

par

Caroline Gilbert

**LE COMPORTEMENT DE THERMOREGULATION
SOCIALE : SON IMPORTANCE POUR L'ECONOMIE
D'ENERGIE**



Soutenue publiquement le 13 décembre 2006 devant la commission d'examen :

André ANCEL

Chargé de Recherche 1, CNRS, Strasbourg

Directeur de thèse

Jean-Louis GENDRAULT

Professeur, Université Louis Pasteur, Strasbourg

Rapporteur interne

Rory WILSON

Professeur, Université de Swansea

Rapporteur externe

Dominic McCAFFERTY

Maître de Conférences, Université de Glasgow

Rapporteur externe

Marie TRABALON

Professeur, Université de Nancy I

Examineur

Yvon LE MAHO

Directeur de recherche, CNRS, Strasbourg

Examineur

*A Maman,
Avec tout mon amour*

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier M. Gendrault, M. Wilson, M. McCafferty, Mme Trabalon et M. Le Maho 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 M. Yvon Le Maho de m'avoir accueillie au sein du DEPE et d'avoir aidé à l'écriture des articles sur le manchot empereur.

Merci à Stéphane Blanc pour toute son aide dans la réalisation de l'étude de la thermorégulation chez les lapins nouveaux-nés, tant au niveau de la réalisation du protocole, de la rédaction des articles que des analyses d'eau doublement marquée.

Merci à Marie Trabalon pour son aide dans la réalisation des protocoles et des analyses de sang des lapins et son accueil à Nancy.

Merci à Jean-Patrice Robin pour les analyses de lyophilisation. Merci à Graham Robertson et Martine Perret pour leur aide dans la rédaction des articles.

Merci à la 51^{ème} mission hivernante en Terre Adélie pour avoir participé et aidé à la réalisation du travail de terrain. Merci tout particulièrement à Jean-Baptiste, Erwan, Vincent, Anthony, Johan, Jean-Pierre, Karwol, Philippe, Camille. Merci à l'IPÉV pour le soutien logistique.

Merci à Peggy Birringer et Alexandre Zahariev de leur aide lors les longues, longues, longues heures dédiées à l'analyse des échantillons d'eau doublement marquée.

Merci à Anita, Aurélie et Vincent pour leur travail avec les 4 femelles et 2 mâles lapins reproducteurs hébergés à l'animalerie du laboratoire.

Merci à tous les chercheurs du laboratoire, notamment David Grémillet, René Groscolas, Sylvie Massemin, Jean-Yves George pour leurs réponses à mes diverses questions au cours de la thèse. Merci également à Jacqueline et Martine.

Merci aux étudiants et co-thésards. Merci notamment à Audrey et Sylvain pour l'ambiance de « l'équipe du bas ». Un grand grand merci à Sophie pour toute son aide et ses nombreux conseils dans la rédaction de ce manuscrit, sa joie de vivre, son amitié, sans oublier les pauses cafés partagées au labo. Merci également à Manfred pour ses nombreuses corrections anglophones.

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

Merci à Jean-Marie pour tout son amour et sa patience au cours de ces années. Merci à Malo d'avoir été si sage alors que je rédigeais ce manuscrit. Enfin merci à ma famille, et surtout un infini merci à mes parents, sans qui cette aventure n'aurait pas été possible.

LE COMPORTEMENT THERMOREGULATEUR SOCIAL : SON IMPORTANCE POUR L'ECONOMIE D'ENERGIE

Ce travail est basé sur les articles suivants :

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.

Article 2 :

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

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 – Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 292: 176-185.

Article 4 :

Gilbert C., Le Maho Y., Ancel A. (en préparation). Energy saving in huddling emperor penguins: thermodynamic vs. physiological mechanisms.

Article 5 :

Gilbert C., Blanc S., Giroud S., Trabalon M., Le Maho Y., Perret M., Ancel, A. (soumis). How does huddling promote growth and body temperature regulation in thermoregulatory inefficient and efficient newborn rabbits? *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*.

