

Année 2007



**LE COMPORTEMENT  
DE THERMOREGULATION SOCIALE  
DU MANCHOT EMPEREUR  
PENDANT L'HIVER ANTARCTIQUE**

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le.....

par

**Caroline, Agnès GILBERT**

Née le 11 décembre 1973 à Dourdan (Essonne)

JURY

**Président : M.**

**Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL**

**Membres**

**Directeur : Mme Hélène Combrisson**

**Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort**

**Assesseur : M. Christophe Desbois**

**Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort**

**Invité : M. André Ancel**

**Chargé de recherches au CNRS de Strasbourg**

## **LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT**

Directeur : M. le Professeur COTARD Jean-Pierre

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, LE BARS Henri, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques

### **DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)**

**Chef du département : M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur - Adjoint : M. DEGUEURCE Christophe, Professeur**

|                                                                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                                          |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>-UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES</b><br>Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur<br>M. DEGUEURCE Christophe, Professeur*<br>Mlle ROBERT Céline, Maître de conférences<br>M. CHATEAU Henri, Maître de conférences | <b>- UNITE D'HISTOLOGIE , ANATOMIE PATHOLOGIQUE</b><br>M. CRESPEAU François, Professeur<br>M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur *<br>Mme BERNEX Florence, Maître de conférences<br>Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences |
| <b>-UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE , MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE</b><br>Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur*<br>M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur                                                                       | <b>- UNITE DE VIROLOGIE</b><br>M. ELOIT Marc, Professeur *<br>Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences                                                                                                                                 |
| <b>-UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE</b><br>M. BRUGERE Henri, Professeur<br>Mme COMBRISSE Hélène, Professeur*<br>M. TIRET Laurent, Maître de conférences                                                               | <b>-DISCIPLINE : PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES</b><br>M. MOUTHON Gilbert, Professeur                                                                                                                                       |
| <b>-UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE</b><br>Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur *<br>M. TISSIER Renaud, Maître de conférences<br>M. PERROT Sébastien, Maître de conférences                                                  | <b>-DISCIPLINE : GENETIQUE MEDICALE ET CLINIQUE</b><br>M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur<br>Mlle ABITBOL Marie, Maître de conférences                                                                                                 |
| <b>-UNITE : BIOCHIMIE</b><br>M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences<br>M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences                                                                                                     | <b>-DISCIPLINE : ETHOLOGIE</b><br>M. DEPUTTE Bertrand, Professeur                                                                                                                                                                        |
|                                                                                                                                                                                                                             | <b>-DISCIPLINE : ANGLAIS</b><br>Mme CONAN Muriel, Ingénieur Professeur agrégé certifié                                                                                                                                                   |

### **DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)**

**Chef du département : M. FAYOLLE Pascal, Professeur - Adjoint : M. POUCHOLON Jean-Louis , Professeur**

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>- UNITE DE MEDECINE</b><br>M. POUCHOLON Jean-Louis, Professeur*<br>Mme CHETBOUL Valérie, Professeur<br>M. BLOT Stéphane, Maître de conférences<br>M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences<br>Mme MAUREY Christelle, Maître de conférences contractuel                                                                                                                                                                                                                         | <b>- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE</b><br>M. FAYOLLE Pascal, Professeur *<br>M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences<br>M. MOISSONNIER Pierre, Professeur<br>Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences<br>Mlle RAVARY Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP)<br>M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences contractuel<br>M. HIDALGO Antoine, Maître de conférences contractuel |
| <b>- UNITE DE CLINIQUE EQUINE</b><br>M. DENOIX Jean-Marie, Professeur<br>M. AUDIGIE Fabrice, Maître de conférences*<br>Mme GIRAUDET Aude, Professeur contractuel<br>Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel<br>M. PICCOT-CREZOLLET Cyrille, Maître de conférences contractuel                                                                                                                                                                               | <b>- UNITE DE RADIOLOGIE</b><br>Mme BEGON Dominique, Professeur*<br>Mme STAMBOULI Fouzia, Maître de conférences contractuel                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| <b>-UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE</b><br>Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Maître de conférences* (rattachée au DPASP)<br>M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences<br>M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences<br>M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP)<br>M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences<br>Mlle CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP)<br>Mlle LEDOUX Dorothée, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP) | <b>- UNITE D'OPHTALMOLOGIE</b><br>M. CLERC Bernard, Professeur*<br>Mlle CHAHORY Sabine, Maître de conférences contractuel                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | <b>- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES</b><br>M. CHERMETTE René, Professeur<br>M. POLACK Bruno, Maître de conférences*<br>M. GUILLOT Jacques, Professeur<br>Mme MARNIGAC Geneviève, Maître de conférences contractuel<br>Mlle HALOS Léniaïg, Maître de conférences                                                                                                                                |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | <b>-UNITE DE NUTRITION-ALIMENTATION</b><br>M. PARAGON Bernard, Professeur *<br>M. GRANDJEAN Dominique, Professeur                                                                                                                                                                                                                                                                                               |

### **DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)**

**Chef du département : M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences**

|                                                                                                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>-UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES</b><br>M. BENET Jean-Jacques, Professeur*<br>Mme HADDAD/ HOANG-XUAN Nadia, Maître de conférences<br>Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences                                                                         | <b>- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE</b><br>M. COURREAU Jean-François, Professeur<br>M. BOSSE Philippe, Professeur<br>Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur<br>Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences<br>M. ARNE Pascal, Maître de conférences<br>M. PONTER Andrew, Maître de conférences* |
| <b>-UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE</b><br>M. BOLNOT François, Maître de conférences *<br>M. CARLIER Vincent, Professeur<br>Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences<br>M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences | <b>- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR</b><br>M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences*<br>Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur (rattachée au DSBP)<br>M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences<br>M. ADJOU Karim, Maître de conférences                          |
| <b>- DISCIPLINE : BIOSTATISTIQUES</b><br>M. SANAA Moez, Maître de conférences                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |

Mme CALAGUE, Professeur d'Education Physique

\* Responsable de l'Unité

AERC : Assistant d'Enseignement et de Recherche Contractuel

# Remerciements

*Je tiens tout d'abord à remercier Mme Combrisson et M. Desbois d'avoir accepté d'évaluer ce travail.*

*Merci infiniment à André Ancel pour m'avoir recrutée comme hivernante en Terre Adélie et permis de continuer en thèse sous sa direction à la suite de cette aventure. Merci pour son soutien constant.*

*Merci à MM. Yvon Le Maho et Stéphane Blanc pour m'avoir permis de travailler dans les meilleures conditions au sein du DEPE-IPH, Strasbourg.*

*Mille milliards de mercis à tous les hivernants de la TA51 pour leur aide au fil des mois de cet hivernage. Sans vous cette étude n'aurait pu être aussi réussie. Un grand merci aux 2 « Biomar », Jean-Baptiste et Erwan pour leur participation constante et leur conseils, à Philippe pour son aide précieuse lors des opérations chirurgicales, à l'équipe des captures : Vincent, Kawol, JP-GP, Philippe, Erwan, JB, Didier, et à l'équipe des volontaires pour les veilles empereurs : Anthony, Pascal, Vincent, Kawol, JP-GP, Philippe, Erwan, JB, Didier, Raymond, Camille, Emmanuelle, Lionel, Thierry, Marianne.*

*Merci à l'IPFV (Institut Polaire Français Paul-Emile Victor) pour le soutien logistique déployé lors de cette étude.*

*Merci à la Région Alsace, et tout particulièrement à M. Olivier Guyot, ayant permis de financer un CDD de 6 mois au DEPE-IPH, Strasbourg, à mon retour d'hivernage.*

*Merci à mes amis qui m'ont soutenue au cours de ces années, Sophie, Anthony, Vincent et Marie, Emeline, Peggy, Ilka, Marie et Cécile.*

*Merci à Jean-Marie pour tout son amour et sa patience au cours de ces années. Merci à Malo d'être aussi adorable. Enfin merci à ma famille, et surtout un infini merci à mes parents, surtout à toi, maman, sans qui cette aventure n'aurait pas été possible.*

# Table des matières

|                                                                                                                                            |           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>TABLE DES FIGURES.....</b>                                                                                                              | <b>3</b>  |
| <b>1 SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE.....</b>                                                                                                     | <b>5</b>  |
| 1.1 CARACTERISTIQUES GÉNÉRALES DU MANCHOT EMPEREUR .....                                                                                   | 7         |
| 1.2 UN CYCLE DE REPRODUCTION UNIQUE .....                                                                                                  | 11        |
| 1.2.1 <i>Période de parade</i> .....                                                                                                       | 14        |
| 1.2.2 <i>Incubation</i> .....                                                                                                              | 14        |
| 1.2.3 <i>Élevage des poussins</i> .....                                                                                                    | 15        |
| 1.3 LES ADAPTATIONS DES MANCHOTS EMPEREURS AU FROID .....                                                                                  | 16        |
| 1.3.1 <i>Généralités à propos de la thermorégulation et des transferts de chaleur</i> .....                                                | 16        |
| 1.3.2 <i>Adaptations au froid chez les manchots empereurs</i> .....                                                                        | 21        |
| 1.3.2.1 Réduction des pertes de chaleur par limitation des gradients thermiques....                                                        | 21        |
| 1.3.2.2 Réduction des pertes de chaleur par diminution des surfaces corporelles exposées au froid .....                                    | 22        |
| <b>2 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE .....</b>                                                                                                        | <b>27</b> |
| 2.1 CARACTERISTIQUES DU COMPORTEMENT DE THERMOREGULATION SOCIALE DES MANCHOTS EMPEREURS.....                                               | 29        |
| 2.2 INFLUENCE DES CONDITIONS MÉTÉOROLOGIQUES SUR LA FORMATION DES REGROUPEMENTS .....                                                      | 30        |
| 2.3 ÉVOLUTION DES TEMPÉRATURES INTERNES D'INDIVIDUS PRATIQUANT LA THERMOREGULATION SOCIALE .....                                           | 30        |
| 2.4 MÉCANISMES D'ÉCONOMIE D'ÉNERGIE MIS EN PLACE LORS DU COMPORTEMENT THERMOREGULATEUR SOCIAL .....                                        | 33        |
| <b>3 MATÉRIELS ET MÉTHODES .....</b>                                                                                                       | <b>35</b> |
| 3.1 PROTOCOLE GÉNÉRAL ET CALENDRIER DE L'ÉTUDE .....                                                                                       | 37        |
| 3.2 ÉQUIPEMENT DES COUPLES AVEC LES APPAREILS ENREGISTREURS DE TEMPÉRATURES INTERNES ET APPAREILS ENREGISTREURS OU ÉMETTEURS EXTERNES..... | 41        |
| 3.2.1 <i>Capture et pesée des couples</i> .....                                                                                            | 41        |
| 3.2.2 <i>Les types d'appareils utilisés</i> .....                                                                                          | 41        |
| 3.2.3 <i>Préparation du matériel</i> .....                                                                                                 | 44        |
| 3.2.4 <i>Méthode de fixation des appareils enregistreurs et émetteurs externes</i> .....                                                   | 44        |
| 3.2.5 <i>Implantation des appareils enregistreurs de température internes</i> .....                                                        | 45        |
| 3.2.5.1 <i>Anesthésie et temps pré-opératoires</i> .....                                                                                   | 47        |
| 3.2.5.2 <i>Temps opératoires</i> .....                                                                                                     | 49        |
| 3.2.5.3 <i>Temps post-opératoires</i> .....                                                                                                | 49        |
| 3.2.6 <i>Suivis des individus au cours de leur cycle</i> .....                                                                             | 50        |
| 3.2.7 <i>Cartographie des « tortues » et mesures météorologiques</i> .....                                                                 | 52        |

|          |                                                                                                                                                            |           |
|----------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>4</b> | <b>RESULTATS .....</b>                                                                                                                                     | <b>53</b> |
| 4.1      | RESULTATS GENERAUX .....                                                                                                                                   | 55        |
| 4.1.1    | <i>Bilan des paramètres du cycle reproducteur des couples équipés.....</i>                                                                                 | <i>55</i> |
| 4.1.2    | <i>Résultats physiologiques lors des interventions chirurgicales .....</i>                                                                                 | <i>58</i> |
| 4.2      | ETUDE DES CARACTERISTIQUES DES « TORTUES » DU MANCHOT EMPEREUR, DU<br>TEMPS PASSE EN « TORTUE » ET DES DIFFERENCES INTER-INDIVIDUELLES .....               | 62        |
| 4.3      | LE DETERMINISME DE LA FORMATION DES « TORTUES » DU MANCHOT EMPEREUR<br>EN REPOSE AUX VARIATIONS DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES .....                     | 65        |
| 4.4      | REGULATION DES TEMPERATURES INTERNES DES MANCHOTS EMPEREURS VIA LA<br>THERMOREGULATION SOCIALE .....                                                       | 67        |
| 4.5      | IMPORTANCE DES COMPOSANTES PHYSIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DANS LES<br>BENEFICES ENERGETIQUES DE LA THERMOREGULATION SOCIALE CHEZ LE MANCHOT<br>EMPEREUR ..... | 70        |
| <b>5</b> | <b>DISCUSSION .....</b>                                                                                                                                    | <b>73</b> |
| <b>6</b> | <b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>                                                                                                                                 | <b>81</b> |
| <b>7</b> | <b>ANNEXES.....</b>                                                                                                                                        | <b>87</b> |
|          | ARTICLE 1 .....                                                                                                                                            | 89        |
|          | ARTICLE 2 .....                                                                                                                                            | 101       |
|          | ARTICLE 3.....                                                                                                                                             | 121       |
|          | ARTICLE 4.....                                                                                                                                             | 135       |

## Table des figures

|                                                                                                                                                                                                                    |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 1 : Adulte manchot empereur et son poussin .....                                                                                                                                                            | 8  |
| Figure 2 : Répartition des colonies de manchots empereurs actuellement connues .....                                                                                                                               | 9  |
| Figure 3 : Emplacement de la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) .....                                                                                                                 | 10 |
| Figure 4 : Cycle de reproduction du manchot empereur .....                                                                                                                                                         | 12 |
| Figure 5 : Illustration du cycle de reproduction du manchot empereur .....                                                                                                                                         | 13 |
| Figure 6 : Métabolisme en fonction de la température ambiante selon le modèle de Scholander (1950) .....                                                                                                           | 18 |
| Figure 7 : Modalités d'échanges de chaleur entre l'organisme et le milieu .....                                                                                                                                    | 20 |
| Figure 8 : Photo d'une « tortue » de manchots empereurs au cours d'un blizzard lors de l'incubation .....                                                                                                          | 25 |
| Figure 9 : Métabolisme de base par unité de masse corporelle ( $W.kg^{-1}$ ) en fonction de la température extérieure ( $^{\circ}C$ ) .....                                                                        | 31 |
| Figure 10 : Calendrier du programme .....                                                                                                                                                                          | 37 |
| Figure 11 : Equipement des couples de manchots empereurs .....                                                                                                                                                     | 39 |
| Figure 12 : Photos d'un couple équipé (couple 3) et d'un mâle débutant son incubation (couple 4) .....                                                                                                             | 40 |
| Figure 13 : Matériel utilisé lors de l'étude .....                                                                                                                                                                 | 43 |
| Figure 14 : Intervention chirurgicale pour implantation de l'appareil enregistreur de température interne .....                                                                                                    | 46 |
| Figure 15 : Zones d'incision et emplacement de l'appareil enregistreur de température interne .....                                                                                                                | 48 |
| Tableau I : Calendrier et succès du cycle reproducteur des couples équipés .....                                                                                                                                   | 56 |
| Tableau II : Variations des masses corporelles des 5 couples étudiés au cours de leur cycle reproducteur .....                                                                                                     | 57 |
| Figure 16 : Evolution de la fréquence cardiaque au cours des interventions chirurgicales ...                                                                                                                       | 59 |
| Figure 17 : Evolution des températures internes au cours des interventions chirurgicales ...                                                                                                                       | 61 |
| Figure 18 : Episodes de tortues pendant 5 jours pour un couple de manchots empereurs .....                                                                                                                         | 63 |
| Figure 19 : Pourcentage de temps passé par jour en tortue (en noir) et en tortue dense (en gris) pendant l'incubation des 3 mâles – hiver 1998 .....                                                               | 64 |
| Figure 20 : Effet de la température externe et de la vitesse du vent sur la probabilité de formation de tortues et de tortues denses .....                                                                         | 66 |
| Figure 21 : Profils de température interne profonde de 5 manchots empereurs mâles en reproduction. ....                                                                                                            | 68 |
| Figure 22 : Températures internes profondes et sous-cutanées de manchots empereurs mâles associées à leur position (hors tortue ou en tortue) pendant la parade et l'incubation .....                              | 69 |
| Figure 23 : Importance des composantes physiques et physiologiques dans la réduction métabolique des manchots empereurs en « tortue » ou captifs en petit groupe, par rapport à des individus captifs isolés ..... | 71 |
| Figure 24 : Photo du groupe formé par les 2500 mâles en incubation sur la colonie de Pointe Géologie, illustrant son hétérogénéité .....                                                                           | 75 |



# **1. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE**



## 1.1 Caractéristiques générales du manchot empereur

Les **manchots** appartiennent à l'embranchement des Vertébrés, classe des Oiseaux, sous-classe des Impennes, qui ne comporte qu'un seul ordre, les Sphénisciformes et une seule famille : les **Sphéniscidés**. On distingue 6 genres et 18 espèces de manchots, **tous ayant perdu la faculté de voler**, leurs ailes s'étant adaptées à la plongée en se transformant en ailerons (Simpson, 1976 ; Tollu, 1988). Les manchots sont **uniquement inféodés à l'hémisphère Sud** et sont largement distribués de l'Equateur (Iles Galápagos, 4°S) au pourtour de l'Antarctique (78°S), dépendant pour leur nourriture des courants froids des eaux océaniques. Totalement adaptés à la vie aquatique et à la plongée, leurs colonies se distribuent sur les îles ou les côtes dépourvues de mammifères terrestres prédateurs (Simpson, 1976 ; Tollu, 1988). Ils pondent leurs œufs à terre, pour la plupart dans un nid constitué de cailloux ou végétaux divers. Seules les deux plus grandes espèces (les manchots royal et empereur) ne construisent pas de nid et incubent leur unique œuf sur leurs pattes (Tollu, 1988). Seuls les manchots empereur et adélie se reproduisent en bordure du continent antarctique, les manchots à jugulaire et papous en péninsule antarctique.

Les premières descriptions du **manchot empereur** *Aptenodytes forsteri* (**Figure 1**) sont liées aux explorations polaires. Le premier spécimen rencontré a été dessiné durant le second voyage du Capitaine Cook (1772-1775) par les naturalistes G. et J.R. Forster, qui ont donné leur nom à l'espèce actuelle, *forsteri*. Le terme *Aptenodytes* tire son origine des mots grecs *apteron*, qui signifie « sans aile » et *dytes*, signifiant « plongeur ». La première colonie a été découverte en 1902, par le Docteur E.A. Wilson, participant à la tragique expédition du capitaine Scott (Wilson, 1907 ; Sapin-Jaloustre, 1952 ; Prévost, 1961). Le manchot empereur est de loin le plus grand de tous les Sphéniscidés. Adulte, sa masse peut varier de **20 à 40kg**, en fonction de la déplétion de ses réserves énergétiques pour une taille de **1,15 à 1,20m** (Prévost, 1961 ; Le Maho, 1977). Le manchot empereur est une **espèce longévive** : il atteint sa maturité sexuelle entre 4 et 6 ans et sa durée de vie est estimée à une vingtaine d'années (Jouventin, 1971). Les causes de mortalité sont variées, en mer pour les adultes et juvéniles ou à terre sur le site de reproduction pour les poussins et les femelles lors de la ponte. Les **prédateurs en mer pour les juvéniles et les adultes** sont le léopard de mer (*Hydrurga leptonyx*), qui peut les attaquer à proximité de la colonie, ou l'orque (*Orcinus orca*), au large. La mortalité au stade œuf concerne surtout la perte de l'œuf par des adultes inexpérimentés ou des couveurs démotivés (Birr, 1968). Les œufs peuvent également être perdus lors de conflits ou bousculades au cours de l'incubation sur la colonie (Birr, 1968). Les pertes en œufs sont maximum au mois de mai, juste après les pontes ; au mois de juin, seuls les adultes expérimentés sont encore couveurs et un minimum d'œufs est perdu. La mortalité la plus importante intervient au stade **poussin** : ils meurent surtout de froid lors de **conditions météorologiques très défavorables**, notamment lors de blizzards, et de malnutrition, lorsque les voyages alimentaires des adultes sont trop espacés, de juillet à novembre (Prévost, 1961 ; Mougin, 1966). Les deux prédateurs des poussins sur la colonie sont les pétrels géants (*Macronectes giganteus*) et dans une moindre mesure les skuas antarctiques (*Catharacta maccormicki*), ces derniers étant surtout charognards.

Figure 1 : Adulte manchot empereur et son poussin



Les manchots empereurs, comme tous les Sphéniscidés, sont exclusivement des **prédateurs marins**. Ils chassent dans les eaux froides bordant l'Antarctique qui sont les plus riches du globe et recèlent une biomasse considérable, notamment planctonique. Ils se nourrissent notamment de **krill**, zooplancton de l'ordre des Euphausiacées. Ils chassent également des **poissons**, comme *Pleuragramma antarcticum*, ou d'autres espèces de la famille des nototheniidés. Leur troisième type de proies sont les **céphalopodes**, calmars notamment. Le régime alimentaire des manchots empereurs montre d'importantes variations en fonction de la localisation de leur colonie et de la période de l'année. Les proportions peuvent varier pour les poissons de 20 à 96%, de 1 à 68% pour le krill et de 3 à 65% pour les céphalopodes (Kooyman, 2002). Les poussins, jusqu'à leur mue et leur départ en mer, sont nourris par régurgitation du contenu stomacal des adultes. Les adultes chassent le krill et les poissons pélagiques sous la banquise mais peuvent capturer des proies benthiques à des profondeurs de plus de 500 mètres (Kooyman et Kooyman, 1995 ; Ponganis *et al.*, 2000). La durée maximale d'une plongée enregistrée est de 22 minutes, la profondeur de plongée maximale étant de 564 mètres (Wienecke *et al.*, 2007).

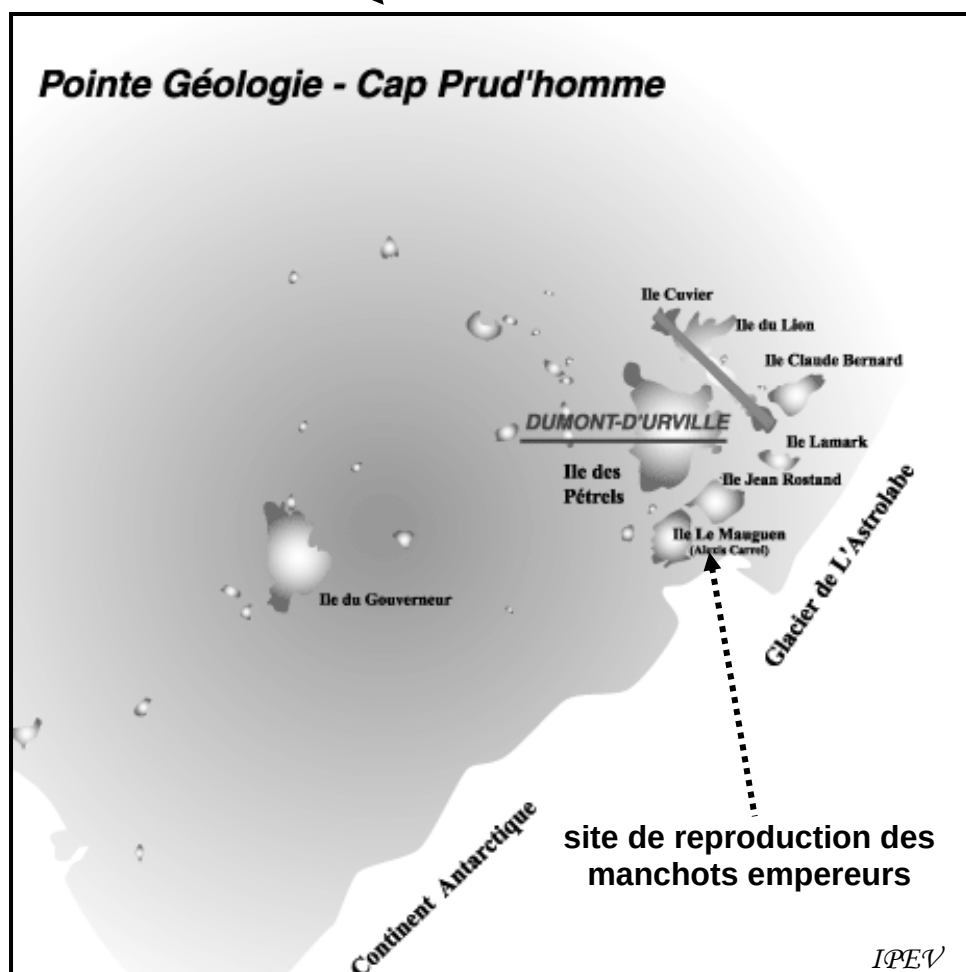
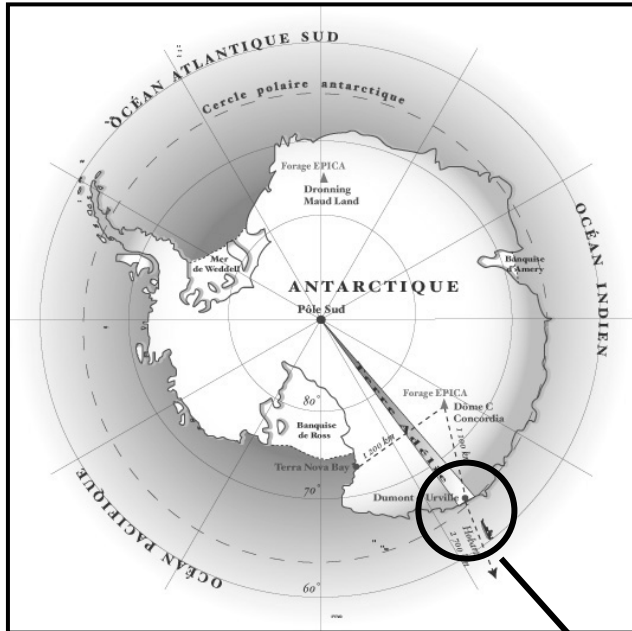
Les **colonies des manchots empereurs** sont situées exclusivement en **bordure du continent antarctique**, entre les latitudes 66° et 78° Sud (**Figure 2**). Il est difficile de connaître la totalité des colonies existantes, et surtout leurs effectifs, de par leur localisation quasi-inaccessible en hiver. Les derniers chiffres en date recensent 45 colonies (Kooyman, 1993 ; Lea et Sopper, 2005), la population entière étant estimée de 300000 à 350000 individus

(Le Maho, 1977). Les effectifs de chaque colonie sont très variables : la colonie la plus importante possède 22000 couples reproducteurs (Kooyman, 2002), la plus petite colonie compte 300 individus seulement, alors que dans la plupart des autres colonies on compte de 2000 à 3000 reproducteurs (Le Maho, 1977). Une des colonies les plus étudiées par les biologistes est celle de **Pointe Géologie**, en **Terre Adélie**, située à moins d'1km de la base scientifique française de Dumont d'Urville (**Figure 3**). Découverte en 1950, elle regroupe environ 5000 à 6000 individus actuellement, alors qu'en 1956 les effectifs étaient estimés à 12500 individus (Cendron, 1952 ; Prévost, 1961). Cette diminution de moitié de la population depuis les 50 dernières années semble être liée à une diminution de la survie adulte dans les années 1970 (Barbraud et Weimerskirch, 2001). La principale hypothèse expliquant cette diminution de survie est une augmentation des températures de surface de l'océan et une diminution de l'extension de la banquise relevées à cette période, associées également à une augmentation des températures externes (Barbraud et Weimerskirch, 2001).

Figure 2 : Répartition des colonies de manchots empereurs actuellement connues



Figure 3 : Emplacement de la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie)



Toutes les colonies sont installées en hiver sur de la glace de mer, le **cycle reproducteur du manchot empereur** étant étroitement **dépendant du cycle des glaces**. Plusieurs facteurs semblent déterminants pour l'établissement d'une colonie de manchots empereurs (Prévost, 1961 ; Kooyman, 1993) :

- la **stabilité de la glace de mer** est considérée comme l'une des conditions principales. En Terre Adélie par exemple, le site de reproduction est isolé entre le continent et deux îles (**Figure 3**) : cette zone est la première à être prise en glace en mars, est rarement soumise à des débâcles partielles pendant l'hiver et est la dernière à débâcler en été (novembre-décembre).

- la présence de **grandes surfaces planes** de glace ou de neige, la taille du manchot empereur et sa démarche chaloupée le rendant très peu habile à se déplacer sur des rochers.

- la **proximité des zones de nourrissage** et la présence de polynies (zone d'eau libre au sein de la banquise) peu éloignées de la colonie pendant l'hiver, ou de rivières formées entre les îles ou les glaciers.

- la présence d'un **microclimat** sur la colonie venant tempérer les conditions météorologiques. En Terre Adélie, le glacier de l'Astrolabe coupe les vents dominants catabatiques parfois très violents et de secteur sud-est, produits par le déferlement de l'air froid et dense qui descend les pentes continentales à partir du plateau antarctique. Ce microclimat favorable leur permet d'être exposés à des températures ambiantes de 8% supérieures et des vitesses de vent de 44% inférieures aux valeurs enregistrées par la station météorologique située sur l'île des Péterels, à 500 mètres environ de la colonie de manchots empereurs (Prévost, 1961 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966). Cependant, les températures moyennes mensuelles s'échelonnent en été de -1 à -7°C et en hiver de -10 à -18°C (Prévost, 1961 ; Barbraud et Weimerskirch, 2001). Les vents catabatiques sont de plus particulièrement violents, le record enregistré étant de 320km.h<sup>-1</sup>. Le pouvoir de refroidissement, prenant en compte les effets combinés de la température et de la vitesse du vent (Siple et Passel, 1945) varie ainsi en moyenne de -15 à -50°C en hiver, pouvant être encore inférieur lors de blizzards qui augmentent encore les pertes thermiques.

Au cours de leur cycle annuel, les manchots empereurs sont donc contraints d'effectuer de nombreux allers-retours entre leurs zones d'alimentation et leur site de reproduction, tout en faisant face à des conditions météorologiques très défavorables.

## 1.2 Un cycle de reproduction unique

Le manchot empereur est en effet la seule espèce animale à venir se reproduire durant le rude hiver antarctique sur la glace de mer. Il est l'un des homéothermes confronté aux plus basses températures du globe. Son cycle est étroitement dépendant de celui des glaces et les mâles vont jeûner près de quatre mois, les femelles près de deux, afin de mener à bien leur reproduction. Comme pour tous les manchots, leur reproduction est caractérisée par une alternance de phases de jeûne plus ou moins longues sur la colonie et d'alimentation en mer.

Il est le seul manchot à ne pas posséder de territoire, celui-ci étant restreint à sa poche incubatrice (Isenmann et Jouventin, 1970). L'incubation est ainsi dite ambulatoire : les mâles et les femelles se déplacent avec l'œuf ou le poussin logé dans un repli de peau abdominal et placé sur les pattes. Ne possédant pas de comportement territorial, les manchots empereurs sont très peu agressifs (Isenmann et Jouventin, 1970). Ces deux caractéristiques leur permettent ainsi d'économiser de l'énergie à travers la formation de groupes denses, les « tortues », tout au long de leur cycle de reproduction.

Le cycle de reproduction complet du manchot empereur s'étend du **mois de mars au mois de décembre**, soit près de 10 mois (**Figures 4 et 5** ; Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971).

Figure 4 : Cycle de reproduction du manchot empereur

### Phénologie du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*)

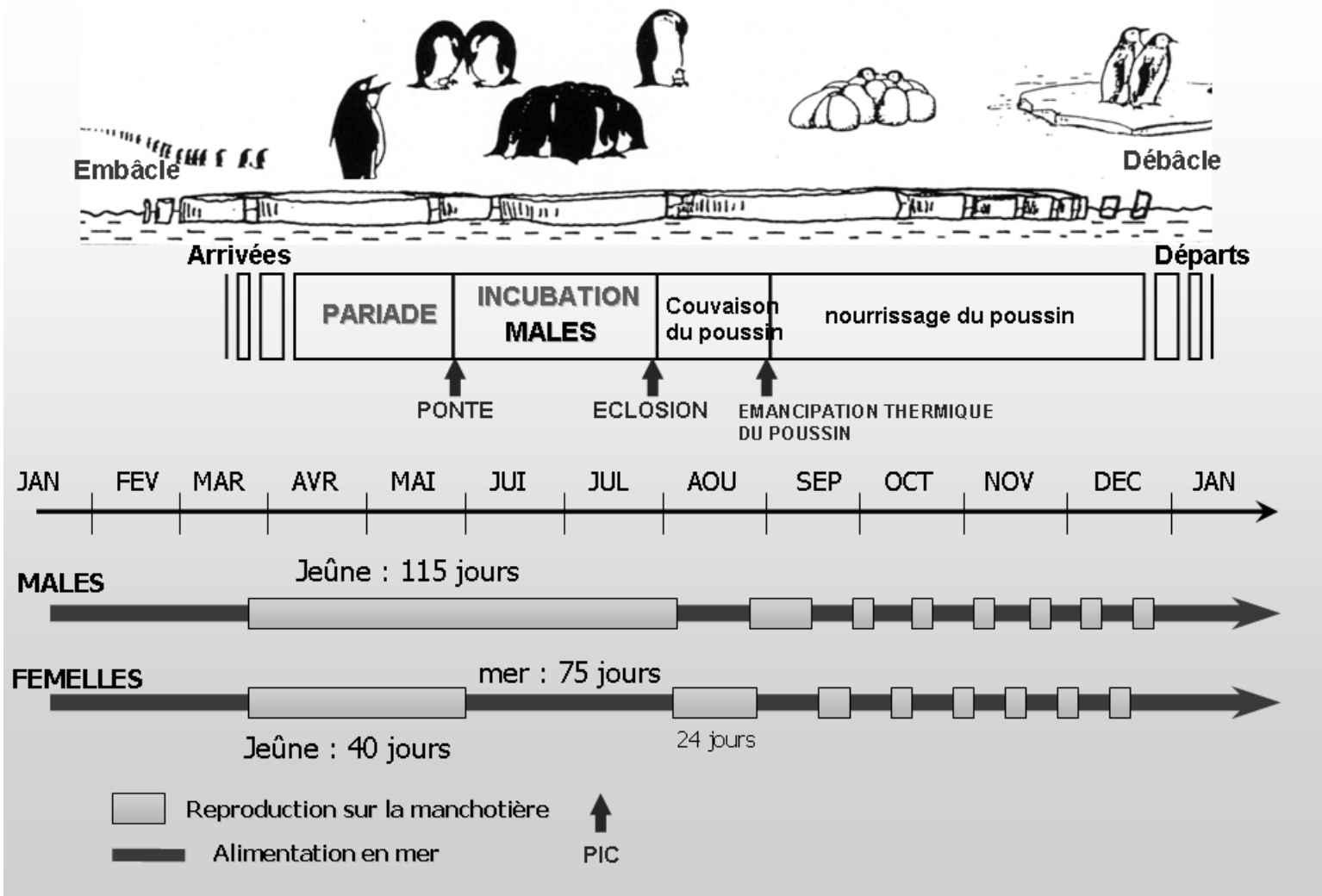


Figure 5 : Illustration du cycle de reproduction du manchot empereur



arrivées



pariade



incubation



croissance des poussins



mue et départs

### 1.2.1 Période de pariade

Dès début mars la banquise se forme et les adultes reproducteurs ayant passé 2 à 3 mois en mer afin de reconstituer leurs réserves graisseuses rejoignent leur colonie : ils pèsent alors de 30 à 40kg (Prévost, 1961). Les arrivées s'échelonnent sur 1 mois et demi environ, le maximum des arrivées ayant lieu fin mars (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971). Les manchots empereurs arrivent généralement en colonnes rangées de plusieurs centaines d'individus, pouvant parcourir plus de 100km afin de rejoindre la colonie (Budd, 1962).

On nomme **pariade** la période s'étendant **depuis la formation du couple jusqu'au départ de la femelle**. Une fois arrivés, les couples se forment rapidement : c'est la période des **parades mutuelles** et des bagarres en trio (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971). Après les appariements, pendant lesquels de nombreux chants sont émis successivement par les deux partenaires et qui aideront ultérieurement à leur reconnaissance mutuelle, le couple stable observe un silence préposital jusqu'à la ponte. Les couples s'isolent en marge de la colonie et se déplacent ensemble, avec une démarche chaloupée caractéristique : les deux partenaires ne se séparent plus. Les couples sont fidèles pour la durée du cycle, la fidélité inter-annuelle étant faible, estimée à 14,5% (Isenmann *et al.*, 1971). La **reconnaissance individuelle** entre les deux partenaires est très importante puisque l'absence de territoire ne peut fournir aucun indice de reconnaissance, elle s'effectue par le chant, véritable signature vocale (Jouventin, 1971). Le maximum des **copulations** a lieu fin avril. Les **pontes** s'étalent sur tout le mois de mai jusqu'au début du mois de juin, le pic des pontes ayant lieu vers le 20 mai. La femelle pond un seul œuf, pesant environ 450g (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougin, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann, 1971). Quelques heures après la ponte, la femelle confie l'œuf au mâle qui va assurer seul l'incubation. Le moment de l'échange est très actif, de nombreux chants successifs sont échangés entre les deux partenaires. La femelle part alors se nourrir en mer, à quelques centaines de kilomètres de la colonie, dans des polynies ou des zones de pack dense (Ancel *et al.*, 1992 ; Croxall, 1997). Les femelles ont alors jeûné un mois et demi environ (40 à 50 jours en moyenne), perdant 20 à 25% de leur masse initiale (Prévost, 1961).

### 1.2.2 Incubation

Ce sont ainsi les mâles qui couvent l'œuf, placé sur leurs pattes contre la poche incubatrice, pendant 65 jours environ. Il est couvé à une température constante de 35 à 36°C (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). Les mâles subissent ainsi un jeûne physiologique de près de 4 mois : il est estimé à 115 jours en moyenne, et varie de 105 à 134 jours (Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971). Leur activité est alors très réduite, ils se déplacent avec l'œuf et vont former les « tortues », groupes très denses, rassemblant le plus souvent la totalité des 2500 reproducteurs à Pointe Géologie. Ils subissent ainsi lors de leur jeûne des conditions météorologiques très défavorables (pouvoir de refroidissement moyen de -30°C en 2001) pendant les deux mois d'incubation (Prévost, 1961). Ainsi le couveur mâle, selon la durée de son jeûne physiologique, perd de 10 à 15kg, soit 30 à 45% de sa masse initiale (34 à 40kg) lorsqu'il rejoint la mer libre pour se nourrir (Prévost, 1961). Il devra de plus marcher sur la banquise plusieurs dizaines de kilomètres pour rejoindre l'eau libre. Les mâles ayant atteint

leur poids critique, de 20 à 22,5kg (Le Maho, 1977), sont contraints à abandonner leur œuf avant la fin de l'incubation et le retour de leur femelle. Les éclosions débutent au mois de juillet, le maximum ayant lieu vers le 20 juillet (Isenmann *et al.*, 1971).

### 1.2.3 Elevage des poussins

La durée moyenne du premier voyage alimentaire des femelles est de 75 jours (Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971). Les premières femelles reviennent début juillet, leur pic de retour ayant lieu fin juillet (de la mi-juillet à début août). Les femelles ont reconstitué complètement leurs réserves graisseuses perdues pendant la parade et vont relayer leur partenaire. L'échange, dans 80% des cas du poussin ou de l'œuf dans 20% des cas, dure quelques heures (Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971). Si la femelle n'est pas revenue avant l'éclosion, le mâle, après avoir jeûné près de 4 mois, est quand même capable de nourrir son poussin pendant plus de 10 jours par une sécrétion oesophagienne blanchâtre, équivalente au lait de pigeon (Prévost, 1961 ; Prévost et Vilter, 1963). L'élevage du poussin dure près de cinq mois (147 jours ; Prévost, 1961 ; Isenmann *et al.*, 1971) et comprend en moyenne 14 visites alimentaires entre début août et mi-décembre. C'est la femelle qui nourrit en premier le poussin par régurgitation de son contenu stomacal pendant trois semaines à un mois (Isenmann *et al.*, 1971), alors que le mâle reconstitue ses réserves énergétiques en mer. Le mâle revient, pour une durée de sept jours en moyenne (Isenmann *et al.*, 1971). Puis les échanges sont de plus en plus rapprochés : mâle et femelle effectuent chacun six visites en octobre et novembre, espacées de quelques jours, jusqu'en décembre. La reconnaissance entre adultes et poussins se fait aussi par le chant. Les parents en novembre peuvent posséder plus de 4kg de nourriture dans leur estomac (Prévost, 1961) pour nourrir leur poussin, le krill étant très abondant à cette époque. Le poussin est abrité dans la poche incubatrice et placé sur les pattes de l'adulte jusqu'à son émancipation thermique début septembre (Prévost, 1961 ; Arnaud, 1964). Les poussins sont regroupés en « crèches » dès qu'ils sont émancipés thermiquement. Les premières « tortues » de poussins sont visibles dès le mois de septembre (Arnaud, 1964) lorsque les conditions météorologiques sont mauvaises, notamment lors de blizzards.

Les poussins quittent la colonie à partir de début décembre, le maximum de départs ayant lieu mi-décembre (Isenmann *et al.*, 1971). Ils pèsent alors en moyenne de 10 à 12kg (Prévost, 1961 ; Isenmann et Jouventin, 1970). Après avoir totalement mué, leur duvet de poussin étant intégralement remplacé par le plumage de juvénile, ils partent alors que la glace de mer a en partie ou totalité débâclé. Les juvéniles semblent se disperser relativement loin de leur colonie, à plusieurs centaines de kilomètres (Kooyman *et al.*, 1996).

La mue, effectuée tous les ans en été (novembre à janvier) par les sub-adultes et les adultes, dure un mois à un mois et demi (Isenmann *et al.*, 1971). Elle est complète et très coûteuse en énergie, car les oiseaux ne peuvent pas aller se nourrir en mer et perdent une partie importante de leur isolation thermique assurée par le plumage : ils peuvent perdre 15kg en 30 à 40 jours (Le Maho *et al.*, 1976). Puis ils vont alors rejoindre la mer pour 2-3 mois (Prévost, 1961) afin de reconstituer leurs réserves graisseuses pour le cycle suivant.

Les manchots empereurs, seule espèce à se reproduire au cours de l'hiver antarctique, ont ainsi développé de nombreuses adaptations leur permettant de réduire leurs pertes thermiques afin de faire face à leur long jeûne au froid et ainsi assurer la réussite de leur cycle reproducteur.

## 1.3 Les adaptations des manchots empereurs au froid

Nous allons tout d'abord rappeler quelques généralités sur la thermorégulation et les transferts de chaleur, avant d'évoquer les adaptations particulières des manchots empereurs afin de faire face au froid, qui concernent notamment leur comportement de thermorégulation sociale.

### 1.3.1 Généralités à propos de la thermorégulation et des transferts de chaleur

#### La thermorégulation

Les Oiseaux et les Mammifères sont **endothermes** : ils produisent leur propre chaleur, contrairement aux **ectothermes** (reptiles, poissons), dépendant presque totalement de la chaleur de leur environnement. Les endothermes peuvent ainsi élever leur température interne au-dessus de celle de leur environnement et ont donc été capables de coloniser des milieux froids. Les endothermes régulant leur température interne dans des limites étroites, malgré les fortes variations de la température ambiante, sont dits **homéothermes**. Enfin, on qualifie d'**hétérothermes** les espèces qui sont capables de produire leur chaleur, mais peuvent diminuer leur température interne à des degrés proches de la température ambiante. C'est le cas des espèces hibernantes ou de celles qui utilisent la torpeur afin d'économiser de l'énergie. En effet, le **maintien de la température interne** a un **important coût métabolique** : le métabolisme d'un endotherme au repos est généralement au moins 5 fois supérieur à celui d'un ectotherme de même taille et de même température corporelle (Schmidt-Nielsen, 1997).

La température interne des homéothermes est ainsi soigneusement réglée par des **mécanismes d'homéostasie qui contrôlent la production et les pertes de chaleur afin de maintenir une température centrale relativement constante**, indépendamment de la température ambiante : c'est la **thermorégulation**. La température interne est ainsi régulée par deux mécanismes physiologiques antagonistes :

- la **thermogenèse**, qui correspond la production de chaleur interne à partir de transformations de l'énergie des aliments ou de l'énergie stockée ;
- la **thermolyse**, qui consiste en la dissipation de chaleur vers le milieu extérieur.

La plus grande partie de la production de chaleur d'un endotherme a lieu dans le « **noyau thermique** » du corps, constitué des principaux organes : foie, appareil digestif, etc... A l'opposé, le reste du corps, constitué des muscles et de la peau, correspond à l'« **enveloppe périphérique** ». Les températures des tissus périphériques et des extrémités sont moins constantes et peuvent approcher celles de l'environnement, permettant de diminuer les gradients thermiques et les pertes de chaleur. Concernant le manchot empereur, les études précédentes ont confirmé la constance de sa température interne, avec une **normothermie** estimée autour de **37,5 à 38,5°C** (Goldsmith et Sladen, 1961 ; Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Mougin, 1966 ; Boyd et Sladen, 1971 ; Bougaëff, 1972 ; Jarman, 1973 ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976 ; Le Maho, 1977 ; Dewasmes *et al.*, 1980 ; Groscolas, 1986 ; Ponganis *et al.*, 2001). Il existe cependant dans la bibliographie

de nombreuses variations, notamment en fonction des types de mesures : sondes stomacales, abdominales, ou thermomètres insérés dans le rectum. Le Maho *et al.* (1976) notent que les mesures enregistrées par les sondes stomacales sont en moyenne supérieures de 0,6 à 1,6°C aux mesures cloacales. Les températures cutanées relevées sur le dos, correspondant à l'enveloppe thermique, sont de 28°C en moyenne (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964).

Le contenu total en chaleur corporelle est ainsi déterminé par la **production métabolique de chaleur** et par les **flux thermiques** entre l'animal et son environnement. C'est donc parce que la température ambiante est souvent inférieure à la température corporelle que le maintien de la température interne d'un endotherme est coûteux en énergie.

Rappelons le modèle de Scholander (Scholander *et al.*, 1950) basé sur le principe de la loi de Newton :

$$MR = C \cdot (T_b - T_a), \text{ avec}$$

MR : taux métabolique (Metabolic Rate)

C : conductance thermique (inverse de l'isolation)

T<sub>b</sub> : température interne (Body Temperature)

T<sub>a</sub> : température ambiante (Ambient Temperature).

Selon ce modèle, le **métabolisme est constant et minimal dans la zone de neutralité thermique pour laquelle les pertes de chaleur sont minimales**. Dans cette zone de **neutralité thermique**, l'animal n'a pas besoin de dépenser de l'énergie pour maintenir sa température interne constante (**Figure 6**). Il peut ainsi réguler celle-ci en ajustant les pertes de chaleur simplement en modifiant la conductance thermique de la peau. Ceci est réalisé par des activités vasomotrices, par un changement de position pour modifier la surface exposée et/ou par la modification de l'isolation de son plumage ou pelage. Le métabolisme basal est ainsi mesuré dans cette zone, au sein de laquelle il est minimal et constant (taux métabolique basal mesuré sans stress physiologique, au repos, sans stress thermique et à jeun).

Cette zone de neutralité thermique est bornée par la **température critique inférieure** (TCI) et la **température critique supérieure** (TCS) (**Figure 6**).

