories sur l'allocation des ressources sont basées sur l'hypothèse de l'existence d'un équilibre entre l'investissement et le coût de cet investissement (Figure 3 ; Willams 1966). Au cours de son existence, l'animal sauvage peut être confronté à un déficit énergétique dû à un déséquilibre entre apports et dépenses. Ce déficit peut découler d'une limitation de l'apport énergétique par réduction de la disponibilité alimentaire. Dans ce cas, la limitation est liée à une augmentation des contraintes de recherche de nourriture et/ou à des contraintes physiologiques, comme des limitations des processus de digestion, d'assimilation ou de synthèse.

Par ailleurs, le déficit énergétique peut être la conséquence d'une augmentation de la dépense liée à une modification de l'activité de l'individu, intrinsèque au cycle de vie. C'est notamment le cas chez les Oiseaux lors de la croissance, de la reproduction, de la mue et éventuellement lors de la migration ou de l'hivernage. Afin d'éviter un tel déficit, l'organisme doit donc ajuster son approvisionnement en énergie en tenant compte du coût de l'activité spécifique et de la disponibilité en nourriture.

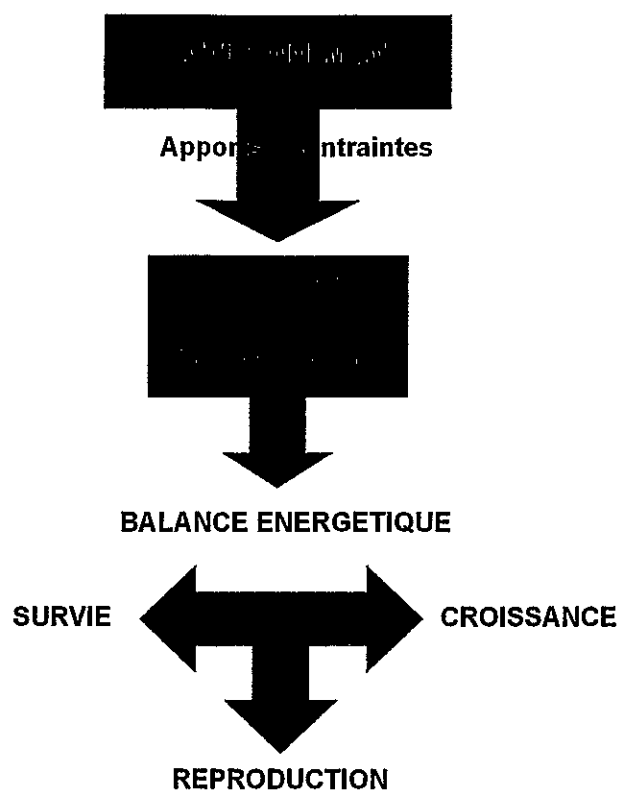


Figure 3 : Principe de l'allocation des ressources (d'après Williams 1966)

1.1.3.2. Les fluctuations de la disponibilité alimentaire

Face aux contraintes environnementales, il peut s'avérer très difficile pour les animaux sauvages d'ajuster précisément la prise alimentaire à leur dépense énergétique au jour le jour. L'accumulation de réserves énergétiques au niveau des tissus, tels le glycogène et les graisses (Chérel *et al.* 1988b), peuvent les aider à pallier les déficits éventuels. Mais toute fluctuation des ressources alimentaires est susceptible d'avoir une répercussion sur la gestion de la balance énergétique des individus, surtout lorsque ceux-ci sont engagés dans une activité biologique coûteuse : développement post-natal pour les jeunes, élevage de la progéniture pour les parents de poussins non autonomes.

Pour les individus en développement, les quantités et la qualité d'aliments ingurgités, et suite à la digestion, la quantité d'énergie et de nutriments métabolisables, constituent un facteur limitant de la croissance (Heath & Randall 1985). Chez les poussins indépendants d'un point de vue alimentaire, l'effort de recherche alimentaire et les dépenses énergétiques consacrées à cette activité sont accrus en cas de raréfaction des ressources, alors que l'apport peut s'avérer

insuffisant pour équilibrer la balance énergétique. En cas de restriction persistante, l'entretien des fonctions vitales et la survie sont privilégiés sur la croissance (Chérel *et al.* 1996).

L'apport alimentaire aux jeunes nourris par les parents est également assujéti aux fluctuations de la disponibilité des ressources. La stratégie d'approvisionnement parental la plus répandue chez les Oiseaux consiste au transfert d'un bol alimentaire du parent au poussin. La nourriture prélevée dans le milieu par l'adulte est stockée temporairement au sein de cavités anatomiques du tractus digestif, tels que le gésier ou l'estomac, puis régurgitée aux jeunes, en l'état ou avec un degré de prédigestion variable. Le degré de disponibilité des ressources, leur facilité d'accès et leur localisation vont donc influencer directement la quantité, la qualité et la fréquence des repas délivrés. Il en résulte des fluctuations de l'apport énergétique, induisant des variations du "fitness" et des performances de croissance chez les poussins.

Cette contrainte de variabilité de la disponibilité alimentaire est exacerbée chez les espèces pélagiques. En effet, ces dernières sont confrontées à une grande dispersion de leurs ressources alimentaires (situées de quelques dizaines à plusieurs milliers de kilomètres de leur aire de nidification), au caractère irrégulier et imprévisible des fluctuations de la disponibilité de ces ressources et à la nécessité de transporter et de conserver de la nourriture des aires d'alimentation au site de reproduction (Ricklefs 1983). Ces contraintes sont particulièrement critiques au moment de l'éclosion, alors que l'autonomie énergétique du poussin ne repose que sur les réserves du sac vitellin résiduel (Reid & Bailey 1966). Dans la suite du développement post-embryonnaire, l'accumulation d'importantes réserves graisseuses – "nestling obesity" chez les Procellariiformes (Hamer *et al.* 1999) ou forte adiposité sous-cutanée chez le poussin de Manchot royal en pré-hivernage (Chérel *et al.* 1993b) – peut jouer le rôle de tampon face aux variations prononcées et imprévisibles de l'approvisionnement alimentaire.

1.1.3.3. *Les performances individuelles*

Face aux contraintes environnementales, chaque individu fournit une réponse qui lui est propre. Cette réponse dite "fitness" est le résultat d'une complémentarité étroite entre condition génotypique et condition phénotypique. En effet, le phénotype s'exprime de façon modulable à partir du génotype et se traduit en traits démographiques (tels que la naissance, l'âge et la taille à maturité, le nombre et la taille de la progéniture, la croissance et l'investissement reproducteur, la longévité et la mort) connectés entre eux par des relations de contraintes ou "trade-offs" (Figure 4). Ces traits interagissent et déterminent le "fitness" (Stearns 1992 ; Mc Namara & Houston 1996).

Chez le poussin en développement, les résultats de croissance font partie du "fitness" et sont susceptibles de varier en fonction des autres performances individuelles. Les performances de prospection alimentaire (pour les poussins indépendants sur le plan alimentaire), de digestion, d'assimilation, de synthèse et de défense immunitaire, entre autres,

sont autant de facteurs déterminants pour l'optimisation de la croissance et du "fitness". Pour les poussins dépendants d'un apport alimentaire parental, l'efficacité des parents constitue encore un facteur de variation supplémentaire. Leurs performances de chasse, leur capacité à ramener de la nourriture, la quantité, la qualité et la fréquence de nourrissage auront une influence directe sur le "fitness" de leur progéniture. Il a notamment été démontré, chez le Grand albatros (*Diomedea exulans*), que les jeunes reproducteurs inexpérimentés s'avéraient moins performants que les individus plus âgés en terme d'approvisionnement du poussin, et que cette inexpérience se soldait par de moins bonnes performances de croissance chez le jeune (Lequette & Weimerskirch 1990).

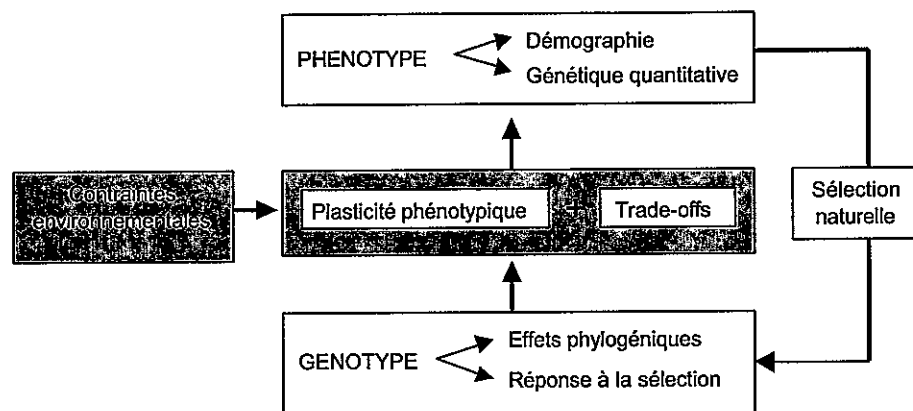


Figure 4 : Les interactions génotype – phénotype (d'après Stearns 1992)

1.1.3.4. Effort et investissement parental

L'ensemble des activités spécifiques de la reproduction constitue l'effort parental. Il s'agit de la dépense en temps et/ou en énergie concédée par les parents afin d'assurer le soin des jeunes. Selon les espèces, l'effort parental peut différer en fonction du sexe de l'individu. Chez la femelle, cet effort correspond généralement à la synthèse des œufs, à l'incubation et au nourrissage des poussins. L'effort du mâle est le plus souvent dévolu à la défense du territoire et/ou du conjoint, à la recherche alimentaire pour assurer l'approvisionnement du conjoint et des poussins, voire à la couvaison chez certaines espèces. Cet effort parental est soumis à de nombreux facteurs qui interagissent de façon complexe (Figure 5).

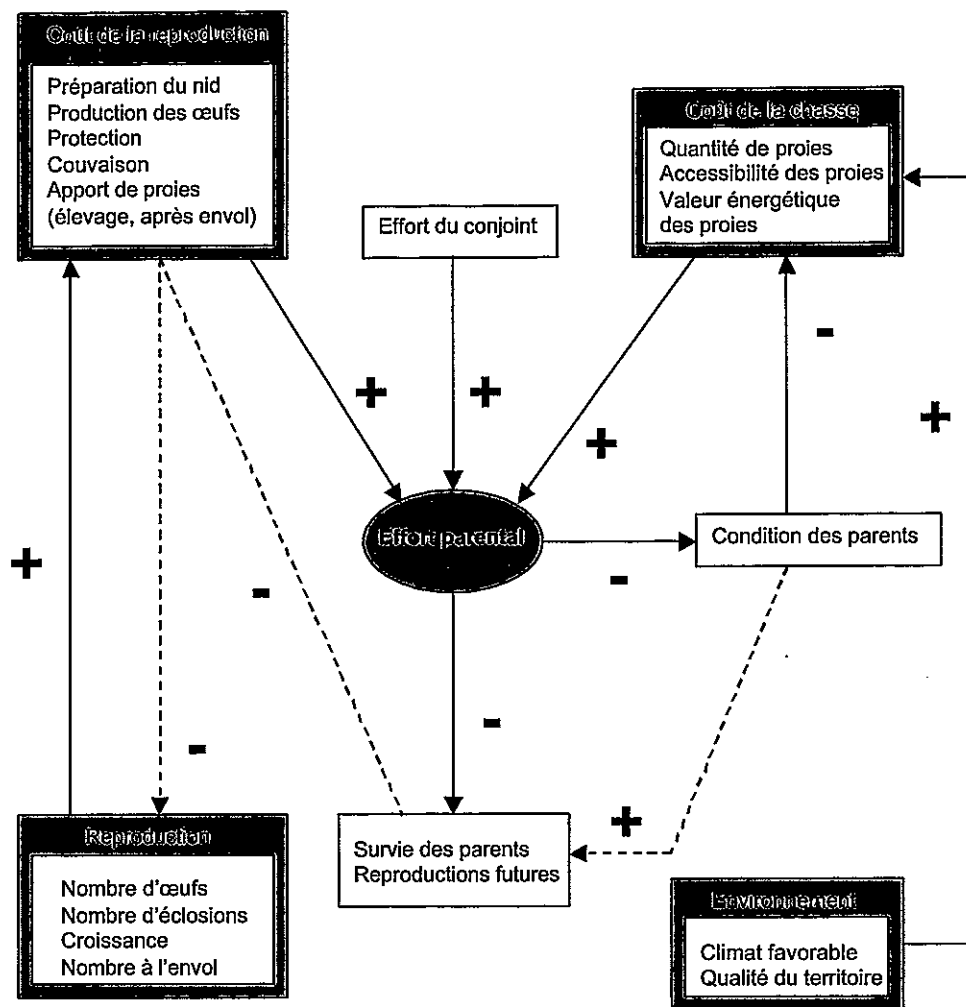


Figure 5 : Bilan des facteurs influençant l'effort parental (d'après Durant 2000)

L'augmentation des facteurs agit favorablement (+) ou défavorablement (-) sur les facteurs dépendants, en augmentant ou diminuant les variables qui les composent.

L'investissement parental, quant à lui, correspond aux dépenses qui induisent un coût en terme de "fitness", de survie et de fécondité ultérieure. Chez les espèces animales, le concept du coût de la reproduction sous-tend l'existence d'un compromis vital ("trade-off") dans l'allocations des ressources, entre survie des parents, succès de la reproduction en cours et éventuellement son influence sur les reproductions futures (Williams 1966 ; Stearns 1992). Schématiquement, l'effort de reproduction intervient sur la condition corporelle de l'individu en réduisant soit ses chances de survie, soit ses capacités à mener à bien une future reproduction (figure 4). Il est donc intéressant pour les parents d'investir dans la reproduction tant que leur survie n'est pas compromise et que le niveau d'investissement est ajusté au bénéfice qu'ils en tirent en terme de nombre et de qualité de leurs descendants. Ainsi, les espèces à longévité forte et fécondité faible, de stratégie "K", ont intérêt à favoriser leur condition vitale, alors que les espèces à faible longévité et forte fécondité, de stratégie "r", présentent une altération significative de leur condition vitale, en rapport avec l'importance de leur descendance (Stearns 1992).

Les oiseaux pélagiques, par exemple, sont typiquement des stratégies "K" (Jouventin & Mougin 1981), soumis à de fortes contraintes environnementales. En cas de restriction des ressources alimentaires, alors que la condition physique est menacée et que le risque potentiel de mortalité augmente chez l'individu reproducteur, la survie de l'adulte sera favorisée et l'investissement parental réduit. A l'extrême, la reproduction pourra être abandonnée si la condition de l'adulte devient critique : on parle de "state-dependent decisions" (Olsson 1997 ; Gauthier-Clerc *et al.* 2001 ; Robin *et al.* 2001).

Sur ces bases, toute variation de l'effort et de l'investissement parental aura des conséquences directes sur le "fitness" de la progéniture.

1.2. La mue chez les Oiseaux

La mue est un événement de grande importance dans l'histoire de vie des oiseaux.

1.2.1. Déroulement et mécanismes de la mue aviaire

1.2.1.1. La mue aviaire : définition

Chez les Oiseaux, on appelle mue le processus de remplacement périodique du plumage. Ce phénomène correspond à l'expulsion des anciennes plumes par de nouvelles plumes en cours de développement au sein du même follicule. Généralement, la nouvelle plume émerge du follicule alors que l'ancienne est encore attachée à son extrémité distale. Perte des anciennes plumes et croissance des nouvelles plumes sont donc des événements très étroitement liés dans la mue aviaire, contrairement aux processus de remplacement des poils chez les Mammifères (Payne 1972).

Le caractère périodique de la mue revêt une signification adaptative, en relation avec l'état d'usure et de fonctionnalité du plumage : les oiseaux muent généralement avant que leurs plumes soient excessivement usées. Ce remplacement est en effet imposé par la perte des propriétés mécaniques et isolantes de l'ancien plumage. Chez le poussin, la signification de la mue, dite "juvénile", est différente : elle permet le remplacement du duvet mésoptyle par le plumage juvénile téléptyle, aux propriétés similaires à celui de l'adulte.

Outre les plumes, d'autres structures kératinisées peuvent être remplacées au cours de la mue chez les oiseaux : la couche superficielle de l'épiderme dite "stratum corneum", les griffes, les écailles tarsales et chez certaines espèces, les plaques cornées du bec (Payne 1972).

1.2.1.2. Déroulement de la mue

Chez la majorité des Oiseaux, la mue est un processus graduel et très étalé dans le temps. Le remplacement peut même s'effectuer plume par plume. En effet, la plupart des oiseaux possèdent à la fois des plumes de couverture aux propriétés isolantes et des plumes telles que les rémiges des ailes et les rectrices de la queue, nécessaires au vol. La perte simultanée de toutes les plumes, dont celles du vol, rendrait ces oiseaux inaptes au vol et aurait donc des conséquences dramatiques pour leur survie ; d'où la nécessité d'un remplacement progressif. Chez les passereaux et les rapaces par exemple, la mue est un processus continu au cours duquel les plumes du vol sont remplacées progressivement, selon une séquence préprogrammée (Payne 1972 ; Jenni & Winkler 1994).

Il existe cependant des exceptions. C'est notamment le cas des canards, cygnes et oies de l'Ordre des Anseriformes. Ces oiseaux renouvellent la majeure partie de leurs plumes du vol

simultanément et ne recouvrent leur capacité de locomotion aérienne que lorsque le nouveau plumage est fonctionnel. La mue des manchots, par ailleurs, constitue une exception extrême, liée aux conditions de vie originales de ces espèces aux mœurs aquatiques et inaptées au vol. Il s'agit d'un processus condensé qui intéresse simultanément la totalité des plumes. En effet, du fait de la perte d'isolation thermique et d'imperméabilité occasionnée par la mue, ces oiseaux ne peuvent pas muer au cours de leurs séjours océaniques et sont obligés de revenir à terre pour renouveler entièrement leur plumage, sur un laps de temps réduit (Groscolas 1986).

A chaque espèce correspond une séquence préprogrammée qui détermine le déroulement, la phénologie et la cinétique de la mue.

1.2.1.3. *Mécanismes de la mue*

La perte et le remplacement des plumes s'effectuent selon une séquence régulière sur chaque portion plumée du corps. Sur une série de plumes donnée, la mue commence toujours à certains points bien définis. Les premières plumes à être renouvelées au sein d'une série, toujours les mêmes d'une mue à l'autre, pourraient être celles dont le follicule bénéficie d'un apport sanguin accru en premier. Une vascularisation accrue assurerait en effet un meilleur approvisionnement en oxygène, en nutriments et en hormones susceptibles d'initier la mue aux follicules concernés ; par opposition aux follicules voisins, en quelque sorte spoliés et inhibés. La mue progresse ensuite par vague de remplacement de plumes, à partir de chacun des points initiaux d'une série, de proche en proche et dans une direction déterminée.

Ce schéma de mue séquentiel, régulier, à la chronologie bien définie montre incontestablement une valeur adaptative forte. Par exemple, au cours de la mue des rémiges, on assiste à une rétention des anciennes rémiges primaires externes alors que les nouvelles internes sont en croissance. Ainsi, l'oiseau peut conserver son aptitude au vol et une protection mécanique est offerte aux plumes en développement (Payne 1972).

1.2.2. Coût et contraintes de la mue aviaire

1.2.2.1. *Un processus coûteux sur les plans énergétique et nutritionnel*

La mue est généralement une période de stress intense d'un point de vue énergétique dans le cycle annuel des oiseaux. En effet, la mue est un processus physiologique très coûteux du fait :

- du coût énergétique de la synthèse de nouvelles plumes (Lindström *et al.* 1993),
- du surcoût énergétique de la thermorégulation, lié à la réduction des capacités isolantes et imperméables du plumage (Payne 1972),
- du surcoût énergétique de la locomotion, le vol, lié à une réduction de la surface portante des ailes et/ou de l'envergure.

En moyenne, la dépense énergétique allouée pour la mue représente 20 à 40% du métabolisme basal (Lindström *et al.* 1993).

Outre son coût énergétique important, la mue requiert une haute disponibilité en protéines et nutriments spécifiques (Groscolas 1982 ; Chérel *et al.* 1988). De fait, le plumage est constitué de protéines à 90% en masse. Ainsi, la mue engage le remplacement des plumes et de leur fourreau protecteur, qui peuvent représenter plus de 30% de la masse maigre sèche et près de 30% de la masse protéique totale de l'oiseau (Jenni & Winkler 1994).

1.2.2.2. *Contraintes*

Du fait de son coût important, la mue est généralement séparée dans le temps d'autres processus exigeants sur le plan nutritionnel, telles que la reproduction et la migration. Il existe cependant des adaptations : certains oiseaux présentent des périodes de reproduction et de mue chevauchantes. Ces cas de figure se rencontrent surtout chez des espèces à mue très progressive et prolongée, processus qui requiert peu d'énergie au jour le jour (Payne 1972).

1.2.3. La mue dans le cycle biologique des oiseaux

La mue peut survenir à différents stades du cycle biologique selon les espèces.

1.2.3.1. *Mue en période d'inactivité sexuelle*

Chez la majorité des oiseaux, la mue survient en fin de saison de reproduction, une fois les activités liées à la fonction reproductrice achevées et les jeunes indépendants. Elle débute dès que les gonades ont régressé en taille et deviennent inactives. On parle de mue post-nuptiale. Chez les espèces muant deux fois dans l'année, la seconde mue se déroule elle aussi généralement en dehors de la saison de reproduction.

1.2.3.2. *Mue en période d'activité sexuelle*

1.2.3.2.1. *Au cours du développement gonadique*

Certains oiseaux muent juste avant la nidification : on parle de mue pré-nuptiale. Elle permet notamment aux individus d'acquérir les couleurs chatoyantes caractéristiques de la reproduction. Cette mue survient au cours du développement des gonades, alors que les hormones stéroïdes sexuelles sont produites en grandes quantités. Ce cas de figure été décrit, entre autres, chez le Pigeon domestique et le Corbeau freux (*Corvus frugileus*).

1.2.3.2.2. *Au cours du cycle de reproduction*

La plupart des oiseaux muant au cours de leur cycle de reproduction sont des espèces tropicales ou de hautes latitudes. Suivant les espèces, la mue peut débuter soit au moment de

la ponte, soit au cours de l'incubation (cas des femelles incubatrices chez les grands rapaces et chez le Pétrel géant *Macronectes sp.*), soit pendant la période d'élevage des poussins.

1.2.3.3. *Mue indépendante de l'activité de reproduction*

Chez certaines espèces d'oiseaux, les périodes de mue revêtent un caractère saisonnier dominant et surviennent de façon indépendante par rapport à la reproduction. On peut donc assister à la superposition des deux activités chez certains individus, représentants des Procellariiformes et Alcidés notamment.

1.2.3.4. *Mue discontinue*

Chez les oiseaux présentant une reproduction saisonnière et/ou des périodes de mue prolongées, la mue peut être temporairement suspendue, notamment pendant la nidification ou au cours de longs vols migratoires (Payne 1972 ; Saint Jalme & Guyomarc'h 1995 ; Cherubini *et al.* 1996)

1.2.3.5. *Mue au cours du développement post-embryonnaire*

Chez les poussins, la mue juvénile permet d'échanger duvet contre plumage juvénile, aux propriétés similaires à celles du plumage adulte. Elle survient généralement juste avant l'envol. Chez les subadultes n'ayant pas encore atteint la maturité sexuelle, la mue assure le remplacement périodique du plumage comme chez l'adulte, mais en dehors de toute activité de reproduction.

1.2.4. Déterminisme de la mue

L'hétérogénéité du processus de mue, tant dans sa phénologie que dans sa situation dans le cycle annuel, par rapport à la reproduction et à la migration, suggère que cette phase essentielle de la vie des oiseaux est soumise à différents facteurs environnementaux et à différents types de contrôle hormonal.

1.2.4.1. *Contrôle hormonal de la mue*

De nombreuses études ont montré que les hormones thyroïdiennes jouaient un rôle-clé dans le contrôle et le "timing" de la mue chez de nombreuses espèces aviaires (Payne 1972 ; Groscolas & Leloup 1986 ; Chérel *et al.* 1988 ; Groscolas & Chérel 1992) (cf § 1.3.4).

Au contraire, les hormones sexuelles (testostérone, oestrogènes) et la LH sont à leur niveau basal pendant la mue, chez la majorité des espèces (Groscolas *et al.* 1986 ; Groscolas & Chérel 1992). Ces hormones auraient plutôt tendance à atermoyer ou inhiber la mue, et assureraient une fonction protectrice sur les plumes matures (Payne 1972), par opposition à

l'action de stimulation des hormones thyroïdiennes sur le développement du plumage (Assenmacher & Jallageas 1980).

Par ailleurs, les hormones métaboliques telles que l'insuline, le glucagon et la corticostérone ne semble pas jouer de rôle dans le contrôle de la mue (Groscolas & Chérel 1992).

En définitive, la balance hormonale temporaire entre taux minimal d'hormones stéroïdes sexuelles et production croissante d'hormones thyroïdiennes au cours de la mue est un schéma décrit de façon quasi-constante chez la grande majorité des oiseaux muants. Cette régulation endocrinienne soutient l'opinion communément admise, qui présente mue et reproduction comme des fonctions exclusives et généralement séparées dans le temps par le système de contrôle, chez la plupart des espèces aviaires.

La situation reste plus ambiguë chez les espèces muant en période d'activité sexuelle : les hormones sexuelles sont présentes en grandes quantités et ne semblent pas avoir d'action négative sur le processus de mue.

1.2.4.2. Facteurs environnementaux

Divers facteurs environnementaux peuvent affecter la mue et son déroulement (Payne 1972) :

- Photopériode

La longueur des jours semble avoir un effet sur le processus de mue chez les oiseaux. Le déclenchement de la mue peut être stimulé par une photopériode allongée chez le moineau adulte et le poussin de Manchot royal en bonne condition corporelle (Vaucoulon *et al.* 1985), ou au contraire par une photopériode subitement raccourcie comme chez la caille (Honda *et al.* 1982). De plus, la photopériode peut agir sur l'âge de la mue juvénile et sur la vitesse de la mue chez de nombreuses espèces.

- Disponibilité et qualité alimentaires

Comme la mue est un processus physiologique coûteux, les paramètres de la mue peuvent varier en fonction de la disponibilité et de la qualité alimentaires. Diverses expériences ont montré que des oiseaux soumis à des régimes alimentaires restrictifs et/ou carencés pouvaient présenter des interruptions de la mue, des périodes de mue allongées, des taux de croissance des plumes ralentis, voire de nombreuses malformations des plumes, en comparaison avec des individus de même espèce soumis à un régime alimentaire adéquat (Vaucoulon *et al.* 1985 ; Murphy & King 1987 ; Swaddle & Witter 1997).

- Température
- Succès reproducteur
- Degré de soin parental

- Interactions sociales
- Conditions climatiques
- Charge d'infestation parasitaire.

1.3. Les hormones thyroïdiennes dans le développement et la mue chez les Oiseaux

1.3.1. Rappels sur les hormones thyroïdiennes

Les hormones thyroïdiennes jouent un rôle crucial dans la différenciation tissulaire, la croissance et le métabolisme. Elles sont nécessaires au bon fonctionnement de la quasi-totalité des tissus où elles agissent de façon décisive sur la consommation en oxygène et le taux métabolique (Yen 2001).

1.3.1.1. Origine et synthèse des hormones thyroïdiennes

La thyroxine T_4 et la triiodothyronine T_3 sont les principales hormones thyroïdiennes circulantes chez les vertébrés (Figure 6).

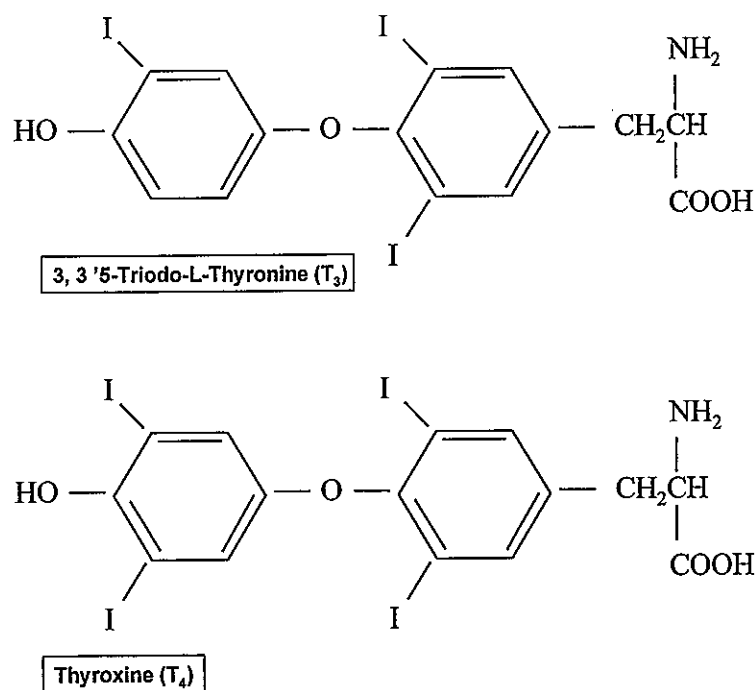


Figure 6 : Structure des hormones thyroïdiennes

La synthèse et la sécrétion des hormones thyroïdiennes sont régulées par un système de feedback négatif faisant intervenir l'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien (Figure 7). En effet, la thyrotropin releasing hormone (TRH), tripeptide synthétisé par le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus, agit au niveau de l'hypophyse en stimulant la synthèse d'une glycoprotéine : la thyroid stimulating hormone (TSH). Cette hormone TSH est le

régulateur primaire de la synthèse et de la sécrétion des hormones thyroïdiennes. Elle joue par ailleurs un rôle-clef dans la croissance et le développement de la glande thyroïde.

Les hormones T_4 et T_3 sont synthétisées dans la glande thyroïde, puis secrétées dans la circulation sanguine. La majorité est libérée sous la forme T_4 . La quasi-totalité de cette T_4 est liée à des protéines porteuses, telles la thyroxine binding globulin (TBG), l'albumine et la thyroxin binding prealbumin. Seulement 0,03% de la T_4 libérée reste sous forme libre. De même, la T_3 libre ne représente que 0,3% de la quantité de T_3 libérée. C'est cette fraction libre des hormones thyroïdiennes circulantes, non liée à des protéines porteuses, qui pénètre les cellules cibles et induit des réponses biologiques.

La majorité de la T_3 circulante est produite par la déiodinisation en 5' du cycle externe de la T_4 (Figure 6 et Figure 7). Cette réaction est catalysée par les enzymes déiodinases. La déiodinase de type I, active au niveau des tissus périphériques tels le foie et le rein, assure la conversion de la majorité de la T_4 en T_3 dans la circulation. La déiodinase de type II, active au niveau du cerveau, de l'hypophyse et du tissu adipeux brun, convertit quant à elle la T_4 en T_3 pour l'utilisation intracellulaire. Enfin, la déiodinase de type III agit au niveau du placenta, du cerveau et du tégument. La déiodinisation induite par les déiodinases de type I et III génère la production de triiodothyronine-reverse rT_3 , étape-clef de l'inactivation des hormones thyroïdiennes. En effet, T_3 et rT_3 peuvent être à leur tour déiodinisées dans le foie, puis conjuguées et excrétées dans la bile. Un cycle entérohépatique peut alors intervenir : la flore intestinale catalyse la déconjugation de certaines molécules excrétées et permet le recyclage des hormones thyroïdiennes (Yen 2001).

1.3.1.2. Facteurs influençant la synthèse et la libération des hormones thyroïdiennes

Les variations de l'activité du système thyroïdien en réponse aux stimuli environnementaux sont complexes. Elles engagent probablement des changements dans le rendement de production de la glande thyroïde, dans la conversion périphérique de la T_4 en T_3 , dans la dégradation de la T_3 , dans la modulation de la fraction hormonale libre par les protéines porteuses plasmatiques et dans la régulation des récepteurs cellulaires spécifiques (Mc Nabb 1992). Les variations des concentrations plasmatiques d'hormones thyroïdiennes sont régies par des rythmes naturels, saisonniers et journaliers, probablement en réponse à l'exposition au froid et à la prise alimentaire. Restriction alimentaire et statut nutritionnel affectent également les concentrations d'hormones thyroïdiennes circulantes.

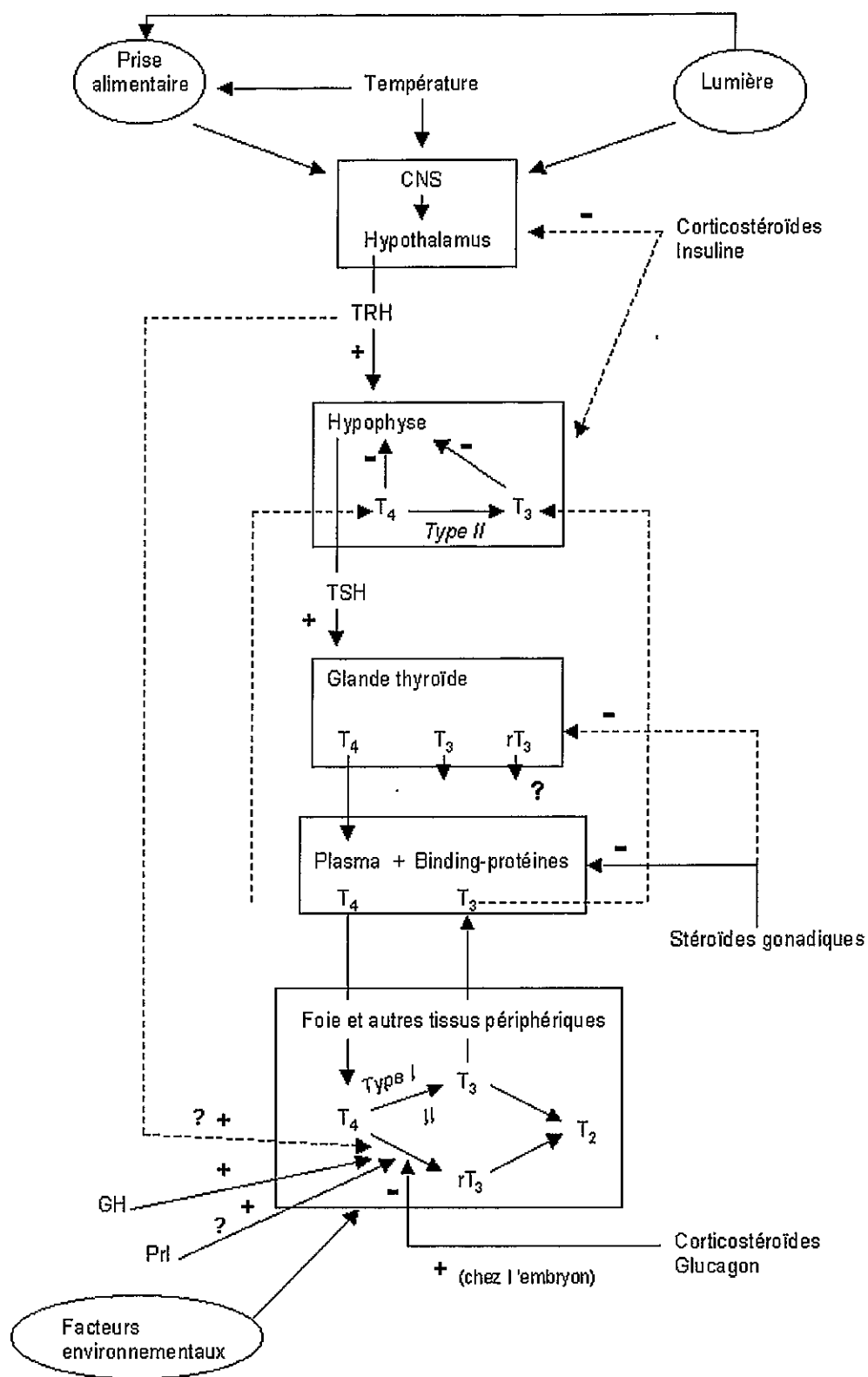


Figure 7 : L'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien et sa régulation chez les Galliformes
(d'après Decuypere & Kühn 1988)

1.3.1.3. Mode d'action

L'action primaire des hormones thyroïdiennes s'exerce sur la régulation de la transcription des gènes cibles. A l'instar des hormones stéroïdes qui se lient avec des récepteurs nucléaires spécifiques, les hormones thyroïdiennes pénètrent la cellule et agissent au niveau du noyau (Figure 8).

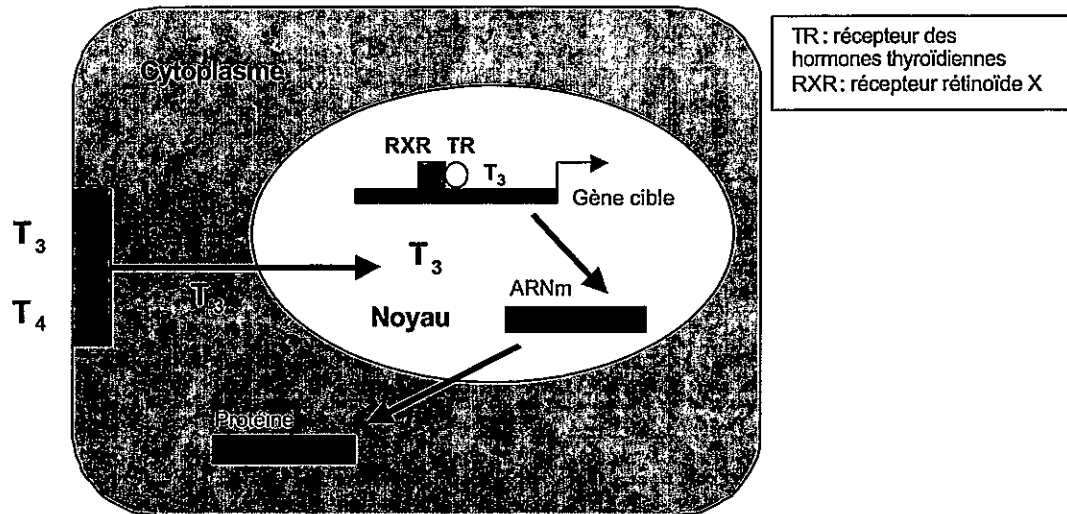


Figure 8 : Modèle général d'action des hormones thyroïdiennes au sein du noyau cellulaire (d'après Yen 2001)

1.3.1.4. Actions et effets des hormones thyroïdiennes sur les tissus cibles

L'action des hormones thyroïdiennes sur différents tissus cibles a pu être mise en évidence chez les Mammifères (Yen 2001).

1.3.1.4.1. Tissu osseux

Les hormones thyroïdiennes sont nécessaires à une croissance et un développement osseux normaux. Chez l'enfant, l'hypothyroïdie peut entraîner nanisme et retard des soudures épiphysaires. Chez les patients hyperthyroïdiens, on observe une calcification et une ostéosynthèse accrue, cependant couplées à une résorption osseuse elle aussi exacerbée. Il en résulte une augmentation de la porosité osseuse et des risques d'ostéoporose et de fractures. Les hormones thyroïdiennes semblent donc stimuler à la fois ostéoblastes et ostéoclastes. Cette action sur le tissu osseux se produit soit par stimulation de l'hormone de

croissance (GH) et du facteur de croissance insuline-like I (IGF-I), soit par action directe sur les gènes cibles (Yen 2001).

1.3.1.4.2. Tissu adipeux

Les hormones thyroïdiennes jouent un rôle important dans le développement et la fonction du tissu adipeux, blanc et brun. En effet, la T_3 stimule la différenciation du tissu adipeux blanc à partir de préadipocytes, la prolifération des adipocytes et leur regroupement en "grappes". En outre, les études conduites sur le rat adulte ont montré que la T_3 agit sur la régulation des réserves graisseuses, de la lipogenèse, de la lipolyse et de la consommation basale en oxygène.

Par ailleurs, la T_3 stimule la synthèse et l'activation des protéines mitochondriales découplantes (UCP), présentes dans le tissu adipeux brun et le tissu musculaire squelettique. La stimulation de ces UCP, par la T_3 et certains médiateurs adrénergiques, est à l'origine d'une thermogenèse facultative qui peut survenir en réponse à l'exposition au froid ou à la sur-alimentation (Yen 2001).

1.3.1.4.3. Foie

Les hormones thyroïdiennes ont de multiples effets sur la fonction hépatique. Elles stimulent notamment la synthèse des enzymes régulant la lipogenèse et le lipolyse, ainsi que les processus oxydatifs. Les principales enzymes lipogéniques régulées au niveau du foie par la T_3 sont l'enzyme malique, la glucose-6-phosphate désydrégénase et l'acide gras synthétase (Yen 2001).

1.3.1.4.4. Hypophyse

Les hormones thyroïdiennes régulent la synthèse et la sécrétion de plusieurs hormones hypophysaires. Chez le rat, l'absence d'hormone de croissance (GH) a été observée au niveau de l'hypophyse d'individus hypothyroïdiens. De plus, la T_3 peut stimuler la transcription de l'ARNm codant pour la GH ainsi que la synthèse de la GH dans des cellules hypophysaires cancéreuses de rongeur. En revanche, la T_3 semble avoir une action limitée sur la régulation de la synthèse de GH chez l'être humain. Notamment, les enfants hypothyroïdiens présentent des retards de croissance avérés mais des taux de GH sériques normaux.

Les hormones thyroïdiennes peuvent aussi avoir une action négative sur la synthèse de la thyroid stimulating hormone (TSH), par des mécanismes directs et indirects. Elles peuvent inhiber directement la transcription de ses sous-unités glycoprotéiques, ou freiner le niveau de transcription de l'ARNm codant pour la thyrotropin releasing hormone (TRH), qui à son tour diminuera la transcription de l'ARNm codant pour la TSH (Yen 2001).

1.3.1.4.5. Cerveau

Les hormones thyroïdiennes ont des effets majeurs sur le développement du cerveau au cours du développement embryonnaire et pendant la période néonatale. Ainsi, l'hypothyroïdie néonatale humaine, d'origine génétique ou due à des carences en iode, peut causer des retards du développement mental et de graves dommages neurologiques. L'absence d'hormones thyroïdiennes à ce stade critique du développement diminue en effet la croissance axonale et l'arborisation dendritique dans le cortex cérébral, visuel et auditif, ainsi que dans l'hippocampe et le cervelet (Yen 2001).

1.3.1.4.6. Système cardio-vasculaire

Les hormones thyroïdiennes diminuent la résistance vasculaire, augmentent le volume sanguin et ont un effet inotrope chronotrope sur le système cardiaque (Yen 2001).

Les hormones thyroïdiennes sont donc à l'origine d'un grand panel d'effets biologiques sur une grande variété de tissus.

1.3.2. Evolution de l'activité thyroïdienne au cours du développement post-natal

L'étude des variations des teneurs plasmatiques en hormones thyroïdiennes chez les oiseaux a permis de mettre en évidence trois phases du développement thyroïdien (Figure 9). La première phase est caractérisée par des valeurs extrêmement faibles des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes. La seconde phase est marquée par l'augmentation de l'activité de la glande thyroïde et des teneurs plasmatiques en hormones thyroïdiennes. Durant la troisième phase, un ajustement progressif vers les teneurs caractéristiques de l'âge adulte est décrit (Mc Nabb & King 1993).

Des différences fondamentales dans le déroulement de ces phases du développement thyroïdien ont pu être mises en évidence entre espèces précoces et espèces altriciales (Mc Nabb *et al.* 1984 ; Výboh *et al.* 1996). Les oiseaux précoces éclosent à un stade de développement avancé, sont indépendants d'un point de vue alimentaire et possèdent un système de thermorégulation fonctionnel (Nice 1962 ; Ricklefs 1968, 1973) (cf §. 1.1.1.1.). Chez ces espèces telles la Poule domestique (*Gallus gallus*) ou la Caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*), l'activité thyroïdienne, représentée par la concentration plasmatique en T_3 , est très élevée au cours de la période périnatale, puis décroît rapidement après l'éclosion pour finalement atteindre progressivement son niveau de fonction adulte (Mc Nabb *et al.* 1984).

Les oiseaux altriciaux, quant à eux, éclosent dans un état de développement bien moins avancé, sont dépendants des soins parentaux et n'acquièrent l'homéothermie que bien plus tard, au cours de leur développement post-embryonnaire. Chez ces espèces, notamment le groupe des passereaux, on n'observe pas de pic d'activité thyroïdienne durant la période périnatale. La fonction thyroïdienne est faible à l'éclosion et croît ensuite constamment jusqu'à stabilisation au niveau adulte (Mc Nabb *et al.* 1984).

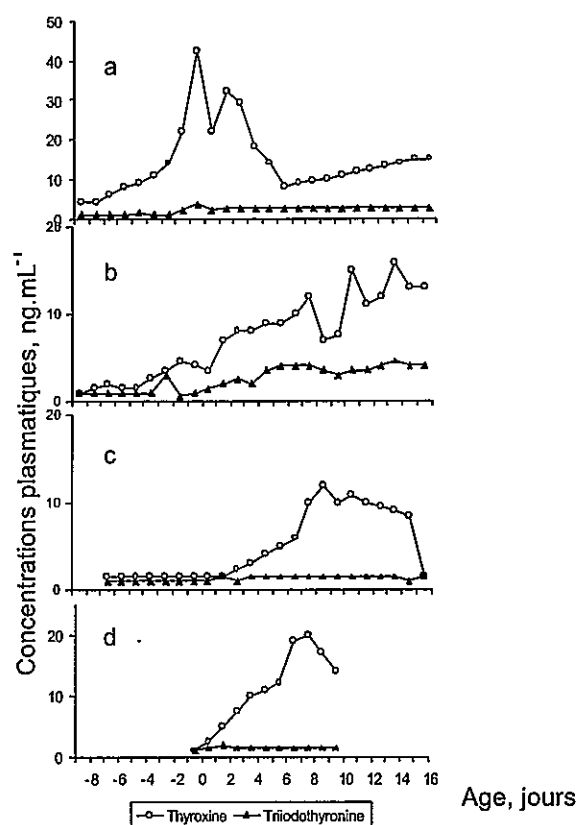


Figure 9 : Evolution de la concentration plasmatique des hormones thyroïdiennes chez les les poussins précoces et altriciaux (d'après Mc Nabb & Olson 1996)

"a" : cas de la caille (précoc), "b" : cas de la colombe (altricial),

"c" : cas de l'étourneau (altricial), "d" : cas du merle (altricial)

1.3.3. Rôle dans l'acquisition de l'homéothermie et la thermorégulation

Les hormones qui ont le rôle le plus important dans le métabolisme et la thermorégulation chez l'adulte, et qui sont par conséquent susceptibles de jouer un rôle-clé dans le développement de la thermorégulation, sont celles de l'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien. Les hormones thyroïdiennes T_4 et T_3 sont en effet les clefs du contrôle du métabolisme chez les vertébrés homéothermes.