Articles non présentés dans le cadre de la thèse:

1. Grémillet D., Kuntz G., Woakes A.J., **Gilbert C.**, Robin J-P., Le Maho Y., Butler P.J. (2005). Year-round recordings of behavioural and physiological parameters reveal the survival strategy of a poorly insulated diving endotherm during the Arctic winter. *Journal of Experimental Biology* 208: 4231-4241.
2. Grémillet D., Kuntz G., **Gilbert C.**, Woakes A.J., Butler P.J., Le Maho Y. (2005). Cormorants dive through the Polar night. *Biology Letters* 1: 469-471.

Communications orales effectuées dans le cadre de la thèse :

1. **Gilbert C.**, Le Maho Y., Ancel A. Huddling emperor penguins: not so cold to over winter in Antarctica!
XXVIII Scientific Committee on Antarctic research (SCAR) ; Bremen, Allemagne ; 25-31 juillet **2004**.
2. **Gilbert C.**, Ancel A. La télémétrie en écophysiologie : application à l'étude du manchot empereur.
Troisième colloque annuel du Groupe Francophone de Réflexion sur la Télémétrie (GFRT) ; Lyon, France ; 8-9 décembre **2003**.
3. **Gilbert C.**, Naito Y., Robertson G., Le Maho Y., Ancel A. Changes in body temperatures reveal the benefit of huddling during pairing and incubation in emperor penguins.
International Symposium on Bio-logging Science ; National Institute of Polar Research, Tokyo, Japon ; 17-21 mars **2003**.
4. **Gilbert C.**, Ancel A. Thermorégulation sociale du manchot empereur : contraintes techniques et biologiques.
Colloque « Adaptation et auto-organisation », Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA) et Société d'Ecophysiologie ; Strasbourg, France ; 2-6 avril **2002**.

Communications affichées dans le cadre de la thèse :

1. **Gilbert C.**, Le Maho Y., Beaulieu M., Ancel A. To what extent is the huddling behaviour of emperor penguins influenced by meteorological factors?
Troisième journée du CNFRA (Comité National Français pour la Recherche Antarctique) ; Paris, France ; 04-05 octobre **2006**.

2. **Gilbert C.**, Canonville J-M., Kuntz G., Ancel A. Energy savings and parental effort in breeding Adélie penguins.
Les deuxièmes rencontres « Ecologie et Comportement » ; Strasbourg, France ; 14-17 mars **2006**.

3. **Gilbert C.**, Kuntz G., Canonville J-M., Beaulieu M., Ancel A. Sex-specific foraging ecology of Adélie penguins within pairs.
5th Conference of the European Ornithologists' Union ; Strasbourg, France ; 20-23 août **2005**.

4. **Gilbert C.**, Canonville J-M., Kuntz G., Ancel A. Energy savings and parental effort in breeding Adélie penguins.
Second International Bio-logging Science Symposium ; Sea Mammal Research Unit, University of St Andrews, Ecosse ; 13-16 juin **2005**.

5. **Gilbert C.**, Ancel A. La reproduction du manchot Adélie, une question d'alternance et d'économie d'énergie.
Troisième colloque annuel du Groupe Francophone de Réflexion sur la Télémétrie (GFRT) ; Lyon, France ; 8-9 décembre **2003**.

6. **Gilbert C.**, Ancel A. Over wintering in Antarctica: not so cold for an Emperor!
International Symposium on Bio-logging Science ; National Institute of Polar Research, Tokyo, Japon ; 17-21 mars **2003**.

7. **Gilbert C.**, Ancel A. Le manchot.... et la tortue. Prix castor de la meilleure communication affichée.
Colloque « Adaptation et auto-organisation », Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA) et Société d'Ecophysiologie ; Strasbourg, France ; 2-6 avril **2002**.

