

**Régulation de la condition corporelle en fonction du cycle annuel chez le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*).**

**Par Sarah LECLAIRE**

Sous la direction de Michel GAUTHIER-CLERC et Céline LE BOHEC



**Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie**  
Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien  
CNRS UMR 7178  
23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg

## REMERCIEMENTS

- Je remercie avant tout **Céline Le Bohec**, pour sa disponibilité, ses conseils, sa bonne humeur ... Céline, merci pour tout !
- Je remercie également **Michel Gauthier-Clerc**, de m'avoir acceptée pour ce stage ainsi que pour ses nombreux conseils.
- Un petit coucou à mes collègues du M2 (en particulier à Adeline, Marine et Aurélie).
- Je remercie toutes les autres personnes du DEPE, chercheurs, étudiants, électroniciens, informaticien ... pour la bonne ambiance qu'ils y font régner.
- Myriam et Frédérique Bertrand (Laboratoire de Statistique, IRMA ULP – UMR 7501), merci d'avoir essayé de m'aider à trouver des solutions à mes problèmes de stat, même si parfois, il n'y en avait pas.
- Je tiens à remercier chaleureusement Hervé Martz, Jean-François et tous les autres « fondeurs » fondus des samedis ski. N'oubliez pas, l'année prochaine, c'est la Norvège !!

# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION</b> .....	1
<b>MATÉRIEL ET MÉTHODE</b> .....	5
<b><u>1. Site d'étude et modèle animal</u></b> .....	5
<b><u>2. Méthodes</u></b> .....	6
<b>2.1. Etude de la masse minimale tolérée à terre</b> .....	6
<b>2.2. Etude de l'influence de la condition corporelle hivernale et de la date d'entrée en mue sur la mue et la reproduction suivante</b> .....	6
<b>2.2.1. Protocole</b> .....	6
<b>2.2.2. Effet de la date d'entrée en mue</b> .....	7
<b>2.2.3. Effet de la condition corporelle</b> .....	7
<i>Construction d'un indice de condition corporelle</i> .....	7
<i>Formation des catégories de condition corporelle</i> .....	8
<b>2.3. Etude de l'influence de l'âge sur la mue</b> .....	9
<b><u>3. Analyses statistiques</u></b> .....	9
<b>RÉSULTATS</b> .....	10
<b><u>1. Variation annuelle de la masse minimale tolérée à terre</u></b> .....	10
<b><u>2. Effet de la date d'entrée en mue sur la mue et la reproduction suivante</u></b> .....	10
<b>2.1. Effet de la date d'entrée en mue sur la mue</b> .....	10

2.1.1. <i>Condition corporelle à l'entrée en mue (VPL) et en fin de mue (NPL) chez les adultes</i> .....	10
2.1.2. <i>Comparaison en fonction des classes d'âge</i> .....	10
2.1.3. <i>Durée de la mue et perte de masse au cours de la mue</i> .....	11
2.2. Effet de la date d'entrée en mue sur la croissance du plumage .....	11
2.3. Effet de la date d'entrée en mue sur le voyage pré-nuptial et son gain de masse, et sur l'entrée en parade .....	12
2.4. Relation entre la date à laquelle un oiseau termine l'élevage de son poussin et la date d'entrée en mue.....	13
<b><u>3. Effet de la condition corporelle hivernale sur la mue et la reproduction suivante</u></b> .....	13
3.1. Manchots « sans poussin » .....	13
3.2. Manchots « avec poussin » .....	14
<b>DISCUSSION</b> .....	15
<b><u>1. Variations saisonnières de la masse minimale tolérée à terre</u></b> .....	15
<b><u>2. Le compromis entre la mue et la reproduction</u></b> .....	16
<b><u>3. L'influence de la condition corporelle hivernale sur la reproduction suivante</u></b> .....	18
<b><u>4. Perspectives</u></b> .....	20

## **CONTRIBUTION DE L'ÉTUDIANTE**

❖ Travail de terrain : 0%

❖ Traitement des données : 100%

## INTRODUCTION

Au cours de sa vie, un individu fait face à des compromis comportementaux et physiologiques en raison des ressources limitées de son environnement. Un compromis existe lorsqu'un bénéfice dû à la modification d'un trait est lié à un coût provoqué par le changement d'un autre trait. Ces décisions sont dépendantes à la fois des conditions environnementales (disponibilité des ressources alimentaires, risque de prédation, conditions climatiques) et du phénotype de l'individu (taille, capacité de recherche alimentaire). La théorie des traits d'histoire de vie prédit que si l'individu peut percevoir ces différences, le compromis doit alors suivre une réaction optimale considérant les conditions spécifiques rencontrées (Stearns 1992). La condition corporelle, qui reflète à la fois les conditions environnementales et les caractéristiques de l'individu, conditionne très souvent les décisions d'un individu (McNamara & Houston 1996). Elle influence, par exemple, les stratégies de migration (date de départ et de retour, nombre et durée des haltes; Gauthier et al. 1992; Prop et al. 2003), de reproduction (date de maturité sexuelle, date d'entrée en reproduction, taille des œufs, taille de la couvée, comportement de parade; Mills 1989; Hupp & Braun 1989; McNamara & Houston 1996) ou de recherche alimentaire (date de départ, lieu de prospection ; Weimerskirch 1995; Olsson 1997).

Une des décisions annuelles majeures, pour une multitude d'espèces, est la date d'entrée en reproduction. En effet, de nombreuses études ont montré que les individus qui entrent en reproduction tôt dans la saison ont un succès reproducteur plus élevé (Mills 1989; Sydeman & Eddy 1995; Lepage et al. 2000). La disponibilité des ressources alimentaires peut varier fortement au cours de l'année, en particulier dans les milieux saisonniers. Ainsi, un jeune a davantage de chance de survie ou sera de meilleure qualité si sa croissance est synchronisée avec le maximum de disponibilité alimentaire. De plus, chez certaines espèces, arriver tôt en reproduction implique également la possibilité de trouver un meilleur territoire ainsi qu'un partenaire de meilleure qualité (Kokko 1999). Néanmoins, bien qu'il existe une forte contrainte temporelle sur l'entrée en reproduction, il existe également une forte contrainte énergétique.

Des individus, entamant leur reproduction avec une condition corporelle plus faible, peuvent avoir des gamètes de moins bonne qualité ou une couvée moins grande (Drent & Daan 1980; McNamara & Houston 1996). L'hypothèse du *coût du délai* a été émise par Drent & Daan (1980). Elle prédit que des oiseaux en mauvaise condition corporelle ont plus à gagner à entamer leur reproduction plus tard, de façon à augmenter leurs réserves corporelles. Cette hypothèse a été vérifiée chez la grande oie des neiges *Chen caerulescens atlantica* où des femelles ayant une

meilleure condition corporelle avant leur migration arrivent sur leur lieu de reproduction plus tôt que celles qui ont une condition corporelle plus faible (Bêty et al. 2003). De plus, il a été montré que la date d'entrée en reproduction pouvait être influencée par l'âge, l'expérience ou la qualité de l'individu (Weimerskirch 1992; Perdeck & Cave 1992; Sydeman & Eddy 1995), qui eux-mêmes peuvent être liés à la condition corporelle (Newton 1989; Chastel et al. 1995; McNamara & Houston 1996).

Les oiseaux pélagiques possèdent une grande espérance de vie et limitent donc leur risque de mortalité durant la reproduction. Ils se comportent alors comme des « parents prudents » (Cam et al. 1998), chez qui la condition corporelle joue un rôle central dans les processus d'allocation des ressources (Drent & Daan 1980; Stearns 1992; Weimerskirch 1999). Ces oiseaux ne peuvent se reproduire qu'à terre et se nourrir qu'en mer. La condition corporelle jouerait donc comme un signal qui permettrait d'ajuster son effort reproducteur et de décider quand abandonner la reproduction en cours ou quand retourner à terre après un voyage alimentaire (Weimerskirch 1999; Gauthier-Clerc et al. 2001). Les pétrels et les albatros (ordre des Procellariiformes), par exemple, vivent entre une masse seuil supérieure qui détermine les décisions de reproduction et une masse seuil inférieure qui détermine les décisions de recherche alimentaire (Weimerskirch 1999). La période de jeûne à terre ainsi que la distance à parcourir pour trouver leurs proies varient fortement en raison à la fois du stade du cycle de reproduction et de la disponibilité alimentaire. Ainsi, les masses seuils des oiseaux pélagiques devraient également varier en fonction de ces paramètres.

Le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* est un oiseau pélagique pour lequel il existe, au sein de la population, une forte asynchronie dans la date d'entrée en mue (Barrat 1976). Après la mue, le manchot va entrer en reproduction et cette asynchronie dans la date d'entrée en mue reflète l'asynchronie de la date d'entrée en parade (Gauthier-Clerc et al. 2002). Les oiseaux qui entrent en reproduction tardivement ont des chances de succès plus faibles (Weimerskirch et al. 1992; Jouventin & Lagarde 1995). Ainsi, il existe une contrainte temporelle forte sur la date d'entrée en mue, puisqu'elle conditionne la date d'entrée en reproduction et donc le succès reproducteur de l'individu. Les immatures n'ayant pas cette contrainte temporelle entrent en mue plus tard que les adultes (Barrat 1976). Les adultes qui arrivent tard en mue réduisent leur durée de mue à terre et la durée du voyage en mer suivant (Weimerskirch et al. 1992; Jouventin & Lagarde 1995; Gauthier-Clerc et al. 2002; Descamps et al. 2002). L'interprétation de ces modifications est qu'elles leur permettent d'entrer en reproduction le plus tôt possible et donc d'augmenter leur chance de succès. Cependant, un compromis entre la mue et la reproduction semble exister chez cette espèce (Gauthier-Clerc et al. 2002). En diminuant leur durée du voyage

prénuptial, les oiseaux tardifs entrent en reproduction avec une condition corporelle plus faible. De plus, chez de nombreuses espèces, la diminution de la durée de mue entraîne souvent un coût. Par exemple, l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* mue plus rapidement à des plumes de moins bonne qualité (Dawson 2004). L'albatros de Laysan *Diomedea immutabilis* diminue sa durée de mue en ne remplaçant que certaines plumes. Il est alors contraint certaines années de ne pas se reproduire de façon à remplacer l'accumulation des vieilles plumes (Langston & Rohwer 1996). Chez le manchot royal, la croissance du plumage commence en mer (Groscolas & Chérel 1992; Chérel et al. 1994). Il a alors été émise l'hypothèse selon laquelle un oiseau réduirait sa durée de mue à terre grâce à une durée de début de mue en mer plus longue (Gauthier-Clerc et al. 2002).