L'étude du développement de la fonction thyroïdienne révèle l'existence de schémas de développement très distincts, en rapport avec les différences observées dans l'ontogénie de la thermorégulation (Mc Nabb & Olson 1996 ; Výboh *et al.* 1996). Chez les espèces précoces, les poussins sont généralement capables de produire des réponses thermogéniques à l'exposition au froid avant même l'éclosion, et sont homéothermiques (aptés à maintenir leur température corporelle constante) au moins dans des conditions ambiantes "normales". Or, l'activité thyroïdienne se développe de façon très précoce au cours du développement embryonnaire chez ces espèces et on observe un pic de leurs concentrations plasmatiques en T_4 et T_3 autour de l'éclosion. De plus, une relation de cause à effet a pu être mise en évidence expérimentalement : chez le poulet à l'éclosion, l'administration d'hormones thyroïdiennes provoque une nette augmentation de la température rectale et l'inhibition de la fonction thyroïdienne annule toute capacité à produire des réponses thermogéniques (Mc Nabb & Olson 1996).

Par opposition, les poussins d'espèces altriciales sont essentiellement poïkilothermes (leur température corporelle varie selon la température ambiante) et ectothermiques (dépendants de sources de chaleur externes) à l'éclosion, et ce pendant une période de durée variable. D'un point de vue histologique et fonctionnel, la glande thyroïde suit un développement beaucoup plus lent chez les espèces altriciales. A l'éclosion, son activité est encore très faible, de même que les concentrations plasmatiques en T_4 et T_3 . Puis, on observe une bonne correspondance entre le déroulement de l'acquisition de l'homéothermie et l'augmentation des teneurs en hormones thyroïdiennes circulantes (Mc Nabb & Olson 1996).

1.3.4. Hormones thyroïdiennes et croissance

Le rôle joué par les hormones thyroïdiennes dans le processus de croissance est essentiel, mais pas encore clairement élucidé. Il a été démontré que la croissance post-natale est ralentie chez les animaux souffrant d'hypothyroïdie aiguë ; la croissance pondérale étant alors plus affectée que la croissance osseuse. De même, l'ablation de la glande thyroïde réduit significativement le gain de masse et la croissance musculaire chez les oiseaux au cours de la seconde moitié de l'embryogenèse. En outre, après thyroïdectomie, l'administration d'hormones thyroïdiennes restaure la croissance corporelle. Cependant, cette supplémentation hormonale

est sans effet sur la stature des individus normaux et une administration excessive de T_3 a même une action néfaste sur la croissance et l'efficacité de la prise alimentaire (King & May 1984).

1.3.5. Hormones thyroïdiennes et mue aviaire

Chez les oiseaux, la thyroïdectomie inhibe généralement le processus de la mue. Chez les individus en cours de mue, cette ablation de la glande thyroïde ne produit généralement pas un arrêt brutal du processus, mais le taux de renouvellement des plumes est retardé. De plus, la forme, les qualités et la composition de ces plumes sont souvent altérées. L'utilisation de traitements médicamenteux anti-thyroïdiens, à base de sulfonamides ou de thiourates par exemple, affecte également le déroulement de la mue aviaire.

Par opposition, l'administration de traitements à base de T_4 provoque généralement la mue chez les oiseaux. Les réponses à la T_4 sont généralement rapides : l'expulsion des anciennes plumes et l'émergence hors de la peau des nouvelles se produisent quelques jours seulement après le traitement. L'administration de T_4 déclenche même le processus de mue chez des individus n'ayant pas mué depuis longtemps, suite à une thyroïdectomie.

Cependant, les réponses sont variables en fonction des espèces traitées : le traitement à la T_4 provoque un abandon de la couvaison et une mue précoce chez la Poule domestique (Szelenyi & Peczely 1988), les Galliformes en général, les pigeons et certains passereaux, tandis que canards et oies ne répondent qu'à de très fortes doses d'hormones thyroïdiennes. Par ailleurs, parmi les passereaux et les rapaces, certaines espèces ne réagissent pas du tout à ce type d'injection. En outre, l'efficacité du traitement à la T_4 varie également dans le temps, en rapport avec la période de mue. Il existe en effet une période réfractaire à l'issue de la mue, chez la plupart de espèces (Payne 1972).

Schématiquement, l'ablation de la glande thyroïde empêche ou retarde généralement la mue, alors que des traitements à base d'hormones thyroïdiennes l'induisent. Mais l'attribution des rôles respectifs de la thyroxine T_4 et de la tri-iodo-thyronine T_3 dans le processus de mue est encore controversée. La thyroxine T_4 induirait la mue en stimulant la mobilisation des protéines endogènes, l'activité mitotique des follicules des plumes et la synthèse des nouvelles plumes. La tri-iodo-thyronine T_3 , quant à elle, activerait la thermogenèse au moment où s'initie la perte des plumes (Groscolas & Chérel 1992). Ces résultats ont été obtenus suivant un schéma identique chez diverses espèces : Poule domestique (*Gallus gallus*), Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*, Figure 10 et Figure 11), Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), divers passereaux et oiseaux tropicaux (Groscolas & Leloup 1986 ; Groscolas & Chérel 1992 ; Pant & Chandola-Saklani 1995)

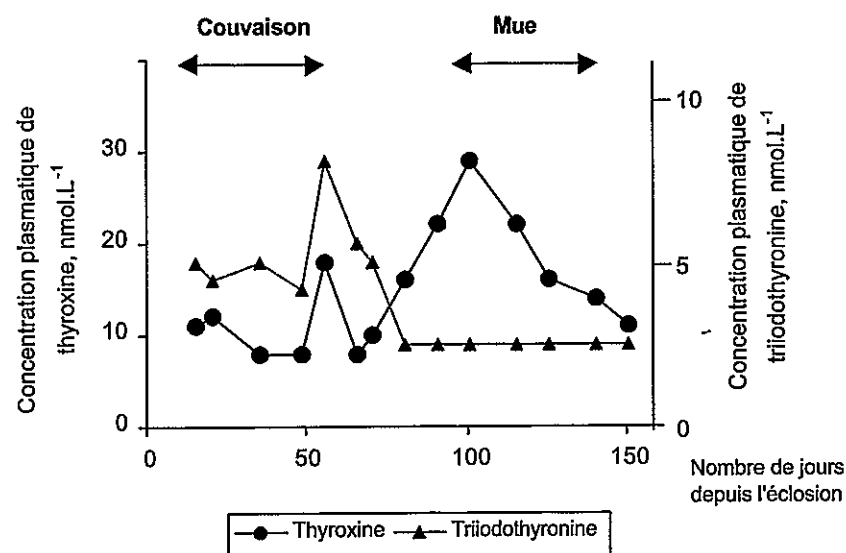


Figure 10 : Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours du développement post-natal et de la mue chez le poussin de Manchot empereur (d'après Groscolas & Chérel 1992)

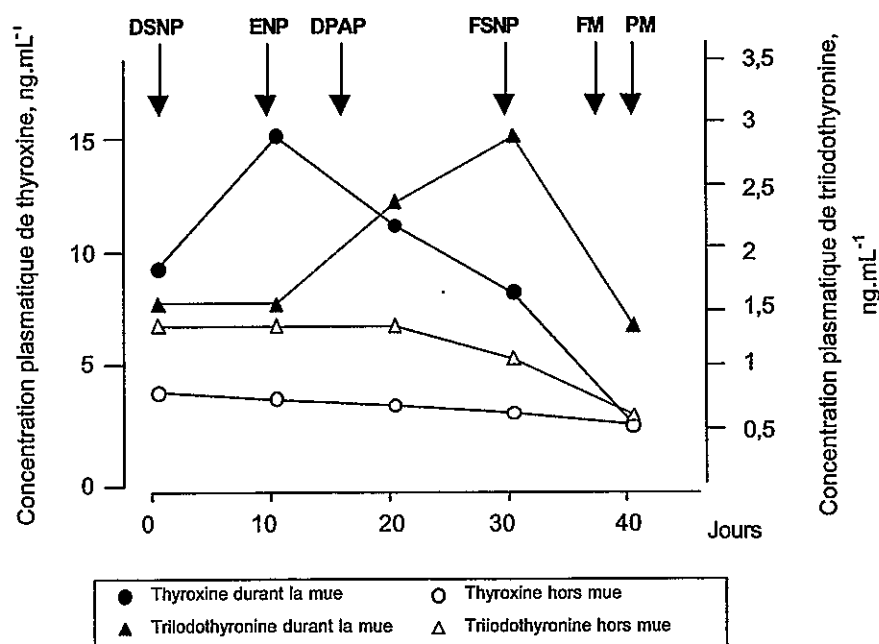


Figure 11 : Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours de la mue chez le Manchot empereur adulte (d'après Groscolas & Leloup 1986)

DSNP: début de la synthèse des nouvelles plumes, ENP: émergence des nouvelles plumes, DPAP: début de la perte de l'ancien plumage, FSNP: fin de la synthèse, FM: fin de la mue, PM: post-mue



Figure 12 : Les représentants du genre *Aptenodytes* (d'après Marchant & Higgins 1990)

1) Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* : a) poussin, b) juvénile, c) adulte

2) Manchot royal *Aptenodytes patagonicus* : a) juvénile, b) adulte, c) poussin

2. Un modèle animal pertinent : le poussin de Manchot royal *Aptenodytes patagonicus*

2.1. Le Manchot royal : prédateur marin et oiseau colonial

2.1.1. Présentation

2.1.1.1. Systématique et origines

2.1.1.1.1. Dénomination officielle

La première description officielle du Manchot royal est fournie par Pennant en 1768, à partir d'individus ramenés des Iles Falkland par le Capitaine MacBride. L'oiseau est alors baptisé "Patagonian Pinguin".

Entre 1776 et 1785, J.F. Miller publie un ouvrage naturaliste en dix parties sous le titre "Icones Animalium". La quatrième partie, publiée en 1778, contient une planche représentant le Manchot royal, baptisé *Aptenodytes patagonica* par l'auteur.

L'appellation *Aptenodytes patagonica*, première dénomination spécifique attribuée à l'espèce, a finalement été conservée jusqu'à nos jours (Stonehouse 1960). Conformément aux règles de nomenclature scientifique en vigueur, le Manchot royal porte aujourd'hui la dénomination officielle *Aptenodytes patagonicus* Miller 1778.

2.1.1.1.2. Classification

Le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) appartient à :

- L'Embranchement des Vertébrés,
- La Classe des Oiseaux,
- La Sous-Classe des Impennes,
- L'Ordre des Sphénisciformes,
- La Famille des Sphéniscidés,
- Genre *Aptenodytes* (Figure 12),
- Espèce *patagonicus*.

Les manchots constituent à eux seuls la famille et l'ordre des oiseaux à ailerons.

Le terme Sphénisciformes –du grec "σφενισχυς" : coin– signifie "en forme de coin", en référence à la forme triangulaire de leurs ailerons. Le terme *Aptenodytes*, quant à lui, –du grec "α" privatif, "πτηνος" : aile et "δυτης" : plongeur– signifie "plongeur sans ailes". Enfin, le terme *patagonicus* rapporte à la Patagonie, zone géographique où ils furent décrits pour la première fois (Stonehouse 1960).

2.1.1.1.3. *Origine et évolution*

Apparus il y a environ 50 millions d'années, à la limite entre Paléocène et Eocène, les Sphénisciformes auraient une origine commune avec les Procellariiformes, ordre regroupant albatros, puffins et pétrels. Les manchots seraient effectivement issus de protopétrels ayant abandonné leur aptitude au vol aérien, mais conservé puis amélioré leurs capacités de nageurs, aujourd'hui remarquables. D'ailleurs, leur nage s'apparente à un véritable vol dans l'élément aquatique. Ainsi, c'est à partir d'excellents voiliers que s'est effectuée la différenciation des manchots et non pas à partir d'oiseaux présentant une inaptitude primaire au vol, tels l'Autruche, le Nandou et l'Emeu, représentants de la Sous-Classe des Ratites (Marion 1995). Cette évolution n'a pu se poursuivre que dans l'hémisphère Sud, les îles australes ayant toujours été dépourvues de prédateurs terrestres (Tollu 1978).

On compte actuellement 17 espèces de manchots réparties en 6 genres : Aptenodytes, Pygoscelis, Eudyptes, Megadyptes, Spheniscus et Eudyptula. Ces oiseaux sont exclusivement représentés dans l'hémisphère Sud : leur aire de répartition s'étend du continent Antarctique aux Iles Galapagos.

2.1.1.1.4. *Manchots et pingouins*

Manchots et pingouins sont très communément confondus, mais à tort. En effet, le terme générique "pingouins" désigne les oiseaux de la Famille des Alcidés, très éloignée de celle des Sphéniscidés, appartenant à l'Ordre des Alciformes et à la Sous-Classe des Carinates. C'est le cas des guillemots, macareux et Torda. Par opposition aux manchots, ces oiseaux ont conservé une bonne aptitude au vol et peuplent les régions maritimes polaires et tempérées de l'hémisphère boréal.

L'origine de cette confusion semble remonter au XVI^{ème} siècle, époque à laquelle les marins firent les premières observations de ces oiseaux étranges qui ressemblaient au Grand Pingouin *Alca impennis*, seul alcidé inapte au vol ayant jamais existé mais aujourd'hui éteint (Marion, 1995). En outre, les traductions du mot français "manchot" – "penguin" en anglais et "pinguino" en espagnol – ainsi que le manque de rigueur avéré de certains articles et reportages de vulgarisation scientifique entretiennent la confusion.

2.1.1.2. Morphologie

Le Manchot royal est le deuxième plus grand des manchots après le Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* (Stonehouse 1960).



Figure 13 : Couple de Manchots royaux et leur poussin âgé de 3 mois environ

2.1.1.2.1. Le Manchot royal adulte

D'aspect trapu, le Manchot royal adulte mesure en moyenne 90 cm pour une masse corporelle moyenne de 12 kg, pouvant varier de 8 à 20 kg selon le stade du cycle reproducteur et l'état physiologique de l'animal (Figure 13).

Le Manchot royal adulte arbore un plumage composé de quatre couleurs. La face dorsale du corps et des ailerons est gris-bleu, la face ventrale blanche et la tête noire. Deux taches bilatérales oranges en forme de virgule, dites "taches auriculaires", ornent la tête en

arrière des conduits auditifs. Le bec, allongé et de couleur noire, présente une plaque cornée de couleur orange vif, dite "sulcus", sur les faces latérales de la mandibule inférieure.

Les ailes initiales se sont transformées en "ailerons" au cours de l'évolution, véritables palettes natatoires aplaties médio-latéralement, assurant une excellente propulsion en milieu aquatique. Les pattes palmées ont été refoulées vers l'arrière du corps, optimisant ainsi propulsion et hydrodynamisme.

Les plumes sont courtes (d'une longueur moyenne de 10 mm hors de la peau sur le corps), rigides et organisées de manière dense en "tuiles de toit". Elles forment une véritable carapace lisse, offrant une bonne isolation thermique et une bonne pénétration dans l'eau. Outre les pattes et le bec, seule une zone est dépourvue de plumes : la plaque incubatrice. Il s'agit d'une zone de peau totalement glabre et intensément irriguée, située en partie caudale de l'abdomen, au contact de laquelle l'animal assure la couvaison des œufs et la protection des jeunes poussins.

Le dimorphisme sexuel est peu marqué (Figure 13). Les mâles sont réputés en moyenne plus grands, plus lourds et dotés d'un bec plus long (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976). En revanche, la distinction s'effectue très nettement par le chant : la femelle possède un chant plus aigu, plus rapide et plus saccadé que le mâle (Stonehouse 1960).

2.1.1.2.2. Le Manchot royal juvénile

De l'âge de 1 à 2 ans, le Manchot royal juvénile ne se différencie de l'adulte que par la couleur des tâches auriculaires, blanches à jaune pâle, et du sulcus, rose chair à rose fuschia.

2.1.1.2.3. Le poussin de Manchot royal

A l'éclosion, le poussin de Manchot royal est glabre et de couleur gris ardoise. A l'âge d'une semaine, il est doté d'un fin duvet blanc sur la tête et un duvet brun commence à apparaître dans le bas du dos. Au bout de deux semaines, la tête est toujours blanche et le duvet brun recouvre le reste du corps, à l'exception du dos, ce qui facilite les échanges thermiques avec la plaque incubatrice du couveur. A 20 jours, le poussin est entièrement recouvert d'un duvet mésoptyle brun chocolat qui a atteint 1/6 de sa longueur définitive. Vers l'âge de trois-quatre mois (Figure 13), ce duvet mesure plus de 5 cm d'épaisseur et constitue un manteau dense et épais, qui offre au poussin une bonne isolation thermique et lui permet d'affronter les rigueurs climatiques de l'hiver austral. Bec et pattes de couleur noire restent dénués de duvet (Barrat 1976 ; cette étude).

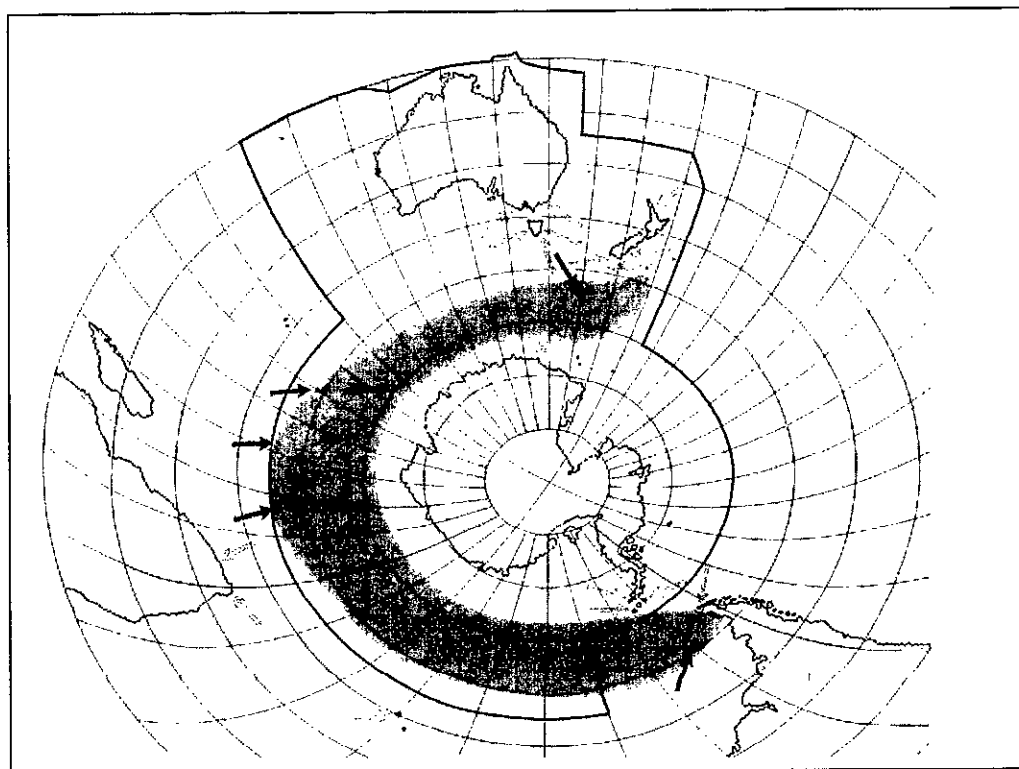




Figure 14 : Aire de répartition du Manchot royal (d'après Marchant & Higgins 1990)

Légende :  Zone de distribution en mer
 Aire de répartition terrestre

2.1.1.3. Aire de distribution, effectifs et statut

2.1.1.3.1. Aire de répartition du Manchot royal

L'aire de répartition du Manchot royal, limitée vers le Sud par l'extension hivernale de la glace de mer, peut être qualifiée de zone subantarctique froide (Figure 14). En effet, les territoires de reproduction se situent entre 45° et 58° Sud, de la Patagonie à la Nouvelle-Zélande : Géorgie du Sud, Iles Falkland, Iles Crozet, Iles Marion et du Prince Edward, Iles Heard, Kerguelen et Macquarie (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976).

L'aire de répartition en mer diffère peu. Ils ne dépassent pas la convergence subantarctique au Nord (Terre de Feu, Australie du Sud, Ile du Nord de la Nouvelle-Zélande) mais en revanche, franchissent la convergence antarctique au Sud. Des observations de manchots royaux ont même été enregistrées sur les côtes de la Péninsule Antarctique et de la Terre Adélie (Barrat 1976 ; Marion 1995).

2.1.1.3.2. Effectifs

Au XIX^{ème} siècle, les populations de Manchots royaux sur les îles australes ont pâti de l'exploitation industrielle des pinnipèdes, notamment sur les Iles Falkland, Heard, Macquarie et Géorgie du Sud. En effet, ces oiseaux et leurs œufs constituaient une réserve alimentaire non négligeable et facilement accessible pour les phoquières. En outre, ils étaient souvent utilisés comme combustibles pour la fonte des graisses issues des carcasses des mammifères marins massacrés.

De nos jours, les opérations de chasse ont cessé et on assiste à une nette augmentation des effectifs, observée à des taux élevés dans toutes les colonies étudiées (Weimerskirch *et al.* 1992). Les populations les plus faibles sont celles des îles Heard et Falkland qui ne comptent que quelques centaines de couples. Les effectifs les plus importants sont présents dans la portion subantarctique de l'Océan Indien, qui regroupe la quasi-totalité de la population mondiale (Barrat 1976), estimée à plus de 2 000 000 de couples reproducteurs.

A lui seul, l'Archipel de Crozet abrite plus de la moitié de l'effectif mondial et la plus grande colonie au monde, située sur l'Ile aux Cochons et estimée à plus de 300 000 couples (Weimerskirch *et al.* 1992).

2.1.1.3.3. Statut

A l'heure actuelle, la plupart des manchots sont menacés par la surexploitation et l'appauvrissement des ressources marines, les conséquences directes des changements climatiques globaux sur les biotopes océaniques, la pollution et le trafic maritime. Deux espèces sont d'ailleurs inscrites sur les listes des espèces menacées de la Convention de Washington

ou CITES (Convention on International Trade of Endangered Species of Wild Fauna and Flora) : le Manchot de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) sur l'Annexe I depuis le 6 juin 1981 et le Manchot du Cap (*Spheniscus demersus*) sur l'Annexe II depuis le 1^{er} juillet 1975.

Le Manchot royal est en fait l'une des rares espèces, parmi les manchots, à connaître une explosion démographique. Il bénéficie cependant, sur le territoire français, d'un statut d'espèce protégée, en vertu de l'arrêté du 14 août 1998, fixant des mesures de protection des oiseaux représentés dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (Journal Officiel n°236 du 11 octobre 1998). Par ailleurs, tout projet de manipulation de ces animaux, même à visée scientifique, doit être soumis au Comité d'éthique de l'Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (Plouzané, France) et se révéler conformes aux mesures de conservation de la faune antarctique et subantarctique.

2.1.2. Ecologie du Manchot royal

Le Manchot royal se nourrit exclusivement en mer et passe par conséquent la majeure partie de sa vie en milieu marin. Ses retours à terre sont imposés par les contraintes du milieu aquatique : il ne peut muer et se reproduire qu'en milieu terrestre, à des époques définies de l'année.

2.1.2.1. Milieu de vie

2.1.2.1.1. Milieu terrestre : exemple de l'Archipel de Crozet

□ Géographie

Territoire français placé sous la juridiction des Terres Australes et Antarctiques Françaises (T.A.A.F.), il est situé dans la portion subantarctique de l'Océan Indien, entre 45°55' et 46°30' de latitude Sud, pour une longitude Est comprise entre 50°15' et 52°15' (Figure 15).

Deux groupes d'îles volcaniques, d'âges et de tailles différents, le composent :

- Le groupe oriental compte l'île de la Possession et l'île de l'Est,
- Le groupe occidental, l'île aux Cochons, l'île aux Pingouins et les îlots des Apôtres.

Ces îles sont classées réserves intégrales, à l'exception de l'île de la Possession de coordonnées 46°25' S et 51°45' E, qui abrite une base scientifique permanente.

Le terrain d'origine volcanique, érodé par les intempéries au fil du temps, a également été remodelé par une série d'événements glaciaires. Le relief est ainsi très marqué : se succèdent plateaux et anciennes coulées volcaniques, entrecoupés de profondes vallées glaciaires qui débouchent sur de vastes baies ouvertes sur l'Océan. Ces baies constituent le lieu d'élection des colonies de manchots royaux.

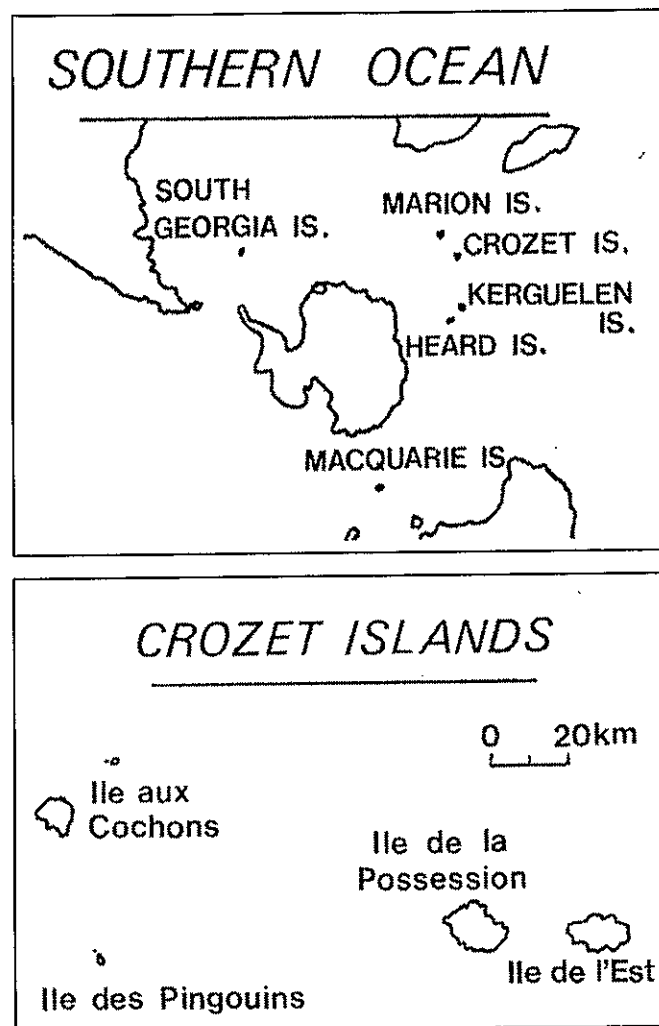


Figure 15 : Situation géographique de l'Archipel de Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises (d'après Weimerskirch *et al.* 1992)

□ Climat

Le climat est de type océanique froid, caractérisé par des températures basses, d'amplitudes nycthémérales et saisonnières faibles. La température annuelle moyenne s'élève à +5°C (Figure 16). Les précipitations sont intenses, de l'ordre de 2 mètres par an et réparties régulièrement sur toute l'année : sur 358 jours environ (Barrat 1976). Situé entre les 40^{èmes} Rugissants et les 50^{èmes} Hurlants, l'Archipel de Crozet est par ailleurs exposé à des vents aussi permanents que violents.

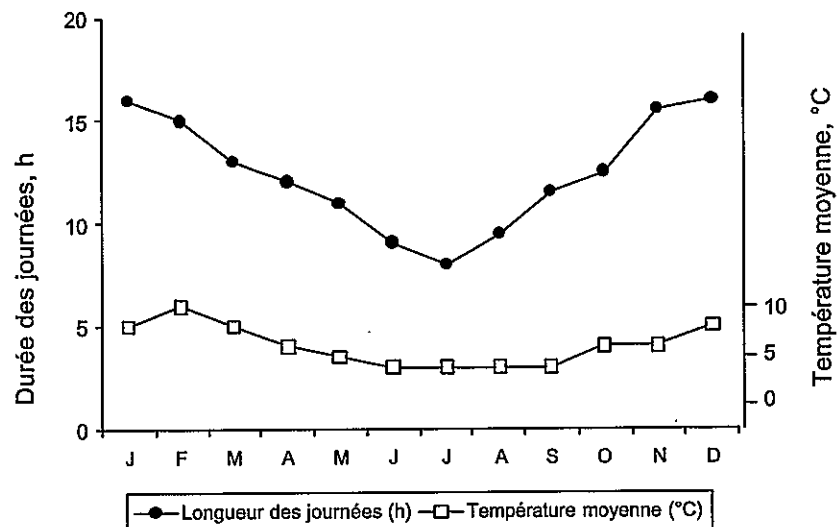


Figure 16 : Variations de la photopériode et de la température moyenne au cours de l'année sur l'Archipel de Crozet (d'après Vaucoulon *et al.* 1985)

□ Faune et flore

La végétation est typique des milieux de hautes latitudes : rase et quasi-absente au-dessus de 300 mètres d'altitude. Totalement dépourvue d'arbres, elle est essentiellement composée de mousses, lichens et graminées (dont de nombreuses espèces introduites par l'Homme). Parmi les espèces endémiques marquantes, on trouve le Chou de Kerguelen (*Colobanthus kerguelensis*), l'Acaena (*Acaena magellanica*) et l'Azorelle (*Azorella selago*).

La faune subantarctique est exceptionnelle et diversifiée. La grande majorité des espèces animales rencontrées à Crozet s'alimentent en mer et ne reviennent à terre que pour se reposer, muer ou se reproduire. Les surfaces terrestres étant réduites eu égard à l'immensité du milieu océanique environnant, les concentrations animales y sont très élevées.

De nombreuses espèces de mammifères marins fréquentent les rivages de l'archipel : l'Eléphant de mer (*Mirounga leonina*), l'Otarie antarctique dite "de Kerguelen" (*Arctocephalus gazella*), l'Otarie subantarctique dite "d'Amsterdam" (*Arctocephalus tropicalis*), l'Orque épaulard (*Orcinus orca*), différentes espèces de baleines et plus anecdotiquement le Léopard de mer (*Hydrurga leptonyx*). Les seuls mammifères terrestres représentés sur l'Archipel de Crozet sont des espèces introduites, tel le Rat commun (*Rattus rattus*) sur l'île de la Possession.

Les Invertébrés sont eux aussi largement représentés et de nombreuses espèces sont endémiques. Parmi eux la plus célèbre reste la mouche aptère *Anatalanta crozettensis*.

En outre, l'avifaune est d'une richesse exceptionnelle : elle ne comporte que 36 espèces, dont 34 marines, mais est très abondante. La population aviaire est en effet estimée à plus de 25 millions d'individus ; d'où le surnom donné à Crozet : "l'Archipel aux 25 millions d'oiseaux". Sont notamment recensées six espèces d'albatros dont l'Albatros géant (*Diomedea exulans*), l'Albatros fuligineux à dos clair et l'Albatros fuligineux à dos sombre (*Phoebastria sp.*), ainsi que quatre espèces de manchots : le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), le Manchot papou (*Pygoscelis papua*), le Gorfou macaroni et le Gorfou sauteur subantarctique (*Eudyptes chrysolophus* et *E. chrysocome*). L'avifaune regroupe également de nombreuses espèces de pétrels tels que le Pétrel à menton blanc (*Procellaria aequinoctialis*), le Pétrel bleu (*Halobaena caerulea*), le Pétrel géant antarctique (*Macronectes giganteus*) et le Pétrel géant subantarctique (*M. halli*). Ces deux derniers représentants constituent de redoutables prédateurs des manchots et de leurs poussins à terre. De même, le Grand Labbe dit "Skua" (*Catharacta skua*), le Goëland dominicain (*Larus dominicanus*) et le Petit Bec-en-fourreau dit "Chionis" (*Chionis minor crozettensis*), adeptes du kleptoparasitisme, représentent une menace pour les jeunes poussins et œufs de manchots.

□ Les Manchots royaux sur l'île de la Possession

L'île de la Possession, d'une superficie de 150 km², héberge plus de 100 000 couples reproducteurs répartis sur cinq colonies principales (Figure 17, Weimerskirch *et al.* 1992):

Grande Manchotière	30 000 couples
Petite manchotière	21 000 couples
Jardin Japonais	42 000 couples
Crique de la Chaloupe	700 couples
Mare aux Elephants	500 couples

Des travaux plus récents, basés sur des photographies satellitaires des colonies, pousseraient aujourd'hui les spécialistes à revoir ces effectifs à la hausse (Weimerskirch, données non publiées).

Par ailleurs, de nombreux individus sont observables sur d'autres sites de l'île, à des phases non-reproductrices de leur cycle biologique : au cours de la mue et en phase de repos.

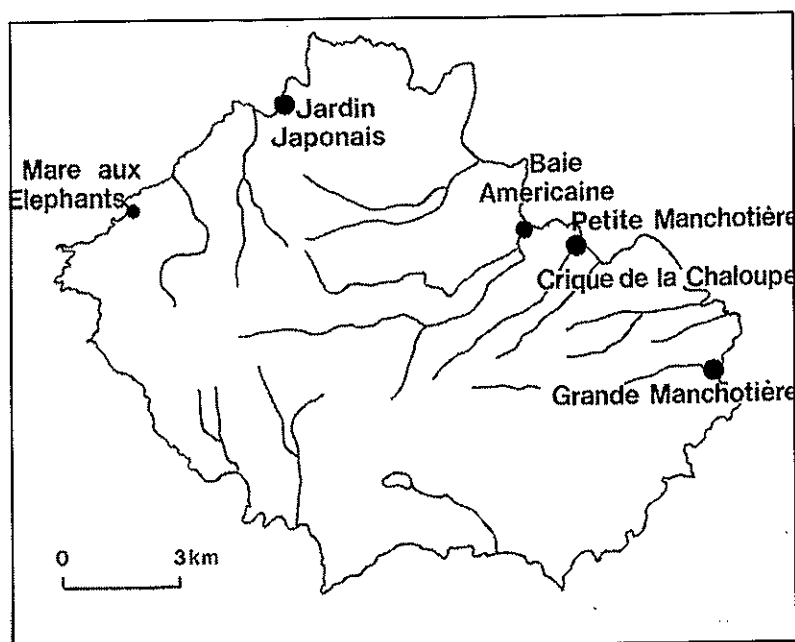


Figure 17 : Localisation des colonies de Manchots royaux sur l'Ile de la Possession, Archipel de Crozet, TAAF (d'après Weimerskirch *et al.* 1992)

2.1.2.1.2. Milieu marin : l'Océan Austral

L'Océan Austral est le plus vaste de la planète. Il est constitué d'un anneau océanique large de 1000 à 4000 km encerclant le Continent Antarctique, au sud des Océans Indien, Atlantique et Pacifique. La ceinture subantarctique, localisée au-delà de la limite moyenne de la banquise et jusqu'à la convergence subtropicale, se caractérise par des eaux d'une température moyenne de 4 à 7°C en surface.

L'Archipel de Crozet, situé dans la portion australe de l'Océan Indien, est baigné par les eaux froides de l'Océan Austral. Ces eaux sont soumises à des mouvements et brassages intenses, dus à des différences marquées de température, de salinité et de densité entre les différentes masses d'eau amenées à se rencontrer, à la force de Coriolis et aux vents violents qui tourbillonnent autour du Pôle. Ces brassages ont notamment pour conséquence la création de courants verticaux ascendants qui ramènent des eaux très riches en éléments nutritifs, depuis le fond vers la surface (Skora 1994).

Les zones soumises à ces courants ascendants constituent les "fronts océaniques". Parmi ces fronts, deux convergent à proximité de Crozet : le front subantarctique et le front polaire. A leur niveau, les températures sont basses, de +5°C en surface à +2°C par 400 mètres de fond, mais la production primaire et la vie planctonique se révèlent foisonnantes. Néanmoins, cette richesse est largement variable en fonction des saisons. Les pics de croissance algale ont généralement lieu entre octobre et mai, mais au cours de l'hiver austral, la

population phytoplanctonique est considérablement réduite. Cette chute de la production primaire a pour conséquence directe une réduction du zooplancton et par suite, un déplacement des consommateurs supérieurs vers des zones plus productives en fin de réseau trophique. Ainsi, la disponibilité du plancton au sein de l'Océan Austral revêt un caractère cyclique et cette cyclicité conditionne la dynamique de toute la chaîne alimentaire. De fait, la majorité des mammifères et oiseaux marins muent, se reproduisent et élèvent leurs petits au cours de l'été austral, époque favorable en terme de disponibilité alimentaire, à l'instar du Manchot royal.

2.1.2.2. *Ecologie alimentaire*

Le Manchot royal adulte se nourrit exclusivement en mer et son poussin est totalement dépendant de l'approvisionnement nutritif parental.

2.1.2.2.1. *Prospection des ressources alimentaires*

□ Cas de l'adulte

Le Manchot royal est oiseau marin pélagique. Il effectue en effet de longs trajets en mer pour rejoindre ses sites alimentaires : 400 km en été et plus de 1000 km durant l'hiver austral (Guinet *et al.* 1997, Bost *et al.* 1997). Remarquablement adapté à la plongée, il est capable de sonder en apnée à plus de 400 mètres de profondeur, pendant 7 minutes, 100 à 150 fois par jour en moyenne, pour capturer ses proies (Kooyman *et al.* 1992). Les techniques de chasse employées sont encore peu connues, mais on suppose qu'il chasse en groupe et dans un mouvement ascendant, en prenant ses proies par surprise (Handrich, données non publiées).

□ Cas du poussin

Le poussin de Manchot royal, quant à lui, est inféodé au milieu terrestre et incapable de subvenir à ses propres besoins alimentaires. Il dépend totalement de l'apport parental. Les deux parents le nourrissent alternativement jusqu'à acquisition de son indépendance alimentaire (à son départ en mer), en régurgitant une bouillie plus ou moins pré-digérée, à chacune de leur visite à terre. En effet, les manchots royaux adultes sont capables de conserver des aliments en état de digestion peu avancé dans leur estomac, pendant plusieurs semaines (Gauthier-Clerc *et al.* 2000). L'action de peptides antimicrobiens spécifiques assurerait cette conservation à long terme, en bloquant les premières étapes de la digestion microbienne intrastomacale (Thouzeau, communication personnelle).

La fréquence des nourrissages, les quantités délivrées et la composition des repas régurgités au poussin varient en fonction de la saison (Chérel *et al.* 1987 ; Chérel & Ridoux 1992 ; Weimerskirch *et al.* 1992 ; Chérel *et al.* 1996).

2.1.2.2.2. Régime alimentaire

Le régime alimentaire du Manchot royal varie en fonction de la disponibilité des ressources. A la base, la ration est composée de petits poissons appelés myctophidés, de céphalopodes et de crustacés dont les proportions relatives varient selon la zone géographique et la saison.

Les myctophidés, poissons bioluminescents communément appelés "Poissons Lanternes", forment la plus importante part de la biomasse des poissons mésopélagiques de l'Océan Austral et se concentrent de façon privilégiée au niveau des zones océaniques frontales (Clerquin 1998). Ils constituent aussi la quasi-totalité du régime alimentaire estival du Manchot royal adulte et de son poussin : 95 à 99% de la ration en nombre de proies et plus de 90% en biomasse (Adams & Klages 1987 ; Chérel & Ridoux 1992 ; Chérel *et al* 1993, Raclet *et al.* 1998 ; Chérel *et al.* 2002). A cette saison, le reste du régime alimentaire est composé de céphalopodes, essentiellement de calmars des genres *Morothoe* et *Kondakovia* (0,5% en abondance pour 0,2% en biomasse) et de crustacés, notamment des genres *Euphausia* et *Themisto*, proies majeures des myctophidés ingérées secondairement par les manchots (Chérel & Ridoux 1992).

Durant l'hiver austral, les analyses de contenus stomacaux d'adultes revenant à terre révèlent que la proportion relative de myctophidés diminue alors que celle de calmars augmente au cours la "mauvaise saison" : jusqu'à atteindre 25% en abondance et 57% en biomasse (Chérel *et al.* 1993). En outre, à cette époque, les contenus stomacaux délivrés au poussin sont dans un état de digestion beaucoup moins avancé qu'en été. En effet, les adultes modifient leurs aires d'alimentation pour l'approvisionnement du poussin en hiver : des eaux océaniques aux eaux néritiques. Ils continuent à chasser pour leur propre compte au niveau du front polaire, situé à plus de 1000 km des côtes à cette époque de l'année, pour subvenir à leurs besoins énergétiques et constituer des réserves corporelles. En revanche, ils ramènent à leur poussin des proies pêchées sur le plateau continental, sur le chemin du retour vers la colonie, à proximité des côtes : des céphalopodes en majorité (Chérel *et al.* 1993 ; Chérel *et al.* 1996).

2.1.2.3. Une organisation coloniale

Le Manchot royal est un oiseau grégaire. A terre, on observe peu d'individus isolés. Ils se rassemblent quasi-systématiquement en groupes constitués de quelques dizaines à plusieurs milliers d'individus.

On appelle "colonies" ou "manchotières" ces regroupements d'individus sur des sites de reproduction. Les individus présentent une fidélité étroite à une colonie déterminée, généralement leur manchotière natale, et à une zone d'attachement bien définie au sein même

de cette colonie (Barrat 1976). Ainsi, d'un cycle à l'autre, les animaux se reproduisent souvent exactement sur le même site.

Les manchotières se situent dans des zones de terrain stable, protégé, de dénivelé modéré et généralement à proximité d'un lit de rivière. Il s'agit le plus souvent de plages ou de petites vallées peu encaissées débouchant sur l'océan.

L'effectif, la composition et les comportements de ces colonies varient fortement au cours de l'année, en étroite relation avec le cycle biologique de l'espèce.

2.2. Des cycles biologiques complexes et étroitement liés

2.2.1. Cycle reproducteur

Les oiseaux des zones antarctiques et subantarctiques tirent de la mer la totalité de leur subsistance. Pour les besoins de la reproduction et de la mue, ils doivent cependant quitter les zones maritimes où ils se nourrissent et se rassembler en colonies à terre. L'éloignement des ressources alimentaires, la nécessité de défendre un territoire, de couvrir puis de protéger les petits du froid et des prédateurs, imposent à ces oiseaux des séjours prolongés à terre, au cours desquels ils doivent subir des jeûnes totaux de longue durée. La stratégie de reproduction de ces oiseaux consiste donc à établir un compromis vital –ou "trade-off"– entre ces contraintes nutritionnelles imposées aux adultes et à la survie de l'espèce (Groscolas 1986). De fait, la grande majorité des espèces ont dû adopter une solution commune : faire coïncider l'élevage des poussins, période où la demande alimentaire est la plus forte, avec le bref été, période d'abondance des ressources marines. Ainsi, la majorité des oiseaux antarctiques et subantarctiques pondent en fin d'hiver et mènent l'élevage de leurs poussins à terme en fin d'été.

Il existe cependant des exceptions. Le Manchot empereur et le Manchot royal, seuls représentants du Genre *Aptenodytes*, sont les plus grands des Sphéniscidés. Du fait de leur grande taille et de la durée limitée de la période d'abondance des ressources alimentaires, ces oiseaux sont incapables de boucler leur reproduction sur la seule période estivale (Jouventin & Lagarde 1995). Des stratégies alternatives ont été adoptées. Le Manchot empereur débute sa reproduction au cœur de l'hiver antarctique et assure la couvaison et les soins au poussin à travers cette saison. Cette solution impose au parent de subir un jeûne prolongé : 120 jours pour le mâle incubateur (Le Maho 1977 ; Groscolas 1986) dans des conditions climatiques extrêmes, et le poussin n'aura atteint que la moitié de sa taille adulte à son départ en mer en décembre (Prévost 1961 ; Groscolas 1986 ; Pütz & Plötz 1991). Mais cette stratégie permet de faire correspondre la fin de l'élevage des poussins, époque à laquelle leur demande alimentaire est la plus forte, avec le début de l'été austral et l'augmentation de la production marine. Le Manchot royal, quant à lui, débute sa reproduction classiquement en été mais doit, par conséquent, continuer à élever sa progéniture tout au long de l'hiver austral. Il contraint ainsi son poussin à affronter seul la mauvaise saison à terre et à jeûner à long terme au cours de cette saison de déplétion des ressources. Son cycle est donc exceptionnellement long et implique des adaptations originales voire uniques chez les oiseaux marins.

2.2.1.1. *La vie reproductrice du Manchot royal*

Le Manchot royal présente une stratégie démographique de type K : il s'agit d'une espèce longévive à fécondité faible (Jouventin & Mougin 1981).

Sa longévité est estimée à plus de 25 ans. Son taux de survie à l'âge adulte est le plus élevé parmi les Sphéniscidés : de 92 à 99% (Weimerskirch *et al.* 1992). En outre, il présente un taux de survie pendant la première année en mer particulièrement important, période à laquelle la mortalité est normalement élevée chez les oiseaux (Lack 1968). Sa longévité élevée compense une natalité faible, résultat d'un "trade-off" fort entre survie de l'adulte dans un environnement nutritionnel contraignant et investissement dans la reproduction. En effet, la fécondité est particulièrement faible : la femelle ne pond qu'un seul œuf et il n'existe pas de ponte de remplacement (Stonehouse 1960). De plus, la première reproduction survient à un âge tardif, en moyenne 5 à 7 ans (Weimerskirch *et al.* 1992) et la fréquence des suivantes est réduite (Weimerskirch *et al.* 1992 ; Van Heezik *et al.* 1994). Enfin, le succès reproducteur au sein des colonies est généralement bas : de l'ordre de 26 à 30% de réussite seulement, de la ponte au départ en mer du poussin (Barrat 1976 ; Weimerskirch *et al.* 1992 ; Descamps *et al.* 2002).

2.2.1.2. *Phénologie du cycle reproducteur*

Le cycle reproducteur peut être divisé en quatre phases distinctes : la mue pré-nuptiale, la période de parade et d'appariement donnant lieu à la ponte, l'incubation puis l'élevage du poussin (Figure 18, Stonehouse 1960 ; Barrat 1976 ; Ménard 1998).

2.2.1.2.1. *Mue et voyage alimentaire pré-nuptiaux*

Chaque année, le Manchot royal remplace intégralement son plumage à terre, avant d'entamer un nouveau cycle reproducteur. Il s'agit de la mue pré-nuptiale, au cours de laquelle l'oiseau jeûne et utilise ses réserves énergétiques corporelles (Groscolas 1990 ; Chérel *et al.* 1994). Ainsi, après un long voyage en mer en juillet-août, les individus en échec reproducteur reviennent sur la colonie pour muer dès septembre, alors que les individus en succès reproducteur reviennent nourrir leur unique poussin âgé de 7-8 mois (Barrat 1976). Ces derniers mueront à partir de décembre, après le départ en mer du poussin et un ré-engraissement préalable.