SOMMAIRE

1	REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	10
1.1	INTRODUCTION	11
1.1.1	<i>Définition de la thermorégulation sociale</i>	11
1.1.2	<i>Energétique de la thermorégulation sociale</i>	12
1.1.2.1	Notions de production et pertes de chaleur, de taux métabolique et de la zone de thermoneutralité	12
1.1.2.2	Les facteurs déterminant l'utilisation de la thermorégulation sociale.....	16
1.1.3	<i>Quelques espèces utilisant la thermorégulation sociale</i>	18
1.2	LES BENEFICES DE LA THERMOREGULATION SOCIALE	25
1.2.1	<i>Introduction : bénéfices et coûts du comportement de thermorégulation sociale</i>	25
1.2.1.1	Bénéfices du comportement de thermorégulation sociale	26
1.2.1.2	Coûts du comportement de thermorégulation sociale	26
1.2.2	<i>Quantification des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale</i>	26
1.2.2.1	La thermorégulation sociale permet d'augmenter la survie des individus exposés au froid	27
1.2.2.2	La thermorégulation sociale permet de diminuer les taux d'ingestion	27
1.2.2.3	La thermorégulation sociale permet de diminuer la perte de masse quotidienne.....	28
1.2.2.4	La thermorégulation sociale permet d'augmenter les taux de croissance	28
1.2.2.5	La thermorégulation sociale permet de diminuer la dépense énergétique	29
1.2.3	<i>Les composantes des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale</i>	32
1.2.3.1	Composantes thermodynamiques	32
1.2.3.2	Composante physiologique : régulation de la température interne	34
1.2.3.3	Composante psycho-physiologique	36
1.2.4	<i>Variations des bénéfices énergétiques</i>	37
1.2.4.1	Effet des températures ambiantes	37
1.2.4.2	Effet de la composition du groupe : nombre d'individus et intensité des regroupements....	40
1.2.4.3	Effet des caractéristiques physiologiques et comportementales des individus	41
1.2.4.4	Variation des bénéfices en fonction des individus	42
2	CONTEXTE DE L'ETUDE ET OBJECTIFS	44
2.1	LE MODELE « MANCHOT EMPEREUR » : PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS.....	46
2.2	LE MODELE « LAPINS NOUVEAUX-NES » : PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS	51
3	APPROCHE EXPERIMENTALE	55

4	RESULTATS	58
4.1	LA THERMOREGULATION SOCIALE DU MANCHOT EMPEREUR	59
4.1.1	<i>Etude des caractéristiques des « tortues » du manchot empereur, du temps passé en « tortue » et des différences inter-individuelles.....</i>	<i>59</i>
4.1.2	<i>Le déterminisme de la formation des « tortues » du manchot empereur en réponse aux variations des conditions environnementales.....</i>	<i>62</i>
4.1.3	<i>Régulation des températures internes des manchots empereurs via la thermorégulation sociale</i>	<i>64</i>
4.1.4	<i>Importance des composantes physiques et physiologiques dans les bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez le manchot empereur.....</i>	<i>67</i>
4.2	LA THERMOREGULATION SOCIALE DES LAPINS NOUVEAUX-NES	69
4.2.1	<i>Quantification des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez les lapins nouveaux-nés</i>	<i>69</i>
4.2.2	<i>Effet de la thermorégulation sociale sur la régulation de la température interne de lapins nouveaux-nés</i>	<i>73</i>
4.2.3	<i>Les différences individuelles de comportement de thermorégulation sociale des lapins nouveaux-nés</i>	<i>77</i>
5	DISCUSSION ET CONCLUSION.....	79
5.1	LA THERMOREGULATION SOCIALE DU MANCHOT EMPEREUR.....	80
5.2	LA THERMOREGULATION SOCIALE DES LAPINS NOUVEAUX-NES	87
5.3	CONCLUSION.....	90
6	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	93
7	ARTICLES.....	104
	ARTICLE 1.....	105
	ARTICLE 2.....	116
	ARTICLE 3.....	146
	ARTICLE 4.....	158
	ARTICLE 5.....	190