S'il existe une forte contrainte temporelle sur l'entrée en mue, il existe également une forte contrainte énergétique puisque durant sa mue le manchot doit jeûner. Un manchot à oeil jaune *Megadyptes antipodes* qui entame sa mue avec des réserves insuffisantes a un risque de mortalité plus élevé (van Heezik & Davis 1990). Chez le manchot royal, la mue complète du plumage se déroule au printemps. Comme les ressources alimentaires hivernales sont faibles, un individu en faible condition corporelle en hiver pourrait ne pas pouvoir rattraper son retard et l'hypothèse du *coût du délai* pourrait être émise dans le cas de l'entrée en mue chez les manchots. Les oiseaux pourraient ajuster leur date d'entrée en mue en fonction de leur condition corporelle hivernale. Ainsi, celle-ci conditionnerait, par l'intermédiaire de la mue, la reproduction suivante.

Le principal objectif de cette étude est de comprendre comment le manchot royal régule sa condition corporelle en fonction de son cycle annuel. De façon plus précise, nous voulons tester 4 hypothèses :

(1) La condition corporelle minimale tolérée à terre est dépendante de la disponibilité des ressources alimentaires en mer et donc de la saison. Notre prédiction est que lors des périodes de plus faibles ressources en mer, les manchots disposent d'une marge de sécurité supérieure afin de faire face à l'imprédictibilité des ressources. Ainsi en hiver, la masse minimale tolérée à terre devrait être plus élevée qu'en été.

(2) Il existe un compromis entre la mue et l'entrée en reproduction, l'avantage étant une entrée en reproduction précoce et avec une meilleure condition corporelle. Une première prédiction apportée par la littérature est qu'un oiseau entrant tardivement en mue, diminue sa durée de mue à terre grâce à une période de croissance des plumes en mer plus longue. Une seconde prédiction est que le taux de croissance des nouvelles plumes serait plus élevé. On prédit



également que la diminution de la durée du voyage pré-nuptial se fait aux dépens de la condition corporelle en début de parade.

(3) L'âge de l'individu conditionne sa condition corporelle en début de mue. Les poussins et les immatures n'ont pas le compromis entre la mue et la reproduction et n'ont donc pas de forte contrainte temporelle sur la mue. On prédit alors qu'ils arrivent en mue avec une condition corporelle meilleure.

(4) La condition corporelle hivernale a une influence sur la reproduction suivante. Notre prédiction est que les oiseaux avec des réserves énergétiques plus importantes en hiver muent et entament leur reproduction plus tôt et avec une meilleure condition corporelle.

# MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 1. Site d'étude et modèle animal

Cette étude a été menée entre 2000 et 2002, sur la colonie de « La Grande Manchotière » située sur l'île de la Possession, archipel Crozet (46°25'S, 51°45'E) et qui compte environ 16 000 couples reproducteurs (Delord et al. 2004).

Le manchot royal est un oiseau marin des zones australes, qui se nourrit essentiellement de poissons myctophidés (Cherel & Ridoux 1992; Bost et al. 1997). L'océan austral se caractérise par de forts changements saisonniers de la productivité, liés à la variation annuelle de l'ensoleillement à laquelle s'ajoute l'effet cyclique de la formation de la banquise en Antarctique. Comme tous les oiseaux marins, les manchots se nourrissent en mer et se reproduisent à terre. Leur existence est donc caractérisée par une alternance de périodes marines durant lesquelles ils acquièrent des réserves énergétiques, et de périodes de jeûne pendant leurs séjours à terre (Cherel 1995). En dehors de la reproduction (parade, incubation, élevage du jeune), les manchots doivent également revenir sur la colonie pour muer chaque année. La mue des manchots est particulière puisque tout le plumage est remplacé en même temps. Ils ne peuvent retourner en mer alors que le pouvoir d'isolation thermique et l'imperméabilité de leur plumage diminuent fortement. Par conséquent, les oiseaux doivent jeûner pendant les 2 à 5 semaines que dure cette période et subsister grâce aux réserves de graisses et de protéines qu'ils ont accumulées pendant leur précédent voyage en mer, i.e. leur voyage prémue (Groscolas 1990; Cherel et al. 1994). A la fin de la mue, ils repartent en mer pour leur voyage pré-nuptial, afin de reconstituer leurs réserves énergétiques, principalement sous forme de graisses, en vue de la reproduction (Cherel et al. 1994; Cherel 1995). Le cycle du manchot royal est particulier puisqu'il dure plus d'un an (Barrat 1976). Ainsi en hiver, le poussin n'est pas encore indépendant alors que les ressources alimentaires ont fortement diminué. Les adultes sont contraints d'aller jusqu'à la zone productive de la limite des glaces (à plus de 1000 km de la colonie ; Charassin & Bost 2001) pour trouver leur nourriture. Ils ne reviennent à terre que très rarement, laissant leur poussin jeûner pendant cette période (Barrat 1976; Weimerskirch et al. 1992; van Heezik et al. 1994; Jiguet & Jouventin 1999). Dès la fin de l'hiver, les parents en échec ou les oiseaux inactifs retournent à terre pour muer alors que ceux en succès continuent l'élevage de leur jeune. Ce n'est qu'à l'indépendance du jeune que ces derniers vont partir pour leur voyage prémue. Ainsi, des individus en succès ne peuvent entamer leur reproduction que tardivement l'année suivante, tandis que des oiseaux en échec ou inactifs se reproduisent plus précocement. Cette asynchronie se traduit par la présence

simultanée sur la colonie d'oiseaux en mue, en incubation ou élevant un poussin, au cours de la période estivale.

## **2. Méthodes**

### **2.1 Etude de la masse minimale tolérée à terre**

Chaque mois, de février 2001 à janvier 2002, 50 adultes choisis les plus maigres possible ont été capturés puis pesés à l'aide d'une balance digitale. Des mesures de bec et d'aile ont également été réalisées. Ces captures avaient lieu lorsque les adultes partaient en mer (estomac vide) afin d'éviter tout biais lié au bol alimentaire destiné au poussin. Afin d'estimer les masses minimales tolérées à terre, seuls les 20 individus ayant la masse la plus faible ont été pris ensuite dans l'analyse.

La taille moyenne du bec ne diffère significativement qu'entre deux mois (avril et novembre ; test de Tukey:  $P = 0,046$ ). Les données n'étant pas normales malgré des transformations, nous n'avons pas utilisé de régressions pour corriger la masse par la taille du bec. La taille du bec n'étant pas forcément un très bon indice de la taille structurelle d'un individu (Piersma & Davidson 1991), nous avons donc considéré que la comparaison des masses directement entre elles n'induirait pas de biais significatifs.

### **2.2. Etude de l'influence de la condition corporelle hivernale et de la date d'entrée en mue sur la mue et la reproduction suivante**

#### **2.2.1. Protocole**

Afin de déterminer l'influence de la condition corporelle hivernale et de la date d'entrée en mue sur la mue et la reproduction suivante, des suivis individuels ont été réalisés. En juillet 2001, 187 manchots adultes ont été capturés puis pesés, mesurés et marqués avec du nyanzol par un numéro individuel sur la poitrine. De septembre 2001 à février 2002, des contrôles visuels aux jumelles dans la colonie ont permis de déterminer quotidiennement la présence ou l'absence de chaque oiseau marqué. La présence d'un poussin, l'entrée dans un nouveau stade d'avancement de la mue ou la présence d'un comportement de parade était notée. Les stades d'avancement de la mue ont été définis comme tels :

- vieux plumage (VPL) : l'individu est gros et vient juste d'arriver sur la colonie pour la mue.
- début de mue (DMU) : l'individu est gros et l'ancien plumage semble gonflé ; les vieilles plumes se détachent lorsqu'on le manipule et le dessous des ailerons et la queue ont déjà mué.
- milieu de mue (MMU) : la moitié du corps a mué.

- fin de mue (FMU) : seul la tête n'a pas encore mué.
- nouveau plumage (NPL) : l'ancien plumage est totalement perdu et l'oiseau est maigre.

Les individus, capturés à leur retour à terre ou aux différents stades d'avancement de la mue, ont été repesés. Afin d'étudier précisément le plumage, la longueur d'une nouvelle plume du dos était mesurée.

### ***2.2.2. Effet de la date d'entrée en mue***

Dans le but d'évaluer l'effet de la date d'entrée en mue sur la mue (durée, perte de masse quotidienne, longueur et croissance des plumes), le voyage pré-nuptial (durée, gain de masse quotidien) et la reproduction (date d'entrée, condition corporelle en début de parade), nous avons établi 4 groupes d'oiseaux selon leur date d'entrée en mue :

- septembre (n=28)
- début octobre (du 1<sup>er</sup> au 14 octobre ; n=36)
- fin octobre (du 15 au 31 octobre et deux oiseaux débutant leur mue en novembre mais n'ayant jamais été vus avec un poussin ; n=20)
- décembre/janvier (à partir du 1<sup>er</sup> décembre et deux oiseaux débutant leur mue en novembre mais ayant été vus auparavant avec un poussin ; n=36)

Au retour du voyage hivernal, à partir de septembre, les oiseaux en échec ou inactifs (oiseaux « sans poussin ») vont revenir sur la colonie pour muer, alors que ceux en succès (oiseaux « avec poussin ») devront attendre la fin de l'élevage de leur jeune. Ces deux types d'oiseaux effectuent des activités bien différentes, c'est pourquoi nous les avons séparés en deux groupes distincts.

### ***2.2.3. Effet de la condition corporelle***

#### *Construction d'un indice de condition corporelle*

La condition corporelle, c'est-à-dire l'état des réserves énergétiques d'un individu, a été déterminée à partir du rapport entre les réserves corporelles et l'estimation de la masse critique de l'oiseau. La **masse critique** correspond à la masse minimum à terre tolérée par un individu, c'est-à-dire, la masse pour laquelle un animal en jeûne prolongé passe d'une phase d'épargne protéique (stade II) à une phase durant laquelle le catabolisme protéique augmente fortement (stade III) (Le Maho et al. 1981; Cherel & Groscolas 1999). En deçà de cette masse critique, l'activité locomotrice augmente ce qui est certainement associé à un signal physiologique interne de réalimentation (Le Maho et al. 1981; Groscolas 1990, Groscola et al. 2000). Cherel et al. (1994) ont montré que des manchots captifs entrent en stade III à la fin de la mue. Sur des manchots non

captifs, Gauthier-Clerc et al. (2002) suggèrent que cette masse est également atteinte lors du départ en mer en fin de mue (NPL). Ainsi, en NPL, l'oiseau aurait juste suffisamment de réserves pour partir s'alimenter en mer et cette masse critique serait par conséquent un bon indice de la taille structurelle de l'individu, meilleur qu'un indice fondé sur une mesure de la structure externe telle que la longueur du bec (Piersma & Davidson 1991; Gauthier-Clerc et al. 2002). Lors des analyses, nous avons cependant observé que cette masse critique était influencée par l'avancement de la saison (voir la partie Résultats). Par conséquent, afin de trouver une masse critique qui ne dépende plus de l'avancement de la saison, nous avons établi une régression entre la date d'entrée en mue et la masse en fin de mue (masse en fin de mue =  $0.0124 \cdot \text{date d'entrée en mue} - 473$  ;  $r = 0.324$ ,  $P = 0.07$ ,  $n = 68$ ). A partir de cette droite de régression, la masse critique de chacun des individus est estimée en prenant la date du premier individu observé en mue (i.e., 11/09/01) comme base de temps commune. Les **réserves corporelles** ont été définies comme la différence entre la masse à la date considérée et la masse critique. Elles dépendent en partie de la taille structurelle de l'oiseau. Ainsi, en rapportant ces réserves à la masse critique, nous éliminons l'effet de la taille structurelle de l'individu sur ses réserves. Ces réserves corporelles correspondent à ce que nous avons appelé sa condition corporelle.