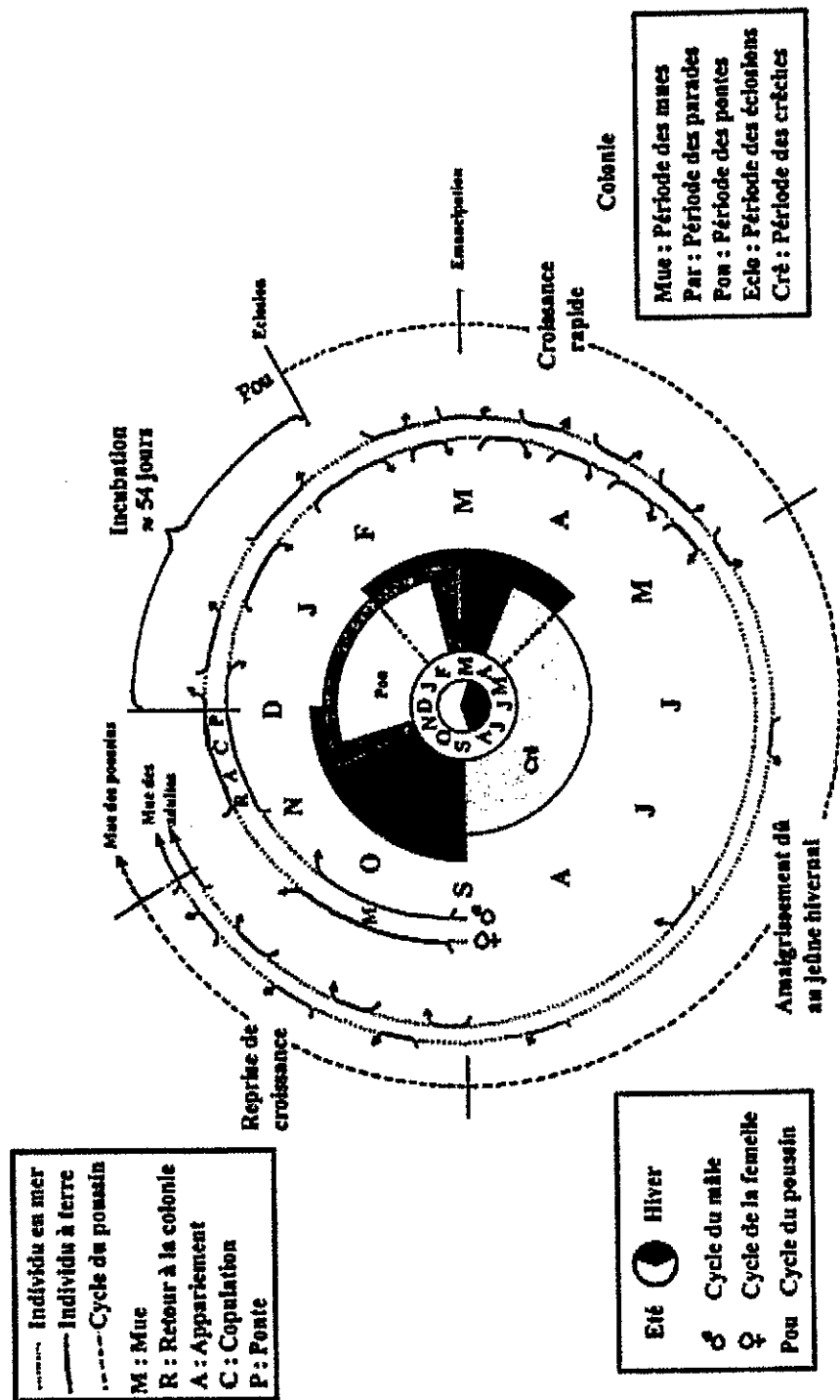


Figure 18 : Cycle reproducteur du Manchot royal à Crozet (d'après Ménard 1998)

La durée de cette mue pré-nuptiale est très variable : de 2 semaines à un mois (Gauthier-Clerc *et al.* 2002). Après la mue, les adultes partent en mer plusieurs semaines, non seulement pour recouvrir les réserves métaboliques déplétées au cours du jeûne de mue, mais aussi pour constituer des réserves énergétiques, principalement lipidiques (Chérel 1995), essentielles à la réussite des étapes ultérieures du cycle. Ces voyages alimentaires pré-nuptiaux durent en moyenne 2 à 3 semaines (Gauthier-Clerc *et al.* 2002 ; Descamps *et al.* 2002).

2.2.1.2.2. *Formation des couples et ponte*

De retour à terre, les individus partent en quête d'un partenaire de reproduction : en novembre-décembre pour les reproducteurs précoces et de janvier à mars pour les reproducteurs plus tardifs.

La parade se divise en trois phases : choix du partenaire et parade, renforcement des liens du couple puis période copulatoire ou "mating" (Stonehouse 1960). Environ deux semaines s'écoulent entre le retour à la colonie et la ponte ($10,9 \pm 4,9$ jours d'après Weimerskirch *et al.* 1992). Le couple se cantonne dans un site précis de la colonie et la femelle pond un œuf unique, pesant en moyenne 302 g, qu'elle cède aussitôt au mâle. Ce dernier assurera la première période de couvaison (Barrat 1976).

Les premières pontes ont généralement lieu vers la mi-novembre, les dernières vers la mi-février (Barrat 1976).

2.2.1.2.3. *Incubation*

Les Manchots royaux, à l'instar de leur cousin le Manchot empereur, couvent leur œuf sur leurs pattes, dans un repli de peau abdominal au contact de la plaque incubatrice. S'ils ne possèdent pas de nid, ils sont cependant liés à une zone de ponte dite "d'attachement" au sein de la colonie. Ce site est conservé durant toute la couvaison et l'élevage du poussin, permettant ainsi de faciliter les retrouvailles (Jouventin 1982).

L'incubation dure 52 à 53 jours en moyenne et va être alternativement assurée par les deux parents. A chaque relève, les parents s'échangent l'œuf en le faisant rouler à terre jusqu'à la poche du partenaire relevant. Les périodes d'incubation dites " shifts " d'incubation durent en moyenne 15 jours jusqu'à l'éclosion. Le mâle prend en charge la première et la troisième période, la femelle la deuxième et quatrième. L'éclosion survient au cours du troisième shift dans 40% des cas, au cours du quatrième dans 60% des cas (Weimerskirch *et al.* 1992).

La période des éclosions s'étale de début janvier à mi-avril (Barrat 1976). Les poussins éclos avant la deuxième semaine de février sont considérés comme précoces ou "early", ceux nés entre la deuxième et troisième semaine de février comme intermédiaires et ceux éclos

après la troisième semaine de février comme tardifs ou "late" (Weimerskirch *et al.* 1992 ; Van Heezik *et al.* 1993 ; Robin *et al.* 2001).

2.2.1.2.4. *Elevage du poussin*

L'élevage du poussin de Manchoth royal requiert 10 à 12 mois (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976 ; Van Heezik *et al.* 1993 ; 324 ± 5 jours d'après Descamps *et al.* 2002) et peut se diviser en deux grandes phases : la période d'élevage individuel du poussin avant son émancipation thermique dite "brooding", suivie de la vie en crèche ou "crèching".

□ L'élevage individuel

A l'éclosion, le poussin de Manchoth royal est glabre, dépourvu de duvet et poïkilotherme. Il est par conséquent couvé jusqu'à acquisition de la capacité à maintenir sa propre température corporelle dans les conditions ambiantes naturelles (Barré 1978). Cette phase dite de "brooding" dure en moyenne 25 à 35 jours, pendant lesquels les parents continuent à alterner les périodes de couvaïson. La durée de ces périodes de couvaïson alternées est inférieure à celle des périodes d'incubation alternées. Deplus, elle décroît au fur et à mesure que le poussin grandit et que ses besoins alimentaires augmentent : de 8-10 jours autour de l'éclosion à 4-5 jours en fin de "brooding" (Weimerskirch *et al.* 1992).

En plus de maintenir le poussin au chaud dans sa poche incubatrice, le parent le protège activement des agressions environnantes durant le brooding. En effet, en saison de reproduction, la colonie est très dense et chaque couveur défend vigoureusement un territoire d'approximativement 0,5 m², en tenant reproducteurs voisins, intrus et prédateurs (principalement skuas et chionis à ce stade, voire rats) à distance de bec et d'aileron (Barrat 1976 ; Le Maho *et al.* 1993). Ainsi, les parents passent près d'un quart de leur temps à défendre leur territoire et leur poussin durant le brooding, soit 4 fois plus qu'au cours de l'incubation, pour la protection de l'œuf (Challet *et al.* 1994 ; Côté 2000). A titre comparatif, l'activité de nourrissage du poussin ne représente que 1,3% du budget-temps (Challet *et al.* 1994).

□ L'émancipation thermique

L'élevage individuel s'achève par l'émancipation thermique, moment où le poussin quitte définitivement la poche incubatrice et est laissé seul dans la colonie, pour la première fois, par son parent reparti s'approvisionner en mer.

A Crozet, dans les conditions ambiantes naturelles, l'acquisition de l'homéothermie survient vers 20 jours et précède l'émancipation thermique observée à l'âge d'un mois environ : $31 \pm 5,3$ jours d'après Weimerskirch *et al.* (1992). L'émancipation semble être déterminée par l'efficacité d'isolation du poussin, une fois les mécanismes de thermogenèse opérationnels (Barré 1978 ; Duchamp *et al.* 2002). En effet, à l'âge de 20 jours, le duvet mésoptyle ne mesure

que le 1/6 de sa longueur définitive, alors qu'à l'âge d'un mois, il en a atteint la moitié et se révèle plus efficace en matière d'isolation thermique. Ainsi, à l'acquisition de l'homéothermie, les moyens de lutte contre le froid ambiant sont trop coûteux sur le plan énergétique et l'émancipation est retardée jusqu'à ce que le degré d'isolation atteigne une valeur suffisante dans le milieu thermique où le poussin est exposé (Barré & Rouanet 1981). C'est pourquoi cette émancipation ne survient qu'à l'âge de 44 jours en Géorgie du Sud (Stonehouse 1960) où le climat est plus rigoureux qu'à Crozet.

□ La vie en crèche

A partir de l'émancipation thermique, le poussin est laissé seul dans la colonie et attend le retour de ses parents, partis chasser en mer. Durant les deux premiers jours qui suivent le départ du parent ayant assuré le dernier shift du brooding, les poussins nouvellement émancipés cherchent constamment à se réfugier auprès d'adultes étrangers présents dans leur zone d'attachement. Mais ces poussins esseulés deviennent rapidement la cible de comportements virulents de la part des couveurs voisins et de fait, tendent peu à peu à se rassembler en groupes de taille croissante, au sein desquels ils parviennent à se soustraire aux coups de bec et d'ailerons. Ces "agglomérats" de poussins finissent par former de véritables "crèches". La nécessité d'échapper à l'agressivité environnante semble constituer un facteur prédominant de la dynamique de formation des crèches (Gauthier-Clerc, données non publiées). Ces crèches offrent une protection de masse contre les prédateurs : essentiellement les Pétrels géants à ce stade de la vie du poussin (Stonehouse 1960). De plus, elles revêtent une fonction de protection thermique. Les poussins limitent effectivement leurs pertes de chaleur en se groupant et/ou en diminuant les surfaces exposées (Barré 1976). Ainsi, le regroupement en crèches denses peut s'apparenter à un comportement communautaire de résistance au climat, à l'instar des formations en "tortues" adoptées par les Manchots empereurs comme stratégie de lutte contre le froid (Barrat 1976).

Durant cette seconde phase d'élevage faisant suite à l'émancipation thermique, les parents reviennent à terre pour nourrir leur poussin en crèche sur le site d'attachement, ce indépendamment l'un de l'autre et plus ou moins régulièrement en fonction de la saison. Ils assureront ainsi les apports au poussin jusqu'à son départ en mer qui survient généralement en décembre ou janvier, soit 10 à 12 mois après l'éclosion (Barrat 1976 ; Chérel *et al.* 1987 ; Van Heezik *et al.* 1993).

2.2.1.3. Conséquences

2.2.1.3.1. Un cycle exceptionnellement long

Au total, de la mue pré-nuptiale au départ en mer du poussin, le cycle reproducteur d'un Manchot royal en succès de reproduction dure entre 12 et 14 mois. C'est un cycle d'une longueur exceptionnelle. En effet, le Manchot royal, l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*) et le Condor des Andes (*Vultur gryphus*) sont les seules espèces de la Classe des Oiseaux à posséder un cycle reproducteur d'une durée supérieure à un an.

De part la longueur de leur cycle, ces oiseaux ne peuvent se reproduire avec succès sur une base annuelle (Barrat 1976 ; Van Heezik *et al.* 1994). Or, à part le Manchot royal, tous les manchots se reproduisent annuellement et ont le potentiel d'élever au moins un poussin jusqu'au départ en mer, chaque année, au cours de leur vie reproductrice. Plus généralement, les espèces aviaires présentant des intervalles de reproduction supérieurs à un an sont rares : outre les trois espèces citées précédemment, qui possèdent un cycle d'une durée supérieure à 12 mois, on dénombre certaines espèces de frégates du Genre *Fregata* et certaines espèces d'albatros, tels les Albatros fuligineux du Genre *Phoebetria* et l'Albatros à tête grise (*Diomedea chrysostoma*) (Van Heezik *et al.* 1994).

2.2.1.3.2. Une reproduction asynchrone et opportuniste

La conception et l'élevage à terme d'un poussin de Manchot royal requiert 11-12 mois au minimum (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976 ; Weinerskirch *et al.* 1992). Puis, près de trois mois sont nécessaires entre la fin d'une saison de reproduction complète et le début d'une nouvelle reproduction : voyage alimentaire de pré-mue durant 3 à 4 semaines, puis mue pré-nuptiale d'une durée moyenne d'un mois, suivie d'un second voyage alimentaire prénuptial de 3 à 4 semaines. Au final, il faut compter un intervalle de 15 mois minimum entre deux reproductions si la première a été fructueuse (Barrat 1976 ; Van Heezik *et al.* 1994).

Par conséquent, un couple reproducteur "précoce" (cf § 2.2.1.2.3.), qui se reproduit en novembre ou décembre d'une année *n* et mène à bien son cycle, ne pourra entamer une nouvelle reproduction que 15 mois plus tard au minimum, soit pas avant février de l'année *n*+2. Recommençant un cycle tardivement dans la saison estivale, cette fois, ce couple devient reproducteur "tardif" et s'exposera alors à un fort taux d'échec (Barrat 1976 ; Van Heezik *et al.* 1994). Effectivement, les adultes arrivant pour se reproduire à partir de février trouvent une colonie au maximum de son occupation. Les meilleurs sites de reproduction, généralement situés au centre de la colonie, sont déjà occupés et seuls les emplacements les moins favorables restent vacants : en périphérie de la colonie ou à proximité de cours d'eau, de lieux de ruissellement ou de la plage. La couvée est alors bien plus exposée aux intempéries et aux

prédateurs. En outre, les poussins éclos plus tardivement dans la saison sont moins aptes à affronter la période hivernale au climat rude et marquée par une sévère restriction alimentaire.

Si, malgré tous ces inconvénients, la seconde saison de reproduction tardive est un succès, le couple ne pourra pas, en revanche, se lancer dans une troisième reproduction à la suite : la saison sera beaucoup trop avancée, en avril-mai de l'année $n+3$. Mais, si la seconde reproduction se solde par un échec (perte de l'œuf, mort du poussin, abandon d'un des parents), le cycle est interrompu et les adultes pourront s'investir dans une nouvelle reproduction en tant que reproducteurs précoces, au cours de l'été $n+2$ / $n+3$ (Barrat 1976).

Ce décalage systématique des cycles reproducteurs est une autre originalité de la biologie du Manchot royal. Ainsi, cet oiseau ne se reproduit ni sur une base annuelle, ni sur une base bisannuelle, mais en moyenne deux fois tous les trois ans (Barrat 1976 ; Van Heezik *et al.* 1994). On peut aller jusqu'à qualifier d'"opportuniste" son mode de reproduction car les animaux tentent toujours de se reproduire, même si les conditions ne sont pas favorables (Van Heezik *et al.* 1994 ; Brodin *et al.* 1998).

2.2.1.3.3. *De fortes contraintes liées à l'élevage du poussin durant l'hiver*

Ce cycle long impose au Manchot royal d'affronter l'hiver tout en ayant encore à charge un poussin non indépendant du point de vue alimentaire. En cette période de déplétion et d'éloignement des ressources, le parent doit maintenir sa balance énergétique pour assurer, d'une part sa propre survie à court terme et ses reproductions futures à moyen terme, mais aussi la survie de son poussin. Les contraintes énergétiques sont donc fortes : tant pour l'adulte en prospection alimentaire en mer que pour le poussin en restriction alimentaire hivernale à terre.

2.2.2. Cycle de la mue

2.2.2.1. *Mue annuelle des adultes*

2.2.2.1.1. *Mue et cycle biologique*

Les plumes des manchots sont rapidement usées en mer. Aussi, comme tous les oiseaux, les manchots renouvellent leur plumage chaque année. Ce renouvellement permet de conserver des plumes aux propriétés intactes : caractéristiques chromatiques pour la reproduction et l'homéochromie en mer, caractéristiques physiques pour l'isolation thermique et l'hydrodynamisme. Chez les manchots, cette mue présente la particularité de ne pas être progressive : elle intéresse simultanément la totalité des plumes (quasiment toutes des plumes de couverture) qui tombent en masse (Groscolas 1986). Elle se déroule par conséquent à terre et les individus sont contraints de jeûner jusqu'à la fin du processus (Barrat 1976).

La mue se déroule en période estivale, époque où les conditions climatiques plus clémentes limitent les pertes de chaleur à terre, et où les ressources alimentaires abondantes en mer permettent de constituer d'importantes réserves au préalable. La période de mue débute généralement vers la mi-septembre et se poursuit jusqu'en mars. Deux "vagues" successives peuvent être observées. Les Manchots royaux non reproducteurs et immatures muent généralement tôt dans la saison, dès la fin de l'hiver. Chez les adultes, la mue survient soit avant d'entamer une nouvelle reproduction pour un individu en échec sur le cycle précédent (à partir de septembre), soit après le départ en mer du poussin pour un individu en succès reproducteur (à partir de décembre) : il s'agit de la mue pré-nuptiale (cf § 2.2.1.2.1.).

La mue des adultes dure en moyenne 3 à 4 semaines. Cependant, les durées de la mue pré-nuptiale et du voyage alimentaire subséquent tendent à diminuer au fur et à mesure que l'été avance. Cette réduction de l'intervalle de temps entre le début de la mue et l'entrée en reproduction serait une réponse à la contrainte temporelle de reproduction : en vue de synchroniser cycle reproducteur et disponibilité alimentaire et de favoriser le choix du partenaire (Gauthier-Clerc *et al.* 2002).

2.2.2.1.2. Coût de la mue

La mue est un processus énergétiquement très coûteux chez ces oiseaux. Elle implique en effet :

- la synthèse d'un nouveau plumage, soit près d'un kilogramme de plumes constituées à 90% de protéines,
- une perte transitoire de l'isolation thermique,
- un jeûne total à terre durant un mois environ.

Un accroissement de la mortalité a d'ailleurs été observé chez certaines espèces de manchots durant la période de mue (Van Heezik & Davis 1990). Ce processus physiologique semble amener les animaux dans un état nutritionnel critique. En effet, en fin de mue, les manchots royaux adultes atteignent une masse corporelle minimale, inférieure à celles relevées à la fin du jeûne d'incubation (Gauthier-Clerc *et al.* 2002). La masse de fin de mue est même inférieure à la masse seuil d'abandon de l'œuf (Gauthier-Clerc *et al.* 2001 ; Robin *et al.* 2001), atteinte lorsque l'animal incubateur arrive au bout de ses capacités de jeûne et doit abandonner son œuf pour aller se ré-alimenter en mer. On peut observer ce cas de figure lorsque le partenaire tarde à rentrer sur la colonie.

Les manchots royaux doivent avoir préalablement stocké d'importantes réserves lipidiques et protéiques en mer (Groscolas 1986 ; Groscolas & Robin 2001). Certains individus atteignent d'ailleurs une masse corporelle "record" de 20 kg en début de mue (Chérel *et al.* 1988).

2.2.2.1.3. Déterminisme

Une condition corporelle satisfaisante et l'allongement de la photopériode seraient des facteurs déterminants de la mue (Barré 1977 ; Vaucoulon *et al.* 1985 ; Jouventin & Maugé 1996).

D'un point de vue hormonal, les hormones thyroïdiennes ont une fonction-clef dans le processus de mue chez le Manchot royal (Figure 19). C'est surtout le cas de la thyroxine T_4 qui joue un rôle majeur au niveau de la croissance des plumes. Elle agirait en stimulant la mobilisation des acides aminés à partir des réserves de protéines corporelles et/ou en activant l'activité mitotique et la synthèse de kératine au sein des follicules (Groscolas & Chérel 1992). Par ailleurs, chez les manchots antarctiques (Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* et Manchot adélie *Pygoscelis adeliae*), la T_3 plasmatique augmente très nettement durant la seconde moitié de la mue : elle contrôle la thermogénèse induite par le froid (Groscolas & Leloup 1986 ; Groscolas & Chérel 1992).

2.2.2.2. Mue du poussin

Le poussin de Manchot royal effectue sa première mue lors du printemps suivant sa naissance, soit à l'âge de 9-12 mois environ (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976). Cette première mue, dite "mue juvénile", lui permet d'échanger son duvet mésoptyle brun contre un premier plumage téléoptyle, dit "juvénile", très semblable à celui de l'adulte. Ce processus dure environ 40 jours. Dès que sa mue est achevée, le jeune Manchot royal quitte la colonie pour son premier voyage en mer : c'est le moment du départ en mer (Barrat 1976).

Chez le poussin de Manchot royal, la mue apparaît également comme un processus physiologique coûteux : le métabolisme de base subit en effet une augmentation de près de 41% (Barré 1984). Elle survient après une phase de reprise de nourrissages intensifs et de ré-engraissement, à la sortie du jeûne hivernal. Ces nourrissages continuent à être assurés par les parents tout au long de la mue. Le poussin n'est donc pas en situation de jeûne total, contrairement aux adultes (Barrat 1976). En fait, il a été démontré que la suppression de l'apport alimentaire avait pour effet d'interrompre la croissance des plumes au cours de la mue chez ce dernier (Barré 1977).

Alimentation et photopériode semblent être deux facteurs essentiels du déroulement de la mue chez le poussin de Manchot royal (Vaucoulon *et al.* 1985).

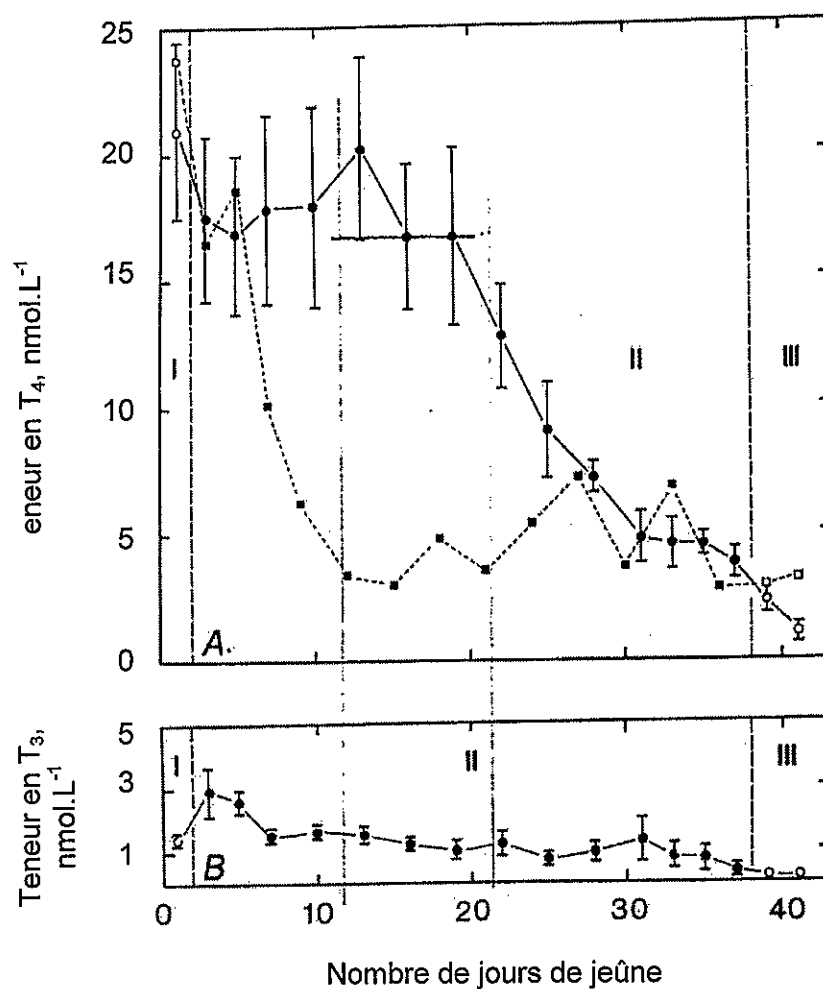


Figure 19 : Concentrations plasmatiques en T_4 (A) et T_3 (B) en fonction du temps au cours de la mue chez le Manchot royal (d'après Chérel *et al.* 1988)

Les chiffres romains I, II et III indiquent les trois phases du jeûne (§ 2.3.1.1).

2.2.3. Cycles alimentaires

2.2.3.1. Cycle alimentaire du Manchot royal adulte

La vie du Manchot royal adulte est rythmée par une alternance de séjours en mer et de séjours à terre (Figure 20), imposés par les contraintes de son cycle biologique (mue, reproduction). De fait, son cycle alimentaire suit aussi une alternance entre phases d'hyperphagie en mer, permettant la constitution d'importantes réserves énergétiques sous forme de graisse et de muscle, et phases de jeûne total à terre (Groscolas & Robin 2001).

Avant la mue pré-nuptiale très coûteuse en énergie, le manchot royal adulte effectue un voyage alimentaire en mer de 3 à 4 semaines, au cours duquel il stocke une quantité remarquable de réserves énergétiques : il atteint alors sa masse annuelle maximale (Chérel *et al.* 1988, 1988c). A l'issue du jeûne de mue, il atteint au contraire sa masse corporelle minimale (Chérel *et al.* 1988, 1988c ; Gauthier-Clerc *et al.* 2002) et repart aussitôt en mer reconstituer des réserves en vue de la reproduction. Ce voyage d'engraissement pré-nuptial dure 2 à 4 semaines, selon les besoins individuels et l'avancée de la saison (Gauthier-Clerc *et al.* 2002).

Les réserves ainsi accumulées permettent aux individus d'entamer un cycle de reproduction :

- subir un jeûne de 18 jours environ du début de la parade nuptiale à la ponte (Descamps *et al.* 2002) et synthétiser un œuf de 300 grammes environ pour les femelles,
- subir un jeûne de 18 jours environ du début de la parade nuptiale à la ponte et assurer ensuite la première période d'incubation, soit un jeûne total d'environ 38 jours (pouvant atteindre 50 jours en cas de retard de la relève) pour les mâles (Barrat 1976 ; Chérel *et al.* 1988c).

Par la suite, mâles et femelles subissent des jeûnes à terre plus courts : en moyenne 15 jours au cours des périodes alternées d'incubation, 7 jours au cours des périodes alternées de couvaison puis de 2 jours (en été) à 9 jours (en hiver) pour le nourrissage des poussins émancipés en crèche (Descamps *et al.* 2002). Même si ces périodes de jeûne sont plus courtes, la surconsommation en mer est encore de mise car les parents doivent nourrir un poussin dont les besoins croissent.

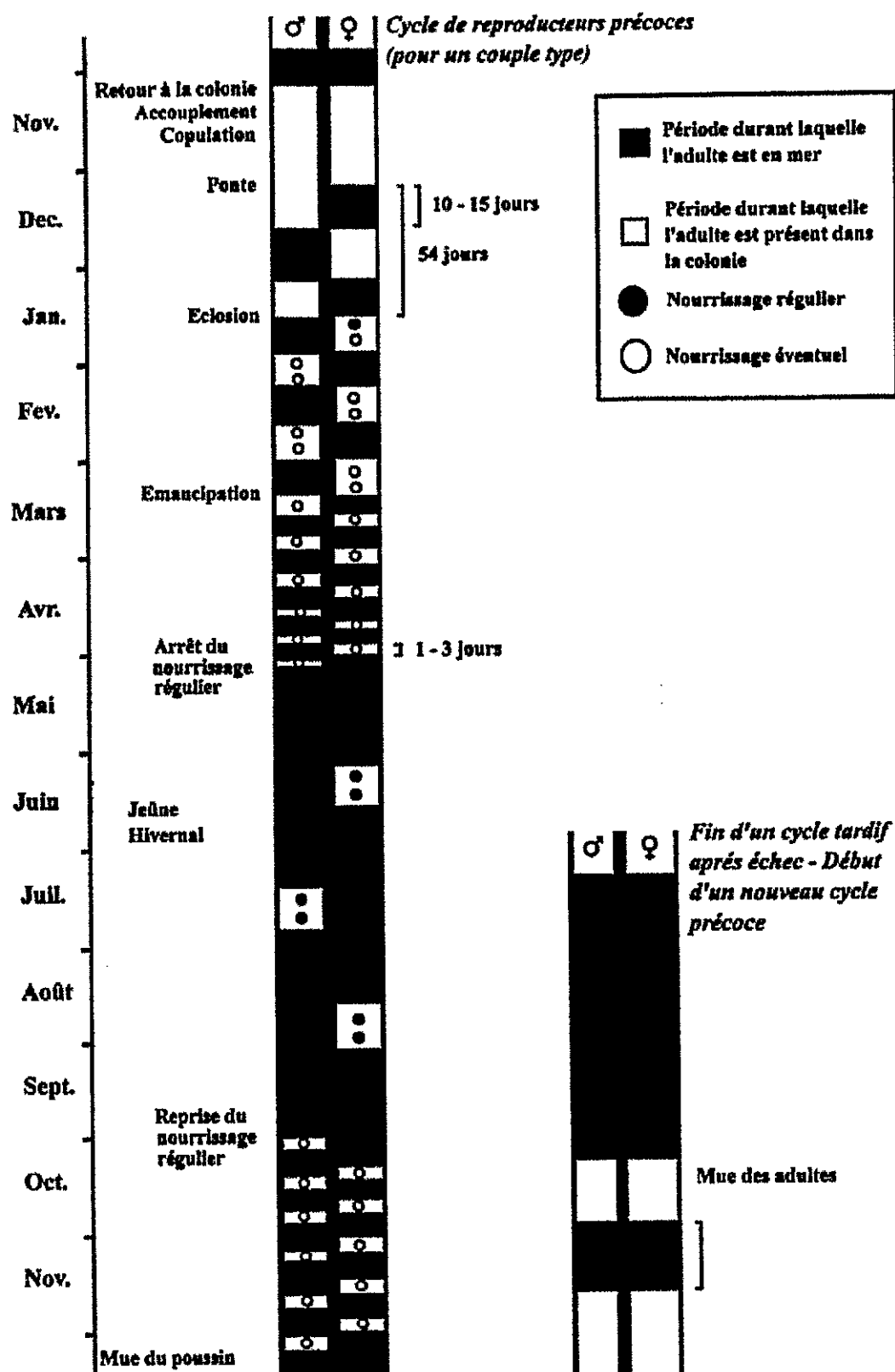


Figure 20 : Le cycle reproducteur du Manchot royal (d'après Ménard 1998)

2.2.3.2. Cycle alimentaire du poussin

Les apports alimentaires au poussin sont entièrement dépendants de l'alimentation par l'adulte, elle même dépendante de la biodisponibilité des mers environnantes.

En période estivale, les adultes accèdent facilement à une nourriture abondante (§ 2.1.2.1.2.) et peuvent approvisionner leur poussin de façon régulière et en adéquation avec leurs besoins. Les fréquences de nourrissages et la taille des repas délivrés sont importantes. Les myctophidés représentent plus de 90% du régime alimentaire ; d'une valeur alimentaire très élevée, ils sont propices à la croissance et au stockage d'abondantes réserves lipidiques (Chérel & Ridoux 1992 ; Gauthier-Clerc *et al.* 2002b). Pendant la période de couvaison ("brooding"), le poussin est nourri par le parent couveur qui régurgite de petites quantités plusieurs fois par jour (Stonehouse 1960). A partir de l'émancipation, les deux adultes s'investissent simultanément dans l'approvisionnement alimentaire du poussin. Les voyages parentaux en mer durent au plus une semaine et les quantités de nourriture ramenées augmentent au cours du temps. L'efficacité de l'approvisionnement est donc accrue, répondant ainsi aux besoins grandissants du jeune en pleine croissance. Au total, on estime à plus de 55 kilogrammes la quantité de nourriture distribuée au poussin au cours du premier été (Chérel & Ridoux 1992). Au printemps suivant, à la reprise des nourrissages, les transferts d'énergie au poussin sont également intenses : plus d'un kilogramme de bol alimentaire est régurgité au poussin en 1 heure, tous les 3 à 5 jours (Barrat 1976). Ces flux énergétiques très forts d'adultes à poussin permettent simultanément de soutenir une croissance intense et de constituer des réserves, en pré-hivernage et en pré-mue, chez le poussin de Manchoth royal (Chérel *et al.* 1996).

Par opposition, la biodisponibilité alimentaire océanique diminue pendant l'hiver, obligeant les adultes à entreprendre de longs voyages en mer (Clerquin 1998). Aussi, les fréquences de nourrissage et la taille des repas diminuent fortement (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976 ; Chérel *et al.* 1987, 1993). De plus, la composition alimentaire est modifiée. Les céphalopodes, d'une valeur alimentaire inférieure à celle des myctophidés, deviennent majoritaires : près de 60% en masse, contre 1 à 3% en été (Chérel *et al.* 1993, 1996). C'est la période de sous-alimentation hivernale, dite "de jeûne hivernal", pendant laquelle les poussins sont très peu nourris : au mieux une fois toutes les 5 à 6 semaines (Chérel *et al.* 1987 ; Descamps *et al.* 2002). Près de la moitié des poussins (Weimerskirch *et al.* 1992) subissent même un jeûne total durant 4 à 5 mois (Chérel & Le Maho 1985 ; Chérel *et al.* 1987). En définitive, le taux d'énergie délivrée au poussin durant la période hivernale est insuffisant pour maintenir son métabolisme, d'où la réduction des dépenses énergétiques, l'utilisation accrue des réserves et les forts taux de mortalité observés (Chérel *et al.* 1987, 1996 ; Van Heezik *et al.* 1993).

Lorsqu'il est amené à regagner la terre pour muer, se reproduire ou apporter les soins au poussin, le Manchot royal doit jeûner à plus ou moins long terme, en fonction de la durée de ses séjours hors du milieu aquatique. De même, le poussin émancipé est totalement dépendant de l'approvisionnement parental jusqu'à son propre départ en mer et est par conséquent contraint à jeûner à répétition, entre deux séances de nourrissages. Que ce soit au stade poussin ou au stade adulte, le Manchot royal montre donc une aptitude remarquable à alterner périodes d'hyperphagie et périodes de jeûne total, de façon naturelle, au cours de son cycle biologique (Groscolas & Robin 2001).

2.3. Contraintes imposées au poussin de Manchot royal au cours de son développement

2.3.1. Adaptation au jeûne prolongé

Parce que totalement dépendant de l'apport alimentaire parental au cours de son développement, le poussin de Manchot royal est amené à jeûner à répétition de façon naturelle, et notamment de façon très prolongée durant l'hiver (§ 2.2.3.2.). Pourtant, la croissance et le développement des jeunes animaux dépendent d'un apport énergétique suffisant et adéquat. Eu égard au coût nutritionnel et énergétique important de la croissance, ajouté aux besoins de maintenance des fonctions vitales de l'organisme, les périodes de restrictions alimentaires sévères s'avèrent souvent létales chez les jeunes individus. Seules quelques rares exceptions sont rencontrées dans le règne animal ; parmi elles, les bébés phoques qui, suite au sevrage, jeûnent à terre durant 2 à 12 semaines avant de partir en mer (Costa 1991) et le poussin de Manchot royal, capable de supporter un jeûne total durant les 5 mois de l'hiver austral (Chérel & Le Maho 1985). Ces espèces ont en effet su développer des stratégies d'adaptation au jeûne prolongé, d'autant plus remarquables chez des individus en développement.

2.3.1.1. Les trois phases du jeûne prolongé chez le poussin de Manchot royal

Au cours du jeûne prolongé, l'évolution de l'amaigrissement spécifique dm/mdt permet de différencier 3 phases distinctes (Figure 21, Chérel *et al.* 1987) :

- une période initiale de 6 jours environ, dite phase I, caractérisée par une perte de masse rapide et une diminution du dm/mdt , de plus de $30 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ à à peine $10 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$,
- puis une longue période dite phase II, caractérisée par une perte de masse modérée et régulière de l'ordre de $6 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$,
- enfin une phase terminale potentiellement létale, dite phase III, qui n'apparaît que dans les jeûnes extrêmes et est marquée par une brutale remontée du dm/mdt à plus de $20 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$.

La durée du jeûne est directement liée à la durée de la phase II.

2.3.1.2. Des adaptations physiologiques marquées

2.3.1.2.1. Constitution de réserves au préalable

Les grandes phases de jeûne s'engagent toujours lorsque les oiseaux ont acquis d'importantes réserves énergétiques au préalable (Chérel *et al.* 1988b). Dans le cas du poussin de Manchot royal, le jeûne hivernal succède à une première période estivale de nourrissages intensifs, au cours de laquelle les réserves auront normalement pu être constituées.

Ces réserves sont essentiellement lipidiques chez les manchots (Groscolas 1990). L'aptitude du Manchot royal, adulte ou poussin, à stocker de la graisse en période d'hyperphagie est très développée et constitue l'une des plus remarquables adaptations physiologiques au jeûne prolongé.

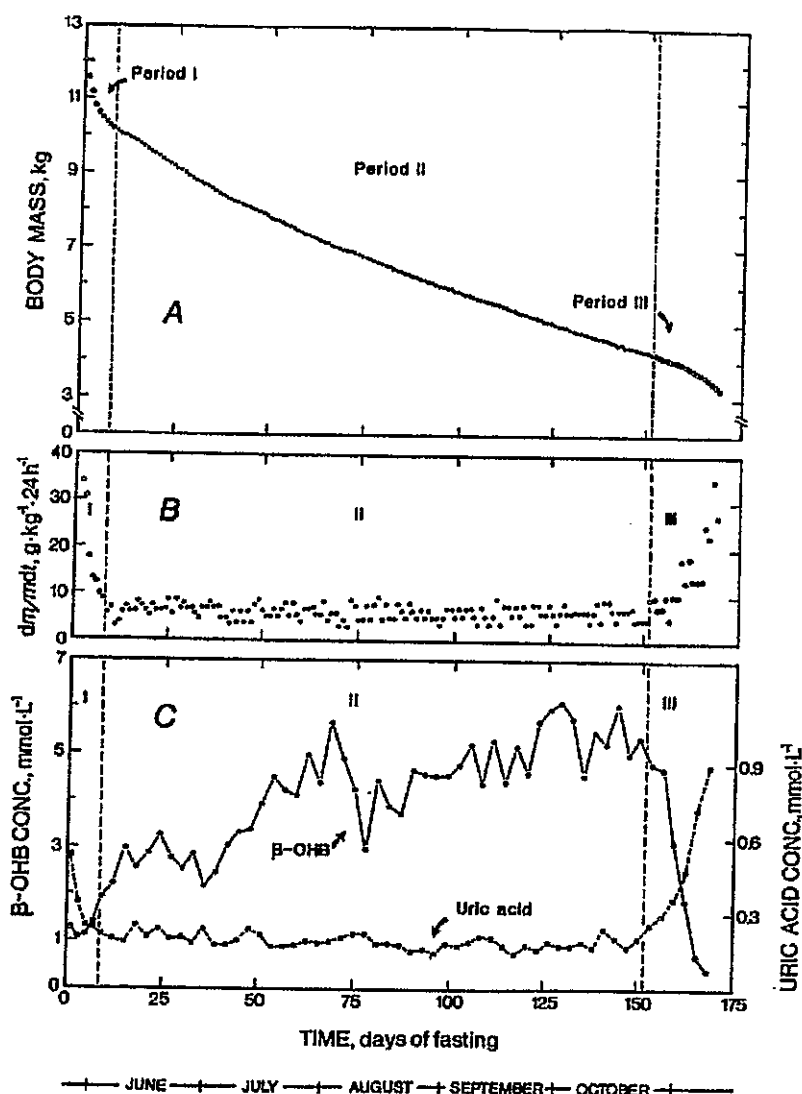


Figure 21 : Perte de masse (A), amaigrissement spécifique dm/mdt (B) et profil biochimique (C) au cours du jeûne total chez le poussin de Manchot royal (d'après Chérel *et al.* 1987)

"Time, days of fasting" : "Temps en nombre de jours de jeûne"

Les chiffres romains I, II et III indiquent les trois phases du jeûne (§ 2.3.1.1).

2.3.1.2.2. *Economie d'énergie*

La capacité à supporter un jeûne de longue durée passe nécessairement par la réduction maximale des dépenses énergétiques. Ces dépenses ont principalement 3 origines :

- Le métabolisme de base : le poussin de Manchot royal réduit son métabolisme de base de 30 à 40 % dès les premiers jours du jeûne (Barré 1976), grâce à la réduction des pertes de masse journalières qui se stabilisent en phase II (Le Maho & Groscolas 1990) et à la diminution de la température périphérique (Groscolas 1990).
- La lutte contre le froid : elle est relativement faible car les températures relevées à Crozet correspondent à la zone de thermoneutralité du Manchot royal. De plus, en cas d'intempérie, les poussins se regroupent en "tortues" afin de limiter leurs pertes énergétiques et de maintenir un environnement thermiquement neutre autour d'eux (Barrat 1976 ; Barré 1976 ; Groscolas 1990)).
- Les dépenses physiques et métaboliques : elles sont limitées au maximum durant les phases de jeûnes prolongés des poussins de Manchot royal. Ces derniers sont très statiques et très peu actifs durant la période hivernale.

2.3.1.2.3. *Adaptations métaboliques et hormonales*

Outre la réduction des dépenses énergétiques, l'utilisation optimale des réserves est une autre prérogative du jeûne à long terme. La stratégie communément adoptée par les espèces animales amenées à affronter des périodes d'anorexie prolongée, physiologiques (hibernation, migration, jeûne physiologique) ou provoquées (jeûne expérimental), consiste en une mobilisation et une utilisation préférentielles des lipides comme substrat énergétique, couplées à une épargne efficace des protéines corporelles (Castellini & Rea 1992).

Chez le Manchot royal, cela se traduit au cours de la phase II par une oxydation intense des réserves adipeuses, qui fournissent 93% de l'énergie nécessaire à l'animal, contre 7% en provenance des protéines corporelles (Figure 21, Chérel *et al.* 1987, 1994). Le processus d'épargne protéique développé au cours de cette phase est très efficace. Il assure ainsi la conservation des tissus maigres de l'organisme, fondamentale car la perte de 30 à 35% des protéines corporelles s'avère létale (Le Maho & Groscolas 1990). Cependant, la durée de cette épargne n'est pas illimitée. Elle est conditionnée par la quantité initiale de graisse : plus l'oiseau est gras, plus il pourra jeûner longtemps.

Globalement, la phase II peut être considérée comme un véritable état stable ("steady-state", Chérel & Groscolas 1999), qui permet aux espèces adaptées au jeûne de subir de longues périodes de déprivation alimentaire, en toute sécurité, comme parties intégrantes de leur histoire de vie.

2.3.2. Une croissance discontinue

La période d'élevage du poussin de Manchot royal, d'une durée totale de 11 mois (Descamps *et al.* 2002), peut être divisée en trois phases distinctes (Stonehouse 1960 ; Barré 1978 ; Weimerskirch *et al.* 1992) :

- une première phase de croissance intense, débutant à l'éclosion et s'achevant à la fin de la période estivale (fin avril-début mai),
- une phase d'amaigrissement et d'arrêt de la croissance staturale durant l'hiver austral,
- une seconde phase de croissance débutant avec la reprise des nourrissages en septembre.

En période estivale, les flux d'énergie transmis au poussin de Manchot royal par ses parents sont très importants : 25,7 W durant la première phase de croissance et 16,2 W durant la seconde. Croissance et constitution de réserves sont donc simultanément possibles en pré-hivernage et en pré-mue. En revanche, les flux énergétiques hivernaux sont moindres : de l'ordre de 1 W seulement (§ 2.2.3.2., Chérel *et al.* 1996). Or, la dépense énergétique du poussin de Manchot royal a été estimée à 2,6 W.kg⁻¹ pendant la période hivernale (Chérel *et al.* 1993c). Le taux d'énergie délivrée est donc insuffisant pour soutenir son métabolisme. Par conséquent, les dépenses énergétiques sont limitées et les réserves mobilisées : la croissance cesse, la masse corporelle diminue, les réserves énergétiques sont progressivement déplétées et la mortalité augmente (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976 ; Chérel *et al.* 1987 ; Van Heezik *et al.* 1993). La périodicité des apports énergétiques semble donc imposer une croissance hétérogène au poussin de Manchot royal.

2.3.3. Le passage du milieu terrestre au milieu aquatique

Durant la période d'élevage, le poussin de Manchot royal est inféodé au milieu terrestre. Cette période s'achève par le départ en mer. Le poussin est donc amené à développer préalablement des adaptations à la vie marine.

2.3.3.1. Adaptations morphologiques

Au cours de la mue juvénile, l'épais duvet mésoptyle, parfait isolant contre le froid mais n'autorisant pas l'immersion, est remplacé par un plumage téléoptyle compatible avec la vie en milieu aquatique. Ce nouveau plumage est composé de plumes courtes et rigides (Figure 22), insérées de façon dense en "tuiles de toit", qui forment une véritable carapace lisse, hydrofuge et imperméable en surface.

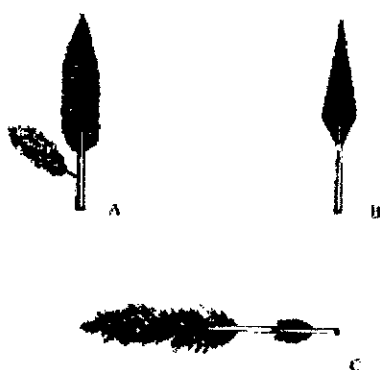


Figure 22 : Structure des plumes de Manchot royal adulte (d'après Ménard 1998)

A : Plume du corps avec hyporachis portant un duvet (environ 3 cm)

B : Plume de l'aile (environ 1,5 cm)

C : Lors de la mue, l'ancienne plume reste accrochée par le calamus à la nouvelle qui la pousse

De plus, les vexilles secondaires, implantées à la base de l'hyporachis des plumes du corps, forment une couche duveteuse entre la peau et la couche supérieure imperméable du plumage. Cette couche d'air isole particulièrement bien l'animal (Skora 1994 ; Marion 1995). Enfin, l'imperméabilité est renforcée par les sécrétions huileuses de la glande uropygienne dont les manchots s'enduisent le plumage (Marion 1995).