INDEX DES FIGURES

Figure 1 : Modalités d'échanges de chaleur entre un organisme et son milieu environnant. .	13
Figure 2 : Métabolisme en fonction de la température ambiante.	15
Table 1 : Liste des espèces pratiquant le comportement de thermorégulation sociale.	20-24
Figure 3 : Phénologie de la reproduction du manchot empereur en Terre Adélie.	47
Figure 4 : Episodes de « tortues » pendant 5 jours pour un couple de manchots empereurs. .	60
Figure 5 : Pourcentage de temps passé par jour en « tortue » et en « tortue » dense pendant l'incubation des 3 mâles – hiver 1998.	61
Figure 6 : Effet de la température externe et de la vitesse du vent sur la probabilité de formation de « tortues » et de « tortues » denses.	63
Figure 7 : Profils de température interne profonde de 5 manchots empereurs mâles en reproduction.	65
Figure 8 : 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	66
Figure 9 : Masse corporelle (g), masse maigre (g) et masse grasse (g) des lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1, âgés de 3 à 5 jours et de 8 à 10 jours.	71
Figure 10 : Indice de conversion du lait (g de masse corporelle / g de lait) et dépense énergétique totale ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) de lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1, entre 3 et 5 jours puis entre 8 et 10 jours.	72
Figure 11 : Profils de température interne (moyennes horaires) de 4 lapins nouveaux-nés en groupes de 1, 2, 4 ou 8, avec indication du lait ingéré au cours de la tétée quotidienne.	75
Figure 12 : Variations de l'activité et de la température interne de lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1, comparées à la moyenne d'activité et de température sur une journée ; lait ingéré en pourcentage de la masse corporelle au jour 1 (%).	76
Figure 13 : Photo d'un groupe de 4 lapins identifiés individuellement : bleu, rouge, violet-noir et rouge-vert.	77
Figure 14 : Différences inter-individuelles dans les positions « 3 dimensions » (3D) et le nombre de lapins en contact les uns avec les autres.	78
Figure 15 : Photo du groupe formé par les 2500 mâles en incubation sur la colonie de Pointe Géologie, illustrant son hétérogénéité.	81

1 REVUE BIBLIOGRAPHIQUE



1 REVUE BIBLIOGRAPHIQUE : la thermorégulation sociale

1.1 Introduction

Les organismes étant soumis à des environnements très variés, ils sont contraints à optimiser leurs dépenses énergétiques par des adaptations morphologiques, physiologiques et/ou comportementales. Toute réduction de dépense énergétique va leur permettre d'allouer l'énergie sauvegardée dans différentes tâches telles la croissance, la reproduction, pouvant ainsi augmenter leurs chances de survie et leur valeur sélective (ou fitness : contribution à la génération suivante). Chez les animaux endothermes, qui produisent et maintiennent leur température interne constante, plusieurs stratégies d'économie d'énergie sont notamment observées. Afin de résister au froid, ces derniers présentent des adaptations physiologiques et comportementales (individuelles ou sociales). D'une part, des stratégies physiologiques visent à diminuer leur température interne pendant de plus ou moins longues durées, à travers l'hibernation ou l'estivation, la torpeur journalière, ou des phases d'hypothermie nocturnes. Bien que ces stratégies permettent souvent une importante économie d'énergie, elles empêchent toute activité. Elles sont de plus incompatibles avec des phases de croissance ou de reproduction. Parmi les stratégies comportementales visant à économiser de l'énergie, le comportement de thermorégulation sociale est souvent utilisé par les animaux à certaines périodes énergétiquement plus contraignantes. Contrairement aux adaptations physiologiques comme l'hibernation ou la torpeur, la thermorégulation sociale n'impose pas de phases d'inactivité prolongée et est compatible avec toute phase de croissance ou de reproduction. Ce comportement est ainsi très largement répandu dans le monde animal.

1.1.1 Définition de la thermorégulation sociale

Chez un endotherme, la température interne est régulée par des mécanismes d'homéostasie qui contrôlent la production et les pertes de chaleur, ceci afin de maintenir une température centrale relativement constante indépendamment de la température ambiante : c'est la thermorégulation.