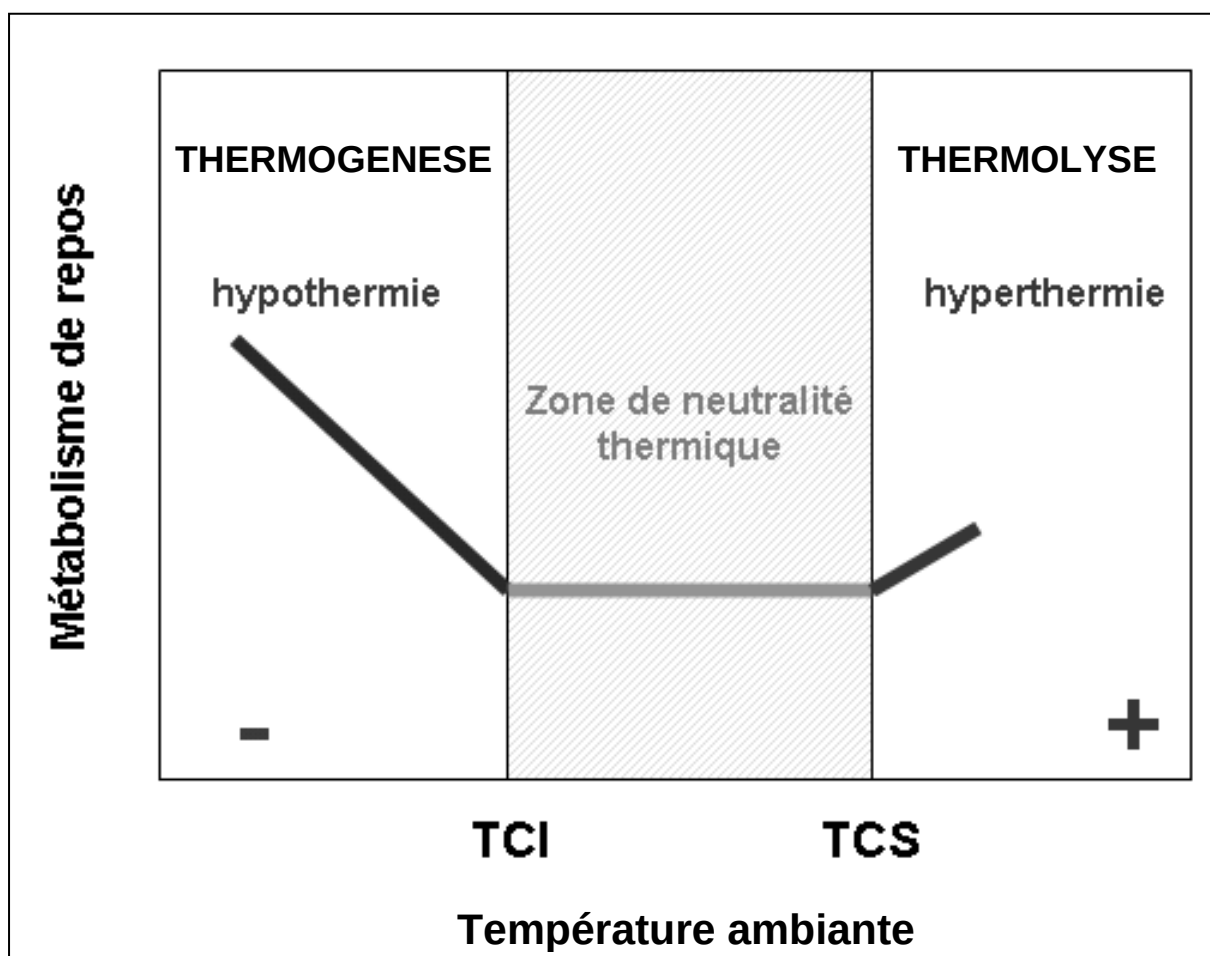
Lorsque l'animal est exposé à des températures inférieures à sa TCI, sa production de chaleur est augmentée : le **métabolisme augmente linéairement** au fur et à mesure que la température externe diminue. Si les pertes de chaleur sont supérieures à la thermogénèse, alors l'animal entre en hypothermie. La thermogénèse peut se faire par **frisson thermique**, qui implique une variation de tonus musculaire : l'élévation de l'activité musculaire permet d'augmenter le métabolisme et la production de chaleur. Un autre type de thermogénèse, la **thermogénèse sans frisson** se fait au niveau du tissu adipeux brun, riche en mitochondries qui produit de la chaleur par oxydation. Chez les manchots, qui ne possèdent pas de tissu adipeux brun, une thermogénèse sans frisson a pu être mise en évidence dans le muscle squelettique (Skora, 1994).

A l'inverse, pour des températures environnantes au dessus de **la TCS**, la thermolyse (*via* l'évaporation, halètement ou sudation) est activée. Si les pertes de chaleurs par thermolyse deviennent insuffisantes pour maintenir la température interne, l'animal entre alors en hyperthermie.

Les manchots empereurs possèdent une très large zone de thermoneutralité, leur TCI étant de -10°C et leur TCS de +20°C (Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976). Leur métabolisme est ainsi minimal pour une large échelle de températures ambiantes.

Figure 6 : Métabolisme en fonction de la température ambiante selon le modèle de Scholander (1950)

La zone de thermoneutralité est comprise entre la température critique inférieure (TCI) et la température critique supérieure (TCS). Elle correspond à l'échelle de température ambiante pour laquelle le métabolisme est minimal.



## Les transferts de chaleur

La chaleur corporelle peut être dissipée par différents moyens : conduction, convection, radiation et évaporation (McNab, 1974 ; **Figure 7**).

Le transfert par **conduction** peut être défini comme le transfert de chaleur entre deux milieux de températures différentes, sans qu'il y ait déplacement de l'un par rapport à l'autre. C'est un transfert d'énergie direct, par contact, de la zone la plus chaude vers la zone la plus froide. Par exemple, les transferts se feront au niveau des surfaces du corps d'un individu en contact avec un substrat (roche, neige, etc...).

La **convection** est un transfert de chaleur s'effectuant entre deux milieux de températures différentes se déplaçant l'un par rapport à l'autre. Classiquement, la convection a lieu au niveau de la peau d'un sujet exposé au vent, ou au niveau des parois des voies aériennes. La notion de « *wind-chill* » ou « pouvoir de refroidissement » tient compte de l'effet combiné de la température extérieure et du vent. Par exemple, pour une température extérieure de  $-15^{\circ}\text{C}$  et une vitesse de vent de  $15\text{km.h}^{-1}$ , la température ressentie sera de  $-25^{\circ}\text{C}$ .

Le transfert de chaleur par **radiation** (ou rayonnement) d'un objet à un autre se fait sans contact entre ces objets. Tout corps physique dont la température est supérieure au zéro absolu émet des radiations électromagnétiques.

Enfin, l'**évaporation** concerne tout liquide possédant sa propre chaleur latente d'évaporation, qui est la quantité d'énergie nécessaire pour le transformer en sa forme gazeuse à température constante. Beaucoup d'animaux dissipent la chaleur en laissant l'eau s'évaporer par la surface du corps, ou par la respiration.

La vitesse des transferts de chaleur entrant et sortant d'un animal dépend de plusieurs facteurs :

- de la **surface du corps** par unité de masse corporelle, ou le **rapport surface / volume**. Celui-ci diminue quand la masse de l'animal augmente. Chez les animaux endothermes, qui compensent les pertes par la production de chaleur interne, le taux métabolique par unité de masse corporelle augmente avec la réduction de la taille corporelle. Les animaux peuvent contrôler leur surface exposée par des postures, individuelles ou collectives, à travers la thermorégulation sociale, en se regroupant les uns contre les autres et donc en diminuant leurs surfaces corporelles exposées au milieu ambiant ;

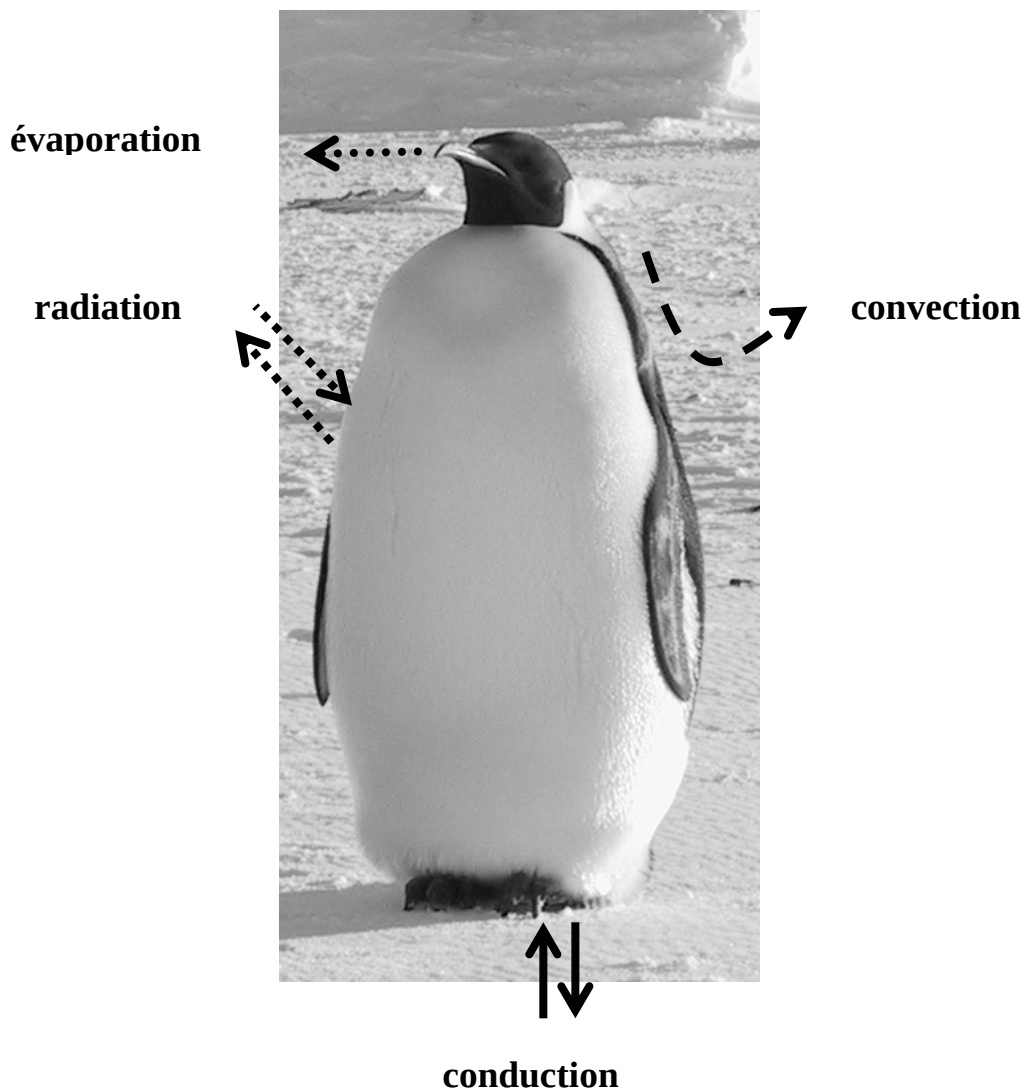
- de la **différence entre la température de l'environnement et la température interne de l'animal**. Plus l'animal est capable de maintenir une température proche de celle de la température ambiante, moins il y aura de chaleur entrant ou sortant dans son corps.

- de la **conductance thermique** (inverse de l'isolation). Celle-ci est fonction de la surface corporelle d'un animal et varie avec la nature de la surface de son corps. Les plumes, la fourrure et/ou une couche adipeuse réduisent la conductance thermique superficielle, elle-même affectée par la couleur du plumage ou du pelage. Une particularité importante des plumes et de la fourrure est qu'elles retiennent de l'air qui a une très faible conductance thermique et permet de limiter les transferts de chaleur.

Ainsi, les **adaptations thermorégulatrices** adoptées par les endothermes pour résister au froid vont consister à faire varier les différents paramètres de l'équation de Scholander, afin de **réduire les flux de chaleur des individus vers l'environnement extérieur**. D'une manière générale, un individu exposé au froid pourra diminuer ses pertes de chaleur en faisant varier sa conductance (piloérection, vasoconstriction, modification de la posture, thermorégulation sociale), ou pourra réduire sa température interne *via* l'hibernation ou la

torpeur, réduisant alors les gradients thermiques entre sa température corporelle et la température ambiante. Il pourra aussi migrer vers des zones au climat plus clément, ou anticiper une saison froide en modifiant son plumage ou son pelage, afin de diminuer sa conductance. De plus, il pourra faire varier son environnement proche en augmentant les températures ambiantes afin qu'elles atteignent sa zone de thermoneutralité, et par la même réduire son taux métabolique. C'est notamment le cas de la thermorégulation sociale. Les manchots empereurs, étant les seuls endothermes à venir se reproduire sur la glace de mer au cours de l'hiver antarctique, ont ainsi développé de nombreuses adaptations afin de résister aux températures polaires.

Figure 7 : Modalités d'échanges de chaleur entre l'organisme et le milieu



### 1.3.2 Adaptations au froid chez les manchots empereurs

Les manchots empereurs étant particulièrement résistants au froid, leurs adaptations sont particulièrement intéressantes à étudier. Elles peuvent être **morphologiques**, **physiologiques** et **comportementales** et concourent à la réduction des pertes de chaleur, via la **diminution des gradients thermiques** et la **réduction des surfaces corporelles exposées au froid**.

#### 1.3.2.1 Réduction des pertes de chaleur par limitation des gradients thermiques

##### Isolation thermique exceptionnelle (adaptation morphologique)

Le très haut degré d'isolation thermique des manchots empereurs est dû notamment à leur **plumage** et à leur importante **couche de graisse sous-cutanée**.

Le **plumage** du manchot empereur est **imperméable** et **extrêmement isolant** : il assure plus de **85% de l'isolation** (Jarman, 1973 ; Le Maho *et al.*, 1976). L'ensemble du corps du manchot empereur est entièrement et uniformément recouvert de plumes à l'exception des pattes, du bec et de la plaque incubatrice. Le plumage de l'adulte comprend uniquement des plumes de contour, le duvet sensu stricto manquant totalement. Les plumes sont courtes et raides, de telle sorte qu'elles s'imbriquent les unes entre les autres (Trawa, 1970). Leur recouvrement est diagonal et assure une **protection contre le vent et l'eau** : le plumage est imperméable, même lors de la plongée (Dawson *et al.*, 1999). La base du rachis porte des barbes duveteuses qui renforcent l'épaisseur et l'étanchéité du plumage (Tollu, 1988). La **haute densité des plumes** assure une enveloppe protectrice importante : dans la région dorsale, elle est de 9 au cm<sup>2</sup>. L'**épaisseur** du plumage du manchot empereur varie de 10 à 15mm. Elle garantit un espace d'environ 12mm entre la peau et le plumage, qui enferme une couche d'air immobile et isolante (Dawson *et al.*, 1999). La couche de graisse sous-cutanée assure donc moins de 20% de l'isolation. Elle représente l'essentiel des réserves lipidiques chez l'empereur, soit environ 25% de la masse corporelle (Groscolas, 1975).

##### Limitation des échanges thermiques au niveau des extrémités (adaptation physio-anatomique)

L'enveloppe isolante du plumage est réduite au niveau des ailerons, recouverts de plumes plus courtes et fines, et nulle au niveau des pattes (Trawa, 1970). **Pattes et ailerons** peuvent ainsi jouer le rôle de « radiateurs » contrôlant la thermorégulation, en diminuant les pertes de chaleur par vasoconstriction ou en favorisant la dissipation de celle-ci par vasodilatation (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). La vascularisation des membres est très particulière, constituant un système d'**échangeurs à contre-courant**. Chez le manchot empereur, le dispositif est complexe et plusieurs systèmes à contre-courant empêchent la déperdition de chaleur en récupérant la chaleur du sang artériel avant qu'il n'atteigne l'extrémité du membre (Trawa, 1970).

La température des pattes et des ailerons est variable, et montre un gradient diminuant de la base des membres à leurs extrémités, ceci afin de diminuer les gradients thermiques et pertes de chaleur par conduction ou convection. La température cutanée du segment proximal des pattes varie de 32 à 36°C, alors que celle des segments les plus distaux de la patte, tarse et métatarse, est en moyenne de 4°C (variations de -1,3 à +15,5°C ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964). La température de la surface interne des ailerons est généralement supérieure de 3 à 5°C à celle de la face externe, confirmant la notion de « radiateur thermique » (Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964).

De plus, les manchots empereurs possèdent un système de **recyclage de l'air dans leurs voies respiratoires supérieures, au niveau des cavités nasales**, afin de diminuer les pertes par évaporation (Murrish, 1973).

#### 1.3.2.2 Réduction des pertes de chaleur par diminution des surfaces corporelles exposées au froid

##### **Faible rapport surface / volume (adaptation morphologique)**

Les manchots empereurs ont une **taille corporelle** et **une forme** leur garantissant un **très faible rapport surface / volume**, limitant ainsi leurs surfaces corporelles exposées au froid (Croxall, 1997). D'une manière générale, plus un animal possède une masse corporelle importante, plus son rapport surface / volume est faible. Les animaux de petite taille possèdent ainsi un métabolisme rapporté à leur masse corporelle beaucoup plus élevé que les animaux de grande taille, qui sont soumis à des pertes thermiques moindres. Ainsi, les manchots empereurs sont de loin les plus grands et les plus lourds manchots, ce qui leur permet de diminuer ce rapport au maximum.

De plus, leurs ailerons et leur bec sont proportionnellement plus petits que ceux des autres manchots : en diminuant, ces extrémités réduisent les possibilités d'échanges thermiques afin de limiter les pertes de chaleur (Croxall, 1997). La **surface des ailerons** du manchot empereur est **réduite** : alors que sa masse est environ le double de celle du manchot royal, leur surface n'est que de 13% supérieure (Tollu, 1988).

##### **Protection des surfaces exposées (adaptation comportementale)**

Les manchots empereurs adoptent des **postures individuelles** qui leur permettent de protéger leurs surfaces corporelles exposées aux échanges thermiques. Afin de réduire les pertes par conduction au niveau des pattes, notamment lors de leur longue incubation, les manchots ne reposent que sur le bourrelet plantaire (bourrelet calleux isolant) de leur tarse et leurs griffes, réduisant la surface portante en contact avec la glace (Bougaeff, 1972). Ils protègent également le dos de leurs pattes en les cachant sous leurs plumes, et peuvent rentrer la tête dans le cou, plaquer leurs ailerons contre le corps et tourner le dos au vent (Trawa, 1970).

## Réduction des surfaces exposées au froid : la thermorégulation sociale (adaptation comportementale)

Afin de diminuer les pertes de chaleur par convection, la formation de groupes plus ou moins importants et denses permet de réduire pour chaque individu sa surface corporelle exposée au milieu extérieur. La thermorégulation sociale, ou « *huddling* » en anglais, est définie au sens large comme le « comportement qui conduit à la **formation et au maintien d'un groupe d'animaux** » (Alberts 1978). Hayes *et al.* (1992) définissent un « *huddling group* », comme « un groupe d'individus qui partagent un terrier ou un nid à des fins de thermorégulation ». Ces auteurs rappellent que le terme de « *huddling group* » décrit des groupes d'individus engagés dans un comportement **actif** de thermorégulation sociale, en rapport avec des **conditions de températures extérieures défavorables**. Ils opposent ces regroupements aux agrégations sociales passives, résultant par exemple de groupes communautaires de reproduction dans des nids communs en hiver, dus au caractère social notamment des rongeurs. Enfin, Canals *et al.* (1998) définissent la thermorégulation sociale comme le « **regroupement d'individus les uns contre les autres afin de se réchauffer** ». Ainsi, la thermorégulation sociale peut être définie comme le **regroupement actif d'individus en réponse à des conditions de températures défavorables, afin de bénéficier de la chaleur du groupe**.

Ce comportement est très répandu dans le monde animal, et utilisé par les adultes comme les jeunes ou les nouveaux-nés. On peut compter au moins 16 familles d'Oiseaux qui l'utilisent, ainsi que 17 familles de Mammifères, tels les rongeurs, primates, marsupiaux, chiroptères... (Gilbert, 2006). Les études s'intéressant aux bénéfices énergétiques de ce comportement montrent qu'il permet une **diminution du métabolisme** s'échelonnant de **10 à 40% chez les Mammifères** et de **6 à 50% chez les Oiseaux**, en fonction des espèces, des conditions de température ambiante, ainsi que du nombre d'individus composant les groupes (Gilbert, 2006).

La thermorégulation sociale permet de diminuer les pertes de chaleur pour les animaux qui se regroupent en **réduisant leurs surfaces corporelles exposées au froid**. Canals (1998) estime que la réduction des surfaces corporelles est de 29 à 39% pour des rongeurs serrés les uns contre les autres. C'est le principal facteur classiquement décrit comme expliquant la majorité des bénéfices énergétiques : Canals *et al.* (1997) estiment en effet que ce facteur expliquerait 58 à 94% des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale. Une deuxième explication des bénéfices est **l'augmentation de la température ambiante autour des animaux**, ou la création d'un **microclimat** plus favorable (Canals *et al.*, 1997). Ce dernier point a surtout été décrit chez les rongeurs au sein de leur nid, mais il peut aussi être efficace dans la protection contre le vent pour des animaux en groupe. La principale conséquence de cet effet est d'augmenter les températures ambiantes autour des animaux qui sont ainsi exposés à des températures se rapprochant de (ou égalant) leur zone de thermoneutralité. La majorité des études comparant les températures internes d'animaux groupés et non groupés rapportent que la thermorégulation sociale permet aux individus de **maintenir une température interne constante plus élevée**. Vickery et Millar (1984) résument en effet les bénéfices de la thermorégulation sociale par une réduction des pertes de chaleur et donc, pour une même production de chaleur, une température interne augmentée. C'est le cas pour de nombreux rongeurs et nouveaux-nés (par exemple Stanier, 1975 ; Bautista *et al.*, 2003). Cependant, plusieurs études ont montré que la thermorégulation sociale permet de **diminuer la température interne des individus**. Une étude portant sur de jeunes

oies des neiges émancipées thermiquement a en effet montré que la température des oisons lors des épisodes de regroupement est inférieure de 0,8°C à celle d'oisons non regroupés (Fortin *et al.*, 2000). Ainsi, selon ces auteurs, les regroupements ne sont pas un moyen pour ces animaux d'augmenter leur température interne. Ce comportement leur permettrait donc d'économiser de l'énergie supplémentaire en réduisant leur température interne.

Chez les manchots empereurs, les groupes qu'ils forment sur la banquise au long de leur cycle reproducteur ont été dénommés « **tortues** » pour la première fois par Cendron (1952), par analogie aux formations romaines de combat. Parallèlement, le terme anglophone de « *huddle* » a été proposé par Stonehouse (1953). Ce type de thermorégulation sociale existe chez les poussins de plusieurs espèces de manchots, mais n'existe à l'état adulte que chez le manchot empereur. Ces **groupements très denses des manchots empereurs**, pouvant **rassembler plusieurs milliers d'individus**, permettent ainsi la **réduction de leur surface corporelle exposée aux échanges** lorsque le pouvoir de refroidissement est important (**Figure 8**). En effet, seuls la tête, la nuque, et le haut du dos sont exposés au froid pour un manchot situé au centre d'un groupe. L'abandon de toute agressivité intra-spécifique et de la notion de territoire par le manchot empereur est une condition essentielle à la formation de ces groupes très denses (Isenmann *et al.*, 1971). Prévost (1961) estime la **densité des mâles en « tortue » entre 8 et 10 individus par mètre carré**.

Le **comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs**, par la formation des « tortues », est décrit comme un **moyen clé pour économiser de l'énergie afin de mener à bien leur cycle reproducteur**. Le manchot empereur est en effet la seule espèce animale qui se reproduit pendant l'hiver austral en bordure du continent Antarctique, loin de la mer libre où il se nourrit (Ancel *et al.* 1992). La réussite de leur cycle reproducteur est conditionnée par l'**aptitude des mâles à économiser leurs réserves corporelles** au cours d'un **jeûne de quatre mois au froid**. Prévost (1961) décrivait déjà les « tortues » comme « une **réaction de défense communautaire de l'ensemble des oiseaux de la colonie, ayant valeur de survie** ». Il souligne de plus qu'« il est probable que, sans ce comportement social remarquable, rendu possible par une disparition quasi-totale de la compétition territoriale, l'espèce ne pourrait pas mener à bien sa reproduction dans les conditions d'extrême sévérité de l'hiver antarctique ». La **formation de « tortues »** par les manchots empereurs adultes est certainement l'une des **formes les plus extrêmes et abouties de la thermorégulation sociale dans le monde animal**. Cependant, de nombreuses questions restaient sans réponse concernant la dynamique de ce comportement ainsi que les mécanismes d'économie d'énergie qui lui sont associés.

Figure 8 : Photo d'une « tortue » de manchots empereurs au cours d'un blizzard lors de l'incubation

Noter la réduction des surfaces corporelles exposées au froid pour les individus au centre du groupe.





## **2. OBJECTIFS DE L'ETUDE**



Nous allons maintenant aborder plus précisément la problématique et les objectifs de notre étude.

## **2.1 Caractéristiques du comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs**

La formation de « tortues » par les manchots empereurs est ainsi considérée comme étant la clé de leur succès reproducteur, leur permettant d'économiser de l'énergie afin de résister à leur long jeûne d'incubation (Prévost, 1961 ; Ancel *et al.*, 1997). L'image classique des « tortues » est qu'elles sont des formations très denses, pouvant contenir de 8 à 10 animaux par m<sup>2</sup> (Prévost, 1961) et qu'elles durent des heures voire des jours, rassemblant plusieurs centaines d'individus (Prévost, 1961 ; Kirkwood et Robertson, 1999). Ces groupes sont classiquement décrits comme se déplaçant lentement, les oiseaux les plus exposés au vent se déplaçant sous le vent du groupe afin d'être davantage protégés. Les rares mesures de températures ambiantes à l'intérieur des groupes indiquent que celles-ci peuvent dépasser 23°C, voire atteindre les 30°C (Jarman, 1973 ; Kirkwood et Robertson, 1999). Seuls Kirkwood et Robertson (1999) relèvent des durées de « tortues » de 12 heures en moyenne, la plus longue enregistrée pour un individu étant de 36 heures. Ainsi, seulement deux études fournissent quelques renseignements sur le microclimat à l'intérieur des « tortues ». Cependant, aucune étude ne recense à ce jour le temps passé en « tortue » pour un animal au cours de son cycle, les températures maximales au sein des « tortues », ainsi que la dynamique de formation de celles-ci. De plus, si les « tortues » sont considérées comme étant la clé du succès reproducteur des mâles en leur permettant de réduire leur métabolisme de 16% (Ancel *et al.*, 1997), aucune étude n'a encore déterminé si ce comportement permettait à chaque individu un accès équitable à la chaleur au sein du groupe. Le manchot empereur est une espèce très sociale, sans hiérarchie de dominance (Jouventin, 1971) : ils ne défendent pas de territoire et leur agressivité est très réduite. La principale hypothèse serait donc que les individus pourraient accéder également au centre du groupe.

**Nos objectifs ont ainsi été de :**

- 1. caractériser le comportement de « tortue » des manchots empereurs : leur fréquence, leur durée, leur rythme nycthéral, et les températures maximales au sein des groupes ;**
- 2. déterminer le temps individuel passé en « tortue » ;**
- 3. comparer le comportement de plusieurs individus afin de mettre en évidence d'éventuelles différences inter-individuelles.**

## **2.2 Influence des conditions météorologiques sur la formation des regroupements**

Les premières études sur le comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs ont supposé que la formation des « tortues » était liée à la dégradation des conditions météorologiques, notamment lors de vents forts (Prévost, 1961 ; Prévost, 1963 ; Birr, 1968). Jarman (1973) note que la proportion de manchots en « tortue » semble corrélée positivement à la température extérieure et à la vitesse du vent. Prévost (1961) note également que les « tortues » sont plus nombreuses quand les conditions météorologiques sont les plus défavorables. La dissociation des « tortues » serait due à des bagarres au sein des groupes selon l'hypothèse avancée par Mougin (1966). Cependant, hormis ces hypothèses fondées sur des observations ponctuelles, aucun travail n'a réellement détaillé le déterminisme de la formation des « tortues » en relation avec les conditions environnementales. Cette question est toutefois intéressante car elle permettrait d'évaluer les effets potentiels de changements climatiques sur les populations de manchots empereurs. En effet, si les conditions météorologiques influencent la formation et la densité des « tortues », elles pourraient avoir un impact sur l'économie d'énergie réalisée au cours des « tortues » et ainsi affecter la survie des manchots empereurs pendant et après leur jeûne de reproduction. Il a en effet été montré que des manchots mâles captifs, ne pouvant effectuer de « tortues », ne peuvent résister aux quatre mois de jeûne nécessaires aux mâles pour mener à terme leur incubation (Ancel *et al.*, 1997). De plus, Barbraud et Weimerskirch (2001) ont montré que le déclin de la population de manchots empereurs en Terre Adélie dans les années 1975-1980 était associé à une période de réchauffement des températures externes, ainsi qu'à une réduction de la banquise.

**Nos objectifs ont ainsi été de :**

**1. déterminer dans quelles mesures les conditions météorologiques influencent les mouvements des « tortues » et leurs densités ;**

**2. étudier les effets du vent et des températures extérieures sur la fréquence, la durée, la densité des épisodes de « tortue » et le temps passé en « tortue » par jour, afin de déterminer s'il existe un seuil de vitesse de vent et/ou de température extérieure induisant la formation des groupes.**

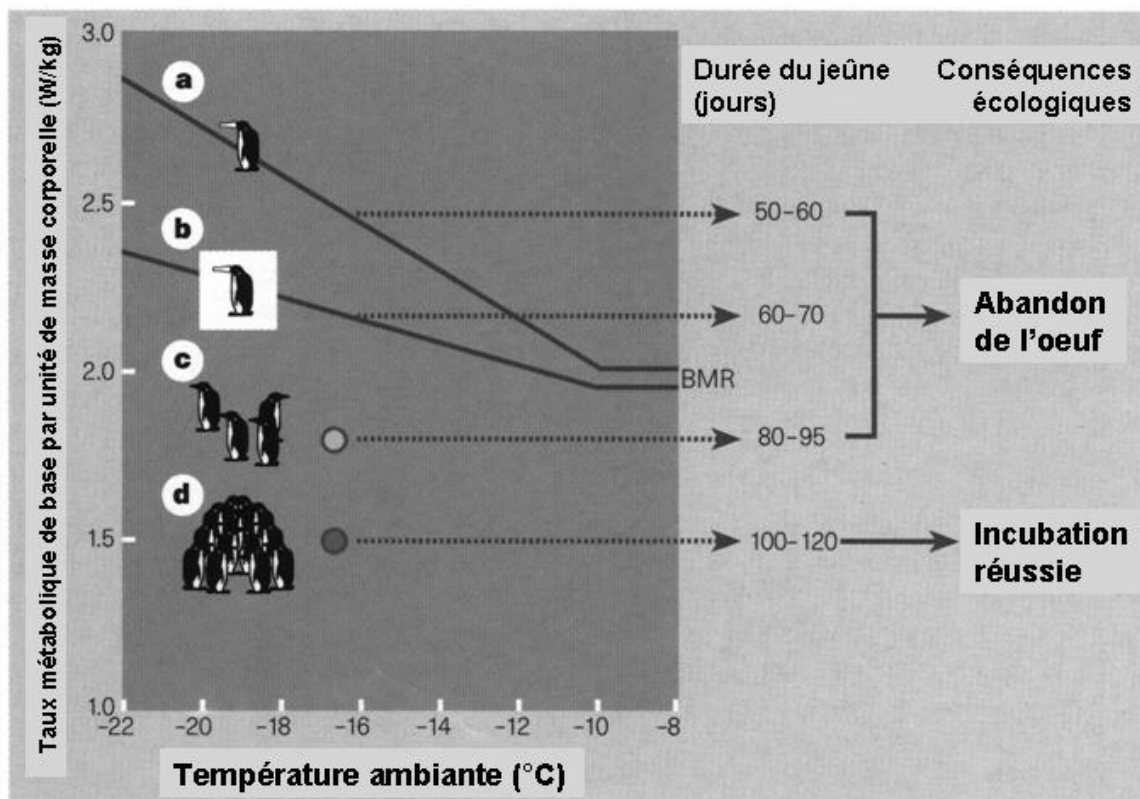
## **2.3 Evolution des températures internes d'individus pratiquant la thermorégulation sociale**

Les manchots empereurs mâles sont exposés pendant leur incubation à des températures moyennes de -17°C, constamment inférieures à leur zone de thermoneutralité (de -10°C à +20°C ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976). Ils font ainsi face à des dépenses énergétiques élevées pour maintenir leur température interne autour de 37,5-38,5°C (Boyd et Sladen, 1971 ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976) tout en assurant l'incubation de leur œuf. Il a été montré que le métabolisme de manchots en « tortue » ( $1,5\text{W.kg}^{-1}$ , perte de masse corporelle :  $137\text{g.jour}^{-1}$ ) était inférieur de 16% à celui d'oiseaux retenus captifs en petits groupes, ne pouvant pas former de « tortues » ( $1,8\text{W.kg}^{-1}$ , perte de masse corporelle :  $171\text{g.jour}^{-1}$  ; Ancel *et al.*, 1997). De plus, le métabolisme d'oiseaux en « tortue » était inférieur de 25% à celui d'oiseaux isolés en laboratoire, exposés à des

températures comprises dans leur zone de thermoneutralité ( $2,0 \text{ W} \cdot \text{kg}^{-1}$ , perte de masse corporelle :  $237 \text{ g} \cdot \text{jour}^{-1}$ ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976 ; Ancel *et al.*, 1997). (**Figure 9**). Ainsi, par ce comportement, les mâles maintiennent leur taux de métabolisme basal inférieur à celui d'oiseaux isolés dans leur zone de neutralité thermique, alors qu'ils sont exposés à des températures ambiantes pendant l'hiver bien inférieures à  $-10^\circ\text{C}$  (Le Maho, 1977 ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Dewasmes *et al.*, 1980). Sans ce comportement de « tortue », la dépense énergétique pour jeûner 100 à 120 jours et marcher jusqu'à la mer excéderait les réserves énergétiques des manchots (Pinshow *et al.*, 1976), et ceux-ci seraient incapables de compléter leur cycle de reproduction (**Figure 9**).

Figure 9 : Métabolisme de base par unité de masse corporelle ( $\text{W} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) en fonction de la température extérieure ( $^\circ\text{C}$ )

- a : pour un manchot isolé en conditions naturelles ;
- b : pour un manchot isolé dans une chambre métabolique avec des températures ambiantes contrôlées ;
- c : pour un manchot pouvant former des petits groupes d'une dizaine d'individus ;
- d : pour un manchot libre de se regrouper en « tortues ».



Comment ainsi expliquer cette réduction si importante du métabolisme d'oiseaux en « tortue » ? Une stratégie efficace pour économiser de l'énergie est la diminution de la température interne au cours de la torpeur ou de l'hibernation (Geiser, 2004). Les manchots empereurs en « tortue » utilisent-ils également l'hypothermie afin de diminuer leurs dépenses énergétiques ? Prévost (1961) et Prévost et Sapin-Jaloustre (1964) ont en effet mis en évidence des différences de température rectale entre des animaux installés à la colonie et des oiseaux arrivant de mer. Au cours de l'hiver, les températures internes moyennes des oiseaux libres étaient de 36,8°C, soit 1,7°C inférieures à celle des arrivants (38,5°C). Ainsi, la température rectale des oiseaux en « tortue » semble inférieure à celles d'oiseaux « en activité », *i.e.* arrivant, correspondant aux valeurs de normothermie classiquement relevées chez les manchots empereurs, de 37,5 à 38,5°C (Goldsmith et Sladen, 1961 ; Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Mougou, 1966 ; Boyd et Sladen, 1971 ; Bougaëff, 1972 ; Jarman, 1973 ; Le Maho *et al.*, 1976 ; Pinshow *et al.*, 1976 ; Le Maho, 1977 ; Dewasmes *et al.*, 1980 ; Groscolas, 1986 ; Ponganis *et al.*, 2001). De plus, en comparant des oiseaux captifs isolés et libres de faire des « tortues », au cours des mois de juin et juillet, Prévost (1961) note que la température cloacale d'oiseaux isolés sur la colonie (37,9°C) était de 1°C supérieure à celle d'oiseaux maintenus captifs en petits groupes (36,9°C), elle-même supérieure de 1,2°C à celle d'oiseaux libres de former des « tortues » (35,7°C). Cette hypothèse d'hypométabolisme dû à une diminution de la température interne des manchots est ainsi mise en avant par Ancel *et al.* (1997), qui suppose que cet hypométabolisme serait lié à une augmentation du sommeil. D'ailleurs, Prévost (1961) avançait déjà « qu'il est très vraisemblable de penser que les oiseaux sommeillent dans les tortues » et « qu'ils se trouvent momentanément dans un état voisin de l'hibernation ». Par ailleurs, cet auteur avait pu constater que les températures internes des mâles en reproduction semblent varier au cours de leur cycle hivernal, passant de 35°C en moyenne en parade à 36,8°C en incubation, et à 37,5°C au cours de l'élevage du poussin (Prévost, 1961). Dès 1964, Prévost et Sapin-Jaloustre décrivaient déjà la dualité du bénéfice des « tortues », permettant d'une part à chaque individu de n'exposer qu'une partie réduite de son corps aux conditions défavorables de l'environnement, et d'autre part d'abaisser sa température interne, dans un état « proche de l'hibernation ».

Cependant, comme cela a été démontré pour d'autres espèces, une diminution importante et soutenue de la température interne des mâles en incubation serait incompatible avec une incubation réussie (Verhencamp, 1982 ; Csada et Brigham, 1994). Ainsi, l'économie d'énergie réalisée par les manchots empereurs pourrait être expliquée par leur seul comportement de thermorégulation sociale, qui réduirait leurs surfaces corporelles exposées au froid (Vickery et Millar, 1984 ; Canals *et al.*, 1997, 1998) et leur permettrait de bénéficier de températures ambiantes plus clémentes au sein du groupe. A l'inverse, on peut penser qu'être exposés à des températures très élevées en « tortue » à plus de 23°C ou même 30°C pourrait entraîner un stress thermique chez les manchots dont la température critique supérieure est de 20°C.

Enfin, les relevés des températures internes des mâles reproducteurs, captifs ou libres de former des « tortues » sur la colonie, étaient effectués par mesures cloacales, impliquant ainsi un certain dérangement des oiseaux pouvant fausser les résultats, les mesures étant par ailleurs effectuées de manière discontinue et non standardisée à plusieurs moments du cycle. L'avènement d'enregistreurs de données miniaturisés et à haute capacité de stockage permet aujourd'hui de s'affranchir de la contention (en dehors des phases d'équipement) et d'acquérir des données sur une longue période de temps sans nuire à la fréquence d'échantillonnage.

**Nos objectifs ont ainsi été de :**

**a. déterminer les profils de température interne des manchots empereurs mâles au cours de leur cycle de reproduction ;**

**b. déterminer les variations de températures internes profonde et sous-cutanée lorsque les individus sont à l'intérieur et à l'extérieur des « tortues ».**

## **2.4 Mécanismes d'économie d'énergie mis en place lors du comportement thermorégulateur social**

Plusieurs études se sont employées à mesurer l'économie d'énergie réalisée par la thermorégulation sociale chez le manchot empereur en comparant des individus libres de former des « tortues », des animaux captifs en petits groupes et des animaux isolés, soumis aux mêmes conditions environnementales (Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Ancel *et al.*, 1997). Les bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale sont associés classiquement chez le manchot empereur à la création d'un microclimat favorable au sein des groupes (Prévost, 1961). De plus, la thermorégulation sociale peut influencer la régulation de température interne et permet une réduction des surfaces exposées au froid. Dès 1964, Prévost et Sapin-Jaloustre décrivaient déjà la dualité du bénéfice des « tortues », permettant d'une part à chaque individu de n'exposer qu'une partie réduite de son corps aux conditions défavorables de l'environnement, et d'autre part d'abaisser sa température interne, dans un état « proche de l'hibernation ». Ces auteurs listent d'ailleurs les adaptations du manchot empereur qui leur paraissent les plus importantes : (1) une enveloppe thermique relativement chaude, protégée par un plumage « adiabatique » les isolant fortement ; (2) des radiateurs plus ou moins glabres (pattes et ailerons) leur permettant de faire varier leurs surfaces d'échanges et les gradients de température ; (3) une température rectale variable, diminuée au cours du cycle reproducteur ; et enfin (4) un comportement social permettant à chaque individu de réduire ses pertes de chaleur, chaque oiseau bénéficiant d'une protection au vent et de la chaleur de ses voisins.

Cependant, aucune étude n'avait évalué la part des composantes physiques et physiologiques dans les bénéfices de la thermorégulation sociale chez cette espèce.

**Nos derniers objectifs ont ainsi été de :**

**a. synthétiser les bénéfices énergétiques associés à la formation de « tortues » chez le manchot empereur ;**

**b. évaluer la part des composantes physiques (réduction des surfaces corporelles, création d'un microclimat favorable) et physiologiques (régulation de la température interne, hypométabolisme) intervenant dans l'économie d'énergie réalisée ;**  
ceci en nous fondant sur les données de la littérature et nos principaux résultats.



### **3. MATERIELS ET METHODES**

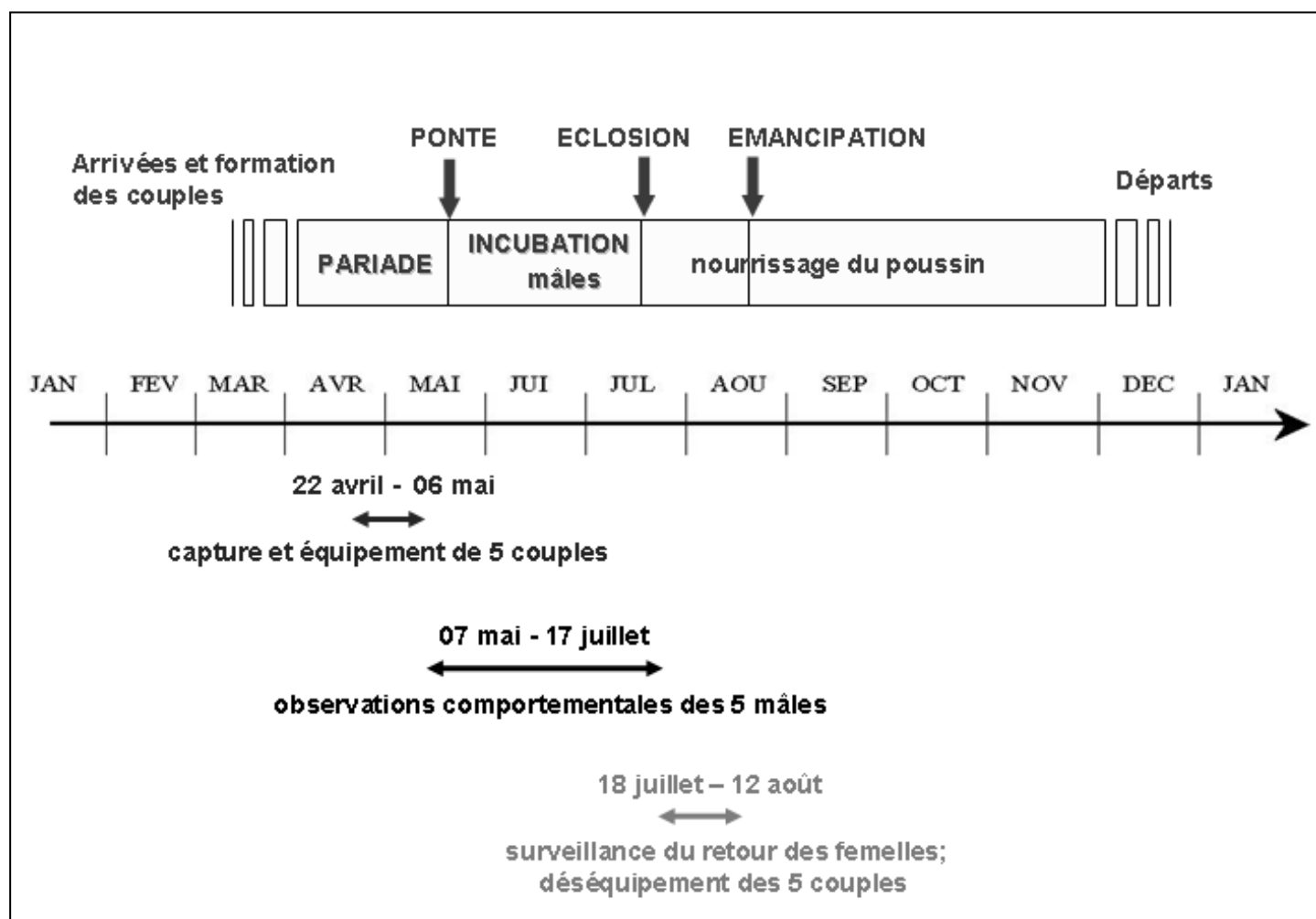


Cette étude s'est déroulée de **mars à octobre 2001**, sur la colonie de manchots empereurs de **Pointe Géologie**, située à 500m de la base scientifique française de Dumont d'Urville, Terre Adélie (**60°40'S, 140°01'E**). J'ai eu la chance de pouvoir mener à bien cette étude de terrain au cours de mon hivernage (de décembre 2000 à décembre 2001).

### 3.1 Protocole général et calendrier de l'étude

Etant donné les contraintes techniques et éthiques de ce travail, seuls cinq couples de manchots empereurs ont été équipés d'appareils enregistreurs et suivis au long de leur cycle (Figures 10, 11 et 12).

Figure 10 : Calendrier du programme



Du **22 avril au 06 mai 2001**, au moment de la parade, le mâle et la femelle d'un couple situé en périphérie de la colonie ont été capturés. Ramenés en salle de chirurgie, la femelle était placée en enclos au calme, alors que le mâle était anesthésié en vue de l'implantation interne d'un appareil enregistreur de température. A la suite de l'intervention chirurgicale, deux capteurs de température externes (l'un ventral, l'autre dorsal) et un émetteur VHF ont été fixés sur les plumes du mâle. Pendant la phase de réveil du mâle, sa femelle était équipée d'un émetteur Argos/VHF et d'un appareil enregistreur de profondeur, luminosité et température, collés sur ses plumes dorsales. Les deux partenaires étaient alors relâchés ensemble, en bordure de la colonie.

Du **07 mai au 17 juillet**, les couples puis les mâles équipés ont été surveillés quasi quotidiennement sur la colonie. Ils étaient repérés à l'aide des émetteurs VHF, puis observés visuellement. Pendant toute la durée de l'incubation, les données météorologiques ainsi que la cartographie des « tortues » sur la colonie ont été enregistrées, parallèlement aux observations éthologiques quotidiennes.

Dès le **17 juillet**, une attention particulière a été accordée au retour des femelles équipées. Leur retour étant assez aléatoire et pouvant avoir lieu aussi bien de jour que de nuit, par beau temps ou par mauvais temps, des veilles ont été organisées afin de recapturer et de déséquiper tous les animaux, ces veilles étant couplées aux données Argos transmises depuis la France. Dès qu'une femelle équipée était en passe de rejoindre son partenaire dans la colonie, elle était capturée juste avant son arrivée sur la colonie, pesée, puis l'émetteur Argos/VHF ainsi que l'appareil enregistreur de profondeur/température/lumière étaient décollés rapidement ; elle était ensuite relâchée. Après que le mâle ait échangé son œuf ou son poussin avec sa partenaire, et alors qu'il partait vers la mer, il était capturé et conduit en salle d'opération. Les appareils ont été récupérés sous anesthésie générale et les données sauvegardées. Quelques heures après son réveil, le mâle était relâché afin qu'il rejoigne la mer. Les couples et leurs poussins ont ensuite été suivis de mi-août jusqu'au mois d'octobre.