2.3.3.2. Adaptations physiologiques

Chez le poussin de Manchot royal, l'adaptation au milieu marin n'est pas innée. Elle s'acquiert progressivement suite à la mue juvénile, par des séjours prolongés en eau froide (4-5°C) de durée plus en plus longue. Il a été montré expérimentalement qu'à la première immersion, la perte de chaleur est très importante. L'équilibre qui existait à terre entre perte de chaleur et production de chaleur est rompu, ce qui se traduit par une hypothermie chez le poussin. Puis au fur et à mesure des immersions successives, la perte de chaleur diminue pour finalement atteindre une valeur proche de la valeur initiale dans l'air. De même, la température interne se stabilise et se maintient progressivement à un niveau élevé et constant (38,9°C). En revanche, la température périphérique cutanée diminue de plus en plus pour atteindre une valeur proche de la température de l'eau. Parallèlement, le métabolisme augmente considérablement et atteint 400% de sa valeur initiale dans l'air, dès la quatrième immersion. Par la suite, le métabolisme dans l'eau diminue après des séjours prolongés en mer. Le passage de la vie terrestre à la vie marine consiste donc en une véritable adaptation au froid pour le poussin de Manchot royal (Barré 1981).

3. Problématiques

Eu égard à son originalité et à ses adaptations physiologiques exceptionnelles, le développement du poussin de Manchot royal présente potentiellement un intérêt scientifique réel. Jusqu'à présent, les recherches se sont surtout concentrées sur l'adulte et peu d'études ont été menées sur le jeune. Seule la physiologie du jeûne prolongé durant la période hivernale a vraiment été explorée (Chérel *et al.* 1985, 1987). De nombreuses problématiques peuvent être soulevées, concernant :

- Le processus de croissance :
 - décrire le déroulement de la croissance, montrer sa variabilité et en définir les facteurs,
 - décrire les phénomènes histo-physiologiques de la croissance osseuse au cours des différentes phases de la croissance.
- Les modifications métaboliques et hormonales survenant au cours du développement
- Le stockage et la mobilisation des réserves énergétiques au cours du développement :

En effet, le stockage d'énergie sous forme de lipides qui anticipe le jeûne constitue la plus remarquable adaptation physiologique au jeûne prolongé chez les manchots; a fortiori chez leurs poussins. Pourtant, ce phénomène de dépôt est encore mal connu, du fait qu'il se déroule en mer pour l'adulte et qu'il n'a pas encore vraiment fait l'objet d'étude chez le poussin (Chérel *et al.* 1993b).
- La processus de mue du poussin de Manchot royal :
 - établir une phénologie précise,
 - déterminer les modifications métaboliques et hormonales survenant au cours du processus,
 - identifier les facteurs déterminants (Barré 1977 ; Vaucoulon *et al.* 1985).
- Le départ en mer, moment-clef de la vie du manchot :
 - définir les modalités du passage terre-mer : durée, phases, modifications comportementales,
 - déterminer les modifications métaboliques et hormonales survenant au moment du départ en mer,
 - définir les facteurs déterminants et favorisant du départ en mer.

DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE

L'écophysiologie est la discipline qui explore les adaptations des animaux à leur environnement fluctuant. La thématique de l'équipe dirigée par le Dr. René Groscolas s'inscrit dans ce champ de recherche : elle porte sur le stockage et l'utilisation des réserves énergétiques, en particulier de nature lipidique. En effet, les réserves énergétiques jouent un rôle-clé dans l'adaptation de l'animal à son milieu. Elles servent de "tampon énergétique" face à la variabilité de la disponibilité ou de l'accessibilité des ressources alimentaires (Blem 1976). Elles permettent de s'adapter et de survivre à des périodes de jeûne partiel ou total, ainsi que de faire face à un déséquilibre transitoire négatif entre ingestion et dépense d'énergie, suite par exemple à une dégradation des conditions environnementales ou lors de la réponse à un stress.

Du fait de ses aptitudes remarquables au jeûne et à l'engraissement naturels qui rythment son cycle biologique (Groscolas & Robin 2001), le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) constitue un modèle animal idéal pour cette thématique. De surcroît, cas unique chez les oiseaux, la croissance du poussin de Manchot royal est interrompue par une phase de jeûne quasi-total de plusieurs mois liée à la raréfaction hivernale de la nourriture (Chérel & Le Maho 1985). Ce jeûne hivernal est anticipé par le stockage d'abondantes réserves lipidiques (Chérel *et al.* 1993c), dont la formation commence dès le stade embryonnaire à partir des réserves vitellines (Decrock *et al.* 2001). Elucider les mécanismes du développement du tissu adipeux et du métabolisme des acides gras lors du développement et de la croissance chez cet animal apparaît donc d'un intérêt majeur.

Aussi avons-nous choisi de mener une étude sur les modifications métaboliques, hormonales et du tissu adipeux, survenant au cours de la croissance chez le poussin de Manchot royal. Ce travail a consisté en un suivi de poussins marqués, laissés en liberté dans la colonie, tout au long de leur développement post-embryonnaire. A des stades définis et réguliers du développement, les poussins étudiés ont été capturés, mesurés et pesés. Ils ont également fait l'objet de :

- prélèvements sanguins permettant la détermination ultérieure des concentrations plasmatiques de divers métabolites et de diverses hormones,
- biopsies de tissu adipeux sous-cutané, visant à déterminer les variations de la composition en acides gras de ce tissu au cours du développement post-natal, ainsi que les niveaux de sécrétion de la leptine (hormone intervenant dans la régulation de la balance énergétique, en inhibant la prise alimentaire et en stimulant la dépense énergétique, Hamann & Matthaei 1996) par ce même tissu,
- injections de solution d'eau tritiée afin de déterminer les variations de la composition corporelle et les flux d'eau au cours de la mue, d'après la méthode de dilution isotopique (Nagy & Costa 1980 ; Sheng & Huggins 1986).

Du fait des contraintes de temps présidant à la rédaction de ce travail, seules les données de masses corporelles, d'évolution de la stature, d'observations de terrain et de dosages des hormones thyroïdiennes seront traitées dans la partie expérimentale de cette thèse vétérinaire.

Dans un premier temps sont détaillés les matériels et méthodes utilisés pour la réalisation de l'étude présentée. Dans un second temps, les résultats concernant la croissance et la mue des poussins de Manchot royal sont exposés. Enfin, une discussion globale de ces résultats fait l'objet d'une troisième et dernière partie.

1. Matériel et méthodes

1.1. Lieu de l'étude

Cette étude a été menée de janvier 2001 à mai 2002, sur les individus de la colonie de Manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) de la Baie du Marin, Ile de la Possession (46°25' S, 51°45' E), Archipel de Crozet, Terres Australes et Antarctiques Françaises (T.A.A.F., Figure 23).

Située en contre-bas de la base permanente Alfred Faure, cette roquerie, dite "Grande Manchotière", est la seconde plus importante de l'île et regroupe approximativement 28.200 couples reproducteurs (Weimerskirch *et al.* 1992).



Figure 23 : Situation géographique des territoires des T.A.A.F.

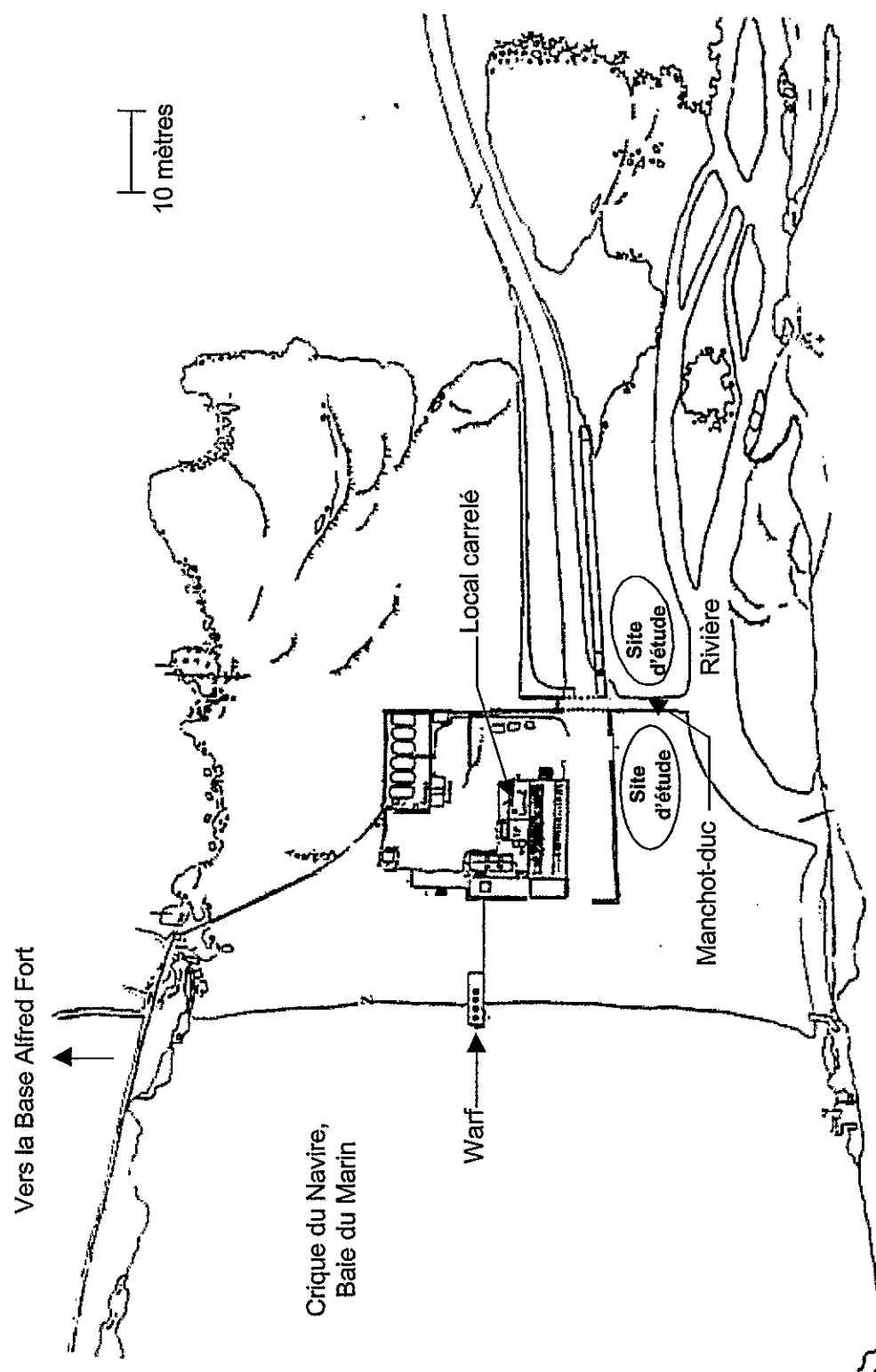


Figure 24 : Plan de la Grande Manchotière (d'après Clerquin 1996)

1.2. Lots d'étude : choix et suivi des individus

Le travail de terrain relatif à cette étude de la croissance et de la mue chez le poussin de Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) a été effectué sur des poussins de la "Grande Manchotière" (Figure 24) marqués par lots puis suivis sur le long terme en liberté, dans leur milieu naturel, jusqu'à leur départ en mer. Les caractéristiques des différents lots sont indiquées dans le tableau 1.

Tableau 1 : Caractéristiques des différents lots de poussins de Manchot royal constitués pour cette étude

Lots	Stade de marquage	Date de marquage	Effectif initial	Effectif final	Objectifs
1	Eclosion	Février 2001	42	4	Suivi du développement post-natal jusqu'au départ en mer
2	Fin de 1 ^{ère} phase de croissance	Avril-mai 2001	20	20	Suivi du développement post-natal jusqu'au départ en mer
Mue	Début de mue	Novembre 2001	18	17	Suivi détaillé du déroulement de la mue
2002	Eclosion	Janvier 2002	26	18	Suivi de la 1 ^{ère} phase de croissance

1.2.1. Lot I

1.2.1.1. Constitution du lot I

Ce premier lot d'étude a été constitué durant l'été austral 2001 en marquant des poussins en fin d'éclosion, à l'issue de leur extraction de la coquille. 40 poussins d'âge connu au jour près ont ainsi pu être marqués entre le 31 janvier et le 27 février 2001.

Etant donné qu'au cours de cette saison de reproduction 2001, les premières éclosions ont été observées au cœur de la colonie d'étude le 13 janvier et que deux grands pics d'éclosions sont survenus à la mi-janvier puis à la mi-février, nous considérerons qu'en terme de précocité, le lot I regroupe des poussins intermédiaires (n=20, éclos avant le 12 février 2001) à tardifs ou "late" (n=20, éclos après le 12 février 2001).

1.2.1.2. *Suivi du lot I*

Les poussins du lot I ont été capturés et manipulés régulièrement à différents stades de leur développement. En dehors de ces manipulations, un suivi à distance des individus en liberté a été assuré.

Jusqu'à la fin du mois d'avril 2001, ce suivi a été réalisé sur une base d'observations biquotidiennes, prenant en compte la localisation des individus, l'identité des parents assurant à tour de rôle la couvaison jusqu'à émancipation puis les éventuelles visites parentales aux poussins indépendants regroupés en crèches.

A partir de mai 2001, seule une vérification quotidienne à bi-hebdomadaire de la présence des poussins au sein de leur crèche respective a été assurée.

En cas de perte d'un individu, le cadavre était systématiquement recherché dans sa zone de localisation habituelle, parmi les dépouilles jonchant le sol de la manchotière.

1.2.2. Lot II

Du fait de la forte mortalité qui s'est exercée sur les poussins du lot I au cours des trois premiers mois de leur vie et qui a fortement entamé l'effectif de ce premier groupe, et par conséquent les chances de pouvoir suivre un nombre suffisant d'individus jusqu'à leur départ en mer, un second lot de poussins a été constitué en fin de période estivale.

1.2.2.1. *Constitution du lot II*

Les poussins du lot II ont été choisis parmi les individus les plus développés de la colonie d'étude, en terme de stature et de masse corporelle.

Vingt nouveaux "gros" poussins de masse corporelle avoisinant 10-12 kg (Barrat 1976) ont ainsi pu être marqués et incorporés à ce second lot du 23 avril au 4 mai 2001.

En outre, ces individus ont été sélectionnés dans une zone où les premières éclosions précoces avaient été observées massivement, à la mi-janvier 2001. Nous considérerons donc que ce lot II regroupe des poussins précoces ou "early" d'âge exact inconnu, mais vraisemblablement éclos vers le 15 janvier 2001.

1.2.2.2. *Suivi du lot II*

Au même titre que les poussins du lot I, les individus du lot II ont été régulièrement capturés et manipulés à compter de leur date de sélection et des recensements quotidiens à bi-hebdomadaires à distance ont été effectués.

1.2.3. Lot MUE

Afin de réaliser une étude spécifique de la mue chez le poussin de Manchot royal, un troisième lot dit "Lot Mue" a été constitué en novembre 2001.

1.2.3.1. *Constitution du lot Mue*

Pour des raisons logistiques, cette étude de la mue n'a pu être mise en oeuvre avant mi-novembre, date à laquelle de nombreux poussins avaient déjà débuté leur mue. Nous nous sommes donc appliqués à sélectionner dans la colonie les poussins les moins avancés en mue, et parmi eux, ceux en bonne condition corporelle.

En outre, le protocole prévoyait de manipuler ces animaux à une fréquence assez élevée (tous les 5 jours) ; aussi les avons-nous choisi dans une zone périphérique où nos intrusions induisaient un dérangement minimal de la colonie, notamment des adultes paradants et couveurs. Il s'agit d'un couloir de passage et d'accès à certains sites de la Grande Manchotière, dit "manchot-duc", couramment emprunté par les oiseaux de la colonie et dans lequel sont refoulés les "vieux" poussins lors de l'installation des nouveaux reproducteurs en octobre.

Les critères de choix présidant à la constitution de notre lot d'étude ont été les suivants :

- poussins localisés dans la zone du manchot-duc,
- perte des rectrices hivernales en cours, avec un maximum de rectrices hivernales encore présentes,
- croissance hors peau des nouvelles rectrices de remplacement la moins avancée possible,
- aucun signe de synthèse active de nouvelles plumes à l'exception des rectrices juvéniles,
- masse corporelle supérieure ou égale à 8 kg "à vide".

D'après ces critères, 18 poussins en "pré-mue" ou "début de mue" ont pu être sélectionnés du 14 au 26 novembre 2001.

1.2.3.2. *Suivi du lot Mue*

Les poussins du lot Mue ont été capturés et manipulés à une fréquence élevée : tous les 5 jours de leur marquage jusqu'à leur départ en mer.

En dehors de ces interventions, les animaux ont fait l'objet d'un suivi renforcé. Une ronde d'observation de tous les poussins du lot était effectuée quotidiennement, toutes les 2 heures au minimum, afin de détecter les nourrissages, leur fréquence, leur durée et les quantités régurgitées, ainsi que les modifications du comportement lors du passage terre-mer.

En cas de nourrissage observé, le poussin était capturé dès départ du parent, pesé puis immédiatement remis à sa place dans la colonie.

1.2.4. Lot 2002

Ce dernier lot d'étude a été constitué durant l'été austral 2002, sur le même modèle que le lot I en 2001 : en marquant des poussins en fin d'éclosion.

Vingt-six poussins d'âge connu au jour près ont ainsi pu être marqués entre le 10 janvier et le 21 février 2002.

Au cours de cette saison de reproduction 2002, les toutes premières éclosions ont été observées le 5 janvier et le premier grand pic d'éclosions est survenu entre le 10 et le 20 janvier, époque à laquelle a été constitué le lot 2002. Nous considérerons donc les poussins du lot 2002 comme précoces ou "early".

Le suivi des animaux de ce lot a été assuré de la même façon que celui mis en œuvre pour les poussins du lot I en 2001.

1.3. Protocoles de capture et de manipulation des poussins

Les poussins étudiés ont été capturés et manipulés à différents stades de leur développement, selon des protocoles propres à chacun des lots constitués.

1.3.1. Lot I et lot 2002

1.3.1.1. Stade J0

1.3.1.1.1. Repérage des éclosions

Les éclosions sont repérées par observation à distance d'œufs en place dans la poche incubatrice d'adultes couveurs, à l'œil nu ou à l'aide de jumelles, par recherche de coquilles trouées ou fendillées ou poussins en cours d'extraction de leur coquille.

Les parents sont choisis couvant en périphérie de la colonie, afin de minimiser le dérangement des individus voisins, occasionné lors de l'accès aux sujets étudiés et des manipulations répétées des poussins.

Lorsqu'une éclosion est détectée, le couveur correspondant est localisé, marqué temporairement par une tache de solution de bleu de Nil sur le poitrail (projetée à distance à l'aide d'une seringue de 50 mL), puis contrôlé 2 à 3 fois par jour jusqu'au stade final de l'éclosion. En effet, la durée totale de l'éclosion peut excéder 2 à 3 jours (Stonehouse 1960). La première intervention sur le poussin nouvellement éclos est effectuée à la fin de l'extraction de la coquille.

1.3.1.1.2. Entrée dans la colonie

Une fois un poussin repéré en fin d'éclosion, le manipulateur pénètre dans la colonie afin d'accéder au parent couveur, muni d'une cagoule à manchot et d'un œuf en plâtre factice

chaud. L'entrée dans la colonie et l'approche du parent couveur s'effectuent en douceur, en "slalomant" entre les couveurs situés entre nous et l'individu à manipuler, en empruntant le chemin le plus direct, afin de déranger un minimum d'oiseaux alentour.

1.3.1.1.3. Neutralisation du parent

Le manipulateur accède au parent couveur par l'arrière. Il serre alors la base des ailerons entre ses genoux, afin de les bloquer le long du corps de l'adulte. Cette légère contention permet de limiter les mouvements du couveur, de contenir son éventuelle agitation et son éventuel affolement, mais aussi de protéger le manipulateur des coups d'ailerons et de lui permettre de travailler le plus rapidement, précisément et efficacement possible.

Une cagoule est immédiatement enfilée sur la tête de l'adulte, en douceur. Une fois cagoulé et aveuglé, le manchot couveur retrouve instantanément son calme et "accepte" nos interventions : toute manipulation devient aisée.

Il convient d'effectuer au plus vite cette manipulation de neutralisation du parent, afin de limiter son stress et d'assurer le bon déroulement des opérations ultérieures.

1.3.1.1.4. Substitution du poussin par un œuf factice chaud

Une fois le parent neutralisé, le poussin est remplacé par un œuf factice chaud au contact de la plaque incubatrice, sur les pieds de l'adulte, puis ramené par le manipulateur en périphérie des couveurs.

1.3.1.1.5. Pesée et mesures

Le poussin est aussitôt pesé. Puis on mesure la longueur de l'aileron, du bec et du tarse, ainsi que le périmètre thoracique. De même, le duvet déjà présent est recensé, localisé et mesuré dans les différentes zones du corps fourmies.

1.3.1.1.6. Identification et marquage du poussin

A chaque poussin est attribué un numéro d'identification.

Le marquage des poussins est réalisé grâce à 2 morceaux de ruban adhésif de couleur, de dimension 5 x 10 mm, annotés au marqueur indélébile du numéro attribué au poussin et collés en largeur à la base des ailerons, face supérieure, avec un léger repli sur la face inférieure (2 mm maximum). On prête bien attention à ne pas ensérer les ailerons, afin de ne pas entraver la croissance des membres supérieurs et risquer de faire un garrot.

1.3.1.1.7. Remplacement du poussin

Le poussin marqué est ramené dans la colonie en suivant les précautions exposées ci-dessus, puis substitué à l'œuf factice dans la poche incubatrice du couveur.

1.3.1.1.8. Marquage du parent

Le parent est lui aussi marqué à l'aide d'adhésifs colorés et annotés au numéro de son poussin, collés sur les plumes à la base de l'aileron et dans le dos, à mi-distance entre les omoplates.

1.3.1.1.9. Fin de la manipulation

Enfin, la cagoule est retirée et le manipulateur s'écarte au plus vite de l'animal pour quitter la zone des couveurs.

Remarque : Il est essentiel d'effectuer ces manipulations le plus rapidement possible : en 10 minutes maximum des étapes (2) à (9). Cela apparaît notamment indispensable avant l'émancipation thermique du poussin, qui n'intervient que vers l'âge d'un mois (Barré & Rouanet 1981), afin d'éviter son refroidissement. En complément et toujours dans le même but, les poussins étaient maintenus au chaud dans nos vêtements au cours de la manipulation. Par ailleurs, il convient de limiter le temps de manipulation de ces animaux sauvages afin de ne pas perturber leur vie et de pas les imprégner.

1.3.1.2. Stade J7

A ce stade, les manipulations sont identiques à celles du stade J0.

Les rubans adhésifs servant au repérage et à l'identification des poussins sont changés si nécessaire (mauvaise adhésion, perte, effacement du numéro...). Si une relève a eu lieu depuis J0, le second parent est marqué de la même façon que précédemment.

De plus, les poussins du lot 2002 font l'objet de prélèvements sanguins par prise de sang chronométrée à ce stade (technique présentée dans le Tableau 2).

1.3.1.3. Stade J14

Les étapes d'approche, de neutralisation du parent, de substitution du poussin par un œuf factice chaud et de prise de sang chronométrée sont identiques à celles présentées aux stades précédents.

Puis, en vue de la mise en place d'un dispositif de repérage et de marquage des poussins appelé "Fish-Tag®", une anesthésie locale préalable est effectuée sur la zone de fixation concernée : à l'apex des omoplates, à mi-distance entre les deux structures osseuses. Après nettoyage du site d'injection à l'aide d'une solution de polyvidone iodée (Vétédine® solution, Vétéquinol), on procède à une injection sous-cutanée par infiltration traçante de 0,6 mL d'une solution injectable à 2% de lidocaïne (Xylovet®, Sanofi).

Pesée et mesures sont ensuite effectuées avant la pose du dispositif afin de laisser agir l'anesthésique.

Le "Fish Tag®" est une étiquette en plastique, en forme de T. La barre longitudinale du T, de couleur jaune, mesure environ 7 cm et porte un numéro de série qui nous servira à identifier l'animal marqué. La barre supérieure du T (transversale), de longueur 1 cm, est placée dans le chargeur du pistolet de mise en place, prévu à cet effet. L'embout pointu du pistolet est introduit sous la peau dans la zone préalablement anesthésiée, puis ressorti 1,5 cm plus crânialement. On presse alors sur la gachette. Le "Fish Tag®" en place dans le chargeur est expulsé dans l'embout du pistolet. On retire alors l'embout en faisant marche arrière et le "Fish Tag®" vient se placer dans le tunnel sous-cutané. La barre supérieure, transversale, bloque l'étiquette en l'empêchant de ressortir caudalement. La barre longitudinale, quant à elle, dépasse de 5 cm en arrière de la plaie et est bien visible sur la face dorsale du poussin.

La plaie est ensuite désinfectée à l'aide d'eau oxygénée et d'une solution de polyvidone iodée (Vétédine® solution, Vétoquinol).

On procède enfin au remplacement du poussin et au marquage du parent en fin de manipulation. Si un échange entre parents a eu lieu depuis J7 et qu'il s'agit d'une première relève sur poussin, le second couveur est marqué de la même façon que précédemment. S'il s'agit du premier parent marqué en J0 de retour, le marquage est renouvelé si nécessaire.

1.3.1.4. *Stade J25*

Effectué uniquement sur les poussins du lot I en 2001, selon un protocole identique à celui suivi au stade J7 pour ce lot d'étude.

Ce stade n'a pas été retenu en 2002 du fait des difficultés rencontrées. En effet, les parents sur poussin se sont avérés très délicats à manipuler à ce stade, sûrement trop proche de l'émancipation survenant à l'âge d'un mois environ (Barrat 1976, Weimerskirch *et al.* 1992) : parents très nerveux, trop facilement tentés d'abandonner leur poussin.

1.3.1.5. *Emancipation*

1.3.1.5.1. *Critère et repérage des poussins émancipés*

Lorsqu'un poussin est vu seul pour la première fois, il convient de distinguer une émancipation réelle d'un abandon précoce par un parent las d'attendre la relève.

Un poussin est considéré comme émancipé le jour où, bien que seul, il cesse de se réfugier dans la poche de n'importe quel adulte inoccupé susceptible de l'accepter, et commence à se rapprocher de 2 ou 3 autres poussins pour former une mini-crèche, sans que le fait d'être dépourvu de parent le perturbe.

1.3.1.5.2. Capture, pesée et mise à jeun

Une fois seuls, les poussins sont très mobiles dans la colonie et se dispersent rapidement à l'approche d'une menace, telle que l'intrusion incongrue d'un scientifique sur leur site de nourrissage. La phase d'approche doit donc être discrète et rapide afin que les poussins ne puissent réagir qu'au dernier moment. En outre, afin de faciliter leur capture et de minimiser le dérangement des adultes couveurs encore présents (pouvant être occasionné par la panique des poussins et les déplacements du manipulateur dans leur sillage), nous avons décidé d'utiliser une gaffe. Cet instrument métallique de 2 mètres de long, recourbé à son extrémité, permet de "crocheter" les poussins à la patte ou au cou, donc de les bloquer à distance et de les ramener vers nous, en limitant les "courses-poursuites" au milieu des couveurs.

Une fois capturés, les poussins sont pesés puis placés dans un parc de contention prévu à cet effet. Cette mise en parc d'une durée de 24 à 48 heures, a pour objet la mise à jeun des individus.

Remarque : Les observations biquotidiennes effectuées dans la colonie pour recenser la présence et l'activité des poussins étudiés nous ont permis aussi de détecter l'arrivée éventuelle de parents de poussins mis à jeun en parc. Dans ce cas de figure, le poussin concerné était immédiatement libéré et rendu à son parent.

1.3.1.5.3. Prise de sang chronométrée

La prise de sang est effectuée après la mise à jeun en parc de 24 à 48 heures décrite ci-dessus. Puis une nouvelle pesée et les mesures sont effectuées avant libération.

1.3.1.5.4. Seconde pesée à jeun et mesures

1.3.1.5.5. Marquage et libération

Dès que les mesures sont achevées, les poussins, déjà munis d'un "Fish-Tag®" depuis J14, sont dotés d'un ruban adhésif portant leur numéro d'identification à la base de l'aileron. Ils sont ensuite immédiatement replacés dans leur zone de vie : à l'endroit où ils ont été capturés 1 ou 2 jours auparavant.

1.3.1.6. Stades ultérieurs : de J45 au départ en mer

Après émancipation, les poussins sont capturés à 45 jours, puis 60 jours et par la suite sur une base mensuelle jusqu'à leur départ en mer : soit J45, J60, J90, J120, J150, J180, J210, J240, J270 et enfin J300.

A chacun de ces stades, le protocole suivi est identique à celui du stade "Emancipation".

Dès que leur stature l'a permis, les poussins ont été munis de bagues Darwick pyrogravées en plastique jaune, à l'aileron gauche, en plus du Fish-tag en place depuis J14.

1.3.2. Lot II

1.3.2.1. Constitution du lot et premier stade d'étude: "Fin de première phase de croissance (FC1)"

Il s'agissait de constituer un lot de poussins bien développés et gras, à l'aube de la période de restriction alimentaire hivernale (Adams *et al.* 1987, Chérel *et al.* 1993, Chérel *et al.* 1996). Ces poussins ont donc été choisis parmi les plus développés de la colonie, d'une masse corporelle de l'ordre de 10-12 kg, de fin avril à début mai 2001 (début d'amaigrissement début mai d'après Barrat 1976, début du jeûne hivernal le 26 avril \pm 8,8 jours en 1976 et le 13 avril \pm 11,6 jours en 1978 d'après Weimerskirch *et al.* 1992).

A cette époque, des poussins en crèche, susceptibles de répondre à ces critères, ont été capturés à l'aide d'une gaffe comme décrit précédemment. Les vingt poussins finalement sélectionnés ont reçu un numéro d'identification et ont été bagués à l'aileron gauche à l'aide de bagues Darwick jaunes pyrogravées.

Ils ont ensuite été pesés et mis à jeun. Vingt-quatre heures plus tard, une prise de sang chronométrée a été effectuée. Les poussins ont ensuite subi une seconde pesée à jeun et ont été mesurés, puis finalement libérés sur le site de capture.

1.3.2.2. Stades ultérieurs jusqu'au départ en mer

Par la suite, les poussins du lot II ont été capturés sur une base mensuelle selon le même protocole, jusqu'à leur départ en mer :

- "Fin de première phase de croissance (FC1)" fin avril-début mai,
- "Fin du premier mois de jeûne hivernal (JH1)" fin mai-début juin,
- "Fin du second mois de jeûne hivernal (JH2)" fin juin-début juillet,
- "Fin du second mois de jeûne hivernal (JH3)" fin juillet-début août,
- "Fin de jeûne hivernal (JH4)" fin août-début septembre (d'après Barrat 1976, Weimerskirch *et al.* 1992),
- "Début de deuxième phase de croissance (DC2)" fin septembre-début octobre,
- "Milieu de deuxième phase de croissance (MC2)" fin octobre-début novembre puis
- "Fin de seconde phase de croissance (FC2)" fin novembre-début décembre.

1.3.3. Lot Mue

Ce quatrième lot a été constitué afin d'étudier plus spécifiquement le processus de la mue chez le poussin de Manchot royal.

1.3.3.1. Capture et marquage des poussins du lot Mue

La constitution du lot d'étude a été effectuée selon les critères exposés dans le paragraphe 1.2.4.1.

Les 18 poussins sélectionnés ont reçu un numéro d'identification, ont été bagués à l'aile droite à l'aide de bagues Darwick jaunes pyrogravées et marqués à la nuque par une tache de peinture verte pulvérisée (Porcimarck®, Kruuse), afin de faciliter leur repérage et observation à distance.

Dans les 2 à 3 jours suivant la capture initiale pour constitution du lot, les poussins ont été recapturés pour le premier stade d'étude du lot Mue.

1.3.3.2. Stades d'étude : protocole et fréquence

- Capture dans la colonie
- Prise de sang chronométrée sans mise à jeun préalable
- Notation de l'état nutritionnel et de l'état de réplétion stomacale par palpation abdominale
- Pesée et mesures
- Bilan de l'état du duvet, de la croissance des nouvelles plumes et de l'avancement de la mue

Une attention particulière est portée à la cinétique de la mue. A chaque stade est effectué un bilan complet de l'état du duvet et/ou plumage de l'individu manipulé :

1. Détection de la synthèse des nouvelles plumes de contour dans le tissu sous-cutané

Dans un premier temps, le début de la synthèse des plumes de contour au sein des follicules sous-cutanés est détecté de manière invasive, grâce à une légère incision de la peau pratiquée entre les omoplates, selon le protocole suivant :

- Positionnement du poussin : avachi en décubitus ventral, en appui sur un aide de terrain,
- Coupe du duvet à ras dans la zone à inciser, en région interscapulaire, sur une surface de 25 x 25 mm environ,
- Nettoyage et désinfection de la zone à inciser par application d'une solution de polyvidone iodée (Vétédine® solution, Vétquinol),
- Anesthésie locale de la zone à inciser par infiltration traçante, par injection sous-cutanée de 1 mL d'une solution injectable à 2% de lidocaïne (Xylovet®, Sanofi),
- Incision de la peau sur 15 à 20 mm de long et 15 mm de profondeur, à l'aide d'une lame de scalpel n°10,

- Observation de l'aspect des follicules sous-cutanés : inactifs (noirs, fins, 2 à 3 mm de long) ou actifs (renflés à la base, au sein d'une gaine noire-bleutée, d'aspect gluant, baignée de liquide séreux de longueur variable comprise entre 4 et 10 mm),
- Mesure de la longueur des follicules à l'aide d'un réglet préalablement désinfecté dans l'alcool à 70°C,
- Suture de la plaie : 3 à 4 points simples cutanés à l'aide de fil à suture résorbable monté (Vicryl® 3/0, Ethicon),
- Application d'un antiseptique cicatrisant sur la plaie : aluminium en spray (Alumisol®, Sanofi).

Ce type d'incision est pratiqué au premier stade d'étude. En cas de non-activité des follicules, une seconde incision est envisagée au stade suivant ou plus, en fonction de l'état d'avancement de la mue chez le poussin concerné (cf § suivant). Un même poussin ne pourra être incisé que 2 fois au maximum.

2. Croissance des nouvelles plumes hors peau

D'autre part, l'apparition des nouvelles plumes hors peau est systématiquement recherchée à chaque stade, dans différentes régions du corps : queue (rectrices), pattes, bas ventre, bas du dos, poitrail, haut du dos, pointe des ailerons, nuque et sommet du crâne. Dès l'émergence des nouvelles plumes en dehors de la peau, la longueur de la partie externe est mesurée et relevée dans les zones citées ci-dessus, à chaque stade d'étude.

- Libération
- Fréquence des manipulations

A partir du premier stade d'étude de la mue dit L0, les poussins sont manipulés tous les 5 jours, de façon systématique, selon le protocole présenté ci-dessus. En cas de présence d'un des parents à la date de capture et de manipulation prévue, l'intervention est atermoyée jusqu'au départ de l'adulte, voire reportée au lendemain.

1.3.3.3. Observations et nourrissages

Comme reporté précédemment, les poussins du lot Mue font également l'objet d'observations renforcées : rondes effectuées quotidiennement, toutes les 2 heures au minimum, afin de détecter les nourrissages, leur fréquence, leur durée et les quantités régurgitées, ainsi que les modifications du comportement lors du passage terre-mer.

En cas de nourrissage observé, le poussin doit être capturé dès le départ du parent, pesé puis immédiatement remis à sa place dans la colonie.

1.4. Prélèvements sanguins et traitement des échantillons sanguins prélevés

La prise de sang est la toute première intervention effectuée rapidement et prioritairement sur les poussins dès l'instant de leur capture, sur le terrain.

1.4.1. Matériel et technique de prélèvement

Les prises de sang sont effectuées sur seringues montées, préalablement héparinées à l'héparine sodique injectable (Héparine Choay® 25000 UI /5 mL, Sanofi).

Tableau 2 : Matériel et technique de prélèvement sanguin chez le poussin de Manchot royal

	Avant émancipation	De 1 mois a 3-4 mois	A partir de 3-4 mois
Masse corporelle	inférieure à 2 kg	de 2 à 6-7 kg	à partir de 6-7 kg
Matériel de prélèvement	aiguille 23 G 0,6 x 25mm sur seringue 2 mL	aiguille 23 G 0,6 x 25mm sur seringue 2 mL	aiguille 22 G 0,7 x 40 mm sur seringue 5 mL
Site de ponction	veine jugulaire	veine alaire	veine alaire
Volume sanguin prélevé	1,2 à 2 mL	2 mL	2,5 mL

1.4.2. Contention

1.4.2.1. Cas des poussins avant émancipation

Avant émancipation, la contention est de préférence assurée par un assistant pendant que le manipulateur effectue la prise de sang.

L'assistant maintient le poussin en position verticale, tête dans une main, pattes contenues dans l'autre. Il le présente au manipulateur de profil, cou en extension, du côté où sera effectuée la ponction sanguine. D'une main, le manipulateur enserre le thorax du poussin afin de plaquer ses ailerons le long du corps et de limiter ses mouvements. L'index de cette même main est maintenu appuyé à la base du cou, afin de réaliser une légère compression permettant de mieux visualiser le trajet veineux. La ponction sanguine est réalisée de la main libre à la veine jugulaire présentée.

1.4.2.2. Cas des poussins de l'émancipation à l'âge de 3-4 mois

Dans cette catégorie d'âge, le prélèvement peut être effectué par un manipulateur qui assure seul contention et prélèvement.

Le manipulateur, assis sur le sol, place le poussin entre ses jambes et le laisse s'avachir sur lui, debout en appui sur ses pattes. Afin de s'assurer le calme et l'immobilité du poussin au cours de l'intervention, sa tête est enfouie dans les vêtements du manipulateur, contre le flanc situé du même côté que l'aileron à ponctionner. Ledit aileron est soulevé et maintenu en l'air d'une main. Le pouce de cette même main est appliqué fortement à l'aisselle afin de réaliser une légère compression. La ponction sanguine est réalisée de la main libre à la veine alaire dégagée.

1.4.2.3. Cas des poussins âgés de plus de 4 mois

Sur les poussins calmes et dociles, la technique présentée au § 1.4.2.2. peut encore être employée, mais la contention peut s'avérer insuffisante si l'animal bouge au moment du prélèvement. Aussi, une autre technique plus efficace pour la contention est adoptée. Le manipulateur, assis sur le sol, déséquilibre le poussin cagoulé pour le placer en décubitus latéral, sur le flanc opposé à l'aileron à ponctionner. Il le coince alors au sol dans cette position, entre ses jambes repliées en tailleur au-dessus du manchot. L'aileron à ponctionner, qui se retrouve en position supérieure, est dégagé. Le manipulateur l'enserme alors d'une main au niveau de l'aisselle, afin de le maintenir en appui sur la cuisse et de réaliser une légère compression. La ponction sanguine est effectuée par la main libre sur la veine alaire ainsi dégagée.

1.4.3. Le facteur temps

Il a été démontré que les facteurs de stress, tels que la durée de contention de l'animal et la durée du prélèvement sanguin, avaient une influence significative sur les concentrations plasmatiques de métabolites et d'hormones chez le Manchot royal adulte (Ménard 1998).

Afin de s'affranchir de ces réponses physiologiques au stress de contention et au facteur temps, susceptibles de modifier les concentrations des substances que nous désirons doser, toutes les prises de sang sont chronométrées. Le chronomètre est déclenché dès substitution du petit poussin par l'œuf factice durant la période d'élevage individuel et dès les premiers signes d'agitation des poussins émancipés en phase d'approche. Sont relevés les temps de fin de prise de sang.

Les prélèvements doivent être effectués le plus rapidement possible dès capture : en 5 minutes grand maximum et idéalement en moins de 2 minutes (Ménard 1998).

1.4.4. Etat nutritionnel

1.4.4.1. *Cas des prises de sang après mise à jeun préalable des poussins*

C'est le cas des poussins des lots I et 2002 à partir de l'émancipation, et du lot II sur toute la durée de leur suivi. Dans ce cas de figure, l'état nutritionnel du poussin est connu : à jeun depuis 24 à 48 heures.

1.4.4.2. *Cas des prises de sang sans mise à jeun préalable des poussins*

C'est le cas des poussins des lots I et 2002 avant émancipation, et du lot Mue sur toute la durée du suivi. Sans mise à jeun préalable, il faut tenir compte de l'état métabolique des individus au moment du prélèvement sanguin. A cette fin, une notation de l'état nutritionnel est systématiquement réalisée :

- Notation de l'état de réplétion de l'estomac par palpation de l'abdomen : "0" pour ventre vide, "1" pour présence d'un contenu digestif résiduel, "2" pour ventre à moitié plein et "3" pour estomac plein,
- Aspect et couleur des fécès,
- Date du dernier repas observé (surtout pour le lot Mue).

Ces indices de l'état nutritionnel des poussins au moment des prélèvements sanguins seront utilisés lors de l'interprétation des résultats d'analyses biochimiques plasmatiques.

1.4.5. Traitement des échantillons

A l'issue d'un prélèvement sanguin, le sang obtenu est immédiatement transvasé dans un tube héparine – lithium en polyéthylène de volume 5 mL. Les tubes sont centrifugés. Le plasma obtenu est aliquoté en échantillons de 350 à 150 μ L, en fonction des dosages à effectuer, dans des microtubes en polyéthylène de volume 500 μ L, dûment annotés. Les aliquots plasmatiques sont conservés quelques heures dans un réfrigérateur à une température de + 4°C sur le terrain, puis ramenés jusqu'au laboratoire scientifique dans de la glace pilée en glacière et enfin, stockés dans un congélateur à – 80°C jusqu'à analyse.

1.5. Pesée et mesures morphométriques

Pesée et mesures sont réalisées dans un second temps, suite au prélèvement sanguin.

1.5.1. Pesée

1.5.1.1. Chez le poussin âgé de 0 à 7 jours

De l'éclosion à l'âge d'une semaine, la pesée est effectuée sur le terrain. Le poussin est placé dans un sac en tissu confectionné "maison", de dimension 120 x 70 mm, et doté d'une cordelette faisant office d'anse du côté de l'ouverture. Le sac contenant un poussin est suspendu par son anse au crochet situé à l'extrémité d'un peson (Pesola), de capacité maximale 600 g et précision ± 5 g.

1.5.1.2. Chez le poussin âgé de 14 à 25 jours

Dans cette tranche d'âge, la pesée est encore effectuée sur le terrain. Les poussins sont placés debout, en appui sur leurs pattes, sur le plateau d'une balance électronique portative à affichage digital, de capacité maximale 2 kg et de précision ± 5 g.

1.5.1.3. A partir de l'émancipation

A partir de l'émancipation, le poussin est ramené dans notre abri de travail, situé au sein de la Grande Manchotière (Figure 24). Il est alors pesé debout sur une balance à plateau et à affichage digital (Precia Molen), alimentée sur secteur, de capacité maximale 30 kg et de précision ± 20 g.

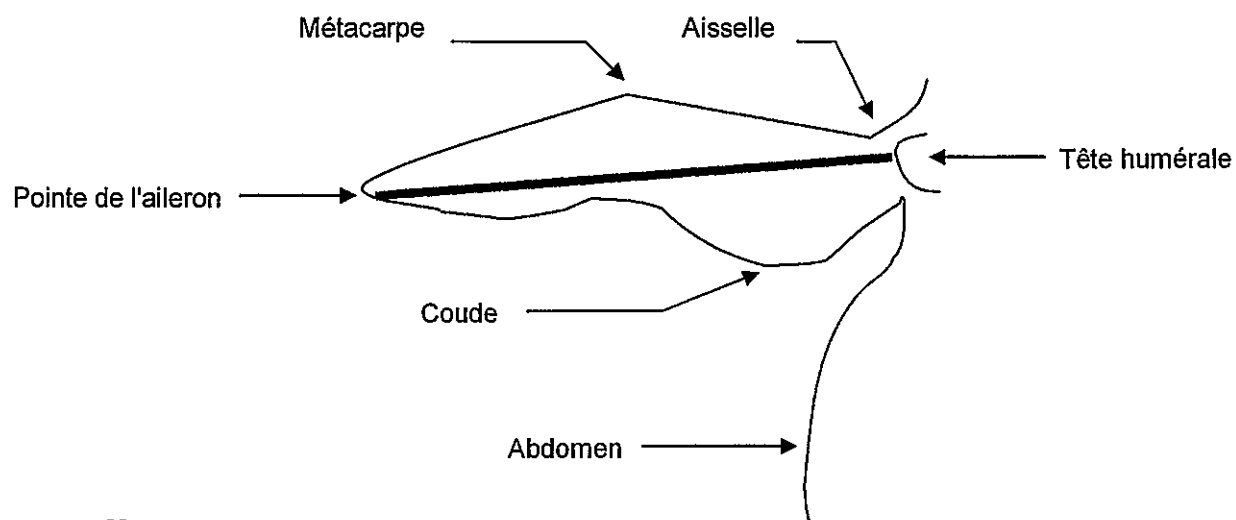
1.5.2. Mesures morphométriques

Ces mesures sont réalisées à l'aide de réglets métalliques de longueur 20 cm dans un premier temps, puis 50 cm pour l'aileron et le tarse dès l'âge de 2 mois environ.

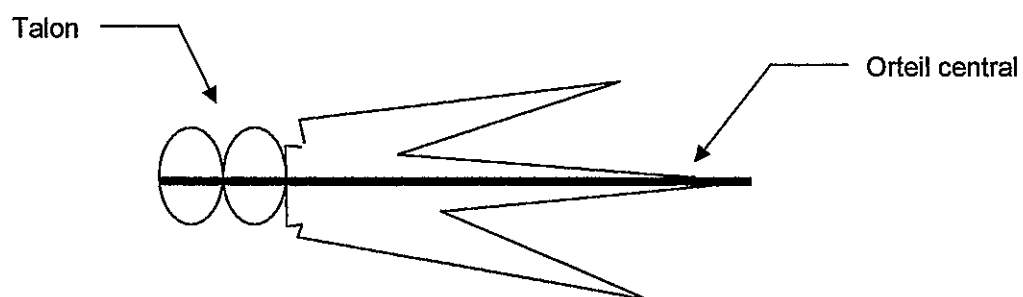
1.5.2.1. Longueur de l'aileron

La longueur de l'aileron est mesurée sur le membre placé en extension maximale et lue, réglet placé contre la partie proximale de la tête humérale, jusqu'à la pointe de l'aileron chez le poussin en duvet, puis jusqu'à l'extrémité de la première rémige chez le poussin en mue ou en plumage juvénile (Figure 25).