Nous utiliserons dans ce manuscrit le terme de thermorégulation sociale en référence au terme anglais « *to huddle* » signifiant « se regrouper, se serrer les uns contre les autres, se blottir ». En français, le sens de ce mot est beaucoup plus large que « *huddling* », comprenant

aussi bien des termes comme « *clustering* », regroupement, « *aggregation* », agrégat, « *clumping* » et « *grouping* », groupement, ou encore « *group nesting* », « *nest sharing* », nicher en groupe, qui peuvent apparaître dans diverses études.

La thermorégulation sociale, ou « *huddling* », est définie au sens large comme le « comportement qui conduit à la **formation et au maintien d'un groupe d'animaux** » (Alberts 1978a). 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 ». On peut parler aussi d'agrégats hivernaux. 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**. Nous allons ainsi au travers de ce manuscrit étudier les bénéfices énergétiques de ce comportement social.

1.1.2 Energétique de la thermorégulation sociale

1.1.2.1 Notions de production et pertes de chaleur, de taux métabolique et de zone de thermoneutralité

La thermorégulation comprend la **thermogenèse**, c'est-à-dire la production de chaleur interne à partir de transformations de l'énergie des aliments ou de l'énergie stockée, et la **thermolyse** qui consiste en la dissipation de chaleur vers le milieu extérieur. 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 (chaleur gagnée moins chaleur perdue). La température ambiante étant souvent inférieure à la température corporelle, le maintien de la température interne d'un endotherme est alors coûteux en énergie.

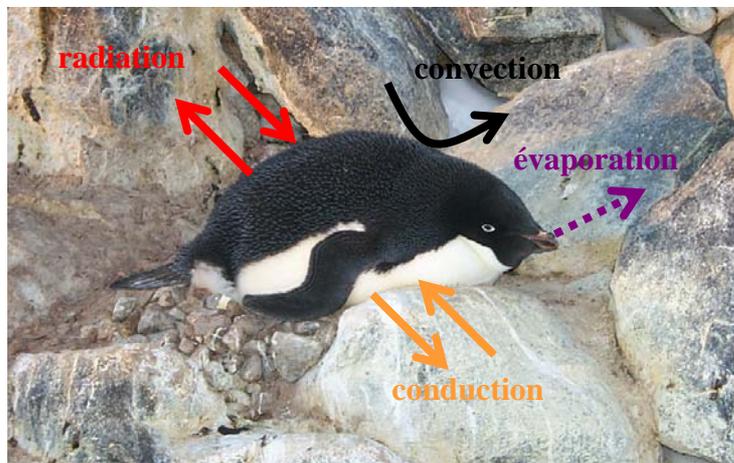


Figure 1 : Modalités d'échanges de chaleur entre un organisme et son milieu environnant.

La chaleur corporelle peut être dissipée par différents moyens : par conduction, convection, radiation et évaporation (McNab 1974 ; **Figure 1**). 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 cinétique direct de la zone la plus chaude vers la zone la plus froide, par exemple via le ventre d'un animal allongé sur le sol (**Figure 1**). La **convection** est le 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. 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** ;

- de la **conductance thermique** (inverse de l'isolation). Celle-ci est spécifique à la surface d'un animal et varie avec la nature de la surface de son corps. Les plumes, la fourrure ou une couche adipeuse réduisent la conductance thermique superficielle, elle-même affectée par la couleur du plumage ou du pelage.