Après avoir complètement mué, quelques individus restent encore quelques jours sur la colonie avant de partir en mer. Ces manchots n'ayant pas été pesés au moment du départ en mer, nous avons alors évalué leur masse de départ en mer à partir d'une perte de masse quotidienne en fin de mue ( $14,4 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24 \text{ h}^{-1}$ ) déterminée sur des animaux captifs par Cherel et al. (1988).

Sur les 187 oiseaux marqués en juillet, nous n'avons pu déterminer la condition corporelle que de ceux pour lesquels nous avons la masse en fin de mue et la date d'entrée en mue, c'est-à-dire 68 individus.

#### Formation des catégories de condition corporelle

La condition corporelle hivernale des oiseaux « avec poussin » ne correspond pas à leur condition corporelle au départ pour le voyage prémue et par conséquent ne devrait pas conditionner de la même façon la mue et l'entrée en parade que pour les oiseaux « sans poussin ». Au sein de ces deux groupes d'oiseaux, trois catégories d'individus ont été constituées selon leur indice de condition corporelle :

- faible condition corporelle en juillet : indice  $\leq 0.30$  (« sans poussin » :  $n=15$  ; « avec poussin » :  $n=6$ )
- condition corporelle moyenne en juillet :  $0.30 < \text{indice} \leq 0.45$  (« sans poussin » :  $n=16$  ; « avec poussin » :  $n=6$ )

- bonne condition corporelle en juillet : indice  $> 0.45$  ; (« sans poussin » :  $n=18$  ; « avec poussin » :  $n=7$ )

Les groupes ont été constitués de manière à avoir des tailles d'échantillons similaires.

### **2.3. Etude de l'influence de l'âge sur la mue**

Afin d'étudier l'influence de l'âge des individus sur la régulation de la masse à différents stades de la mue, des captures systématiques d'oiseaux d'âge différent ont été réalisées. De septembre 2000 et février 2001, des captures mensuelles d'oiseaux adultes ( $n=20$ ) en VPL, en DMU ou en FMU ont été effectuées. Ces oiseaux étaient alors pesés et leurs bec et aileron mesurés. Ces mêmes mesures ont été effectuées sur des oiseaux immatures de deux ans en stade VPL et FMU, des immatures de plus de 2 ans du stade VPL à FMU et des poussins d'un an en stade DMU et FMU capturés entre octobre 2000 et février 2001. Les immatures de 2 ans se distinguent des adultes par la couleur des tâches auriculaires qui ne sont jamais orange vif mais varient du blanc au jaune pâle. Les immatures de plus de 2 ans ont des tâches mandibulaires rose-violacées et auriculaires orangées. Leur calotte crânienne est irisée. Les poussins de l'année (10 mois d'âge) sont plus petits et portent un duvet brun.

Le bec est une mesure externe de la taille de l'individu et serait donc un moins bon indice de la taille structurelle que la masse critique (Piersma & Davidson 1991). Cependant, n'ayant pas accès à la masse critique de ces oiseaux, nous avons tout de même utilisé pour cette étude la taille du bec comme un indice de la taille structurelle. Une régression entre la taille du bec et la masse a été réalisée pour chaque classe d'âge. En prenant une longueur du bec comme base commune, nous avons déterminé pour chaque individu une masse qui ne dépend donc plus de la taille du bec.

### **3. Analyses statistiques**

L'analyse des données a été réalisée avec les logiciels StatXact 3.1 et SigmaStat 2.03. Des ANOVAs, avec ou sans mesures répétées, suivies de tests de comparaison multiple de Tukey et des tests-t ont permis la comparaison entre échantillons lorsque la normalité de la distribution et l'égalité des variances étaient vérifiées. Dans le cas contraire des tests de permutations utilisant la méthode exacte de Monte-Carlo suivis de comparaisons multiples par la méthode séquentielle de Bonferroni ou des analyses de variance de Friedman, ont été effectués. Afin d'étudier les corrélations entre deux facteurs, des tests de Spearman ont également été réalisés. Le seuil de significativité a été fixé à 5%. Les résultats sont donnés sous forme de la moyenne  $\pm$  erreur standard.

# **RÉSULTATS**

## **1. Variation annuelle de la masse minimale tolérée à terre**

La masse minimale tolérée à terre diffère significativement au cours de l'année (test de permutations:  $P < 0,001$ , Figure 1). Elle augmente progressivement de février à mai pour atteindre son maximum en mai-juin-juillet ( $10,75 \pm 0,05$  kg). Elle diminue ensuite et atteint un palier d'août à novembre ( $9,65 \pm 0,05$  kg). En décembre, on observe une faible hausse transitoire mais significative ( $10,14 \pm 0,07$  kg). En janvier, la masse minimale tolérée à terre a de nouveau diminué et a atteint son minimum ( $8,68 \pm 0,17$  kg).

## **2. Effet de la date d'entrée en mue sur la mue et la reproduction suivante**

Le premier individu marqué observé en mue est arrivé le 11 septembre 2001 et le dernier le 10 janvier 2002. Deux vagues d'individus entrant en mue ont été observées (Figure 2). La première vague (de mi-septembre à fin octobre) correspond aux individus qui n'ont jamais été observés en présence d'un poussin, alors que la seconde (de décembre à mi-janvier) correspond aux individus ayant été vus avec un poussin après le voyage hivernal.

### **2.1 Effet de la date d'entrée en mue sur la mue**

#### ***2.1.1. Condition corporelle à l'entrée en mue (VPL) et en fin de mue (NPL) chez les adultes***

La période d'entrée en mue a un effet significatif sur la condition corporelle à l'entrée en mue (test de permutations:  $P < 0,001$ , Figure 3) et en fin de mue (test de permutations :  $P < 0,001$ , Figure 4). Ainsi, un adulte qui entre en mue tôt dans la saison a une meilleure condition corporelle en début de mue mais finit sa mue en moins bonne condition corporelle qu'un oiseau qui entre en mue plus tard.

#### ***2.1.2. Comparaison en fonction des classes d'âge***

La comparaison des masses ajustées par le bec des différentes classes d'âge indique que les adultes arrivent sur la colonie pour muer (VPL) avec une masse significativement plus élevée que les immatures (test-t :  $T_{138} = -2,934$ ,  $P = 0,003$ ). Les poussins commencent à muer (DMU) pour une masse ajustée significativement plus faible que les adultes (test de permutations:  $P < 0,001$ ). En fin de mue, la masse ajustée est également significativement différente entre les différentes classes d'âge (test de permutations :  $P = 0,018$ ). Les immatures arrivent en FMU avec une masse ajustée significativement plus grande que les adultes. Les poussins, quant à eux, finissent leur mue avec une masse ajustée intermédiaire.

### **2.1.3. Durée de la mue et perte de masse au cours de la mue**

La période d'entrée en mue influence significativement la durée de mue à terre (ANOVA:  $F_{3,74} = 22,57$ ,  $P < 0,001$ , Figure 5). Plus un oiseau entre tôt en mue et plus il reste longtemps à terre. Afin de déterminer si seulement certaines phases de la mue peuvent être réduites, nous avons divisé la mue en cinq périodes (VPL-DMU: durée à terre jusqu'au début de la perte de l'ancien plumage ; DMU-MMU ; MMU-FMU ; FMU-NPL ; NPL-départ en mer: durée à terre après la mue complète et jusqu'au départ pour le voyage pré-nuptial).

La durée de la première phase (VPL-DMU) diminue à mesure que la saison avance (ANOVA:  $F_{3,64} = 12,636$ ,  $P < 0,001$  ; septembre :  $10 \pm 1$  jours et décembre / janvier :  $5 \pm 1$  jours). La durée des trois phases suivantes n'est pas statistiquement corrélée à la date d'entrée en mue. Enfin, la durée de la dernière phase (NPL-départ en mer) diminue aussi à mesure que la saison avance chez les oiseaux « sans poussin » (septembre: médiane : 2 jours et fin octobre : médiane : 0 jour).

La perte de masse quotidienne en mue diffère significativement entre les cinq phases de la mue (analyse de variance de Friedman :  $\chi^2_{4,19} = 11,30$ ,  $P < 0,023$ ). Elle augmente progressivement de la première ( $17 \pm 2 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ) à la troisième phase ( $48 \pm 6 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ), puis diminue significativement jusqu'à la dernière phase ( $14 \pm 1 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ). La perte de masse quotidienne en mue n'est pas influencée par la période d'entrée en mue.

## **2.2. Effet de la date d'entrée en mue sur la croissance du plumage**

Afin de savoir quel était l'effet de la diminution de la durée de mue sur le nouveau plumage, nous avons testé l'influence de la période d'entrée en mue sur le taux de croissance et la longueur des nouvelles plumes à différents stades de la mue.

Les résultats montrent que la longueur des nouvelles plumes en début de mue est dépendante de la période d'entrée en mue (test de permutations:  $P < 0,001$ , Figure 6). Plus la saison avance et plus les oiseaux arrivent en début de mue avec des plumes courtes. En septembre, celles-ci mesurent  $11 \pm 1$  mm, alors qu'en décembre-janvier, elles ne mesurent que  $4 \pm 1$  mm. A partir du stade MMU, la longueur des nouvelles plumes n'est plus significativement différente entre les périodes (ANOVA:  $F_{3,58} = 1,138$ ,  $P = 0,342$ ).

Le taux de croissance des plumes est corrélé positivement à la date d'entrée en mue durant la phase DMU-MMU (Spearman :  $r = 0,401$ ,  $P = 0,007$ ,  $n = 44$ ). Il n'est pas corrélé à la date d'entrée en mue durant les phases suivantes. Le taux de croissance des plumes diffère



significativement entre les différentes phases (ANOVA en mesures répétées :  $F_{2,15} = 4,022$ ,  $P = 0,030$ ). Il n'est pas significativement différent entre les phases DMU-MMU et MMU-FMU ( $1,96 \pm 0,08 \text{ mm.24h}^{-1}$  et  $2,08 \pm 0,18 \text{ mm.24}^{-1}$  respectivement ; test de Tukey: NS), mais est significativement plus faible durant la quatrième phase que durant la précédente (FMU-NPL:  $1,53 \pm 0,17 \text{ mm.24h}^{-1}$  ; test de Tukey :  $P < 0,05$ ). Au moment du départ en mer pour le voyage prénuptial, la nouvelle plume n'a pas encore atteint la taille qu'elle aura en parade ( $30 \pm 1 \text{ mm}$  et  $31 \pm 1 \text{ mm}$ , respectivement ; test-t pour données appariées :  $T_{52} = -2,377$ ,  $P = 0,012$ ) et continue à croître bien que son taux de croissance soit alors très faible ( $0,03 \pm 0,01 \text{ mm.24h}^{-1}$ ). En parade, l'oiseau a une nouvelle plume significativement plus grande que l'ancienne plume lors de son entrée en mue ( $31 \pm 1 \text{ mm}$  et  $30 \pm 1 \text{ mm}$ , respectivement ; test de permutations:  $P < 0,001$ ).