Figure 11 : Equipement des couples de manchots empereurs

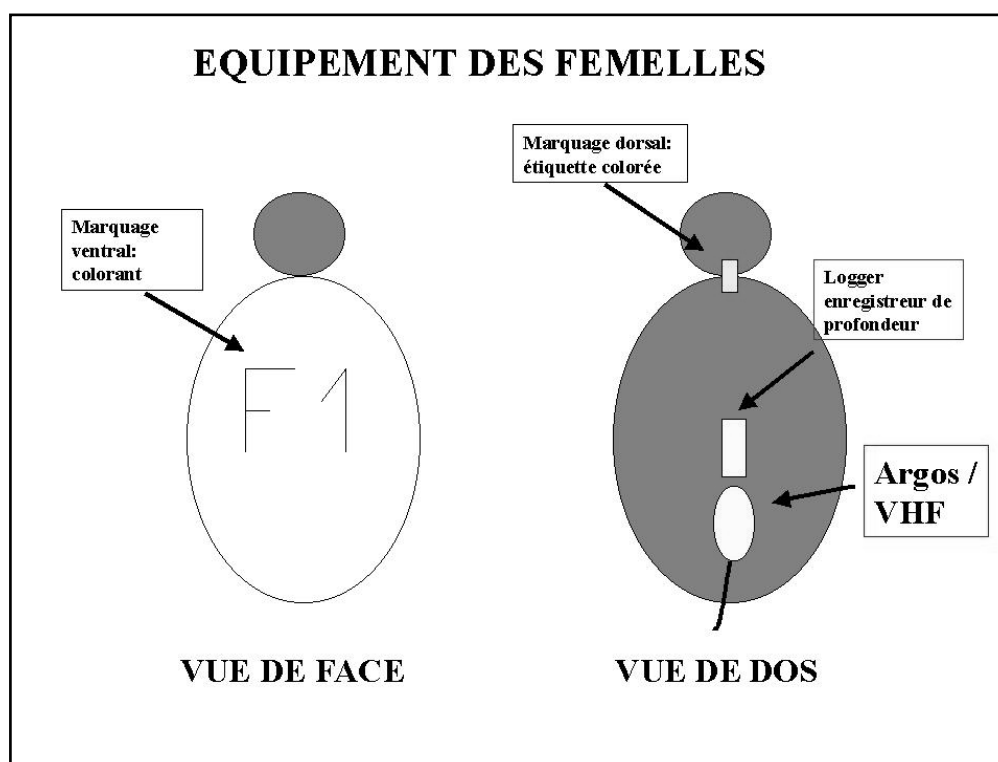
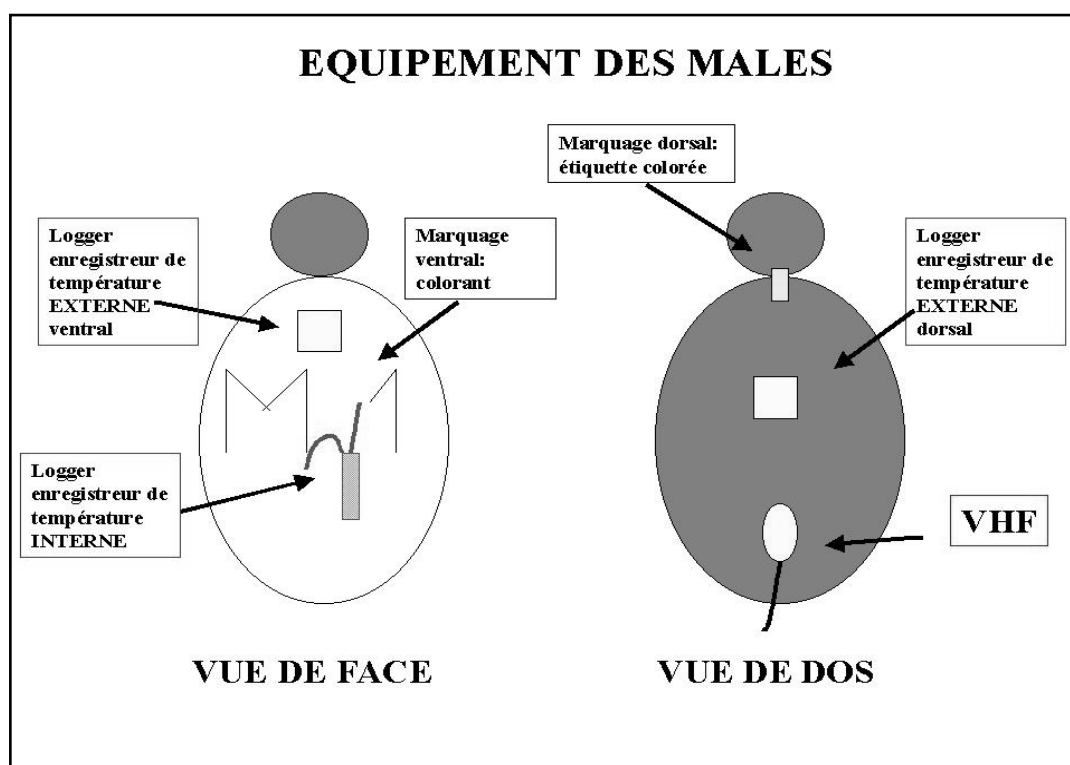


Figure 12 : Photos d'un couple équipé (couple 3) et d'un mâle débutant son incubation (couple 4)



### 3.2 Equipement des couples avec les appareils enregistreurs de températures internes et appareils enregistreurs ou émetteurs externes

Les équipements des couples ont été effectués entre le 22 avril et le 06 mai, date des premières pontes des femelles sur la colonie (couple 1 : 22 avril, couple 2 : 24 avril, couple 3 : 29 avril, couple 4 : 02 mai et couple 5 : 06 mai).

#### 3.2.1 Capture et pesée des couples

La capture est un moment délicat, le manchot empereur étant un animal aux ailerons très puissants, au bec pointu et pesant plus de 30kg. Un couple de manchots était sélectionné en fonction de son isolement par rapport à la colonie : les couples formés et stables sont généralement allongés en périphérie, plus ou moins éloignés des autres groupes.

Les deux partenaires d'un couple isolé étaient simplement poursuivis, puis plaqués au sol simultanément et ceinturés. Ensuite ils étaient placés dans deux sacs de contention, ajustés par des sangles, une cagoule leur couvrant la tête. Cette méthode relativement facile à réaliser permet de capturer les manchots par surprise, en un minimum de temps, et donc avec un minimum de stress pour l'animal. Les animaux étaient généralement calmes. Leur poids était déterminé à l'aide d'un peson (Salter<sup>ND</sup>, modèle 235, échelle de mesures : jusqu'à 50kg, précision  $\pm 200g$ ), et le couple sélectionné si le mâle pesait plus de 35kg, ce poids garantissant des réserves énergétiques suffisantes pour qu'il assure sans problème son incubation. Sept couples en tout ont été pesés afin d'en sélectionner cinq dont les mâles pesaient plus de 35kg. Puis les couples étaient transportés en une dizaine de minutes jusqu'en salle de chirurgie.

#### 3.2.2 Les types d'appareils utilisés

Afin de mesurer la **température interne profonde, périphérique et sous-cutanée** des mâles, nous avons utilisé un **appareil enregistreur (logger) de type Mk7** (36g, 9 x 2,4 x 1,2cm, Wildlife computers, USA) qui a été **implanté** sous la peau en région pectorale gauche de l'oiseau (**Figure 13**). Cet appareil possède **deux sondes thermiques** reliées par des fils biocompatibles au corps de l'enregistreur. L'une de ces sondes (de 27cm de long) a été implantée à proximité de la **cavité abdominale afin d'enregistrer la température interne profonde**. L'autre sonde (de 15cm de long) a été **implantée juste sous la peau en zone pectorale, pour mesurer la température interne sous-cutanée**. Le **corps de l'appareil**, placé dans le tissu sous-cutané, sous quelques centimètres de graisse, enregistrait la **température périphérique**.

Le logger Mk7 interne était programmé pour enregistrer **une donnée toutes les 10 secondes** avec **trois canaux de température** (températures sous-cutanée, périphérique et profonde), le logger pouvant avec cet intervalle d'échantillonnage stocker 77 jours de données. Les températures sont enregistrées sur une échelle de -40 à +60°C, avec une résolution de 0,2°C. Une interface permet de programmer les loggers et de les décharger en les connectant à l'ordinateur, grâce aux logiciels Mk7host (version 1.16.0006), et Mk7 Hexfile Decoder (hexdec32-bit, V1.00.07).

Des enregistreurs de température de type **Hanna** (France) modifiés par le laboratoire de Strasbourg devaient mesurer la température externe afin de connaître la **localisation des mâles** : isolés, en « tortue », ou en périphérie de « tortue » (**Figure 13**). Fixés sur le ventre et dans le dos de chaque manchot mâle suivi, ils n'ont malheureusement pas fonctionné.

Les femelles étaient équipées d'un appareil enregistreur de **type Mk7** (36g, 9 x 2,4 x 1,2cm, Wildlife Computers, USA), fixé sur le dos et enregistrant la **profondeur des plongées, l'intensité lumineuse et la température externe** (**Figure 13**). Ces loggers ont pu enregistrer 77 jours de données, avec un enregistrement **toutes les 10 secondes**. L'interface et le logiciel utilisés étaient les mêmes que pour les appareils internes des mâles. Les températures sont enregistrées sur une échelle de +17 à +42°C, avec une résolution de 0,1°C, les profondeurs étant enregistrées sur une échelle de 0 à 500 mètres, avec une résolution de 2 mètres entre 10 et 350 mètres. La luminosité est exprimée par un indice, équivalent à 0 lors d'obscurité totale et 120 en pleine journée. Ainsi, au cours de la parade, alors que mâle et femelle d'un couple se déplacent toujours côte à côte, le comportement de thermorégulation sociale des mâles a pu être analysé.

Un deuxième type de logger, un **DTT** (Little Leonardo, Japon), a été utilisé pour enregistrer la **température externe et la profondeur des plongées** d'une femelle. 100 jours de données ont pu être collectés, avec deux enregistrements de température et un de profondeur toutes les 10 secondes. Il a été programmé et déchargé grâce à une interface de connexion à l'ordinateur et les logiciels **UWE software** (version 97.10.3) et **Ekaiseki**. Les températures étaient enregistrées sur une échelle de -30 à +50°C, les profondeurs de 20 à 500 mètres.

Les données présentées dans le cadre de l'étude regroupent celles des appareils Mk7 (et DTT) externes posés sur les femelles, analysées lors de la parade (du 22 avril au 20 mai 2001), et celles des appareils Mk7 internes des mâles, analysées depuis le 25 avril et jusqu'au 21 juillet.

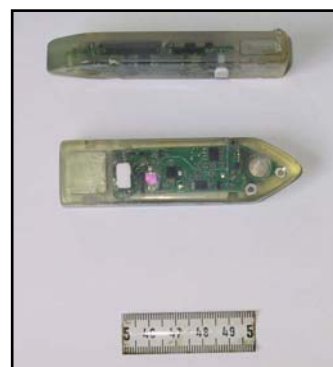
Afin de compléter les données du microclimat en « tortue », nous avons analysé des données d'une **étude réalisée pendant l'hiver 1998**, au cours de laquelle 3 **mâles en parade et incubation** ont été suivis du 04 mai au 21 juillet 1998. Des **appareils de type Mk5** (ancienne version des Mk7 externes, 6,4 x 3,8 x 1,3cm, 50g, Wildlife Computers, USA) ont été collés sur leurs plumes du dos et programmés pour enregistrer la température externe toutes les 30 secondes et la luminosité toutes les minutes. Les données de l'hivernage 2001 ont donc pu être comparées et enrichies avec cette étude. L'échelle des températures enregistrées par les Mk5 variait de -2,4 à +22,4°C, avec une résolution de 0,1°C.

Figure 13 : Matériel utilisé lors de l'étude



**Hannas**

appareils enregistreurs de température collés sur les plumes du dos et du ventre des mâles



**Mk7 externe**

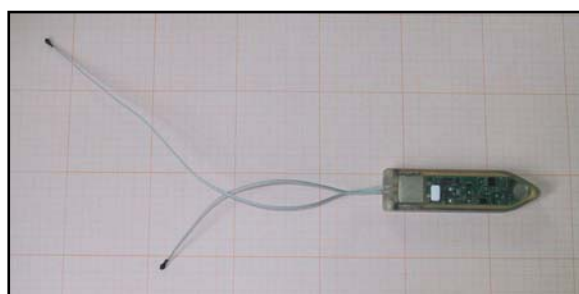
appareil enregistreur de température collé sur les plumes du dos des femelles



**Emetteur VHF**



**Emetteur Argos/VHF**



**Mk7 interne**

appareil enregistreur de température interne implanté chez les mâles (deux sondes)

### 3.2.3 Préparation du matériel

Les préparations des loggers internes des mâles et des loggers externes des femelles étaient réalisées 4 à 5 jours avant la pose, avec un départ différé du début des enregistrements. Les Argos/VHF avaient été mises en marche une semaine avant le début des captures (en appliquant un aimant), afin de vérifier leur bon fonctionnement. Les VHF étaient mises en marche juste avant leur pose, également en appliquant un aimant.

Les **Mk7 et DTT ont tous été étalonnés** avant et après l'étude et aucune dérive majeure n'a été notée. Les données ont été cependant ajustées avec la moyenne des deux étalonnages. Les loggers étaient immergés dans un bain-marie thermostaté, associé à un thermomètre de référence possédant une précision de 0,01°C. Ils étaient soumis à des températures variant de 0,5 à 41°C, avec des paliers successifs de 0,5 à 5°C. Les horloges internes des différents appareils ont été synchronisées, en heure TU (Temps Universel). Ces tests ont ainsi confirmé la précision des sondes et des appareils.

De plus, afin de rendre le **Mk7 interne bio-compatible**, il était enduit d'une **couche de cire** puis de **silicone médical**. La cire (cire blanche Gifrer Barbezat) était fondue au bain-marie, puis une fois qu'elle avait légèrement refroidi, le logger était plongé dedans et ressorti immédiatement. Après que la cire ait séché, une couche de silicone médical (Silastic® Brand, Medical Adhesive Silicone Type A ; Dow Corning Corporation) était appliquée de façon à recouvrir uniformément la cire puis le logger était mis à sécher. Juste avant l'intervention, le logger était stérilisé par immersion dans une solution aqueuse d'Hibitan<sup>ND</sup>.

Les loggers externes placés sur le dos étaient recouverts de scotch noir, afin d'être confondus avec la couleur du plumage. De même, les loggers placés sur les ventres des mâles étaient recouverts de scotch blanc.

### 3.2.4 Méthode de fixation des appareils enregistreurs et émetteurs externes

Après l'implantation chirurgicale du logger interne du mâle, deux appareils enregistreurs de température (Hannas : l'un ventral, l'autre dorsal) étaient collés sur ses plumes, ainsi qu'un émetteur VHF (**Figure 11**). Le Hanna ventral était fixé en premier, en même temps que le marquage ventral (cf. paragraphe 3.2.6). Ensuite, l'animal était retourné, le Hanna dorsal et l'émetteur VHF placés en même temps, ainsi que l'étiquette d'identification en couleur collée sur le dos (cf. paragraphe 3.2.6). Puis le mâle était laissé au réveil dans l'enclos, ou dans un sac de contention, sous surveillance permanente. La VHF a été placée à une main au-dessus de la base de la queue, le logger dorsal étant un peu plus haut. Le logger ventral était placé assez haut pour permettre au manchot de se déplacer en « tobogannant ». Les appareils étaient fixés pendant le réveil de l'animal, l'anesthésie étant progressivement réduite puis stoppée dès la fin de la chirurgie.

La femelle était alors re-capturée dans l'enclos. Des fenêtres pratiquées dans le sac de contention ont permis de lui fixer l'émetteur Argos/VHF et le logger de profondeur/température/lumière (**Figure 11**). Le marquage ventral au nyanzol était effectué et séché, puis les appareils dorsaux (logger de profondeur/température/luminosité et Argos/VHF) étaient fixés et l'étiquette de couleur collée. L'Argos/VHF était placée à une main au-dessus de la base de la queue, le logger de profondeur/température/luminosité juste au-dessus. Les femelles n'ont pas été anesthésiées, leurs mouvements étant limités dans le sac

de contention, une personne veillant à bien contenir les mouvements des pattes et des ailerons pendant la durée de la pose. Une cagoule était de plus placée en permanence sur leur tête, afin de diminuer leur stress. D'une manière générale, les individus restaient calmes.

Une grille (maillage de 1,25 x 1,25cm), de mêmes dimensions que le logger à poser, était enchâssée dans les plumes puis collée à l'aide de Loctite®401. 3 à 4 colliers en plastique, ou Ty-fast<sup>ND</sup> (197 x 2,4mm) étaient alors insérés sous la grille. Ensuite, de l'Araldite® était appliquée sur la grille, pour former un plan uniforme. Après un séchage d'environ 5 minutes, une bande de mastic autocollant (coupée aux dimensions de l'appareil à poser) était déposée sur le plan d'Araldite® jusqu'à le recouvrir. De la Loctite®401 était ensuite déposée sur le logger ou l'émetteur Argos/VHF, qui était alors collé sur le mastic. Les colliers en plastique étaient serrés, puis des points de Loctite®401 étaient déposés sur les plumes. Cette méthode, un peu longue à appliquer, garantit cependant une bonne fixation à long terme du matériel et lui permet de résister aux rigueurs de l'hiver austral ainsi qu'aux fortes pressions hydrostatiques pendant les plongées.

### **3.2.5 Implantation des appareils enregistreurs de température internes**

L'implantation d'un logger interne nécessitait une intervention chirurgicale. Les instruments chirurgicaux étaient stérilisés avant intervention (dans le four Poupinel du médecin de la base scientifique, à 160°C pendant 90min), des gants et des champs stériles jetables ont également été utilisés. L'équipe de chirurgie se composait de trois personnes : deux chirurgiens et un panseur, dont le rôle consistait à assister les chirurgiens stériles et à noter toutes les phases de l'opération et les paramètres vitaux (température, fréquences cardiaque et respiratoire) de l'animal. L'intervention dans sa totalité était assez longue, représentant environ 3 heures d'anesthésie. Deux temps composaient l'intervention, d'une durée de 1h30 chacun environ : la préparation de l'animal, puis l'intervention en elle-même, réalisée stérilement (**Figure 14**).

Figure 14 : Intervention chirurgicale pour implantation de l'appareil enregistreur de température interne



### 3.2.5.1 Anesthésie et temps pré-opératoires

L'induction de l'anesthésie était effectuée à l'aide d'un masque placé sur la tête de l'animal. L'**anesthésie** était **gazeuse**, réalisée avec un **mélange d'oxygène** (débit environ de 4 à 6 l.min<sup>-1</sup>) et d'**isoflurane** (Forene<sup>ND</sup>) à l'aide d'un circuit de bain ouvert. En induction, le débit de la cuve d'isoflurane était au départ réglé sur 4 pendant une minute, puis 3,5 pendant quelques minutes. Lorsque l'animal était détendu (œil basculé, queue déviée sur le côté, pattes postérieures sans réflexes), il était placé sur la table de chirurgie et intubé, avec une sonde trachéale de diamètre interne 6,5mm. L'anesthésie en entretien se prolongeait avec un débit d'oxygène d'environ de 4l.min<sup>-1</sup> et un pourcentage d'isoflurane de 2 à 2,5 pendant l'intervention. Cet anesthésique volatile permettait une anesthésie relativement sûre, autant pour l'animal que pour les chirurgiens. Elle était de plus très facile à gérer : l'animal était anesthésié rapidement et totalement réveillé en 15 à 30 minutes après l'arrêt de l'anesthésique.

Une fois l'oiseau intubé, quatre électrodes cardiaques étaient ensuite fixées sous sa peau et orientées en direction crâniale (2 au niveau des épaules, 2 au niveau des hanches). Reliées à un oscilloscope (Physiogard 910, Bruker<sup>ND</sup>), elles permettaient de connaître à tout moment de l'anesthésie la **fréquence cardiaque** de l'animal. Une sonde de température, placée dans l'œsophage permettait de contrôler la **température interne**. Les paramètres vitaux étaient donc suivis pendant toute la durée de l'opération : fréquence cardiaque, température et **fréquence respiratoire**.

Un cathéter de 20G était introduit dans la veine alaire, une **perfusion de Ringer lactate** étant administrée par voie intraveineuse permettait d'hydrater l'animal pendant la durée de l'intervention (débit de 10ml.kg<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> environ). Du **Robinul<sup>ND</sup>** (glycopyrrolate) était injecté à l'aide du cathéter, à une dose de 0,05 à 0,1ml.kg<sup>-1</sup>, celui-ci permettant de limiter les sécrétions bronchiques induites par l'anesthésie.

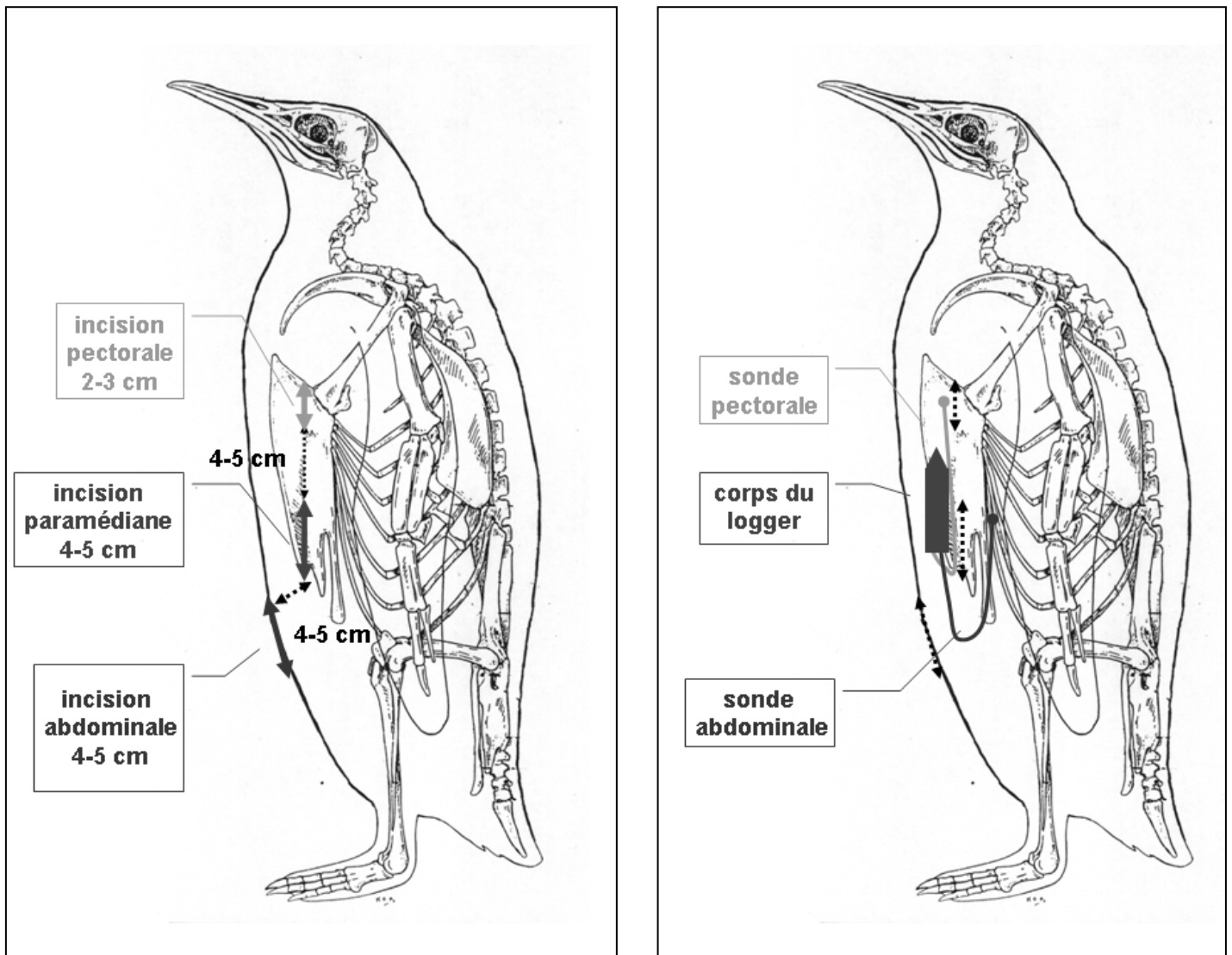
Les **trois zones d'incision** (une abdominale, deux latérales) étaient **plumées**, sur 2 à 3cm de large autour de l'incision, et un scotch large (Ducktape<sup>ND</sup>) était placé sur les plumes afin de pouvoir circonscrire et nettoyer les zones d'incision à l'aide de Vétédine<sup>ND</sup> savon puis de Vétédine<sup>ND</sup> solution. Le manchot étant placé en décubitus dorsal, les 3 zones d'incisions sont représentées sur la **Figure 15** :

- **zone « abdominale »** : incision sur la ligne blanche de 5cm à partir du processus xyphoïde du bréchet et en direction caudale (zone déplumée de 2 x 5cm) ;
- **zone « abdominale paramédiane »** : incision verticale de 5cm environ en direction crâniale depuis un point de départ situé 4 à 5cm crânio-latéralement à la limite supérieure de l'incision abdominale (zone déplumée de 2 x 5cm) ;
- **zone « pectorale »** : incision verticale de 2cm environ en direction crâniale depuis un point de départ situé à 5cm crânialement à l'incision abdominale paramédiane (zone déplumée de 2 x 2cm).

La plus grande attention était prise à déplumer le moins possible l'animal, afin de réduire au maximum ses pertes thermiques *via* les zones déplumées.

Une fois les chirurgiens équipés (blouse, masque, charlotte, gants stériles), les champs opératoires stériles étaient posés.

Figure 15 : Zones d'incision et emplacement de l'appareil enregistreur de température interne



### 3.2.5.2 Temps opératoires

Après l'incision cutanée au bistouri sur 5cm en **zone abdominale paramédiane**, parallèlement au plan du corps, le tissu sous-cutané était dilacéré en direction crânio-médiale et un peu en direction caudo-médiale afin de créer la cavité qu'occupera le logger. La mise en place du logger était testée préalablement, celui-ci se retrouvant par la suite en position médiale par rapport à l'incision.

L'**incision cutanée pectorale** était ensuite effectuée, parallèlement à l'axe du corps et sur 2cm environ, puis le plan sous-cutané était légèrement dilacéré. Une compresse était glissée en sous-cutané (depuis l'incision logger) afin de dégager un passage pour tunnéliser la sonde pectorale.

L'**incision abdominale** était ensuite réalisée, depuis le bord caudal du bréchet et en direction caudale, sur la ligne blanche, sur 5cm environ. Après dilacération du plan sous-cutané, une compresse était glissée en sous-cutané (depuis l'incision abdominale pour remonter à l'incision du logger) afin de tunnéliser la sonde abdominale par la suite.

Le logger était alors placé dans la cavité créée en zone latérale, les sondes pectorale et abdominale étant glissées à travers les deux tunnels préalablement réalisés.

Après dissection du tissu sous-cutané en zone abdominale, la paroi musculaire abdominale était incisée sur la ligne blanche, sur 1-2cm. La **sonde abdominale** était alors passée sous le bréchet (se trouvant à proximité du foie). Elle était fixée solidement au processus cartilagineux du bréchet ou à la paroi musculaire abdominale à l'aide de fil tressé irrésorbable (Flexidene<sup>ND</sup>, décimale 2), avec un point simple. De même, la **sonde pectorale** était fixée en sous-cutané avec un point simple, à l'aide de fil tressé irrésorbable (Flexidene<sup>ND</sup>, décimale 2).

La paroi musculaire abdominale était alors suturée sur la sonde abdominale à l'aide d'un point en U avec du fil tressé irrésorbable (Flexidene<sup>ND</sup>, décimale 2). La paroi de la cavité abdominale était ensuite suturée à l'aide de points simples avec du fil tressé résorbable (Vicryl<sup>ND</sup>, décimale 2). Pour toutes les incisions, un **surjet sous-cutané** était effectué (Vicryl<sup>ND</sup>, décimale 2). Les **points cutanés** effectués étaient des points simples, réalisés avec du fil monobrin irrésorbable (Filapeau<sup>ND</sup> ou Flexocrin<sup>ND</sup> décimale 2).

### 3.2.5.3 Temps post-opératoires

Après l'opération, des **antibiotiques** large spectre et longue durée était administrés en intramusculaire (oxytétracycline, Terramycine LA<sup>ND</sup>, 20mg.kg<sup>-1</sup> soit 0,1ml.kg<sup>-1</sup>), ainsi que des **anti-inflammatoires** non stéroïdiens (kétoprofène, Ketofen<sup>ND</sup> 1%, 2mg.kg<sup>-1</sup> soit 0,2ml.kg<sup>-1</sup>). Un spray cicatrisant et antiseptique (Alumisol<sup>ND</sup>) était appliqué sur les zones incisées. Ces précautions permettaient d'accélérer la cicatrisation, de limiter une éventuelle infection post-opératoire, et de diminuer les douleurs dues à l'intervention et la gêne occasionnée aux oiseaux en reproduction. Aucune infection n'a pu être notée, et la gêne due aux implantations a probablement été mineure, les individus ayant présenté un comportement identique aux autres couples de la colonie.

A la suite de l'intervention chirurgicale, les appareils externes étaient fixés sur les plumes des mâles, l'isoflurane étant baissé à 1-1,5%, puis l'anesthésie était complètement

stoppée. Le mâle se réveillait sous surveillance, souvent dans un sac de contention. La femelle était équipée parallèlement. Le mâle n'était ainsi relâché qu'environ 30 minutes après l'arrêt complet de l'anesthésique, en même temps que sa femelle. Les réveils étaient rapides et bien contrôlés.

Les deux individus du couple étaient relâchés à proximité de la colonie, ensemble, afin qu'ils ne se séparent pas. Sur 5 couples, seul 1 couple s'est séparé 2 jours après l'équipement (le couple 4), le mâle ayant trouvé une autre femelle et étant resté sur la colonie afin de mener à bien son incubation.

Le protocole de l'opération chirurgicale du déséquipement était identique aux interventions chirurgicales des implantations. Les appareils externes étaient retirés en premier, le mastic étant coupé, la grille laissée en place toujours enchâssée dans les plumes. L'opération chirurgicale était ensuite réalisée selon le même protocole anesthésique, les zones d'incision étant identiques.

### 3.2.6 Suivis des individus au cours de leur cycle

Afin de **repérer les individus à distance**, ou de vérifier s'ils étaient présents sur la colonie lors de blizzards, un **émetteur radio VHF** (100g, 12 x 5.5 x 2cm, Sirtrack, Nouvelle Zélande) a été collé sur les plumes dorsales des **mâles** et un **émetteur Argos/VHF** (230g, 18 x 4,5 x 2cm, Sirtrack, Nouvelle Zélande) sur les plumes dorsales des **femelles**, avec un canal particulier de réception pour chaque émetteur (**Figures 12 et 13**). Afin de repérer le lieu d'émission des signaux, donc la présence et localisation du mâle ou de la femelle sur la colonie, un récepteur VHF (Telonics, Sirtrack, Nouvelle Zélande) relié à une **antenne unidirectionnelle** (Sirtrack) a été utilisé, avec des écouteurs audio. Une **antenne multidirectionnelle à longue portée** (mise en place au mât ionographique de la base pour des raisons de communication) a été de plus utilisée lors de la surveillance du retour des femelles. Les signaux étaient entendus environ 1 heure avant que les individus n'arrivent sur la colonie, correspondant à une portée d'environ 5km.

Afin de **repérer visuellement** un mâle équipé et sa femelle, un **marquage au nyanzol** (colorant chimique indélébile noircissant à la lumière) était effectué sur le ventre (**Figure 12**). Afin de repérer visuellement les mâles au sein des « tortues », alors que seuls leur dos, leur nuque et leur tête sont visibles, deux **bandes de scotch Tesa®** de différentes couleurs, d'environ 5cm de longueur, ont été collées à la Loctite® sur les plumes dans le creux du cou.

Avant la ponte des femelles, des repérages quotidiens étaient effectués afin de s'assurer que le couple était toujours sur la colonie et de surveiller précisément le jour de la ponte et du départ des femelles.

Au cours de l'incubation, et presque quotidiennement lorsque les conditions météorologiques le permettaient, **trois heures** étaient consacrées à l'**observation éthologique des mâles**.

Étaient répertoriés les types d'activité suivants :

- **repos** : caractérise une position statique, l'animal étant allongé, ou debout et vigile, ou bien debout et endormi (avec tête sous l'aileron)... ;
- **alimentation** : si le mâle ingère de la neige ;
- **déplacement** : s'il se déplace, avec les autres, seul, sur une courte ou longue distance ;
- **activités agonistiques** : chants, cris, mouvements de défense ou d'attaque ;
- **autres activités** : toilette par exemple.

La méthode utilisée était celle du **scan sampling**, toutes les 5 minutes la position de chaque mâle était notée. Les observations éthologiques regroupent pour la période du 01 mai au 18 juillet 371 heures, celles-ci étant relativement bien réparties pour chacun des 5 mâles (mâle 1, 73 heures ; mâle 2, 65 heures ; mâle 3, 75 heures ; mâle 4, 78 heures ; mâle 5, 80 heures).

De plus, les **positions des mâles par rapport au groupe** étaient notées le plus souvent possible, et à chaque changement de situation :

- « **Tortue extérieure** » : en première ligne de « tortue », dos exposé et ventre recouvert ;
- « **Tortue < 50** » : dans la première partie (première dizaine de lignes) de la « tortue », dos et ventre recouverts ;
- « **Tortue > 50** » : dans la deuxième partie de la « tortue », au moins engagé dans les 50% de la « tortue », dos et ventre recouverts ;
- « **Tortue centre** » : en plein centre de la « tortue » = dos et ventre recouverts ;
- « **Tortue-indéterminée** » : observé dans la « tortue », mais perdu de vue ;
- « **Isolé-seul** » : en marge du groupe, seul (à au moins 2m d'autres individus) ;
- « **Isolé-groupe** » : dans un groupe lâche, plus ou moins important, en marge d'une « tortue », ou lorsque la « tortue » est dissociée (les manchots ne sont plus réellement collés les uns aux autres).

La période de surveillance du retour des femelles, indispensable à la réussite de l'étude, est celle qui a nécessité le plus d'aide de la part des autres hivernants. Les balises Argos/VHF, fixées sur le dos des femelles, n'ont plus indiqué de localisations à partir du mois de juin, en raison de batteries défectueuses. Il s'agissait ainsi de **surveiller le retour des femelles marquées et le départ des mâles**, après l'échange de l'œuf ou du poussin, afin de déséquiper les animaux et de récupérer les données enregistrées. Un système de veilles a donc été mis en place, consistant en une surveillance visuelle des femelles revenant sur la colonie. Ces veilles étaient effectuées par une personne placée sur la route des arrivées, par tranches de 2 heures le jour en cas de bonnes conditions météorologiques (5 tranches de 2 heures de 8h00 à 18h00). En cas de mauvaises conditions météorologiques et la nuit, une personne effectuait un contrôle VHF sous abri toutes les 2 à 3 heures, en utilisant l'antenne multidirectionnelle à longue portée du mât ionographique.

### 3.2.7 Cartographie des « tortues » et mesures météorologiques

Afin de noter les **emplacements et la surface des « tortues »**, permettant de suivre les déplacements des groupes de jour en jour, un **GPS** (Trimble GeoExplorer II) a été utilisé. Le GPS, après connexion à un ordinateur et grâce au logiciel Pathfinder (version 2.11) a permis d'enregistrer avec précision la forme, la surface et localisation de la « tortue » quotidiennement sur la colonie. Cependant, les localisations GPS déterminées lors de cette étude n'ont pu être géo-référencées. Nous avons ainsi analysé les données issues de l'étude de l'hiver précédent (juin-juillet 2000), réalisée de la même façon, pour lesquelles les localisations ont été corrigées.

D'autres observations complémentaires étaient de plus notées :

- présence d'un seul groupe ou plusieurs ;
- groupes très denses, denses ou lâches, lignes de fractures présentes au milieu des groupes ;
- heure de dissociations éventuelles des « tortues ».

Ainsi chaque jour la « tortue » était cartographiée et l'emplacement des mâles au sein du groupe était noté, ainsi que leurs déplacements éventuels pendant la durée des observations.

Afin de mesurer les **conditions météorologiques à proximité des « tortues »**, des mesures de **vitesse du vent** et de **température externe** ont été faites aux 4 points cardinaux des groupes pour chaque jour d'observation (en général à une dizaine de mètres des groupes). Le type de thermo-anémomètre utilisé était un anémomètre instantané Testo 490 (Testoterm), avec une sonde à hélice couplée à un capteur de température (étendue de mesure pour le vent :  $0,4$  à  $60\text{m.s}^{-1}$ , étendue de mesure pour la température :  $-30$  à  $+140^{\circ}\text{C}$ ). Ces données ont pu être complétées avec celles de la station météorologique de la base (Météo France), enregistrées toutes les 3 heures.

Les cartographies de « tortues » et les points météorologiques ont été réalisés presque quotidiennement du 31 mai au 10 juillet 2001.

## **4. RESULTATS**



## 4.1 Résultats généraux

### 4.1.1 Bilan des paramètres du cycle reproducteur des couples équipés

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### 4.1.2 Résultats physiologiques lors des interventions chirurgicales

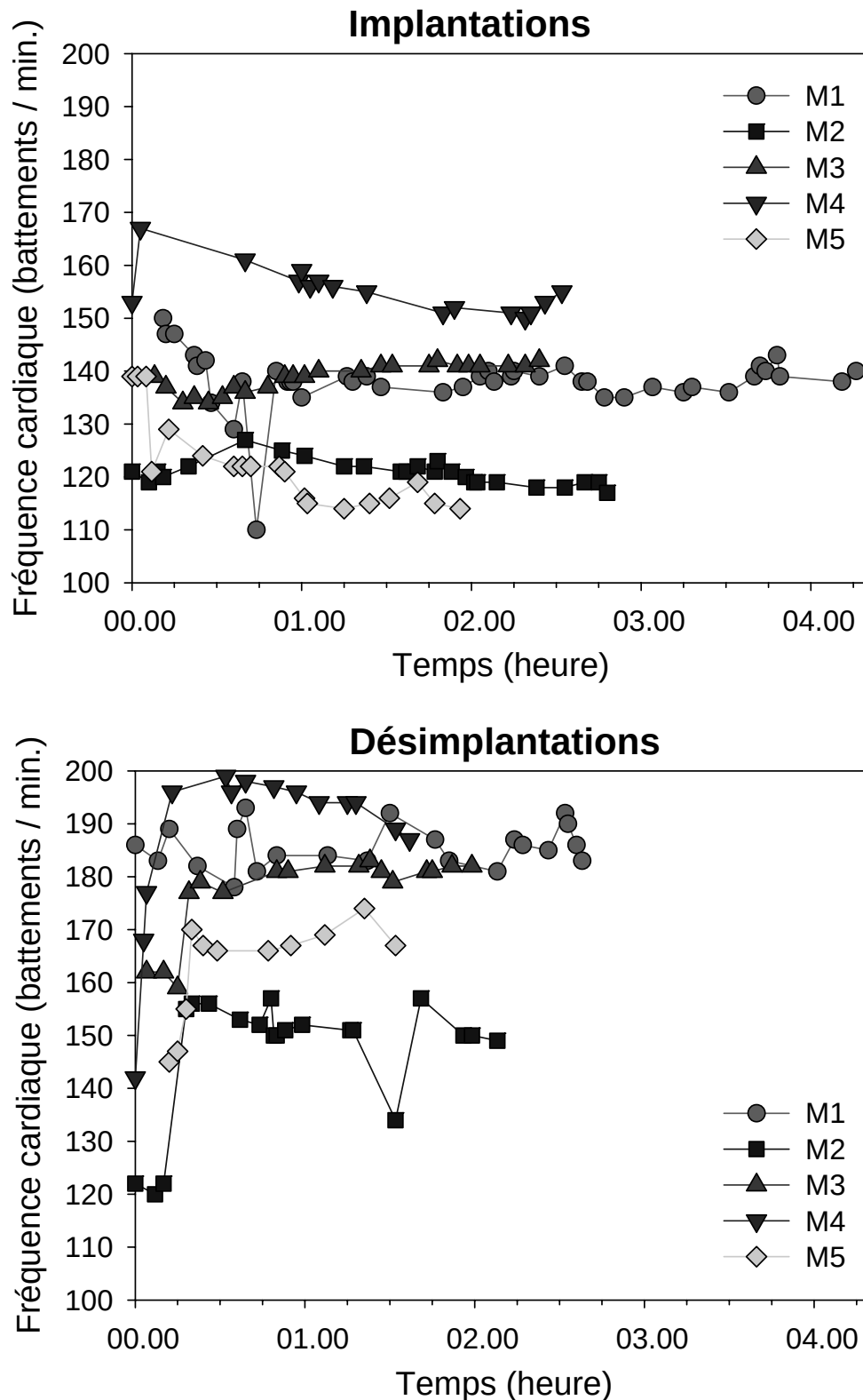
Les 10 interventions chirurgicales se sont déroulées sans problème majeur, les 5 mâles ayant récupéré un comportement normal dans la demi-heure après l'opération. Les durées des interventions étaient variables, de 2h30 à 4h30 d'anesthésie, les temps opératoires stériles ayant duré de 1h00 à 2h00.

##### Fréquence cardiaque

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

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

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

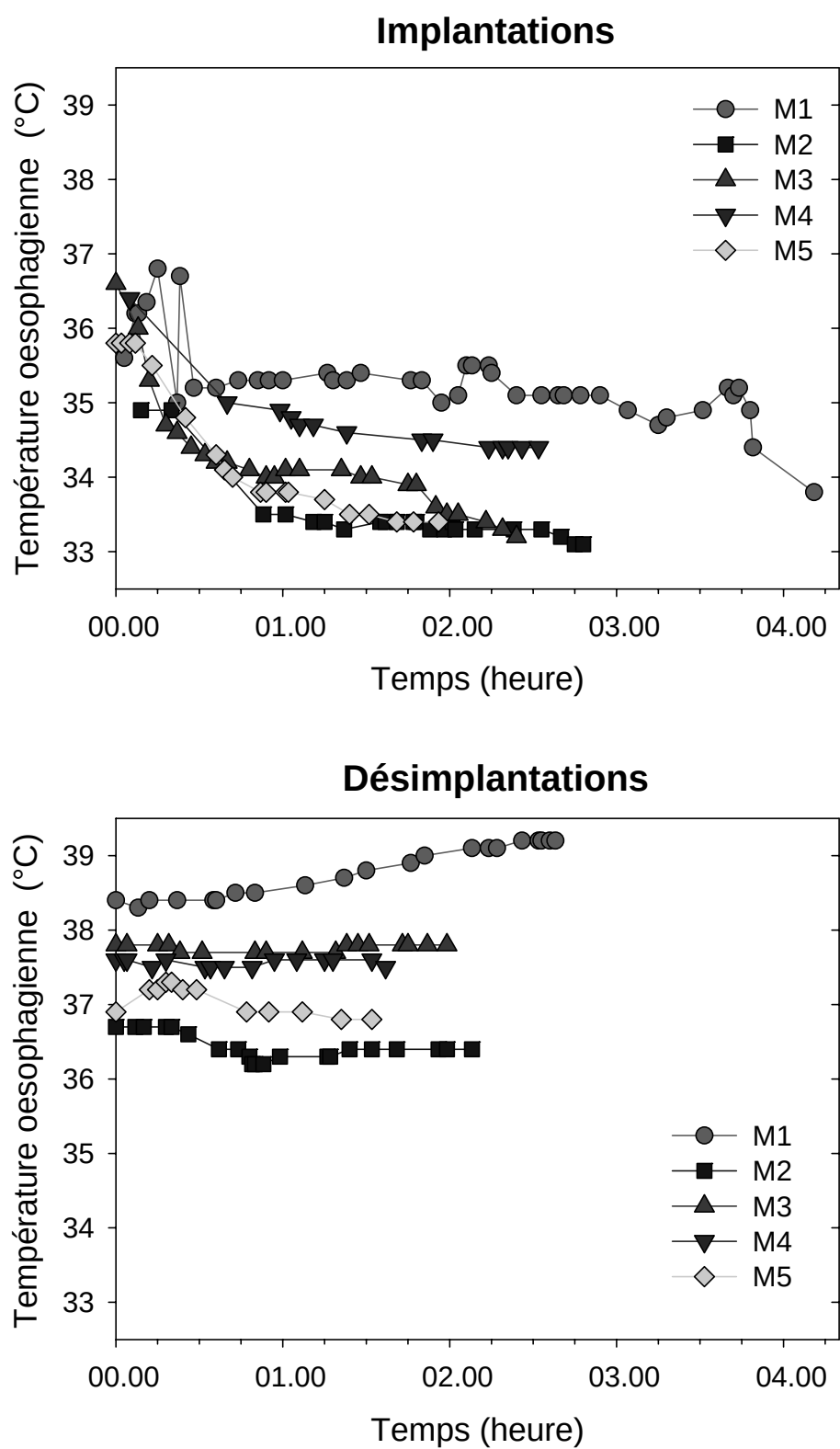


## **Températures internes**

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

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

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



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

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

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

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

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

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

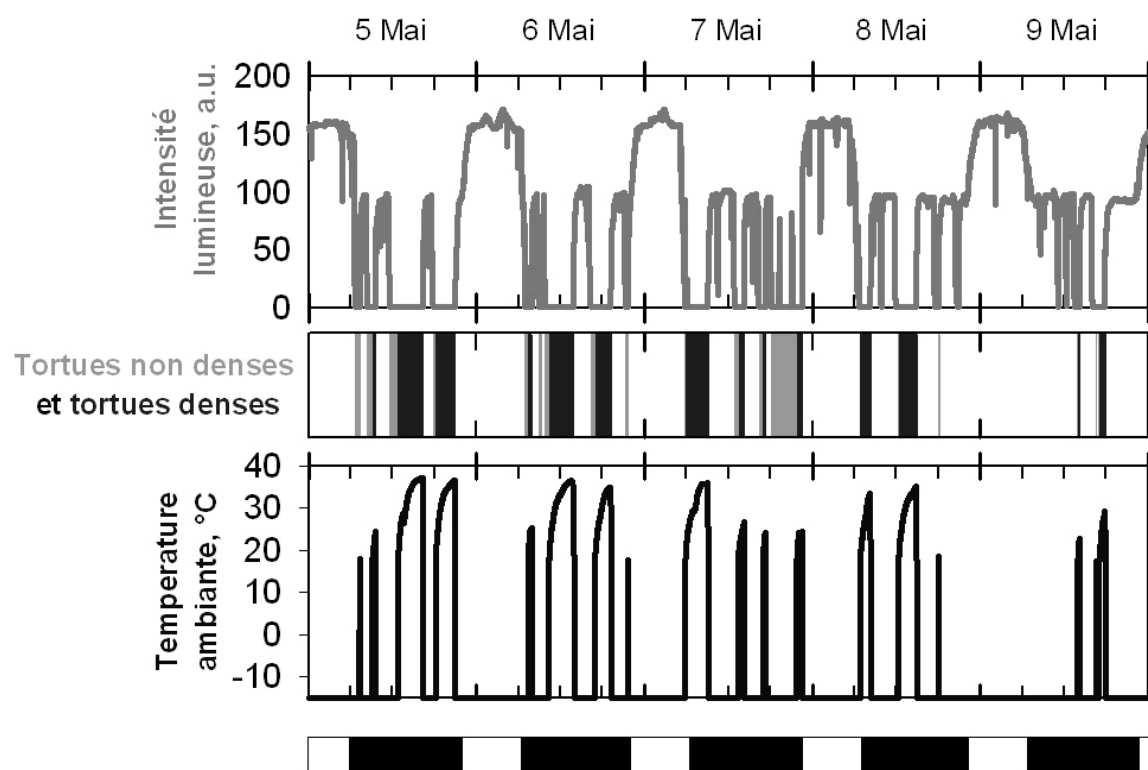
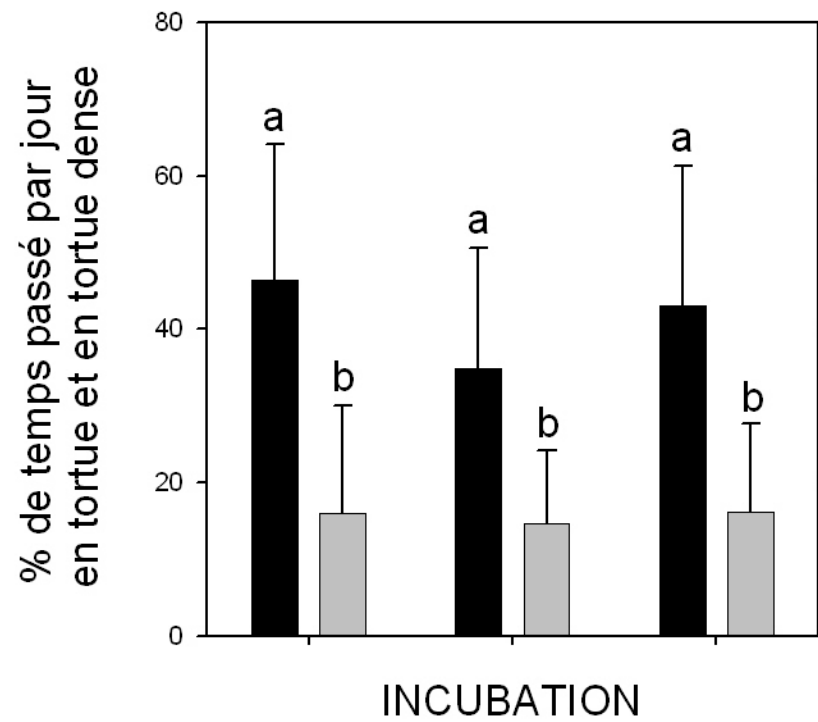


Figure 19 : Pourcentage de temps passé par jour en tortue (en noir) et en tortue dense (en gris) pendant l'incubation des 3 mâles – hiver 1998  
(Les symboles différents indiquent des différences significatives).