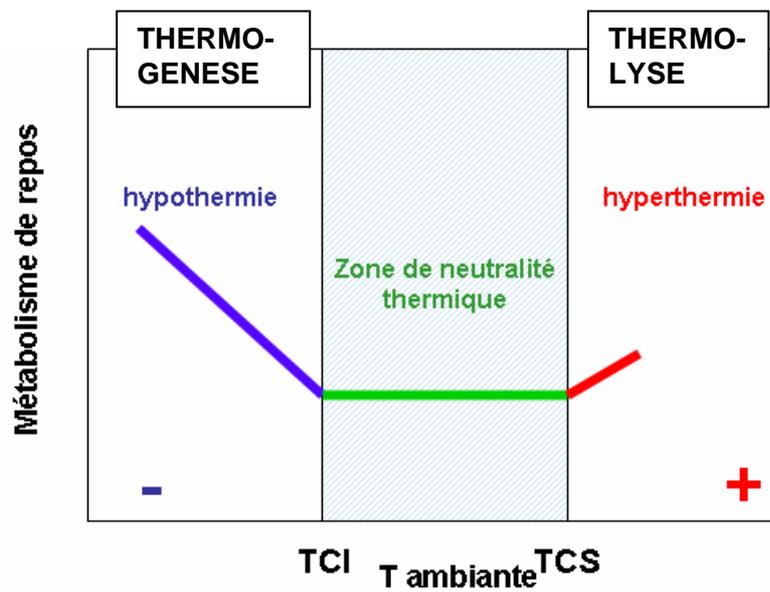


Figure 2 : Métabolisme en fonction de la température ambiante.

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.

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

$$MR = C \cdot (T_b - T_a)$$

avec MR = taux métabolique, C = conductance thermique, T_b = température interne, T_a = température ambiante. Selon ce modèle, le **métabolisme de base 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. Cette zone est bornée par la **température critique inférieure** (TCI) et la **température critique supérieure** (TCS). Lorsque l'animal est exposé à des températures inférieures à sa TCI, sa production de chaleur (thermogenèse) est augmentée. A l'inverse, pour des températures environnantes au dessus de la TCS, la thermolyse (via l'évaporation) est activée (**Figure 2**). En dehors de la zone de neutralité thermique, le métabolisme de l'individu est alors augmenté. Les adaptations thermorégulatoires adoptées par les endothermes pour résister au froid et précédemment évoquées vont ainsi consister à faire varier ces différents paramètres. 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 plus favorables, 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.

1.1.2.2 Les facteurs déterminant l'utilisation de la thermorégulation sociale

Plusieurs facteurs facilitent et/ou induisent l'utilisation du comportement thermorégulateur social par certains animaux (Canals et al. 1998). Ce comportement adaptatif leur permet de réduire leur dépense énergétique et ainsi de maximiser leur valeur sélective.

Tout d'abord, des **facteurs intrinsèques** favorisent les organismes à adopter ce comportement. Les pertes de chaleur sont plus importantes pour des animaux de **petite taille**,

possédant un rapport surface / volume élevé. La surface corporelle est en effet proportionnelle au volume corporel à la puissance $2/3$. De nombreuses espèces de rongeurs utilisent ainsi la thermorégulation sociale. De plus, les animaux **mal isolés**, c'est-à-dire possédant une conductance thermique élevée, ont des pertes de chaleurs augmentées. Par exemple les nouveaux-nés de mammifères ne possèdent que très peu ou pas de poils. D'autre part, les animaux **qui ne sont pas émancipés thermiquement** pourront diminuer leurs pertes de chaleur via la thermorégulation sociale. C'est notamment le cas des nouveaux-nés altriciaux de mammifères (rats, souris, lapins, hamsters... e.g. Alberts 1978a, Wang et al. 1985, Sokoloff & Blumberg 2002, Sokoloff et al. 2002, Bautista et al. 2003) chez lesquels la thermorégulation sociale est très répandue. En effet, ces derniers, incapables de maintenir leur température interne seuls, restent dans le nid parental où ils sont nourris pendant une certaine période. C'est le cas également des rats taupes glabres (*Heterocephalus glaber*; Yahav & Buffenstein 1991) qui vivent exclusivement dans des galeries souterraines, sont dépourvus de poils et dont la température interne fluctue en fonction de la température ambiante.