### **2.3. Effet de la date d'entrée en mue sur le voyage prénuptial et son gain de masse, et sur l'entrée en parade**

La date d'entrée en mue conditionne la durée du voyage prénuptial (test de permutations:  $P < 0,001$ , Figure 7). Plus un individu entre tard en mue et plus son voyage prénuptial est court. Un individu entamant sa mue en septembre reste en mer pour le voyage prénuptial pendant  $23 \pm 1$  jours alors qu'un oiseau entamant sa mue en décembre/janvier restera en mer pendant  $16 \pm 2$  jours. Bien que cette durée du voyage prénuptial soit diminuée, un oiseau qui entre tard en mue, entre quand même significativement plus tard en parade qu'un oiseau muant plus tôt (test de permutations:  $P < 0,001$ ). Un oiseau réalisant sa mue en septembre entre en parade le 14 novembre  $\pm 1$  jours tandis qu'un oiseau muant en décembre/janvier entrera en parade le 21 janvier  $\pm 3$  jours.

La date d'entrée en mue a un effet significatif sur la condition corporelle en parade (test de permutations:  $P = 0,003$ , Figure 8). En effet, plus un oiseau entre tôt en mue, plus il a une condition corporelle à l'entrée en parade importante. Nous n'observons pas d'effet de la date d'entrée en mue sur le gain de masse quotidien pendant le voyage prénuptial ( $18,27 \pm 1,32 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ).

*Ainsi, plus un adulte débute sa mue tardivement, plus sa condition corporelle à l'entrée en mue est faible. La durée de sa mue à terre est plus courte, mais seule la première et la dernière période sont plus courtes (VPL-DMU et NPL-départ en mer). En DMU, ses plumes sont plus courtes et le taux de croissance des plumes durant la période DMU-MMU est plus important. En MMU, les plumes ne sont plus de longueur statistiquement différente entre les précoces et les tardifs. Plus un oiseau débute sa mue tardivement et plus sa condition corporelle est élevée en fin de mue. Il a une durée du voyage prénuptial plus courte mais entre en reproduction plus tard et en moins bonne condition corporelle.*

## **2.4. Relation entre la date à laquelle un oiseau termine l'élevage de son poussin et la date d'entrée en mue**

Afin d'évaluer l'influence de la date à laquelle un oiseau finit d'élever son poussin sur la date d'entrée en mue, deux groupes d'oiseaux avec des effectifs équilibrés ont été constitués selon la date à laquelle ils quittent leur poussin pour le voyage prémue (groupe 1 : individus qui terminent l'élevage de leur poussin avant le 20 novembre,  $n = 19$  ; groupe 2 : individus qui terminent l'élevage de leur poussin après le 20 novembre,  $n = 18$ ). Les résultats révèlent qu'un oiseau qui termine tardivement l'élevage de son poussin diminue la durée de son voyage prémue (test-t:  $T_{32} = 2,607$ ,  $P = 0,014$  ; groupe 1:  $40 \pm 3$  jours vs groupe 2:  $29 \pm 3$  jours) mais arrive tout de même en mue significativement plus tard (test-t:  $T_{33} = -5.242$ ,  $P < 0.001$  ; groupe 1:  $16/01/02 \pm 3$  jours vs groupe 2:  $30/01/02 \pm 3$  jours). Son gain de masse quotidien pendant le voyage prémue est plus fort (test-t:  $T_{28} = -2,879$ ,  $P = 0,008$ , groupe 1:  $9 \pm 1 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$  vs groupe 2:  $17 \pm 2 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ). La condition corporelle en fin d'élevage du jeune n'est pas significativement influencée par l'avancement de la saison. L'oiseau qui finit d'élever son jeune tardivement arrive en mue avec une condition corporelle qui n'est pas significativement différente de celle d'un oiseau qui a fini d'élever son poussin plus tôt (test-t:  $T_{15} = -1,042$ , NS).

*Ainsi, plus un oiseau finit d'élever son poussin tardivement et plus il aura une durée du voyage prémue plus courte mais ceci sans effet sur sa condition corporelle. Il débutera tout de même sa mue à terre plus tardivement.*

## **3. Effet de la condition corporelle hivernale sur la mue et la reproduction suivante**

### **3.1 Manchots « sans poussin »**

Chez les manchots « sans poussin », la condition corporelle hivernale influence aussi bien la date que la condition corporelle à l'entrée en mue (ANOVA:  $F_{2,48} = 5,608$ ,  $P = 0,007$  et test de permutations:  $P = 0,002$ , respectivement). De même, elle influence la date et la condition corporelle en début de parade (ANOVAs:  $F_{2,47} = 5,347$ ,  $P = 0,008$  et  $F_{2,47} = 9,207$ ,  $P < 0,001$ , respectivement ; Figure 9 et 10). Ainsi, des oiseaux en meilleure condition corporelle en juillet arrivent en mue puis en parade plus tôt et avec une condition corporelle plus élevée que des oiseaux qui avaient un indice de condition corporelle plus faible en juillet. Un oiseau ayant un indice élevé entre en mue le 2 octobre  $\pm 3$  jours et en parade le 17 novembre  $\pm 2$  jours alors qu'un oiseau avec un faible indice entre en mue le 15 octobre  $\pm 2$  jours et en parade le 27 novembre  $\pm 2$  jours.

La condition corporelle hivernale a également un effet sur le gain de masse quotidien pendant le voyage prémue (ANOVA:  $F_{2,46} = 4,930$ ,  $P = 0,012$ ) et le voyage prénuptial (ANOVA:  $F_{2,47} = 5,834$ ,  $P = 0,006$ , Figure 11). Par rapport à un oiseau qui a une bonne condition corporelle en juillet, un oiseau avec une faible condition corporelle hivernale a un gain de masse quotidien plus fort au cours du voyage prémue ( $2 \pm 1 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$  et  $4 \pm 1 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ , respectivement). Par contre, son gain de masse quotidien est plus faible lors du voyage prénuptial ( $23 \pm 2 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$  et  $14 \pm 2 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ , respectivement).

*Ainsi, plus un adulte « sans poussin » est en bonne condition corporelle en hiver et plus il entre tôt et en bonne condition corporelle, en mue et en parade. Bien que son gain de masse quotidien pendant le voyage prémue soit plus important, celui de son voyage prénuptial est plus faible.*

### **3.2 Manchots « avec poussin »**

Comme pour les manchots « sans poussin », nous avons testé l'influence de la condition corporelle hivernale sur différents paramètres de la mue et de l'entrée en reproduction chez les manchots « avec poussin ». La condition corporelle hivernale influence l'état des réserves à l'entrée en mue (ANOVA:  $F_{2,16} = 5,176$ ,  $P = 0,021$ ) et en parade (ANOVA:  $F_{2,10} = 13,424$ ,  $P = 0,003$ , Figure 12), ainsi que la perte de masse quotidienne au cours de la mue (ANOVA:  $F_{2,14} = 5,729$ ,  $P = 0,018$ ) et le gain de masse quotidien durant le voyage prénuptial (ANOVA:  $F_{2,9} = 9,141$ ,  $P = 0,011$ , Figure 13). Ainsi, plus un oiseau a de réserves en hiver et plus il a un indice de condition corporelle élevé en début de mue, mais plus il a une perte de masse quotidienne importante pendant la mue (oiseau avec un indice fort:  $21 \pm 12 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$  vs oiseau avec un indice faible:  $16 \pm 1 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ). Il a également un gain de masse quotidien pendant le voyage prénuptial plus important (oiseau avec un indice fort:  $42 \pm 11 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$  vs oiseau avec un indice faible:  $7 \pm 3 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ ) et il entre en parade avec davantage de réserves. La condition corporelle hivernale n'a pas d'effet significatif sur les dates d'entrée en mue ou en parade, ou sur le gain de masse quotidien pendant le voyage prémue, bien que les oiseaux en bonne condition corporelle en hiver tendent à avoir un gain de masse quotidien prémue plus important que ceux qui avaient un indice faible en juillet ( $11 \pm 2 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$  vs  $8 \pm 2 \text{ g.kg}^{-1} \cdot 24\text{h}^{-1}$ , respectivement).

*Ainsi, plus un oiseau « avec poussin » est en bonne condition corporelle en hiver et plus son gain de masse quotidien en mer et sa condition corporelle à l'entrée en mue et en parade sont importants.*

## DISCUSSION

### **1. Variations saisonnières de la masse minimale tolérée à terre**

Notre objectif était de tester l'hypothèse selon laquelle les manchots royaux ne tolèrent pas les mêmes masses seuils selon la saison. Notre prédiction était que durant les périodes de faibles disponibilités alimentaires, c'est-à-dire en hiver, les masses minimales tolérées sont supérieures afin de disposer d'une marge de sécurité pour faire face à l'imprédictibilité des ressources. Les résultats montrent que cette masse seuil n'est pas constante au cours de l'année et varie dans le sens de notre prédiction. Après avoir connu les valeurs les plus basses en été, la masse minimale tolérée à terre augmente progressivement en automne pour atteindre sa valeur maximale en hiver (juin à juillet).

Lors de son départ en mer, le manchot ne devrait pas franchir une masse en deçà de laquelle il ne pourrait rejoindre son lieu de recherche alimentaire sans mettre en péril sa survie. La masse minimale tolérée à terre dépendrait donc de l'état des réserves actuelles de l'individu et des possibilités de restaurer ses réserves énergétiques. Ces possibilités sont fonction des variations saisonnières cycliques et prévisibles de la disponibilité alimentaire. En hiver, la disponibilité alimentaire étant moins importante qu'en été, la masse minimale tolérée à terre par les manchots doit donc être plus importante. Une telle stratégie a déjà été mise en évidence, chez les individus reproducteurs, à partir de la masse moyenne par Handrich et al. (1995).

En été, les manchots parcourent environ 400 km pour atteindre le Front Polaire (Pütz et al. 1999; Charrassin & Bost 2001). Celui-ci correspond à la zone où les Eaux Antarctiques de surface plongent sous les Eaux Sub-antarctiques. Ceci se traduit par un enrichissement important en nutriments et donc en une productivité biologique supérieure (Pakhomov et al. 1994). Dès l'automne, la biomasse zooplanctonique diminue dans la couche supérieure de l'océan (Foxton 1956), ce qui résulte en un enfoncement en profondeur des myctophidés, proies principales des manchots royaux (Kozlov et al. 1993). Les oiseaux vont alors devoir parcourir davantage de kilomètres, afin de se rendre dans la zone antarctique où les proies sont maintenues dans une gamme de profondeurs plus accessible (Charrassin & Bost 2001). En hiver, le manchot royal doit parcourir parfois plus de 1800 km pour aller s'alimenter au niveau de la limite de la banquise (Charrassin & Bost 2001). Cette augmentation graduelle de la masse seuil jusqu'au maximum hivernal serait alors la résultante de l'éloignement progressif des ressources, et leur permettrait de ne pas mettre en péril leur survie lors de ces longs voyages.