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

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

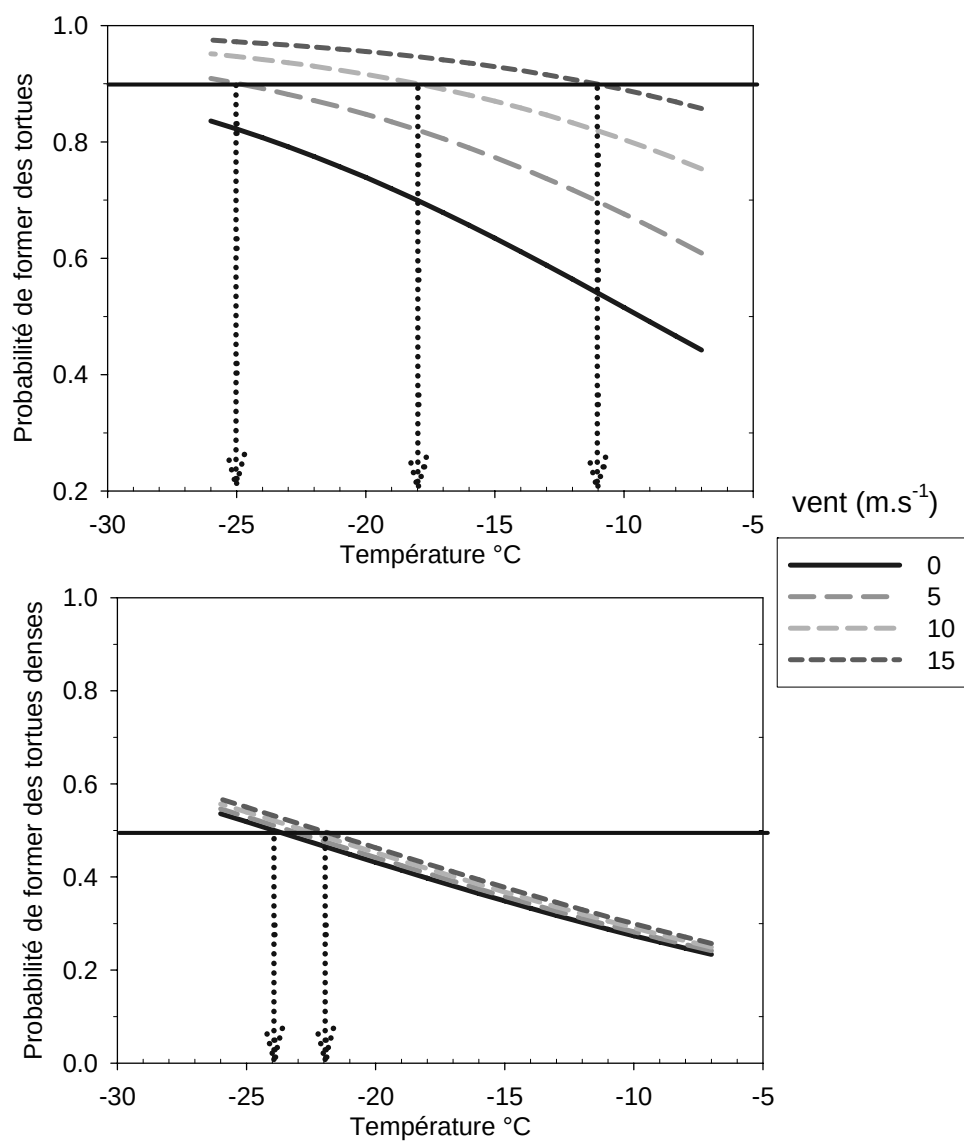
Nous avons étudié d'une part à l'échelle de la colonie les variations des densités et mouvements des groupes de « tortue », et d'autre part à l'échelle individuelle le comportement d'oiseaux équipés au sein des groupes. Nous avons choisi deux facteurs météorologiques afin d'étudier le déterminisme de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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

Figure 21 : Profils de température interne profonde de 5 manchots empereurs mâles en reproduction.

(La ligne noire verticale représente l'échange de l'œuf entre mâle et femelle).

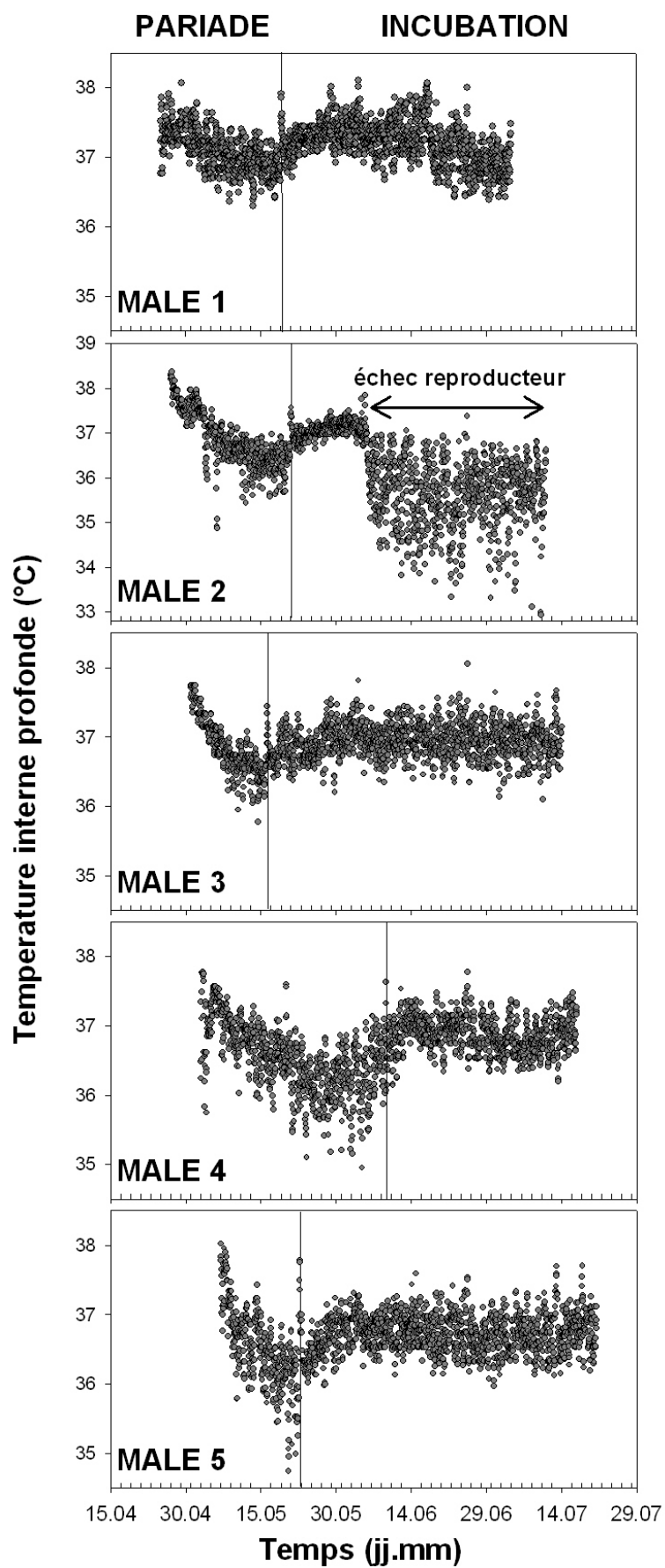
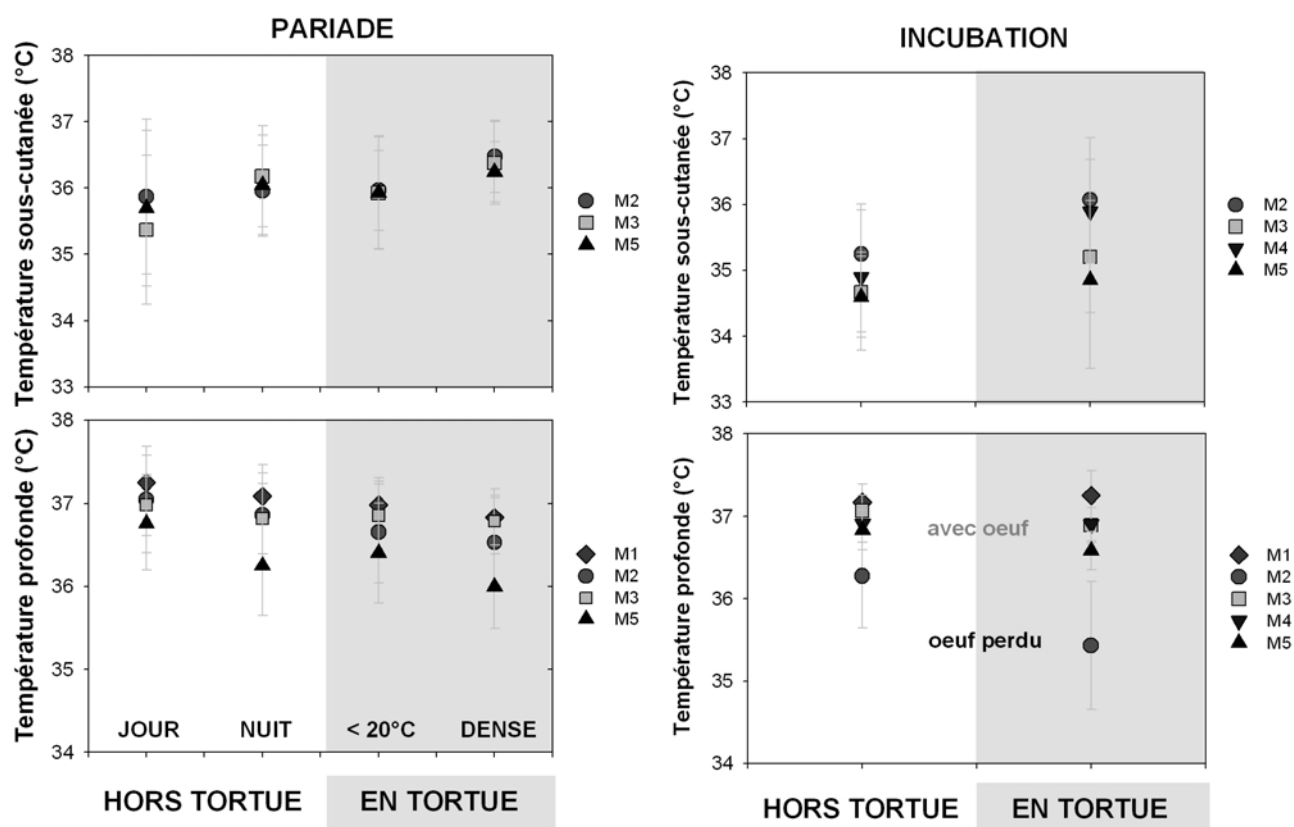


Figure 22 : Températures internes profondes et sous-cutanées de manchots empereurs mâles associées à leur position (hors tortue ou en tortue) pendant la parade et l'incubation



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

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

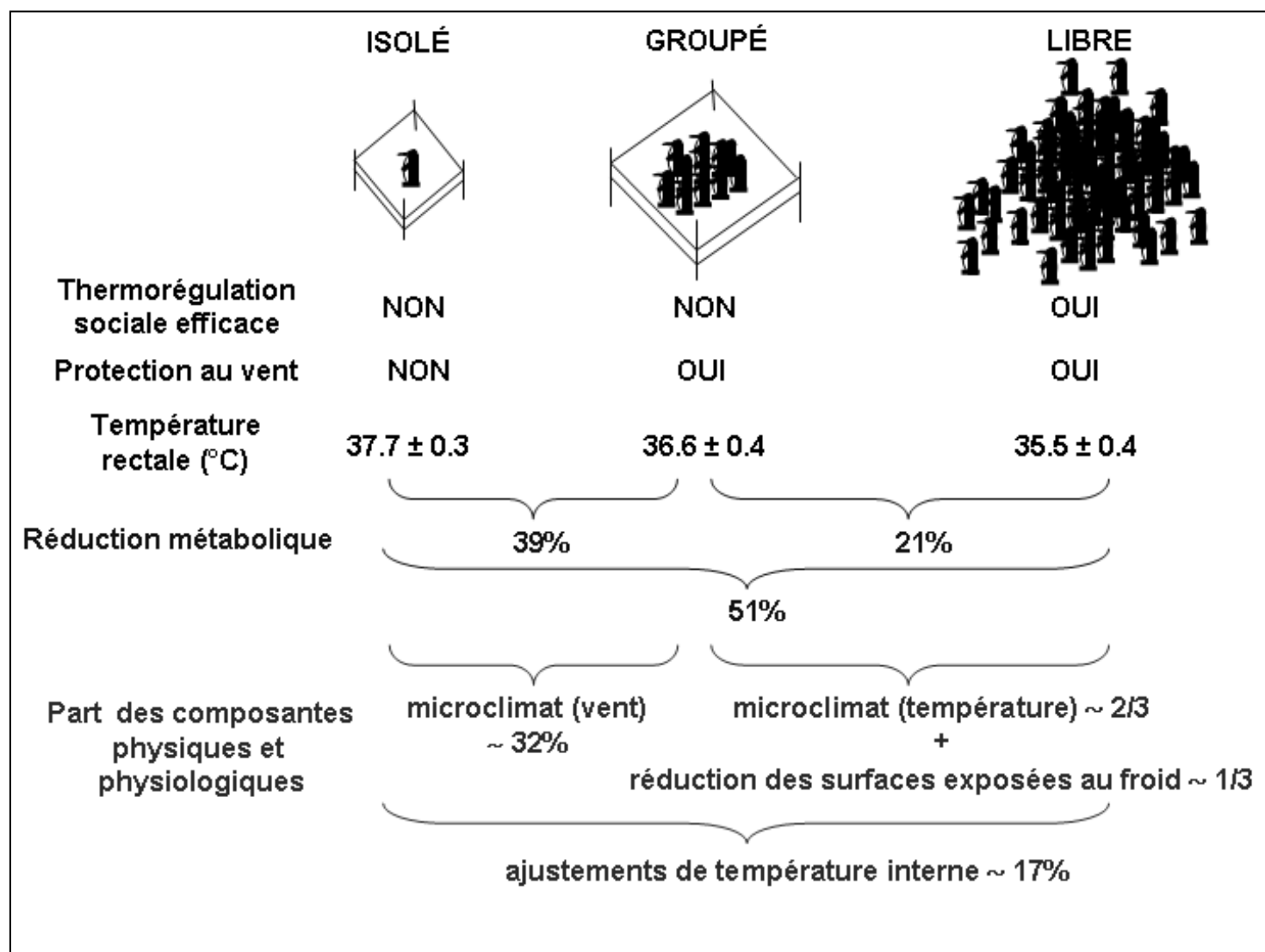
L'évaluation des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez les manchots empereurs résulte de la comparaison de données de la littérature (Prévost, 1961 ; Prévost et Sapin-Jaloustre, 1964 ; Ancel *et al.*, 1997) concernant 1) des manchots libres de se déplacer et pouvant former des «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

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

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

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

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





## **5. DISCUSSION**



Dans la littérature, les « tortues » ont classiquement été décrites comme pouvant durer des heures, voire des jours entiers (Prévost, 1961 ; Kirkwood et Robertson, 1999). Cependant, nous avons montré qu'**à l'échelle individuelle les manchots sont impliqués dans plusieurs épisodes de « tortue » par jour**. De plus, ces **épisodes sont de courtes durées et très variables** (75% des « tortues » durant moins de 2 heures). Ces différences peuvent être expliquées par la définition d'une « tortue ». La « tortue » peut être définie par le groupe formé par les manchots empereurs au cours de l'incubation, qui est relativement statique et ne se dissocie que très rarement, mais elle peut également être définie comme étant un épisode de temps pendant lequel un individu serait réellement serré contre ses congénères. C'est en effet cette dernière définition que nous avons choisi pour interpréter nos données, en accord avec la définition générale de la thermorégulation sociale (« *huddling* »). Il faut ainsi distinguer ces **deux échelles (groupe et individu)** afin de pouvoir interpréter le comportement de thermorégulation sociale des manchots empereurs. Le **groupe formé par les mâles en incubation est en effet très hétérogène**, constitué de plusieurs sous-groupes de densités variables. Alors que certains individus sont serrés les uns avec les autres de manière très dense, d'autres ne sont que peu serrés ou bien ne le sont pas du tout (**Figure 24**). Cette différence d'échelle, n'ayant pas encore été soulignée, nous paraît très importante dans la compréhension de leur comportement de thermorégulation sociale.

Figure 24 : Photo du groupe formé par les 2500 mâles en incubation sur la colonie de Pointe Géologie, illustrant son hétérogénéité



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

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

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

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

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

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

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

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

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



## **6. BIBLIOGRAPHIE**



1. ALBERTS JR. (1978) Huddling by rat pups: group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **92**, 231-245.
2. ANCEL A, KOOYMAN GL, PONGANIS JP, GENDNER J-P, LIGNON J, MESTRE X, HUIN N, THORSON PH, ROBISSON P, LE MAHO Y. (1992) Foraging behaviour of emperor penguins as a resource detector in winter and summer. *Nature*, **360**, 336-339.
3. ANCEL A, VISSER H, HANDRICH Y, MASMAN D, LE MAHO Y. (1997) Energy saving in huddling penguins. *Nature*, **385**, 304-305.
4. ARNAUD P. (1964) Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1962. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **34**, 2-32.
5. BARBRAUD C, WEIMERSKIRCH H. (2001) Emperor penguin and climate change. *Nature*, **411**, 183-186.
6. BAUTISTA A, DRUMMOND H, MARTINEZ-GOMEZ M, HUDSON R. (2003) Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev. Psychobiol.*, **43**, 208-215.
7. BIRR G. (1968) Observations étho-écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie en 1966. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **38**, 53-88.
8. BOUGAEFF S. (1972) Notes préliminaires sur quelques données physiologiques enregistrées chez le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*). *L'Oiseau et la R.F.O.*, **42**, 131-145.
9. BOYD JC, SLADEN WJL. (1971) Telemetry studies of the internal body temperatures of Adélie and emperor penguins at cape Crozier, Ross Island, Antarctica. *Auk*, **88**, 366-380.
10. BUDD GM. (1962) Population studies in rookeries of the emperor penguin. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **139**, 365-388.
11. CANALS M. (1998) Thermal ecology of small animals. *Biol. Res.*, **31**, 367-374.
12. CANALS M, ROSENMAN M, BOZINOVIC F. (1997) Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriol.*, **42**, 321-328.
13. CANALS M, ROSENMAN M, NOVOA FF, BOZINOVIC F. (1998) Modulating factors of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriol.*, **43**, 337-348.
14. CENDRON J. (1952) Une visite hivernale à une rookerie de Manchots empereurs. *La Terre et la Vie*, **2**, 101-108.
15. CROXALL JP. (1997) Emperor ecology in the Antarctic winter, *T.R.E.E.*, **12**, 333-334.
16. CSADA RD, BRIGHAM RM. (1994) Reproduction constrains the use of daily torpor by free-ranging common poorwills (*Phalaenoptilus nuttallii*) (Aves: Caprimulgidae). *J. Zool. Lond.*, **234**, 209-216.
17. DAWSON C, VINCENT JFV, JERONIMIDIS G, RICE G, FORSHAW P. (1999) Heat transfer through penguin feathers. *J. Theor. Biol.*, **199**, 291-295.
18. DEWASMES G, LE MAHO Y, CORNET A, GROSCOLAS R. (1980) Resting metabolic rate and cost of locomotion in long-term fasting emperor penguins. *J. Appl. Physiol. Respirat. Environ. Exercise Physiol.*, **49**, 888-896.
19. FORTIN D, GAUTHIER G, LAROCHELLE J. (2000) Body temperature and resting behavior of greater snow goose goslings in the high Arctic. *Condor*, **102**, 163-171.
20. GEISER F. (2004) Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu. Rev. Physiol.*, **66**, 239-274.

21. GILBERT C. (2006) *Le comportement de thermorégulation sociale : son importance pour l'économie d'énergie*. Thèse d'université, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 245p.
22. GOLDSMITH R, SLADEN WJL. (1961) Temperature regulation of some Antarctic Penguins. *J. Physiol.*, **157**, 251-262.
23. GROSCOLAS R. (1975) Effet d'une exposition à la chaleur sur la température corporelle et quelques paramètres hématologiques du manchot empereur, *Aptenodytes forsteri*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **50A**, 533-543.
24. GROSCOLAS R. (1986) Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *J. Comp. Physiol. B*, **156**, 521-527.
25. GUILLARD R, PREVOST J. (1964) Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1963. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **34**, 33-51.
26. HAYES JP, SPEAKMAN JR, RACEY P. (1992) The contributions of local heating and reducing exposed surface-area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiol. Zool.*, **65**, 742-762.
27. ISENMANN P. (1971) Contribution à l'éthologie et à l'écologie du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau et la R.F.O.*, **41**, 9-64.
28. ISENMANN P, JOUVENTIN P. (1970) Eco-éthologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) et comparaison avec le Manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le Manchot royal (*Aptenodytes patagonica*). *L'Oiseau et la R.F.O.*, **40**, 136-159.
29. ISENMANN P, JOUVENTIN P, PREVOST J, VAN BEVEREN M. (1971) Note sur le contrôle de quelques espèces d'oiseaux bagués en Terre Adélie de 1968 à 1970. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **41**, 1-8.
30. JARMAN M. (1973) Experiments on the Emperor Penguin, *Aptenodytes forsteri*, in various thermal environments. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, **33-34**, 57-63.
31. JOUVENTIN P. (1971) Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *La Terre et la vie*, **25**, 510-586.
32. KIRKWOOD R, ROBERTSON G. (1999) The occurrence and purpose of huddling by Emperor penguins during foraging trips. *Emu*, **99**, 40-45.
33. KOOYMAN GL. (1993) Breeding habitats of emperor penguins in the western Ross Sea. *Antarctic Science*, **5**, 143-148.
34. KOOYMAN GL. (2002) Evolutionary and ecological aspects of some Antarctic and sub-Antarctic penguin distributions. *Oecologia*, **130**, 485-495.
35. KOOYMAN GL, KOOYMAN TG. (1995) Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman Island Antarctica. *Condor*, **97**, 536-549.
36. KOOYMAN GL, KOOYMAN TG, HORNING M, KOOYMAN CA. (1996) Penguin dispersal after fledging. *Nature*, **383**, 397.
37. LE MAHO Y. (1977) The emperor penguin: a strategy to live and breed in the cold. *American Scientist*, **65**, 680-693.
38. LE MAHO Y, DELCLITTE P, CHATONNET J. (1976) Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am. J. Physiol.*, **231**, 913-922.
39. LEA M-A, SOPER T. (2005) Discovery of the first emperor penguin *Aptenodytes forsteri* colony in Marie Byrd Land, Antarctica. *Mar. Ornithol.*, **33**, 59-60.
40. MCNAB BK. (1974) The energetics of endotherms. *Ohio J. Sci.*, **74**, 370-380.
41. MOUGIN J-L. (1966) Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. *L'oiseau et la R.F.O.*, **36**, 167-226.

42. MURRISH DE. (1973) Respiratory heat and water exchange in penguins. *Respir. Physiol.*, **19**, 262-270.
43. PINSHOW B, FEDAK MA, BATTLES DR, SCHMIDT-NIELSEN K. (1976) Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in Emperor Penguins. *Am. J. Physiol.*, **231**, 903-912.
44. PONGANIS PJ, VAN DAM RP, MARSHALL G, KNOWER T, LEVENSON D. (2000) Sub-ice foraging behaviour of emperor penguins. *J. Exp. Biol.*, **203**, 3275-3278.
45. PONGANIS PJ, VAN DAM RP, KNOWER T, LEVENSON DH. (2001) Temperature regulation in emperor penguins foraging under sea ice. *Comp. Biochem. Physiol. A*, **129**, 811-820.
46. PREVOST J. (1961) *Ecologie du Manchot empereur Aptenodytes forsteri*. Paris : Hermann, 206p.
47. PREVOST J. (1963) Influence des facteurs bio-climatiques sur le nomadisme des manchots empereurs à la colonie de Pointe Géologie. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **33**, 89-102.
48. PREVOST J, VILTER V. (1963) Histologie de la sécrétion oesophagienne du Manchot Empereur. *Proceedings of the 13th International Ornithological Congress 1963*, 1085-1094.
49. PREVOST J, SAPIN-JALOUSTRE J. (1964) A propos des premières mesures de topographie thermique chez les Sphéniscidés de la Terre Adélie. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **34**, 52-90.
50. SAPIN-JALOUSTRE J. (1952) Découverte et description de la rookerie de Manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau et la R.F.O.*, **22**, 143-260.
51. SCHMIDT-NIELSEN K. (1997) *Animal Physiology. Adaptation and environment*. Fifth Edition. Cambridge University Press, 617p.
52. SCHOLANDER PF, HOCK R, WALTERS V, JOHNSON F, IRVING L. (1950) Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.*, **99**, 237-258.
53. SIMPSON GG. (1976) *Penguins past and present, here and there*. Yale University Press, New Haven, 176p.
54. SIPLE P, PASSEL G. (1945) Measurements of dry atmospheric cooling in subfreezing temperatures. *Proc. Am. Phil. Soc.*, **89**, 177-199.
55. 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, Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, 168p.
56. STAHEL CD, MEGIRIAN D, NICOL SC. (1984) Sleep and metabolic rate in the little penguin, *Eudyptula minor*. *J. Comp. Physiol. B*, **154**, 487-494.
57. STANIER MW. (1975) Effect of body weight, ambient temperature and huddling on oxygen consumption and body temperature on young mice. *Comp. Biochem. Physiol.*, **51A**, 79-82.
58. STONEHOUSE B. (1953) The emperor penguin *Aptenodytes forsteri* Gray ; I. Breeding behaviour and development. *Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Report*, **6**, 1-33.
59. TOLLU B. (1988) *Les manchots : Ecologie et vie sociale*. Collection « Science et Découvertes », Editions du Rocher, Jean-Paul Bertrand Ed., 125p.
60. TRAWA G. (1970) Note préliminaire sur la vascularisation des membres des Sphéniscidés de Terre Adélie. *L'Oiseau et la R.F.O.*, **40**, 142-156.
61. VEHCENCAMP SL. (1982) Body temperature of incubating versus non-incubating roadrunners. *Condor*, **84**, 203-207.
62. VICKERY WL, MILLAR JS. (1984) The energetics of huddling by endotherms. *Oikos*, **43**, 88-93.

63. WIENECKE B, ROBERTSON G, KIRKWOOD R, LAWTON K. (2007) Extreme dives by free-ranging emperor penguins. *Polar Biology*, **30**, 133-142.
64. WILSON EA. (1907) Aves. Brit. Nat. Antarct. Exp. Rep. 1901-1904. *Zoology*, 2, 1-121.

## **7. ANNEXES**



## ***Article 1***

**Gilbert C.**, Robertson G., Le Maho Y., Naito Y., Ancel A. Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling.

(2006). *Physiology and Behavior* 88: 479-488.



## Huddling behavior in emperor penguins: Dynamics of huddling

Caroline Gilbert <sup>a,\*</sup>, Graham Robertson <sup>b,1</sup>, Yvon Le Maho <sup>a</sup>, Yasuhiko Naito <sup>c,2</sup>, André Ancel <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UMR 7178, Centre National de la Recherche Scientifique and Université Louis Pasteur, 23, rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 02, France

<sup>b</sup> Australian Antarctic Division, Channel Highway, Kingston, Tasmania 7050, Australia

<sup>c</sup> National Institute of Polar Research, 1-9-10 Kaga, Itabashi, Tokyo 173-8515, Japan

Received 27 December 2005; received in revised form 13 April 2006; accepted 24 April 2006

---

### Abstract

Although huddling was shown to be the key by which emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) save energy and sustain their breeding fast during the Antarctic winter, the intricacies of this social behavior have been poorly studied. We recorded abiotic variables with data loggers glued to the feathers of eight individually marked emperor penguins to investigate their thermoregulatory behavior and to estimate their “huddling time budget” throughout the breeding season (pairing and incubation period). Contrary to the classic view, huddling episodes were discontinuous and of short and variable duration, lasting  $1.6 \pm 1.7$  (S.D.) h on average. Despite heterogeneous huddling groups, birds had equal access to the warmth of the huddles. Throughout the breeding season, males huddled for  $38 \pm 18\%$  (S.D.) of their time, which raised the ambient temperature that birds were exposed to above  $0^\circ\text{C}$  (at average external temperatures of  $-17^\circ\text{C}$ ). As a consequence of tight huddles, ambient temperatures were above  $20^\circ\text{C}$  during  $13 \pm 12\%$  (S.D.) of their huddling time. Ambient temperatures increased up to  $37.5^\circ\text{C}$ , close to birds’ body temperature. This complex social behavior therefore enables all breeders to get a regular and equal access to an environment which allows them to save energy and successfully incubate their eggs during the Antarctic winter.

© 2006 Elsevier Inc. All rights reserved.

**Keywords:** Social thermoregulation; Energy savings; Emperor penguins; Antarctica

---

### 1. Introduction

The emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) is the only bird to breed during the severe Antarctic winter, far from the open sea or polynias where it feeds [1]. Breeding birds therefore undergo long periods of fasting. Both mates starve for about 45 days during the pairing period, while males alone take on the task of incubation, which adds another 65 days to their fast [2,3]. As a consequence, the reproductive success relies critically on the males’ ability to make economic use of their body fuels. Emperor penguins are adapted to minimize heat loss

[4], while maintaining their body temperature at a constant and high level [5–7]. The latter is especially important during incubation, because full embryonic development requires a temperature of about  $35^\circ\text{C}$  [8]. Pioneering studies have suggested that the key for the breeding success of emperor penguins is huddling [2]. Ancel et al. [9] found that field metabolic rate of huddling birds was reduced by 16% when compared with penguins that were kept in small flocks and prevented from effective huddling. The classic view is that huddles are dense formations, which last for several hours [10] or even days [2]. These groups are viewed to move slowly, with the birds most exposed to the wind moving along the opposite flank of the group for protection. These huddles, formed during courtship and incubation in the colony, can be made up of more than hundreds of individuals, reaching densities of up to  $10\text{ birds/m}^2$  [2]. Kirkwood and Robertson [10] recorded ambient temperatures inside several huddles of at least  $23^\circ\text{C}$ , while a measurement made by Jarman [11] into a huddle suggested that the ambient temperature may reach up to  $30^\circ\text{C}$ .

---

\* Corresponding author. Tel.: +33 3 88 10 69 00; fax: +33 3 88 10 69 06.

E-mail addresses: caroline.gilbert@c-strasbourg.fr (C. Gilbert), graham\_rob@aad.gov.au (G. Robertson), yvon.lemaho@c-strasbourg.fr (Y. Le Maho), bls@saturn.dti.ne.jp (Y. Naito), andre.ancel@c-strasbourg.fr (A. Ancel).

<sup>1</sup> Tel.: +61 3 6232 3209; fax: +61 3 6232 3288.

<sup>2</sup> Tel.: +81 3 3962 4712; fax: +81 3 3962 2529.

Besides these anecdotic reports and non-systematic measurements [10,11], the dynamics of huddling behavior of breeding emperor penguins in their colony during their winter fast had never been studied. Many questions remained to be answered, such as the occurrence of huddling along the nycthemeron, the duration of huddling bouts or the maximum ambient temperatures reached inside huddles. Similarly, the total time birds spend huddling during their breeding cycle (i.e. during the pairing and incubation period) had never been investigated. Huddling energetic benefits [9] also raise another question: do some birds preferentially gain from the group behavior? Emperor penguins are a social species, with no dominance hierarchy [12]: they do not defend any territory and their aggressiveness is minimal as very few struggles occur. We could therefore hypothesize that all individuals get the same benefits from huddling in order to succeed in breeding.

Consequently, the objectives of this study were (1) to characterize the occurrence and duration of huddling bouts and the microclimate created within huddles, (2) to compare individual behaviors in order to (3) estimate a “huddling time budget” for a standard breeding bird.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study location

The study took place at the emperor penguin colony of Pointe Géologie, Dumont d'Urville, in Adélie Land, Antarctica (66°40'S, 140°01'E). About 3000 pairs of emperor penguins make up this colony, with about 2500 incubating males during winter. The size of this colony has remained constant since the population halved in the late 1970s [13]. A meteorological station (Météo France), situated 500 m away from the colony, provided data for wind, temperature and solar radiation, averaged every 3 h.

### 2.2. Instruments and deployment protocol

In the middle of the pairing period, at the beginning of May 1998, three pairs were captured, of which males were equipped with an external time depth recorder (TDR, Mk5, Wildlife Computers, Redmond, Washington, USA, 50 g, 8×3.1×1 cm). In 2001, five pairs were captured of which the five females were equipped with an external TDR (Mk7, Wildlife Computers, 36 g, 9×2.4×1.2 cm) and an Argos-VHF transmitter (Sirtrack, Havelock North, New Zealand, 242 g, 13×5×3 cm). Their mates were equipped with a VHF transmitter (Sirtrack, 66 g, 10×1.5×1.5 cm).

Both mates of each pair were captured at the same time. To minimize stress, they were carefully restrained, with eyes covered. They were marked with colored strips of tape and devices were glued at the lower part of their back. To this end, a grid was worked into the feathers and covered first with Araldite (Vantico AG, Basel, Switzerland) and then a coat of mastic (resin). Loctite 401 (Henkel KGaA Technologies, Düsseldorf, Germany) was applied to the mastic and the back of the instrument, which was then glued to the mastic. All devices had

been previously coated with black Tesa tape (Tesa Tape Inc., Charlotte, NC, USA) to match the color of the bird feathers. Two to three Colring ties (Legrand, Limoges, France), inserted under the grid, were used to secure the instrument onto the mastic. This attachment method allowed easy removal of the instruments in the field. All devices were still securely attached to birds after the 2.5 months of this study.

Mk7 recorded external temperature (range +17 °C to +42 °C; resolution 0.05 °C, accuracy 0.1 °C) and light intensity (range 0 to 252, arbitrary unit) every 10 s, while Mk5 recorded temperature (range −2.5 °C to +22.7 °C; resolution 0.05 °C, accuracy 0.1 °C) and light intensity (arbitrary unit) every minute. These TDRs were calibrated in a thermostatic bath before and after deployment against a reference thermometer. The time response of this temperature sensor is estimated to be of about 5 min. Argos-VHF and VHF transmitters were used to locate the birds. All internal clocks were synchronized using GMT.

After the females came back from foraging at sea, on average 72 days after their departure, instruments of both males and females were removed in less than 1 min, by cutting through the mastic, and the pairs continued with their breeding cycle. All experiments were approved by the ethics committee of the French Polar Institute.

### 2.3. Data analysis

We used the term “breeding cycle” to describe the following two periods: the pairing period (when both mates are in the colony) and the incubation period (when only males stay in the colony).

Light intensity was used to calculate the time a bird spent inside a huddle. A light record of zero indicated its beginning, when the bird's back was entirely covered by another bird situated behind it. A light value >0 indicated the end of the huddle. Night-time light records averaged 60 (arbitrary units), while day-time light records reached 120. Records of zero could thus be used safely to identify periods when birds were in huddles. Additional information about the density of huddles was provided by temperature sensors, as surface temperature increased when birds moved closer to each other.

Huddling patterns were classified into two categories: “tight huddles” within which surface temperature rose exponentially to above 20 °C and “huddles” within which ambient temperature never rose to 20 °C. A threshold of 20 °C was chosen to discriminate these two categories because it is the upper critical temperature of emperor penguins [6,7].

In 2001, data loggers were attached to females only. However, since males typically initiate all movements within a pair [12] and both mates huddle strictly side by side, we could also deduce information about the behavior of males from these recordings.

In order to determine which huddling strategy is chosen by breeding birds, we investigated two variables that directly determine their huddling time budget: the number of huddling bouts made per day and the durations of these episodes. Data from 1998 were used to study huddling behavior throughout the breeding cycle whereas 2001 provided additional information

during the pairing period only. We counted all huddling bouts of each bird as an independent huddling event. The probability that instrumented birds were huddling within the same group is very low. Firstly, field observations showed that instrumented birds were spread out within the colony and were therefore unlikely to be simultaneously engaged in the same huddle. Secondly, data analysis showed that huddling episodes recorded from individuals never coincided with the episodes of others.

To calculate mean durations for huddling and tight huddling bouts, we took into account only the huddling bouts lasting more than 10 min for the winter in 1998, and more than 3 min for the winter in 2001. This was done to accommodate differences in the sampling rates of data acquisition.

Light and twilight durations at the colony site were downloaded from [http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS\\_One-Year.html#formb](http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_One-Year.html#formb). Twilight was defined as the time period during which the sun was between 0° to 6° below the horizon and more than 6° below the horizon defined night-time. Each huddling bout overlapping on periods of twilight and light was considered as a diurnal huddling bout.

To calculate the mean number of huddling bouts made per day for each bird, we also included days when they did not huddle. Huddling bouts rarely overlapped between two days. If so, a huddling bout was attributed to the day where most of the huddling had taken place.

Time per day spent huddling and tight huddling was calculated by adding the durations of all huddling and tight huddling bouts and dividing them by 24 h.

#### 2.4. Statistical analysis

All values reported are means  $\pm$  S.D. All statistical tests were performed on mean values per day and showed that data were not auto-correlated. Parametric *t*-test (*t*) or nonparametric Mann–Whitney test (*U*), if data distribution was not normal, were used to compare periods (pairing vs. incubation) and years (1998 vs. 2001) for the various parameters (meteorological data, number of huddling and tight huddling bouts made per day, huddling and tight huddling bout duration, time spent huddling and tight huddling per day). In order to compare the percentages of time spent huddling between years, periods and birds, data were arcsin transformed beforehand. Inter-individual comparisons were made using parametric one-way ANOVA (*F*) or non-parametric one-way Kruskal–Wallis ANOVA (*H*), if the data distribution was not normal. Post hoc tests used in case of a significant ANOVA were either Tukey's test or Dunn's test in case of differences in sample size. The threshold of 5% was taken to determine significance. All statistical tests were performed using SigmaStat, version 2.03 (SYSTAT Software Inc., Point Richmond, California, USA).

### 3. Results

#### 3.1. General results

All eight pairs studied completed their breeding cycle. All females laid one egg between the 16th and 22nd of May 2001,

but the egg-laying dates for 1998 are not known. Out of eight males, seven were successful in their incubating task. One male in 2001 lost its egg around the 10th of June, after a harsh blizzard but stayed in the colony until the 10th of July. Males in 2001 weighed  $37.6 \pm 2.4$  kg before their equipment and  $27.1 \pm 2.4$  kg after their  $89.6 \pm 13.5$  days of fast, i.e. a daily weight loss of  $119 \pm 13$  g/day. Males in 1998 were only weighed before their equipment in early May ( $33.0 \pm 2.6$  kg). Meteorological conditions were similar between the 1998 and 2001 pairing periods (Table 1).

#### 3.2. Huddling behavior

Between the 5th of May and the 21st of July 1998, 1200 huddling bouts were recorded in the three males, including 443 tight bouts (37%). In 2001, 305 huddling bouts were recorded in the five females between the 27th of April and the 22nd of May, including 176 tight bouts (58%). Fig. 1 represents raw data of the huddling behavior of a pair for year 2001, over five 5 days.

##### 3.2.1. Nycthemeral distribution

Even in the middle of the winter, night is not permanent at the latitude of Pointe Géologie colony.

During the pairing periods in 1998 and 2001, 96% and 89% of the birds' huddling time occurred at night, respectively, while night accounted for 68% of the daily cycle. Only 2% (1998) and 4% (2001) of the birds' huddling time occurred during the strict light period, while 22% of the day was considered as light period.

During the 1998 incubation period, again 96% of the birds' huddling time occurred at night, while night made up 73% of the daily period. Only 2% of the birds' huddling time occurred during the light period, which made up 14% of the daily period. Thus, all birds showed a clear preference of huddling at night during both periods.

Table 1

Meteorological conditions during 1998 and 2001 for both pairing and incubation periods

|                                                 | Wind ( $\text{m s}^{-1}$ )      | Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) |
|-------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|
| <i>Pairing period (01/05–31/05), n = 248</i>    |                                 |                                    |
| 1998                                            | $7.5 \pm 6.3$                   | $-14.8 \pm 4.5$                    |
| 2001                                            | $7.3 \pm 5.1$                   | $-15.0 \pm 5.1$                    |
| 1998 vs. 2001                                   | $U = 61\,267$ ,<br>$p = 0.821$  | $t = 0.396$ ,<br>$p = 0.693$       |
| <i>Incubation period (01/06–31/07), n = 488</i> |                                 |                                    |
| 1998                                            | $8.5 \pm 5.5$                   | $-18.8 \pm 5.5$                    |
| 2001                                            | $8.1 \pm 6.1$                   | $-16.3 \pm 4.1$                    |
| 1998 vs. 2001                                   | $U = 245\,708$ ,<br>$p = 0.096$ | $U = 203\,459$ ,<br>$p < 0.001$    |
| Pairing 1998 vs. incubation 1998                | $U = 82\,575$ ,<br>$p = 0.001$  | $U = 116\,501$ ,<br>$p < 0.001$    |
| <i>Breeding cycle (01/05–31/07), n = 736</i>    |                                 |                                    |
| 1998                                            | $8.2 \pm 5.8$                   | $-17.4 \pm 5.6$                    |
| 2001                                            | $7.8 \pm 5.8$                   | $-15.8 \pm 4.6$                    |

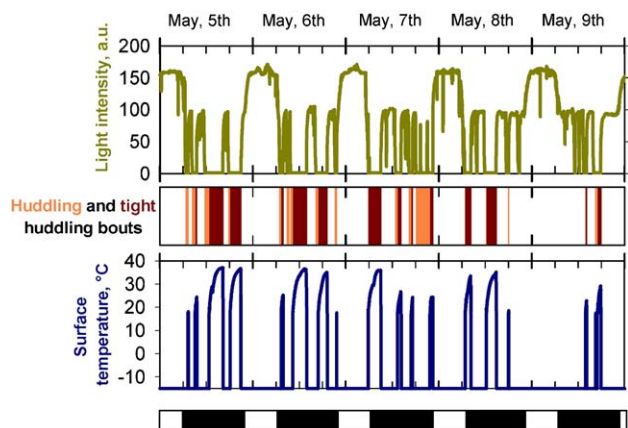


Fig. 1. Huddling behavior of a pair on 5 consecutive days (May 5–9, 2001). Black boxes represent night.

### 3.2.2. Number of huddling bouts per day

During the 1998 pairing period, the three males engaged in significantly more huddling bouts per day than the five pairs in 2001 ( $5 \pm 3$  vs.  $3 \pm 2$ , respectively,  $U=5514$ ,  $p=0.002$ ).

Conversely, males during the 1998 pairing period engaged in significantly less tight huddling bouts per day than the five pairs in 2001 ( $1 \pm 1$  vs.  $2 \pm 2$ , respectively,  $U=3866$ ,  $p=0.001$ ).

During the 1998 incubation period, males engaged in more huddling bouts per day than during the pairing period ( $6 \pm 2$  vs.  $5 \pm 3$ , respectively,  $U=5023$ ,  $p<0.001$ ). Similarly, more tight huddling bouts per day were observed during the incubation period than during the pairing period ( $3 \pm 2$  vs.  $1 \pm 1$ , respectively,  $U=4243$ ,  $p<0.001$ ).

Throughout their breeding cycle in 1998, the three males engaged on average in  $6 \pm 3$  huddling bouts per day and  $2 \pm 2$  tight huddling bouts per day. Overall, the average number of huddling and tight huddling bouts that birds engaged in per day during their breeding cycle in 1998 was similar ( $H=1.888$ ,  $df=2$ ,  $p=0.383$  and  $H=7.492$ ,  $df=2$ ,  $p=0.024$ , respectively, no post hoc differences).

During the 2001 pairing period, the five pairs engaged in a similar number of huddling bouts per day ( $3 \pm 2$ ,  $F_{4,88}=0.218$ ,  $p=0.928$ ) and tight huddling bouts per day ( $2 \pm 2$ ,  $H=0.569$ ,  $df=4$ ,  $p=0.966$ ). Taken together, the three birds in 1998 and the five pairs in 2001 engaged in an equivalent number of huddling and tight huddling bouts per day, though they were always observed in different huddling sub-groups within the colony.

### 3.2.3. Huddling durations

Huddling and tight huddling bouts durations ranged from a few minutes up to several hours. During the 1998 pairing period, maximum huddling and tight huddling bout duration was 7 h 05 min and 6 h 45 min, respectively. The respective durations for the 2001 pairing period were 9 h 45 min and 4 h 40 min. During the 1998 incubation period, maximum huddling and tight huddling bout duration was 11 h 50 min and 9 h 50 min, respectively. Including all 1998 and 2001 data, huddling bouts lasted on average  $93.0 \pm 101.2$  min and tight huddling bouts lasted  $79.1 \pm 77.8$  min. Furthermore, more than 50% of huddling and tight huddling episodes lasted less than 1 h and about 75% of huddling episodes lasted less than 2 h. Huddling and tight huddling bouts lasting more than 4 h represented only 8% and 4% of all the bouts, respectively. Thus, the duration of huddling and tight huddling bouts was short and highly variable.

The duration of huddling and tight huddling bouts between years showed little difference. Huddling bouts of the three males during the 1998 pairing period were significantly 12% shorter than the huddling bouts of the five pairs during the 2001 pairing period, while the duration of their tight huddling bouts was not significantly different (Table 2).

Duration of huddling and tight huddling bouts for the three males in 1998 were not significantly different between the pairing and the incubation period (Table 2).

When considering the entire 1998 breeding cycle, huddling bout duration of the three males showed inter-individual differences, while tight huddling duration was similar (Table

Table 2  
Mean duration (min) of huddling (HB) and tight huddling bouts (THB) and statistical results

|                                     | HB                                                                                                                | THB                        | HB                                                                                                      | THB                        | HB                           | THB                        |
|-------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|------------------------------|----------------------------|
|                                     | Pairing period                                                                                                    |                            | Incubation period                                                                                       |                            | Breeding cycle               |                            |
| Grand mean 1998                     | 81.1±89.0 ( <i>n</i> =295)                                                                                        | 67.5±63.2 ( <i>n</i> =70)  | 97.2±111.6 ( <i>n</i> =905)                                                                             | 78.8±81.6 ( <i>n</i> =373) | 93.2±106.7 ( <i>n</i> =1200) | 77.0±79.0 ( <i>n</i> =443) |
| Grand mean 2001                     | 91.9±75.7 ( <i>n</i> =305)                                                                                        | 84.2±74.6 ( <i>n</i> =176) |                                                                                                         |                            |                              |                            |
|                                     | HB                                                                                                                |                            | THB                                                                                                     |                            |                              |                            |
| Pairing 1998 vs. pairing 2001       | <i>U</i> =81 419, <i>p</i> <0.001                                                                                 |                            | <i>U</i> =7887, <i>p</i> =0.132                                                                         |                            |                              |                            |
| Pairing 1998 vs. incubation 1998    | <i>U</i> =168 898, <i>p</i> =0.111                                                                                |                            | <i>U</i> =14 753, <i>p</i> =0.423                                                                       |                            |                              |                            |
| <i>Inter-individual differences</i> |                                                                                                                   |                            |                                                                                                         |                            |                              |                            |
| 1998 breeding cycle                 | <i>H</i> =9.249, <i>df</i> =2, <i>p</i> =0.01<br>Dunn's post hoc test, <i>p</i> <0.05, male 2<male 1              |                            | <i>H</i> =4.71, <i>df</i> =2, <i>p</i> =0.095                                                           |                            |                              |                            |
| 1998 pairing period                 | <i>H</i> =22.036, <i>df</i> =2, <i>p</i> <0.001<br>Dunn's post hoc test, <i>p</i> <0.05, male 2<male 1 and male 3 |                            | <i>F</i> <sub>2,69</sub> =3.282, <i>p</i> =0.044<br>Dunn's post hoc test, <i>p</i> <0.05, male 2<male 3 |                            |                              |                            |
| 1998 incubation period              | <i>H</i> =1.751, <i>df</i> =2, <i>p</i> =0.417                                                                    |                            | <i>H</i> =2.745, <i>df</i> =2, <i>p</i> =0.254                                                          |                            |                              |                            |
| 2001 pairing period                 | <i>H</i> =2.589, <i>df</i> =4, <i>p</i> =0.629                                                                    |                            | <i>H</i> =0.171, <i>df</i> =4, <i>p</i> =0.997                                                          |                            |                              |                            |

2). These differences in huddling bout duration can be attributed to the pairing period alone. During this period, huddling bouts of male 2 were shorter than for male 1 and male 3, and tight huddling bouts of male 2 were shorter than for male 3 only (Table 2). In contrast, during the incubation period, the duration of huddling and tight huddling bouts was similar for the three males (Table 2).