MESURE DE L'AILERON



MESURE DU TARSE



MESURE DU BEC

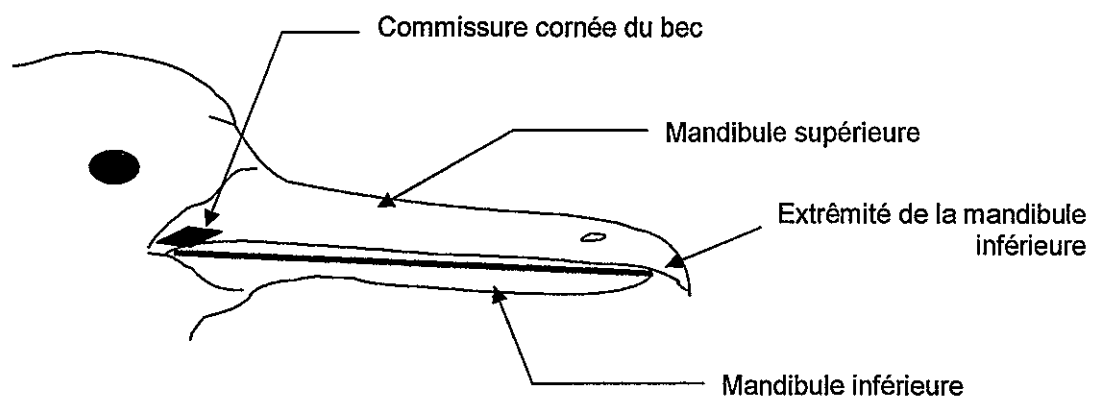


Figure 25 : Repères anatomiques utilisés pour les mesures morphométriques chez le poussin de Manchot royal

1.5.2.2. *Longueur du tarse*

La longueur du tarse est mesurée en maintenant le membre bien à plat. Une extrémité du réglet est placée juste à l'arrière du talon en face palmaire, et la valeur est lue à l'extrémité de la griffe de l'orteil central (Figure 25).

1.5.2.3. *Longueur du bec*

Est mesurée la longueur de la mandibule inférieure du bec. Tout en maintenant les mandibules légèrement écartées, une extrémité du réglet est positionnée à la commissure du bec et la valeur est lue à l'extrémité de la partie inférieure (Figure 25).

1.5.2.4. *Périmètre thoracique*

Le périmètre thoracique est mesuré sous les aisselles, à l'aide d'un bout de ficelle de lin de l'éclosion à l'émancipation, puis à l'aide d'un mètre-ruban de couture de longueur 100 cm.

1.5.3. Mesures des longueurs du duvet et des plumes

A chaque stade d'étude, la longueur du duvet puis des nouvelles plumes en croissance hors de la peau chez les poussins en mue, est mesurée à l'aide d'un réglet métallique de 20 cm, dans différentes zones du corps :

- queue : rectrices,
- pattes au-dessus de l'articulation tibio-métacarpienne,
- bas ventre à l'apex de la plaque incubatrice,
- poitrail,
- bas du dos,
- haut du dos,
- cou et/ou nuque,
- sommet du crâne,
- pointe de l'aileron : rémiges chez les poussins en mue.

De plus, chez les poussins du lot "Mue", les nouvelles plumes en synthèse et début de croissance sous la peau sont mesurées après incision comme exposé précédemment.

1.6. Dosages des hormones thyroïdiennes

Les hormones thyroïdiennes dosées sont la tri-iodo-thyronine (T_3) et la thyroxine (T_4) plasmatiques. Ces dosages sont réalisés par Radio-Immuno-Assay (RIA) sur échantillons de plasma entier, grâce à deux kits commerciaux (ICN Pharmaceuticals, Diagnostics Division, USA) : système de composants en phase solide pour dosage de la T_3 et système de composants en phase solide pour dosage de la T_4 monoclonal.

1.7. Analyses et traitements statistiques des données

1.7.1. Calculs

La saisie des données et les calculs ont été effectués grâce au logiciel tableur Excel 97®. Les valeurs moyennes obtenues sont présentées avec leur écart standard moyen (ESM).

1.7.2. Représentation graphique

Les graphiques et régressions ont été réalisés grâce au logiciel Sigma Plot® version 6.0.

1.7.3. Courbes de croissance

En vue de comparer les données de croissance entre groupes et poussins, nous avons utilisé la méthode graphique de Ricklefs (1967). Une équation logistique a été ajustée à la masse corporelle des poussins des lots I et 2002, jusqu'au pic de masse corporelle de fin de première phase de croissance, ainsi qu'aux données de croissance linéaire jusqu'au départ en mer des poussins du lot I. De même, une équation logistique a été ajustée aux poussins du lot "Mue" pour la croissance des nouvelles plumes durant la mue juvénile :

$$Y(t) = A [1 + e^{-K(t-t_i)}]^{-1}$$

Avec $Y(t)$ = masse corporelle (en g) ou longueur (en mm) du poussin à l'âge t (en jours), A = masse corporelle asymptotique (en g) ou longueur asymptotique (en mm), K = constante de croissance (en jour^{-1}), t_i = point d'inflexion de la courbe de croissance (en jours).

Les comparaisons ont été faites à l'aide des 3 paramètres obtenus par "fitting" sur données individuelles : A , K et t_i .

1.7.4. Statistiques

Le traitement statistique des données a été effectué grâce aux logiciels Sigma Stat® version 6.0 et S-Plus 2000.

Le test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnoff a été utilisé afin de tester la normalité des données à traiter.

Afin de réaliser des comparaisons entre deux groupes, les données suivant une loi normale ont été traitées par l'intermédiaire d'un test t non apparié ou apparié. Les données non gaussiennes, quant à elles, ont été soumises à un test non paramétrique : le test de la somme des rangs de Wilcoxon sur données indépendantes, et le test de la somme des rangs signés de Wilcoxon sur données appariées.

Dans le but d'effectuer des comparaisons multiples, les données indépendantes respectant une distribution normale ont subi un traitement statistique paramétrique ANOVA suivi d'un test de comparaison multiple Student-Newman-Keuls (SNK). Les données indépendantes ne bénéficiant pas d'une distribution gaussienne ont été analysées à l'aide d'un test non paramétrique dit test de Kruskal-Wallis, suivi d'un test de comparaison multiple de Dunn. Enfin, les données appariées ne bénéficiant pas d'une distribution gaussienne ont été analysées à l'aide d'un test non paramétrique dit test de Friedman, suivi d'un test de comparaison multiple.

Afin de pouvoir vérifier et quantifier les associations entre deux variables, les données normales ont été soumises à une corrélation de Pearson ; les données non gaussiennes à une corrélation de Spearman.

Enfin, afin d'exprimer les associations entre deux variables en termes mathématiques, c'est-à-dire de pouvoir prévoir la valeur d'une variable en fonction d'une autre variable mesurée, les données suivant une loi normale ont subi une régression linéaire.

Les résultats des tests statistiques sont jugés significatifs quand $P < 0,05$.

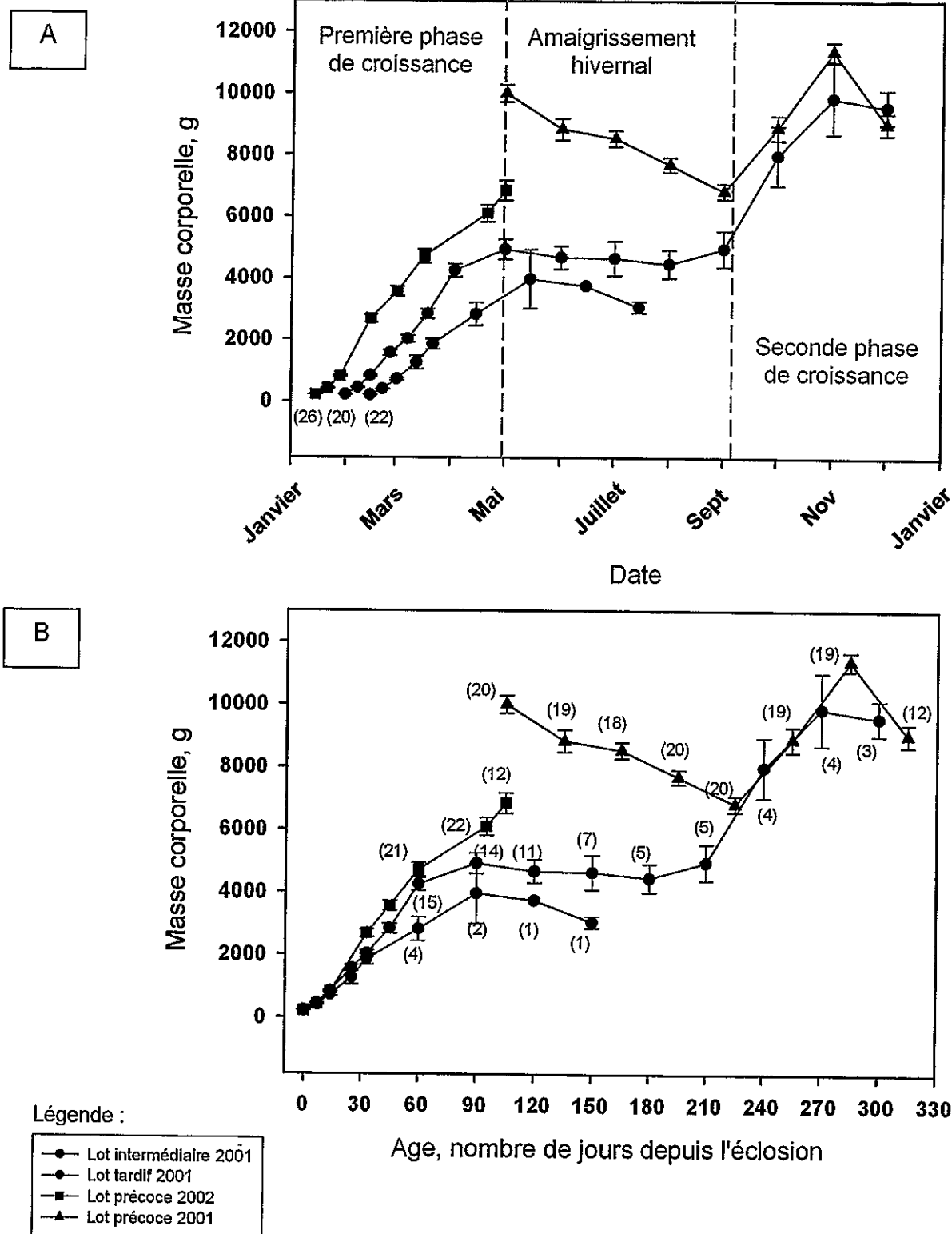


Figure 26 : Evolution de la masse corporelle chez le poussin de Manchot royal au cours de l'année (A) et en fonction de la date d'éclosion (B)

Les points des différentes courbes correspondent aux valeurs moyennes de masse corporelle, les barres verticales à l'E.S.M. Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif pesé à chaque stade.

2. Résultats

2.1. Croissance chez le poussin de Manchot royal

2.1.1. Déroulement général de la croissance

2.1.1.1. Mise en évidence des trois phases du développement

L'étude de l'évolution de la masse corporelle et de la stature des poussins au cours du temps permet de mettre en évidence trois phases distinctes du développement (Figure 26 et Figure 28) :

- Une première phase de croissance pondérale et linéaire intense : de l'éclosion au début du mois de mai,
- Une phase d'amaigrissement et d'arrêt de la croissance linéaire durant la période hivernale : de début mai à début septembre,
- Une phase de reprise de la croissance à partir de septembre.

2.1.1.2. La première phase de croissance

Cette première phase de croissance débute avec l'éclosion des poussins et s'achève au début du mois de mai :

- à l'âge de $105 \pm 1,1$ jours ($n=12$) pour les précoces de la saison 2002, éclos autour du 15 janvier 2002,
- à l'âge de $85,3 \pm 1,1$ jours ($n=14$) pour les individus du lot intermédiaire 2001, éclos entre le 31 janvier et le 10 février 2001,
- à l'âge de $71,5 \pm 6,4$ jours ($n=2$) pour ceux du lot tardif 2001, éclos durant la 3^{ème} semaine de février 2001.

2.1.1.2.1. Croissance pondérale

A l'éclosion, les poussins pèsent $216,9 \pm 2,8$ g ($n=67$).

Durant les trois premières semaines suivant l'éclosion, la croissance pondérale suit une progression quasi-exponentielle : $426,0 \pm 7,8$ g ($n=64$) à 7 jours, $795,4 \pm 18,3$ g ($n=62$) à 14 jours puis $1547,6 \pm 77,4$ g ($n=21$) à 25 jours (Figure 26). L'accroissement spécifique est alors maximal, de l'ordre de $80 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ ($\text{dm}/\text{mdt} = 79,1 \pm 2,6 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$, $n=101$) (Figure 31).

L'émancipation survient à l'âge moyen de $34 \pm 0,6$ jours ($n=52$), à une masse corporelle moyenne de $2288,9 \pm 85,9$ g ($n=52$). Puis, la croissance pondérale ralentit vers le 40^{ème} jour (temps d'inflexion moyen $t_i = 39,7 \pm 1,4$ jours ($n=30$), Figure 27 et Tableau 3). Elle se poursuit alors avec un accroissement spécifique moyen de $13,6 \pm 1,7 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ ($n=110$) jusqu'au début

du mois de mai. A cette époque, le pic de masse pré-hivernal, marquant la fin de la première phase de croissance, est finalement atteint (Tableau 5) : $9553,6 \pm 248,6$ (n=20) pour les poussins du lot précoce 2001, $4934,4 \pm 372,3$ g (n=14) pour ceux du lot intermédiaire 2001, $3968,0 \pm 956,0$ g (n=2) pour ceux du lot tardif 2001 et $6851,7 \pm 323,5$ g (n=12) pour les précoces de la saison 2002.

On ne relève pas de croissance pondérale différentielle en fonction de la date d'éclosion durant la première phase de croissance (Tableau 3). Les constantes de croissance K des poussins intermédiaires et tardifs 2001 ne sont pas significativement différentes (Test t : $P=0,344$). De même les constantes de croissance K des poussins tardifs 2001 ne sont pas significativement différentes de celles des poussins précoces 2002 (Test t : $P \leq 0,872$).

Figure 27 : Courbes de croissance pondérale des poussins 15-2001 (A) et 25-2002 (B) au cours de la première phase de croissance

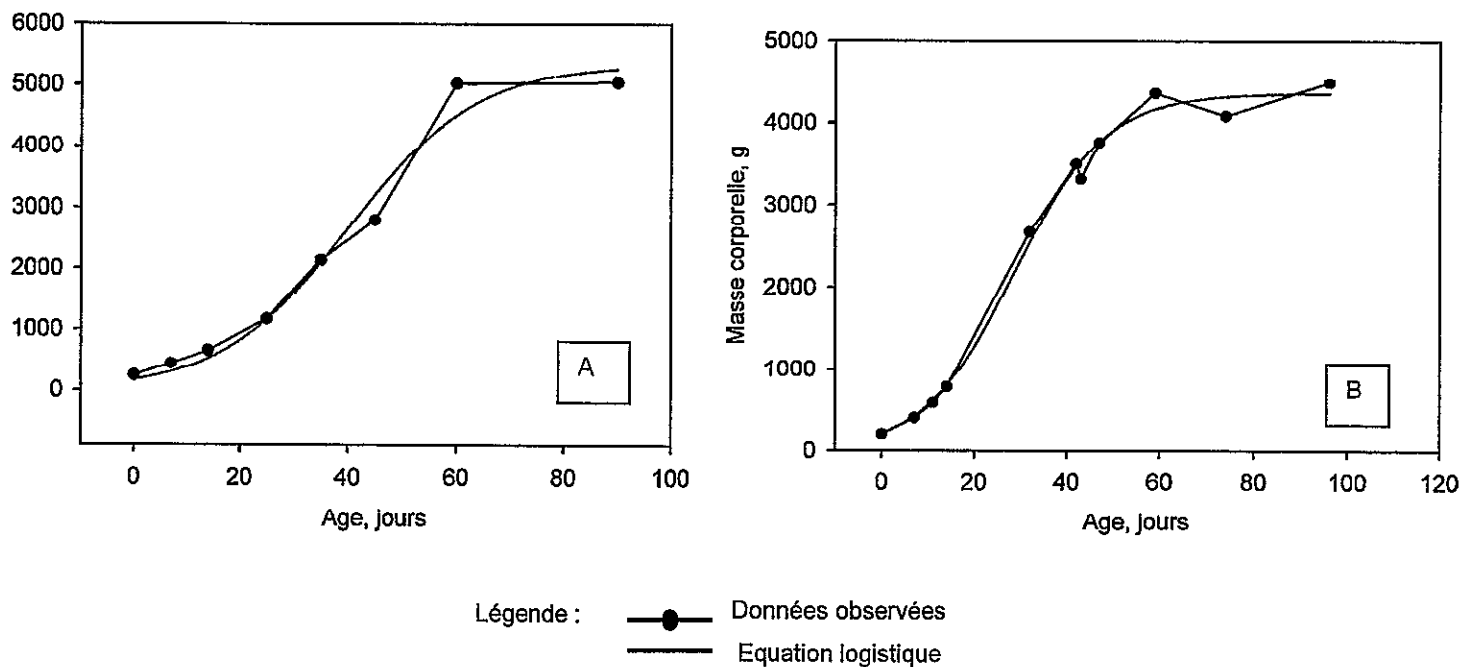


Tableau 3 : Récapitulatif des paramètres de croissance obtenus par la méthode graphique de Ricklefs, 1967

Poussin	r ²	p	K	A	ti	T 10 -90
P1-2001	0,98	0,00	0,06	5247,8	43,1	77,2
P4-2001	0,99	0,00	0,05	5317,2	45,2	91,5
P5-2001	0,99	0,00	0,06	6638,3	51,8	71,0
P6-2001	0,99	0,00	0,05	4581,8	48,4	89,7
P9-2001	0,98	0,00	0,06	6974,0	43,2	71,8
P10-2001	0,99	0,00	0,06	5825,2	39,1	69,7
P11-2001	0,97	0,02	0,12	3781,4	25,9	38,0
P12-2001	0,99	0,00	0,08	4020,1	30,3	52,1
P14-2001	0,96	0,01	0,08	4271,6	28,8	52,5
P15-2001	0,98	0,00	0,08	5357,8	40,3	52,1
P23-2001	0,92	0,09	0,07	3368,4	36,4	60,1
P38-2001	1,00	0,00	0,09	3374,0	28,5	49,0
P2-2002	0,98	0,00	0,06	6583,4	48,3	73,3
P3-2002	0,99	0,00	0,07	8334,9	46,2	64,9
P5-2002	0,98	0,01	0,06	6475,1	42,5	70,6
P6-2002	0,96	0,00	0,09	6740,9	41,8	51,3
P7-2002	1,00	<0,0001	0,09	5939,4	38,0	50,2
P8-2002	0,98	0,01	0,06	6208,9	44,5	71,6
P9-2002	0,98	0,00	0,05	6350,9	48,7	83,2
P11-2002	0,98	0,00	0,09	5699,6	34,2	50,7
P12-2002	0,99	<0,0001	0,07	6923,3	44,9	66,4
P13-2002	0,99	<0,0001	0,07	7487,4	37,0	63,4
P15-2002	0,99	0,00	0,12	4478,4	25,0	36,2
P16-2002	0,99	<0,0001	0,07	6725,9	39,7	60,5
P18-2002	0,97	0,03	0,07	5622,2	38,7	58,7
P20-2002	0,98	<0,0001	0,07	6551,5	39,1	62,6
P21-2002	0,98	<0,0001	0,06	6740,2	39,9	68,4
P23-2002	0,99	0,00	0,07	7484,1	47,7	61,7
P24-2002	0,99	0,00	0,05	5039,7	46,5	86,1
P25-2002	0,99	<0,0001	0,10	4357,6	28,7	43,4
Moyenne			0,073	5750,0	39,7	63,3
ESM			0,003	239,3	1,4	2,6

	K	A	ti
Poussins interm. 2001	0,071 ± 0,007	5201,5 ± 356,5	39,6 ± 2,9
Poussins tardifs 2001	0,081 ± 0,008	3371,2 ± 1406,8	32,4 ± 2,7
Poussins 2001	0,073 ± 0,006	4896,5 ± 362,3	38,4 ± 2,6
Poussins 2002	0,074 ± 0,004	6319,1 ± 247,6	40,6 ± 1,6
Global	0,073 ± 0,003	5750,0 ± 239,3	39,7 ± 1,4

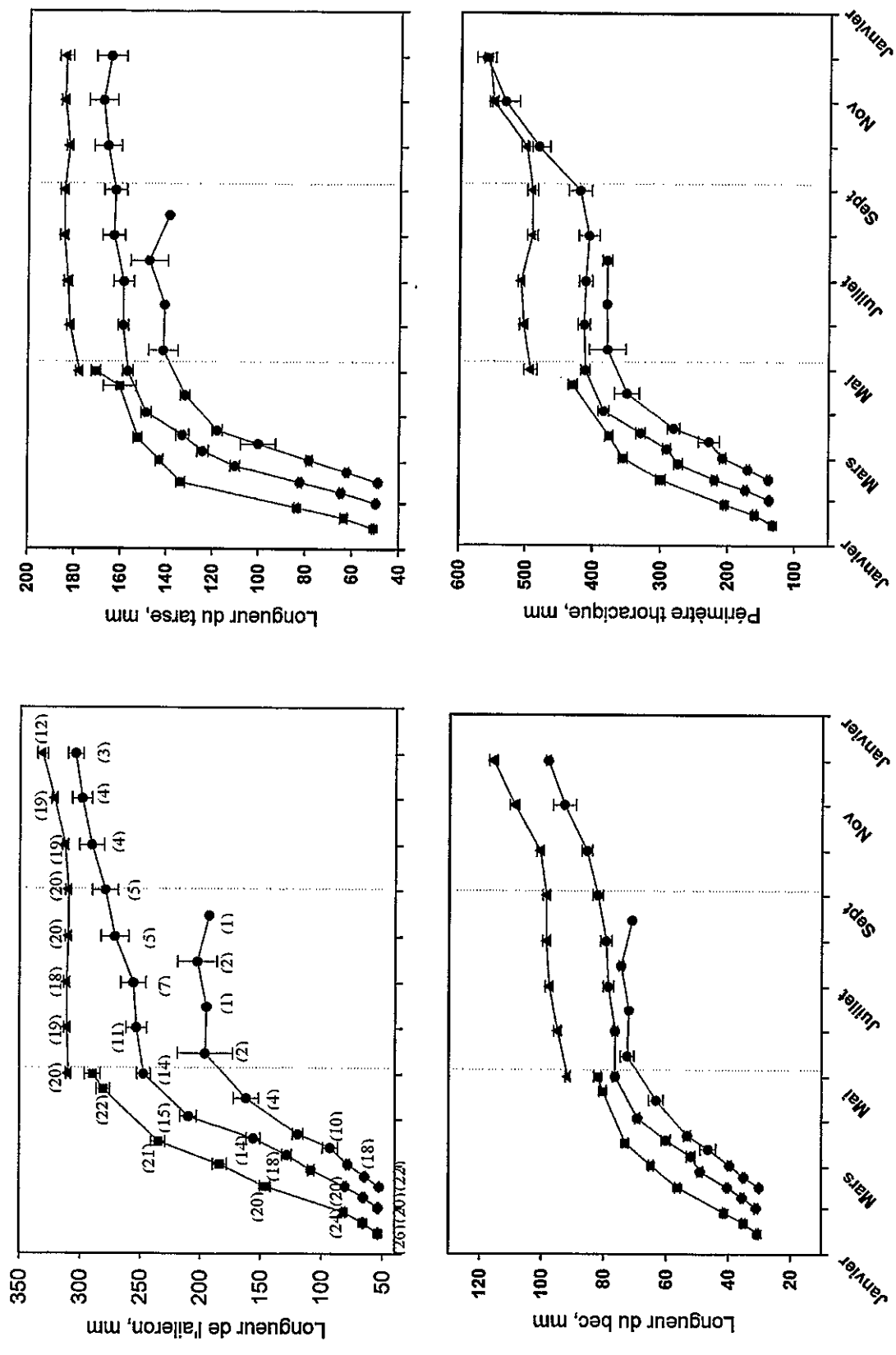


Figure 28 : Evolution de la stature chez le poussin de Manchot royal au cours de l'année

Légende : Les points des différentes courbes correspondent aux valeurs moyennes, les barres verticales à l'E.S.M. Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif mesuré à chaque stade.

2.1.1.2.2. Croissance staturale

Au cours de la première phase de croissance, la croissance staturale est intense. Entre l'éclosion et le début du mois de mai, la longueur de l'aileron, de moyenne $53,3 \pm 0,3$ mm (n=67) à l'éclosion, est multipliée par 2,5 (lot tardif 2001) à 6 (lots précoces). La longueur du tarse, de $49,9 \pm 0,3$ mm (n=67) à l'éclosion, et le périmètre thoracique, initialement égal à $138,7 \pm 1,1$ mm (n=42), sont triplés. Le bec, quant à lui, voit sa longueur initiale de $30,6 \pm 0,2$ mm (n=67) multipliée par 2,5 (lot tardif 2001), voire 3 (lot précoce 2001) (Figure 28).

Les paramètres de croissance, déduits des équations logistiques, mettent en évidence le caractère différentiel de la croissance linéaire (Figure 29 et Tableau 4). Le tarse croît plus vite que l'aileron, qui croît lui-même plus vite que le bec : $K \text{ tarse} > K \text{ aileron} > K \text{ bec}$ (Kruskal-Wallis : $P < 0,001$).

Tableau 4 : Récapitulatif des paramètres de la croissance staturale des poussins du lot I

Poussin	r ²	p	K aileron	A aileron	ti aileron	T 10-90
P4 - 2001	0,98	<0,0001	0,039	268,9	36,3	112,7
P9 - 2001	0,99	<0,0001	0,045	305,8	36,1	97,1
P11 - 2001	0,99	<0,0001	0,038	278,8	35,9	115,9
P44 - 2001	0,97	<0,0001	0,049	280,8	31,9	89,4
Moyenne			0,043	283,6	35,1	103,8
ESM			0,003	9,0	1,2	7,3
Poussin	r ²	p	K bec	A bec	ti bec	T 10-90
P4 - 2001	0,91	0,0	0,027	83,1	11,8	160,4
P9 - 2001	0,95	0,0	0,036	87,4	18,3	122,9
P11 - 2001	0,96	<0,0001	0,029	85,0	19,3	154,1
P44 - 2001	0,90	0,0	0,038	84,4	16,1	116,6
Moyenne			0,032	85,0	16,4	138,5
ESM			0,003	1,0	1,9	12,7
Poussin	r ²	p	K tarse	A tarse	ti tarse	T 10-90
P4 - 2001	0,99	<0,0001	0,051	151,8	10,3	86,0
P9 - 2001	0,99	<0,0001	0,074	174,3	14,7	59,4
P11 - 2001	0,99	<0,0001	0,056	161,8	13,2	78,7
P44 - 2001	0,99	<0,0001	0,083	167,0	13,3	52,9
Moyenne			0,066	163,7	12,9	69,2
ESM			0,009	5,5	1,1	9,0

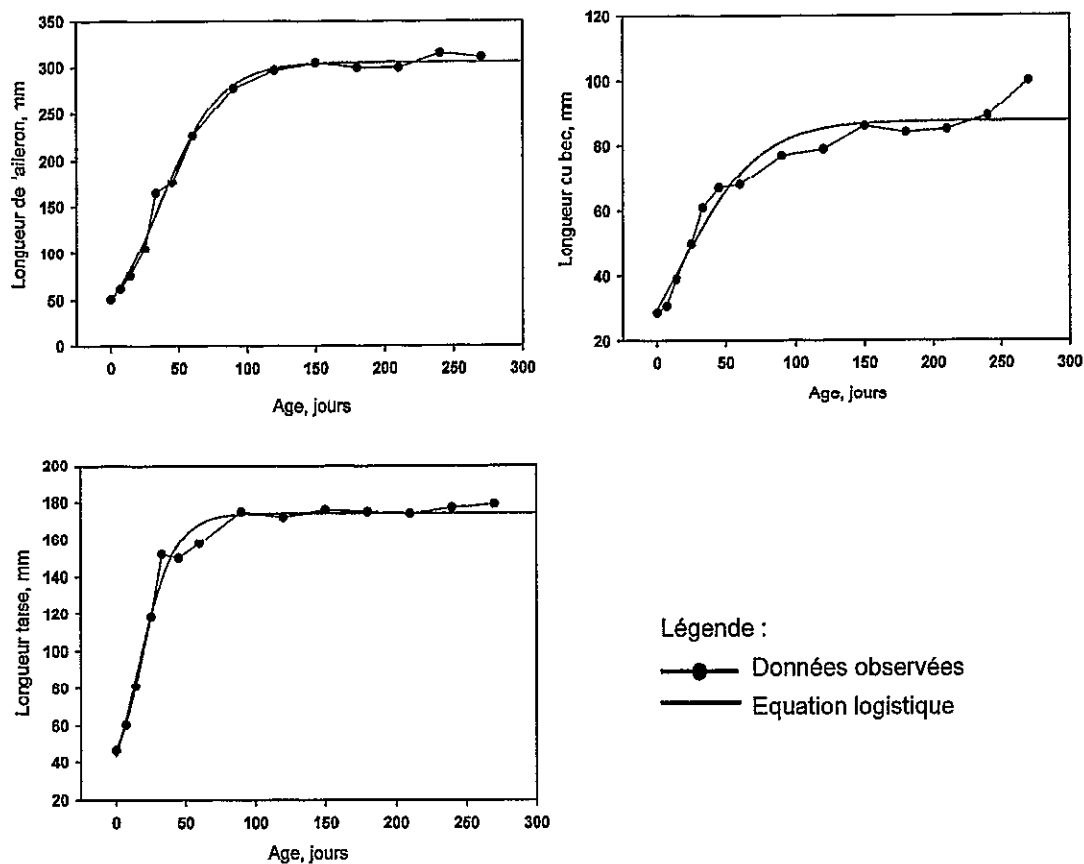


Figure 29 : Croissance staturale du poussin 9 du lot I

La vitesse de croissance est maximale jusqu'au 14^{ème} jour pour le tarse et le bec (ti moyen = $14,6 \pm 1,2$ jours, $n=7$) et jusqu'au 35^{ème} jour pour l'aileron (ANOVA : $P<0,001$ et SNK : $P<0,05$). En effet, le tarse croît à la vitesse moyenne de $2,33 \pm 0,09$ mm.j⁻¹ ($n=139$) jusqu'au 14^{ème} jour puis ce taux de croissance chute à $0,76 \pm 0,13$ mm.j⁻¹ ($n=200$) de moyenne jusqu'au début du mois de mai. De même, le bec croît à la vitesse moyenne de $0,75 \pm 0,13$ mm.j⁻¹ ($n=139$) jusqu'au 14^{ème} jour puis ce taux de croissance chute à $0,30 \pm 0,30$ mm.j⁻¹ ($n=204$).

A la fin de cette première phase, la stature atteinte par les poussins précoces et intermédiaires est proche de celle mesurée au départ en mer et de celle des manchots royaux adultes (Figure 30). Le tarse a atteint 90 à plus de 100% de sa taille adulte moyenne, l'aileron 75 à 95%. Bec et périmètre thoracique n'atteignent, quant à eux, qu'environ 60% de leur longueur définitive.

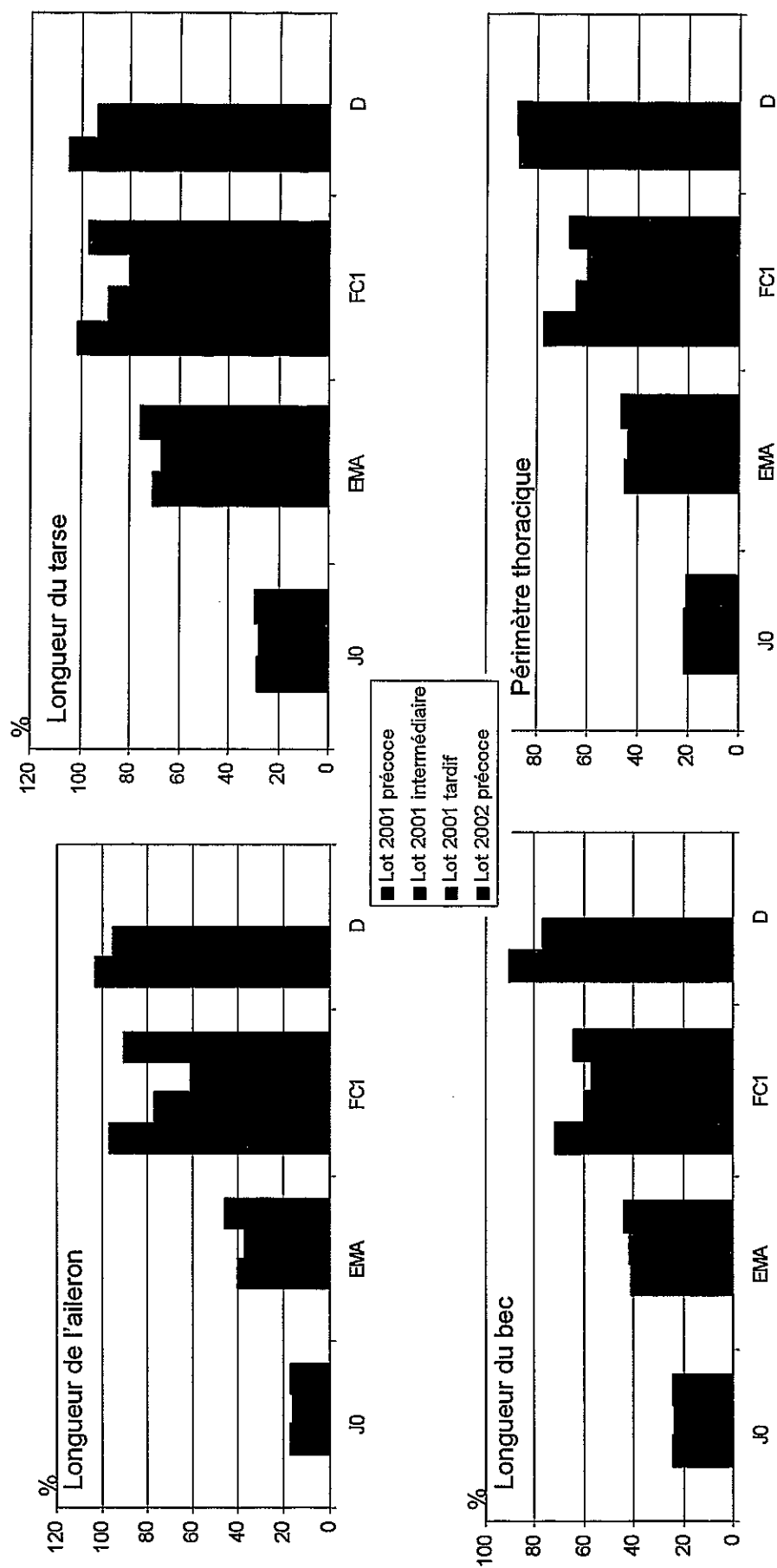


Figure 30 : Mensurations du poussin de Manchot royal en proportion des dimensions adultes moyennes*

J0 = éclosion ; EMA = émancipation ; FC1 = fin de première phase de croissance ; D = départ en mer
 * mesurées entre 1999 et 2001 sur 107 adultes de la Baie du Marin (d'après Robin, données non publiées)

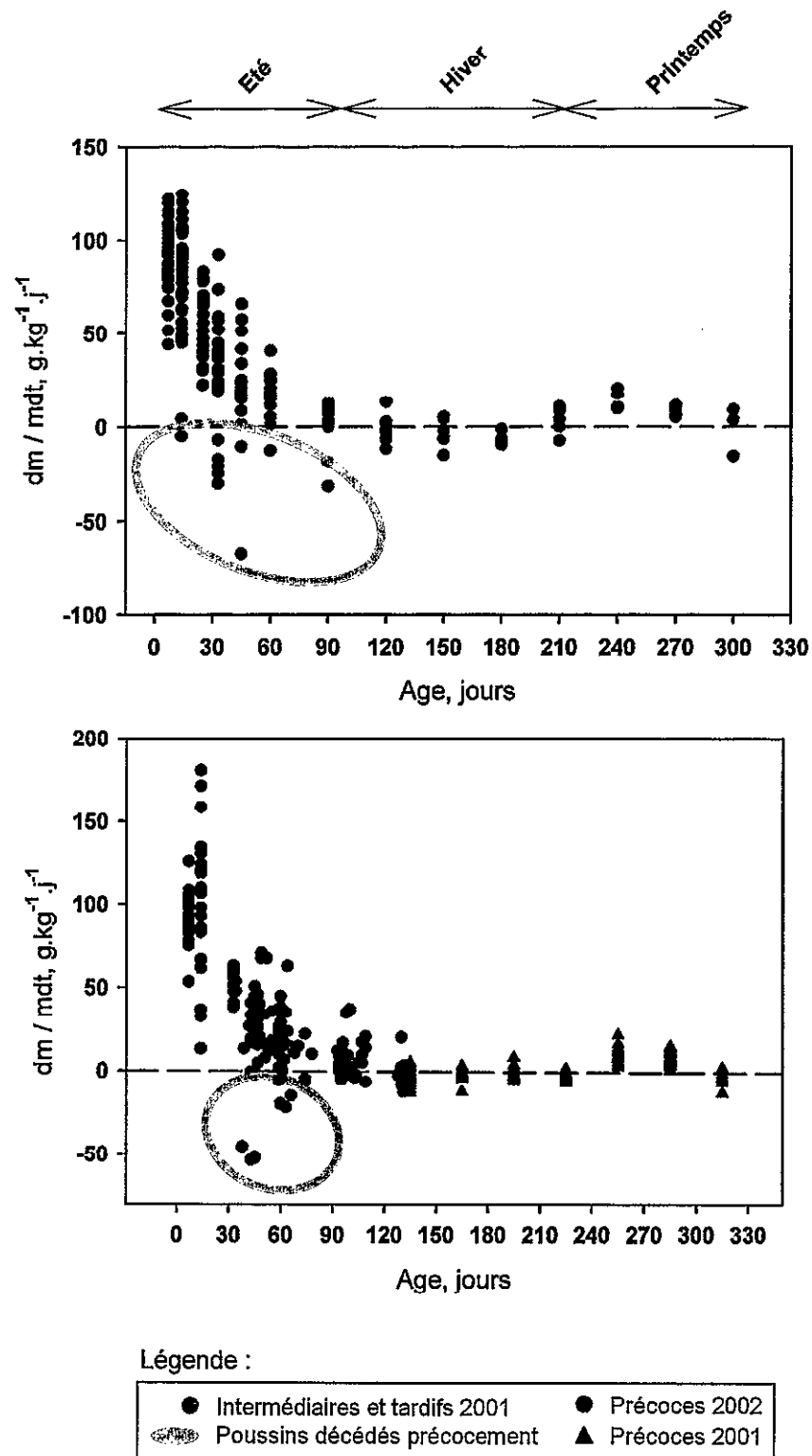


Figure 31 : Accroissement spécifique de la masse corporelle du poussin de Manchot royal

2.1.1.3. *La phase d'amaigrissement et d'arrêt de la croissance hivernale*

2.1.1.3.1. *Perte de masse corporelle*

A partir du début du mois de mai (fin de première phase de croissance), on assiste à une perte de masse significative de l'ensemble des poussins suivis (Figure 26 et Tableau 5 : Wilcoxon rangs signés : $P < 0,001$).

L'amaigrissement spécifique moyen est de $2,8 \pm 0,4 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ ($n=104$) pour les deux lots d'étude, entre début mai et début septembre (Figure 31). Il est constant sur toute la période hivernale (Lot précoce 2001 : Friedman $P=0,5587$; Lot intermédiaire 2001 : Friedman $P=0,7273$).

Corrélativement, le périmètre thoracique des poussins tend à diminuer (Wilcoxon rangs signés : $P=0,0094$).

2.1.1.3.2. *Arrêt ou ralentissement de la croissance linéaire ?*

Au cours de la période hivernale, la croissance staturale est freinée (Figure 28). Les taux de croissance chutent : à $0,04 \pm 0,01 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=109$) pour le tarse, à $0,06 \pm 0,01 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=109$) pour le bec et de $2,25 \pm 0,13 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=150$) à $0,07 \pm 0,12 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=107$) pour l'aileron.

On ne relève pas de différence significative entre la longueur de l'aileron en fin de première phase de croissance et sa longueur en fin de jeûne hivernal pour l'ensemble des poussins suivis (Wilcoxon rangs signés : $P=0,1728$).

En revanche, on note globalement l'existence d'une croissance résiduelle du tarse et du bec, de la fin de la première phase de croissance à la fin de la période hivernale (Tarse : Wilcoxon rangs signés $P=0,0011$; Bec : Wilcoxon rangs signés $P < 0,001$). Tarse et bec continuent à croître durant la première moitié du jeûne hivernal (mai-juin) : à $0,08 \pm 0,03 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=38$) pour le tarse et à $0,09 \pm 0,01 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=38$) pour le bec. C'est au cours de la seconde partie du jeûne (juillet-août) que leur croissance cesse (Tarse : Wilcoxon $P=0,0252$; Bec : Wilcoxon $P=0,0001$).

Stade Lot	Eclosion	7 j	14 j	Emancipation	45 j	60 j	Fin 1 ^{ère} phase de croissance	Fin de la période hivernale	Pré-départ	Départ en mer
Précoce 2001	-	-	-	-	-	-	9553,6 ± 248,6 (n=20) a / x	6827,0 ± 1101,7 (n=20) b / x	10664,0 ± 296,4 (n=16) c / n.s.	9019,2 ± 355,0 (n=10) a / n.s.
Interm. 2001	223,3 ± 5,9 (n=20) a / n.s.	443,6 ± 5,6 (n=20) a,b / n.s.	831,3 ± 34,9 (n=20) b,c / n.s.	2033,9 ± 10,8 (n=18) c,d / y	2843,3 ± 59,1 (n=14) d,e / y	4260,4 ± 204,8 (n=15) d,e / y	4934,4 ± 72,3 (n=14) e / y	4446,4 ± 654,6 (n=5) e / y	9858,0 ± 1160,5 (n=4) f / n.s.	9570,0 ± 56,0 (n=3) f / n.s.
Tardif 2001	212,6 ± 4,9 (n=22) a / n.s.	405,9 ± 13,0 (n=21) a,b / n.s.	727,2 ± 37,5 (n=18) b,c / n.s.	1859,6 ± 170,4 (n=10) c,d / y	-	2834,5 ± 162,0 (n=4) d,e / y	3968,0 ± 956,0 (n=2) e / y	- (n=0)	- (n=0)	- (n=0)
Précoce 2002	215,5 ± 4,2 (n=26) a / n.s.	427,4 ± 12,0 (n=23) a,b / n.s.	816,7 ± 23,9 (n=24) b,c / n.s.	2690,6 ± 126,6 (n=27) c,d / z	3574,1 ± 158,0 (n=19) d,e / z	4725,7 ± 225,1 (n=21) d,e / z	6851,7 ± 323,5 (n=12) e / z	-	-	-

Tableau 5 : Masses corporelles moyennes des poussins de Manchot royal des différents lots suivis entre 2001 et 2002

a,b,c : variations intragroupes significatives (Kruskal-Wallis : $P < 0,05$) / x, y, z : variations intergroupes significatives (Kruskal-Wallis : $P < 0,05$)

a,a : variations intragroupes non significatives ($P > 0,05$) / n.s. : variations intergroupes non significatives ($P > 0,05$)

2.1.1.4. *La seconde phase de croissance*

2.1.1.4.1. *Evolution de la masse corporelle*

A partir du début de mois de septembre, on assiste à une reprise significative de la croissance pondérale des poussins suivis (Figure 26 et Tableau 5 : Wilcoxon rangs signés $P < 0,001$). L'accroissement spécifique moyen s'élève à $8,9 \pm 0,7 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ ($n=48$) jusqu'au pic de masse de pré-départ (Figure 31). Relevé durant la première semaine de novembre 2001, ce pic de masse, d'une moyenne de $10503,0 \pm 306,7 \text{ g}$ ($n=20$), n'est pas significativement différent entre les deux lots d'étude (Wilcoxon : $P=0,6167$), mais significativement supérieur au pic de masse pré-hivernal (Wilcoxon rangs signés : $P < 0,001,0195$).

Puis globalement, la masse corporelle diminue à nouveau de façon significative jusqu'au départ en mer : de 14,4%, à une moyenne de $8989,5 \pm 1017,3 \text{ g}$ ($n=13$) (Wilcoxon rangs signés: $P=0,0171$). L'amaigrissement moyen est alors de $4,1 \pm 1,9 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ ($n=13$).

Parallèlement, le périmètre thoracique augmente significativement tout au long de la seconde phase de croissance (Friedman : $P < 0,001$), indépendamment de la perte de masse observée avant le départ en mer.

2.1.1.4.2. *Reprise de la croissance staturale*

Du début du mois de septembre jusqu'au départ en mer, on assiste à une reprise de la croissance de l'aileron (Wilcoxon rangs signés : $P=0,0005$), à un taux moyen de $0,28 \pm 0,04 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=61$) et du bec (Wilcoxon rangs signés : $P=0,0007$), à un taux moyen de $0,15 \pm 0,05 \text{ mm.j}^{-1}$ ($n=61$).

On relève également globalement une croissance significative du tarse durant cette phase (Wilcoxon rangs signés : $P=0,0226$). Mais ce n'est pas le cas des poussins du lot précoce 2001 dont la longueur du tarse ne varie plus (Wilcoxon rangs signés : $P=0,1146$).

2.1.2. Variabilité de la croissance

2.1.2.1. Variabilité interindividuelle en fonction de la date d'éclosion

2.1.2.1.1. Première phase de croissance

En 2001, on observe une différence très significative de masse corporelle et de stature entre lots en fin de la première phase de croissance (Tableau 6).

Tableau 6 : Masse corporelle et stature des poussins de la saison 2001 en fin de première phase de croissance

	Précoces 2001	Intermédiaires 2001	Comparaisons (Wilcoxon)
Masse corporelle (g)	9553,6 ± 248,6 g (n=20)	4934,4 ± 372,3 g (n=14)	$W_{20,16}=530$; $P<0,001$
Longueur de l'aile (mm)	309,7 ± 2,1 (n=20)	241,9 ± 7,4 (n=15)	$Z=4,9872$; $P<0,001$
Longueur du bec (mm)	91,5 ± 0,8 (n=20)	75,9 ± 0,8 (n=15)	$Z=4,9945$; $P<0,001$
Longueur du tarse (mm)	177,9 ± 1,5 (n=20)	154,9 ± 2,4 (n=16)	$Z=4,874$; $P<0,001$
Périmètre thoracique (mm)	493,9 ± 9,4 (n=20)	407,3 ± 7,0 (n=16)	$Z=4,7537$; $P<0,001$

L'étude des masses corporelles standardisées ($MC_{standardisée} = MC / \text{longueur du bec}$, en $g.mm^{-1}$) permet de s'affranchir de la stature des animaux et de prendre davantage en compte leur condition corporelle (**Figure 32**). En fin de première phase de croissance, il apparaît que les poussins précoces 2001 (lot 2) ont une masse standardisée moyenne significativement supérieure à celle des poussins intermédiaires et tardifs de la même année (lot 1), donc une meilleure condition corporelle à l'entrée dans la période hivernale : $104,4 \pm 2,6 g.mm^{-1}$ (n=20) contre $61,7 \pm 3,3 g.mm^{-1}$ (n=16) (Wilcoxon : $P<0,001$).