Au printemps, le zooplancton commence à migrer vers la surface de l'océan, au niveau de la zone polaire frontale (Kozlov et al. 1993). Les proies des manchots royaux redeviennent

abondantes aux environs de l'Archipel Crozet. A partir de cette période, les oiseaux n'ont alors pas besoin d'autant de réserves au moment du départ en mer et peuvent tolérer une masse minimale à terre plus faible. A partir d'octobre, des oiseaux terminent leur mue et dès décembre des mâles sont en fin de premier jeûne d'incubation. A la fin du jeûne de mue ou du jeûne d'incubation, les oiseaux atteignent une situation nutritionnelle très faible, proche de la masse critique (Gauthier-Clerc et al. 2001, 2002). Ainsi, au printemps et en été, les manchots peuvent tolérer une masse minimale très faible car les ressources marines sont abondantes et prédictibles. Ils ne descendraient, pas pour autant, sous la masse critique qui compromettrait leur survie.

## **2. Le compromis entre la mue et la reproduction**

Nos résultats indiquent que plus un individu entre tard en mue, plus la durée de mue à terre et celle de son voyage pré-nuptial diminuent. Ceci est en accord avec les études précédentes (Weimerskirch et al. 1992; Jouventin & Lagarde 1995; Descamps et al. 2002; Gauthier-Clerc et al. 2002). Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces résultats. La première hypothèse est qu'il existe un compromis entre la mue et la reproduction. Un oiseau muerait plus vite et resterait moins longtemps en mer afin d'entrer le plus tôt possible en reproduction et ainsi augmenter ses chances de succès (Gauthier-Clerc et al. 2002). L'éclosion et la première phase de nourrissage du poussin sont alors mieux synchronisées avec le maximum des disponibilités alimentaires. Le poussin peut ainsi acquérir suffisamment de réserves énergétiques pour faire face aux jeûnes hivernaux. Arriver en reproduction plus tôt peut aussi présenter un avantage en terme de choix du partenaire (Olsson 1998) et de choix de l'habitat. Pour l'habitat, se placer dans la zone centrale de la colonie réduit en effet les risques de prédation ou d'inondation (Jouventin & Lagarde 1995; Côté 2000). Une autre hypothèse serait que les températures de l'eau et la disponibilité des ressources s'améliorant, le manchot tardif dépenserait moins d'énergie et mettrait moins de temps en mer pour reconstruire ses réserves énergétiques nécessaires à l'entrée en reproduction.

Nos résultats montrent que le gain de masse quotidien pendant le voyage pré-nuptial n'est pas influencé par l'avancement de la saison et qu'un oiseau qui mue tardivement entre en parade avec une condition corporelle plus faible. Cette condition corporelle plus faible à l'entrée en reproduction peut présenter plusieurs coûts. Chez les oiseaux, une femelle en faible condition corporelle en début de reproduction produit des œufs moins grands et de moins bonne qualité (Drent & Daan 1980; Martin 1987). La taille de l'œuf est communément considérée comme un indice de la qualité de l'œuf car elle reflète la quantité de vitellus disponible durant le développement embryonnaire. En entrant en reproduction avec une condition corporelle plus faible, le manchot royal mâle a une plus grande probabilité de devoir interrompre sa parade ou

abandonner son oeuf pour reconstituer ses réserves (Olsson 1997; Gauthier-Clerc et al. 2001). Chez d'autres espèces, la condition corporelle est également un paramètre important qui influe sur les performances de reproduction (pétrel bleu *Halobaena caerulea*, Chastel et al. 1995; albatros hurleur *Diomedea exulans*, Weimerskirch et al. 1997; sterne pierregarin *Sterna hirundo*, Wendeln & Becker 1999)

En accord avec Weimerskirch et al. (1992), nous avons montré que plus un oiseau entre en mue tardivement et plus sa masse en fin de mue augmente. Cette différence est le résultat d'une durée de mue plus courte puisque sa perte de masse quotidienne durant la mue n'est pas différente d'un oiseau précoce et qu'il entre en mue avec une masse plus faible. De la même façon, les adultes entrent en mue avec une meilleure condition corporelle que les immatures ou les poussins et finissent leur mue avec une condition corporelle plus faible. Nous n'avons pas de données sur les pertes de masses quotidiennes de ces différentes classes d'âge. Toutefois, les adultes ont une durée de mue plus longue que les immatures ou les poussins (Barrat 1976). Ceci pourrait être une des hypothèses expliquant les différences de conditions corporelles en début et en fin de mue entre les différentes classes d'âge. Chez les adultes, nous nous attendons à ce que l'augmentation de la masse en fin de mue, à mesure que la saison avance, donne au manchot tardif un avantage pour la reproduction suivante. Cependant, nos résultats montrent que le manchot tardif entre en parade avec une condition corporelle plus faible. Un oiseau finissant sa mue tardivement est fortement contraint par le temps pour entamer une nouvelle reproduction. Cette meilleure condition corporelle en fin de mue, lui permettrait alors, non pas d'entrer en reproduction avec une condition corporelle meilleure mais de réduire sa durée du voyage pré-nuptial pour entrer en parade plus tôt.

Nos résultats, comme ceux de Gauthier-Clerc et al. (2002), vont dans le sens de l'hypothèse d'un compromis entre la mue et la reproduction. Pour un oiseau tardif, la diminution de la durée de mue et du voyage pré-nuptial permettrait d'arriver en parade plus tôt mais avec un coût associé (i.e., une condition corporelle plus faible pour entamer sa reproduction).

Un des éléments d'incertitude concernant ce compromis était la relation entre la diminution de la durée de mue à terre avec l'avancement de la saison et la croissance du plumage. Nos résultats montrent que plus un manchot entre tard en mue et plus la perte des plumes a lieu précocement. Son taux de croissance des plumes est plus élevé et par conséquent, il finit sa mue avec des plumes de même longueur qu'un oiseau précoce. La diminution de la durée de mue chez le manchot royal se ferait donc grâce à une croissance des plumes plus rapide. Chez plusieurs espèces d'oiseaux (e.g. gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*, étourneau sansonnet), les individus muant tardivement ont une durée de mue plus courte, sous l'influence d'un changement de la

photopériode (Noskov et al. 1999; Dawson 2004). Ceci permet à l'individu d'entrer en reproduction ou d'entamer sa migration le plus tôt possible. Néanmoins, la diminution de la mue, par l'intermédiaire d'un taux de croissance des plumes plus élevé, peut s'accompagner d'une moins bonne qualité du nouveau plumage (Dawson 2004). On peut émettre l'hypothèse que le manchot tardif entre en reproduction plus tôt en diminuant sa durée de mue, mais que ceci se fait au détriment de la qualité du plumage et donc certainement de ses capacités de thermorégulation.

Chez certaines espèces les individus tardifs ne diminuent pas leur durée de mue mais entament leur mue tout en continuant une autre activité, telle que la reproduction ou la migration (roitelet huppé *Regulus regulus*, Merilä 1997; gobemouche noir, Hemborg et al. 1998). Chez le manchot royal, Gauthier-Clerc et al. (2002) ont mis en évidence que plus la saison avance et plus les oiseaux perdent leurs plumes précocement. Les nouvelles plumes commencent à se développer sous la peau lorsque l'oiseau est encore en mer (Groscolas & Cherel 1992; Cherel et al. 1994). Ces auteurs ont alors émis l'hypothèse que la durée de croissance des plumes en mer serait plus longue chez les oiseaux tardifs. Cette stratégie permettrait à l'oiseau de continuer à accumuler des réserves en mer plus longtemps, tout en lui permettant d'entrer ensuite en reproduction plus tôt. Cependant, cette stratégie aurait un coût. En étant en mer avec un stade de mue plus avancé, leurs capacités de nage seraient réduites et ils auraient alors un risque de prédation plus élevé et seraient moins performants pour la capture des proies. Nos résultats ne nous permettent pas de valider ou de réfuter cette hypothèse. En effet, bien que les oiseaux tardifs atteignent plus tôt la phase où ils ont perdu la moitié des anciennes plumes et qu'à ce stade, les nouvelles plumes ont une longueur identique à celle des oiseaux précoces, ils ont un taux de croissance des nouvelles plumes plus élevé. Par conséquent, nous ne pouvons évaluer la durée de croissance des plumes en mer.

### **3. L'influence de la condition corporelle hivernale sur la reproduction suivante**

Nos résultats soutiennent l'hypothèse du *coût du délai* pour entrer en reproduction (Drent & Daan 1980). Chez les oiseaux en échec ou non reproducteurs, la condition corporelle hivernale influence la date d'entrée en mue. Ainsi, plus un oiseau a une condition corporelle faible en hiver, plus il entre en mue tardivement. Notre interprétation est que ce retard est dû au temps nécessaire pour accumuler suffisamment de réserves pour la mue. Le gain de masse quotidien pendant le voyage prémue est plus élevé chez les oiseaux avec une plus faible condition corporelle en hiver. En influençant la date d'entrée en mue, la condition corporelle hivernale conditionne ainsi également la date et la condition corporelle à l'entrée en reproduction.

L'effet n'est pas identique chez les oiseaux ayant réussi à élever un poussin. La condition corporelle hivernale ne conditionne pas de la même façon l'entrée en mue et en parade. En effet,

elle n'influence pas la date mais seulement la condition corporelle. Après le long voyage hivernal, les manchots en succès doivent continuer à élever un poussin. La date de fin d'élevage du poussin va alors influencer leur date d'entrée en mue. Chez la plupart des oiseaux, il existe une fenêtre temporelle très courte entre la fin de la reproduction et le début de la mue, et les individus finissant leur reproduction tardivement muent souvent plus tard (Dawson 2004). Les oiseaux terminant leur reproduction tardivement sont davantage contraints par le temps. Nous pouvons alors observer que, comme les oiseaux tardifs sans poussin qui diminuent la durée de leur voyage pré-nuptial, les oiseaux en succès reproducteur diminuent la durée de leur voyage prémue, ce qui leur permet d'entrer en mue et donc en parade le plus tôt possible.

Entrer en reproduction plus tôt et en meilleure condition corporelle permet souvent un succès reproducteur plus élevé (Drent & Daan 1980). Par conséquent, chez le manchot royal, la condition corporelle hivernale influencerait sur la réussite de la reproduction suivante, plusieurs mois plus tard. La régulation de la masse se fait donc sur une grande période. Un oiseau en faible condition corporelle en hiver ne semble pas pouvoir rattraper son retard énergétique et garde une faible condition corporelle pendant plusieurs mois. Chez les oiseaux migrateurs, quelques études ont montré que la condition corporelle pré-migratoire influençait le succès de la reproduction suivante (bernache cravant *Branta b. bernicla*, Ebbinge & Spaans 1995; grande oie des neiges, Bêty et al. 2003).