Huddling and tight huddling bouts of the five pairs equipped during the 2001 pairing period did not show any inter-individual differences (Table 2).

### 3.2.4. Temperatures reached inside huddles

Averaged over the 1998 breeding cycle, 37% of the huddling bouts reached 20 °C: 12% during the pairing period and 41% during incubation. During the 2001 pairing period, 58% of the huddling bouts induced ambient temperatures above 20 °C. Thus, a great proportion of the huddles induced ambient temperatures that exceeded the upper critical temperature of 20 °C for emperor penguins [6,7].

The maximum ambient temperature inside huddles recorded in our study was 37.5 °C, close to the birds' deep body temperature [5–7]. Ambient temperatures during tight huddling bouts increased rapidly, occasionally reaching a peak temperature of 37.5 °C. In fact, the temperatures during 38 tight huddling bouts increased from 20 °C to 37.5 °C within less than 2 h (Fig. 2). The proportion of huddles with temperatures that reached 35 °C is not negligible: out of 201 huddling bouts in 2001, during which ambient temperature was elevated above 17 °C, as much as 17% rose to an ambient temperature equal to or higher than 35 °C.

## 3.3. Time spent huddling and tight huddling per day

### 3.3.1. Mean results

Considering the entire breeding cycle in 1998, the three males spent  $38 \pm 18\%$  of their daily time huddling, which included  $13 \pm 12\%$  that were spent tight huddling. During the pairing and incubation period in 1998, males spent on average  $29 \pm 17\%$  and  $42 \pm 18\%$  of their daily time huddling, respectively. This included  $6 \pm 7\%$  and  $16 \pm 12\%$  spent in

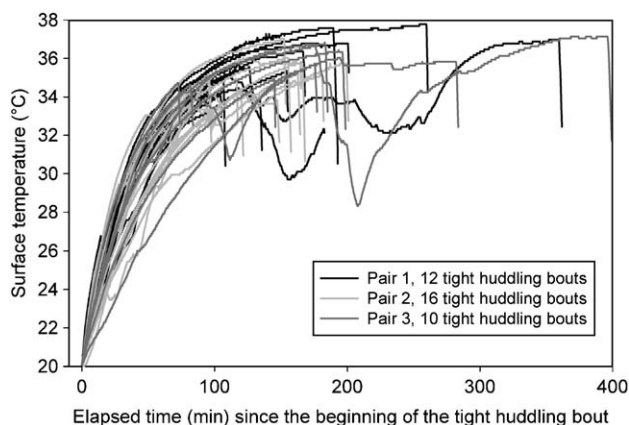


Fig. 2. Ambient temperature increases inside tight huddling bouts for three pairs in 2001.

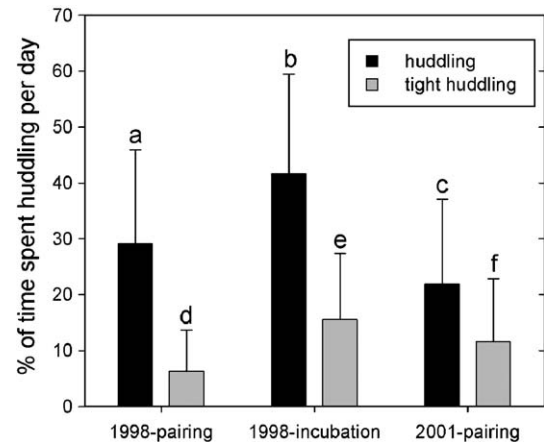


Fig. 3. Percentage of time spent huddling and tight huddling per day during the various periods in 1998 and 2001. Values are means  $\pm$  S.D. Different subscripts indicate significant differences.

tight huddles during pairing and incubation period, respectively (Fig. 3).

During the pairing period in 2001, pairs spent  $22 \pm 15\%$  of their time huddling per day, including  $12 \pm 11\%$  in tight huddles. Thus, during the latter period more than 50% of the birds' huddling time was spent at ambient temperatures above 20 °C (Fig. 3).

During the pairing period, the three males in 1998 spent significantly more time huddling per day than the five pairs in 2001 (7%,  $t = -2.693$ ,  $p = 0.008$ ). However, the three males in 1998 spent significantly less time in tight huddles per day than the five pairs in 2001 (6%,  $U = 3627.5$ ,  $p = 0.008$ , Fig. 3). Hence, these results show differences between years in the time spent huddling and tight huddling per day during these two pairing periods.

In 1998, males spent more time huddling per day during the incubation period than during the pairing period (11%,  $t = -4.59$ ,  $p < 0.001$ ). They also spent significantly more time tight huddling per day during the incubation period than during the pairing period (10%,  $U = 3495.5$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 3). Thus, males huddled more during the incubation period than during the pairing period.

### 3.3.2. Individual comparisons

During the pairing period in 2001, each pair spent between 20% and 24% of their daily time huddling, including between 9% and 13% that was spent tight huddling. There was no significant difference between individual in the time spent huddling or tight huddling per day ( $F_{4,88} = 0.175$ ,  $p = 0.951$  and  $H = 0.609$ ,  $p = 0.962$ , respectively).

During the breeding cycle in 1998, each male spent between 29% and 45% of its time huddling and between 11% and 14% tight huddling (Fig. 4). Inter-individual differences can be noticed ( $F_{2,287} = 12.874$ ,  $p < 0.001$ ), as male 2 spent less time huddling per day than the other two males (Tukey post hoc test,  $p < 0.05$ ). Comparing the inter-individual behavior during the pairing period, male 1 spent significantly more time huddling than the two other males ( $F_{2,57} = 27$ ,  $p < 0.001$ , Tukey post hoc test,  $p < 0.05$ ). During the incubation period, however, all three

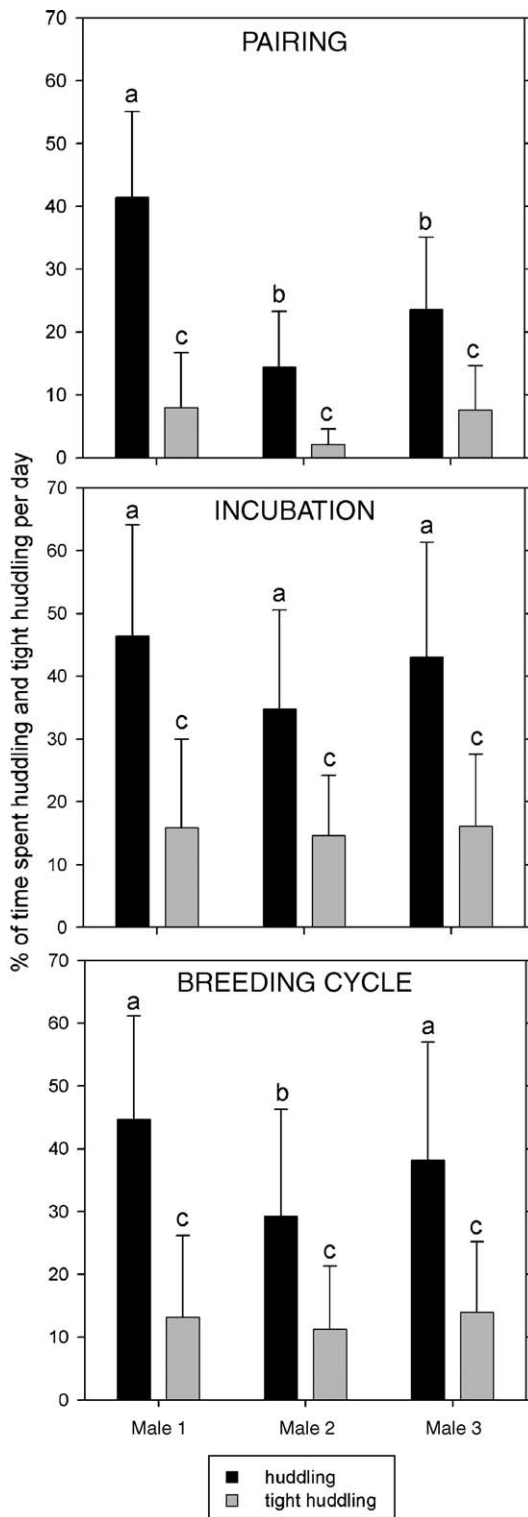


Fig. 4. Percentage of time spent huddling and tight huddling per day by the three males in 1998. Values are means  $\pm$  S.D. Different subscripts indicate significant differences.

males spent the same proportion of time huddling per day ( $H=5.218$ ,  $df=2$ ,  $p=0.074$ ).

Furthermore, no inter-individual differences were found in their tight huddling behavior (entire breeding cycle:  $H=1.792$ ,  $df=2$ ,  $p=0.408$ ; pairing period:  $H=5.218$ ,  $df=2$ ,  $p=0.074$ ;

incubation period:  $H=0.334$ ,  $df=2$ ,  $p=0.846$ ). Hence, even if there were small differences in the time spent huddling per day during the pairing period, the three males had similar access to the warmth of the huddling groups during their breeding cycle.

By analyzing the external temperatures recorded for the three males, we could also determine how much time they spent at ambient temperatures above 0 °C, since the temperature range of the sensors was between  $-2.5$  °C and  $+22.7$  °C. The three males spent on average  $28 \pm 11\%$ ,  $43 \pm 11\%$  and  $38 \pm 13\%$  at ambient temperatures above 0 °C during the pairing period, incubation and when considering the overall breeding cycle, respectively.

#### 4. Discussion

The average daily body mass loss of our five equipped birds was of 119 g/day, which is relatively low when compared with previous studies (124 [2], 133 [14] and 137 g/day [9]). This suggests that the effect of capture and instrumentation on birds was minor.

##### 4.1. Nycthemeral distribution of huddling

The birds showed a strong preference to huddle at nighttime, during both pairing and incubation periods, which is essentially consistent with previous studies. Prévost [2] noticed that huddles during the pairing period were mostly nocturnal. Kirkwood and Robertson [10] made the same observations for females on their way to forage at sea. During incubation, Prévost [2] suggested that huddling is continuous and would last throughout the day, independently of the nycthemeral rhythm. However, we show here that huddling during both pairing and incubation periods occurs preferentially at night: 96% of the birds' huddling time occurred at night during incubation, while night made up 73% of the daily period. This might be explained by the lowered standard operative temperatures at night, when radiation from the sun is zero ( $0 \text{ J/cm}^2$  from 18 p.m. to 9 a.m. local time, May–July), which in turn might prompt the birds to huddle. Huddling at night can also be linked to sleep. Miché et al. [15] showed that a day–night rhythm seems to persist for birds even at the end of May, with individual differences. Furthermore, the time spent sleeping increases as the fasting period progresses in the emperor penguin [16], which is possibly linked to an energy saving strategy. During tight huddles, we observed birds with eyes closed. We therefore suggest that huddling, and especially tight huddling, is associated with sleep.

##### 4.2. Huddling behavior

###### 4.2.1. General discussion

We found that equipped birds engaged in several huddling and tight huddling bouts per day. On average, over the 1998 breeding cycle, males engaged in  $6 \pm 3$  huddling bouts and  $2 \pm 2$  tight huddling bouts per day. Furthermore, our results show that huddling bout duration is highly variable, ranging from a

few minutes up to almost 12 h. Surprisingly, the average duration of huddling bouts is short ( $1.6 \pm 1.7$  h, with about 75% of the huddling episodes lasting less than 2 h). Thus, contrary to the view established from previous studies [2,10], huddling is a discontinuous phenomenon, birds being engaged in several but short lasting huddling episodes per day.

Prévost [2] reported that during incubation huddles lasted for hours or days and consisted of the same group, which was pushed by the wind. Kirkwood and Robertson [10] were the first to study the duration of huddling episodes in females during foraging trips to sea. They used data loggers attached to individuals but their sampling interval for light and temperature measurements (15 min) was relatively long. Their data with respect to huddling bout duration differ from our findings. In the Australian colony, huddling bouts lasted on average  $12.2 \pm 7.4$  and  $8.8 \pm 8.8$  h in May and August, respectively. The longest huddle lasted 30 h and was recorded in August. However, the data set of that study was relatively small. The differences in huddling behavior observed between the Australian and the current study could be explained by the more southerly location of the Australian colony ( $67^{\circ}23'S$  and  $67^{\circ}28'S$ ) and its more severe meteorological conditions and/or by the rather long sampling interval used.

One important factor, which is shown by our data and had not yet been considered before, is the heterogeneous appearance of huddling groups. Huddles are often comprised of different sub-groups, some of which consist of penguins tightly packed, while others are made up of dissociated birds (Fig. 5). In fact, our data describes the huddling behavior of individuals and not the overall huddling behavior of the 2500 males in the colony. This explains the short duration of huddling bouts recorded in several birds in this study, while the overall group might appear to be huddling tightly when observed from the outside [2]. This heterogeneity, that is the distinction between “huddling individuals” that are closely packed, and the “huddling group” which is composed of several groups of huddling and non-huddling birds, should therefore now be considered as important for the understanding of emperor penguin huddling behavior.

#### 4.2.2. Comparison between pairing and incubation

Huddling and tight huddling bouts during the 1998 incubation period were more frequent than during the pairing period. In contrast, huddling and tight huddling bout duration during the pairing and incubation period in 1998 was not different. As a consequence, males spent in total more time huddling and tight huddling per day during the incubation period ( $42 \pm 18\%$ ,  $16 \pm 12\%$ ) than during the pairing period ( $29 \pm 17\%$ ,  $6 \pm 7\%$ ). During incubation, penguins were also subjected to higher wind speeds and lower external temperatures (Table 1). The difference in their huddling behavior might therefore be explained by the more severe meteorological conditions encountered during the incubation period. It might also be explained by the fact that the males' activity is reduced to a minimum when incubating the egg. During courtship, pairs have to sing, display and copulate, and are more spread out within the colony [12]. During the incubation period, however, movements of birds are restricted to their minimum, so that birds stay close together even when not huddling.

#### 4.2.3. Comparison between pairing periods in 1998 and 2001

Birds during the 1998 pairing period engaged in more huddling bouts per day that lasted for a shorter duration than birds during the 2001 pairing period. The three males in 1998 spent significantly more time huddling per day ( $29 \pm 17\%$ ) than the five pairs ( $22 \pm 15\%$ ) in 2001. Conversely, the tight huddling bout duration was similar during both years, although birds in 2001 engaged in more tight huddling bouts per day. Consequently, the five pairs in 2001 spent a significantly greater time tight huddling per day ( $12 \pm 11\%$ ) than the three males in 1998 ( $6 \pm 7\%$ ).

One might expect that for a given colony, huddling behavior will change according to meteorological conditions. Our results suggest that birds behaved differently during the pairing periods of 1998 and 2001, unless the differences in huddling bout duration were due to the different types of data loggers used, their position on the birds, or the chosen sampling interval. Meteorological conditions, however, were similar during both years. The egg-laying date of the five females during 2001 is known, but unknown for 1998. A shift in egg-laying date and



Fig. 5. Picture of the wintering group at Pointe Géologie, which consists of about 2500 males, illustrating the heterogeneity of the huddling group.

thus in the behavior of the males in 1998 might explain the observed difference in huddling behavior. Also, the study period was different between years. In 2001, we recorded data for the pairing period between April 27 and May 22, while in 1998 data were recorded between April 5 and May 31. This larger recording period might also explain the slight differences we observed in huddling behavior. For a better comparison of huddling behavior between years, we should focus on the incubation period when all other activities besides huddling are minimal. In parallel, the influence of meteorological factors on huddling occurrence should be investigated.

#### 4.2.4. Inter-individual comparison

Noske [17] showed in varied Sittellas (*Daphoenositta chrysoptera*) that more dominant and older males acted as sentinels, protecting juveniles situated in the centre of a huddling group. In contrast, Calf et al. [18] showed that in captive bronze Mannikins (*Lonchura cucullata*) dominant individuals obtained the central position within a huddle. Considering emperor penguins, we could firstly hypothesize that there could be individual differences in access to the warmth within huddles, that might rely on the amount of body fat stores of individuals and/or their breeding experience. Emperor penguins are a long-lived species: males and females begin to breed at about 5 to 6 years of age and can breed up to an age of 30–35 years [12]. Depending on its body fuel reserves, the body mass of a male at the beginning of its fast can range from about 30 to 42 kg [2]. However, a second opposed hypothesis could rely on the fact that emperor penguins are highly social, with no territory, and that major individual differences in access to the warmth within huddles could jeopardize the advantages of social thermoregulation and therefore the breeding success and survival of the birds.

Interestingly therefore, we found no differences in the number of huddling and tight huddling bouts birds engaged in per day during the periods we studied (pairing periods in 1998 and 2001 and incubation period in 1998 only). Moreover, the three males equipped in 1998 engaged in huddling and tight huddling bouts of equivalent duration during the incubation period. In contrast, during the pairing period, one male (male 2) behaved differently, with huddling and tight huddling bouts of shorter duration. Unfortunately again, we do not know the egg-laying date for 1998. The observed difference between individuals could be explained by the following consideration: it is possible that males 1 and 3 were already incubating, while male 2, which engaged in less huddling behavior, had not started to incubate yet. However, during the 2001 pairing period, just before the egg-laying by the five females, the five pairs showed a huddling, and tight huddling behavior, extremely similar with respect to the durations of the huddling bouts. We can therefore conclude that, although the duration of huddling and tight huddling bouts was short and of variable duration within individuals, the duration of huddling bouts was similar between all birds. The high variability in huddling bout duration we observed within individuals might have also masked differences between birds.

Although birds displayed short and variable durations of huddling bouts and made several huddling bouts per day, there were no inter-individual differences in the time they spent huddling per day, except for pairing 1998. Moreover, the time spent tight huddling per day was similar between birds, despite the fact that they were always engaged in different sub-groups within the colony that consisted of 6000 birds during the pairing period and 2500 males during incubation. Birds then exhibited the same thermoregulatory behavior and had equal access to the thermal benefits of huddles. The body mass of our studied birds at the point of instrumentation was relatively close, ranging from 35 to 41 kg in 2001 and from 30 to 35 kg in 1998. Nevertheless, a difference in 5 kg of fat could make a major difference to endure the winter fast. At a daily body mass loss of 130 g, an extra 5 kg would indeed enable birds to prolong their fast for as long as 38 days. When selecting our study animals, we probably chose eight experienced breeders with sufficient body fat reserves. In the future, it would be most interesting to sample males across a wider body mass range or birds of different age, in order to investigate further inter-individual differences. However, our results clearly show that the time spent huddling by the equipped birds did not differ and that huddling benefits therefore seem to be equally partitioned between birds. Heterogeneity within a group and the rapid switches of individuals between a tight and a loose huddling formation are probably key factors explaining these observations.

#### 4.3. Temperatures reached inside huddles

Jarman [11] and Kirkwood and Robertson [10] both emphasized the effect of heating inside huddles, with ambient temperatures rising up to 20 °C and beyond (temperatures exceeded 23 °C, which was the upper limit for the sensors used by Kirkwood and Robertson [10]). Jarman [11] reported one record of 30 °C inside a natural huddle. One striking result of our study is then the high frequency with which huddles exceeded 20 °C. During the 2001 pairing period, 58% of the huddling bouts showed ambient temperatures above 20 °C. Similarly, throughout the 1998 breeding cycle, 37% of the huddling bouts showed ambient temperatures above 20 °C. This appears to play an important role in energy savings, though, paradoxically, these ambient temperatures are higher than the upper critical temperatures of emperor penguins.

The maximum ambient temperature recorded during our study was 37.5 °C, which is close to the birds' deep body temperature [5–7]. This suggests that tight huddles could be considered as an adiabatic enclosure, at least when considering the lateral parts of the penguins' bodies. We assume that the 1.2 cm air layer [19] trapped inside the plumage of emperor penguins progressively disappears as the huddle gets tighter. An equilibrium point is then reached, at which the surface temperature of the feathers corresponds to the body temperature of the birds. An increase in feather temperature from 20 °C to 37.5 °C can occur in less than 2 h, and this temperature increase is asymptotic at about 37.5 °C. No heat exchange can take place between the lateral parts of birds and

the environment in such a situation, reducing heat loss to its minimum. The fact that huddling bouts with temperatures above 20 °C make up a great proportion of their overall huddling bouts (almost half of all huddling bouts) implies that this might represent an energy saving strategy. We can easily think that the tighter penguins huddle, the more they (1) reduce the surface area subjected to heat loss and (2) reduce the difference in a temperature gradient. Prévost [2] reported that density inside such tight huddling sub-groups could be up to 10 birds/m<sup>2</sup>. Pressure may be so high inside such groups a bird can be pushed up until it ends lying on top of its congeners (C. Gilbert, personal observation). Hence, at these densities, the only exposed surfaces of birds are their head and upper back, which would enhance energy savings. In contrast, tight huddling and any increase to such unexpected high ambient temperatures (up to 37.5 °C) within tight huddling groups might be risky and disadvantageous. Firstly, it could be a problem during incubation for egg development, as eggs have to be incubated at a temperature of about 35 °C [8]. However, the proportion of time spent tight huddling is higher during incubation (16±12%) than during the pairing period (6±7%). This would mean that tight huddling is not a limitation for the egg incubation or the breeders' reproductive success. Secondly, tight huddling could lead to hyperthermia. Such temperatures are indeed well above those that induce severe heat stress in the laboratory. Pinshow et al. [7] showed that, above 25 °C, isolated emperor penguins had evaporative water losses five times higher than penguins inside their thermoneutral zone. Such a heavy water loss would be incompatible with the 4-month fast of incubating males. Deep body temperature recordings of birds during tight huddling are therefore needed to investigate if tight huddling could trigger hyperthermia.

During the breeding cycle in 1998, the three males spent 38±18% of their time huddling per day, including 13±12% spent tight huddling. Furthermore, during the pairing period, the three males spent on average 28±11% at ambient temperatures above 0 °C. The equivalent values for the incubation period and the overall breeding cycle were 43±11% and 38±13%, respectively. These daily periods spent at temperatures above 0 °C (as detected from the temperature sensors) were identical to the daily periods when birds engaged in huddling, as determined by the light sensors. Although we found that throughout their breeding cycle birds spent on average only 38% of their daily time huddling, remaining in a group during the remainder of the day (even if less densely packed), must give birds a major energetic benefit by protecting them from the wind. Classically, huddling benefits are described as (1) decreasing heat loss for individuals in a huddle because of the reduced surface area to volume ratio of the huddling group [20–22] and (2) induction of a favorable microclimate by grouping [21,23]. Our data support this view. Penguins during the pairing and incubation periods can adjust their exposed body surface areas by grouping loosely or tightly. This enables them to spend a large proportion of their time at temperatures above 0 °C, while external temperatures are on average –17 °C. The energetic benefits that accrue from such thermoregulatory behavior of emperor penguins needs to be further investigated.

## 5. Conclusion

Huddling behavior of emperor penguins is a far more complex behavior than previously described. Birds make several huddling and tight huddling bouts per day, which are typically of relatively short duration. Heterogeneity within the general huddling group ensures that each individual has equal access to the warmth of huddles. Maximum ambient temperatures recorded within tight huddles reach the birds' deep body temperature. Thus, by huddling together, emperor penguins generate a "tropical" environment in one of the coldest environment on earth, which raises questions about how they manage to cope with it.

## Acknowledgements

Field work was financially and logistically supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). We thank the 48th and 51st expedition at Dumont d'Urville station for technical assistance, Météo France for meteorological data, and Drs. S. Blanc and M. Enstipp for manuscript revision.

## References

- [1] Ancel A, Kooyman GL, Ponganis PJ, Gendner J-P, Lignon J, Mestre X, et al. Foraging behaviour of emperor penguins as a resource detector in winter and summer. *Nature* 1992;360:336–9.
- [2] Prévost J. *Ecologie du manchot empereur. Expéditions polaires françaises*. Paris: Hermann Press; 1961. 204 pp.
- [3] Isenmann P. Contribution à l'éthologie et à l'écologie du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). *Oiseau RFO* 1971;40:136–59.
- [4] Le Maho Y. The emperor penguin: a strategy to live and breed in the cold. *Am Sci* 1977;65:680–93.
- [5] Boyd JC, Sladen WJL. Telemetry studies of the internal body temperatures of Adélie and emperor penguins at cape Crozier, Ross Island, Antarctica. *Auk* 1971;88:366–80.
- [6] Le Maho Y, Delclitte P, Chatonnet J. Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am J Physiol* 1976;231:913–22.
- [7] Pinshow B, Fedak MA, Battles DR, Schmidt-Nielsen K. Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. *Am J Physiol* 1976;231:903–12.
- [8] Prévost J, Sapin-Jaloustre J. A propos des premières mesures de topographie thermique chez les Sphéniscidés de la Terre Adélie. *Oiseau RFO* 1964;34:52–90.
- [9] Ancel A, Visser H, Handrich Y, Masman D, Le Maho Y. Energy saving in huddling penguins. *Nature* 1997;385:304–5.
- [10] Kirkwood R, Robertson G. The occurrence and purpose of huddling by emperor penguins during foraging trips. *Emu* 1999;99:40–5.
- [11] Jarman M. Experiments on the emperor penguin in various thermal environments. *Bull-Br Antarct Surv* 1973;33–34:57–63.
- [12] Jouventin P. Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *Terre Vie* 1971;25:510–86.
- [13] Barbraud C, Weimerskirch H. Emperor penguins and climate change. *Nature* 2001;411:183–6.
- [14] Groscolas R. The use of body mass loss to estimate metabolic rate in fasting sea birds: a critical examination based on emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*). *Comp Biochem Physiol* 1988;90A: 361–6.
- [15] Miché F, Vivien-Roels B, Pévet P, Spehner C, Robin J-P, Le Maho Y. Daily pattern of melatonin secretion in an Antarctic bird, the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*: seasonal variations, effect of constant illumination and

- of administration of isoproterenol or propranolol. Gen Comp Endocr 1991;84:249–63.
- [16] Dewasmes G, Buchet C, Geloën A, Le Maho Y. Sleep changes in emperor penguins during fasting. Am J Physiol 1989;25:R476–80.
- [17] Noske RA. Huddle-roosting behaviour of the Varied Tit *Daphoenositta chrysoptera* in relation to social status. Emu 1985;85:188–94.
- [18] Calf K, Adams N, Slotow R. Dominance and huddling behaviour in Bronze Mannikin *Lonchura cucullata* flocks. Ibis 2002;144:488–93.
- [19] Dawson C, Vincent JFV, Jeronimidis G, Rice G, Forshaw P. Heat transfer through penguin feathers. J Theor Biol 1999;199:291–5.
- [20] Contreras LC. Bioenergetics of huddling—test of a psycho-social hypothesis. J Mammal 1984;65:256–62.
- [21] Vickery WL, Millar JS. The energetics of huddling by endotherms. Oikos 1984;43:88–93.
- [22] Canals M, Rosenmann M, Bozinovic F. Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. Acta Theriol 1997;42:321–8.
- [23] Hayes JP, Speakman JR, Racey PA. The contributions of local heating and reducing exposed surface-area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). Physiol Zool 1992;65:742–62.

## ***Article 2***

**Gilbert C.,** Robertson G., Le Maho Y., Ancel A. How do meteorological factors affect the huddling behaviour of emperor penguins?

(en révision). *Polar Biology*.



## **How do weather conditions affect the huddling behaviour of emperor penguins?**

**Caroline Gilbert<sup>1\*</sup>, Graham Robertson<sup>2</sup>, Yvon Le Maho<sup>1</sup>, André Ancel<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> IPHC-DEPE, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien - Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UMR 7178, CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), ULP (Université Louis Pasteur); 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.

<sup>2</sup> Australian Antarctic Division; Channel Highway, Kingston, Tasmania 7050, Australia.

\* Author for correspondence: [caroline.gilbert@c-strasbourg.fr](mailto:caroline.gilbert@c-strasbourg.fr)

IPHC-DEPE, UMR 7178, CNRS, ULP; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.

Tel: + 33 3 88 10 69 12

Fax: + 33 3 88 10 69 06

## **Abstract**

Huddling allows emperor penguins to conserve energy and survive their long winter fast while facing harsh climatic conditions. Here we report the first investigation into the effects of changes in wind speed and ambient temperature on different components of penguin huddling behaviour. We attached light and temperature recorders to male emperor penguins at the Pointe Géologie colony, Antarctica, which recorded huddling events. We then compared the frequency, duration, occurrence and intensity of huddling bouts, with ambient air temperatures and wind speeds. Huddling occurrence increased with lower ambient temperatures and higher wind speeds, whereas huddling intensity was mainly enhanced by lower ambient temperatures. Moreover, huddling group movements were linked to wind direction and its global density to lower ambient temperatures. Hence, emperor penguins complex huddling behaviour was modulated differently depending on these two parameters. Weather conditions may then affect emperor penguins ability to save energy and survive their winter fast.

## Introduction

The emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) is the only bird that breeds during the Antarctic winter on fast-ice, far from the open sea where it exclusively feeds. Male emperor penguins have to fast for about 4 months to complete their breeding cycle during the polar winter. Their ambulatory incubation and the absence of territoriality (Jouventin 1971) permit them to form huddles throughout their fast.

Huddling is a key factor enabling emperor penguins to save energy during their long winter fast, decreasing energy expenditure by 16% (Ancel et al. 1997). Penguins prevented from huddling would only be able to fast for about 3 months before reaching a critical body mass that would force them to abandon their egg to forage at sea (Ancel et al. 1997). Contrary to the classic view (Prévost 1961; Mougin 1966; Kirkwood and Robertson 1999), huddling episodes of emperor penguins are discontinuous and of short, albeit variable, duration, with temperatures inside groups reaching as much as 37.5°C (Gilbert et al. 2006). Generating ambient temperatures above 20°C while huddling enables penguins to slightly lower or maintain their deep body temperature (Gilbert et al. 2007). This 20°C step corresponds to the upper critical temperature of emperor penguins, above which their metabolic rate increases through enhanced heat losses and their body temperature raises in less than 2 hours (Groscolas 1975; Le Maho et al. 1976; Pinshow et al. 1976). Hence, the fact that no hyperthermia was measured during especially warm huddling events suggests that emperor penguins depress their metabolic rate and save energy (Gilbert et al. 2007).

Given the high importance of huddling in emperor penguins' survival, studies in the 1960s attempted to explain how huddles form and break. It was suggested that huddling forms more frequently during unfavourable meteorological conditions, especially high wind speeds (Prévost 1961; Prévost 1963; Birr 1968). Furthermore, breeders supposedly move according to wind direction, so that individuals exposed to the wind move to reach the opposite, sheltered side of the group (Prévost 1961; Birr 1968). Mougin (1966) also suggested that huddles break up because of a rise in ambient temperature, and/or birds struggling. However, these pioneering studies relied on observations and despite the fact that it is widely admitted in the literature that huddling is influenced by weather conditions, no detailed study at that time investigated the effect of meteorological parameters on different components of penguins' huddling behaviour. The aim of this study was then to assess in which ways two main meteorological parameters (wind speed and ambient temperature) experienced by breeding birds influence their huddling behaviour.

In this paper we report the results (1) to determine how overall group density and group movements are influenced by meteorological parameters; (2) to investigate the effect of wind speed and ambient temperature on the huddling behaviour of individual birds (number of huddling bouts engaged in per day; duration of individual huddling bouts; overall time spent huddling per day) and to determine a potential threshold for wind speed and/or ambient temperature that induces huddling.

## **Materials and Methods**

This study took place at the emperor penguin colony of Pointe Géologie, Dumont d'Urville, in Terre Adélie, Antarctica (66°40'S, 140°01'E). About 3000 pairs of emperor penguins breed here in a valley between islands and the mainland known as "Vallée des Martyrs" (**Figure 1**; see earlier descriptions in Prévost 1961). Its size has remained constant since the early 1980's (Barbraud and Weimerskirch 2001).

### **Meteorological data**

Meteorological data (ambient temperature, wind speed and wind direction) were not collected at the colony in 1998, but were collected at Dumont d'Urville Météo France Station (ca. 500 m from the colony, altitude of 43 m) and averaged over 3-hourly periods. Between 1999 and 2001, ambient temperature and wind speed were collected at both the colony and the station. Except on days of particular adverse weather conditions, data at the colony were recorded daily during winter, one metre above the surface (corresponding to a mean shoulder penguin height; Prévost 1961), at the four cardinal points of the huddling penguins using hand-held instruments (Testo 490, Testo SARL, France). To better estimate the external conditions experienced by the birds in the colony during winter 1998, we compared the meteorological data recorded in the colony with the meteorological station data between May 31<sup>st</sup> and July 10<sup>th</sup>, 2000 and 2001, and between May 31<sup>st</sup> and July 29<sup>th</sup>, 1999. All data were normally distributed and slopes for the 3 years were not significantly different, so that we pooled data.

### **Huddling behaviour during winter 1998**

During late courtship, at the beginning of May, three males were equipped with Time Depth Recorders (TDR, Mk5, Wildlife Computers, USA; 50 g, 8 x 3.1 x 1 cm) glued to feathers on their lower back (for details see Gilbert et al. 2006). The TDRs recorded temperature (range -2.5°C to +22.7°C; accuracy 0.1°C) and light intensity (arbitrary units) every minute during the penguins entire incubation. Devices were calibrated before and after

deployment. When the females returned from their foraging trip at sea, TDRs were removed. All the three pairs completed their breeding cycle successfully.

The males' huddling behaviour was analyzed between June 1<sup>st</sup> and July 15<sup>th</sup> 1998. A light intensity (LI) record of 0 was taken as the beginning of a huddling bout, when the bird's back was completely covered by another bird situated behind it. Complementary information about the density of the huddles was provided by the temperature sensors of the TDRs, since the recorded temperature increased when birds huddled closer to each other. The birds' behaviour was divided into "non-huddling" ( $LI > 0$ ) and "huddling" ( $LI = 0$ ), among which we considered two categories: "loose huddling", when  $LI = 0$  and ambient temperature  $< 20^{\circ}\text{C}$ , and "tight huddling", when  $LI = 0$  and ambient temperature  $\geq 20^{\circ}\text{C}$ . We chose a threshold of  $20^{\circ}\text{C}$  to discriminate tight huddling bouts, this value corresponding to the temperature above which emperor penguins increase their metabolic rate, and show signs of enhanced heat losses and hyperthermia in lab experiments (Groscolas 1975; Le Maho et al. 1976; Pinshow et al. 1976). When calculating mean loose and tight huddling bouts durations per day, we only considered bouts  $> 10$  minutes. We also calculated the mean number of loose and tight huddling bouts per day, and the total time spent loose or tight huddling per day. There were no significant differences within males for these parameters. We also averaged the adjusted daily temperature and wind speed data, from June 1<sup>st</sup> until July 15<sup>th</sup> 1998. We then performed Spearman correlations on ranks (data were not normally distributed) between huddling and meteorological parameters.

Moreover, in front of each 3-hourly meteorological data, we coded 1 if the male was loose huddling within this range of time and 0 if it was not. We also coded 1 if the male was tight huddling within this class of time and 0 if it was not (thus either loose huddling or non-huddling). As there were no individual differences, we pooled data for the 3 males and averaged wind speed and temperature for the three categories, "1 = loose huddling" ( $n = 835$ ), "0 = non-huddling" ( $n = 241$ ), "1 = tight huddling" ( $n = 415$ ). A Kruskal-Wallis Anova (data were not normally distributed) was used to compare weather conditions when males were "tight huddling", "loose huddling" or "non-huddling". Using the codes "1 = loose huddling" and "0 = non-huddling", pooled for the 3 males, in front of each 3-hourly meteorological data, we used a multiple logistic regression to test the effects of both wind and temperature on loose huddling occurrence. We repeated the same analysis for tight huddling occurrence.

### **Huddling group density during winter 2000**

The position and form of the huddling group was determined using a differential GPS (Trimble GeoExplorer II; Trimble Navigation Limited, USA) and the analysis software

“Pathfinder” (Trimble GPS Pathfinder Office Software, version 2.11; Trimble Navigation Limited, USA). Data was collected once a day by passing round very slowly the colony at a distance of about 5 meters. No birds were observed to react to the presence of the observer. Emperor penguins at Pointe Géologie have been exposed to a range of human activities for 50 years and may have habituated to non-invasive, human activities.

GPS locations were used to calculate the area of ice occupied by the birds between June 1<sup>st</sup> and July 10<sup>th</sup>. During this period, the number of birds in the colony is relatively constant and consists of incubating males only (Prévost 1961). We therefore calculated the mean group density of birds, by dividing the number of males (2540 were counted in mid June 2000) by the area occupied by the group.

We performed a Pearson correlation (data were normally distributed) for the 30 days of GPS locations and the ambient temperature and wind speed measured concurrently in the colony. Group movements were furthermore related to wind direction.

Statistical analysis was performed using SigmaStat, version 2.03 (SYSTAT Software Inc., USA). All values reported are means  $\pm$  SD. The threshold of 5% was taken to determine significance.

## **Results**

### **Meteorological data**

During the winters 1999 to 2001, mean wind speed recorded at the colony site was  $4.3 \pm 0.5 \text{ m s}^{-1}$ , while it was  $7.7 \pm 0.7 \text{ m s}^{-1}$  at the meteorological station. Similarly, mean ambient temperature recorded at the colony site was  $-16.1 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , while it was  $-17.4 \pm 0.9^\circ\text{C}$  at the station. We obtained the following significant correction factors based on the regression analysis of data pooled for 3 years: ambient-temperature-colony =  $0.919 \cdot \text{ambient-temperature-station}$  ( $r^2 = 0.952$ ,  $n=109$ ); wind-speed-colony =  $0.561 \cdot \text{wind-speed-station}$  ( $r^2 = 0.831$ ,  $n=109$ ).

Adjusting the measured station values for 1998 ( $-18.1 \pm 5.1^\circ\text{C}$  and  $8.3 \pm 5.7 \text{ m s}^{-1}$ ), gives mean values for ambient temperature and wind speed in the colony of  $-16.5 \pm 4.6^\circ\text{C}$  and  $4.6 \pm 3.2 \text{ m s}^{-1}$ , respectively. In our following analysis we used these adjusted values, which should be closer to the environmental conditions experienced by the birds.

### **Effects of ambient temperatures and wind speed on huddling behaviour**

A total of 1203 loose huddling bouts and 448 tight huddling bouts were analysed. During their incubation period, the three males engaged on average in  $6 \pm 2$  loose and  $3 \pm 1$  tight huddling bouts per day (**Table 1**). Wind speed only had a significant positive effect on

the frequency of loose huddling bouts, while temperature only had a significant positive effect on the frequency of tight huddling bouts (**Table 1**).

Mean loose and tight huddling bout durations were short and variable, lasting on average less than 2 hours (**Table 1**). Loose huddling bout durations were negatively correlated with ambient temperature only. Tight huddling bout durations were neither correlated with wind speed ( $p = 0.61$ ), nor with ambient temperature ( $p = 0.15$ ; **Table 1**).

Between June 1<sup>st</sup> and July 15<sup>th</sup> 1998, birds spent on average  $42.3 \pm 12.3\%$  of their daily time loose huddling, and  $14.5 \pm 8.0\%$  tight huddling (**Table 1**). The time birds spent loose huddling per day (**Figure 2**) was positively correlated with wind speed and negatively correlated with ambient temperature (**Table 1**). By contrast, the time birds spent tight huddling per day was neither correlated with wind speed, nor with temperature (**Table 1**).

The onset of loose and tight huddling bouts was both influenced by ambient temperature and wind speed. Ambient temperatures were significantly lower by  $1.8^{\circ}\text{C}$  and  $2.3^{\circ}\text{C}$  when males were “non-huddling” than when they were respectively loose and tight huddling (**Figure 3a**). In the same way, wind speeds were significantly higher by  $1.1\text{m s}^{-1}$  and  $0.9\text{m s}^{-1}$  when males were “non-huddling” than when they were huddling loosely and tightly, respectively (**Figure 3b**).

The probability of loose huddling occurrence could be predicted through logistic regression: both wind speed and ambient temperature had equivalent effects on loose huddling occurrence (**Figure 4a**). If we consider for example a huddling probability threshold of 90% (solid grey line, **Figure 4a**), then for wind speeds of  $5\text{m s}^{-1}$ , the ambient temperature inducing huddling in 90% of the cases would be about  $-25^{\circ}\text{C}$  (left grey dotted arrow, **Figure 4a**). At a wind speed of  $15\text{m s}^{-1}$ , this temperature would be about  $-11^{\circ}\text{C}$  (right grey dotted arrow, **Figure 4a**). Loose huddling occurrence thus depended on both wind speed and ambient temperature. In the same way, the probability of tight huddling occurrence could be predicted through logistic regression, showing that temperature alone had a significant effect (**Figure 4b**). For a given tight huddling probability of 50% (solid grey line, **Figure 4b**), the triggering ambient temperature would be between  $-22^{\circ}\text{C}$  and  $-24^{\circ}\text{C}$  (grey dotted arrows, **Figure 4b**).

### **Huddling group movements and density in relation to wind and temperature**

Huddling groups of incubating birds during the winter in 2000 were moving under the dominant South-East oriented winds coming from the continent (on average:  $120 \pm 6^{\circ}$ , with 65% of winds blowing from sector  $120^{\circ}$ ). Groups used to go back and forth between the edge of the continent and the “Vallée des Martyrs” (**Figure 1**).

The area of the 2540 breeders group was on average  $1520 \pm 521\text{m}^2$ , which corresponded to a circle of 22.0 meters in radius. After subtraction of the 5m distance between the observer and the group, the mean area of ice occupied by the birds would have been  $916 \pm 411\text{m}^2$ . Taking into account the variability of the distance from the observer to the huddling group, the mean area of ice occupied by the birds would be  $1024 \pm 433$  and  $814 \pm 389\text{m}^2$  after subtraction of a 4 and 6m distance, respectively. Assuming that the number of birds was constant, the mean density of the huddling group was 2.8 birds per  $\text{m}^2$  (comprised between 2.5 and 3.1 birds per  $\text{m}^2$ ).

Between June 1<sup>st</sup> and July 10<sup>th</sup> 2000, mean ambient temperature measured in the colony was  $-15.9 \pm 4.1^\circ\text{C}$ , and mean wind speed was  $4.4 \pm 3.8\text{m s}^{-1}$ . Wind speed and ambient temperature were positively correlated ( $r = 0.45$ ,  $p = 0.01$ ). Temperature had a significant and positive effect on the area of ice occupied by the group (**Table 1**). For example, a decline in temperature of  $13^\circ\text{C}$  (from  $-10^\circ\text{C}$  to  $-23^\circ\text{C}$ ) induced nearly a twofold reduction in the area of ice occupied by the group (from 1218 to  $636\text{m}^2$ ). Unexpectedly, wind had no effect on the area occupied by the group (**Table 1**).

## Discussion

The site emperor penguins occupied and the movements they made during incubation were similar to those described in earlier studies (Prévost 1961; Prévost 1963; Mougin 1966; Birr 1968). The male huddling group moved back and forth under the influence of the dominant katabatic winds, which usually blew from the East-South-East. This pattern presumably helped breeders stay in their preferred area and avoid less favourable (i.e. unstable and rafted) sea-ice areas. The emperor penguins huddled in one large group with a mean density of  $2.8\text{ birds m}^{-2}$ , which is much lower than the maximum of 8-10  $\text{birds m}^{-2}$  recorded by Prévost (1961). The mean density in our study is considered to be “typical” of the range of densities shown by emperor penguins in general during winter, which usually gather in one group constituted of several sub-groups of different densities (Gilbert et al. 2006). Contrary to ambient temperatures, wind did not have any effect on the density of the global huddling group. However, when wind increased, so too did ambient temperatures. This is most likely because as wind speed increased (e.g. in atmospheric depressions), so too did ambient temperature. By contrast, in stable weather conditions (e.g. anticyclonic) winds are usually lower and ambient temperatures fall (except when katabatic winds prevail).

The fact that huddling behaviour of emperor penguins is enhanced by unfavourable weather conditions is consistent with findings for other birds species and mammals (Smith

1972; Grubb 1973; Meservey and Kraus 1976; Beal 1978; Batchelder et al. 1983; Canals et al. 1998; Ostner 2002; Le Bohec et al 2005). However, our results first show that emperor penguins were able to adapt their loose huddling behaviour differently as a response to both wind speed and ambient temperatures. Both ambient temperature and wind speed were predictors of loose huddling onset and occurrence, but these two parameters showed contrasted effects on huddling frequency and duration (**Table 1**). While huddling episodes in still cold conditions appeared stationary, those in strong wind had a higher turn-over rate. Therefore, cold induced huddling episodes lasted longer and by contrast, huddling groups induced by wind appear to continually break and reform. In the same way, the main meteorological factor influencing huddling group density was temperature, whereas group movements were influenced by wind direction. Huddling dynamics linked to weather conditions thus seem to be more complex than previously described.

Secondly, we showed that meteorological conditions had a lower impact on huddling intensity. Both ambient temperatures and wind speed influenced the onset of tight huddling, with a stronger effect for ambient temperatures, while temperature alone influenced occurrence of huddling density. Moreover, wind speed had no effect and ambient temperatures had little effect on tight huddling behaviour, increasing the number of tight huddling episodes (**Table 1**). Interestingly, penguins once involved in a huddle do not seem to adapt their huddling intensity to wind speed nor to ambient temperatures, but huddle tightly more frequently in case of lower ambient temperatures. We suggested previously that tight huddling in particular is critical for emperor penguins to save energy through a metabolic depression (Gilbert et al. 2007). This result may then be explained by the fact that tight huddling behaviour adjustments may depend more on other factors, intrinsic to penguins, such as their body fuel depletion, or their sleep and/or activity rhythms. It could be also that ambient temperatures were not sufficiently low to have an effect on total time spent tight huddling per day: with no wind, we showed that the ambient temperature at which 50% of the birds were likely to huddle was -9.5°C, whereas it was -24°C considering tight huddling.

These results point out the differential effect of temperature and wind on emperor penguins' huddling behaviour, suggesting a complex group regulation linked to meteorological conditions. However, in general, the main factor of the two studied influencing huddling seems to be ambient temperatures. An increase in temperature due to global climate changes thus might impact on penguins' huddling behaviour, their energy savings and thus presumably on their survival. Moreover, a 2.5°C increase has already been recorded at Dumont d'Urville in the 1970s (Barbraud and Weimerskirch 2001). This period of

higher winter temperatures was associated with a decreased sea-ice extent, and of a probable lower food availability, which corresponded with a period of low adult survival of the breeding population in Dumont d'Urville.

We focused in this first-approach study on two main meteorological parameters, studied independently. However, huddling could be caused by other external parameters, such as solar radiation or snow. Further studies are then required to gain a better understanding of the influence of weather conditions. Such studies should focus on the differences in huddling behaviour of incubating male emperor penguins over several years and at different colonies. As emperor penguin colonies are widespread around the Antarctic continent, and occur at different latitudes, birds are exposed to different local weather conditions which may vary from year to year. Such an approach (inter colony and inter annual comparisons) would allow modelling of the impact of climate changes on huddling behaviour, energy savings and survival.

### **Acknowledgements**

Field work was financially and logistically supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). All experiments were approved by the ethics committee of the French Polar Institute. Météo France generously provided meteorological data. We thank the 48<sup>th</sup>, 49<sup>th</sup>, 50<sup>th</sup> and 51<sup>st</sup> expedition at Dumont d'Urville station for technical assistance, and especially Mr. F. Blondel, J. Baudat and Y. Pont for their field work. We thank Dr. S. Blanc and Dr. M. Enstipp for manuscript revision.