2.1.2.1.2. Jeûne hivernal

□ Perte de masse corporelle

Pendant la période hivernale 2001, on relève un amaigrissement significatif des poussins du lot précoce 2001 (Wilcoxon rangs signés : $P < 0,001$), qui accusent une perte de masse moyenne de $31,8 \pm 3,6$ % ($n=20$) sur la totalité de la période, conformément à la tendance globale. Corrélativement, leur périmètre thoracique diminue (Wilcoxon rangs signés : $P=0,0129$). Les poussins du lot intermédiaire perdent, quant à eux, $24,0 \pm 11,3$ % ($n=5$) de la masse atteinte en fin de première phase de croissance, mais cet amaigrissement n'est pas significatif (Wilcoxon rangs signés : $P=1$). En outre, on ne relève pas de diminution significative de leur périmètre thoracique (Wilcoxon rangs signés $P=0,4962$).

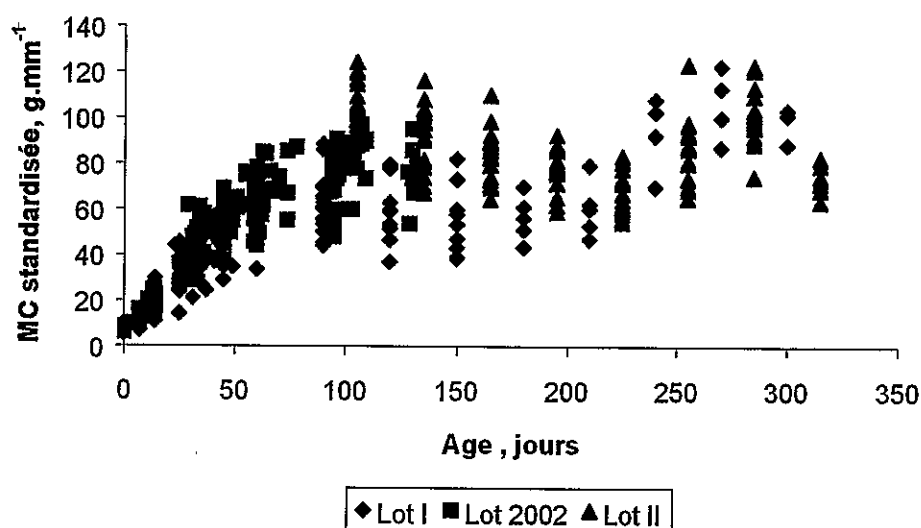


Figure 32 : Evolution de la masse corporelle standardisée au cours de la croissance chez le poussin de Manchot royal

□ Arrêt et/ou ralentissement de la croissance

On ne relève de différence significative entre la longueur de l'aile en fin de première phase de croissance et sa longueur en fin de jeûne hivernal dans aucun des deux lots d'étude (Lot précoce 2001 : Wilcoxon rangs signés $P=0,9252$; Lot intermédiaire 2001 : Wilcoxon rangs signés $P=0,0625$).

Si une croissance hivernale résiduelle du tarse et du bec a pu être mise en évidence de façon globale (§ 2.1.1.3.2.), en revanche, aucune croissance significative de ces parties corporelles n'est observée sur les poussins intermédiaires (Tarse lot intermédiaire 2001 : Wilcoxon rangs signés $P=0,5236$; Bec lot intermédiaire 2001 : Wilcoxon rangs signés $P=0,0668$).

Par opposition, la croissance du tarse et du bec continue chez les poussins précoces (Tarse lot précoce 2001 : Wilcoxon rangs signés $P=0,0018$; Bec lot précoce 2001 : Wilcoxon rangs signés $P=0,0001$), conformément à la tendance globale.

2.1.2.1.3. *Seconde phase de croissance*

□ Evolution de la masse corporelle

A la fin du jeûne hivernal, on relève une différence significative de masse corporelle entre lots précoce et intermédiaire 2001 (Tableau 5, Wilcoxon : $P=0,0043$).

Cette différence s'efface à partir du milieu de la deuxième phase de croissance : il n'existe plus de différence intergroupe significative au pic de masse de pré-départ et au départ en mer (Tableau 5).

□ Croissance staturale

Durant cette phase de reprise de la croissance, bec et aileron grandissent de façon significative dans les deux groupes, précoce et intermédiaire (§ 2.1.1.4.2.). En revanche, le tarse ne grandit plus chez les individus du lot précoce, alors qu'une croissance globale peut être mise en évidence (§ 2.1.1.4.2.). L'échantillon du lot intermédiaire est trop petit pour pouvoir être soumis directement à un test statistique.

Au départ en mer 2001, l'aileron, le bec et le tarse les animaux précoces sont significativement plus longs que ceux des poussins intermédiaires (Aileron : Wilcoxon $P=0,0154$; Bec : Wilcoxon $P=0,0109$; Tarse : Wilcoxon $P=0,0219$). En revanche, il n'y a pas de différence statistique entre les différents périmètres thoraciques (Wilcoxon : $P=0,718$).

□ Condition corporelle

En fin de seconde phase de croissance, les poussins du lot intermédiaire 2001 (lot 1) partent en mer avec une masse standardisée moyenne de $97,7 \pm 5,7$ ($n=3$), significativement supérieure à celle des poussins précoces 2001 (lot 2), qui s'élève alors à $73,9 \pm 2,3$ ($n=10$) (Figure 32 ; Wilcoxon : $P=0,0091$).

Tableau 7 : Masse corporelle et stature des poussins de la saison 2001 au départ en mer

	Précoces 2001	Intermédiaires 2001	Comparaisons (Wilcoxon)
Masse corporelle (g)	8815,3 ± 349,0 g (n=10)	9570,0 ± 556,0 g (n=3)	$W_{10,3}=61$; $P=0,1608$
Longueur de l'aileron (mm)	327,3 ± 4,1 (n=13)	304,3 ± 6,4 (n=3)	$Z=2,4234$; $P=0,0154$
Longueur du bec (mm)	114,9 ± 1,3 (n=12)	98 ± 0,7 (n=3)	$Z=2,5465$; $P=0,0109$
Longueur du tarse (mm)	184,1 ± 2,5 (n=13)	164,7 ± 6,5 (n=3)	$Z=2,2921$; $P=0,0219$
Périmètre thoracique (mm)	566,3 ± 8,1 (n=12)	561,7 ± 14,3 (n=3)	$Z=0,3612$; $P=0,718$

2.1.2.2. Variabilité inter-annuelle

Les performances de croissance des poussins précoces varient très significativement entre les saisons de reproduction 2001 et 2002 (Tableau 8).

Tableau 8 : Comparaison interannuelle de la masse corporelle et de la stature des poussins de Manchot royal en fin de première phase de croissance

	Précoces 2001	Précoces 2002	Comparaisons (Wilcoxon)
Masse corporelle (g)	9553,6 ± 248,6 g (n=20)	6851,7 ± 323,5 g (n=12)	$W_{20,12}=445$; $P<0,001$
Longueur de l'aileron (mm)	309,7 ± 2,1 (n=20)	289,8 ± 6,5 (n=12)	$Z=3,3522$; $P=0,0008$
Longueur du bec (mm)	91,5 ± 0,8 (n=20)	82,0 ± 1,2 (n=12)	$Z=4,429$; $P<0,001$
Longueur du tarse (mm)	177,9 ± 1,5 (n=20)	170,8 ± 2,1 (n=12)	$Z=2,4559$; $P=0,0141$
Masse standardisée (g.mm⁻¹)	104,4 ± 2,6 (n=20)	83,3 ± 3,2 (n=12)	$Z= -3,9318$; $P=0,0001$

2.1.3. Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours de la croissance

2.1.3.1. Evolution de la concentration plasmatique en T_4

Les concentrations plasmatiques de T_4 ne varient pas de façon significative de l'éclosion jusqu'à la fin du troisième mois de jeûne hivernal (fin juillet, à l'âge de 195 jours pour les poussins précoces) : la teneur moyenne est de $15,7 \pm 0,3 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=145$) (Figure 33, Kruskal-Wallis : $P=0,006$; Dunn : $P>0,05$ de J7 à J195). On observe juste un léger pic aux stades de fin de première phase de croissance : $17,8 \pm 0,9 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=25$) à 90 jours pour les intermédiaires et 105 jours pour les précoces.

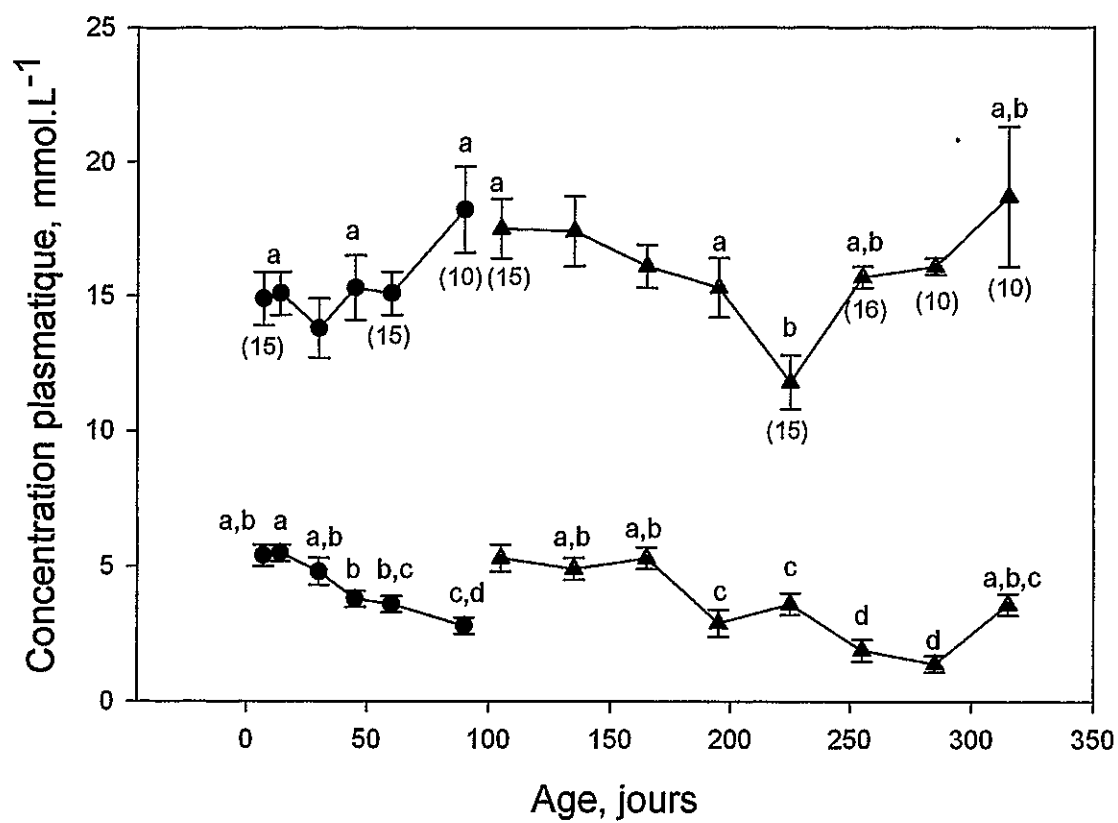
A la fin du jeûne hivernal (fin août, à l'âge de 225 jours pour les poussins précoces) en revanche, la concentration plasmatique de T_4 tombe soudainement à $11,8 \pm 1,0 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=15$) (Kruskal-Wallis $P=0,006$; Dunn entre J90 et J225 : $P<0,05$), soit une diminution de 45%. Elle semble ensuite remonter progressivement jusqu'au départ en mer où la valeur moyenne mesurée s'élève à $18,7 \pm 2,6 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=10$), mais cette augmentation n'est pas statistiquement significative (Kruskal-Wallis : $P=0,006$; Dunn entre J225 et J315 : $P>0,05$).

2.1.3.2. Evolution de la concentration plasmatique en T_3

Les concentrations plasmatiques de T_3 sont 3 à près de 10 fois inférieures à celles relevées pour la T_4 (Figure 33).

Les teneurs en T_3 sont maximales durant le premier mois suivant l'éclosion, à une moyenne de $5,2 \pm 0,2 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=45$). La concentration en T_3 semble en légère augmentation entre 7 et 14 jours, puis se stabilise jusqu'à l'émancipation (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre J14 et EMA : $P=0,695$). Par la suite, les valeurs diminuent significativement, pour finalement atteindre $2,8 \pm 0,3 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=10$) à la fin de la première phase de croissance des poussins intermédiaires J90 (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre EMA et J90 : $P=0,013$).

A ce stade, les concentrations plasmatiques de T_3 sont beaucoup plus élevées chez les poussins précoces (J105) : $5,3 \pm 0,5 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=15$) (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre J90 et J105 : $P<0,01$). Les valeurs restent à ce plateau durant les deux premiers mois de la période hivernale. Elles ne sont alors pas significativement différentes des valeurs mesurées entre l'éclosion et l'émancipation chez le premier lot (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre J7-J14-EMA et J105-J135-J165 : $P>0,05$).



Légende :

- [T₄] poussins intermédiaires et tardifs
- ▲ [T₄] poussins précoces
- [T₃] poussins intermédiaires et tardifs
- ▲ [T₃] poussins précoces

Figure 33 : Evolution des concentrations plasmatiques de T₄ et de T₃ au cours du développement post-natal chez le poussin de Manchot royal

Les lettres a,b,c,d indiquent les variations intragroupes significatives (Kruskal-Wallis et Dunn : $P < 0,001$).

Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif prélevé à chaque stade.

On assiste ensuite à une baisse significative de la teneur en T_3 en deux palliers distincts. Un premier pallier est atteint au cours des deux derniers mois de l'hiver austral (juillet-août, à 195 et 225 jours respectivement) : $3,3 \pm 0,3 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=30$) (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre J165 et J195 : $P<0,01$, SNK entre J165 et J225 : $P<0,01$, SNK entre J195 et J225 : $P=0,348$), ce qui correspond à une première diminution de 37%. Le second pallier correspond aux valeurs minimales mesurées durant les deux premiers mois de la reprise de croissance (septembre-octobre, à 255 et 285 jours respectivement) : $1,7 \pm 0,2 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=26$) (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre J225 et J255 : $P=0,005$, SNK entre J225 et J285 : $P=0,017$, SNK entre J255 et J285 : $P=0,388$), soit une nouvelle diminution de 50%. Au total, la baisse de concentration en T_3 dépasse les 2/3.

Finalement, la concentration plasmatique de T_3 remonte en fin de deuxième phase de croissance, juste avant le départ en mer (à l'âge de 315 jours), à la valeur moyenne de $3,6 \pm 0,4 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=10$) (ANOVA : $P<0,001$; SNK entre J285 et J315 : $P<0,001$).

2.1.4. Mortalité au cours du développement post-natal

2.1.4.1. Mortalité précoce

La mortalité précoce est élevée : elle représente 80,4% de la mortalité totale observée sur les lots précoce 2002, intermédiaire 2001 et tardif 2001.

On assiste à un pic de décès autour de l'émancipation (EMA) (Figure 35). D'une manière globale, les poussins tardifs sont les plus touchés (Figure 36 ; Chi-deux : $P=0,0001$).

Prédation (72%), hypothermie suite à abandon (18%) et mort par épuisement (8%) constituent les principales causes de décès au cours de cette première phase. Cependant, une grande proportion des poussins prédatés par les Skuas (*Catharacta skua*) et les Pétrels géants (*Macronectes halli* et *M. giganteus*) sont sûrement morts de faim et d'épuisement au préalable.

L'étude des masses corporelles standardisées (MCstandardisée = MC / longueur du bec, en $\text{g} \cdot \text{mm}^{-1}$) pour les lots intermédiaires et tardifs 2001 montre que les poussins décédés en première phase de croissance ont des masses standardisées inférieures à celles des survivants au stade précédant leur décès, donc une condition corporelle moindre (Figure 34).

A la fin de la première phase de croissance, déjà 31% des poussins précoces 2002, 45% des poussins intermédiaires 2001 et près de 91% des poussins tardifs 2001 sont morts.

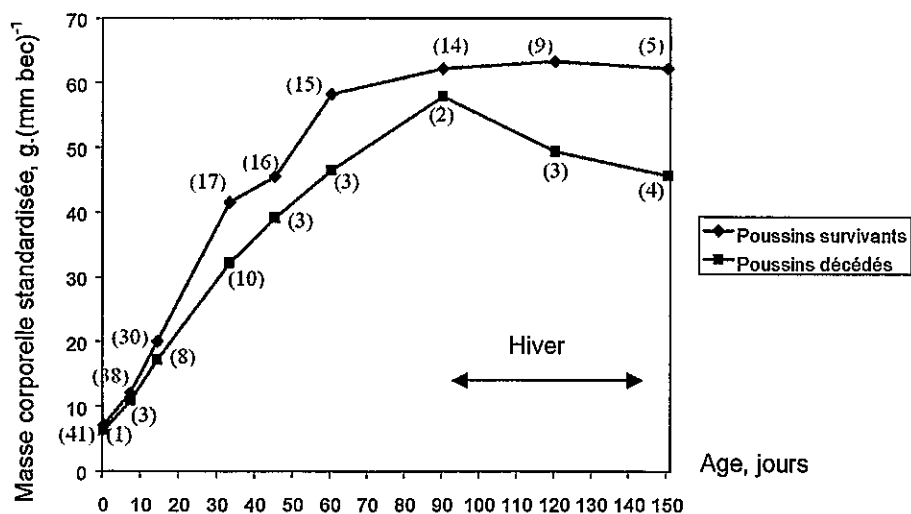


Figure 34 : Masse corporelle standardisée des poussins intermédiaires et tardifs 2001 : survivants vs décédés

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus survivants et décédés à chaque stade.

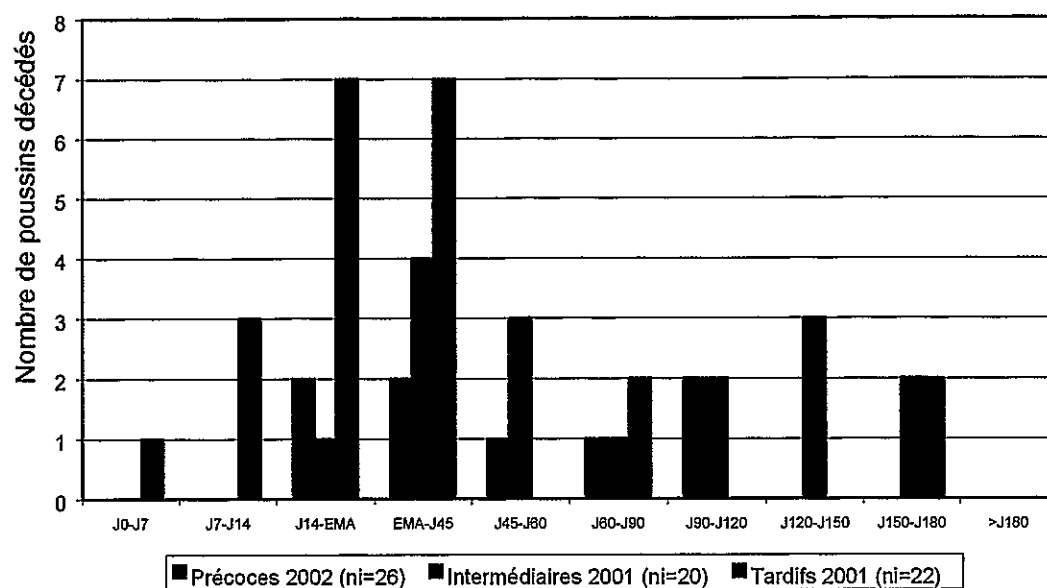


Figure 35 : Mortalité en fonction de l'âge et de la date d'éclosion chez les poussins de Manchot royal des différents lots

Le sigle "ni" désigne l'effectif initial de chacun des lots étudiés.

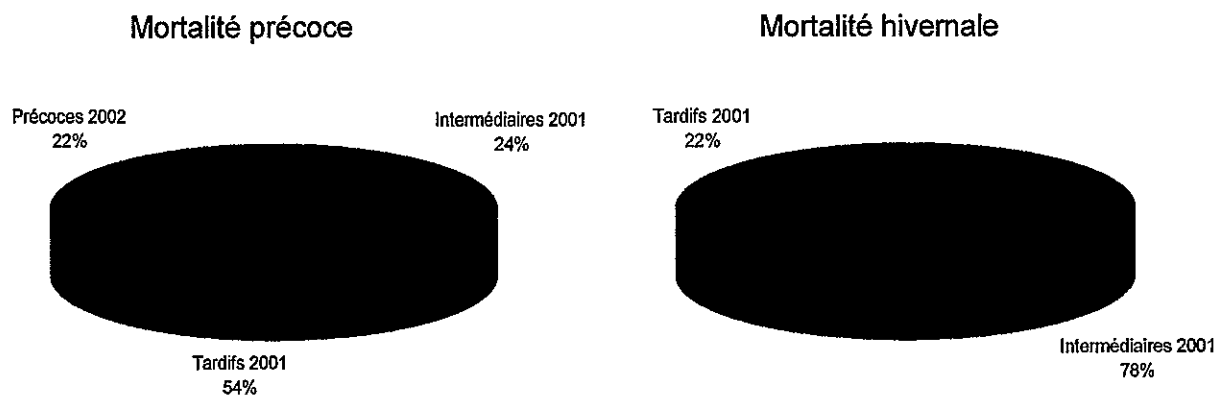


Figure 36 : Part des décès en fonction de la saison et de la date d'éclosion chez les poussins de Manchot royal des différents lots

2.1.4.2. Mortalité hivernale

Durant l'hiver, on relève 100% de survie chez les poussins précoces 2001. En revanche, 64% des poussins intermédiaires et 100% des tardifs 2001 décèdent au cours de cette période (en mai-juin ; Figure 35), avec une condition corporelle inférieure à celle des survivants (Figure 34).

A l'entrée dans la période hivernale, on relève des masses standardisées égales à $104,4 \pm 2,6 \text{ g.mm}^{-1}$ ($n=20$; extrêmes : $80,6\text{-}124,4 \text{ g.mm}^{-1}$) pour les poussins précoces 2001 qui résistent tous à la saison difficile, contre $61,8 \pm 3,5 \text{ g.mm}^{-1}$ ($n=15$; extrêmes : $44,1\text{-}88,5 \text{ g.mm}^{-1}$) pour les poussins intermédiaires et tardifs 2001 survivant à la première phase de croissance mais pas au jeûne hivernal, et $68,5 \pm 7,8 \text{ g.mm}^{-1}$ ($n=4$; extrêmes : $53,7\text{-}86,1 \text{ g.mm}^{-1}$) pour les poussins du lot intermédiaire 2001 survivant en sus à la période hivernale. Les valeurs obtenues chez les poussins précoces 2001 sont significativement supérieures à celles des deux catégories suivantes (Kruskal-Wallis : $P<0,001$). En revanche, il n'existe pas de différence statistique entre les poussins des lots intermédiaires et tardifs survivant à l'hiver ou non (Wilcoxon : $P=0,2615$).

2.1.4.3. Mortalité en seconde phase de croissance

De la reprise de croissance au départ en mer, aucune perte n'est relevée parmi les poussins précoces 2001, ainsi que parmi les 4 survivants du lot intermédiaire 2001.

En revanche, un des 18 poussins du lot "Mue" (n°77) décède d'épuisement le 27 décembre 2001, alors qu'il n'avait jamais été vu en train d'être nourri depuis son marquage le 15 novembre 2001 (Figure 37).

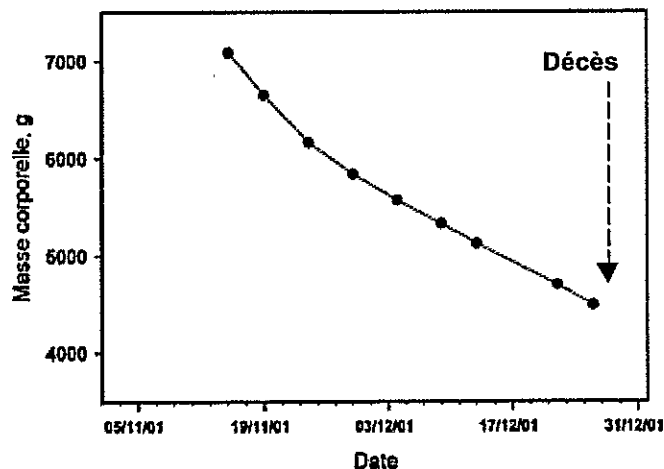


Figure 37 : Evolution de la masse corporelle du poussin 77 du lot "Mue"

En définitive, on note une mortalité très élevée sur les poussins intermédiaires et tardifs 2001 suivis de l'éclosion au départ en mer. Leurs taux de survie respectifs s'élèvent à 20% et 0%, pour un taux de survie moyen de 9,5% seulement. En prenant en compte les individus précoces, le taux de survie global s'élève à 32,4%.

2.2. Mue chez le poussin de Manchot royal

2.2.1. Déroulement de la mue et du départ en mer

2.2.1.1. Phénologie de la mue et du départ en mer

Les observations et le suivi des poussins du lot "Mue" ont permis de caractériser les différentes phases du processus (Figure 38). Dans l'ordre chronologique se succèdent :

2.2.1.1.1. Le stade "Début de mue" (DM)

La perte des rectrices hivernales et la croissance des nouvelles rectrices, qui expulsent les anciennes à leur base, constituent les premiers événements morphologiques visibles de la mue chez le poussin de Manchot royal. Les critères retenus pour la définition de ce premier stade sont :

- perte des rectrices hivernales en cours,
- longueur des nouvelles rectrices principales hors de la peau comprise entre 0 et 12 mm.

Au début de notre étude, seuls 9 des 18 poussins du lot répondaient à ces critères, avec une moyenne de $5,9 \pm 1,9$ jours ($n=9$; n°s 71, 72, 74, 75, 79, 81, 83, 86 et 87). Les 9 autres présentaient déjà un état de mue plus avancé (n°s 70, 73, 76, 77, 78, 80, 82, 84 et 85). Pour ces derniers, la date précise du début de mue a été déterminée par régression linéaire de la longueur des nouvelles rectrices principales hors de la peau en fonction du temps (Figure 39, $L=2,018 t + 2,9146$, $r^2=0,91$; ANOVA : $P<0,0001$).

2.2.1.1.2. Le stade "Emergence des nouvelles plumes au niveau des pattes" (EP)

Dans un second temps, on note l'émergence de nouvelles plumes au niveau de l'articulation tibio-métatarsienne.

2.2.1.1.3. Le stade "Début de la synthèse des nouvelles plumes au niveau du dos" (DSD)

Dans un troisième temps, on détecte par incision un début d'activité et de synthèse au sein des follicules des plumes situés dans le tissu sous-cutané à mi-hauteur entre les omoplates. Ces follicules revêtent alors un aspect caractéristique : l'apex est rebondi (de diamètre 1 à 1,5 mm), enveloppé dans un gaine séro-hémorragique "gluante", de couleur bleu grisé.

Durée des phases de la mue :

- DM-EP : $18,1 \pm 2,7$ jours (n=17) (n=17)
- EP-DSD : $3,5 \pm 2,2$ jours (n=17)
- DSD-ED : $9,9 \pm 2,2$ jours (n=17)
- ED-FM : $23,1 \pm 0,9$ jours (n=17)
- FM-D : $4,2 \pm 0,7$ jours (n=17)

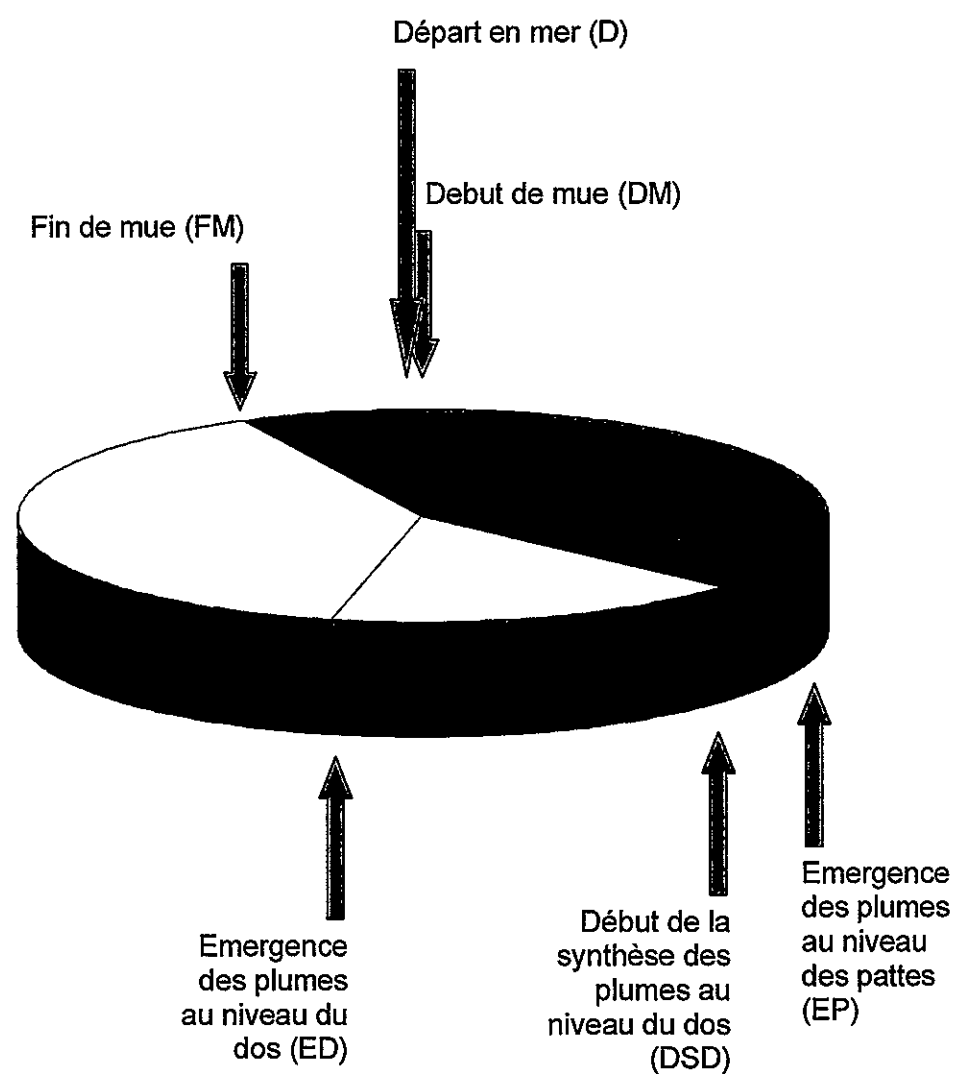


Figure 38 : Evénements de la mue du poussin de Manchot royal

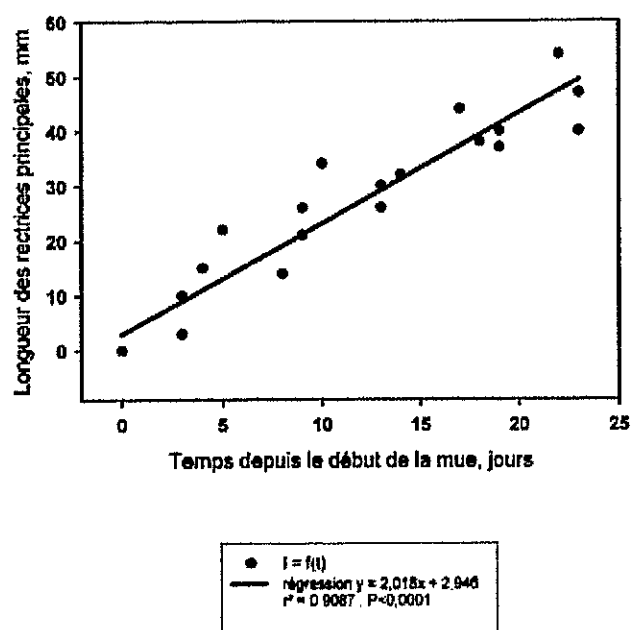


Figure 39 : Cinétique de croissance des rectrices principales au début de la mue chez le poussin de Manchot royal

2.2.1.1.4. Le stade "Emergence des nouvelles plumes au niveau du dos" (ED)

A ce stade, les nouvelles plumes commencent à émerger dans le dos, à mi-hauteur entre les omoplates.

2.2.1.1.5. Le stade "Fin de mue" (FM)

A ce stade ultime, les poussins sont entièrement couverts de leur nouveau plumage juvénile. Restent éventuellement quelques vestiges de duvet épars sur le sommet du crâne.

2.2.1.1.6. Le départ en mer

Le départ en mer survient une fois la mue achevée. Le départ en mer n'est généralement pas soudain : il s'effectue en plusieurs étapes successives, entrecoupées d'épisodes d'apprentissage de la nage dans les eaux de la Baie du Marin.

On relève tout d'abord une phase dite de "premiers éloignements du site de nourrissage" (PESN). Le poussin s'éloigne significativement de son site d'attachement, se disperse au sein de la colonie, mais finit par rejoindre son site de nourrissage.

Puis le poussin quitte définitivement son site d'attachement : c'est le stade "départ du site de nourrissage" (DSN).

Le départ en mer définitif sensu stricto (D) est assimilé à la date où le poussin est vu pour la toute dernière fois, à l'issue des stades FM, PESN et/ou DSN.

2.2.1.2. *Durée de la mue*

Pour le lot "Mue", le début de mue a lieu en moyenne le 11 novembre 2001 (n=17), avec des dates étalées entre le 31 octobre et le 26 novembre 2001.

Les durées de mue individuelles sont comprises entre 34 et 78 jours. La durée moyenne de DM à FM s'élève à $54,6 \pm 3,2$ jours (n=17) (Figure 38).

En comparaison, les poussins du lot précoce 2001 commencent leur mue plus tôt dans la saison : en moyenne le 9 octobre 2001 (n=14). De plus, leur mue est significativement plus courte que celle des poussins du lot "Mue" : en moyenne $45,8 \pm 1,3$ jours (n=12) (Mann-Whitney : $P=0,046$).

2.2.1.3. *Cinétique de croissance du nouveau plumage*

Au début de la mue, les rectrices constituent la première catégorie de plumes remplacées (§ 2.2.1.1.1. et

Figure 40). Leur croissance est maximale durant les deux premières semaines de la mue (Tableau 9 ; $t_{Rx}=13,2 \pm 0,8$ jours ; n=17) et est achevée en un mois ($T_{10-90Rx}=29,5 \pm 1,5$ jours ; n=17). Leur taille définitive, de l'ordre de 70 mm ($A_{Rx}=70,1 \pm 1,6$ mm ; n=17) est significativement la plus importante (Tableau 9 ; Kruskal-Wallis : $P<0,001$).

Suite aux rectrices émergent les plumes des pattes, deux semaines et demi environ après le tout début de la mue (DM-EP= $18,1 \pm 2,7$ jours ; n=17 ; Figure 38 et

Figure 40). Suivent les nouvelles plumes situées dans le bas du dos (NP BD), puis celles situées dans le haut du dos (NP HD) près d'un mois après le début de la mue (DM-ED= $31,6 \pm 2,9$ jours ; n=17 ; Figure 38 et

Figure 40).

La croissance des plumes du dos est significativement plus rapide que celle des rectrices (Tableau 9 ; ANOVA : $P<0,001$; SNK entre K_{Rx} et K_{HD} , entre K_{Rx} et K_{BD} et entre K_{HD} et K_{BD} : $P<0,05$). En fin de mue, elles présentent une longueur homogène, de l'ordre de 29-30 mm ($29,2 \pm 0,4$ mm ; n=34 ; Kruskal-Wallis : $P<0,001$; Dunn entre A_{BD} et A_{HD} : $P>0,05$).

Vitesse de croissance des rectrices et durée totale de la mue sont corrélées négativement (Pearson $r=-0,812$; $P<0,001$; n=17). En revanche, il n'existe pas de relation statistique entre vitesse de croissance des plumes du dos et durée de la mue (NP BD : Pearson $r=0,0586$; $P=0,823$; n=17 et NP HD : Pearson $r=0,121$; $P=0,632$; n=17).

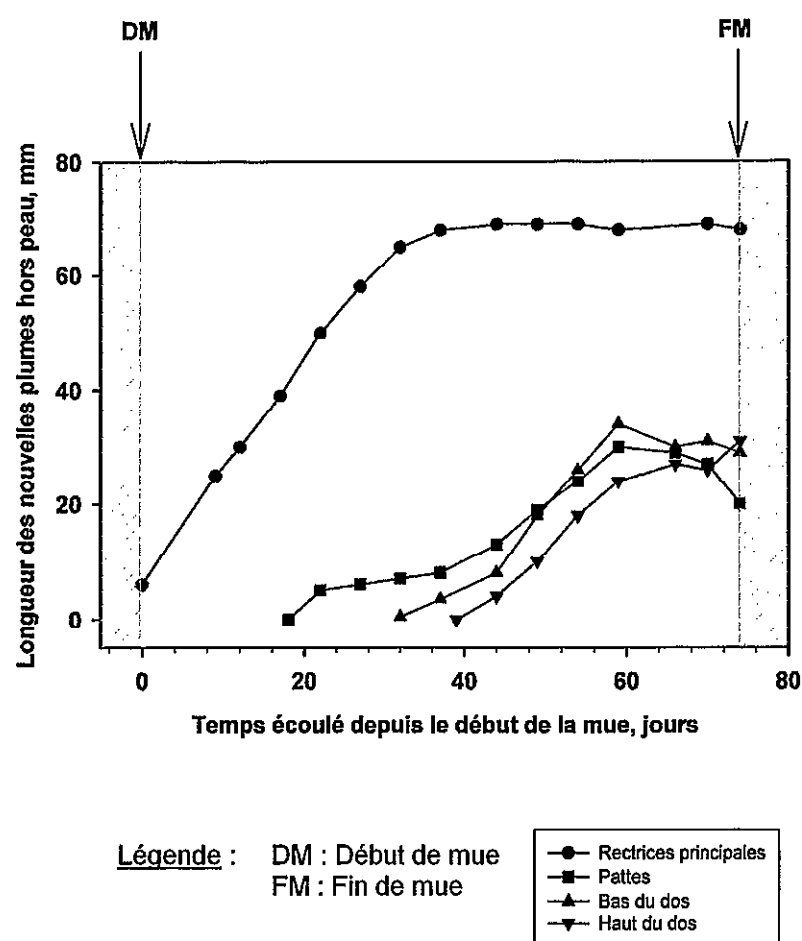


Figure 40 : Cinétique de croissance des nouvelles plumes au cours de la mue chez le poussin 70 du lot "Mue"

Tableau 9 : Paramètres de croissance des nouvelles plumes au cours de la mue juvénile chez le poussin de Manchot royal

K : constante de croissance ; A : taille asymptotique ; t_i : point d'inflexion ;
T10-90 : temps nécessaires pour passer de 10% à 90% de la taille définitive
a, b : variations intergroupes significatives (ANOVA et SNK : $P < 0,05$)
x, y : variations intergroupes significatives (Kruskal-Wallis et Dunn : $P < 0,05$)

Localisation	K moyen (mm.j ⁻¹)	A moyen (mm)	t_i moyen (jour)	T10-90 (jours)
Queue (n=17)	$0,155 \pm 0,008$ mm.j ⁻¹ <i>a</i>	$70,1 \pm 1,6$ mm <i>x</i>	$13,2 \pm 0,8$ j <i>a'</i>	$29,5 \pm 1,5$ j <i>a''</i>
Bas du dos (n=17)	$0,272 \pm 0,011$ mm.j ⁻¹ <i>b</i>	$29,9 \pm 0,4$ mm <i>y</i>	$40,3 \pm 3,1$ j <i>b'</i>	$16,6 \pm 0,7$ j <i>b''</i>
Haut du dos (n=17)	$0,302 \pm 0,015$ mm.j ⁻¹ <i>b</i>	$28,5 \pm 0,6$ mm <i>y</i>	$42,7 \pm 3,0$ j <i>b'</i>	$15,1 \pm 0,7$ j <i>b''</i>

2.2.1.4. Intervalle de temps jusqu'au départ en mer

Pour les poussins du lot "Mue", le départ en mer a lieu en moyenne le 11 janvier 2001 (n=17), avec des dates étalées entre le 20 décembre 2001 et le 6 février 2002.

En moyenne, $58,8 \pm 3,3$ jours (n=17) s'écoulent entre le tout début de la mue (DM) et le départ en mer sensu stricto (D) (Tableau 10). Les intervalles de temps DM-D individuels sont très variables : étalés entre 36 et 80 jours, avec une déviation standard de 13 jours.

En fait, la durée avant le départ en mer devient assez reproductible à partir des stades "début de la synthèse des nouvelles plumes dans le dos" (DSD) et "émergence des nouvelles plumes dans le dos" (ED), (Tableau 10 : DSD-D* et ED-D*). C'est la durée entre le tout début de mue DM et le stade DSD qui présente une grande variabilité. Elle est comprise entre 6 et 40 jours, avec une déviation standard supérieure à 10 jours.

Tableau 10 : Durée des phases jusqu'au départ en mer chez le poussin de Manchot royal

DM : début de mue ; DSD : début de synthèse des plumes dans le dos ; ED : émergence des plumes dans le dos ; DR : dernier repas ; FM : fin de mue ; PESN : premier éloignement du site de nourrissage ; DSN : départ définitif du site de nourrissage ; D : départ en mer définitif

Les intervalles marqués d'une astérisque () ont été calculés en excluant les animaux aberrants.*

Phases	n	Moyenne (j)	Ecart-type (j)	ESM (j)	Extrêmes (j)
DM-D	17	58,8	13,1	3,3	36 à 80
DM-DSD	17	21,6	10,3	2,6	6 à 40
DSD-D	17	37,2	10,2	2,5	30 à 67
DSD-D *	14	33,2	3,3	0,9	30 à 41
ED-D	17	27,4	4,0	1,0	23 à 37
ED-D *	14	25,8	1,9	0,5	23 à 30
DR-D	17	14,6	4,1	1,0	8 à 23
DR-D *	13	13,3	3,0	0,9	9 à 17
FM-D *	14	3,9	2,6	0,7	1 à 10
PESN-D*	9	4,2	1,6	0,6	1 à 6
DSN-D *	14	1,7	1,9	0,5	0 à 6

En fin de mue, 65% des poussins commencent à s'éloigner notablement de leur site de nourrissage pour finalement le regagner en fin de journée (PESN). Les poussins quittent définitivement leur site d'attachement un jour et demi à deux jours après la fin complète de la mue (FM-DSN=1,9 ± 0,7 jours, n=17). Le départ en mer définitif n'aura ensuite lieu que 2 à 3 jours plus tard (DSN-D=2,4 ± 0,6 jours, n=17), soit 3 à 5 jours après la fin de la mue (FM-D=4,2 ± 0,7 jours, n=17).

Pour les poussins du lot précoce 2001, l'intervalle de temps entre le stade "fin de mue" (FM) et le départ en mer (D) est significativement plus long : en moyenne 7,7 ± 1,4 jours (n=10) (Wilcoxon : P=0,0153). De fait, la durée moyenne de la période allant du début de mue (DM) au départ en mer (DM) n'est pas statistiquement différente entre ces deux lots de poussins : respectivement 49,9 ± 1,1 jours (n=10) contre 58,8 ± 3,3 jours (n=17) (Wilcoxon : P=0,0592).

En revanche, les poussins du lot précoce 2001 partent en mer plus tôt dans la saison : en moyenne le 26 novembre 2001 (n=11), avec des dates étalées entre le 15 novembre 2001 et le 17 décembre 2001.

2.2.2. Variations pondérales et staturales au cours de la mue

2.2.2.1. Evolution générale

2.2.2.1.1. Variations de la masse corporelle

Au cours de la mue, la masse corporelle évolue en deux temps (Figure 41).

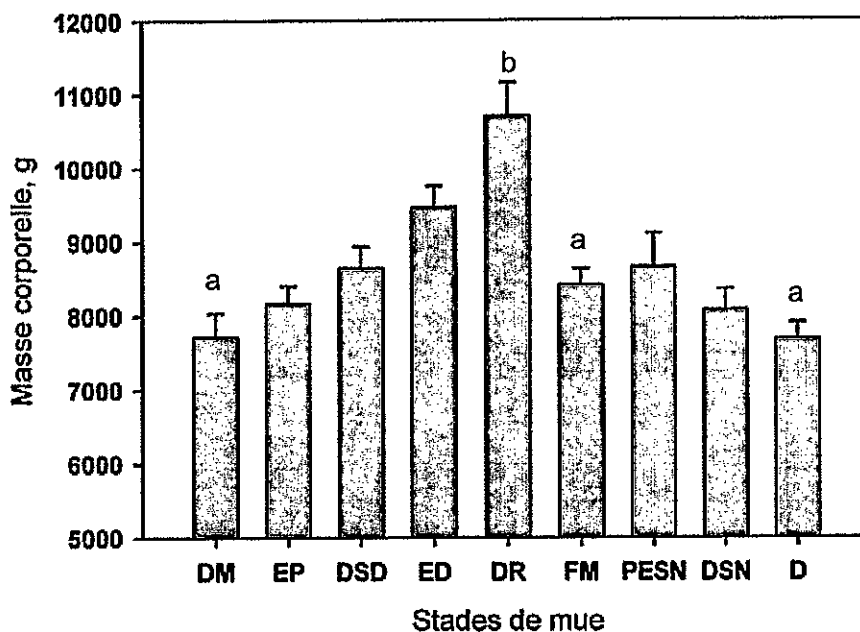


Figure 41 : Evolution de la masse corporelle moyenne au cours de la mue chez le poussin de Manchot royal

DM : début de mue ; EP : émergence des nouvelles plumes à l'articulation tibio-métatarsienne ;

DSD : début de synthèse des plumes dans le dos ; ED : émergence des plumes dans le dos ;

DR : dernier repas ; FM : fin de mue ; PESN : premiers éloignements du site de nourrissage ;

DSN : départ définitif du site de nourrissage ; D : départ en mer définitif

Les lettres a,b indiquent les variations intragroupes significatives (ANOVA et SNK : $P < 0,001$)

On observe tout d'abord une augmentation progressive et significative de la masse corporelle moyenne : de $7714,7 \pm 301,1$ g ($n=9$) au stade "début de mue" (DM) à $10583,8 \pm 1577,5$ g ($n=14$) au stade "dernier repas" (DR) (§ 2.2.3.1.). Puis, au stade suivant "fin de mue" (FM), la masse corporelle baisse significativement à la valeur moyenne de $8408,5 \pm 216,8$ g ($n=17$). Elle ne diffère alors plus des valeurs mesurées en début de mue (DM).