La condition corporelle est en partie déterminée par les conditions environnementales (McNamara & Houston 1996). Les conditions océaniques lors de l'incubation ou de l'élevage du jeune influencent la réussite de la reproduction (Handrich et al. 1995). D'après notre étude, dès l'hiver, les conditions océaniques pourraient également influencer la reproduction suivante en déterminant les réserves corporelles des manchots et par conséquent, leurs dates d'entrée en reproduction suivante. Chez la paruline dorée *Setophaga ruticilla*, la qualité du territoire hivernal (i.e., qualité des ressources) influence aussi la date et la condition corporelle à l'arrivée sur la zone de reproduction (Marra et al. 1998). Ainsi, nous nous attendons à ce que lors d'années durant lesquelles les ressources hivernales sont faibles, le succès reproducteur de l'année suivante soit plus faible. Les conditions océaniques hivernales sont donc un élément à prendre en compte dans l'étude de la dynamique des populations car elles jouent sur la mortalité des individus et sur le succès reproducteur suivant.

#### **4. Perspectives**

L'ensemble de cette étude a montré que la condition corporelle minimale dépendait de la saison et que la condition corporelle hivernale influençait la date de reproduction et la condition corporelle l'été suivant. La variabilité de la condition corporelle peut être la conséquence de la



différence des conditions environnementales rencontrées. Les variations saisonnières des conditions océaniques sont globalement prévisibles et cycliques. Le manchot peut donc ajuster sa condition corporelle en fonction de ces changements en prévoyant les réserves minimales qui lui sont nécessaires pour ne pas mettre en péril sa survie. Néanmoins, à petite échelle, des événements océanographiques et/ou climatiques imprévisibles peuvent modifier l'abondance et la localisation des proies (Hunt & Schneider 1987). A plus grande échelle, des phénomènes globaux cycliques tel que ENSO (Oscillation Australe El-Niño) vont également affecter tous les niveaux trophiques (Stenseth et al. 2002). Dans une prochaine étude, il serait alors intéressant de déterminer comment les manchots royaux régulent leurs réserves face aux changements environnementaux imprévisibles. Lorsque ces variations environnementales induisent une forte augmentation des ressources hivernales, nous pouvons également nous demander si les manchots avec moins de réserves en hiver arrivent à rattraper leur retard avant l'entrée en mue ou bien si cette asynchronie perdure mais avec un déplacement vers des dates d'entrée en mue plus précoces.

La différence intra-individuelle de la condition corporelle est également la conséquence de la différence de qualité entre les individus (Saether et al. 1997). La qualité d'un individu peut être déterminée par différents facteurs tels que l'âge, la taille, l'expérience ou la charge parasitaire (McNamara & Houston 1996) et influence son succès reproducteur chez de nombreuses espèces (Sydeman & Eddy 1995; Chastel et al. 1995; McNamara & Houston 1996; Wendeln & Becker 1999; Bêty et al. 2004). La qualité d'un individu, par le biais de meilleures capacités de recherche alimentaire, peut également influencer les possibilités de restaurer ses réserves en mer (Olsson, 1996) et donc pourrait avoir un effet sur les masses seuils. Ainsi, dans une prochaine étude, nous pourrions chercher à tester l'hypothèse du lien entre la qualité de l'individu (e.g. performance de reproduction ou de recherche alimentaire), sa condition corporelle hivernale et son succès reproducteur. De même, nous pourrions évaluer comment la qualité de l'individu influe sur sa masse minimale tolérée à terre. Notre prédiction est que les oiseaux avec de meilleures capacités de recherche alimentaire pourraient restaurer leurs réserves plus rapidement et par conséquent toléreraient une masse minimale plus faible.

Notre étude a également mis en évidence que la diminution de la durée de mue à terre des oiseaux tardifs était possible grâce à un taux de croissance des plumes plus élevé. Chez certaines espèces, un taux de croissance des plumes plus élevé mène à une plus faible qualité du plumage (e.g. Dawson 2004). Il serait alors intéressant de déterminer chez le manchot royal si cette différence de qualité de plumage (e.g. masse de la plume, structure de la plume, imperméabilité du plumage) existe entre les individus qui muent précocement et tardivement.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Barrat, A.** 1976. Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot Royal *Aptenodytes patagonicus* des îles Crozet. *Comité National Français de la Recherche Antarctique*, **40**, 9-52.
- Bêty, J., Gauthier, G. & Giroux, J.-F.** 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in Snow Geese : a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist*, **162**, 110-121.
- Bêty, J., Giroux, J.-F. & Gauthier, G.** 2004. Individual variation in timing of migration : causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 1-8.
- Bost, C.-A., Georges, J.-Y., Guinet, C., Cherel, Y., Pütz, K., Charassin, J.-B., Handrich, Y., Zorn, T., Lage, J. & Le Maho, Y.** 1997. Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, **150**, 21-33.
- Cam, E., Hines, J. E., Monnat, J.-Y., Nichols, J. D. & Danchin E.** 1998. Are adult nonbreeders prudent parents ? The kittiwake model. *Ecology*, **79**, 2917-2930.
- Charassin, J.-B. & Bost, C.-A.** 2001. Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series*, **221**, 285-297.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P.** 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. *The Auk*, **112**, 964-972.
- Cherel, Y., Leloup, J. & Le Maho, Y.** 1988. Fasting in king penguin. II. Hormonal and metabolic changes during molt. *American Journal of Physiology*, **254**, R178-R184.
- Cherel, Y. & Ridoux, V.** 1992. Prey species and nutritive value of food fed during summer to King Penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis*, **134**, 118-127.
- Cherel, Y., Charrassin, J.B. & Challet, E.** 1994. Energy and protein requirements for molt in the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *American Journal of Physiology*, **266**, R1182–R1188.
- Cherel, Y.** 1995. Nutrient reserve storage, energetic, and food consumption during the prebreeding and premoulting foraging periods of king penguins. *Polar Biology*, **15**, 209-214.
- Cherel, Y. & Groscolas, R.** 1999. Relationships between nutrient storage and nutrient utilisation in long-term fasting birds and mammals. In: *Proceedings of the 22nd*

- International Ornithological Congress, Durban* (Ed. by N. J. Adams & R. H. Slotow), pp. 17–34. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- Côté, S. D.** 2000. Aggressiveness in king penguins in relation to reproductive status and territory location. *Animal Behaviour*, **59**, 813-821.
- Dawson, A.** 2004. The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, **146**, 493-500.
- Delord, K., Barbraud, C. & Weimerskirch, H.** 2004. Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? *Polar Biology*, **27**, 793-800.
- 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 Science*, **2**, 87-98.
- Drent, R. H. & Daan, S.** 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, **68**, 225-252.
- Ebbinge, B. S. & Spaans, B.** 1995. The importance of body reserves accumulated in spring staging areas in the temperature zone for breeding in Dark-bellied Brent Geese *Branta B. bernicla* in the high Arctic. *Journal of Avian Biology*, **26**, 105-113.
- Foxton, P.** 1956. The distribution of the standing crop of zooplankton in the southern ocean. *Discovery Report XXVIII*, 191-236.
- Gauthier, G. , Giroux, J.-F. & Bédard, J.** 1992. Dynamics of fat and protein reserves during winter and spring migration in greater snow geese. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 2077-2087.
- 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 . *Animal Behaviour*, **62**, 661–669.
- Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., Gendner, J.-P. & Handrich, Y.** 2002. Moulting fast and time constraint for reproduction in the king penguin. *Polar Biology*, **25**, 288-295.
- Groscolas, R.** 1990. Metabolic adaptations to fasting in emperor and king penguins. In: *Penguin biology* (Ed. by L. S. Davis & J. T. Darby), pp. 269–296. San Diego: Academic Press.
- Groscolas, R. & Cherel, Y.** 1992. How to molt while fasting in the cold: the metabolic and hormonal adaptations of emperor and king penguins. *Ornis Scandinavia*, **23**, 328–334.
- Groscolas, R., Decrock, F., Thil, M.-A., Fayolle, C., Boissery, C. & Robin, J.-P.** 2000. Refeeding signal in fasting-incubating king penguins: changes in behavior and egg

- temperature. *American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **279**, R2104-R2112.
- Handrich, Y., Gendner, J.-P. & Le Maho, Y.** 1995. Breeding penguins as indicators of marine resources: a study with minimal human disturbance. In : *The penguins, ecology and management* (Ed. by P. Dann, I. Norman & P. Reilly), pp. 73-79. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton.
- Hemborg, C., Lundberg, A., & Siikamäki, P.** 1998. Trade-off between reproduction and moult – a comparison of three Fennoscandian pied flycatcher populations. *Oecologia*, **117**, 374-380.
- Hupp, J. W. & Braun, C. E.** 1989. Endogenous reserves of adult male Sage Grouse during courtship. *Condor*, **91**, 266-271.
- Hunt, G. L. Jr. & Schneider, D. C.** 1987. Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In: *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems* (Ed. by J. P. Croxall), pp. 9-41. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jiguet, F. & Jouventin, P.** 1999. Individual breeding decisions and long-term reproductive strategy in the King Penguin *Aptenodytes patagonicus*. *Ibis*, **141**, 428-433.
- Jouventin, P. & Lagarde, F.** 1995. Evolutionary ecology of the King Penguin *Aptenodytes patagonicus* : the self-regulation of the breeding cycle. In : *The penguins, ecology and management* (Ed. by P. Dann, I. Norman & P. Reilly), pp. 80-95. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton.
- Kokko, H.** 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 940-950.
- Koslov, A. N., Shust K. V. & Zemsky A. V.** 1993. Seasonal and inter-annual variability in the distribution of *Electra carlsbergi* in the southern Polar Front area. In: Selected Scientific papers Committee Conservation Antarctic Living Resources (CCAMLR) 1990.
- Langston, N. E. & Rohwer, S.** 1996. Molt-breeding tradeoffs in albatrosses: life history implications for big birds. *Oikos*, **76**, 498-510.
- Le Maho, Y., Vu Van Kha, H., Koubi, H., Dewasmes, G., Girard, J., Ferre, P. & Cagnard, M.** 1981. Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites on long-term fasting geese. *American Journal of Physiology*, **241**, E342-E354.
- Lepage, D., Gauthier, G. & Menu, S.** 2000. Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 414-427.
- Marra, P. P., Hobson, K. A. & Holmes, R. T.** 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, **282**, 1884-1886.