## References

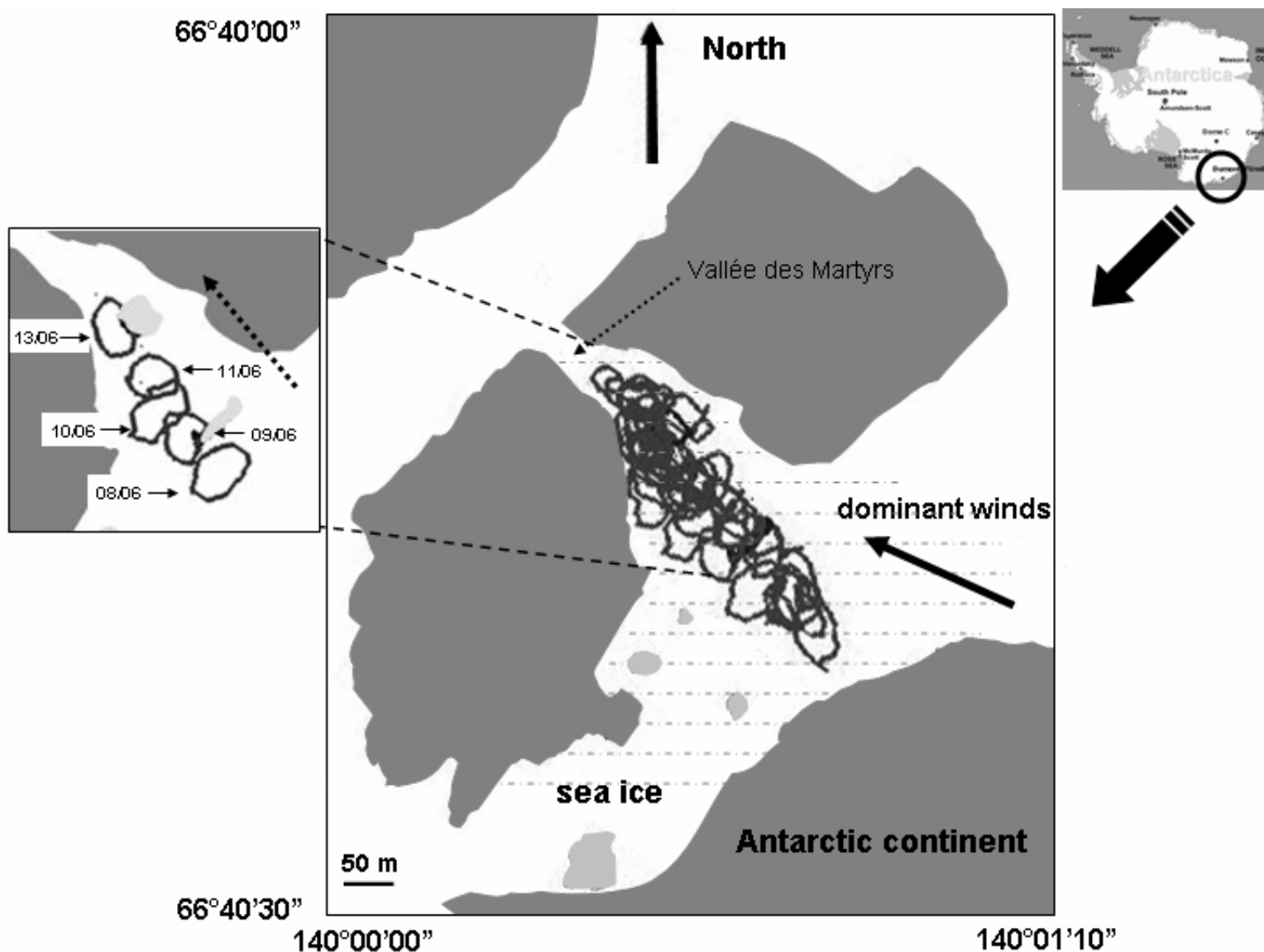
- Ancel A, Visser H, Handrich Y, Masman D, Le Maho Y (1997) Energy saving in huddling penguins. *Nature* 385: 304-305.
- Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411: 183-186.
- Batchelder P, Kinney RO, Demlow L, Lynch CB (1983) Effects of temperature and social interactions on huddling behavior in *Mus musculus*. *Physiol Behav* 31: 97-102.
- Beal KG (1978) Temperature-dependent reduction of individual distance in captive House-Sparrows. *Auk* 95: 195-196.
- Birr G (1968) Observations etho-écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie en 1966. *L'oiseau et la RFO* 38: 53-88.
- Canals M, Rosenmann M, Novoa FF, Bozinovic F (1998) Modulating factors of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriol* 43: 337-348.
- Gilbert C, Le Maho Y, Robertson G, Naito Y, Ancel A (2006) Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling. *Physiol Behav* 88: 479-488.
- Gilbert C, Le Maho Y, Perret M, Ancel A (2007) Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins. *Am J Physiol* 292: R176-185.
- Groscolas, R. (1975). Effet d'une exposition à la chaleur sur la température corporelle et quelques paramètres hématologiques du manchot empereur, *Aptenodytes forsteri*. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A: 533-543.
- Grubb TCJr (1973) Absence of "individual distance" in the Tree Swallow during adverse weather. *Auk* 90: 432-433.
- Jouventin P (1971) Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *La Terre et la Vie* 25: 510-586.
- Kirkwood R, Robertson G (1999). The occurrence and purpose of huddling by emperor penguins during foraging trips. *Emu* 99: 40-45.
- Le Bohec C, Gauthier-Clerc M, Le Maho Y (2005) Dynamics of crèche formation and the adaptive significance of crèching behaviour in the king penguin, *Aptenodytes patagonicus*. *Anim Behav* 70: 527-538.
- Le Maho Y, Delclitte P, Chatonnet J (1976) Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am J Physiol* 231: 913-922.
- Meservey WR, Kraus GF (1976) Absence of "individual distance" in three swallow species. *Auk* 93: 177-178.

- Mougin J-L (1966) Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. L'oiseau et la RFO 36: 167-226.
- Ostner J (2002) Social thermoregulation in redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). Folia Primatol 73: 175-180.
- Pinshow B, Fedak MA, Battles DR, Schmidt-Nielsen K (1976) Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. Am J Physiol 231: 903-912.
- Prévost J (1961) Ecologie du manchot empereur, Expéditions polaires françaises, Hermann Press, Paris, 204 pp.
- Prévost J (1963) Influence des facteurs bio-climatiques sur le nomadisme des manchots empereurs à la colonie de Pointe Géologie. L'oiseau et la RFO 33: 89-102.
- Smith SM (1972) Roosting aggregations of Bushtits in response to cold temperatures. Condor 74: 478-479.

Table 1: Effects of wind speed ( $\text{m.s}^{-1}$ ) and ambient temperature ( $^{\circ}\text{C}$ , under shelter) on the various aspects of huddling behaviour in incubating emperor penguins.

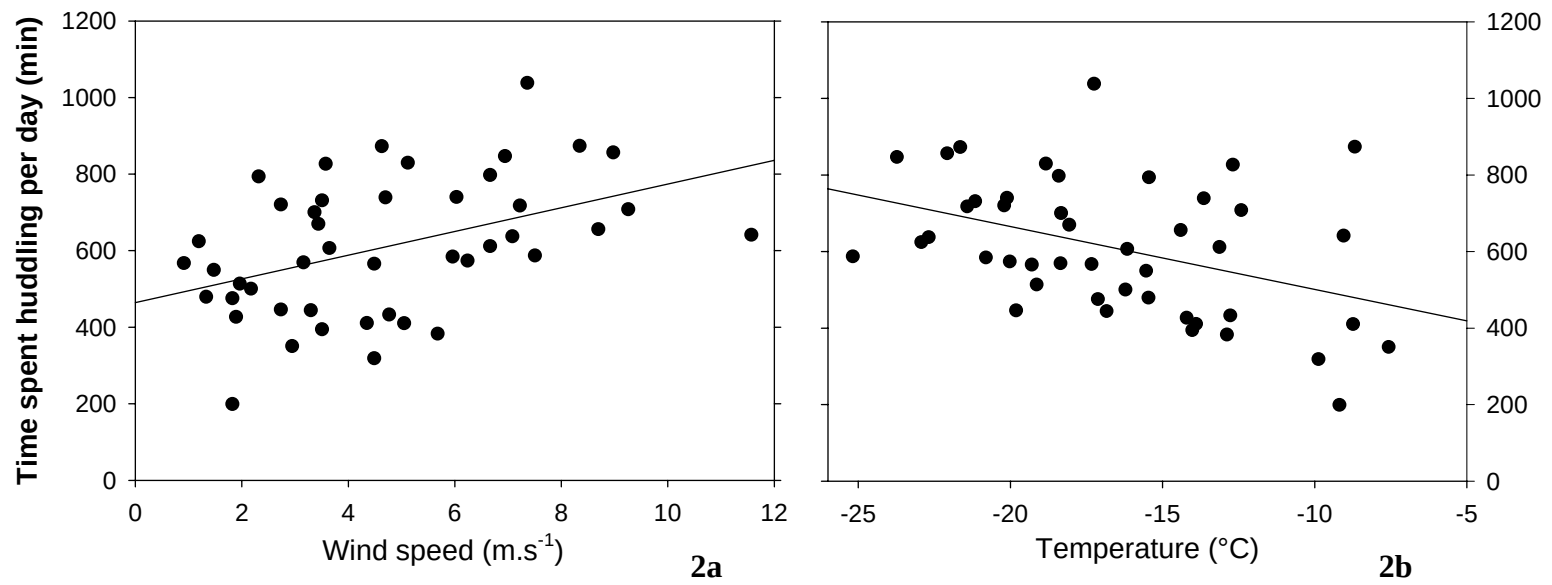
(LHB: loose huddling bout, THB: tight huddling bout, H: huddling, TH: tight huddling).

| Parameter                                          |                              | Mean            | Range       | Wind speed<br>(W)                                         | Temperature<br>(T)                                         | Significant<br>effect on<br>parameter |
|----------------------------------------------------|------------------------------|-----------------|-------------|-----------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|---------------------------------------|
| <b>GROUP<br/>DENSITY (<math>\text{m}^2</math>)</b> |                              | $916 \pm 411$   | 412 - 2352  | $r=-0.01$<br>$p=0.95$                                     | <b><math>r=0.58</math></b><br><b><math>p=0.008</math></b>  | <b>↘ with ↘ T</b>                     |
| <b>LOOSE<br/>HUDDLING</b>                          | Number of<br>LHB per day     | $6 \pm 2$       | 1 - 9       | <b><math>r=0.34</math></b><br><b><math>p=0.002</math></b> | $r=0.02$<br>$p=0.91$                                       | <b>↗ with ↗ W</b>                     |
|                                                    | LHB duration<br>(min)        | $104 \pm 31$    | 61 - 183    | $r=0.07$<br>$p=0.65$                                      | <b><math>r=-0.31</math></b><br><b><math>p=0.04</math></b>  | <b>↗ with ↘ T</b>                     |
|                                                    | Time spent LH<br>per day (%) | $42.3 \pm 12.3$ | 13.8 - 72.1 | <b><math>r=0.47</math></b><br><b>0.001</b>                | <b><math>r=-0.41</math></b><br><b><math>p=0.006</math></b> | <b>↗ with ↗ W</b><br><b>and ↘ T</b>   |
| <b>TIGHT<br/>HUDDLING</b>                          | Number of<br>THB per day     | $3 \pm 1$       | 1 - 5       | $r=0.07$<br>$p=0.68$                                      | <b><math>r=-0.46</math></b><br><b><math>p=0.002</math></b> | <b>↗ with ↘ T</b>                     |
|                                                    | THB duration<br>(min)        | $81 \pm 33$     | 35 - 160    | $r=-0.08$<br>$p=0.61$                                     | $r=0.22$<br>$p=0.15$                                       |                                       |
|                                                    | Time spent TH<br>per day (%) | $14.5 \pm 8.0$  | 4.9 - 37.0  | $r=-0.03$<br>$p=0.83$                                     | $r=-0.14$<br>$p=0.36$                                      |                                       |

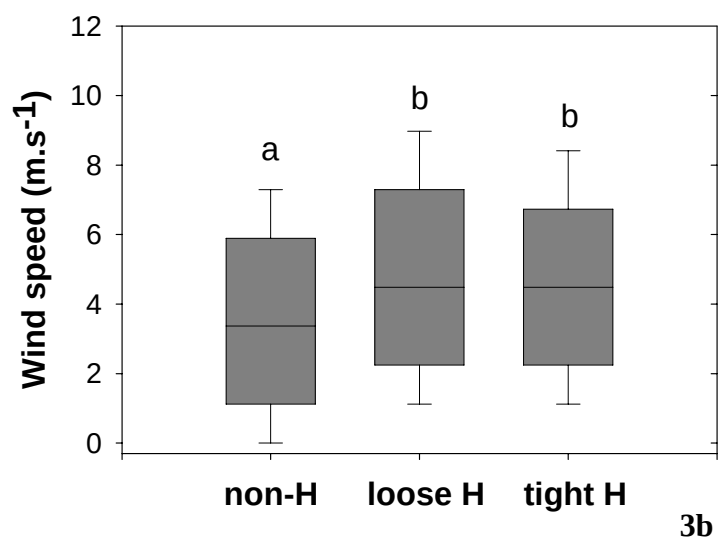
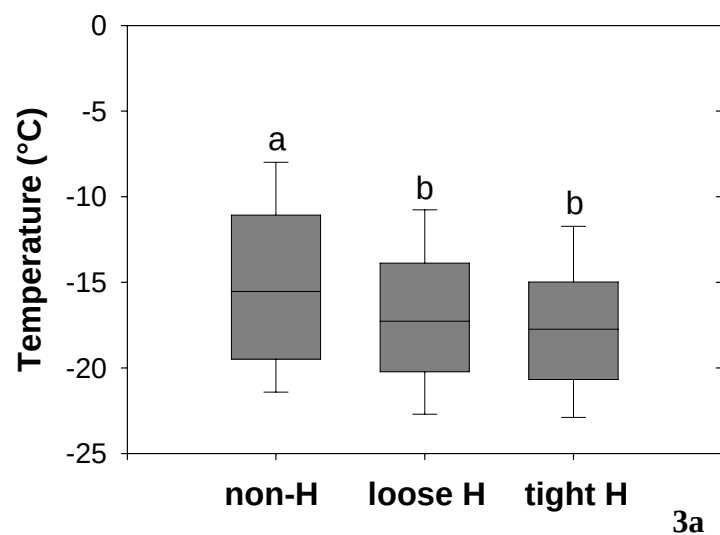


**Figure 1:** Site of the emperor penguin colony at Pointe Géologie, showing the different positions of the groups between June 1<sup>st</sup> and July 10<sup>th</sup>, 2000. In black: outline of huddling groups; in dark grey: islands and Antarctic continent; in light grey: icebergs. The Vallée des Martyrs is located between the two islands. Breeding site is presented in dashed lines. Meteorological station (66°39'45"; 140°00'05") is situated in a North-West direction at ca. 500m from the Vallée des Martyrs.

Legend for insert: The huddling group was moving North-West (black arrow) into the Vallée des Martyrs under the dominant winds between June 8<sup>th</sup> and 13<sup>th</sup>. On June 12<sup>th</sup>, a blizzard prevented a visit to the colony.

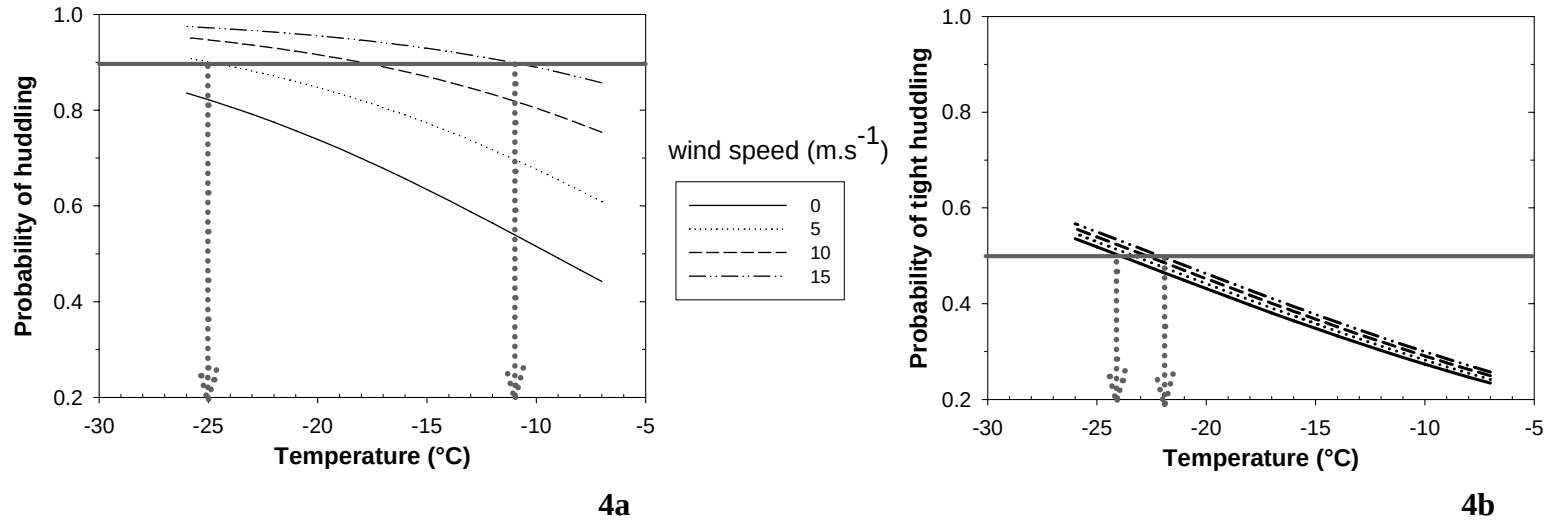


**Figure 2:** Correlation between the time spent huddling per day and wind speed (**Fig. 2a**, linear regression:  $r^2 = 0.19$ ,  $p = 0.003$ ) and ambient temperature (**Fig. 2b**, linear regression:  $r^2 = 0.17$ ,  $p = 0.005$ ) from June 1<sup>st</sup> to July 15<sup>th</sup>, 1998.



**Figure 3:** Comparison of ambient temperatures (°C; **Fig. 3a**) and wind speeds (m.s<sup>-1</sup>; **Fig. 3b**) when males were either “non-huddling” (non-H, n=241), “loose huddling” (loose H, n=835) or “tight huddling” (tight H, n=415), from June 1<sup>st</sup> to July 15<sup>th</sup>, 1998. Different subscripts indicate significant differences.

Wind:  $H=24.4$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ . Temperature:  $H=33.9$ ,  $df=2$ ,  $p<0.001$ .



**Figure 4:** Effect of ambient temperature and wind speed (0, 5, 10, 15m.s<sup>-1</sup>) on the estimated probability of huddling (**Fig. 4a**) and tight huddling (**Fig. 4b**). Estimated probabilities are plotted for the range of ambient temperatures and wind speeds that occurred between June 1<sup>st</sup> and July 15<sup>th</sup>, 1998. Probability of huddling corresponds to the probability that the birds form huddles and tight huddles depending on the ambient temperatures and wind speed. Thresholds of probabilities of 0.9 and 0.5 (horizontal solid grey lines) were taken as examples.

**Figure 4a:** huddling probability  $P = 1 / (1 + e^{(-0.917 + 0.135 \cdot \text{wind} - 0.0979 \cdot \text{temperature})})$ ; with  $n = 1076$ , likelihood ratio test statistic:  $\text{LRX}^2 = 58.668$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ; with constant: Wald statistic = 8.87,  $p = 0.003$ ; wind: Wald statistic = 28.29,  $p < 0.001$ ; temperature: Wald statistic = 33.63,  $p < 0.001$ .

**Figure 4b:** tight huddling probability  $P = 1 / (1 + e^{(-1.676 + 0.0084 \cdot \text{wind} - 0.07 \cdot \text{temperature})})$ ; with  $n = 1076$ , likelihood ratio test statistic:  $\text{LRX}^2 = 25.49$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ; with constant: Wald statistic = 38.09,  $p < 0.001$ ; wind: Wald statistic = 0.17,  $p = 0.678$ ; temperature: Wald statistic = 24.61,  $p < 0.001$ .



### ***Article 3***

**Gilbert C.,** Le Maho Y., Perret M., Ancel A. Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins.

(2007). *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 292: 176-185.





## Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins

Caroline Gilbert, Yvon Le Maho, Martine Perret and André Ancel

*Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol* 292:176-185, 2007. First published Sep 7, 2006;  
doi:10.1152/ajpregu.00912.2005

### You might find this additional information useful...

---

This article cites 11 articles, 4 of which you can access free at:

<http://ajpregu.physiology.org/cgi/content/full/292/1/R176#BIBL>

Updated information and services including high-resolution figures, can be found at:

<http://ajpregu.physiology.org/cgi/content/full/292/1/R176>

Additional material and information about *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* can be found at:

<http://www.the-aps.org/publications/ajpregu>

---

This information is current as of January 3, 2007 .



## CALL FOR PAPERS | *Physiology and Pharmacology of Temperature Regulation*

### Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins

Caroline Gilbert,<sup>1</sup> Yvon Le Maho,<sup>1</sup> Martine Perret,<sup>2</sup> and André Ancel<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie and Département Interactions Physique, Chimie et Vivant, Unité Mixte de Recherche (UMR) 7178, Centre National de la Recherche Scientifique and Université Louis Pasteur, Strasbourg, France; and <sup>2</sup>Département d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5176, Centre National de la Recherche Scientifique and Muséum National d'Histoire Naturelle, Brunoy, France

Submitted 29 December 2005; accepted in final form 4 September 2006

**Gilbert, Caroline, Yvon Le Maho, Martine Perret, and André Ancel.** Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 292: R176–R185, 2007. First published September 7, 2006; doi:10.1152/ajpregu.00912.2005.—Huddling is the key energy-saving mechanism for emperor penguins to endure their 4-mo incubation fast during the Antarctic winter, but the underlying physiological mechanisms of this energy saving have remained elusive. The question is whether their deep body (core) temperature may drop in association with energy sparing, taking into account that successful egg incubation requires a temperature of about 36°C and that ambient temperatures of up to 37.5°C may be reached within tight huddles. Using data loggers implanted into five unrestrained breeding males, we present here the first data on body temperature changes throughout the breeding cycle of emperor penguins, with particular emphasis on huddling bouts. During the pairing period, core temperature decreased progressively from  $37.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$  to  $36.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , associated with a significant temperature drop of  $0.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$  during huddling. In case of egg loss, body temperature continued to decrease to  $35.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , with a further  $0.9^\circ\text{C}$  decrease during huddling. By contrast, a constant core temperature of  $36.9 \pm 0.2^\circ\text{C}$  was maintained during successful incubation, even during huddling, suggesting a trade-off between the demands for successful egg incubation and energy saving. However, such a limited drop in body temperature cannot explain the observed energy savings of breeding emperor penguins. Furthermore, we never observed any signs of hyperthermia in huddling birds that were exposed to ambient temperatures as high as above  $35^\circ\text{C}$ . We suggest that the energy savings of huddling birds is due to a metabolic depression, the extent of which depends on a reduction of body surface areas exposed to cold.

huddling; energy saving; hypothermia; emperor penguins; Antarctica

EMPEROR PENGUINS (*Aptenodytes forsteri*) breed in the middle of the Antarctic winter. Only the males take on the incubation duty and have to endure a fast of 4 mo (20, 33). With ambient temperatures below their thermoneutral zone (from  $-10^\circ\text{C}$  to  $+20^\circ\text{C}$ ; 24, 30), energetically costly heat production mechanisms have to be activated, so that a body temperature around  $37.5^\circ\text{C}$  to  $38.5^\circ\text{C}$  can be maintained (3, 24, 30). To save energy during their long fast, emperor penguins huddle together. It has

been shown that free-ranging males maintained a mass-specific field metabolic rate (sFMR) that was lower by 16% than that of males facing the same climatic conditions but being prevented from huddling effectively (1). Furthermore, sFMR in these free-ranging birds was also 25% lower than that of captive birds maintained within their thermoneutral zone (1, 24, 30).

Many avian and mammalian species use hibernation and torpor, during which deep body temperatures are reduced, to endure unfavorable periods (2, 10, 18, 25, 36). Could it be that a similar mechanism is, at least in part, responsible for the energy savings observed in freely breeding emperor penguins? Clearly, maintaining a lower core temperature during huddling periods could contribute to the reduction in metabolic rate observed in huddling penguins. Previous data (33) show that rectal temperatures of free-ranging huddling emperor penguins were on average  $2.2^\circ\text{C}$  lower than in birds isolated from the colony and therefore unable to huddle ( $35.7^\circ\text{C}$  vs.  $37.9^\circ\text{C}$ , respectively). However, a sustained drop in body temperature would be in direct conflict with the requirements for successful egg incubation, as it has been demonstrated for other bird species (7, 40).

Hence, energy savings accrued from huddling might rely on mechanisms other than entering hypothermia. In particular, birds might save energy by reducing heat loss to the environment by minimizing body surface areas exposed to cold (5, 6, 41) and by being exposed to warmer temperatures within huddles (21, 23). In fact, in an earlier study, we found that during their breeding cycle males spent about 38% of their time exposed to temperatures above  $0^\circ\text{C}$  and huddled in discontinuous episodes that lasted  $1.6 \pm 1.7$  h on average (11). However, males also spent about 13% of their time at ambient temperatures above  $20^\circ\text{C}$ , that is, above their upper critical temperature. Surface temperature of the back feathers rose rapidly when birds began to huddle, reaching  $37.5^\circ\text{C}$  during the pairing period (11). Hence, such elevated temperatures in huddles could potentially enhance heat stress.

Building on earlier studies (3, 14, 24, 30–34), our investigation reports the first recordings of deep body temperatures in free-ranging emperor penguins throughout their breeding cycle, using long-term implanted data loggers. First, we wanted to assess whether male emperor penguins lower their deep

Address for reprint requests and other correspondence: C. Gilbert, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UMR 7178, Centre National de la Recherche Scientifique and Université Louis Pasteur, 23, rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 02, France (e-mail: caroline.gilbert@c-strasbourg.fr).

The costs of publication of this article were defrayed in part by the payment of page charges. The article must therefore be hereby marked “advertisement” in accordance with 18 U.S.C. Section 1734 solely to indicate this fact.

body temperature during breeding. Second, using external devices during pairing and visual observations of implanted males during incubation, we aimed to study deep body temperature variations during huddling. The purpose of our study was to gain new insights into the energy-saving mechanisms of huddling emperor penguins.

## MATERIALS AND METHODS

The study was conducted between April and August 2001 at the emperor penguin colony of Pointe Géologie, near the French station of Dumont d'Urville, Adélie Land, Antarctica (66°40'S, 140°01'E). A meteorological station (Météo France), situated 500 m away from the colony, provided data for wind speed and temperature. Light durations for the colony site were downloaded from [http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS\\_OneYear.html#formb](http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.html#formb). Between April and August, the day length varied from 2 h to 11.5 h.

### Instruments and Deployment Protocol

In the middle of the pairing period, between April 22 and May 5, 2001, five pairs of emperor penguins were captured and instrumented as outlined below. We selected pairs in which the males had sufficient body fuel reserves that would ensure success in their incubating task, that is, a body mass  $\geq 35$  kg. After instrumentation, both mates were individually marked with colored strips (Tesa Tape, Charlotte, NC) and released together.

Data loggers (Mk7, Wildlife Computers, Redmond, WA), which enabled us to record internal temperatures with three probes (range:  $-40^{\circ}\text{C}$  to  $+60^{\circ}\text{C}$ ; resolution  $0.05^{\circ}\text{C}$ , accuracy  $0.2^{\circ}\text{C}$ ), were surgically implanted in five males. Mk7 loggers were calibrated before and after deployment against a reference thermometer immersed in a thermostatic bath (temperature range:  $20^{\circ}\text{C}$  to  $40^{\circ}\text{C}$  in  $5^{\circ}\text{C}$  increments, accuracy of calibration:  $0.1 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ ). Mk7 loggers weighed 36 g and measured  $9 \times 2.4 \times 1.2$  cm (with 15- and 27-cm-long temperature probes, and an additional sensor embedded in the logger housing). To reduce any inflammatory reaction, the loggers were coated with wax and biomedical silicone (Silastic, Dow Corning, Midland, MI). Surgery was performed under general gaseous anesthesia with isoflurane (Forene<sup>ND</sup>; maintained between 1.5 and 2.5% in oxygen) and under strict conditions of sterility. Still, to avoid post-surgical infection or pain, antibiotics (oxytetracycline, Terramycin LA<sup>ND</sup>) and anti-inflammatory (ketoprofen, Ketofen<sup>ND</sup>) were injected at the end of the surgery. The data loggers were implanted into the subcutaneous fat tissue in the lateral-abdominal region, so that the temperature probe within the logger housing recorded peripheral temperature. Another temperature probe was placed under the skin in the pectoral region to record subcutaneous temperature. The third temperature probe was inserted into the abdominal cavity, recording deep body temperature. Temperatures were recorded every 10 s, for about 2.5 mo.

To monitor their return to the colony, females were equipped with an Argos-VHF device (Sirtrack, Havelock North, New Zealand; 242 g,  $13 \times 5 \times 3$  cm) glued to the back feathers. A Time Depth Recorder (TDR; Mk7, Wildlife Computers, Redmond, WA; 36 g,  $9 \times 2.4 \times 1.2$  cm) was fixed above the Argos-VHF device, recording external temperature (from  $+17^{\circ}\text{C}$  to  $+42^{\circ}\text{C}$ ; resolution  $0.05^{\circ}\text{C}$ , accuracy  $0.1^{\circ}\text{C}$ ), light (range 0 to 252 AU), and depth (resolution 0.5 m) every 10 s. The internal clocks of all loggers were synchronized at Greenwich Mean Time. Results from the TDR study are reported elsewhere (11).

Instrumented males and females were observed daily in the colony using binoculars, at a distance of at least 10 to 20 m. To minimize any potential stress effect (35), care was taken to walk slowly around the group of breeders. Females laid one egg between May 16 and 23, which corresponded well with the average egg-laying date (33). Pair 4 split after instrumentation. All instruments were removed from

female 4 on May 15. Male 4, however, mated with another female, which laid an egg on June 9. All males began incubation after the females' departure. Male 2 lost his egg accidentally around June 10, after a harsh, two-day blizzard but remained within the colony until July 10. Females foraged on average for 72 days, which corresponds to a conventional foraging trip length of about 75 days (33). They were recaptured just before their arrival in the colony to remove the logger, at the end of July. Females were released immediately after logger removal, and the exchange of the chick which took between 2 and 3 h, as usual (33), was observed. Males were recaptured just after the chick exchange, between July 10 and August 12. They were anesthetized to remove their internal data logger, and the correct positions of the temperature probes were visually confirmed. Males and females were weighed (Salter, Salter Brecknell Weighing, Fairmont, MN, Model 235 6M, 50 kg) before instrumentation and after logger removal. Breeding success of the entire colony during 2001 was low at 42%. Out of the five pairs studied, three were feeding their chicks until October 2001. Any impact of implanted loggers in our study must have been minor, similar to the conclusions of another study using long-term implanted data loggers (12). The experimental pairs in our study indeed resumed the expected breeding cycle, and their breeding success was similar to noninstrumented pairs.

All surgical procedures and experimentation were conducted by a trained veterinarian. Our study was approved by the Ethical Committee of the French Polar Institute (IPEV) and by the Scientific Committee of the IPEV, following the Scientific Committee for Antarctic Research code of conduct.

### Data Analysis and Statistics

We use the term "breeding cycle" to describe the two following periods: the pairing period (when both males and females are in the colony) and the incubation period (when only males stay in the colony and females forage at sea).

To analyze core (i.e., deep body) temperature profiles during the breeding cycle (from the middle of the pairing period throughout the egg exchange to near the end of their incubation task), temperature data were averaged over hourly means. For the pairing period, linear regressions of hourly mean temperatures for each male were performed over the first 10 days of the data set, and then over the entire data set. Spearman rank correlations were performed between the estimated decrease in core temperature over the first 10 days of pairing, the males' initial body mass, and their core temperature on the first day of data. For the incubation period, linear regressions were performed for each male, except for male 2, taking into account 37 days. A Wilcoxon test was used to compare core temperatures of male 2, the unsuccessful breeder, before its egg loss and thereafter, over a period of 13 days for each condition ( $n = 13$ , considering daily means). Linear regressions were realized after normality and equality of variances had been tested. Analysis of body temperature was performed through Clock Lab software (Matlab 6.5, Mathworks, Natick, MA) on hourly means throughout the breeding cycle, and possible circadian periodicity was assessed through a Fourier analysis on a 10-day-period during both pairing and incubation periods.

Unfortunately, it was not possible to observe all egg exchanges, so we used a range of 2 days to define this period. All birds were observed in pairs before the beginning of this 2-day period, while only males incubating their egg alone were observed afterward. Within this 2-day period, we calculated an initial, maximum, and final mean core temperature using 6-h means. To test for differences between these three mean core temperatures, we used a Friedman ANOVA with repeated measures and Tukey's test for post hoc comparisons.

We analyzed changes in deep body temperature of males with respect to their huddling behavior.

1) During pairing, the beginning and the end of a huddle were identified from light recordings. A light record of zero indicated a huddling bout, when the bird's back was entirely covered by another

bird situated behind it. Night-time light records averaged 60 (AU), while day-time light records reached 120. Records of zero safely identified periods of huddling (11). Additional information about the density of huddles was provided by temperature sensors, as surface temperature increased when birds were packed closer to each other. Huddling patterns were classified into two categories: “tight huddles,” in which surface temperature ( $T_s$ ) rose exponentially to above 20°C, and “huddles,” in which  $T_s$  never rose to 20°C. We chose a threshold of 20°C to define tight huddling bouts, because this is the upper critical temperature of emperor penguins (24, 30). External data loggers were attached to females only. However, because males typically initiate all movements within a pair (22, 33), and both mates huddle strictly side by side, we could also deduce information about the behavior of males from these recordings. Indeed, we observed four of the studied pairs entering a huddling group on 44 occasions, which represented about 9 h of continuous observations. In all cases, they were huddling side by side. Temperature data from the pairing period was divided into four categories: “tight huddling” (light = 0,  $T_s \geq 20^\circ\text{C}$ ), “huddling” (light = 0,  $T_s < 20^\circ\text{C}$ ), “nonhuddling at day” (light  $\neq$  0, with sun of more than 6° above the horizon), and “nonhuddling at night” (light  $\neq$  0). Friedman ANOVA with repeated measures and Tukey’s test for post hoc comparisons were used to compare mean subcutaneous and core temperatures for these four categories.

2) After the females’ departure, behavioral observations of the incubating males in the colony were used to define the following two conditions: when males stood isolated or in dispersed groups, they were considered to be “nonhuddling,” whereas they were “huddling” when observed inside a huddle (when covered by at least 10 rows of animals). Behavioral observations of the five males during the incubation period amounted to 255 h in total. The observer located the studied males by identifying the colored mark on their backs using binoculars. Disturbance was minimized by maintaining a distance of at least 10 m away from the group of 2,500 breeders. Hence, when analyzing the body temperature data for the five males during incubation, we distinguished two periods, corresponding to the period when birds were observed “huddling” and “nonhuddling”. To compare mean subcutaneous and core temperatures for these two categories, we used a Wilcoxon test for each individual.

All means are given  $\pm$  SD, and statistical significance was accepted at  $P < 0.05$ . All statistical tests were performed using SigmaStat, version 2.03 (SYSTAT Software, Point Richmond, CA) and StatView, version 5.0.1. (SAS Software, Cary, NC).

## RESULTS

### General Results

Males showed a conventional weight loss of  $10.5 \pm 0.6$  kg during their fast, from  $37.6 \pm 2.4$  kg at the beginning to  $27.1 \pm 2.4$  kg at the end of their fast ( $n = 5$ ). Subcutaneous, peripheral, and core temperatures were recorded for up to 75 days. In the case of *male 1*, the subcutaneous temperature records stopped just after its egg exchange, and these data were excluded from the analyses. External temperatures and light measurements recorded with instruments attached to females were analyzed from the day of instrumentation until their departure from the colony (period covered: April 22 to May 22). Behavioral observations of the five males during the incubation period amounted to 175 h for “nonhuddling” episodes and 80 h for “huddling” episodes.

Mean core temperature recorded for the five males throughout their breeding cycle was  $36.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$  ( $n = 5$ ). Subcutaneous and peripheral temperatures were  $35.4 \pm 0.4^\circ\text{C}$  ( $n = 4$ ) and  $36.0 \pm 0.6^\circ\text{C}$  ( $n = 5$ ), respectively. Supported also by our visual observations during data logger removal, these three

different temperatures suggest that the probes indeed recorded thermal core, peripheral, and subcutaneous temperatures. We chose to focus only on the analysis of the recordings from core and subcutaneous probes, which represent the core and outer shell temperatures, respectively.

### Core Temperature Profiles During the Breeding Cycle

Profiles of the core temperature for the five males, reflecting the effective heat production and temperature maintenance of the body, are presented in Fig. 1, A–E. These profiles can be split into three periods, which correspond to the different key episodes of their breeding cycle: the pairing period, the egg exchange, and the incubation period.

**Pairing period.** During the pairing period, each male showed a decrease in its core temperature (Fig. 1, A–E). The mean core temperature on the first day of instrumentation (i.e., midpairing) for the 5 males was of  $37.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , while it was  $36.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$  on the last day of their pairing period (Table 1). Hence, core temperature decreased on average by  $1^\circ\text{C}$  during this period. The mean estimated decrease during the first 10 days of pairing (since instrumentation) was  $0.08 \pm 0.05^\circ\text{C/day}$ , while temperature decreased by  $0.06 \pm 0.03^\circ\text{C/day}$  when considering the entire studied pairing period (Table 1). Hence, core temperature stabilized toward the end of the pairing period in all males. The measured core temperature at this point was  $0.7 \pm 0.5^\circ\text{C}$  higher than the estimated core temperature calculated with the mean decrease during the first 10 days ( $0.08^\circ\text{C/day}$ ;  $35.8 \pm 0.7^\circ\text{C}$ ) (Table 1). The scope of the temperature decline varied between individuals, so that the estimated decrease over the first 10 days ranged from 0.03 to  $0.14^\circ\text{C/day}$  (Table 1). Body mass was not correlated with this estimated temperature decrease ( $r < 0.0001$ ,  $P = 1$ ). However, core temperature on the first day of pairing was positively correlated with the estimated temperature decrease in most individuals ( $r = 0.9$ ,  $P = 0.08$ ). The average date of arrival for male and female emperor penguins at the Pointe Géologie colony in 2001 peaked around April 5. The estimated temperature decrease over the entire period studied ranged from 0.03 to  $0.09^\circ\text{C/day}$ . Consequently, the estimated temperature decrease over the course of a 45-day period would be  $2.7 \pm 1.3^\circ\text{C}$  on average, ranging from 1.3 to  $3.9^\circ\text{C}$  (Table 1). Assuming a linear temperature decrease, temperature at the point of arrival in the colony should have been  $\sim 39.2^\circ\text{C}$ . However, actual temperature at arrival was likely lower than this estimate. Core temperature recorded on the first day (pairing period) was often positively correlated with the following temperature decline. Hence, individuals may adjust their temperature decrease depending on their initial core temperature. At the end of the pairing period, mean core temperature stabilized at around  $36.5^\circ\text{C}$ .

**Egg exchange.** During the period of egg exchange, the mean initial, maximum, and final core temperatures for the 5 birds were  $36.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$ ,  $37.7 \pm 0.2^\circ\text{C}$ , and  $36.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , respectively. Maximum core temperature was significantly higher than initial core temperature (by  $1.2 \pm 0.7^\circ\text{C}$ ;  $F_{2,14} = 7.6$ ,  $P = 0.02$ ; Tukey’s post hoc test,  $P < 0.05$ ). Clearly, egg exchange is a very active phase for a pair, in which the pair keeps displaying and singing for hours at a time (20, 22, 33).

**Incubation period.** We will now consider two cases separately: the four males that were successful breeders (Fig. 1, A,

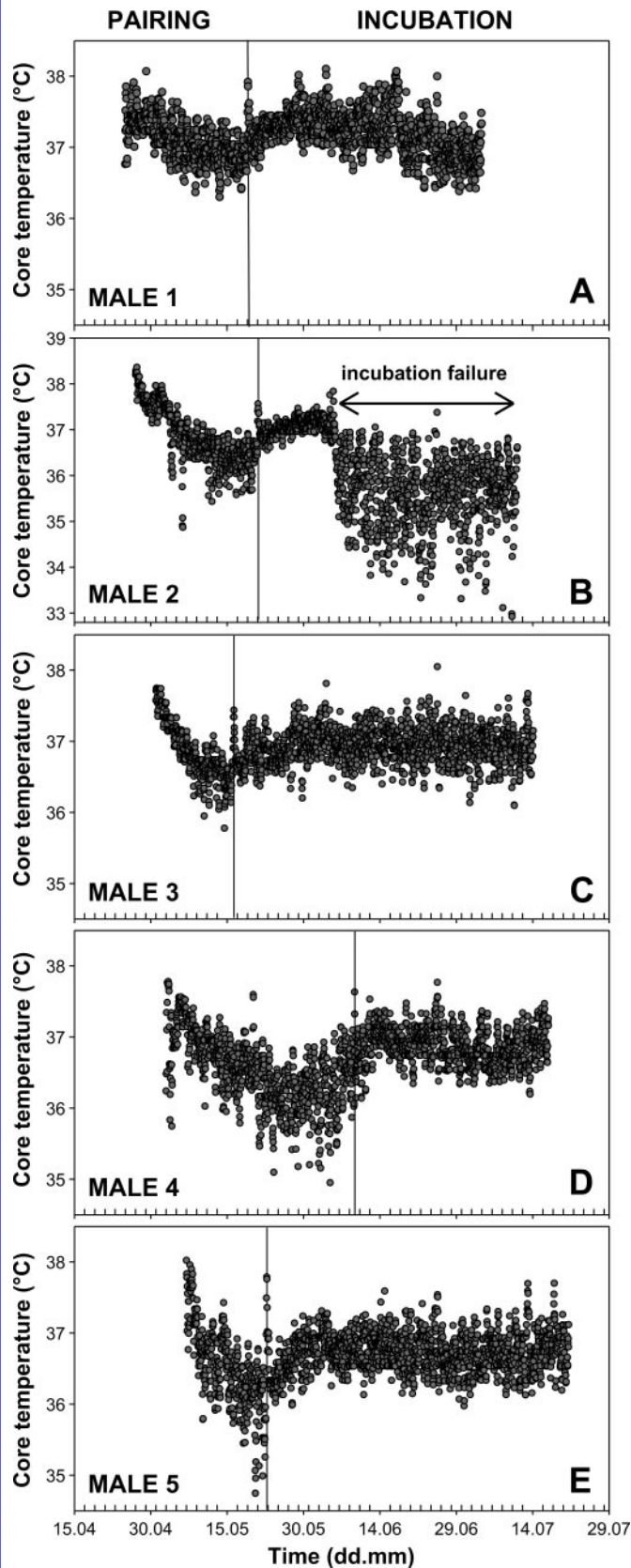


Fig. 1. Core temperature profiles during the breeding cycle of the five implanted males. (Vertical black line denotes egg exchange.)

C–E), and male 2, which lost its egg after 20 days of incubation (Fig. 1B). The core temperature of the four successful breeders remained roughly constant throughout incubation, averaging  $36.9 \pm 0.2^\circ\text{C}$  (Fig. 2). The slopes of the linear regressions of core temperature against time for these four males illustrate that core temperature decline during this period was small (mean:  $0.004 \pm 0.001^\circ\text{C/day}$ ) and significantly different from the greater temperature decrease during pairing ( $F_{1,1} = 600.0$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 4,760$ ). Hence, average temperature decline during the entire 65 days of incubation was  $0.2^\circ\text{C}$ .

Before male 2 lost its egg, its core temperature profile was the same as in the other four males, stabilizing at a core temperature of  $37.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$  (Fig. 1B). After egg loss, its core temperature dropped significantly to  $35.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$  [Wilcoxon ( $W$ ) = 91,  $P < 0.001$ ; range:  $32.8^\circ\text{C}$  to  $37.4^\circ\text{C}$ ]. This is in contrast to the successful breeders that maintained a core temperature of about  $37^\circ\text{C}$  throughout incubation. Hence, the maintenance of a stable and high core temperature ( $\sim 37^\circ\text{C}$ ) might be a prerequisite for a successful incubation.

No circadian periodicity could be detected for body temperature either during the pairing period or during the incubation period. Some ultradian periodicities of about 6 to 7 h were found, but they were not related to day length variation or to the huddling position of the bird. As illustrated in Fig. 3, core temperature throughout the breeding cycle declined during pairing. This was followed by a temperature stabilization during successful incubation. No clear circadian periodicity was detectable throughout the period studied.

#### Changes of Subcutaneous and Core Temperature During Huddling

**Pairing period.** For all birds, subcutaneous temperature was significantly higher during tight huddling than during episodes of nonhuddling during the daytime (by  $0.7 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ; post hoc test,  $P < 0.05$ ; Table 2 and Fig. 4, top).

In contrast, core temperature during “tight huddling” was significantly lower than during nonhuddling episodes in the daytime (by  $0.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ; post hoc test,  $P < 0.05$ ; Table 2). This pattern of core temperature decrease when birds are engaged in tight huddles was similar in all birds, except for male 3, in which core temperature remained constant (Fig. 4, bottom).

Hence, huddling during the pairing period, especially tight huddling, was associated with a cooling of the thermal core, while, at the same time, the temperature of the thermal envelope increased.