Au départ en mer (D), on relève $7729,4 \pm 303,4$ g ($n=12$). La diminution observée entre la fin de mue (FM) et le départ en mer (D) n'est pas significative. De même, il n'y a pas de différence statistique entre la masse finale au départ en mer et la masse de début de mue.

2.2.2.1.2. *Evolution de la stature*

Au cours de la mue, la longueur de l'aileron augmente de manière significative, de même que le bec (Figure 42). En revanche, on ne relève pas de différence de la taille du tarse et le périmètre thoracique ne varie pas significativement.

2.2.2.2. *Hétérogénéité des variations pondérales et staturales au cours de la mue*

2.2.2.2.1. *Variabilité intra-lot*

Au sein même du lot d'étude de la mue, les profils d'évolution de la masse corporelle en fonction du temps sont très variables (Figure 43).

2.2.2.2.2. *Variabilité inter-lot*

□ Masse corporelle

La masse corporelle des poussins du lot précoce 2001 est significativement plus élevée que celle des poussins du lot "Mue" au stade "début de mue" (DM) : en moyenne $9387,0 \pm 155,3$ g ($n=17$) contre $7900,9 \pm 184,6$ g ($n=18$) (Test t : $P<0,001$). En revanche, on ne relève aucune différence au stade "fin de mue" (FM) : en moyenne $8815,4 \pm 331,1$ g ($n=10$) pour les précoces 2001 et $8408,5 \pm 216,8$ g ($n=17$) pour les individus du lot "Mue" (Test t : $P=0,294$).

On remarque par ailleurs que la masse corporelle des poussins du lot précoce 2001 au stade "début de mue" (DM) n'est pas statistiquement différente de celle en fin de première phase de croissance (Test t apparié : $P=0,8956$).

□ Stature

Au stade "début de mue" (DM), les poussins du lot "Mue" sont significativement plus petits que les poussins précoces 2001 (Tableau 11). Au stade "fin de mue" (FM), leurs longueur du bec et longueur du tarse restent significativement inférieures, alors que l'aileron atteint une longueur similaire dans les deux lots d'individus suivis (Tableau 11).

On remarque par ailleurs que la croissance du bec et de l'aileron se poursuit également chez les poussins précoces 2001 au cours de la mue, alors que celle du tarse est achevée (Tests t appariés : Aileron $P<0,001$; Bec $P<0,001$; Tarse $P=0,5845$).

□ Condition corporelle

Parallèlement, les poussins du lot "Mue" présentent une condition corporelle très significativement inférieure en début de mue, alors qu'elle ne diffère plus de celle du lot précoce 2001 en fin de mue (Tableau 11).

On peut noter que la condition corporelle des poussins du lot précoce 2001 au stade "début de mue" (DM) n'est pas statistiquement différente de celle en fin de première phase de croissance (Test t apparié : $P=0,1689$).

Tableau 11 : Stature et masse corporelle standardisée moyenne en début et en fin de mue

DEBUT DE MUE	Lot "Mue"	Lot "Précoce 2001"	Comparaisons (Wilcoxon)
Longueur de l'aileron (mm)	306,1 ± 3,4 (n=16)	319,9 ± 2,9 (n=19)	Z= -2,6347 ; P=0,0084
Longueur du bec (mm)	99,4 ± 0,9 (n=16)	107,4 ± 1,6 (n=19)	Z= -3,7515 ; P=0,0002
Longueur du tarse (mm)	176,1 ± 1,8 (n=16)	184,7 ± 1,5 (n=19)	Z= -3,3349 ; P=0,0009
Masse standardisée (g.mm ⁻¹)	83,4 ± 2,7 (n=16)	99,6 ± 2,6 (n=19)	W _{16,19} =177 ; P=0,0001
FIN DE MUE	Lot "Mue"	Lot "Précoce 2001"	Comparaisons (Wilcoxon)
Longueur de l'aileron (mm)	317,4 ± 3,4 (n=17)	327,3 ± 4,1 (n=13)	Z= -1,341 ; P=0,1799
Longueur du bec (mm)	109,6 ± 1,2 (n=17)	114,9 ± 1,3 (n=13)	Z= -2,5346 ; P=0,0113
Longueur du tarse (mm)	177,8 ± 1,8 (n=17)	184,1 ± 2,5 (n=13)	Z= -2,0125 ; P=0,0442
Masse standardisée (g.mm ⁻¹)	76,6 ± 1,7 (n=17)	73,9 ± 2,3 (n=9)	Z=0,7842 ; P=0,4329

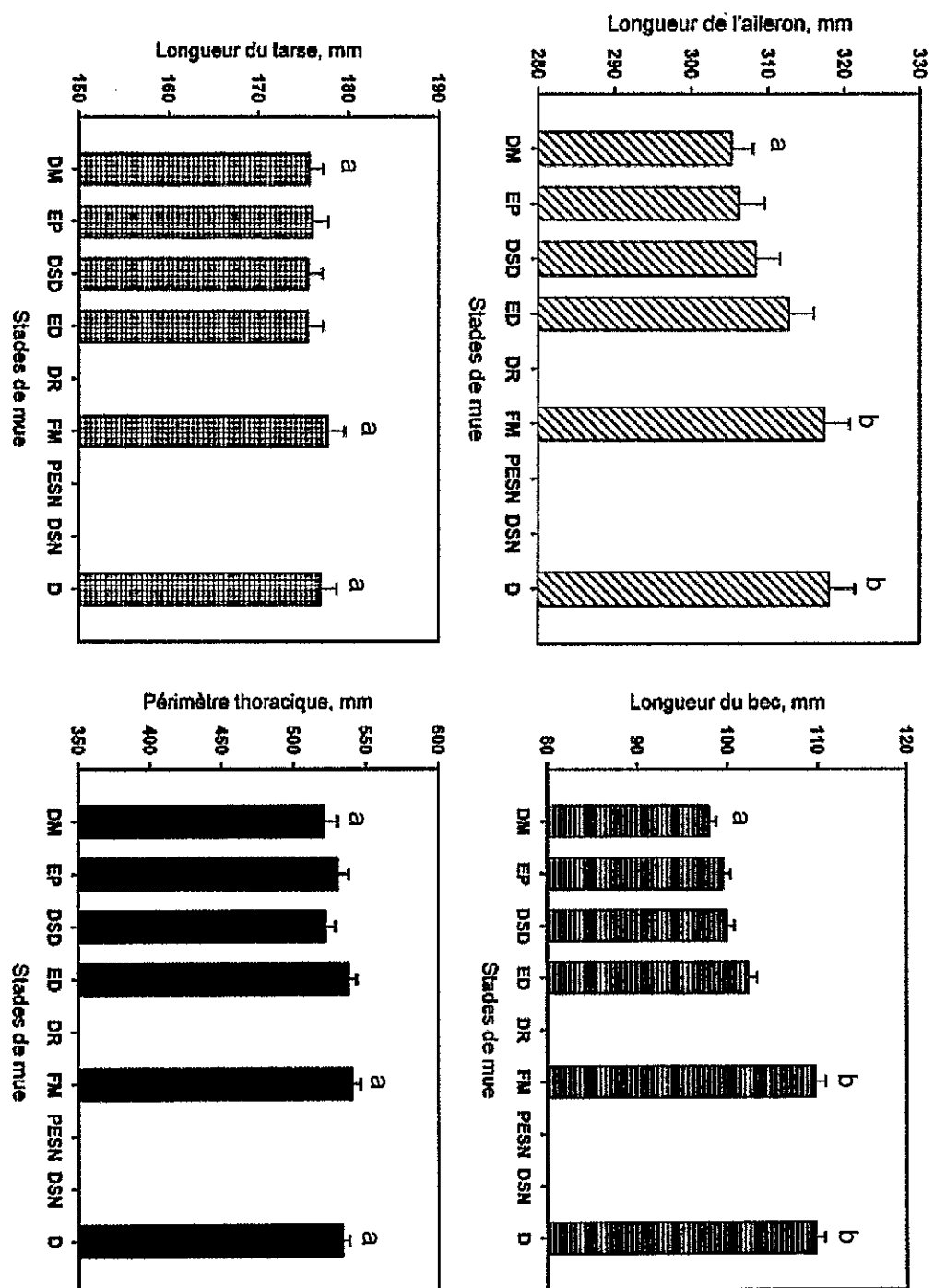


Figure 42 : Evolution de la stature au cours de la mue du poussin de Manchoth royal

DSD : début de synthèse des plumes dans le dos ; ED : émergence des plumes dans le dos ; DR : dernier repas ; FM : fin de mue ; PESN : premiers éloignements du site de nourrissage ; DSN : départ définitif du site de nourrissage ; D : départ en mer définitif

Les lettres a,b indiquent les variations intragroupes significatives (ANOVA et SNK : $P < 0,05$)

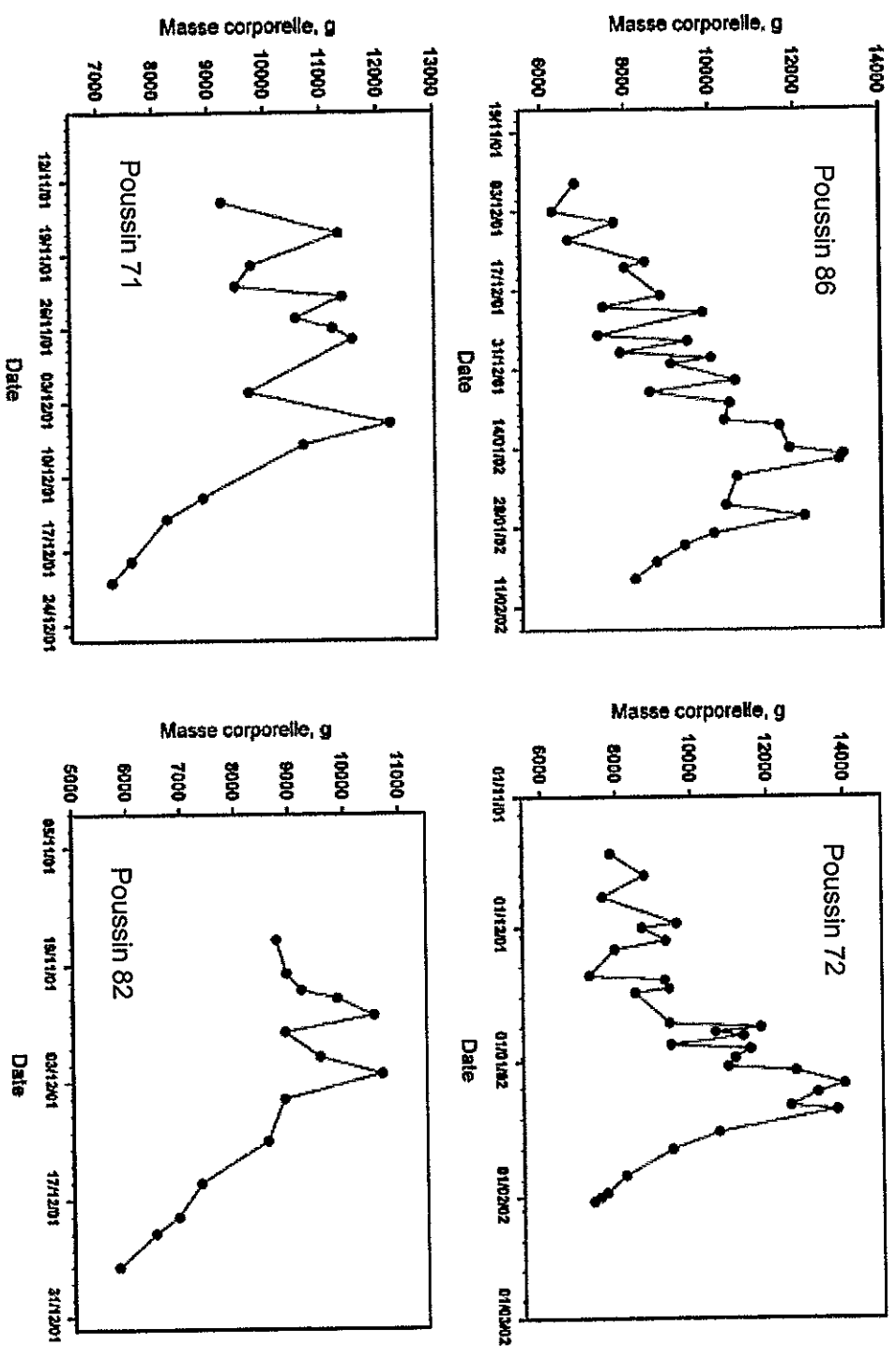


Figure 43 : Profils d'évolution de la masse corporelle au cours de la mue chez quatre poussins de Manchot royal du lot "Mue"

2.2.3. Etat nutritionnel et déroulement de la mue

2.2.3.1. Nourrissages au cours de la mue

Au cours de la mue, les nourrissages sont encore intensifs. En moyenne, un repas est délivré au poussin tous les $4,6 \pm 0,3$ jours ($n=140$). A l'occasion de ces repas, les séjours du parent auprès de son poussin durent $2\text{h}30\text{ min} \pm 12\text{ min}$ ($n=89$, extrêmes : 24 minutes et 9 h 40 min). A chacune de ces visites, une quantité moyenne de $2209,3 \pm 71,7$ g de nourriture est régurgitée au poussin ($n=126$, extrêmes : 770,0 g et 5653,2 g). Au total, on estime à $20,5 \pm 2,0$ kg ($n=17$) la quantité totale de nourriture reçue par poussin, du début de la mue (DM) au départ en mer (D). Le débit alimentaire journalier individuel est égal à $372 \pm 25\text{ g.j}^{-1}$ ($n=17$).

En fait, les nourrissages cessent avant la fin complète de la mue. Le dernier repas (DR) est délivré au poussin muant en moyenne 10 jours avant la fin de mue et près de deux semaines avant son départ en mer définitif (Tableau 12). Du dernier repas au départ en mer, les poussins jeûnent donc de façon totale.

Tableau 12 : Mue, départ et dernier repas

DM : début de mue ; DSD : début de synthèse des plumes dans le dos ; ED : émergence des plumes dans le dos ; DR : dernier repas ; FM : fin de mue ; PESN : premier éloignement du site de nourrissage ; DSN : départ définitif du site de nourrissage ; D : départ en mer définitif

Stades	n	Durée moyenne	ESM
DM-DR	17	44,2	3,3
DSD-DR	17	22,5	2,5
DR-FM	17	10,4	1,0
DR-PESN	11	10,2	1,3
PESN-DSN	11	3,5	0,5
DR-DSN	17	12,3	1,0
DR-D	17	14,6	1,0
FM-PESN	11	-1,1	1,1
FM-DSN	17	1,9	0,7
PESN-D	11	5,1	0,9
DSN-D	17	2,4	0,6
DM-D	17	58,8	3,3

2.2.3.2. Effet de la prise alimentaire

2.2.3.2.1. Prise alimentaire et vitesse de croissance du nouveau plumage

On ne trouve pas d'effet de la prise alimentaire sur la vitesse de croissance des nouvelles rectrices. En effet, le nombre de repas au cours de la mue et la vitesse de croissance des nouvelles rectrices ne sont pas corrélés (Spearman : $r_s = -0,115$; $P=0,210$; $n=120$). De même, on ne trouve pas de corrélation entre prise alimentaire totale et vitesse de croissance des nouvelles rectrices (Spearman : $r_s = -0,102$; $P=0,267$; $n=120$).

En revanche, une corrélation faible peut être mise en évidence entre nourrissages et croissance des nouvelles plumes de contour : avec le nombre de repas au cours de la mue (Spearman : $r_s = 0,176$; $P=0,0353$; $n=144$) et la prise alimentaire totale (Spearman : $r_s = 0,171$; $P=0,0408$; $n=144$).

2.2.3.2.2. Prise alimentaire et durée de mue

La durée de mue est corrélée positivement avec la prise alimentaire totale (PAT) (Pearson : $r=0,814$; $P<0,001$; $n=18$) et avec le nombre de repas délivrés au cours de la mue (NR) (Pearson : $r=0,795$; $P<0,001$; $n=18$). Des relations linéaires peuvent être définies :

- Durée Mue (en jours) = $22,5 + 3,3 \times \text{NR}$ ($r^2=0,632$, ANOVA : $P<0,001$; $n=18$)
- Durée Mue (en jours) = $20,1 + 0,002 \times \text{PAT}$ ($r^2=0,693$, ANOVA : $P<0,001$; $n=18$).

En revanche, aucune corrélation n'a pu être établie entre le débit alimentaire journalier individuel et la durée de la mue ($r^2=0,04574$, ANOVA : $P=0,4098$).

2.2.3.3. Effet de la masse corporelle

2.2.3.3.1. Masse corporelle et durée de mue

Masse corporelle en début de mue (MC DM) et durée de mue sont corrélées négativement (Pearson : $r = -0,718$; $P=0,0295$; $n=9$). Des relations linéaires peuvent être définies :

- Durée mue (en jours) = $151,1 - 0,01 \times \text{MC DM}$ ($r^2=0,515$, ANOVA : $P=0,03$; $n=9$)
- Durée mue (en jours) = $77,3 - 0,007 \times \text{MC DM} + 0,001 \times \text{PAT}$ ($r^2=0,680$, ANOVA : $P=0,033$; $n=9$)
- Durée mue (en jours) = $83,8 - 0,007 \times \text{MC DM} + 2,4 \times \text{NR}$ ($r^2=0,714$, ANOVA : $P=0,023$; $n=9$).

2.2.3.3.2. Masse corporelle et départ en mer

Entre la fin de la mue (FM) et le départ en mer définitif (D), les poussins subissent un jeûne total. La perte de masse accusée durant cette période est proportionnelle à sa durée (Spearman : $r_s = 0,992$; $P < 0,001$; $n = 17$).

Cependant, il n'existe pas de relation entre la masse corporelle en fin de mue (MC FM) et l'intervalle de temps s'écoulant entre la fin de la mue et le départ en mer sensu stricto (FM-D) (Spearman : $r_s = 0,253$; $P = 0,321$; $n = 17$).

En revanche, masse corporelle à vide au moment du dernier repas (MC DR) et intervalle de temps entre ce dernier repas (DR) et le départ en mer (D) sont corrélés positivement (Pearson : $r = 0,641$; $P = 0,0246$; $n = 12$).

2.2.3.4. Effet de la condition corporelle

2.2.3.4.1. Condition corporelle et déroulement de la mue

Masse standardisée en début de mue (MCst DM) et durée de la mue sont inversement proportionnelles :

$$\text{Durée mue} = 97,5 - 0,52 \times \text{MCst DM} \quad (r^2 = 0,3564, \text{ANOVA : } P = 0,0008).$$

De même, on peut mettre en évidence une relation entre masse standardisée en début de mue (MCst DM) et date de commencement de la mue. En effet, l'écart de temps entre les dates de début de mue individuelles (DM) et la date de début de mue la plus précoce au sein des lots d'étude (DM₀) est inversement proportionnel à la masse standardisée en début de mue (MCst DM) :

$$\Delta(\text{DM} - \text{DM}_0) = 115,8 - 0,92 \times \text{MCst DM} \quad (r^2 = 0,3419, \text{ANOVA : } P = 0,0007).$$

2.2.3.4.2. Condition corporelle et départ en mer

Aucune relation ne peut être établie entre masse standardisée au stade "fin de mue" (MCst FM) et durée de l'intervalle de temps entre fin de mue (FM) et départ en mer sensu stricto (D) ($r^2 = 0,032$, ANOVA : $P = 0,4481$).

En revanche, il est possible de mettre en relation intervalle de temps entre le dernier repas (DR) et la fin de mue (FM) et intervalle de temps entre le dernier repas (DR) et le départ définitif en mer (D). Le modèle linéaire donne en effet :

$$\text{DR-D (en jours)} = 6,43 + 0,79 \times \text{DR-FM (en jours)} \quad (r^2 = 0,5734, \text{ANOVA : } P = 0,0004).$$

L'événement "fin de mue" en tant que tel apparaît donc comme un facteur déclenchant potentiel du départ en mer, indépendamment de la condition corporelle des individus à ce stade.

2.2.4. Evolution des concentrations plasmatiques en hormones thyroïdiennes au cours de la mue

2.2.4.1. Evolution de la concentration plasmatique en T_4

La concentration plasmatique de T_4 évolue significativement au cours de la mue (Figure 44 ; Kruskal-Wallis : $P=0,0004$).

Du stade "début de mue" (DM) au stade "émergence des nouvelles plumes du dos" (ED), la teneur en T_4 est constante, à une valeur moyenne de $27,2 \pm 0,6 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=50$). Puis on assiste à une nette augmentation de la concentration de T_4 , qui atteint un plateau maximal du stade "dernier repas" (DR) au stade "premier éloignement du site de nourrissage" (PESN), à la valeur moyenne de $33,5 \pm 1,6 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=39$). Enfin, les concentrations s'effondrent de manière significative jusqu'au stade du "départ en mer" (D), pour finalement atteindre $20,3 \pm 3,4 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=5$).

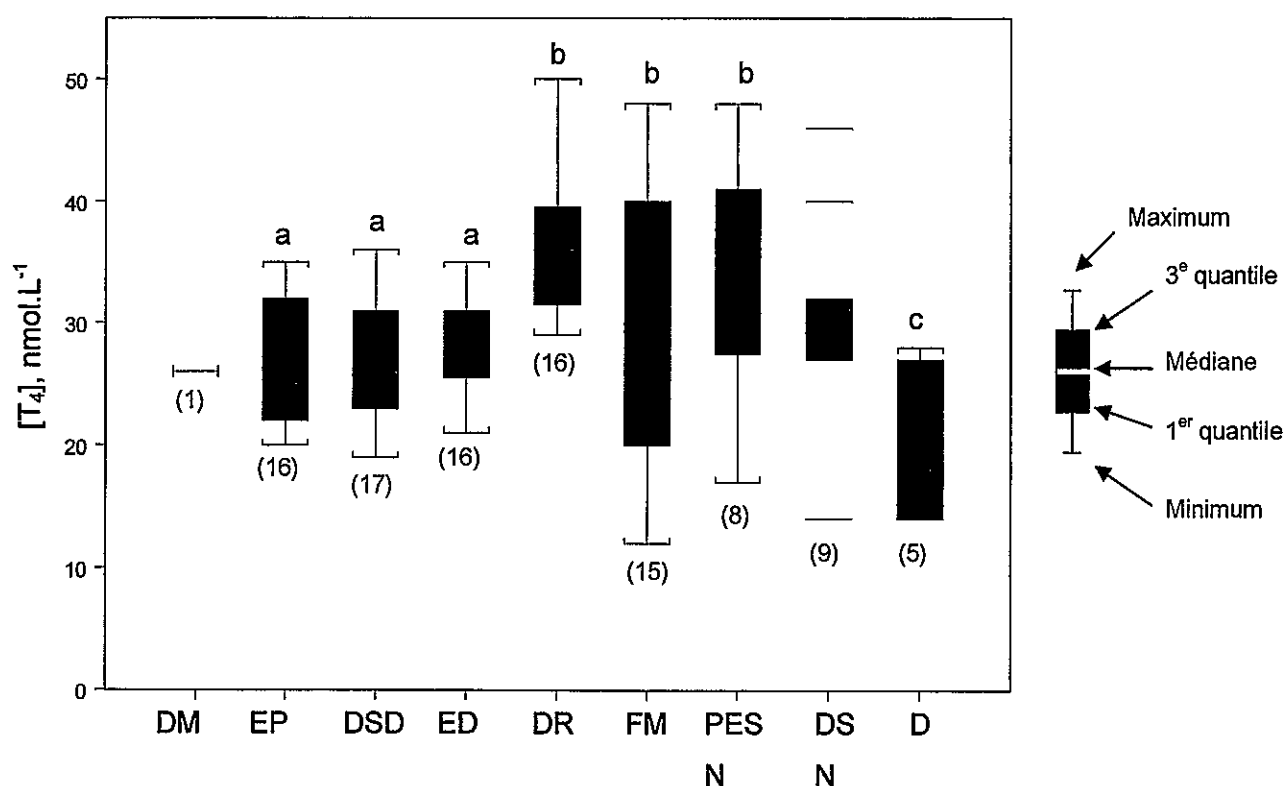


Figure 44 : Concentrations plasmatiques de T_4 au cours des différentes étapes de la mue du poussin de Manchot royal

DM : début de mue ; DSD : début de synthèse des plumes dans le dos ; ED : émergence des plumes dans le dos ; DR : dernier repas ; FM : fin de mue ; PESN : premier éloignement du site de nourrissage ; DSN : départ définitif du site de nourrissage ; D : départ en mer définitif

Les lettres a,b,c indiquent les variations intragroupes significatives (Kruskal-Wallis et Dunn : $P < 0,001$).

Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif à chaque stade.

2.2.4.2. Evolution de la concentration plasmatique en T_3

La concentration plasmatique de T_3 évolue aussi significativement au cours de la mue (Figure 45 ; Kruskal-Wallis : $P < 0,001$).

On observe un premier plateau inférieur, du stade "début de mue" (DM) au stade "dernier repas" (DR) : la teneur en T_3 s'élève en moyenne à $1,7 \pm 0,1 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=66$). Puis on assiste à une nette augmentation de la concentration de T_3 , qui atteint un second plateau du stade "fin de mue" (FM) au stade "départ en mer" (D) à la valeur moyenne de $3,4 \pm 0,3 \text{ nmol.L}^{-1}$ ($n=40$).

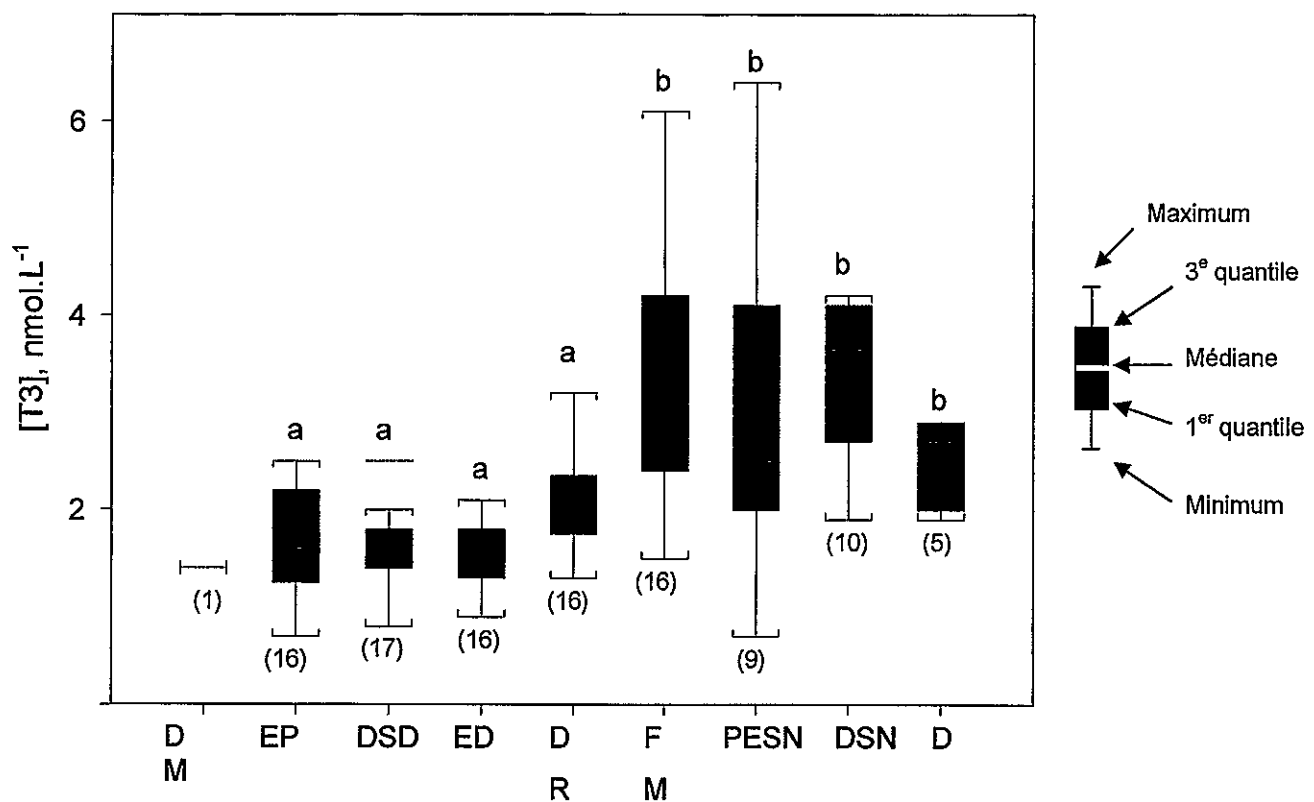


Figure 45 : Concentrations plasmatiques de T_3 au cours des différentes étapes de la mue chez le poussin de Manchot royal

DM : début de mue ; DSD : début de synthèse des plumes dans le dos ; ED : émergence des plumes dans le dos ; DR : dernier repas ; FM : fin de mue ; PESN : premier éloignement du site de nourrissage ; DSN : départ définitif du site de nourrissage ; D : départ en mer définitif

Les lettres a,b indiquent les variations intragroupes significatives (Kruskal-Wallis et Dunn : $P < 0,001$).

Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif à chaque stade.

3. Discussion

3.1. Déroutement de la croissance chez le Manchot royal

3.1.1. Première phase de croissance

Au cours des premiers mois du développement post-embryonnaire, le poussin de Manchot royal connaît une première phase de croissance intense (Figure 26 et Figure 28).

Cette croissance est bien décrite par ajustement avec l'équation logistique selon la méthode de Ricklefs (1967, 1968), contrairement à la plupart des autres grands oiseaux pélagiques, pour lesquels les équations de Gompertz et Bertalanffy se révèlent plus adaptées (Ricklefs 1967, 1968 ; Huin & Prince 2000). La croissance pondérale et staturale est maximale durant les toutes premières semaines du développement post-natal, puis s'infléchit pour se poursuivre à un rythme moins intense jusqu'à la fin de l'été (Figure 27 et Figure 29).

La méthode de Ricklefs (1967, 1968) permet également de mettre en évidence le caractère différentiel de la croissance linéaire. Le tarse croît à un taux plus élevé que l'aileron, qui croît lui-même plus vite que le bec (Tableau 4). On retrouve cette séquence chez les autres espèces de manchots : Manchot empereur *Aptenodytes forsteri*, Manchot papou *Pygocelis papua* (Volkman & Trivelpiece 1980), Manchot adélie *Pygocelis adeliae* (Volkman & Trivelpiece 1980), Manchot jugulaire *Pygocelis antarctica* (Volkman & Trivelpiece 1980) et Manchot bleu *Eudyptula minor* (Gales 1987). Ce développement rapide du tarse et de l'aileron semble revêtir un caractère adaptatif chez les manchots (Volkman & Trivelpiece 1980). En effet, le poussin de Manchot royal est avant tout un animal bipède marcheur au cours de sa vie terrestre ; le développement précoce de ses membres inférieurs lui permet donc d'acquérir au plus vite une posture et une locomotion efficaces. Ceci est essentiel à partir de l'émancipation : il doit être capable d'échapper aux prédateurs et de suivre ses parents pour quémander de la nourriture au cours de leurs visites alimentaires à terre. Les ailerons jouent aussi un rôle primordial à ce stade : les coups d'ailerons constituent un excellent moyen de défense au sein de la crèche, tant contre les prédateurs que contre les congénères jugés trop envahissants.

A la fin de cette première phase de croissance, les individus nés le plus précocement dans la saison de reproduction, atteignent déjà une taille quasi-adulte à l'entrée dans la période hivernale (longueur du bec exceptée ; Figure 30). Cependant, leur développement n'est pas achevé, notamment au niveau du squelette dont la calcification est très incomplète (Chérel *et al.* 1993b ; de Margerie *et al.* communication personnelle). Les tissus maigres sont encore sous-développés et l'adiposité est particulièrement forte (Chérel *et al.* 1993b), ce que corroborent les masses standardisées maximales obtenues au pic de masse corporelle pré-hivernal (Figure 32). Cette composition corporelle semble résulter à la fois d'une prise alimentaire importante et

riche en composants de hautes valeurs énergétiques (Chérel & Ridoux 1992), et d'une allocation préférentielle de l'apport énergétique vers le stockage de réserves adipeuses, aux dépens du développement des autres organes (Chérel *et al.* 1993b).

Cependant, on observe une grande variabilité des performances de croissance au cours de la première phase du développement, en fonction de la date d'éclosion (Figure 26, Figure 28 et Tableau 6). A la fin de l'été, les poussins précoces étaient significativement plus grands, pesaient de 4,5 à 6 kg de plus que les individus intermédiaires et tardifs et présentaient une condition corporelle nettement supérieure. En effet, les poussins nés plus tardivement dans la saison ont moins de temps imparti pour grandir tout en accumulant des réserves avant l'hiver. L'apport alimentaire doit commencer à décroître avant que leur croissance soit achevée et à un stade de développement trop précoce pour permettre un dépôt de graisse intense (Van Heezik *et al.* 1993).

3.1.2. Jeûne hivernal

Durant la période hivernale, la masse corporelle des poussins décroît de façon continue et régulière, avec un taux d'amaigrissement spécifique constant de $2,8 \pm 0,4 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ ($n=104$). Ce taux est inférieur à celui de $6 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ mesuré par Chérel *et al.* (1987), à la fois sur des poussins non nourris en crèche dans la colonie de la Baie du Marin et sur des poussins en phase II d'un jeûne total expérimental. De même, la perte de masse moyenne observée sur la totalité de cette période hivernale 2001 s'élève à 30% environ. Ce résultat est très inférieur à celui de 70% relevé sur les poussins jeûnant de façon expérimentale de mai à septembre, et également moindre par rapport à celui de 49% mesuré sur les poussins en crèche la même année (Chérel *et al.* 1985, 1987). Van Heezik *et al.* (1993) notent aussi une perte de masse hivernale plus importante : de l'ordre de 41% durant les hivers 1984 et 1989 sur l'île Marion. Ces différences indiquent clairement que les poussins suivis au cours de la présente étude n'ont pas jeûné totalement durant l'hiver et ont certainement été davantage nourris que ceux suivis dans des études ultérieures (Chérel *et al.* 1987).

Parallèlement à cet amaigrissement, la croissance linéaire est freinée. La croissance de l'aileron est stoppée, celle du tarse et du bec ralentie en mai-juin puis arrêtée en juillet-août 2001 chez les poussins précoces. On est amené à penser qu'au fur et à mesure de l'avancée dans l'hiver, la nécessité d'économiser de l'énergie se fait plus pressante ; d'où cet arrêt total de l'accroissement linéaire durant les 3^{ème} et 4^{ème} mois de l'hiver austral. A l'extrême, toute croissance linéaire est stoppée chez les 4 poussins intermédiaires survivant à la période hivernale. Ces poussins présentaient en effet une condition corporelle moindre en fin de première phase de croissance. On peut imaginer que toute allocation d'énergie pour la croissance est supprimée durant l'hiver, en vue d'assurer prioritairement la survie et la maintenance des fonctions vitales.

3.1.3. Seconde phase de croissance

A la fin du jeûne hivernal, au début du mois de septembre, les masses corporelles minimales sont atteintes (Tableau 5). Puis, les nourrissages intensifs reprennent et les poussins ré-engraissent jusqu'au pic de masse de pré-départ. Suit une perte de masse (de 14% environ) et de condition corporelle corrélative à la mue, qui achève cette seconde phase de croissance. Parallèlement, la croissance staturale reprend et est complétée. Elle s'effectue cependant à des taux inférieurs à ceux de la première phase de croissance.

Il est intéressant de remarquer que les poussins qui accusaient un retard de croissance significatif jusqu'alors, comblent en partie ce retard au cours de la seconde période de croissance. En effet, les poussins intermédiaires survivants finissent par atteindre des masses corporelles équivalentes à celles des poussins les plus développés. De plus, leur croissance linéaire reprend pleinement et est complétée. Cependant, ils ne parviennent pas à atteindre une stature équivalente à celle des précoces. Chez ces derniers, seuls aileron et bec grandissent durant cette phase ; le tarse a déjà atteint sa taille définitive. Ainsi, la condition corporelle des intermédiaires devient meilleure que celle des précoces à partir du pic de masse de pré-départ, et ce jusqu'au départ en mer.

On observe le même phénomène au cours de la mue des poussins "retardataires" du lot "Mue". Significativement plus légers et en moins bonne condition corporelle en début de mue (Tableau 11), ces poussins atteignent une masse corporelle et une condition corporelle similaire à celles des plus précoces en fin de mue. La croissance de leur aileron et de leur bec se poursuit au cours de la mue, contrairement au tarse qui a déjà atteint sa longueur définitive en pré-mue.

D'après cette étude, les poussins de Manchot royal précoces présentent une très bonne condition corporelle en pré-mue, équivalente à celle acquise en fin de première phase de croissance. Ils possèdent d'importantes réserves lipidiques accumulées grâce à l'augmentation de la prise alimentaire au printemps (Chérel *et al.* 1993b). Pourtant, d'après les auteurs, l'adiposité serait moins importante qu'en pré-hivernage. En effet, la seconde phase de croissance est associée à une reprise de la croissance osseuse, à une calcification squelettique, ainsi qu'à une augmentation des masses musculaires cardiaques et pectorales. Cette augmentation des masses musculaires pectorales explique que le périmètre thoracique des poussins reste maximal en fin de mue et au départ, malgré l'amaigrissement général subi. Par opposition, le tour de poitrine important en fin de première phase de croissance reflétait une accumulation massive de graisse au niveau du poitrail, d'où la diminution du périmètre thoracique observé au cours du jeûne hivernal, à mesure que les réserves lipidiques sont utilisées. En pré-mue, la composition corporelle du poussin de Manchot royal serait similaire à celle des poussins d'autres espèces de manchots à leur pic de masse corporelle pré-mue.

(Chérel *et al.* 1993b) (par opposition avec la composition corporelle atypique de la fin de première phase de croissance, marquée par une adiposité extrême). Ils atteignent ainsi un développement corporel adéquat, nécessaire à l'entrée en mue (Vaucoulon *et al.* 1985).

3.1.4. L'activité thyroïdienne au cours de la croissance chez Manchot royal

L'activité thyroïdienne mesurée au cours de la croissance du poussin de Manchot royal dans cette étude apparaît conforme au schéma de développement altricial présenté par Mc Nabb et Olson (1996) (Figure 9). En effet, les teneurs en hormones thyroïdiennes semblent en augmentation de l'éclosion au 7^{ème} jour (voir $[T_3]$ dans cette étude ; pour $[T_4]$: Groscolas, données non publiées). A partir du 7^{ème} jour, un plateau maximal de 15,7 nmol.L⁻¹ est atteint pour la T_4 , à une valeur équivalente aux teneurs basales mesurées chez les manchots adultes (Groscolas & Leloup 1986) et chez les poussins d'autres espèces semi-altriciales ou altriciales, tel le merle (Figure 9). Les teneurs en T_4 restent alors constantes durant plusieurs mois. Ce n'est qu'à la fin du jeûne hivernal qu'une diminution brutale et ponctuelle de 25% est observée. Au cours de la seconde phase de croissance, la concentration plasmatique de T_4 augmente à nouveau et dépasse finalement son niveau basal en fin de développement.

Les teneurs en T_3 , quant à elles, sont maximales du 7^{ème} jour à l'émancipation. D'une valeur moyenne de 5,2 nmol.L⁻¹, elles sont équivalentes à celles mesurées chez le poussin de Manchot empereur pendant la couvaison (Figure 10 : Groscolas & Chérel 1992), mais 2 à 5 fois supérieures au niveau basal des manchots adultes (Groscolas & Leloup 1986). Ces valeurs élevées sont à mettre en relation avec le rôle prépondérant joué par la T_3 dans les mécanismes d'acquisition de l'homéothermie (Mc Nabb & Olson 1996). Le pic de T_3 de l'ordre de 8-9 nmol.L⁻¹ mesuré chez le poussin de Manchot empereur au moment de l'émancipation (Figure 10 : Groscolas & Chérel 1992) s'explique par les efforts de thermorégulation intenses déployés par le poussin, suite à son exposition à un climat antarctique extrêmement froid. A la différence, le poussin de Manchot royal s'émancipe dans un environnement plus doux, une fois les mécanismes de thermogenèse opérationnels et un seuil d'efficacité isolante acquis (Barré 1978; Duchamp *et al.* 2002). Aussi n'observe-t-on pas de sursaut de l'activité thyroïdienne chez ce dernier, à ce stade crucial du développement.

Par la suite, les teneurs en T_3 s'effondrent chez les poussins intermédiaires et tardifs 2001 : la diminution est de 45% en fin de première phase de croissance. Une telle diminution du niveau de T_3 avec l'âge pourrait résulter de la corrélation forte liant teneur en T_3 et croissance relative (Kühn *et al.* 1982). En effet, comme nous l'avons montré précédemment, la croissance relative diminue progressivement dès la 3^{ème} semaine (Figure 31).

A la différence, les poussins précoces 2001 présentent toujours des teneurs en T_3 élevées en fin de première phase de croissance, similaires à celles du plateau maximal initial du premier lot. Ce n'est qu'au cours de deux derniers mois du jeûne hivernal (juillet-août) que les

concentrations plasmatiques diminuent de 37% environ. A cette époque, teneur en T_4 et teneur en T_3 sont minimales : l'activité thyroïdienne est ralentie. Puis une nouvelle chute de 50% est observée au début de la seconde phase de croissance, alors que la concentration en T_4 augmente. Cette teneur minimale en T_3 est maintenue durant les deux premiers mois de la reprise de croissance (septembre-octobre). Ce n'est qu'à la fin du développement post-embryonnaire que les valeurs remontent : elles sont plus que doublées.

Les différences de teneurs plasmatiques en T_3 entre poussins précoces et poussins tardifs au cours de la première phase de croissance, seraient peut-être à relier avec la croissance différentielle observée entre les deux lots. En effet, dès l'émancipation, les poussins intermédiaires et tardifs présentent un retard de croissance significatif sur les plus précoces (Figure 26, Figure 28 et Tableau 5). Or, Kühn *et al* (1982) ont montré que plus la croissance était importante, plus les teneurs en T_3 étaient élevées, et inversement. D'autre part, une relation directe a pu être mise en évidence entre le niveau de T_3 et le niveau d'apport énergétique chez le poulet (Sharp & Klandorf 1985). Les différences de performances de croissance observées entre précoces et intermédiaires à tardifs suggèrent que les premiers ont dû bénéficier d'un apport alimentaire plus consistant durant la première phase de croissance. D'autres résultats confirment d'ailleurs que les poussins tardifs sont moins souvent nourris que les plus précoces à la fin de l'été (Weimerskirch *et al.* 1992 ; Van Heezik *et al.* 1993). Ainsi, nos poussins précoces, encore intensément nourris en fin de période estivale et particulièrement bien développés, présentent-ils des teneurs en T_3 très supérieures à nos poussins intermédiaires et tardifs, faiblement approvisionnés et avec un retard de croissance marqué.

3.2. Contraintes de la croissance chez le Manchot royal

3.2.1. Croissance et disponibilité alimentaire

Les résultats de cette étude semblent indiquer que la disponibilité alimentaire influence la croissance post-embryonnaire du poussin de Manchot royal à deux niveaux. D'une part, à l'échelle des saisons, en fonction du cycle annuel de disponibilité planctonique au niveau des fronts océaniques. Printemps et été, saisons foisonnantes d'un point de vue de la disponibilité alimentaire, correspondent aux phases de croissance intensives du poussin de Manchot royal. Par opposition, l'hiver est une saison de déplétion des ressources océaniques de l'Océan Indien. Elle se résume à une période de restriction alimentaire sévère et durable, entraînant amaigrissement, perte de condition corporelle et ralentissement, voire arrêt total de la croissance, au cours du développement post-embryonnaire du Manchot royal.

D'autre part, les variations inter-annuelles de la disponibilité alimentaire sont susceptibles de se traduire en variations inter-annuelles des performances de croissance (Olsson 1997b). La comparaison de deux saisons de reproduction successives à Crozet en est un bel exemple. En effet, il apparaît qu'en fin de première phase de croissance, les poussins précoces 2002 étaient très significativement plus petits et plus légers que les individus nés à la même époque en 2001 (Figure 26, Figure 28 et Tableau 8). Parallèlement, le suivi par satellite d'adultes reproducteurs équipés de balise Argos® au cours de leurs voyages alimentaires en mer, durant les périodes de "brooding" 2001 et 2002, révèle une hétérogénéité inter-annuelle de la disponibilité des ressources. Effectivement, le front polaire a été localisé à 50,7°S en janvier 2001, contre 51,77°S en janvier 2002. De plus, les rayons maximums de prospection alimentaire ont été plus longs en 2002 : 547 km au début du mois de mars 2002, alors que le rayon moyen s'élève à 390 km en moyenne pendant le brooding, au cours d'une "bonne année". Les voyages alimentaires ont donc été allongés en 2002, ce qui traduit une disponibilité alimentaire moindre au niveau du front polaire cette année-là, sûrement due à un réchauffement des eaux de la zone (Bost, communication personnelle). Cette diminution de la disponibilité des ressources en mars 2002 explique parfaitement le net ralentissement de croissance observé sur les poussins du lot précoce en mars-avril 2002 (Figure 26 et Figure 28). Le retard de croissance alors acquis n'a pu être rattrapé et les individus ne sont pas arrivés à un niveau de développement aussi avancé que les précoces de l'année précédente.

3.2.2. Croissance et investissement parental

Le degré d'investissement parental apparaît aussi comme un facteur important de variabilité des performances de croissance inter-individuelles.

D'une part, la qualité de l'approvisionnement parental varie en fonction de la date de début de reproduction. Les reproducteurs tardifs semblent avoir plus de difficultés à s'approvisionner en mer que les précoces (Charrassin & Bost 2001). Les observations de Weimerskirch *et al.* (1992) indiquent en effet que les poussins tardifs seraient moins souvent nourris que les précoces à la fin de la période estivale notamment. Ecllosion tardive et approvisionnement alimentaire moindre expliquent nos résultats de retard de croissance des plus tardifs sur les plus précoces en fin de première phase de croissance, de même que le fort taux d'échec reproducteur par mortalité précoce des poussins.