- Martin, T. E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual review of ecological systematic*, **18**, 453-487.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 1996. State-dependent life histories. *Nature*, **380**, 215-221.
- Merilä, J.** 1997. Fat reserves and moult-migration overlap in goldcrests, *Regulus regulus* – A trade-off ? *Annales Zoologici Fennici*, **34**, 229-234.
- Mills, J. A.** 1989. Red-billed gull. In: *Lifetime reproduction in birds* (Ed. by I. Newton), pp. 387-404. London: Academic Press.
- Newton, I.** 1989. Synthesis. In: *Lifetime reproduction in birds* (Ed. by I. Newton), pp. 441-469. London: Academic Press.
- Noskov, G. A., Rymkevich, T. A. & Iovchenko, N. P.** 1999. Intraspecific variation of moult: Adaptive significance and ways of realisation. In: *Proceedings of the 22<sup>nd</sup> International Ornithological Congress, Durban* (Ed. by N. J. Adams & R. H. Slotow), pp. 544-563. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- Olsson, O.** 1996. Seasonal effects of timing and reproduction in the King Penguin : a unique breeding cycle. *Journal of Avian Biology*, **27**, 7-14.
- Olsson, O.** 1997. Clutch abandonment : a state-dependent decision in King Penguins. *Journal of Avian Biology*, **28**, 264-267.
- Olsson, O.** 1998. Divorce in king penguins: asynchrony, expensive fat storing and ideal free mate choice. *Oikos*, **83**, 574-581.
- Pakhomov, E. A., Perissinotto, R., & McQuaid, C. D.** 1994. Comparative structure of the macrozooplankton micronekton communities of the Subtropical and Antarctic Polar Fronts. *Marine Ecology Progress Series*, **111**, 155-169.
- Perdeck, A. C. & Cave, A. J.** 1992. Laying date in the coot: effect of age and mate choice. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 13-19.
- Piersma, T. & Davidson, N. C.** 1991. Confusions of mass and size. *Auk*, **106**, 666-674.
- Prop, J., Black, J. M. & Shimmings, P.** 2003. Travel schedules to the high arctic: barnacle geese trade-off the timing of migration with accumulation of fat deposits. *Oikos*, **103**, 403-414.
- Pütz, K., Robert-Coudert, Y., Charrassin, J.-B. & Wilson, R. P.** 1999. Foraging areas of King Penguins *Aptenodytes patagonicus* breeding at Possession Island, southern Indian Ocean. *Marine Ornithology*, **27**, 77-84.
- Saether, B.-E., Lorentsen S.-H., Tverra, T., Andersen, R. & Pedersen, H. C.** 1997. Size-dependent variation in reproductive success of a long-lived seabird, the Antarctic petrel (*Thalassoica antarctica*). *Auk*, **114**, 333-340.
- Stearns, S. C.** 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.

- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Hurrell, J. W., Chan, K. S. & Lima, M.** 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292-1295.
- Sydeman, W. & Eddy, J.** 1995. Repeatability in laying date and its relationship to individual quality for common murre. *The Condor*, **97**, 1048-1052.
- 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**, 354-3655.
- van Heezik, Y. M., Seddon, P. J., Cooper, J. & Plös, A. L.** 1994. Interrelationships between breeding frequency, timing and outcome in King Penguins *Aptenodytes patagonicus* : are King penguins biennial breeders ? *Ibis*, **136**, 279-284.
- Weimerskirch, H.** 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos*, **64**, 464-473.
- Weimerskirch, H., Stahl, J.C. & Jouventin, P.** 1992. The breeding biology and population dynamics of king penguins *Aptenodytes patagonica*. *Ibis*, **134**, 107–117.
- Weimerskirch, H.** 1995. Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia*, **102**, 37-43.
- Weimerskirch, H.** 1999. The role of body condition on breeding and foraging decisions in albatrosses and petrels. In: *Proceedings of the 22<sup>nd</sup> International Ornithological Congress, Durban* (Ed. by N. J. Adams & R. H. Slotow), pp. 1178-1189. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- Wendeln, H. & Becker, P. H.** 1999. Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 205-214.

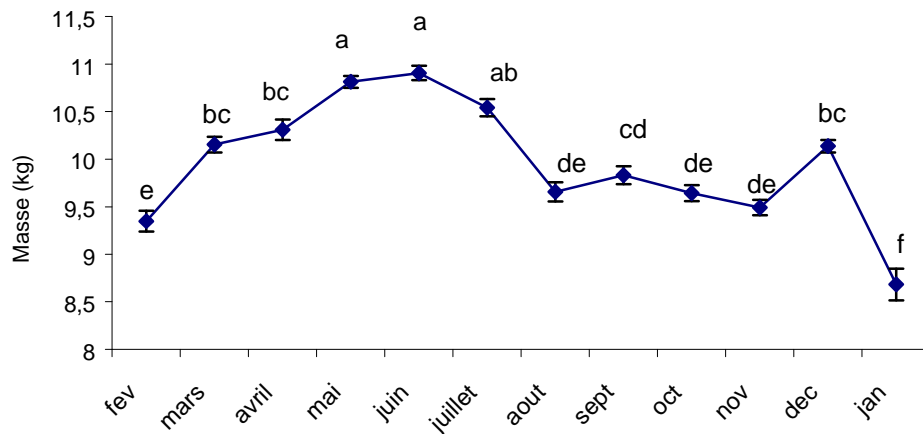


Fig 1: Variation de la **masse minimale tolérée à terre** par des manchots royaux au cours d'une année. (Deux points nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ .)

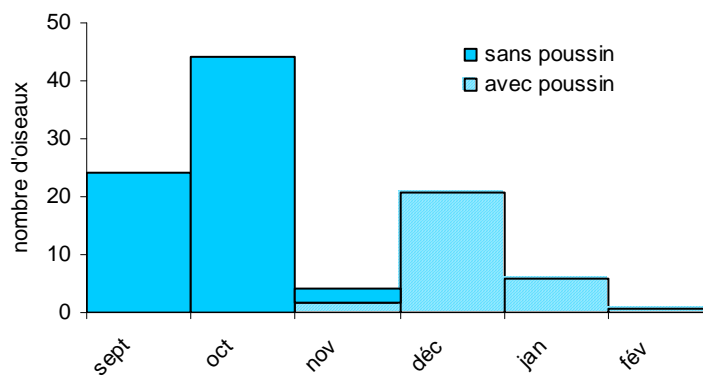


Fig 2: Nombre de manchots adultes entrant en mue au cours des différents mois de l'année

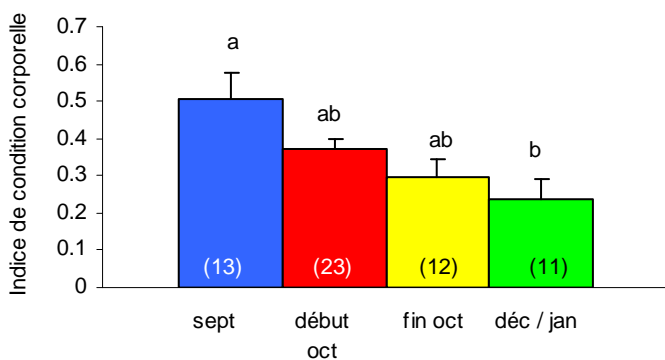


Fig 3: **Condition corporelle à l'entrée en mue** en fonction de la période d'entrée en mue. (Deux points nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

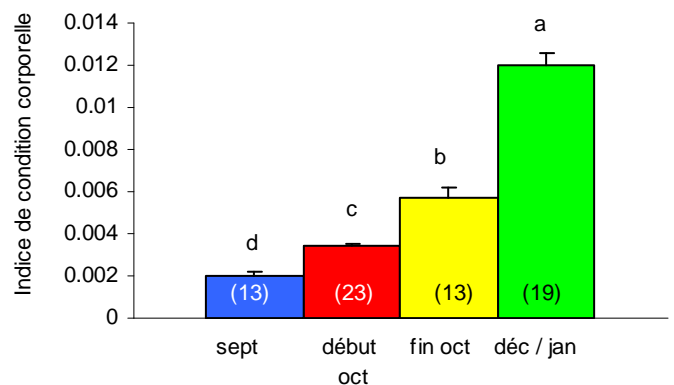


Fig 4: **Condition corporelle en fin de mue** en fonction de la période d'entrée en mue. (Deux points nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

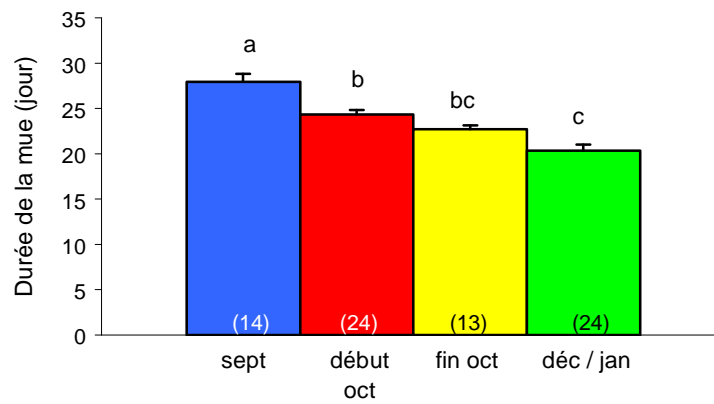


Fig 5: **Durée de mue à terre** en fonction de la période d'entrée en mue. (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

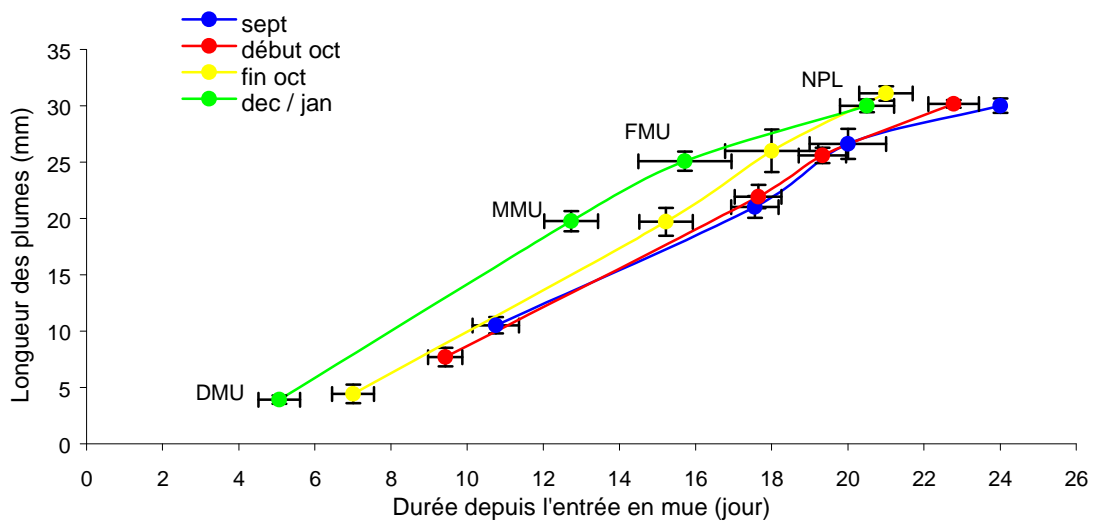


Fig 6: **Longueur des nouvelles plumes lors des 4 stades de la mue** (DMU: début de mue, MMU: milieu de mue, FMU: fin de mue et NPL: nouveau plumage) en fonction de la durée depuis l'arrivée à terre pour la mue et de la période d'entrée en mue.