**Incubation period.** Subcutaneous temperature during huddling ( $35.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$ ) was elevated when compared with nonhuddling episodes ( $34.9 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ). However, despite the fact that this pattern of subcutaneous temperature increase while huddling was similar for all four birds (Fig. 5, top), the  $0.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$  temperature difference was not significant (Table 2). In contrast, core temperature during huddling ( $36.6 \pm 0.7^\circ\text{C}$ ) was decreased, albeit not significantly, by  $0.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , when compared with nonhuddling periods ( $36.9 \pm 0.4^\circ\text{C}$ ; Table 2). If we consider the individual responses, it appears that core temperature of the four successful breeders did not change between huddling ( $36.9 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ) and nonhuddling periods ( $37.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ; Table 2 and Fig. 5, bottom). In contrast, core temperature of male 2, which had lost its egg during incuba-

Table 1. Body mass (day of instrumentation) and estimated decrease in body temperatures ( $T_{core}$ ) for five breeding male emperor penguins during their pairing period

|                        | Initial Body Mass, kg | Estimated Decrease ( $^{\circ}\text{C}/\text{day}$ ) in $T_{core}$ ( $n = 240$ : First 10 Days of Pairing) | Estimated $T_{core}$ ( $^{\circ}\text{C}$ ) at the End of the PP | Measured $T_{core}$ ( $^{\circ}\text{C}$ ) on the First Day of the PP ( $n = 24$ ) | Measured $T_{core}$ ( $^{\circ}\text{C}$ ) on the Last Day of the PP ( $n = 24$ ) | Estimated Decrease ( $^{\circ}\text{C}/\text{day}$ ) in $T_{core}$ During the Entire PP |
|------------------------|-----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|
| Male 1                 | 39                    | 0.03                                                                                                       | 36.7 (23 days)                                                   | 37.3 (0.3)                                                                         | 36.8 (0.2)                                                                        | 0.03 ( $n = 552$ )                                                                      |
| Male 2                 | 36                    | 0.14                                                                                                       | 34.9 (23 days)                                                   | 38.1 (0.2)                                                                         | 36.3 (0.4)                                                                        | 0.08 ( $n = 552$ )                                                                      |
| Male 3                 | 41                    | 0.12                                                                                                       | 35.9 (15 days)                                                   | 37.6 (0.1)                                                                         | 36.4 (0.1)                                                                        | 0.08 ( $n = 360$ )                                                                      |
| Male 4                 | 35                    | 0.04                                                                                                       | 35.7 (36 days)                                                   | 37.1 (0.6)                                                                         | 36.7 (0.2)                                                                        | 0.03 ( $n = 864$ )                                                                      |
| Male 5                 | 37                    | 0.10                                                                                                       | 35.8 (15 days)                                                   | 37.5 (0.3)                                                                         | 36.1 (0.4)                                                                        | 0.09 ( $n = 360$ )                                                                      |
| Grand mean ( $n = 5$ ) |                       | $0.08 \pm 0.05$                                                                                            | $35.8 \pm 0.7$<br>(22.4 $\pm$ 8.6 days)                          | 37.5 (0.4)                                                                         | 36.5 (0.3)                                                                        | 0.06 (0.03)                                                                             |

Estimated  $T_{core}$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) at the end of the pairing period (PP) was calculated using the estimated decrease ( $^{\circ}\text{C}/\text{day}$ ) in  $T_{core}$  during the first 10 days of pairing, taking into account the duration of each pairing period (in days) for each breeding male. Values are presented as means  $\pm$  SD (in parentheses). The relationships between  $T_{core}$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) and time ( $t$ , h) during the first 10 days of data were best described by Male 1:  $T_{core} = 37.4 - 0.0012 \cdot t$ , ( $F_{1,239} = 30.0$ ,  $P < 0.001$ ); Male 2:  $T_{core} = 38.1 - 0.0058 \cdot t$ , ( $F_{1,239} = 297.4$ ,  $P < 0.001$ ); Male 3:  $T_{core} = 37.6 - 0.0048 \cdot t$ , ( $F_{1,239} = 1080.8$ ,  $P < 0.001$ ); Male 4:  $T_{core} = 37.2 - 0.0017 \cdot t$ , ( $F_{1,239} = 31.9$ ,  $P < 0.001$ ); and Male 5:  $T_{core} = 37.3 - 0.0042 \cdot t$ , ( $F_{1,239} = 137.3$ ,  $P < 0.001$ ). Slopes differ between individuals ( $F_{1,4} = 77.1$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 1200$ ). The relationships between  $T_{core}$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) and time ( $t$ , h) during the entire data set for pairing were best described by Male 1:  $T_{core} = 37.4 - 0.0012 \cdot t$ , ( $F_{1,551} = 363.0$ ,  $P < 0.001$ ); Male 2:  $T_{core} = 37.8 - 0.0033 \cdot t$ , ( $F_{1,551} = 1170.8$ ,  $P < 0.001$ ); Male 3:  $T_{core} = 37.5 - 0.0033 \cdot t$ , ( $F_{1,359} = 1046.4$ ,  $P < 0.001$ ); Male 4:  $T_{core} = 37.1 - 0.0012 \cdot t$ , ( $F_{1,863} = 532.5$ ,  $P < 0.001$ ); and Male 5:  $T_{core} = 37.2 - 0.0036 \cdot t$ , ( $F_{1,359} = 336.7$ ,  $P < 0.001$ ).

tion, decreased by  $0.9^{\circ}\text{C}$  during huddling ( $35.4 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ ) when compared with nonhuddling episodes ( $36.3 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ ; Table 2 and Fig. 5, bottom).

Hence, huddling during incubation was associated with the maintenance of the thermal core, unless incubation failed, and a slight temperature increase of the thermal envelope.

## DISCUSSION

### General Results

The breeding success of the five pairs equipped with devices was similar to that of other free-ranging pairs in the colony. This suggests that disturbance linked to instrumentation was minor. Furthermore, the breeding cycle of the equipped birds

was very similar to the average breeding cycle observed in this colony. Lastly, none of the first temperature records obtained from the birds showed any rise in body temperature after surgery, indicating that handling and surgery were well tolerated. The daily body mass loss for the five equipped males was  $119 \pm 13$  g/day, which is similar to previous reports [124 g/day (33), 133 g/day (15), and 137 g/day (1)].

### Core Temperature Profiles

We followed core temperature profiles of five males during the breeding cycle, namely, the pairing period, the egg exchange, and the incubation period, which we will consider separately in the following section.

The pairing period was characterized by a core temperature decrease of about  $1^{\circ}\text{C}$ , from  $37.5^{\circ}\text{C}$  (midpairing) to  $36.5^{\circ}\text{C}$ . The slope of this decrease appeared to be positively correlated with the initial temperature of the studied birds, recorded at midpairing. Core temperature stabilized at about  $36.5^{\circ}\text{C}$  ( $36.1$  to  $36.8^{\circ}\text{C}$ ) for all individuals at the end of their pairing period. In earlier studies (16), it was found that rectal temperatures changed during the breeding cycle and were minimal in April–May ( $34.6 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$ ), but these findings were not discussed by the authors. For gentoo and emperor penguins, a core temperature decrease of  $0.5^{\circ}\text{C}$  was reported in birds that were isolated from the colony but continued with their fast (8, 28). However, these studies also showed that the temperature dropped further by  $1.3$  to  $1.5^{\circ}\text{C}$  once birds had reached their critical body mass (37). It was suggested (8) that this temperature drop at the point when critical body mass was reached is due to the adjustment of the thermal set point to a lower temperature. Following the suggestion of Dewasmes and colleagues (8), the continuous decrease in core temperature that we recorded in breeding emperor penguins throughout their pairing period could be interpreted as a change in their defended set point. Indeed, the decrease in core temperature along the pairing period seemed to be adjusted relative to the initial core temperature, so that core temperature stabilized at the end of pairing at about  $36.5^{\circ}\text{C}$ .

Egg-laying defines the end of the pairing period. During egg exchange, core temperature of the five males increased by

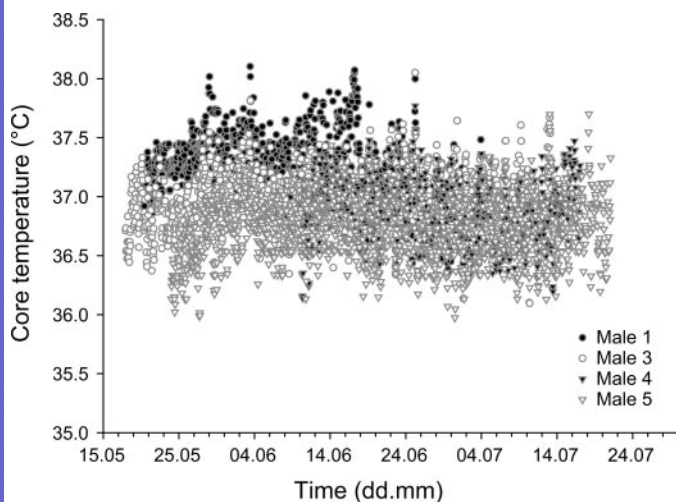


Fig. 2. Core temperature profiles for the successful breeders during incubation. The relationships between core temperature ( $T_{core}$ ) and date were best described by Male 1:  $T_{core} = 37.4 - 0.0002 \cdot t$  ( $F_{1,889} = 33.2$ ,  $P < 0.001$ ),  $0.005^{\circ}\text{C}/\text{day}$ ; Male 3:  $T_{core} = 36.9 - 0.00017 \cdot t$  ( $F_{1,889} = 31.3$ ,  $P < 0.001$ ),  $0.004^{\circ}\text{C}/\text{day}$ ; Male 4:  $T_{core} = 36.9 - 0.00014 \cdot t$  ( $F_{1,889} = 19.8$ ,  $P < 0.001$ ),  $0.003^{\circ}\text{C}/\text{day}$ ; and Male 5:  $T_{core} = 36.7 - 0.00011 \cdot t$  ( $F_{1,889} = 9.5$ ,  $P = 0.002$ ),  $0.003^{\circ}\text{C}/\text{day}$ , where  $T_{core}$  is core temperature in  $^{\circ}\text{C}$  and  $t$  is time in hours. Slopes differ significantly between individuals ( $F_{1,3} = 291.4$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 3,560$ ).

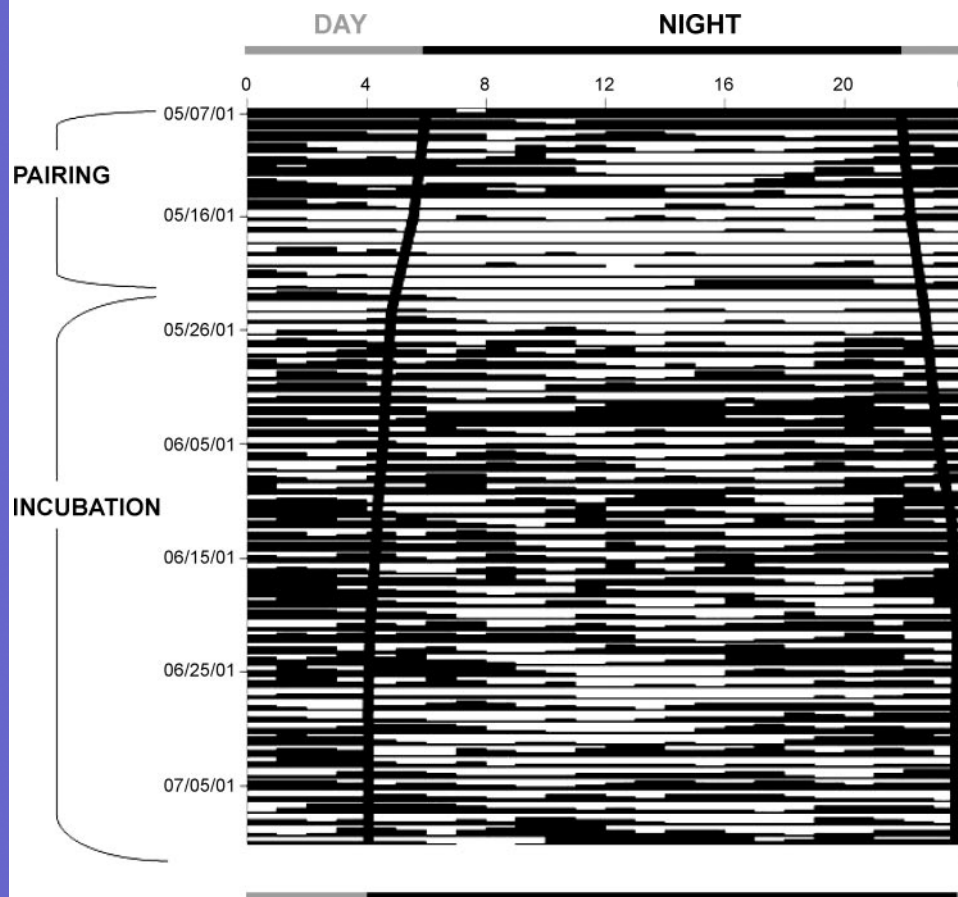


Fig. 3. Daily variations of core temperature during the breeding cycle of male 5 (schematic representation given by the Clock Lab analysis). One line corresponds to one day along the breeding period (pairing and incubation) from May 7th to July 10th. Oscillations of core temperature around the overall mean value (36.7°C) are represented in black when temperature was above the mean and in white when it was below the mean. Day length variation during the studied period is indicated by the vertical lines. A clear decrease in core temperature is visible during pairing, and high temperature values were recorded during the incubation period. No circadian rhythmicity is detectable.

1.2°C when compared with the end of the pairing period. Singing and displaying are of major importance for the pair to strengthen their bond, and they will recognize each other through their vocal signature (22). Hence, the 1.2°C increase in core temperature during egg exchange is most likely associated with the high activity level of the birds at that time.

During the subsequent incubation period, successful males maintained their core temperature at a level of 37°C. This seems consistent with the need of breeders to incubate their eggs, when temperature of the brood pouch is maintained at about 36°C (34). However, their subcutaneous temperature,

measured in the pectoral region, was only about 35°C. This is not surprising, as regional heterothermy has been demonstrated in king and emperor penguins, during both resting phases and when diving at sea (31, 32). A strikingly different picture emerged from *male 2*, which failed during incubation. While *male 2* was incubating its egg, its core temperature was maintained at 37°C. Concomitantly with the egg loss, its core temperature dropped to an average value of 35.7°C. This suggests that incubation might prevent the breeders from lowering their body temperature further, despite the need to save energy. This is consistent with results from studies on various

Table 2. Subcutaneous and core temperatures for five male emperor penguins during the pairing period and during incubation

|                                                   | Nonhuddling |            | Huddling   |                |                               |
|---------------------------------------------------|-------------|------------|------------|----------------|-------------------------------|
|                                                   | at day      | at night   | <20°C      | Tight huddling |                               |
| Pairing                                           |             |            |            |                |                               |
| Subcutaneous temperature ( $n = 3$ )              | 35.6 (0.3)  | 35.7 (0.3) | 35.9 (0.0) | 36.4 (0.1)     | $F_{3,11} = 8.46, P = 0.017$  |
| Core temperature ( $n = 4$ )                      | 37.0 (0.2)  | 36.8 (0.4) | 36.7 (0.3) | 36.5 (0.4)     | $F_{3,15} = 10.23, P = 0.003$ |
| Incubation                                        |             |            |            |                |                               |
| Subcutaneous temperature (all breeders, $n = 4$ ) | 34.9 (0.3)  |            | 35.5 (0.6) |                | $W = 10, P = 0.013$           |
| Core temperature (all breeders, $n = 5$ )         | 36.9 (0.4)  |            | 36.6 (0.7) |                | $W = 11, P = 0.19$            |
| Core temperature (successful breeders, $n = 4$ )  | 37.0 (0.2)  |            | 36.9 (0.3) |                | NA                            |
| Core temperature (unsuccessful breeder, $n = 1$ ) | 36.3 (0.6)  |            | 35.4 (0.8) |                | NA                            |

Values are expressed as grand means  $\pm$  SD (in parentheses), which were based on individual bird means (unsuccessful breeder; *nonhuddling*:  $n = 11,726$  and *huddling*:  $n = 5,754$  events). Subcutaneous temperatures from *male 1* were excluded, and so were core and subcutaneous temperatures from *male 4* during the pairing period (*pair 4* split after instrumentation). W, Wilcoxon test.

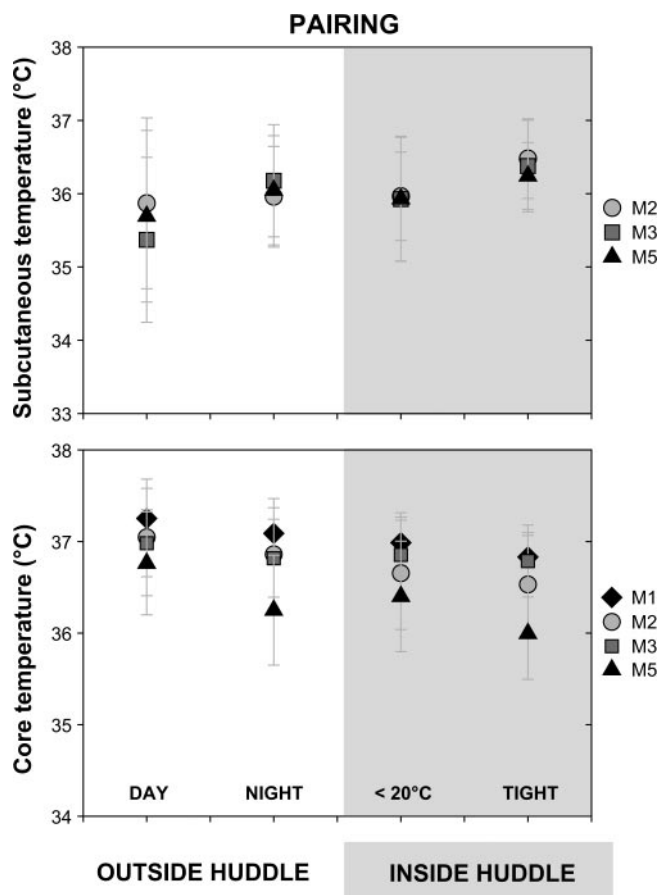


Fig. 4. Subcutaneous and core temperatures of male emperor penguins associated with nonhuddling (day and night), huddling, and tight huddling episodes during the pairing period.

bird species, which showed that incubating birds resist entering torpor or nocturnal hypothermia, unless incubation is interrupted (7, 40). A sustained drop in core temperature in an incubating adult emperor penguin would presumably delay egg development or even result in the death, or malformation, of the embryo. Hence, there is a clear trade-off between the demands associated with incubation and the need for saving energy.

#### Core Temperatures During the Breeding Cycle and Implications for Metabolic Rate

Our study is the first to provide long-term deep body temperature records of unrestrained breeding emperor penguins at their colony. Deep body temperatures of the five free-ranging penguins throughout their breeding cycle were on average  $36.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$ . The average core temperature that we measured was lower than the stomach temperatures previously reported for captive emperor penguins during rest within their thermoneutral zone. Mean stomach temperatures in these studies ranged from  $37.8^\circ\text{C}$  to  $38.9^\circ\text{C}$ , that is, 1.2 to  $2.2^\circ\text{C}$  higher than our measurements (3, 24, 30). However, our temperature measurements fall well within the temperature range reported by previous authors (14, 34). Mean rectal temperatures of  $36.7^\circ\text{C}$  for breeding birds and  $37.1^\circ\text{C}$  for incubating and huddling birds were measured in these studies. Other authors (24, 28), comparing body temperature records of emperor and

gentoo penguins, argued that stomach temperature should be about  $0.7^\circ\text{C}$  higher than cloacal temperature. Another study (31) recorded temperatures in diving emperor penguins. Temperatures within the abdominal cavity and the inferior vena cava during diving were  $37.2^\circ\text{C}$  and  $37.1^\circ\text{C}$ , respectively. During rest at night, when birds were exposed to cold ambient temperatures below their thermoneutral zone, core temperatures ranged from  $36.0$  to  $38.7^\circ\text{C}$  for the inferior vena cava and from  $34.2$  to  $38.4^\circ\text{C}$  for the abdominal cavity, depending on the individual (31). Considering these temperature recordings, the normal core temperature for emperor penguins at rest and within their thermoneutral zone should be about  $37.5^\circ\text{C}$  to  $38^\circ\text{C}$ . This temperature range corresponds to the core temperature we recorded at midpairing (from  $37.1$  to  $38.1^\circ\text{C}$ ). A core temperature reduction during the pairing period to  $36.5^\circ\text{C}$  and a mean core temperature of  $36.7^\circ\text{C}$  (when averaged over the entire breeding cycle), may therefore amount to significant energy savings during the breeding cycle of emperor penguins. Indeed, torpor and hypothermia (i.e., a decline in deep body temperature) are efficient strategies to decrease energy expenditure in birds (4, 25). Dewasmes and colleagues (8) discussed the decrease in sMR linked to a decreased body temperature for emperor penguins (four birds in their study had mean stomach temperatures ranging from  $38.5^\circ\text{C}$  to  $40^\circ\text{C}$ ). They suggested a potential reduction in sMR as high as 40% for a core temperature decrease of  $1^\circ\text{C}$ . However, this might be an overestima-

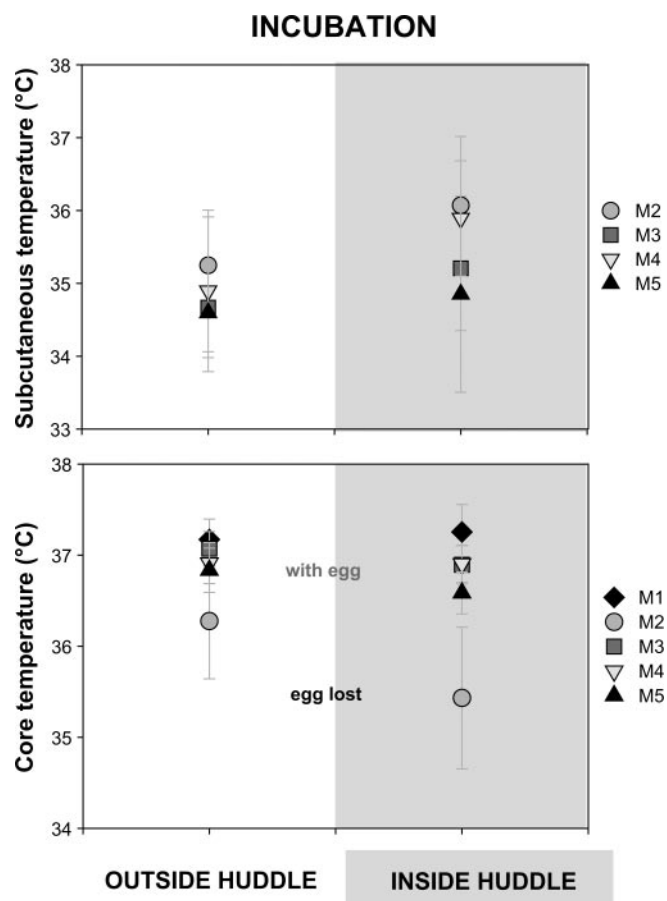


Fig. 5. Subcutaneous and core temperatures of male emperor penguins associated with episodes of nonhuddling and huddling during incubation.

tion. Let's consider a core temperature decline of  $1^{\circ}\text{C}$  (from  $37.7^{\circ}\text{C}$  to  $36.7^{\circ}\text{C}$ ) and assume that the apparent  $Q_{10}$  is between 2 and 3. If average ambient temperature and conductance remain equal, then the metabolic rate of emperor penguins under these circumstances might be reduced by about 7 to 10% (4, 17).

Pioneering studies (27, 33) showed that birds isolated in small groups within the colony had rectal temperatures about  $1^{\circ}\text{C}$  higher than free-ranging birds that were able to huddle ( $36.9 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$  vs.  $35.7 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$  and  $36.3 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$  vs.  $35.2 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ , respectively; unfortunately, no indication of the incubating status of the birds was given). Furthermore, isolated individuals had a mean rectal temperature that was a further  $1^{\circ}\text{C}$  higher than in birds captive in small groups (27, 33). Besides a higher body temperature, birds isolated in small groups also had a daily body mass loss that was on average 50 g/day higher than birds that could huddle (27, 33, 34). This would imply that the energy savings accrued during huddling are at least, in part, due to a lowering of body temperature, which appears not to be possible in case of ineffective huddling. In support of this, it has been shown that huddling emperor penguins were able to lower their metabolic rate by 16% (1). From isotope-derived body composition changes, sFMR was estimated to be 1.5 W/kg and 1.8 W/kg for free-ranging males and isolated males in small groups, respectively. The question arises, why huddling birds decrease their body temperature, while birds unable to huddle maintain a higher core temperature?

#### Changes in Body Temperatures During Huddling

Frequent engagement in tight huddles, where ambient temperatures increase above the upper critical temperature ( $20^{\circ}\text{C}$ ) seems to play an important role in the energy-saving strategies of huddling emperor penguins. By contrast, these warm ambient temperatures were shown to induce hyperthermia and heat stress in emperor penguins (13, 30). When exposed to  $15^{\circ}\text{C}$  in the laboratory, their body temperature increased from  $38$  to  $40^{\circ}\text{C}$  within 2 h (13). At  $25^{\circ}\text{C}$ , their evaporative water loss may be nearly five times the basal rate at cold temperatures (30). By contrast, however, despite ambient temperatures up to  $37.5^{\circ}\text{C}$ , our data show that those penguins huddling tightly did not enter hyperthermia. Could then the loss of metabolic heat for a tight huddling bird take place through its cold-exposed body surfaces (i.e., the feet, the upper part of the back, the neck, and head), therefore preventing hyperthermia? This seems unlikely, for the following reasons. First, the conductive heat loss from the feet to the ground is presumably minor. The surface in contact with the ice is reduced to only several square centimeters, as penguins stand on their heels, claws, and tail. Furthermore, the cutaneous temperature of feet of incubating penguins averages only  $3.3^{\circ}\text{C}$ , because of a vascular counter-current system in their extremities (34). Second, the heat loss through head, neck, and upper back are unlikely to be efficient thermal windows for penguins to evacuate heat. Indeed, penguins huddling tightly during blizzards often accumulate snow that does not melt on their head and upper back, suggesting that heat flux through these surfaces are reduced (Fig. 6). Third, no birds were observed either panting or hyperventilating when tight huddling, which would have suggested an urgent need to dissipate heat (C. Gilbert, personal observation). Furthermore,



Fig. 6. Incubating birds huddling tightly during a blizzard. Please note the snow on their heads, necks, and upper backs.

birds inside such groups are densely packed, with up to  $8\text{--}10$  birds/ $\text{m}^2$  (33). With a resulting high pressure inside tight huddles, birds would surely not be able to pant.

How then can this paradox be solved? We found that during huddling, the shell temperature of penguins tends to increase by  $0.6$  to  $0.7^{\circ}\text{C}$ , while their core temperature is either maintained during incubation or slightly decreased during pairing (by  $0.5^{\circ}\text{C}$ ). Such a pattern of increased shell temperature and slightly decreased core temperature, which was also shown in other species (26, 29), could be explained by an increase in peripheral blood flow during huddling. The resulting change in thermal conductance would transfer heat from the core to the shell. In that case, the decrease in core temperature could lead to a reduction in metabolic rate. However, cold-exposed body surfaces and, therefore, heat loss are greatly reduced during tight huddling. Hence, even if core temperature could be reduced at the beginning of huddling, such a passive decrease in metabolic rate would be insufficient to prevent an increase in core temperature after hours of tight huddling. Cold-exposed body surfaces under these circumstances might be unable to dissipate enough heat.

Hence, a possible explanation for the constancy (or slight decrease) of core temperature inside dense huddles, in contrast to the expected temperature rise, is that metabolic rate of birds is depressed accordingly. Such a reduction in metabolic rate could possibly be achieved by entering sleep. Indeed, during tight huddles, we usually observed that birds had their eyes closed. It has been shown that the proportion of sleep increases during the fast of emperor penguins (9), and this is typically associated with a drop in metabolic rate of about 8% (39). Moreover, we showed that a large proportion of huddles in emperor penguins occur at night (94% of the time spent in huddles) (11). However, surprisingly, no nycthemeral rhythm in body temperature was visible in our recordings.

Following our hypothesis, a reduction in metabolic rate would induce a core temperature decrease, while the increase in shell temperature would be passive, because birds are packed together densely. If we consider the case of an isolated animal, any significant metabolic depression would lead to general body cooling because of the immense heat loss to the environment. Such a strategy would be associated with two disadvantages. First, it would not allow a successful incubation. Second, birds would have to expend large amounts of energy to rewarm. Indeed,  $3.34$  kJ are needed to increase the body temperature of a 1-kg mammal by  $1^{\circ}\text{C}$  (38). For an

emperor penguin with a mass of 30 kg, about 100 kJ would be needed to increase its temperature by 1°C, which represents about 3% of its total energy expenditure per day. By contrast, in a huddling bird, the surface area exposed to the cold is drastically reduced. Consequently, no dorsal, ventral, or lateral heat flow can occur in the huddling bird because neighbors are at the same temperature. There is, therefore, no risk of general body cooling for a huddling bird that lowers its metabolic rate. There is also no risk of overheating, provided that metabolic heat production is reduced to the same degree as exposure of body surfaces to cold, following Newton's law of cooling. The warm ambient temperatures that huddling generates would likely become a problem when—and only when—the birds switch from reduced to normal metabolic rate. During these transitions, changes in metabolic rate and in the exposed surface areas must occur fairly simultaneously. Because this depends on the proximity and behavior of neighboring birds, a remarkable synchrony is required between congeners. This suggests that a control of the metabolic transition should use very efficient mechanical or thermal temperature sensors, such as the spinal temperature sensors, which play a major role in bird thermoregulation (19).

In conclusion, we suggest that the reduction of cold-exposed body surfaces while huddling, and especially tight huddling, allows a downregulation of body temperature by 1°C in free-ranging birds when compared with captive animals. The maintenance of a constant core temperature of about 37°C by those birds incubating, indicates that they have a slightly higher metabolic rate than birds that failed their incubation. However, in both incubating and nonincubating birds, most of the energy sparing can be explained by a metabolic depression associated with the reduction of cold-exposed body surfaces; this depression explains why the birds neither suffer of hyperthermia despite the very high ambient temperatures generated by the tight huddles nor become hypothermic.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the 51st expedition at Dumont d'Urville station for technical assistance, Dr A. Malan for very useful suggestions, and Drs. S. Blanc, M. Enstipp, and G. Robertson for manuscript revision.

#### GRANTS

Field work was financially and logistically supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor and the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

#### REFERENCES

1. Ancel A, Visser H, Handrich Y, Masman D, and Le Maho Y. Energy saving in huddling penguins. *Nature* 385: 304–305, 1997.
2. Barclay RMR, Lausen CL, and Hollis L. What's hot and what's not: defining torpor in free-ranging birds and mammals. *Can J Zool* 79: 1885–1890, 2001.
3. Boyd JC and Sladen WJL. Telemetry studies of the internal body temperatures of Adélie and emperor penguins at cape Crozier, Ross Island, Antarctica. *The Auk* 88: 366–380, 1971.
4. Butler PJ and Woakes AJ. Seasonal hypothermia in a large migrating bird: saving energy for fat deposition? *J Exp Biol* 204: 1361–1367, 2001.
5. Canals M, Rosenmann M, and Bozinovic F. Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriol* 42: 321–328, 1997.
6. Contreras LC. Bioenergetics of huddling—Test of a psycho-social hypothesis. *J Mammal* 65: 256–262, 1984.
7. Csada RD and Brigham RM. Reproduction constrains the use of daily torpor by free-ranging common poorwills (*Phalaenoptilus nuttallii*) (Aves: Caprimulgidae). *J Zool, Lond* 234: 209–216, 1994.
8. Dewasmes G, Le Maho Y, Cornet A, and Groscolas R. Resting metabolic rate and cost of locomotion in long-term fasting emperor penguins. *J Appl Physiol* 49: 888–896, 1980.
9. Dewasmes G, Buchet C, Geloën A, and Le Maho Y. Sleep changes in emperor penguins during fasting. *Am J Physiol* 25: R476–R480, 1989.
10. Geiser F. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu Rev Physiol* 66: 239–274, 2004.
11. Gilbert C, Robertson G, Le Maho Y, Naito Y, and Ancel A. Huddling behavior in emperor penguins: Dynamics of huddling. *Physiol Behav* 88: 479–488, 2006.
12. Green A, Tanton JL, Woakes AJ, Boyd IL, and Butler P. Effects of long-term implanted data loggers on macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus*. *J Avian Biol* 35: 370–376, 2004.
13. Groscolas R. Effet d'une exposition à la chaleur sur la température corporelle et quelques paramètres hématologiques du manchot empereur, *Aptenodytes forsteri*. *Comp Biochem Physiol* 50A: 533–543, 1975.
14. Groscolas R. Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *J Comp Physiol B* 156: 521–527, 1986.
15. Groscolas R. The use of body mass loss to estimate metabolic rate in fasting sea birds: a critical examination based on emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*). *Comp Biochem Physiol* 90A: 361–366, 1988.
16. Guillard R and Prévost J. Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1963. *L'Oiseau et la RFO* 34: 33–51, 1964.
17. Heldmaier G and Ruf TP. Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *J Comp Physiol B* 162: 696–706, 1992.
18. Heldmaier G, Ortmann S, and Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respir Physiol Neurobiol* 141: 317–329, 2004.
19. Inomoto T and Simon E. Extracerebral deep-body cold sensitivity in the Pekin duck. *Am J Physiol* 241: R136–R145, 1981.
20. Isenmann P. Contribution à l'éthologie et à l'écologie du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau et la RFO* 40: 136–159, 1971.
21. Jarman M. Experiments on the emperor penguin in various thermal environments. *Bull Brit Antarctic Survey* 33–34: 57–63, 1973.
22. Jouventin P. Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *La Terre et la Vie* 25: 510–586, 1971.
23. Kirkwood R and Robertson G. The occurrence and purpose of huddling by Emperor penguins during foraging trips. *Emu* 99: 40–45, 1999.
24. Le Maho Y, Delclitte P, and Chatonnet J. Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am J Physiol* 231: 913–922, 1976.
25. McKechnie AE and Lovegrove BG. Avian facultative hypothermic responses: a review. *Condor* 104: 705–724, 2002.
26. Mercer JB and Hammel HT. Total calorimetry and temperature regulation in the nine-banded armadillo. *Acta Physiol Scand* 135: 579–589, 1989.
27. Mougin JL. Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. *L'Oiseau et la RFO* 36: 167–226, 1966.
28. Mougin JL. Enregistrements continus de températures internes chez quelques *Spheniscidae*. I Le manchot papou *Pygoscelis papua* de l'île de la Possession (Archipel Crozet) *L'Oiseau et la RFO* 42: 84–110, 1972.
29. Ostnes JE and Bech C. Ontogeny of deep-body cold sensitivity in Pekin ducklings *Anas platyrhynchos*. *J Comp Physiol B* 167: 241–248, 1997.
30. Pinshow B, Fedak MA, Battles DR, and Schmidt-Nielsen K. Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. *Am J Physiol* 231: 903–912, 1976.
31. Ponganis PJ, Van Dam RP, Knower T, and Levenson DH. Temperature regulation in emperor penguins foraging under sea ice. *Comp Biochem Physiol* 129A: 811–820, 2001.
32. Ponganis PJ, Van Dam RP, Levenson DH, Knower T, Ponganis KV, and Marshall G. Regional heterothermy and conservation of core temperature in emperor penguins diving under sea ice. *Comp Biochem Physiol* 135A: 477–487, 2003.
33. Prévost J. *Ecologie du manchot empereur*. Expéditions polaires françaises, Hermann Press: Paris, 1961, p. 1–204.
34. Prévost J, and Sapin-Jaloustre J. A propos des premières mesures de topographie thermique chez les Sphéniscidés de la Terre Adélie. *L'Oiseau et la RFO* 34: 52–90, 1964.

35. **Regel J and Pütz K.** Effect of human disturbance on body temperature and energy expenditure in penguins. *Polar Biol* 18: 246–253, 1997.
36. **Reinertsen RE.** Physiological and ecological aspects of hypothermia. In: *Avian energetics and nutritional ecology*, edited by Carey C: Chapman and Hall, New York, 1996, p. 125–157.
37. **Robin JP, Frain M, Sardet C, Groscolas R, and Le Maho Y.** Protein and lipid utilization during long-term fasting in emperor penguins. *Am J Physiol* 254: R61–R68, 1988.
38. **Schmidt-Nielsen K.** *Animal Physiology. Adaptation and Environment* (5th ed.), New York: Cambridge University Press, 1997, p. 241–297.
39. **Stahel CD, Megirian D, and Nicol SC.** Sleep and metabolic rate in the little penguin, *Eudyptula minor*. *J Comp Physiol B* 154: 487–494, 1984.
40. **Vehrencamp SL.** Body temperature of incubating versus non-incubating roadrunners. *Condor* 84: 203–207, 1982.
41. **Vickery WL and Millar JS.** The energetics of huddling by endotherms. *Oikos* 43: 88–93, 1984.





#### ***Article 4***

**Gilbert C., Le Maho Y., Ancel A.** Energy saving processes in huddling emperor penguins: from experiments to theory.

(en révision). *Journal of Experimental Biology*.



## **Energy saving processes in huddling emperor penguins: from experiments to theory**

Caroline Gilbert<sup>1\*</sup>, Stéphane Blanc<sup>1</sup>, Yvon Le Maho<sup>2</sup>, André Ancel<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *IPHC-DEPE, ULP, CNRS; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.*

*[caroline.gilbert@c-strasbourg.fr](mailto:caroline.gilbert@c-strasbourg.fr)*

*[andre.ancel@c-strasbourg.fr](mailto:andre.ancel@c-strasbourg.fr)*

<sup>2</sup> *IPHC-DIPCV, ULP, CNRS; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.*

*[yvon.lemaho@c-strasbourg.fr](mailto:yvon.lemaho@c-strasbourg.fr)*

\* Author for correspondence: *[caroline.gilbert@c-strasbourg.fr](mailto:caroline.gilbert@c-strasbourg.fr)*

*IPHC-DEPE, ULP, CNRS. 23 rue Becquerel, 67087, Strasbourg Cedex 02, France.*

*Tel: + 33 (0)3 88 10 69 12*

*Fax: + 33 (0)3 88 10 69 06*

## Abstract

This paper investigates the energy savings of male emperor penguins associated with their huddling behaviour, the key to assume their incubating task while undergoing a long fast. Thanks to new studies held by our team, this paper aims to estimate the respective contributions of four processes (wind protection, exposure to mild ambient temperatures, reduction in cold-exposed body surfaces, and body temperature adjustments) in the energetic benefit accrued from huddling. Metabolic rate and body mass loss in “free-ranging” emperors, i.e. able to huddle, are on average 21 and 26% lower, respectively, than in “loosely-grouped” birds (kept by 5 to 10 inside a fence) experiencing the same climatic conditions but unable to huddle effectively. In addition, the metabolic rate of loosely-grouped birds is 39% lower than that of fenced in isolated birds, with the major part of the reduction (32%) being attributable to wind protection. Exposure to mild ambient temperatures and the reduction in cold-exposed body surfaces of free-ranging birds are estimated to account for the totality of the energy savings (24%), about two thirds being attributable to the mild microclimate and one third to the reduction in cold exposed body surfaces. However, free-ranging emperors maintain a mean body temperature that is 1°C lower than in loosely-grouped birds. This would represent a 17% reduction in their energy expenditure. These processes, linked together, explain how huddling emperors save energy and maintain a constant body temperature, which ensures them a successful incubation during their four-month breeding fast in the cold.

*Keywords: huddling, energy savings, emperor penguins, microclimate, body temperature*

## Introduction

The emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) is the only bird to breed in the middle of the Antarctic winter (Prévost, 1961). Males and females fast for 45 days during the pairing period, and males fast another 70 days to assume the incubation task (Prévost, 1961; Isenmann, 1971), during which their body temperature has to be constant and high in order to heat their egg at 35°C (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Boyd and Sladen, 1971; Le Maho et al., 1976; Pinshow et al., 1976; Groscolas, 1986; Gilbert et al., 2007). Although they are adapted to minimize heat loss (Le Maho, 1977), energetically costly heat production mechanisms have to be activated because ambient temperatures are always below their lower critical temperature (LCT: -10°C; Le Maho et al., 1976; Pinshow et al., 1976). Breeding success then relies on the males' ability to make economic use of their body fuels. Pioneering studies suggested that huddling is the key factor for emperor penguins to protect themselves against cold and lower their energy expenditure in order to survive their four-month breeding fast during the Antarctic winter (Cendron, 1952; Stonehouse, 1953; Prévost, 1961). Many studies on small mammals support the view that huddling efficiently decreases metabolic heat production and maintenance cost by 10 to 40% (Pearson, 1960; Gorecki 1968; Gebczynski 1969; Gebczynska, 1970; Fedyk, 1971; Tertilt 1972; Glaser and Lustick, 1975; Stanier, 1975; Alberts, 1978; Martin et al., 1980; Andrews and Belknap, 1986; Yahav and Buffenstein, 1991; Perret, 1998).

According to Newton's law, heat losses, equivalent to metabolic rate in a thermal steady state for any animal, are dependant on the gradients between the external temperatures and its body temperature, depending on their cold-exposed body surfaces and its thermal conductance (Scholander et al., 1950). Small animals closely packed together reduce their cold-exposed body surface area contributing to energy savings (Contreras, 1984; Canals et al., 1997). Small mammals indeed possess a high surface/volume ratio, leading to important heat losses compared with their metabolic heat production. The reduction in cold-exposed body surface area is estimated to account on average for 58 to 94% of the huddling energy savings of small rodents, depending on the number of individuals involved and on the group density (Canals et al., 1997).

A second process involved in energy savings is the increase in temperature surrounding the grouped animals (i.e. warming of the microclimate), which decreases heat losses through reduced gradients between external and body temperatures. A 5°C increase in ambient temperature caused by huddling short-tailed field voles (*Microtus agrestis*) accounted for 55% of their energy savings during huddling (Hayes et al., 1992).

A third mechanism explaining energy savings relies on the adjustments in body temperatures of huddling animals (Vickery and Millar, 1984): huddling mammals and birds maintain a higher and more constant body temperature than isolated ones, suggesting that huddling is used as a warming mechanism (Stanier, 1975; Howell, 1976; Alberts, 1978; Andrews et al., 1987; Yahav and Buffenstein, 1991; Boix-Hinzen and Lovegrove, 1998; McKechnie and Lovegrove, 2001; Bautista et al., 2003; Cutrera et al., 2003). However, other biological models lower their body temperature during huddling bouts, presumably allowing them to maximize their energy savings through a reduction of their metabolic heat production. For example, great snow geese goslings (*Chen caerulescens atlantica*) lower their body temperature during huddling by 0.8°C (Fortin et al., 2000). Similarly, mouse lemurs (*Microcebus murinus*) nesting in pairs increase their torpor duration when compared with males nesting alone (Séguy and Perret, 2005).

With respect to the emperor penguin, no study has yet evaluated the respective parts of these three processes (reduction in cold-exposed body surface area, increase in temperature surrounding the grouped animals, and body temperature adjustments) in their energy savings during huddling. Emperor penguins face thermal trade-offs that are different from small mammals. Breeding male emperor penguins weight 30kg, for a height of 1.2m on average (Prévost, 1961), and thus possess a low surface/volume ratio. They are furthermore highly insulated and adapted to reduce any heat loss (Le Maho, 1977). Hence, the reduction in their cold-exposed body surfaces may contribute to a lower extent in the energy savings permitted by huddling. Variations in their body temperature should also be limited by the inertia inherent to their important body mass. The warmth created inside huddles has been considered by pioneer authors to be the only mechanism explaining energy savings observed in huddling emperor penguins (Prévost, 1961; Jouventin, 1971; Jarman, 1973; Le Maho, 1977), neglecting the reduction in cold-exposed body surface area during huddling and any body temperature adjustment. However, Ancel et al. (1997) hypothesized that huddling penguins may save energy through a lowering of their body temperature. In support of that, pioneering studies reported that huddling free-ranging birds had a lower rectal temperature by 1°C than captive birds held in small groups and by 2°C than captive birds held in isolation, all experiencing similar climatic conditions within the general colony area (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Mougin, 1966).

Recent studies held by our group provided new insights into this complex social behaviour and its related physiological mechanisms that now allow exploring the respective contributions of these processes in the huddling energy saving (Gilbert et al., 2006, 2007).

Throughout their breeding cycle (i.e. pairing and incubation periods), males huddle on average 38% of their time, experiencing ambient temperatures within their thermoneutral zone (from -10°C to +20°C; Le Maho et al., 1976; Pinshow et al., 1976). Furthermore, birds engage in “tight huddling” episodes for 13% of their time, and under these circumstances experience ambient temperatures above their upper critical temperature (Gilbert et al., 2006). Males body temperature of birds show decreases of 1.7°C along the pairing period, and of 0.5°C during tight huddling episodes compared with non-huddling periods. Conversely, during incubation, males maintain a constant core temperature of 36.9°C, with no change during tight huddling episodes. Overall, average body temperature of free-ranging birds during their breeding cycle was 36.7°C (Gilbert et al., 2007). In order to explain the absence of hyperthermia of birds tightly huddling while saving energy along their winter fast, we suggested, based on the Newton’s law of cooling, that birds enter a metabolic depression during huddling, the extent of which depending on the reduction of their body surface area exposed to the cold (Gilbert et al., 2007).

During the four-month fast associated with pairing and egg incubation task, male emperor penguins completely rely on their body reserves to fuel energy metabolism. Energy balance during this time can thus be estimated from body mass losses, taking into account the measured and estimated composition of the mass loss (Groscolas, 1988). Based on this, some studies (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Ancel et al., 1997) estimated the overall energetic benefits of huddling in emperor penguins, comparing body mass losses or estimated metabolic rates of: (1) “isolated” birds, fenced in at the colony; (2) birds in small groups (~ 5 to 10 birds) fenced in at the colony but unable to huddle effectively (“loosely-grouped”); and (3) birds moving freely within the colony and able to huddle (“free-ranging”; **Fig. 1**). In all studies, isolated and/or loosely-grouped birds faced climatic conditions identical to those of free-ranging birds. Since birds were able to group themselves (when loosely-grouped) and maintain social interactions visually and acoustically (when isolated), the effect of stress due to captivity was likely far less than thermal effects. Isolated birds were unable to shelter themselves from the wind, by contrast with grouped birds that were likely able to reduce the effect of wind-chill by grouping themselves loosely (Jarman, 1973). The energy savings of loosely-grouped birds, when compared with isolated ones, could then be attributed to the fact that grouped birds were able to reduce wind-chill effects (**Fig. 1**). In contrast to free-ranging birds, loosely-grouped birds were unable to huddle effectively and reduce their exposed body surface area in any significant manner. The energy savings observed in free-ranging birds, when compared with loosely-grouped birds, can be attributed to (1) the

warming of the temperature around the birds and (2) the reduction in their cold-exposed body surfaces while huddling (**Fig. 1**). Thirdly, body temperature adjustments of free-ranging birds, maintaining lower body temperatures (**Fig. 1**), should participate in their huddling energy savings.

The first aim is to review the few previous studies looking at the energetic benefits associated with huddling in emperor penguins, by comparing body mass losses (and derived metabolic rates) of free-ranging, loosely-grouped and isolated birds. Estimating huddling benefits has already been attempted, but recent results now allow us to go further in the estimation of the energy saving mechanisms. We then estimated the respective contributions of the energetic benefit from wind protection, microclimate created when birds are not packed, reduced cold-exposed body surface areas when birds are huddling, and the adjustments of the birds' deep body temperature. These estimations are finally discussed.

#### *1. A review of energy savings comparing isolated, loosely-grouped, and free-ranging birds*

Studies investigated the daily body mass losses concomitantly in enclosed birds (isolated and loosely-grouped) and in unrestrained, free-ranging birds (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Ancel et al., 1997; **Fig. 2**). To minimize the impact of stress, body masses of captive birds were measured after habituation to their enclosure (i.e. after several days). On average, free-ranging and loosely-grouped penguins lost  $132 \pm 8$  and  $178 \pm 23$  g.day<sup>-1</sup>, respectively. This represents a 26% reduction in daily body mass loss. Daily body mass loss in loosely-grouped birds was on average 40% lower than in isolated birds ( $299 \pm 8$  g.day<sup>-1</sup>). The overall difference between isolated and free-ranging birds was 56% (**Fig. 2**).

Two indirect methods estimated field metabolic rates (FMR) of emperor penguins. First, an estimate of metabolic rate was obtained from body mass loss and the related energy equivalent derived from the chemical composition of carcasses (Groscolas, 1988). Given that emperor penguins in the above studies were in phase II of their fast (from day 10 to day 100; Robin et al., 1988) and that the composition of the lost body mass was found to be steady under this condition (61.7% lipids, 5.9% proteins and 32.4% water), the energetic equivalent of 1g body mass would be 25.5 kJ (Groscolas, 1988). Hence, according to this estimation, metabolic rate of free-ranging huddling penguins would be reduced by 26%, when compared to loosely-grouped birds ( $132$  g.day<sup>-1</sup>: 39.0 W and  $178$  g.day<sup>-1</sup>: 52.5 W, respectively). Secondly, Ancel et al. (1997) used an isotopic dilution method to measure the daily changes in composition. They found that body mass loss was 20% lower in free-ranging birds than in

loosely-grouped birds ( $137$  and  $171 \text{ g.day}^{-1}$ , respectively). The estimated metabolic rate of free-ranging birds was 16% lower than that of loosely-grouped birds. Based on these two methods, metabolic rate of free-ranging birds was calculated to be on average 21% lower than in loosely-grouped birds ( $42.8 \pm 5.3$  and  $51.9 \pm 2.1 \text{ W}$ , respectively; **Fig. 2**). Using the estimate from Groscolas (1988), loosely-grouped birds had an average metabolic rate 39% lower than that of isolated birds ( $88.2 \text{ W}$ ; **Fig. 2**). Hence, the average reduction in metabolic rate of free-ranging penguins, when compared with isolated birds, was 51%.

## *2. Estimating energetic benefits from wind protection: isolated vs. loosely-grouped birds*

Average wind speed and ambient temperatures in June and July measured at the colony over a period of 7 years (Prévost, 1961; Guillard and Prévost, 1964; Mougin, 1966; A. Ancel, unpublished) were  $4.9 \pm 0.9 \text{ m.s}^{-1}$  and  $-16.6 \pm 0.8^\circ\text{C}$ , respectively. Meteorological conditions remained stable for 50 years, except a rewarming that was observed throughout the 1970s (Barbraud and Weimerskirch, 2001).