En outre, l'efficacité parentale propre doit être prise en compte. Les poussins du lot précoce 2001, par exemple, étaient les mieux développés en fin de première phase de croissance, ont traversé l'hiver sans aucune difficulté (100% de survie hivernale), se sont retrouvés parmi les plus lourds en pré-départ et sont partis en mer les premiers. De toute évidence, leurs parents se sont révélés être de remarquables ravitailleurs tout au long de la période d'élevage. Par ailleurs, les forts taux de nourrissage hivernaux, mis en évidence par une perte de masse et un amaigrissement spécifique hivernaux inférieurs à ceux décrits précédemment (§ 3.1.2., Chérel *et al.* 1993b ; Van Heezik *et al.* 1993), traduisent l'efficacité parentale pour les poussins ayant survécu à la saison difficile. Notamment, les quatre survivants du lot intermédiaire n'étaient ni les plus lourds, ni les plus gras de leur catégorie d'âge en fin de première phase de croissance. De surcroît, ils n'accusent qu'une faible perte de masse corporelle durant l'hiver. Ils finissent même par rattraper leur retard sur les poussins précoces en masse et en condition corporelle, au cours de la seconde phase de croissance. Comme les poussins intermédiaires et tardifs ne peuvent accumuler suffisamment de réserves pré-hivernales pour subir un jeûne total prolongé de 4-5 mois, à la différence des individus les plus développés, énergétiquement autonomes sur cette période (Chérel *et al.* 1985, 1987), seuls les mieux approvisionnés résistent. La période hivernale permet donc de faire le tri entre "bons" et "mauvais" parents parmi les reproducteurs tardifs.

3.2.3. Mortalité et pression de prédation

Les résultats de cette étude témoignent d'une forte mortalité des poussins de manchot royal au cours de la période d'élevage (Figure 35). Mais contrairement aux résultats publiés prédominamment (Stonehouse 1960 ; Barrat 1976 ; Chérel *et al.* 1987), cette mortalité n'est pas principalement hivernale. Effectivement, la mortalité précoce est très élevée, surtout chez les individus tardifs : elle représente plus de 80% de la mortalité totale observée sur les lots d'étude en 2001 et 2002. A l'instar de Taylor (1962), on relève principalement des décès par épuisement, hypothermie et prédation suite à l'abandon du poussin par l'un des parents, avant et autour de l'émancipation. Par la suite, la prédation sur les poussins affaiblis constitue la principale cause de mortalité. A la fin de l'été, 31% des poussins précoces, 45% des poussins intermédiaires et 91% des poussins tardifs suivis sont déjà morts.

Les derniers décès sur lots suivis depuis l'éclosion sont enregistrés durant les deux premiers mois de l'hiver austral, parmi les individus intermédiaires et tardifs. C'est à cette période que Chérel *et al.* (1987) enregistrent un premier pic de mortalité mineur, attribué aux poussins les moins développés, généralement peu nourris et/ou trop jeunes, et par conséquent incapables de soutenir un jeûne prolongé. L'hiver austral est en effet critique pour les poussins les plus tardifs et pour ceux ayant déjà une mauvaise condition corporelle à la fin de l'été (Stonehouse 1960 ; Van Heezik *et al.* 1993). C'est le cas dans cette étude où tous les poussins tardifs ont disparu à la fin du mois de juillet 2001, ainsi que les 2/3 des poussins intermédiaires qui avaient survécu à la première phase de croissance (Figure 35).

D'après Stonehouse (1960), les poussins doivent atteindre une masse minimale de 6 kg pour pouvoir résister au jeûne hivernal. Or, parmi les 4 survivants du lot intermédiaire, 2 des poussins n'atteignent pas cette masse corporelle en fin de première phase de croissance (4794 g pour le poussin n°4 et 5136 pour le poussin n°11) et aucun des 4 n'a la masse la plus élevée à ce stade. De même, on ne peut identifier une masse standardisée-seuil. D'autres facteurs, autres que les notions de masse corporelle et de masse standardisée maximales doivent entrer en jeu, comme la qualité de l'investissement et de l'approvisionnement parental, notamment au cours de l'hiver (§ 3.2.2.).

Enfin, contrairement à Chérel *et al.* (1987) qui observent un pic de mortalité maximal en octobre chez des poussins non renourris à la sortie du jeûne hivernal, seul 1 des 42 poussins suivis durant la seconde phase de croissance, décède. Il s'agit du poussin n°77, jamais vu renourri et finalement mort d'épuisement (Figure 37). Ce taux de mortalité de 2,4% seulement en seconde phase de croissance est très faible par rapport à ceux relatés dans la littérature, comme 17% par Weimerskirch *et al.* (1992). Un bon investissement parental et une excellente disponibilité alimentaire au cours du printemps austral 2001 pourraient expliquer cette survie printanière exceptionnelle.

3.3. Mue et départ en mer

3.3.1. Déroulement de la mue

D'après les observations recueillies, la mue juvénile du poussin de Manchot royal s'effectue en deux temps. Elle débute par la mue des extrémités. En effet, perte des rectrices hivernales et croissance des nouvelles plumes de la queue constituent les premiers événements de la mue. Suit l'émergence des plumes situées à l'articulation tarso-métatarsienne, contemporaine de l'émergence des plumes de la pointe et de la face palmaire de l'aileron. Deux à trois semaines plus tard débute la mue des plumes de contour. Celle-ci s'effectue de manière ascendante : de la partie inférieure du corps vers la tête, et de façon strictement symétrique sur les faces ventrale et dorsale. La durée de la mue des extrémités est très variable d'un poussin à l'autre alors que la mue de contour se déroule de façon assez homogène. De fait, la durée totale de la mue est très hétérogène : de 34 à 78 jours. Elle varie notamment en fonction de la masse corporelle et de la condition corporelle des poussins en début de mue : plus les poussins sont lourds et en bonne condition en pré-mue, plus la mue est courte.

Chez l'adulte, la mue pré-nuptiale se déroule un peu différemment. La synthèse des nouvelles plumes dans le tissu sous-cutané débute en mer (Groscolas 1990) et les adultes ne reviennent à terre que peu de temps avant la perte de leur ancien plumage (en moyenne 4 jours, d'après Gauthier-Clerc *et al.* 2002). La mue de contour s'effectue de façon assez similaire: de façon ascendante et symétrique. En revanche, contrairement au poussin, les rectrices sont les dernières plumes à être renouvelées. En effet, la croissance des nouvelles plumes de la queue n'est pas encore achevée lorsque les adultes en nouveau plumage reviennent à terre pour parader, suite à leur voyage alimentaire pré-nuptial. Cette particularité permet d'ailleurs de distinguer un individu paradant d'un reproducteur relevant. La durée de la mue observée à terre est inférieure chez l'adulte : de 13 à 31 jours (Gauthier-Clerc *et al.* 2002) car les premiers jours de synthèse passés en mer ne sont pas comptés.

Par ailleurs, la durée de la mue adulte semble fortement influencée par des contraintes temporelles : elle diminue significativement avec l'avancée dans la saison estivale (en moyenne 29 jours en août contre 18 jours en novembre, d'après Gauthier-Clerc *et al.* 2002). La situation est différente chez les poussins : dans cette étude, les poussins qui muent le plus tôt sont également ceux qui muent le plus vite. L'avancée de la saison et l'augmentation de la photopériode apparaissent plutôt comme des facteurs favorisant le déclenchement de la mue, conformément aux résultats présentés par Vaucoulon *et al.* (1985). En effet, des poussins en condition corporelle moindre sont capables de muer malgré tout, mais plus tardivement dans la saison.

3.3.2. Mue, réserves énergétiques et apports alimentaires

Chez l'adulte, la mue s'effectue au cours d'un jeûne total à terre, en puisant dans les réserves lipidiques et protéiques accumulées au cours d'un voyage alimentaire préalable. La situation est différente chez le poussin qui est nourri jusqu'à un stade avancé de la mue (DR entre ED et FM).

On peut être amené à se demander si cet apport alimentaire est le facteur déterminant de la mue. En effet, la mue est bloquée chez les poussins non nourris, comme notre poussin n°77, certes maigre, et comme Barré (1981) en avait fait la démonstration chez des poussins de Manchot royal et de Gorfou macaroni bien développés. Le fait qu'un jeûne forcé entraîne l'inhibition de la mue ou l'interruption de la croissance des nouvelles plumes chez le poussin de Manchot royal en bonne condition met l'accent sur l'aspect qualitatif, plutôt que purement énergétique, des carences engendrées. En effet, les plumes sont essentiellement constituées de kératine et leur synthèse nécessite la disponibilité de quantités importantes d'acides aminés. Contrairement à l'adulte, capable de mobiliser activement ses réserves protéiques corporelles (Groscolas 1978), le poussin de Manchot royal ne doit pas pouvoir effectuer cette mobilisation et dépend par conséquent d'un apport protéique exogène.

Cependant, il apparaît dans cette étude que les poussins ayant la meilleure condition corporelle en début de mue, muent plus rapidement, tout en étant moins nourris au cours du processus de mue (même débit alimentaire mais sur une période plus courte). Les individus en moins bonne condition mettent plus de temps pour muer et bénéficient d'un apport alimentaire plus important. Ainsi, plus les poussins ont accumulé de réserves avant la mue, moins l'apport exogène nécessaire est important pour achever le processus de mue. On en déduit que, chez le poussin, les ressources énergétiques et nutritionnelles nécessaires à la mue ont deux origines distinctes et non exclusives : les réserves lipidiques endogènes qui semblent influencer le déroulement de la mue d'une part, l'apport alimentaire parental complémentaire mais indispensable, d'autre part.

Par ailleurs, cette étude montre que des poussins de condition corporelle moindre sont capables de muer, certes plus lentement et plus tard dans la saison, mais de muer malgré tout. En effet, les poussins du lot "Mue" ont une masse corporelle moyenne de 7,7 kg en début de mue, ce qui est très inférieur aux masses de début de mue publiées auparavant : de 10 à 13,5 kg pour Vaucoulon *et al.* (1985). L'existence d'une "masse-seuil" absolue, indispensable au déclenchement du processus de mue est fortement remise en cause par ces nouvelles observations. Si un tel seuil existe, il est nécessairement fonction du temps et s'abaisse donc au fur et à mesure que l'été avance et que la photopériode augmente.

Il est cependant délicat de définir une masse standardisée seuil ou critique d'après les résultats de cette étude. La variabilité inter-individuelle est forte et permet difficilement de tirer

des conclusions. Il serait intéressant de pouvoir travailler sur des critères plus objectifs. La composition corporelle apparaîtrait notamment comme un excellent indicateur. On peut l'estimer par mesure de l'eau corporelle totale ("total body water", TBW) grâce à la technique de dilution isotopique (Nagy & Costa 1980 ; Sheng & Huggins 1986) et/ou par évaluation de la masse grasse par dissection.

3.3.3. Départ en mer

En seconde partie de mue, les poussins de Manchot royal ne sont plus nourris, maigrissent, perdent en condition corporelle et partent finalement en mer. La perte de masse relevée entre le pic de masse de pré-départ, faisant suite au dernier nourrissage, et le départ est de l'ordre de 14%, pour un jeûne total de 14-15 jours en moyenne. 4 à 5 jours s'écoulent entre le moment où les poussins ont perdu tout leur duvet (stade FM) et leur départ définitif. Quatre à 6 jours avant ce départ définitif, on observe les premiers éloignements significatifs du site de nourrissage avec retour sur ce site. Le départ définitif du site de nourrissage survient 2 à 3 jours avant le départ définitif en mer.

Pourquoi, une fois leur mue totalement achevée, les poussins de Manchot royal attendent-ils quelques jours avant de partir en mer? Certes, cette période est mise à profit pour approfondir leur apprentissage de la nage et pour s'adapter à la vie en eau froide (Barré 1981), mais l'amaigrissement subi au cours de ce jeûne prolongé entraîne une diminution de la couverture grasseuse sous-cutanée, et s'avère par conséquent défavorable pour la thermorégulation en milieu froid. Il doit être impératif pour les poussins d'optimiser leurs capacités physiologiques d'adaptation au froid avant le départ, même si cela se fait au détriment de leurs capacités physiques d'isolation thermique.

Cette récession de masse avant départ est couramment observée chez les oiseaux volants qui présentent une courbe de croissance pondérale en cloche (Huin & Prince 2000), mais revêt une tout autre valeur adaptative. Ces derniers présentent souvent une "obésité au nid" ("nestling obesity") à la fin de leur développement et doivent nécessairement perdre de la masse corporelle avant l'envol. Ainsi, les poussins de Procellariiformes sont moins nourris pendant les jours précédant l'envol, voire plus nourris du tout (Hamer *et al.* 1999 ; Reid & Bailey 2000). Une anorexie volontaire et spontanée a même été mise en évidence chez les poussins de Chouette effraie (*Tyto alba*) avant l'envol (Durant & Handrich 1998).

On peut plutôt s'interroger sur les facteurs qui motivent le départ du poussin de Manchot royal. Il pourrait s'agir soit d'une anorexie spontanée poussant le poussin à quitter son site de nourrissage car celui-ci ne ressentirait plus la nécessité d'être nourri, soit du non-retour des parents et d'une sensation de "faim" après plus d'une dizaine de jours de jeûne qui le pousseraient à partir pour s'approvisionner en mer. Seules deux relations significatives ont pu être tirées des résultats de cette étude concernant le départ en mer. Premièrement, la

corrélation entre la masse corporelle au dernier repas (MC DR) et l'intervalle de temps entre ce dernier repas et le départ définitif (durée DR-D), indique que la masse et la condition corporelles après le dernier nourrissage conditionnent la durée de jeûne possible, avant que les poussins n'aient d'autres choix que celui de se "jeter à l'eau". Deuxièmement, la relation linéaire liant l'intervalle de temps entre le dernier nourrissage et le départ à l'intervalle de temps entre la fin de mue et le départ, suggère que l'événement "fin de mue" pourrait être un des facteurs déclenchants du départ en mer.

De toute évidence, des variations métaboliques et hormonales précises doivent déterminer le comportement du départ en mer. Il serait donc intéressant d'effectuer une étude plus approfondie, focalisée sur la phase finale de la mue et basée sur un suivi quotidien des individus. Cela permettrait de recueillir des données comportementales, biochimiques et hormonales plus affinées et donc de préciser la nature des différents facteurs, ainsi que leur importance (facteurs déclenchants ou favorisants?).

3.3.4. L'activité thyroïdienne pendant la mue et le départ en mer chez le poussin de Manchot royal

Dans cette étude, l'activité thyroïdienne mesurée pendant la mue du poussin de Manchot royal est assez cohérente avec les résultats publiés antérieurement.

En début de mue, les teneurs en T_4 sont déjà très élevées (de l'ordre de 27 nmol.L^{-1} , Figure 44), en continuité avec l'augmentation relevée à partir de la fin du jeûne hivernal et ce tout au long de la reprise de croissance chez les poussins précoces 2001 (Figure 33). Parallèlement, les teneurs en T_3 sont minimales (de l'ordre de $1,7 \text{ nmol.L}^{-1}$; Figure 45) et conformes à celles mesurées durant les deux premiers mois de la reprise de croissance chez les poussins précoces 2001 (Figure 33). Cette phase d'augmentation rapide de la concentration plasmatique en T_4 , balancée par un niveau minimal en T_3 , est caractéristique de la phase de préparation de la mue. On retrouve en effet le même schéma chez le poussin de Manchot empereur (Groscolas & Chérel 1992) et chez la plupart des espèces de manchot étudiées à l'âge adulte (Groscolas & Leloup 1986; Chérel *et al.* 1988). On peut cependant noter que les niveaux de T_4 mesurés chez le poussin de Manchot royal au cours de cette étude, compris entre 20 et 34 nmol.L^{-1} , sont supérieurs à ceux relevés chez l'adulte muant : Chérel *et al.* (1988) indiquent un pic de $18,3 \text{ nmol.L}^{-1}$ seulement.

Au cours de la mue, l'évolution de la teneur en T_4 devient plus atypique. Effectivement, le niveau de T_4 , déjà élevé du début de la mue à l'émergence des nouvelles plumes en région dorsale, continue à augmenter : il atteint alors des concentrations maximales de l'ordre de 34 nmol.L^{-1} , entre le dernier repas et la fin de la mue (Figure 44). Ce n'est qu'une fois la mue achevée que la concentration plasmatique de T_4 chute brutalement, pour atteindre sa valeur minimale dans les heures précédant le départ définitif en mer (de l'ordre de 20 nmol.L^{-1}). Dans

la littérature, la décroissance de la T_4 est beaucoup plus précoce chez l'adulte muant : le pic correspond à l'émergence des nouvelles plumes, à la suite de quoi le niveau diminue progressivement jusqu'à des valeurs très basses ($3,8 \text{ nmol.L}^{-1}$ d'après Chérel *et al.* 1988 ; Figure 11 et Figure 19). Il faut cependant se rappeler que la mue des adultes s'effectue au cours d'un jeûne total à terre. Or, l'activité thyroïdienne varie en fonction de l'apport alimentaire (Sharp & Klandorf 1985). On peut penser que les niveaux de T_4 sont plus élevés et maintenus plus longtemps à de fortes concentrations pendant la mue du poussin car celui-ci est nourri de façon intense au cours du processus. Le fait que la décroissance de la teneur en T_4 n'intervienne que suite au dernier repas corrobore cette interprétation.

La T_3 , quant à elle, se comporte plus classiquement : son niveau reste minimal durant les étapes de synthèse et d'émergence des nouvelles plumes et n'augmente qu'une fois la mue achevée. Dès le stade de fin de mue, la concentration de T_3 est doublée. Cette augmentation finale de la T_3 est généralement interprétée comme le reflet d'une activité accrue du métabolisme énergétique. Elle correspondrait aux dépenses de thermorégulation nécessaires pour compenser les pertes de chaleur occasionnées par la chute massive des anciennes plumes chez l'adulte muant (Groscolas 1990). Dans le cas du poussin, cette valeur élevée de la T_3 de la fin de la mue au départ en mer, coïncide avec les premières observations de baignade et d'apprentissage de la nage. Or, la température de l'eau dans laquelle les poussins s'aventurent ne dépasse pas $5-6^\circ\text{C}$. Effectivement, des études ont montré que l'adaptation à la vie marine n'était pas innée chez cet animal : elle passait par un apprentissage offrant une adaptation opérationnelle au froid (Barré 1981). En définitive, le niveau élevé de T_3 correspondrait aux dépenses de thermorégulation déployées pour faire face aux pertes de chaleur intenses au cours des bains d'apprentissage en eau froide. Il pourrait également s'inscrire dans un complexe hormonal déterminant la prise de décision du départ en mer.

CONCLUSION

Le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) est un animal aussi méconnu que fascinant. Cet oiseau pélagique, inapte au vol et parfaitement adapté au milieu marin, passe la plus grande partie de sa vie dans les eaux froides encerclant le continent antarctique. Il ne revient à terre que pour muer ou se reproduire, au sein d'immenses colonies situées sur des îles austères et inhabitées, dans la zone sub-antarctique de l'Hémisphère Sud. Eu égard aux conditions de vie difficiles et aux contraintes extrêmes imposées par cet environnement rude et imprévisible, le Manchot royal a su développer d'étonnantes adaptations comportementales, écologiques et physiologiques au cours de l'évolution, afin d'assurer la pérennité de l'espèce.

Cette étude s'est intéressée aux aspects écophysiologiques du développement post-embryonnaire de l'animal. En effet, le poussin de Manchot royal présente une biologie du développement originale. Son élevage, d'une durée moyenne de 10 à 12 mois, est exceptionnellement long et surtout, cas unique dans la classe des Oiseaux, est entrecoupé par une période de 4 à 5 mois de jeûne quasi-total, sur toute la durée de l'hiver austral. Cette aptitude à résister à une telle privation alimentaire est tout à fait remarquable pour un animal en croissance et sous-tend des adaptations écologiques et physiologiques extrêmes.

Les résultats de cette étude décrivent les étapes de ce développement post-natal atypique, de l'éclosion à la mue juvénile. Ainsi, au cours de son premier été austral, le poussin de Manchot royal connaît une première phase de croissance pondérale et staturale intense, à l'issue de laquelle il peut atteindre des dimensions proches de celles de l'adulte. Suit une phase de ralentissement, voire d'arrêt de la croissance durant l'hiver, en relation avec le "jeûne hivernal" imposé aux poussins par la déplétion des ressources marines et l'absence prolongée des adultes. La croissance reprend au printemps avec la reprise des nourrissages par les parents. Le développement est complété, les poussins muent et gagnent finalement la mer. Cette étude souligne l'originalité du déroulement de la croissance, montre la variabilité des performances de développement et tente d'explicitier les facteurs de cette variabilité. Fluctuations des ressources alimentaires et efficacité de l'approvisionnement parental apparaissent comme les facteurs de contraintes majeurs.

En définitive, cette étude contribue à une meilleure compréhension des adaptations que les animaux, d'une façon générale, sont capables de développer afin de s'adapter aux variations de leur environnement et en particulier aux modifications causées par l'activité humaine, soit directement par la destruction de leur habitat et la sur-exploitation des ressources alimentaires, ou indirectement à travers les changements climatiques globaux.

CONCLUSION

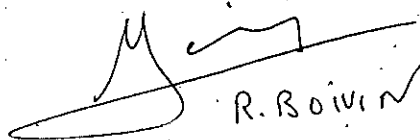
Le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) est un animal aussi méconnu que fascinant. Cet oiseau pélagique, inapte au vol et parfaitement adapté au milieu marin, passe la plus grande partie de sa vie dans les eaux froides encerclant le continent antarctique. Il ne revient à terre que pour muer ou se reproduire, au sein d'immenses colonies situées sur des îles austères et inhabitées, dans la zone sub-antarctique de l'Hémisphère Sud. Eu égard aux conditions de vie difficiles et aux contraintes extrêmes imposées par cet environnement rude et imprévisible, le Manchot royal a su développer d'étonnantes adaptations comportementales, écologiques et physiologiques au cours de l'évolution, afin d'assurer la pérennité de l'espèce.

Cette étude s'est intéressée aux aspects écophysiologiques du développement post-embryonnaire de l'animal. En effet, le poussin de Manchot royal présente une biologie du développement originale. Son élevage, d'une durée moyenne de 10 à 12 mois, est exceptionnellement long et surtout, cas unique dans la classe des Oiseaux, est entrecoupé par une période de 4 à 5 mois de jeûne quasi-total, sur toute la durée de l'hiver austral. Cette aptitude à résister à une telle déprivation alimentaire est tout à fait remarquable pour un animal en croissance et sous-tend des adaptations écologiques et physiologiques extrêmes.

Les résultats de cette étude décrivent les étapes de ce développement post-natal atypique, de l'éclosion à la mue juvénile. Ainsi, au cours de son premier été austral, le poussin de Manchot royal connaît une première phase de croissance pondérale et staturale intense, à l'issue de laquelle il peut atteindre des dimensions proches de celles de l'adulte. Suit une phase de ralentissement, voire d'arrêt de la croissance durant l'hiver, en relation avec le "jeûne hivernal" imposé aux poussins par la déplétion des ressources marines et l'absence prolongée des adultes. La croissance reprend au printemps avec la reprise des nourrissages par les parents. Le développement est complété, les poussins muent et gagnent finalement la mer. Cette étude souligne l'originalité du "pattern" de croissance, montre la variabilité des performances de développement et tente d'expliquer les facteurs de cette variabilité. Fluctuations des ressources alimentaires et efficacité de l'approvisionnement parental apparaissent comme les facteurs de contraintes majeurs.

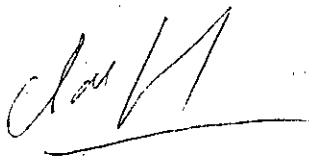
En définitive, cette étude contribue à une meilleure compréhension des adaptations que les animaux, d'une façon générale, sont capables de développer afin de s'adapter aux variations de leur environnement et en particulier aux modifications causées par l'activité humaine, soit directement par la destruction de leur habitat et la sur-exploitation des ressources alimentaires, ou indirectement à travers les changements climatiques globaux.

**Le Professeur responsable
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon**



R. BOIVIN

Le Président de la thèse



Vu et permis d'imprimer

Lyon, le

**Pour le Président de l'Université,
Le Président du Comité de Coordination des Etudes Médicales,
Professeur F. MAUGUIERE**

**Vu : Le Directeur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon**



Professeur J-F CHARY

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Adams N.J., Klages N.T. (1987) : Seasonal variation in the diet of the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) at sub-Antarctic Marion Islands. *J. Zool. Lond.* **212**: 303-324
2. Arrêté du 14/08/98 fixant sur tout le territoire national des mesures de protection des oiseaux représentés dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises. *Journal officiel du 11/10/98* 236: 15405-15406
3. Assenmacher I., Jallageas M. (1980) : Adaptive aspects of endocrine regulation in birds. In: Ischii S. *et al.* (eds): *Hormones, adaptations and evolution*. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo / Springer-Verlag, Berlin, p. 93-102
4. Barrat A. (1976) : Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) des îles Crozet. *Com. Nat. Fr. Rech. Ant.* **40**: 9-51
5. Barré H. (1976) : Etude de la dépense énergétique du poussin de Manchot royal (*Aptenodytes patagonica* J.F. Miller) dans les conditions climatiques ambiantes naturelles. *C.R. Acad. Sc. Paris* **282**: 89-92
6. Barré H. (1977) : Rôle de la photopériode et de l'alimentation sur le déterminisme de la mue chez les poussins de Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus* J.F. Miller) et de Gorfou macaroni (*Eudyptes chrysolophus* Brandt). *C.R. Acad. Sc. Paris* **285**: 1131-1134
7. Barré H. (1978) : Métabolisme énergétique du poussin de Manchot royal au cours de la croissance. *J. Physiol. (Paris)* **74**(6): 555-561
8. Barré H., Rouanet J.-L. (1981) : Métabolisme énergétique du poussin de Manchot royal au cours de sa croissance : problème de l'émancipation thermique. *Com. Nat. Fr. Rech. Antarct.* **51**: 357-362
9. Barré H. (1984) : Metabolic and insulative changes in winter- and summer-acclimatized King Penguin chicks. *J. Comp. Physiol.* **B154**: 317-324
10. Blem C.R. (1976) : Patterns of lipid storage and utilization in birds. *Am. Zool.* **16**: 671-684
11. Bost C.-A., Georges J.-Y., Guinet C., Chérel Y., Pütz K., Charrassin J.-B., Handrich Y., Zorn T., Lage J., Le Maho Y. (1997) : Foraging habitat and food intake of satellite-tracked penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **150**: 21-33
12. Brodin A., Olsson O., Clark C.W. (1998) : Modeling the breeding cycle of long-lived birds : why do King penguins try to breed late? *Auk* **115**(3): 767-771

13. Castellini M.A., Rea L.D. (1992) : The biochemistry of natural fasting at its limits. *Experientia* **48**: 575-582
14. Challet E., Bost C.-A., Handrich Y., Gendner J.-P., Le Maho Y. (1994) : Behavioral time budget of breeding king penguins (*Aptenodytes patagonica*). *J. Zool. Lond.* **233**: 669-681
15. Charrassin J.B., Bost C.-A. (2001) : Utilisation of the oceanic habitat by king penguin over the annual cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **221**: 285-298
16. Chérel Y., Le Maho Y. (1985) : Five months of fasting in king penguins chicks : body mass loss and fuel metabolism. *Am. J. Physiol.* **249**: R387-R392
17. Chérel Y., Stahl J.C., Le Maho Y. (1987) : Ecology and physiology of fasting in king penguin chicks. *Auk* **104**: 254-262
18. Chérel Y., Leloup J., Le Maho Y. (1988) : Fasting in king penguin. II. Hormonal and metabolic changes during molt. *Am. J. Physiol.* **254**: R178-R184
19. Chérel Y., Robin J.-P., Le Maho Y. (1988b): Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Can. J. Zool.* **66**: 159-166
20. Chérel Y., Robin J.-P., Le Maho Y. (1988c): Les 3 jeûnes du Manchot royal. Comparaison avec le jeûne de reproduction du Manchot empereur. *Rev. Ecol.* **43**: 367-373
21. Chérel Y., Ridoux V. (1992) : Prey species and nutritive value of food fed during summer to King penguin *Aptenodytes patagonicus* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* **134**: 118-127
22. Chérel Y., Verdon C., Ridoux V. (1993) : Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. *Polar Biol.* **13**: 355-357
23. Chérel Y., Charrassin B., Handrich Y. (1993b) : Comparison of body reserve buildup in prefasting chicks and adults of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Physiol. Zool.* **66**(5): 750-770
24. Chérel Y., Fréby F., Gilles J., Robin J.-P. (1993c) : Comparative fuel metabolism in gentoo and king penguins : adaptation to brief versus prolonged fasting. *Polar Biol.* **13**: 263-269
25. Chérel Y., Gilles J., Handrich Y., Le Maho Y. (1994) : Nutrient reserve dynamics and energetics during long-term fasting in the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *J. Zool. Lond.* **234**: 1-12
26. Chérel Y. (1995) : Nutrient reserve storage, energetics, and food consumption during the prebreeding and premoulting foraging periods of king penguins. *Polar Biol.* **15**: 209-214

27. Chérel Y., Ridoux V., Rodhouse P.G. (1996) : Fish and squid in the diet of king penguin chicks, *Aptenodytes patagonicus*, during winter at sub-antarctic Crozet Islands. *Mar. Biol.* **126**: 559-570
28. Chérel Y., Groscolas R. (1999) : Relationships between nutrient storage and nutrient utilisation in long-term fasting birds and mammals. In: Adams N.J. et Slotow R.H. (eds): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban : 17-34
29. Chérel Y., Pütz K., Dobson K.A. (2002) : Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, Southern Atlantic Ocean. *Polar Biol.* **25**: 898-906
30. Cherubini G., Serra L., Baccetti N. (1996) : Primary moult, body mass and moult migration of little tern *Sterna albifrons* in NE Italy. *Ardea* **84**: 99-114
31. Clerquin Y. (1998) : Stratégie alimentaire du Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) durant l'hiver austral. Mémoire de DEA, Université Claude Bernard, Lyon
32. Costa D.P. (1991) : Reproductive and foraging energetics of pinnipeds: implications for life history patterns. In: Renouf D. (ed): *Behaviour of Pinnipeds*. Chapman and Hall, New York
33. Côté S. (2000) : Aggressiveness in king penguins in relation to reproductive status and territory location. *Anim. Behav.* **59**: 813-821
34. Decrock F., Groscolas R., Mc Cartney R., Speake B.K. (2001) : Transfer of n-3 and n-6 polyunsaturated fatty acids from yolk to embryo during development of the King penguin. *Am. J. Physiol.* **280**: R843-853
35. Decuypere E., Kühn E.R. (1988) : Thyroid hormone physiology in Galliformes : age and strain related changes in physiological control. *Amer. Zool.* **28**: 401-415
36. Descamps S., Gauthier-Clerc M., Gendner J.-P., Le Maho Y. (2002) : The annual breeding cycle of unbanded king penguins *Aptenodytes patagonicus* on Possession Island (Crozet). *Avian Sci.* **2**: 1-12
37. Duchamp C., Rouanet J.L., Barré H. (2002) : Ontogeny of thermoregulatory mechanisms in king penguin chicks (*Aptenodytes patagonicus*). *Comp. Biochem. Physiol. A* **131**(4):765-773
38. Durand J.M., Handrich Y. (1998) : Growth and food requirement flexibility in captive chicks of the European barn owl (*Tyto alba*). *J. Zool. Lond.* **245**: 137-145
39. Durant J. (2000) : Energétique de la reproduction chez la Chouette effraie (*Tyto alba*). Thèse d'université, Strasbourg
40. Gales R.P. (1987) : Growth strategies in Blue penguins *Eudyptula minor minor*. *Emu* **87**: 212-219

41. Gauthier-Clerc M., Le Maho Y., Clerquin Y., Drault S., Handrich Y. (2000) : Penguin fathers preserve food for their chicks. *Nature* **408**(6815): 928-929
42. Gauthier-Clerc M., Le Maho Y., Gendner J.-P., Durant J., Handrich Y. (2001) : State-dependent decisions in long-term fasting king penguins, *Aptenodytes patagonicus*, during courtship and incubation. *Anim. Behav.* **62**: 661-669
43. Gauthier-Clerc M., Le Maho Y., Gendner J.-P., Handrich Y. (2002) : Moulting fast and time constraint for reproduction in the king penguin. *Polar Biol.* **25**: 288-295
44. Gauthier-Clerc M., Le Maho Y., Clerquin Y., Bost C.-A., Handrich Y. (2002b) : Seabird reproduction in an unpredictable environment : how King penguins provide their young chicks with food. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **237**: 291-300
45. Gillepsie T.H. (1932) : A Book of King Penguins. Jenkins, London
46. Groscolas R. (1978) : Study of molt fasting followed by an experimental forced fasting in the Emperor penguin *Aptenodytes forsteri* : relationship between feather growth, body weight loss, body temperature and plasma fuel levels. *Comp. Biochem. Physiol.* **61**: 287-295
47. Groscolas R. (1982) : Changes in plasma lipids during breeding, molting and starvation in male and female Emperor Penguins (*Aptenodytes forsteri*). *Physiol. Zool.* **55**: 44-55
48. Groscolas R. (1986) : La reproduction et la mue des manchots antarctiques : aspects écophysiologiques, endocrinologiques et nutritionnels. *Océanis* **12**(2): 85-101
49. Groscolas R., Jallageas M., Goldsmith A., Assenmacher I. (1986) : The endocrine control of reproduction and molt in male and female Emperor (*Aptenodytes forsteri*) and Adelie (*Pygoscelis papua*) penguins. I. Annual changes in plasma levels of gonadal steroids and LH. *Gen. Comp. Endocrino.* **62**: 43-53
50. Groscolas R., Leloup J. (1986) : The endocrine control of reproduction and molt in male and female Emperor (*Aptenodytes forsteri*) and Adelie (*Pygoscelis papua*) penguins. II. Annual changes in plasma levels of thyroxine and triiodothyronine. *Gen. Comp. Endocrino.* **63**: 264-274
51. Groscolas R. (1990) : Metabolic adaptations to fasting in Emperor and King Penguins. In: Davis L.S., Darby J.T. (eds): *Penguin biology*. Academic Press, London, p. 269-296
52. Groscolas R., Chérel Y. (1992) : How to molt while fasting in the cold: the metabolic and hormonal adaptations of Emperor and King penguins. *Ornis Scandin.* **23**: 328-334
53. Groscolas R., Robin J.-P. (2001) : Long-term fasting and re-feeding in penguins. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* **128**(3): 645-655

54. Guinet C., Koudil M., Bost C.-A., Durbec J.-P., Georges J.-Y., Mouchot M.-C., Jouventin P. (1997) : Foraging behaviour of of satellite-tracked penguins in relation to the sea-surface temperature obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago during the austral summer: a three year study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **150**: 11-20
55. Haman A., Matthaei S. (1996) : Regulation of energy balance by leptin. *Exp. Clin. Endocrinol. Diabetes* **104**: 293-300
56. Hamer K.C., Lynnes A.S., Hill J.K. (1999) : Parent-offspring interactions in food provisioning of Manx shearwaters : implications for nestling obesity. *Anim. Behav.* **57**: 627-631
57. Heath R.G.M, Randall R.M. (1985) : Growth of Jackass penguin chicks (*Spheniscus demersus*) hand reared on different diets. *J. Zool. Lond.* **A205**: 91-105
58. Honda H., Tanaka K., Minamino T., Konishi T. (1982) : Control of contour feather growth of Japanese Quail. *J. Exp. Zool.* **220**: 311-319
59. Huin N., Prince P.A. (2000) : Chick growth in albatrosses : curve fitting with a twist. *J. Avian Biol.* **31**: 418-425
60. Jenni L., Winkler R. (1994) : Moults and ageing of european passerines. Academic Press, London
61. Jouventin P., Mouglin J.-L. (1981) : Les stratégies adaptatives des oiseaux de mer. *Rev. Ecol.* **35**: 217-272
62. Jouventin P. (1982) : Visual and vocal signals in penguins, their evolution and adaptive characters. Verlag-Paul Parey, Berlin
63. Jouventin P., Lagarde F. (1995) : Evolutionary ecology of the King penguin (*Aptenodytes patagonicus*) : the self regulation of the breeding cycle. In: Dann P., Norman I., Reilly P. (eds): *The Penguins: Ecology and Management*. Surrey Beatty, Chipping Norton, p. 80-95
64. Jouventin P., Maugé R. (1996) : The endocrine basis of the reproductive cycle in the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *J. Zool. Lond.* **238**: 665-678
65. Jouventin P., Dobson F.S. (2002) : Why breed every other year? The case of albatrosses. *Proc. R Soc. Lond. B Biol. Sci.* **269**(1503):1955-1961
66. King D.B., May J.D. (1984) : Thyroidal influence on body growth. *J. Exp. Zool.* **232**: 453-460
67. Kooyman G.-L., Chérel Y., Le Maho Y., Croxall J.P., Thorson P.H., Ridoux V., Kooyman C.-A. (1992) : Diving behaviour and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecol. Monogr.* **62**: 143-163

68. Kühn E.R., Decuyper E., Colen L.M., Michels M. (1982) : Posthatch growth and development of circadian rhythm for thyroid hormones in chicks incubated at different temperatures. *Poult. Sci.* **61**: 540-549
69. Lack D. (1968) : Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London
70. Le Maho Y. (1977) : The Emperor penguin : a strategy to live and breed in the cold. *Am. Sci.* **65**: 680-693
71. Le Maho Y., Groscolas R. (1990) : Modalités et limites d'utilisation des réserves énergétiques au cours du jeûne prolongé. *Cah. Nutr. Diét.* **XXV** (3)
72. Le Maho Y., Gendner J.-P., Challet E., Bost C.-A., Gilles J., Verdon C., Pluméré C., Robin J.-P., Handrich Y. (1993) : Undisturbed breeding penguins as indicators of changes in marine resources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **95**: 1-6
73. Lequette B., Weimerskirch H. (1990) : Influence of parental experience on the growth of Wandering albatros chicks. *Condor* **92**: 726-731
74. Lindström Å., Visser G.H., Daan S. (1993) : The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Zool.* **66**: 490-510
75. Mc Nabb F.M.A., Stanton F.W., Dicken S.G. (1984) : Post-hatching thyroid development and body growth in precocial vs altricial birds. *Comp. Biochem. Physiol.* **78A** (4): 629-635
76. Mc Nabb F.M.A. (1992) : Thyroid hormones. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
77. Mc Nabb F.M.A., King D.B. (1993) : Thyroid hormone effects on growth, development and metabolism. In: Schreibman M.P., Scanes C.G., Pang P.K.T. (eds) : The endocrinology of growth, development and metabolism of vertebrates. Academic Press, New York
78. Mc Nabb F.M.A., Olson J.M. (1996) : Development of thermoregulation and its hormonal control in precocial and altricial birds. *Poultry and Avian Biology Reviews* **7**(2/3): 111-125
79. McNamara J.M., Houston A.I. (1996) : State-dependant life histories. *Nature* **380**: 215-221
80. Marchant S., Higgins P.J. (1990) : Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds, Vol 1. Oxford University Press, Melbourne, p. 126-136
81. Marion R. (1995) : Guide des manchots. Delachaux et Niestlé, Lausanne
82. Ménard J.J. (1998): Conséquences hormonales et métaboliques du stress de contention chez le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*). Thèse vétérinaire, Toulouse
83. Murphy M.E., King J.R. (1987) : Dietary discrimination by molting white-crowned sparrows given diets differing only in sulfur amino acid concentration. *Physiol. Zool.* **60**: 279-289

84. Nagy KA., Costa D.P. (1980) : Water flux in animals : analysis of potentiel errors in the tritiated water method. *Am. J. Physiol.* **238**(5): R454-465
85. Nice M.M. (1962) : Development of behavior in precocial birds. *Trans. Linn. Soc.N.Y.* **8**
86. O'Connor R.J. (1977) : Differential growth and body composition in altricial passerines. *Ibis* **119**: 147-166
87. Olsson O. (1996) : Seasonal effects of timing and reproduction in the king penguin : a unique breeding cycle. *J. Avian Biol.* **27**: 7-14
88. Olsson O. (1997) : Clutch abandonment : a state-dependent decision in King Penguin. *J. Avian Biol.* **28**: 264-267
89. Olsson O. (1997b) : Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. *Polar Biol.* **18**: 161-165
90. Pant K., Chandola-Saklani A. (1995) : T3 fails to mimic certain effects of T4 in munia birds : physiological implications for seasonal timing. *Comp. Bioch. Physiol.* **111C**: 157-164
91. Payne R.B. (1972) : Mechanisms and control of molt. In: Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. (eds): *Avian Biology, Vol 2*. Academic Press, New York, p. 103-155
92. Phillips R.A., Hamer K.C. (2000) : Postnatal development of Northern Fulmar chicks, *Fulmarus glacialis*. *Physiol. Bioch. Zool.* **73**(5): 597-604
93. Prévost J. (1961) : Ecologie du Manchot empereur *Aptenodytes forsteri*. Hermann, Paris
94. Pütz K., Plötz J. (1991): Moulting starvation in emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) chicks. *Polar Biol.* **11**: 253-258
95. Raclot T., Groscolas R., Chérel Y. (1998) : Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins *Aptenodytes patagonicus*. *Mar. Biol.* **132**: 523-533
96. Reid B.E., Bailey C. (1966) : The value of the yolk reserve in adélie penguin chicks. *Rec. Dom. Mus.* **19**(5): 185-193
97. Reid K., Prince P.A., Croxall J.P. (2000) : Fly or die : The role of fat stores in the growth and development of Grey-headed Albatross *diomedea chrysostoma* chicks. *Ibis* **142**: 188-198
98. Ricklefs R.E. (1967) : A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* **48**: 978-983
99. Ricklefs R.E. (1967b) : Relative growth, body constituents and energy content of nestling Barn Swallows and Red-winged Blackbirds. *Auk* **84**: 560-570
100. Ricklefs R.E. (1968) : Patterns of growth in birds. *Ibis* **110**: 419-451

101. Ricklefs R.E. (1973) : Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis* **115**: 177-201
102. Ricklefs R.E. (1979) : Adaptation, constraint and compromise in avian postnatal development. *Biol. Rev.* **54**: 269-290
103. Ricklefs R.E. (1983) : Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Stud. Avian Biol.* **8**: 84-94
104. Robin J.-P., Fayolle C., Decrock F., Thil M.-A., Côté S.D., Bernard S., Groscolas R. (2001) : Restoration of body mass in King Penguins after egg abandonment at a critical energy depletion stage: early vs late breeders. *J. Avian Biol.* **32**: 303-310
105. Saint Jalme M. , Guyomarc'h J.C. (1995) : Plumage development in the European Quail *Coturnix c. coturnix* : criteria for age determination. *Ibis* **137**: 570-581
106. Sharp P.J., Klandorf H. (1985) : Environmental and physiological factors controlling thyroid function in galliformes. In: Follett B.K., Ishii S., Chandola A. (eds): *The endocrine system and the environment*. Springer-Verlag, Berlin
107. Sheng H.-P., Huggins R.A. (1986) : Total body water measurement by tritiated water in growing animals. *Growth* **50**: 447-455
108. Szelenyi Z., Peczely P. (1988) : Thyroxin induced moult in domestic hen. *Acta Physiol. Hung.* **72**(2): 143-149
109. Skora S. (1994) : Les manchots antarctiques : une adaptation remarquable au milieu polaire. Contribution à l'étude de la thermorégulation chez le Manchot empereur et le Manchot adélie. Thèse Vétérinaire, Lyon
110. Starck J.M., Ricklefs R.E. (1998) : Avian growth and development : evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford, p. 3-30
111. Stearns S.C. (1992) : The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford
112. Stonehouse B. (1960): The king penguin *Aptenodytes patagonica* of South Georgia. I. Breeding behaviour and development. *Sci. Rep. Falkland Isl. Dep. Surv.* **23**
113. Swaddle J.P., Witter M.S. (1997) : Food availability and primary feather molt in European starlings, *Sturnus vulgaris*. *J. Can. Zool.* **75**: 948-953
114. Taylor R.H. (1962) : The Adélie penguin at Cape Royds. *Ibis* **104**: 176-204
115. Tollu B. (1978): Les manchots. *La Recherche* **93**(9): 840-844

116. Van Heezik Y.M., Davis L. (1990) : Effects of food variability on growth rates, fledging sizes and reproductive success in the yellow-eyed penguin (*Megadyptes antipodes*) *Ibis* **132**: 354-365
117. Van Heezik Y.M., Seddon P.J., Du Plessis C.J., Adams N.J. (1993): Differential growth of King Penguin chicks in relation to date of hatching. *Colon. Waterbirds* **16**(1): 71-76
118. Van Heezik Y.M., Seddon P.J., Cooper J., Plös A.L. (1994): Interrelationships between breeding frequency, timing and outcome in King Penguins. Are King Penguins biennial breeders ? *Ibis* **136**: 279-284
119. Vaucoulon P., Groscolas R., Barré H. (1985) : Photoperiodic and food control of moult in the juvenile king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Comp. Biochem. physiol.* **81A**: 347-351
120. Volkman N.J., Trivelpiece W. (1980) : Growth in pygoscelid penguin chicks. *J. Zool. Lond.* **191**: 521-530
121. Výboh P., Zeman M., Juráni M., Buyse J., Decuypere E. (1996) : Plasma thyroid hormone and growth hormone patterns in precocial Japanese quail and altricial European starlings during postnatal development. *Comp. Biochem. Physiol.* **114C** (1): 23-27
122. Weimerskirch H., Stahl J.C., Jouventin P. (1992): The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonicus* on the Crozet Islands. *Ibis* **134**: 107-117
123. Williams G.C. (1966) : Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* **100**: 687-690
124. Yen P.M. (2001) : Physiological and molecular basis of thyroid hormone action. *Physiol. Rev.* **81**(3): 1097-1142

VERRIER Delphine

**CROISSANCE ET MUE CHEZ LE POUSSIN DE MANCHOT ROYAL
(*APTENODYTES PATAGONICUS*) : ASPECTS ECOPHYSIOLOGIQUES**

Thèse Vétérinaire : Lyon, (14 mai 2003)

RESUME :

Cet ouvrage présente un bilan des connaissances sur les phénomènes de croissance et de mue chez les Oiseaux, ainsi que sur la biologie du Manchot royal. D'autre part, l'étude expérimentale décrit les modalités du développement post-embryonnaire chez le poussin de Manchot royal, de l'éclosion à la mue juvénile. Elle souligne l'originalité du déroulement de la croissance chez cet animal, montre la variabilité des performances de développement observées et tente d'explicitier les facteurs de cette variabilité

MOTS CLES :

- Manchot royal
- Ecophysiologie
- Croissance
- Mue
- Hormones thyroïdiennes

JURY :

Président : Monsieur le Professeur Gharib

1^{er} Assesseur : Monsieur le Professeur Boivin

2^{ème} Assesseur : Madame le Professeur Chauve

DATE DE SOUTENANCE :

14 mai 2003

ADRESSE DE L'AUTEUR :

35 rue François Genin
69005 LYON