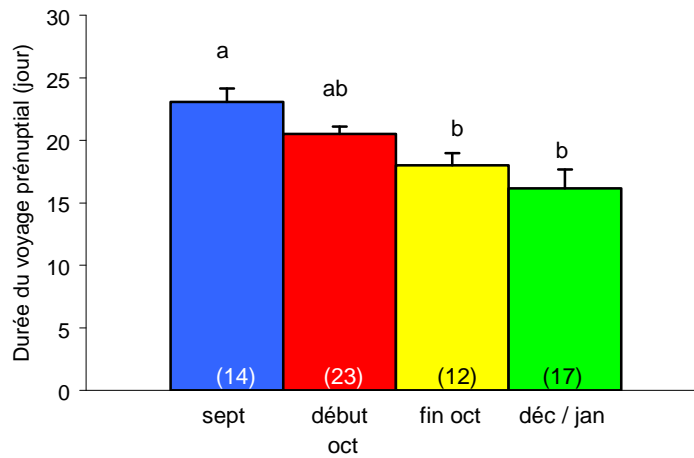


Fig 7: **Durée du voyage pré-nuptial** en fonction de la période d'entrée en mue. (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre identique ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

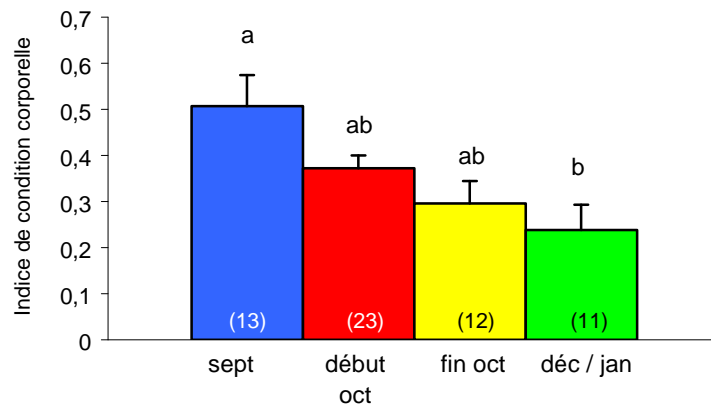


Fig 8: **Condition corporelle à l'entrée en parade** en fonction de la période d'entrée en mue. (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre identique ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

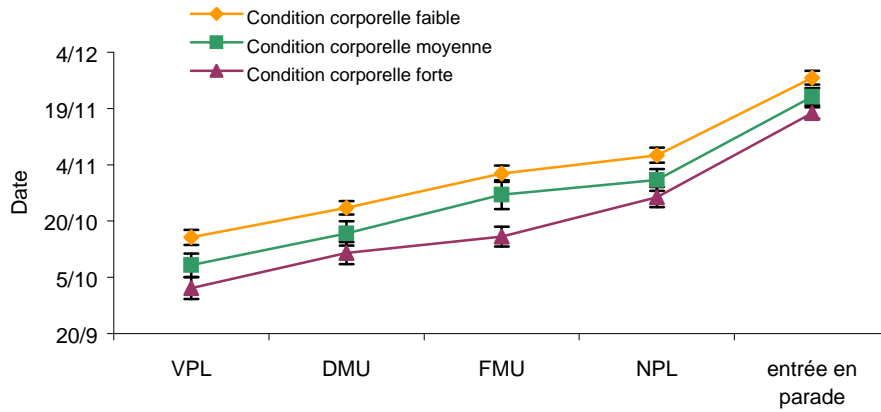


Fig 9: **Date des différents stades de la mue et de l'entrée en parade** en fonction de la condition corporelle hivernale chez les manchots « sans poussins ».

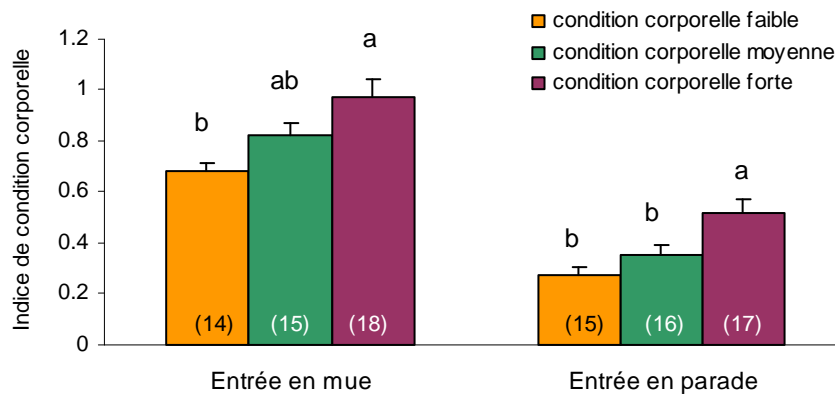


Fig 10: **Condition corporelle à l'entrée en mue et en parade** en fonction de la condition corporelle hivernale chez les manchots « sans poussin ». (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

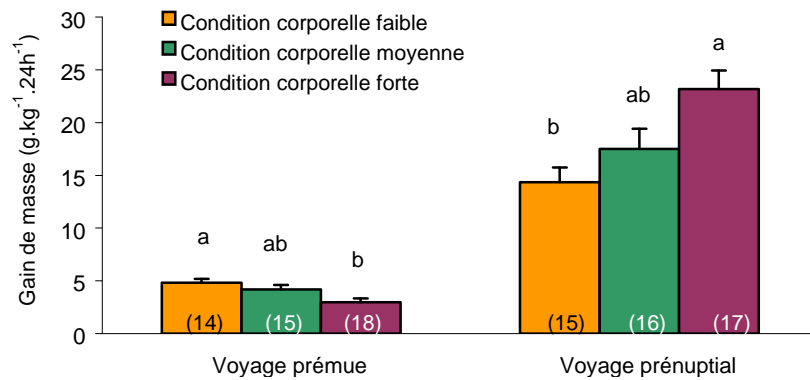


Fig 11: **Gain de masse quotidien pendant les voyages prémue et prénuptial** en fonction de la condition corporelle hivernale chez les manchots « sans poussin ». (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

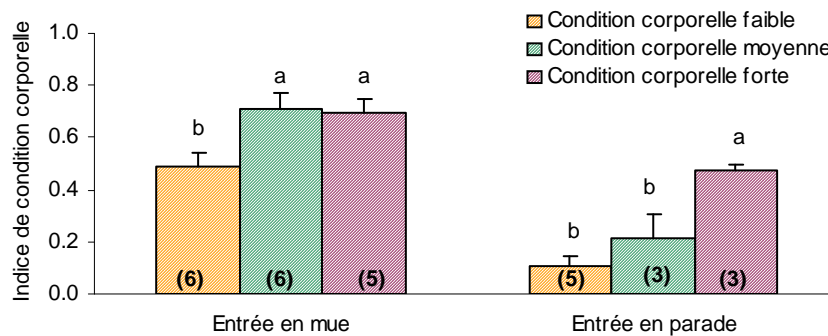


Fig 12: **Condition corporelle à l'entrée en mue et en parade** en fonction de la condition corporelle hivernale chez les manchots "avec poussin". (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectifs entre parenthèses.)

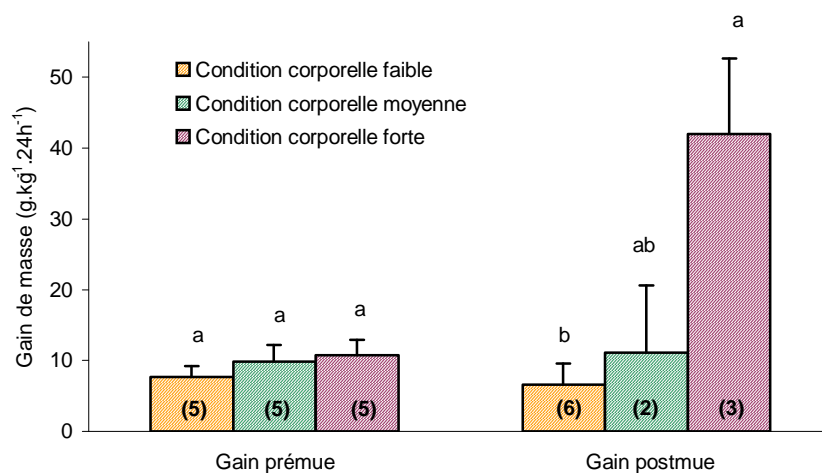


Fig 13: **Gain de masse quotidien pendant le voyage prémue et prénuptial** en fonction de la condition corporelle hivernale chez les manchots « avec poussins ». (Deux histogrammes nommés avec au moins une lettre similaire ne sont pas statistiquement différents à  $P < 0,05$ . Effectif entre parenthèses.)

# RÉSUMÉ

**LECLAIRE Sarah**

**Master 2 recherche Mention Science de la vie Spécialité Ecophysiologie et Ethologie**

**Laboratoire d'accueil :** Département d'Ecologie, Physiologie et éthologie

Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien / CNRS - UMR 7178, 67087 Strasbourg

**Responsable du stage :** Michel GAUTHIER-CLERC et Céline LE BOHEC

**Titre du rapport :** Régulation de la condition corporelle en fonction du cycle annuel chez le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*).

**Mots clés :** compromis, mue, reproduction, condition corporelle, masse seuil

## **Résumé**

La condition corporelle influence de nombreuses décisions comportementales. Le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* est un oiseau longévif qui alterne des périodes de jeûne à terre et d'alimentation en mer. Après une longue absence hivernale, il mue à terre et n'entame sa reproduction qu'après avoir restauré ses réserves énergétiques. L'objectif de cette étude est de tester les hypothèses suivantes : (1) la masse minimale tolérée à terre est dépendante des ressources alimentaires en mer ; (2) il existe un compromis entre la mue et la reproduction ; (3) la condition corporelle hivernale influe sur la reproduction suivante.

Nous avons montré que les individus tolèrent une masse minimale plus faible en été qu'en hiver. Ces variations seraient dues à la baisse de la disponibilité des ressources en hiver. L'individu aurait une marge de sécurité énergétique pour pallier à cette imprédictibilité de la prise alimentaire afin de ne pas mettre en péril sa survie.

Nous avons mis en évidence qu'un manchot muant tardivement réduit sa durée de mue à terre en ayant un taux de croissance des nouvelles plumes plus élevé. Il réduit également la durée de son voyage pré-nuptial mais aux dépens de sa condition corporelle à l'entrée en reproduction. Cette stratégie permettrait au manchot tardif d'entrer le plus tôt possible en reproduction mais avec un coût énergétique.

Nous avons également montré qu'un oiseau en faible condition corporelle hivernale mue et se reproduit plus tardivement et avec moins de réserves. La condition corporelle hivernale aurait donc une influence sur le succès reproducteur de l'année suivante.

**Le manchot royal adopterait une stratégie qui consiste à ajuster au mieux sa condition corporelle afin de ne pas mettre en péril sa survie et d'optimiser son succès reproducteur.**