Birds inside a huddling group, even if they are not packed together, shelter themselves from the wind (Jarman, 1973). Unfortunately no external temperature, recorded on loosely-grouped or isolated birds' backs, are available. We can estimate the reduction in energy expenditure that a loosely-grouped bird will experience through wind shelter, when compared with an isolated bird (**Fig. 3**). Le Maho et al. (1976) and Pinshow et al. (1976) independently measured the metabolic rates of emperor penguins using respirometry. Both studies concluded that below an ambient temperature of  $-10^\circ\text{C}$  (LCT), the metabolic rate of emperor penguins increases as a function of ambient temperature. Pinshow et al. (1976) conducted measurements indoors at various low ambient temperatures but without wind. By contrast, Le Maho et al. (1976) conducted measurements outdoors, where penguins were exposed to various low ambient temperatures at low wind speeds, ranging between 0 and  $5 \text{ m.s}^{-1}$ . The resulting increase in metabolic rate at temperatures below  $-10^\circ\text{C}$  from these two studies differs slightly, with a steeper slope in the study by Le Maho et al. (1976), presumably reflecting the effect of low wind speeds on metabolic rate.

For our investigation, we decided to use the equations given by Le Maho et al. (1976), because captive penguins grouped loosely (and kept outside) most likely still experience the effects of low wind speeds. Several authors (Stonehouse 1967; Drent and Stonehouse, 1971; Le Maho et al., 1976; Taylor, 1986; Stahel et al., 1987, Dawson et al., 1999) support the view that the compact nature of penguin plumage confers a high resistance to disorganization and penetration by wind, except for strong wind speeds ( $> 5 \text{ m.s}^{-1}$ ). Consequently, these authors

argue that heat loss by convection is negligible at low wind speeds. Similarly, Chappell et al. (1989) found that metabolic rate of Adélie penguins increases at high wind speeds, especially when ambient temperatures are low. The same should be true for emperor penguins facing wind speeds averaging  $4.9 \text{ m.s}^{-1}$  at mean ambient temperatures of  $-16.6^\circ\text{C}$ . Goldstein (1983) modelled the combined effects of low temperatures and wind speeds on the birds' mass specific field metabolic rate ( $\text{sFMR}_{\text{TaV}}$ ):

$$\text{sFMR}_{\text{TaV}} = \text{sFMR}_{\text{Ta}} + ((b \cdot V^{0.5}) / M), \text{ with}$$

$\text{sFMR}_{\text{Ta}} = \text{sFMR at Ta (ambient temperature), without wind};$

$b = 0.0092m^{0.66} \cdot \Delta T^{0.32}$ ;  $m$  = body mass in g, and  $\Delta T$  = difference between ambient temperature and LCT of the birds in  $^\circ\text{C}$ ;

$V$  = wind speed in  $\text{m.s}^{-1}$ ;

$M$  = body mass in kg.

Chappell et al. (1989) measured metabolic rates in Adélie penguins (at ambient temperatures of  $-20^\circ\text{C}$ , i.e.  $10^\circ\text{C}$  below their LCT, and wind speed of  $5.7 \text{ m.s}^{-1}$ ) that were even higher than the metabolic rate predicted by Goldstein's model (1983). They attributed this difference to an increase in heat loss through poorly insulated flippers. However, the ratio between flipper surface area and whole body surface area in Adélie penguins is much greater than in emperor penguins, which are adapted to breed during the Antarctic winter (Le Maho, 1977).

We therefore apply Goldstein's model (1983) to the emperor penguins, exposed to average wind speeds of  $4.9 \text{ m.s}^{-1}$ .

Hence,

$$\text{sFMR}_I = \text{sFMR}_{\text{LG}} + ((b \cdot V^{0.5}) / M), \text{ with}$$

$\text{sFMR}_I$  for  $\text{sFMR}_{\text{isolated}}$ , and  $\text{sFMR}_{\text{LG}}$  for  $\text{sFMR}_{\text{loosely-grouped}}$ ,

$V = 4.9 \text{ m.s}^{-1}$ ,

$b = 0.0092m^{0.66} \cdot \Delta T^{0.32}$  (with  $m = 30,000 \text{ g}$  for a standard incubating male emperor penguin and  $\Delta T = 6.6^\circ\text{C}$ , with  $T_a = -16.6^\circ\text{C}$  and  $\text{LCT} = -10^\circ\text{C}$ ).

$\text{sFMR}_{\text{LG}}$  can be derived from the equation established by Le Maho et al. (1976) for penguins exposed to low winds and  $T_a$  from  $-30$  to  $-10^\circ\text{C}$ :

$$\text{sFMR}_{\text{LG}} = 1.08 - 0.08 \cdot T_a$$

Therefore, at an ambient temperature ( $T_a$ ) of  $-16.6^\circ\text{C}$ , with no or low winds

$$\text{sFMR}_{\text{LG}} = 2.41 \text{ W.kg}^{-1}$$

and

$$\text{sFMR}_I = 2.41 + ((0.0092 \cdot 30000^{0.66} \cdot 6.6^{0.32} \cdot 4.9^{0.5}) / 30) = 3.53 \text{ W.kg}^{-1}$$

Following these equations, a 30 kg bird isolated at the colony would have a metabolic rate as high as 106 W, and a loosely-grouped bird, sheltered from the wind by its surrounding conspecifics, would have a metabolic rate of 72 W: this represents a reduction in metabolic rate of 32%.

The metabolic rates derived from the above equations are much higher than the mean estimated metabolic rates calculated from previous studies (Groscolas, 1988; Ancel et al., 1997; **Fig. 2**). However, the mean reduction in metabolic rate and body mass loss of birds grouped compared with isolated ones from previous studies was 39% and 40%, respectively. This is close to the 32% reduction estimated using Goldstein's model (1983). This estimate is based on equations that were established from metabolic measurements of penguins isolated in the laboratory. The higher metabolic rate estimated using Goldstein's model (1983) could possibly be due to the stress caused by the manipulations. The calculations, derived from respirometry measurements, would then underestimate the metabolic rate reduction of loosely-grouped penguins compared with isolated birds by 7%. This could be explained by the fact that we estimated only the thermal effects, whereas reduction in daily body mass loss (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964) encompasses all thermal and additional stress or physiological effects. In conclusion, emperor penguins being able to stay in a group, even when loosely structured, gain an average thermal and, hence, energetic benefit of 32%, simply by sheltering themselves from the wind-chill.

### *3. Estimating energetic benefits from the warming of ambient temperatures and the reduction in cold-exposed body surfaces: loosely-grouped vs. free-ranging birds*

The next step is to determine how much of the 26% reduction in body mass loss (or 21% reduction in metabolic rate) observed in free-ranging vs. loosely-grouped birds is due to the temperature microclimate created inside a free-ranging group and to the reduction in the birds' cold-exposed body surfaces (**Fig. 3**).

Firstly, our following rationale assumes that the warming of ambient temperatures effect relies on the increase in time that birds spend within their thermoneutral zone, i.e. when energy expenditure is the lowest. Throughout the 2005 pairing and incubation periods, 5 male emperor penguins were equipped with a data logger recording light intensity and temperature (Mk9, Wildlife Computers, Redmond, Washington, USA) glued to their back feathers. From temperature recordings, we could determine the time spent by birds at temperatures above -10°C. We also could count the time they huddle, as the light intensity recorded by the device drops rapidly to 0 when the birds' back is covered by another individual (see Gilbert et al.,

2006 for details). Temperature recordings show that males spent on average only  $10 \pm 5\%$  of their time exposed to external temperatures lower than  $-10^{\circ}\text{C}$ . Furthermore, they spent on average  $49 \pm 5\%$  of their time huddling. Then, the remaining 41% of their time is spent without being packed at ambient temperatures above  $-10^{\circ}\text{C}$ , i.e. within their thermoneutral zone corresponding to a minimum metabolic rate (**Fig. 3**).

Secondly, we can assume that when birds are huddling, their metabolic rate is lowered proportionally to the reduction in their cold-exposed body surfaces. This hypothesis is based on the observation that during bouts of tight huddling with ambient temperatures above  $20^{\circ}\text{C}$ , free-ranging emperor penguins not only show no sign of hyperthermia, but also maintain a constant body temperature, or even lower it by  $0.5$  to  $0.9^{\circ}\text{C}$  (Gilbert et al., 2007). For huddling birds in close contact with neighbouring birds, thermal gradients, driving lateral heat loss from the core to lateral surfaces, nearly vanish. The surface areas exposed to the cold are restricted to the feet, the upper part of the back, the neck and the head (**Fig. 4**). Following Newton's law of cooling, tightly huddling penguins have to reduce their metabolic rate to the same extent than the reduction in their cold-exposed body surface areas in order to maintain or slightly lower their core temperature. If they could not lower their metabolic rate, the cold-exposed areas might represent thermal windows to dissipate extra heat. However, this would be in contradiction with the fact that the snow accumulates on their heads and upper backs during blizzards (**Fig. 4**), and that penguins have to save energy along their incubating task. We thus suggested that they enter metabolic depression, associated with deep sleep, while huddling tightly (Gilbert et al., 2007). Although a clear experimental demonstration remain to be done, we did not see other possible explanation because all living organisms are subjected to the thermodynamic laws. Furthermore, According to **Fig. 4**, we hence hypothesize that 2/3 of the emperor penguin body surface is covered by its congeners while huddling.

To estimate the energetic benefits from the mild ambient temperatures created within the huddling group and the reduction in the cold-exposed body surfaces, we compared the FMR of a free-ranging bird spending 41% of its time within its thermoneutral zone without being packed and 49% of its time being packed, with the FMR of a loosely-grouped bird ( $\text{FMR}_{\text{LG}}$ ), which is sheltered from the wind but spends 100% of its time at temperatures below its thermoneutral zone.

### 3.a. Mass specific metabolic rate outside the thermoneutral zone ( $s\text{FMR}_{\text{LG}}$ )

According to Le Maho et al. (1976) equations (see above):

$s\text{FMR} = 1.08 - 0.08 \cdot T_a$ , and at ambient temperatures ( $T_a$ ) of  $-16.6^{\circ}\text{C}$ :

$$sFMR_{LG} = 2.41 \text{ W.kg}^{-1}.$$

### 3.b. Mass specific metabolic rate within the thermoneutral zone ( $sFMR_{TNZ}$ )

The mass specific metabolic rate, when birds are within their TNZ ( $sFMR_{TNZ}$ ), can be estimated from the respirometry measurements conducted by Le Maho et al. (1976) and Pinshow et al. (1976): 1.98 and 1.83  $\text{W.kg}^{-1}$ , respectively. For our calculation, we again included the values from Le Maho et al. (1976).

$$\text{Hence, } sFMR_{TNZ} = 1.98 \text{ W.kg}^{-1}$$

### 3.c. Mass specific metabolic rate when birds are huddling (i.e. packed, $sFMR_H$ )

We assumed that only 1/3 of the body surface is still exposed to cold. Following our above assumption, metabolic rate of huddling birds would be reduced by 2/3, compared to a bird exposed to ambient temperatures below its thermoneutral zone.

$$\text{Hence, } sFMR_H = 2.41 \cdot 2/3 = 1.61 \text{ W.kg}^{-1}$$

### 3.d. Estimation of the energetic benefit accrued from warmer ambient temperatures and reduction of cold-exposed body surfaces

The  $sFMR$  for a free-ranging emperor penguin ( $sFMR_{FR}$ ) that spends 10% of its time at ambient temperatures below  $-10^\circ\text{C}$ , 41% at temperatures above  $-10^\circ\text{C}$  (without being packed) and 49% huddling (i.e. being packed), would be as follows:

$$\begin{aligned} sFMR_{FR} &= 0.10 \cdot sFMR_{LG} + 0.41 \cdot sFMR_{TNZ} + 0.49 \cdot sFMR_H \\ &= 0.10 \cdot 2.41 + 0.41 \cdot 1.98 + 0.49 \cdot 1.61 = 1.84 \text{ W.kg}^{-1} \end{aligned}$$

Comparing this value to the  $sFMR$  of a bird 100% of its time exposed to an ambient temperature of  $-16.6^\circ\text{C}$  ( $sFMR_{LG} = 2.41 \text{ W.kg}^{-1}$ ), illustrates that the warmer microclimate and the reduction in cold-exposed body surface averages a 24% reduction in metabolic rate. This represents the totality of the energy savings accomplished by free-ranging birds (21% to 26%), when compared with loosely-grouped birds.

### 3.e. Estimation of the energetic benefit accrued from the reduction of cold-exposed body surfaces

In the above calculation, we took into account both processes of energy savings, i.e. the exposure to warmer ambient temperatures and the reduction in cold-exposed body surfaces. To evaluate the energy savings due to the reduction in cold-exposed body surfaces only, we compared the field metabolic rates of birds spending 90% of their time within their

thermoneutral zone ( $sFMR_{0.9TNZ}$ ), with the above calculation of  $sFMR_{FR}$  ( $1.84 \text{ W.kg}^{-1}$ ) for birds spending 41% of their time within their thermoneutral zone and 49% of their time packed in huddles.

$$\begin{aligned} sFMR_{0.9TNZ} &= 0.10 \cdot sFMR_{LG} + 0.90 \cdot sFMR_{TNZ} \\ &= 0.10 \cdot 2.41 + 0.90 \cdot 1.98 = 2.02 \text{ W.kg}^{-1} \\ \text{and } sFMR_{\text{free-ranging}} &= 1.84 \text{ W.kg}^{-1} \end{aligned}$$

Then, the energy savings due to the reduction in cold body surfaces would account for 9% within the 24% reduction in metabolic rate, that is less than one third of this 24% metabolic reduction. Assuming that energy savings due to exposure to warmer ambient temperatures and reduction in cold-exposed body surfaces are additive, exposure to a mild microclimate would then represent more than two thirds of the 24% overall reduction in metabolic rate.

However, we have to keep in mind that the above estimate is based on metabolic rate measurements of restrained birds, even if they were otherwise kept under natural conditions. These measurements overestimate the actual energy expenditure of free-ranging penguins during breeding. According to Ancel et al. (1997) free-ranging emperor penguins have a metabolic rate of  $1.5 \text{ W.kg}^{-1}$ , which contrasts with our estimate of  $1.84 \text{ W.kg}^{-1}$ . They also found that the metabolic rate of loosely-grouped birds was  $1.8 \text{ W.kg}^{-1}$ , which is again lower than our estimate of  $2.41 \text{ W.kg}^{-1}$ . The overestimation of the calculations from Le Maho et al. study (1976) might be explained by the stress caused by the manipulations, a physiological status of the studied birds that was different from the birds in the colony, and/or the higher body temperatures of the birds studied in the laboratory ( $38.2^\circ\text{C}$ , as determined by stomach temperature measurements; Le Maho et al., 1976). Thus, we may consider that the 24% reduction due to mild ambient temperatures and reduction in cold-exposed body surfaces were overestimated. These calculations, applied on birds that maintained higher body temperature, indeed overestimated the energy savings due to the reduction in heat loss gradients. Heat loss gradients between body and external temperatures are indeed increased if body temperature is higher. We thus lastly estimated the energy savings due to physiological adjustments in body temperature, which should reduce heat loss gradients.

#### *4. Estimating energetic benefits from body temperature adjustments*

Free-ranging emperors maintained a rectal temperature of  $35.5^\circ\text{C}$ , i.e.  $1.1^\circ\text{C}$  lower than loosely-grouped birds ( $36.6^\circ\text{C}$ ) and  $2.2^\circ\text{C}$  lower than isolated birds ( $37.7^\circ\text{C}$ ; Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Mougin, 1966; **Fig. 1**). A lowering in deep body temperature is an efficient strategy for decreasing energy expenditure in birds and mammals

(e.g. for birds: Butler and Woakes, 2001; McKechnie and Lovegrove, 2002). We showed that free-ranging birds have a mean core temperature that is higher ( $36.7 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ ) than rectal temperature measured by previous authors (Gilbert et al., 2007). Comparing body temperature records of emperor and gentoo penguins (*Pygoscelis papua*), Le Maho et al. (1976) and Mougin (1972) argued that stomach temperature in penguins would be about  $0.7^{\circ}\text{C}$  higher than cloacal temperature. The rectal temperature measured in the 1960s (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Mougin, 1966) means that body temperatures of isolated, grouped, and free-ranging birds were probably underestimated in their studies. Furthermore, we found that deep body temperature drops in individuals that failed incubation (from  $36.9^{\circ}\text{C}$  to  $35.7^{\circ}\text{C}$ ; Gilbert et al., 2007). The latter body temperature is similar to the temperature measured by Prévost (1961), Prévost and Sapin-Jaloustre (1964), and Mougin (1966). These studies did not indicate the status of their birds (incubating or non-incubating) and it is likely probable that they sampled non-incubating males. Besides, our temperature measurements of successful breeders fall well within the temperature range reported by Groscolas (1986), who measured a mean rectal temperature of  $37.1^{\circ}\text{C}$  for incubating and huddling birds. Unfortunately, Ancel et al. (1997) did not report any body temperature measurements in their study. Nevertheless, free-ranging birds seem to maintain a body temperature that is about  $1^{\circ}\text{C}$  lower than in loosely-grouped birds (Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Mougin, 1966). Consequently we estimated the associated reduction in metabolic rate for a  $1^{\circ}\text{C}$  down regulation of core temperature for a standard 30 kg incubating emperor penguin.

Mean stomach temperatures of isolated birds measured during respirometry studies in the laboratory were  $37.8^{\circ}\text{C}$  (Pinshow et al., 1976),  $38.2^{\circ}\text{C}$  (Le Maho et al., 1976), and  $39.4^{\circ}\text{C}$  (Dewasmes et al., 1980). As expected, the measured mass-specific metabolic rate (measured at rest, within the TNZ) of emperor penguins was positively correlated with stomach temperature:  $1.83 \text{ W.kg}^{-1}$  (Pinshow et al., 1976),  $1.98 \text{ W.kg}^{-1}$  (Le Maho et al., 1976), and  $2.32 \text{ W.kg}^{-1}$  (Dewasmes et al., 1980), accounting for body mass differences, which were small: 23.4 kg (Pinshow et al., 1976), 24.8 kg (Le Maho et al., 1976), and 25.0 kg (Dewasmes et al., 1980). Dewasmes et al. (1980) discussed the link between the decrease in metabolic rate and body temperature decline since mean stomach temperature in their birds ranged from  $38.5^{\circ}\text{C}$  to  $40.0^{\circ}\text{C}$ . They suggested that a core temperature decrease of  $1^{\circ}\text{C}$  might reduce metabolic rate by as much as 40%. However, if we assume an apparent  $Q_{10}$  comprised between 2 and 3, and that ambient temperature and conductance remain equal, a core temperature decline of  $1^{\circ}\text{C}$  (from  $37.7^{\circ}\text{C}$  to  $36.7^{\circ}\text{C}$ ) would represent a reduction in metabolic rate by about 7 to 10% (Heldmaier and Ruf, 1992; Butler and Woakes, 2001). We could also

use the values from the above studies to plot mass-specific metabolic rate as a function of body temperature (**Fig. 5**). Linear regression analysis shows that the slope of such a relationship is statistically significant ( $r^2=0.997$ ,  $t=19.15$ ,  $p=0.033$ ), although the sample size is limited. Nevertheless, using this relationship, a core temperature decline of  $1^\circ\text{C}$  between temperatures of  $37.7^\circ\text{C}$  and  $36.7^\circ\text{C}$  (typically observed during the breeding cycle), would represent a metabolic reduction of 17%.

We may explain why loosely-grouped birds maintain a higher heat production and a body temperature higher by  $1^\circ\text{C}$  than free-ranging birds. Assuming that tightly huddling penguins reduce their metabolic rate to the same extent than the reduction in cold-exposed body surface area, they thus run no risk of cooling off or overheating. By contrast, an emperor penguin in a small group is unable to achieve tight packing densities and, therefore, to drastically reduce its cold-exposed body surface area. A decline in metabolic heat production in this case would lead to body cooling that would jeopardize a successful incubation. Support for this hypothesis emerges from Prévost's first studies (1961). Thyroid glands of free-ranging male emperor penguins were sampled throughout their breeding cycle, and it was found that the epithelium thickness of these glands decreased after the arrival at the colony, was minimal from April to July, and finally increased again in August, when males departed to sea. Prévost (1961) concluded that the thyroid gland, active before arrival, was likely to be inactive during the males' breeding fast. As thyroid is the major organ stimulating thermogenesis, this implies that active thermogenesis is somehow depressed during the breeding fast of male emperor penguins. Furthermore, Groscolas and Leloup (1986) showed that T3 and T4 plasma levels were reduced during incubation. The inactivity of the thyroid gland can be linked to the metabolic depression occurring during huddling, but also to the down-regulation of the core temperature throughout the breeding cycle. Groscolas and Leloup (1986) also showed that the depressed plasma T4 level in incubating males was associated with a low body temperature, and suggested huddling behaviour as the cause. The possible link between huddling behaviour, reduction in thyroid hormone activity, and a reduced metabolic rate has also been suggested in reproductively inhibited huddling prairie deer mice (*Peromyscus maniculatus bairdii*; Cronin and Bradley, 1988).

## 5. Conclusion

We estimated that being loosely-grouped for emperor penguins would represent a 32% metabolic reduction, by permitting them to shelter themselves from the wind. However, we assumed that they would be protected from wind 100% of their time, neglecting the time

when birds are on the windy side. Furthermore, we assumed that their whole body would be protected, which may not be the case, as heads and necks of penguins placed in the centre of these small groups would possibly still be exposed to cold. Thus, we presumably overestimated the savings due to wind protection. Moreover, when estimating the energetic benefit of huddling for free-ranging birds, we hypothesized that penguins spent 41% of their time within their thermoneutral zone, i.e. that their whole body surface was exposed to ambient temperatures above  $-10^{\circ}\text{C}$ . However, this is presumably incorrect, as the heads and necks of birds should still be exposed to lower ambient temperatures. Indeed, we used recordings of ambient temperatures inside groups from data loggers glued on the lower back feathers of the birds. Then, we presumably overestimated the effect of the mild ambient temperatures in the metabolic reduction due to huddling. Detailed measurements of wind and ambient temperatures experienced by the birds should be performed. This could be realized by attaching several data loggers recording temperature on the feathers of the birds, on their chest, their head, and the upper and lower parts of their back. Though it could be ethically criticisable, this would permit to gain a better estimate of the microclimate surrounding the birds. Furthermore, we estimated that when birds were packed, their metabolic rate was reduced to the extent of the reduction in their cold-exposed body surfaces. This assumption is based upon our previous results, as body temperatures of tight huddling birds were either maintained constant or slightly lowered, while in the same time we noticed that snow did not melt on their heads during blizzards, suggesting that birds do not dissipate extra heat via these cold-exposed surfaces (Gilbert et al., 2007). This metabolic reduction occurring in tightly packed birds should however be tested. This could be performed using infrared thermography images, that would prove that the remaining cold-exposed body surfaces are not efficient thermal windows to dissipate heat, and thus that emperor penguins inside huddles enter metabolic depression.

Moreover, the estimations of metabolic reduction due to wind protection, mild microclimate within groups, and reduction in cold-exposed body surfaces were performed using metabolic equations, designed with captive penguins that had body temperatures higher than free-ranging birds. We thus overestimated these energetic benefits. Another limit in this study is that these four processes are linked together. Though we estimated them independently, they may not be additive.

However, this study provides new insights in the processes involved in the energy savings due to grouping and huddling in free-ranging birds on their colony. We estimated that a major part of energy savings is due to wind protection (32%). Furthermore, exposure to

mild ambient temperatures and reduction of cold-exposed body surfaces represent 24% of the saved energy. This is consistent with pioneering hypotheses, attributing the major energy savings to the microclimate created within the huddling groups. The reduction in cold-exposed body surfaces in huddling emperor penguins would account for about one third of the energy savings due to huddling. As expected, this is lower than the percentages that were estimated for small mammals. In these particular conditions, a lowering of 1°C in body temperature would represent a 17% metabolic reduction. Hence, huddling in breeding emperor penguins is a complex behaviour that provides birds with sufficient energy savings that ensure the species survival during the Antarctic winter.

### Acknowledgements

Field work was financially and logistically supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). We thank the 48<sup>th</sup> and 51<sup>st</sup> expedition at Dumont d'Urville station for technical assistance, Dr. R. Groscolas for useful comments and Dr. M. Enstipp for manuscript revision.

### References

1. **Alberts, J.R.** (1978). Huddling by rat pups: group behavioral mechanism of temperature regulation and energy conservation. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **92**, 231-245.
2. **Ancel, A., Visser, H., Handrich, Y., Masman, D., and Le Maho, Y.** (1997). Energy saving in huddling penguins. *Nature* **385**, 304-305.
3. **Andrews, R.V. and Belknap, R.W.** (1986). Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* **85A**, 775-778.
4. **Andrews, R.V., Phillips, D., and Makihara, D.** (1987). Metabolic and thermoregulatory consequences of social behaviors between *Microtus townsendii*. *Comp. Biochem. Physiol.* **87A**, 345-348.
5. **Barbraud, C. and Weimerskirch, H.** (2001). Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**, 183-186.
6. **Bautista, A., Drummond, H., Martinez-Gomez, M. and Hudson, R.** (2003). Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev. Psychobiol.* **43**, 208-215.
7. **Boix-Hinzen, C. and Lovegrove, B.G.** (1998). Circadian metabolic and thermoregulatory patterns of red-billed woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*): the influence of huddling. *J. Zool.* **244**, 33-41.

8. **Boyd, J.C. and Sladen, W.J.L.** (1971). Telemetry studies of the internal body temperatures of Adélie and emperor penguins at cape Crozier, Ross Island, Antarctica. *Auk* **88**, 366-380.
9. **Butler, P.J. and Woakes, A.J.** (2001). Seasonal hypothermia in a large migrating bird: saving energy for fat deposition? *J. Exp. Biol.* **204**, 1361-1367.
10. **Canals, M., Rosenmann, M. and Bozinovic, F.** (1997). Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriol.* **42**, 321-328.
11. **Cendron, J.** (1952). Une visite hivernale à une rookerie de manchots Empereurs. *La Terre et la Vie.* **40**, 101-108.
12. **Chappell, M.A., Morgan, K.R. and Souza, S.L.** (1989). Convection and thermoregulation in two Antarctic seabirds. *J. Comp. Physiol. B* **159**, 313-322.
13. **Contreras, L.C.** (1984). Bioenergetics of huddling - Test of a psycho-social hypothesis. *J. Mammal.* **65**, 256-262.
14. **Cronin, K.L. and Bradley, E.L.** (1988). The relationship between food intake, body fat and reproductive inhibition in prairie deer mice (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *Comp. Biochem. Physiol.* **89A**, 669-673.
15. **Cutrera, A.P., Antinuchi, C.D. and Busch, C.** (2003). Thermoregulatory development in pups of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Physiol. Behav.* **79**, 321-330.
16. **Dawson, C., Vincent, J.F.V., Jeronimidis, G., Rice, G. and Forshaw, P.** (1999). Heat transfer through penguin feathers. *J. Theor. Biol.* **199**, 291-295.
17. **Dewasmes, G., Le Maho, Y., Cornet, A. and Groscolas, R.** (1980). Resting metabolic rate and cost of locomotion in long-term fasting emperor penguins. *J. Appl. Physiol.* **49**, 888-896.
18. **Drent, R.H. and Stonehouse, B.** (1971). Thermoregulatory response of the Peruvian penguin, *Spheniscus humboldti*. *Comp. Biochem. Physiol.* **40A**, 689-710.
19. **Fedyk, A.** (1971). Social thermoregulation in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriol.* **16**, 221-229.
20. **Fortin, D., Gauthier, G. and Larochelle, J.** (2000). Body temperature and resting behavior of greater snow goose goslings in the high Arctic. *Condor* **102**, 163-171.
21. **Gebczynska, Z.** (1970). Bioenergetics of a root vole population. *Acta Theriol.* **15**, 33-66.
22. **Gebczynski, M.** (1969). Social regulation of body temperature in the bank vole. *Acta Theriol.* **14**, 427-440.

23. **Gilbert, C., Le Maho, Y., Robertson, G., Naito, Y. and Ancel, A.** (2006). Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling. *Physiol. Behav.* **88**, 479-488.
24. **Gilbert, C., Le Maho, Y., Perret, M. and Ancel, A.** (2007). Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins. *Am. J. Physiol.* **292R**, 176-185.
25. **Glaser, H. and Lustick, S.I.** (1975). Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse (*Peromyscus leucopus noveboracensis*). *Physiol. Zool.* **48**, 105-113.
26. **Goldstein, D.L.** (1983). The effect of wind on avian metabolic rates, with particular reference to Gambell's quail. *Physiol. Zool.* **56**, 485-494.
27. **Gorecki, A.** (1968). Metabolic rate and energy budget in the bank vole. *Acta Theriol.* **13**, 341-365.
28. **Groscolas, R.** (1986). Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *J. Comp. Physiol. B* **156**, 521-527.
29. **Groscolas, R.** (1988). The use of body mass loss to estimate metabolic rate in fasting sea birds: a critical examination based on emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*). *Comp. Biochem. Physiol.* **90A**, 361-366.
30. **Groscolas, R. and Leloup, J.** (1986). The endocrine control of reproduction and molt in male and female emperor (*Aptenodytes forsteri*) and Adelie (*Pygoscelis adeliae*) penguins. II. Annual changes in plasma levels of thyroxine and triiodothyronine. *Gen. Comp. Endocr.* **63**, 264-274.
31. **Guillard, R. and Prévost, J.** (1964). Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1963. *L'Oiseau et la R.F.O.* **34**, 33-51.
32. **Hayes, J.P., Speakman, J.R. and Racey, P.A.** (1992). The contributions of local heating and reducing exposed surface-area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiol. Zool.* **65**, 742-762.
33. **Heldmaier, G. and Ruf, T.P.** (1992). Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *J. Comp. Physiol. B* **162**, 696-706.
34. **Howell, D.J.** (1976). Weight loss and temperature regulation in clustered versus individual *Glossophaga soricina*. *Comp. Biochem. Physiol.* **53A**, 197-199.
35. **Isenmann, P.** (1971). Contribution à l'éthologie et à l'écologie du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'oiseau et la R.F.O.* **40**, 136-159.

36. **Jarman, M.** (1973). Experiments on the emperor penguin in various thermal environments. *Bull. Brit. Antarctic Survey* **33-34**, 57-63.
37. **Jouventin, P.** (1971). Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *La Terre et la Vie* **25**, 510-586.
38. **Le Maho, Y.** (1977). The emperor penguin: a strategy to leave and breed in the cold. *Am. Scientist* **65**, 680-693.
39. **Le Maho, Y., Delclitte, P. and Chatonnet, J.** (1976). Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am. J. Physiol.* **231**, 913-922.
40. **Martin, R.A., Fiorentini, M. and Connors, F.** (1980). Social facilitation of reduced oxygen consumption in *Mus musculus* and *Meriones unguiculatus* *Comp. Biochem. Physiol.* **65A**, 519-522.
41. **McKechnie, A.E. and Lovegrove, B.G.** (2001). Thermoregulation and the energetic significance of clustering behavior in the white-backed moosebird (*Colius colius*). *Physiol. Biochem. Zool.* **74**, 238-249
42. **McKechnie, A.E. and Lovegrove, B.G.** (2002). Avian facultative hypothermic responses: a review. *Condor* **104**, 705-724.
43. **Mougin, J-L.** (1966). Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. *L'oiseau et la R.F.O.* **36**, 167-226.
44. **Mougin, J-L.** (1972). Enregistrements continus de températures internes chez quelques Spheniscidae. I. Le manchot papou *Pygoscelis papua* de l'île de la Possession (Archipel Crozet). *L'oiseau et la R.F.O.* **42**, 84-110.
45. **Pearson, O.P.** (1960). The oxygen consumption and bio-energetics of harvest mice *Physiol. Zool.* **33**, 152-160.
46. **Perret, M.** (1998). Energetic advantage of nest-sharing in a solitary primate, the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *J. Mammal.* **79**, 1093-1102.
47. **Pinshow, B., Fedak, M.A., Battles, D.R. and Schmidt-Nielsen, K.** (1976). Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. *Am. J. Physiol.* **231**, 903-912.
48. **Prévost, J.** (1961). Ecologie du manchot empereur, Expéditions polaires françaises, Hermann Press, Paris, 204 pp.
49. **Prévost, J. and Sapin-Jaloustre, J.** (1964). A propos des premières mesures de topographie thermique chez les Sphéniscidés de la Terre Adélie. *L'oiseau et la R.F.O.* **34**, 52-90.

50. **Robin, J-P., Frain, M., Sardet, C., Groscolas, R. and Le Maho, Y.** (1988). Protein and lipid utilization during long-term fasting in emperor penguins. *Am. J. Physiol.* **254R**, 61-68.
51. **Scholander, P.F., Hock, R., Walters, V. and Irving, L.** (1950). Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol. Bull.* **99**, 259-271.
52. **Séguy, M. and Perret, M.** (2005). Factors affecting the daily rhythm of body temperature of captive mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *J. Comp. Physiol. B* **175**, 107-115.
53. **Stahel, C.D., Nicol, S.C. and Walker, G.J.** (1987). Heat production and thermal resistance in the little penguin *Eudyptula minor* in relation to wind speed. *Physiol. Zool.* **60**, 413-423.
54. **Stanier, M.W.** (1975). Effect of body weight, ambient temperature and huddling on oxygen consumption and body temperature on young mice. *Comp. Biochem. Physiol.* **51A**, 79-82.
55. **Stonehouse, B.** (1953). The Emperor penguin *Aptenodytes forsteri* Gray I. breeding behaviour and development. *Falk. Isl. Dep. Surv. Sci. Rep.* **6**, 1-33.
56. **Stonehouse, B.** (1967). The general biology and thermal balances of penguins, in: Cragg, J. B. (Ed.), *Advances in ecological research*, Academic Press, London, pp. 131-196.
57. **Taylor, J.R.E.** (1986). Thermal insulation of the down and feathers of pygoscelis penguin chicks and the unique properties of penguin feathers. *Auk* **103**, 160-168.
58. **Tertil, R.** (1972). The effect of behavioral thermoregulation on the daily metabolism of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). *Acta Theriol.* **22**, 295-313.
59. **Vickery, W.L. and Millar, J.S.** (1984). The energetics of huddling by endotherms. *Oikos* **43**, 88-93.
60. **Yahav, S. and Buffenstein, R.** (1991). Huddling behavior facilitates homeothermy in the naked mole rat *Heterocephalus glaber*. *Physiol. Zool.* **64**, 871-884.

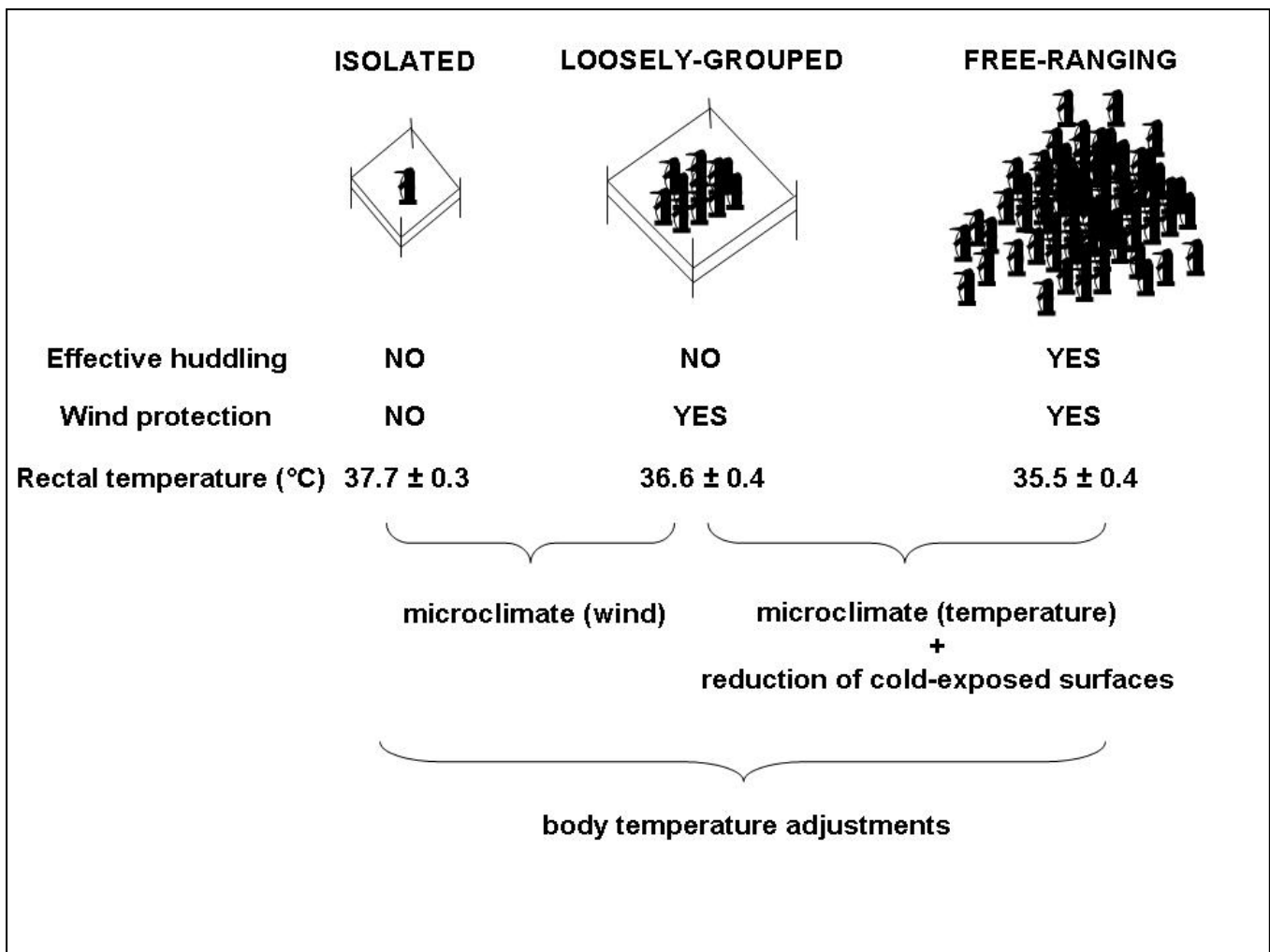


Figure 1: Thermoregulatory status of the three bird categories investigated (isolated, loosely-grouped, free-ranging), and associated processes of energetic benefits.

(Mean rectal temperatures from Prévost, 1961; Prévost and Sapin-Jaloustre, 1964; Mougin, 1966).

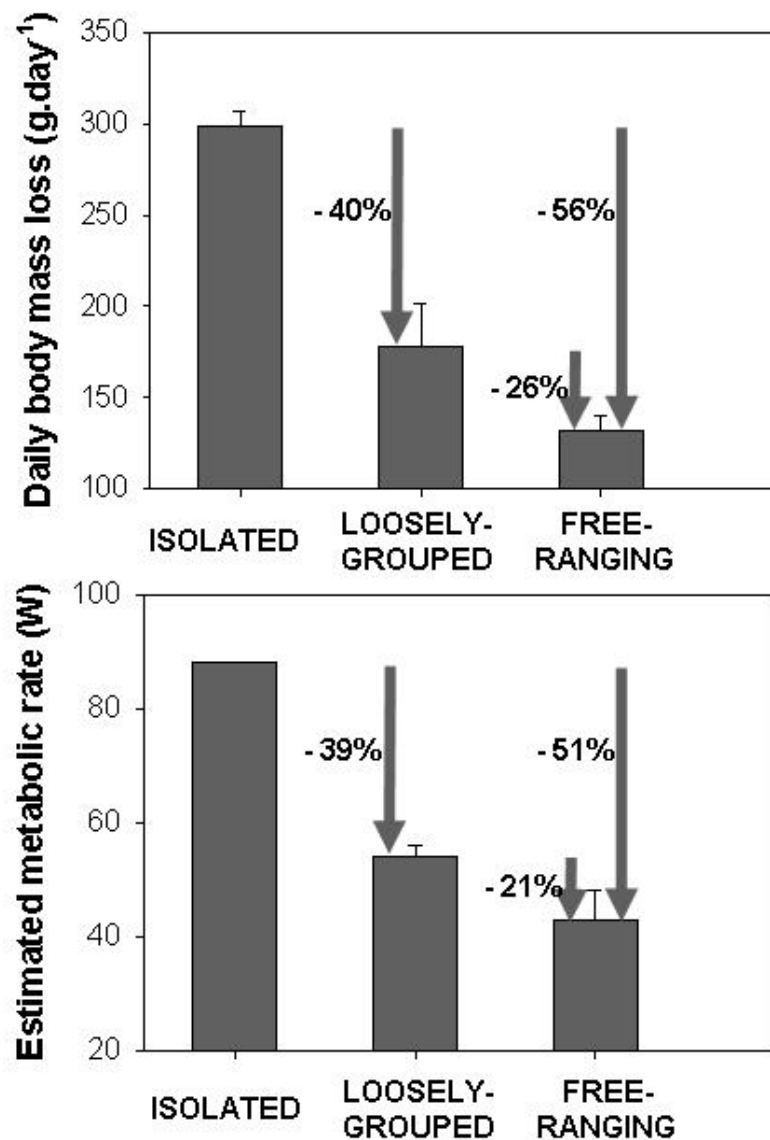


Figure 2: Daily body mass losses and derived metabolic rates of isolated, loosely-grouped, and free-ranging male emperor penguins during winter (April to July).

Daily body mass loss means were calculated from Prévost (1961), Prévost and Sapin-Jaloustre (1964), and Ancel et al. (1997) studies. Estimated metabolic rate means were calculated from the mean daily body mass loss applying Groscolas's method (1988) and results from Ancel et al. (1997).

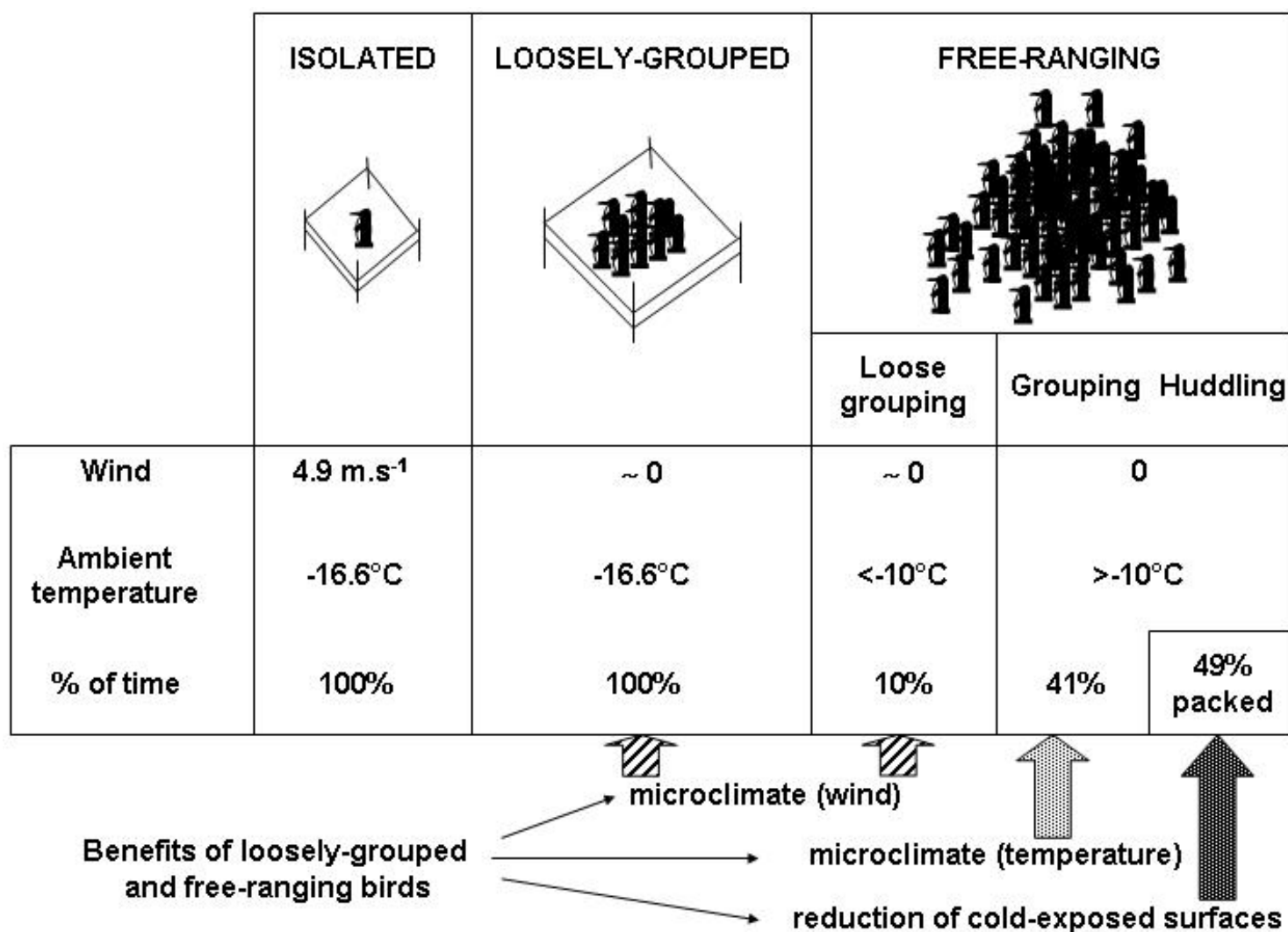


Figure 3: Summary of microclimatic conditions experienced by isolated, loosely-grouped, and free-ranging birds, and associated benefits effects.



Figure 4: Picture of incubating birds huddling tightly during a blizzard. Please note the reduction in body surface area exposed to the cold for birds inside the huddling group, and the snow on the surfaces still exposed to cold.

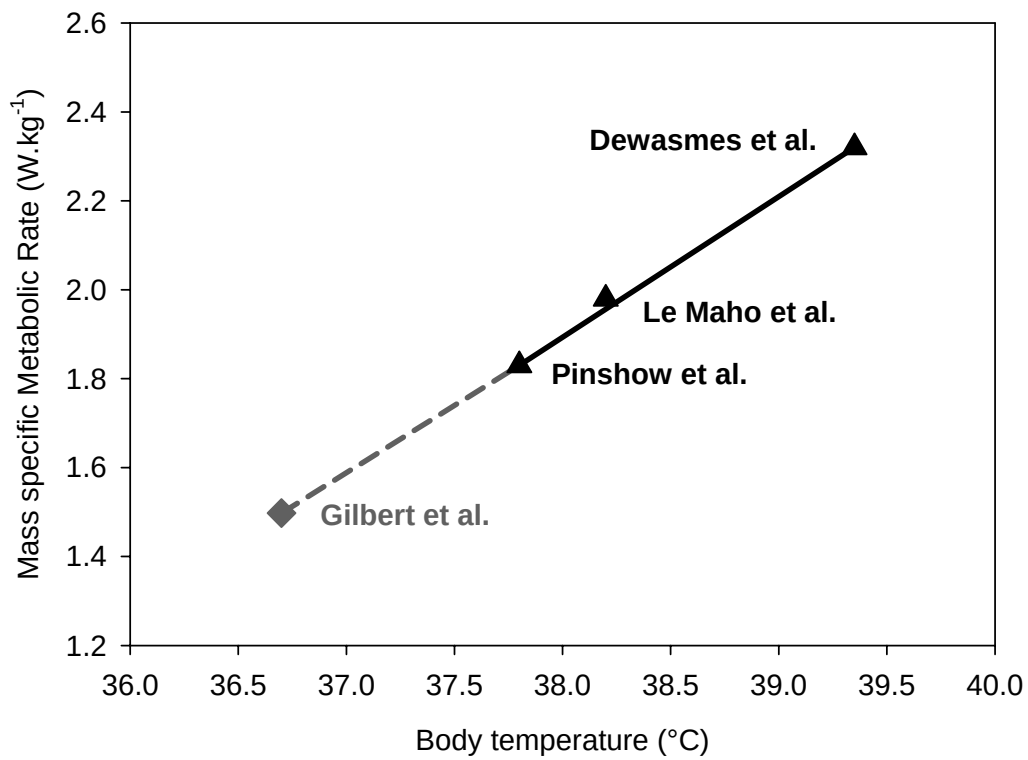


Figure 5: Mass specific Metabolic Rate (sMR, W.kg<sup>-1</sup>) of emperor penguins plotted as a function of body temperature (T<sub>b</sub>, °C). The relationship was best described by the linear regression:  $sMR = -9.937 + 0.312 \cdot T_b$ ;  $r^2 = 0.9973$ . Data from Le Maho et al. (1976), Pinshow et al. (1976), Dewasmes et al. (1980) and Gilbert et al. (2007).