Les espèces utilisant ce comportement thermorégulateur sont des **espèces sociales**. Les rongeurs par exemple vivent en famille ou en communauté (cf. **Tableau 1**). Les macaques du Japon (*Macaca fuscata*, Takahashi 1997), les manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*, Prévost 1961), ou les marmottes alpines (*Marmota marmota*, Arnold 1988) sont aussi des espèces sociales utilisant ce comportement. Cependant, des espèces solitaires peuvent occasionnellement devenir sociales pendant une saison et ainsi pratiquer la thermorégulation sociale. La réduction de l'agressivité des individus alors qu'ils ne sont pas en période de reproduction peut favoriser les regroupements, notamment chez des rongeurs en hiver (West & Dublin 1984). C'est le cas des souris dorées (*Ochrotomys nuttalli*) qui forment communément des groupes mixtes dans leurs nids en hiver alors qu'elles sont plutôt solitaires l'été (Springer et al. 1981). Les mâles et femelles des microcèbes (*Microcebus murinus* et *M. ravelobensis*) sont solitaires en période de reproduction mais se regroupent dans leurs nids pendant la saison sèche et froide (Perret 1998, Radespiel et al. 2003).

Des **facteurs écologiques** favorisent l'utilisation de la thermorégulation sociale par une espèce se retrouvant soumise à d'importantes contraintes énergétiques de façon inhabituelle. **Le froid** augmente les pertes de chaleur lorsque les conditions de température ambiante diminuent en dessous de la température critique inférieure des animaux. De nombreux rongeurs se regroupent ainsi en hiver (**Tableau 1**). De plus, la **distribution géographique** des espèces intervient. Les espèces qui ont colonisé des milieux hostiles utilisent la thermorégulation sociale, telles les oies des neiges (*Chen caerulescens atlantica*)

dont les jeunes se regroupent (Fortin et al. 2000), ou les poussins de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus* ; Le Bohec et al. 2005). Les manchots empereurs adultes représentent le cas le plus extrême d'adaptation au froid, puisqu'ils se regroupent en « tortues » en plein cœur de l'hiver antarctique lors de leur cycle de reproduction (Prévost 1961).

Souvent associée au froid, la mauvaise saison induit une **diminution de la disponibilité des ressources alimentaires**, donc une augmentation des contraintes énergétiques. Les organismes vont alors favoriser toute stratégie d'économie d'énergie. Par exemple, les microcèbes qui se groupent pour dormir à plusieurs dans leur nid pendant la saison sèche et froide de Madagascar, allient à la fois stratégie de torpeur et de thermorégulation sociale afin d'économiser leurs réserves énergétiques (Radespiel et al. 2003). C'est aussi le cas de tous les rongeurs se regroupant pendant l'hiver lorsque les températures extérieures sont défavorables et que leurs ressources alimentaires sont appauvries (Wittemberg 1981).

1.1.3 Quelques espèces utilisant la thermorégulation sociale

Le comportement thermorégulateur social contribue à maximiser la valeur sélective des individus impliqués. Par conséquent, il est souvent utilisé par des **animaux apparentés** issus d'une même famille ou d'un même groupe familial. Les bénéfices vont ainsi être répartis entre frères et sœurs, en accord avec la sélection de parentèle : les rongeurs nouveaux-nés (rat, souris, hamster,...) utilisent la thermorégulation sociale au sein de leur nid, dès leur naissance (Stanier 1975, Alberts 1978a, Wang et al. 1985, Sokoloff et al. 2002). De nombreux rongeurs se regroupent également en associations familiales ou nichent ensemble en période de reproduction (Hayes 2000). Néanmoins, des individus de **même espèce mais non apparentés** peuvent également pratiquer la thermorégulation sociale. Cela a été décrit chez les rats laveurs (*Procyon lotor* ; Mech & Turkowsky 1967) nichant à plus de vingt-trois dans un terrier, ou un groupe de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus* ; Howard 1949) comprenant plus d'une douzaine d'individus non apparentés. D'autre part, les manchots empereurs se regroupent en « tortues » pouvant comprendre plusieurs milliers d'individus non apparentés (Prévost 1961). Les microcèbes bruns-dorés (*Microcebus ravelobensis*) dorment aussi dans leurs nids pendant la saison sèche en groupes mixtes mâles-femelles, composés au plus de quatre individus (Radespiel et al. 2003). Les macaques du Japon (*Macaca fuscata*) se

regroupent préférentiellement en dyades apparentées pour dormir, bien que l'association d'individus non apparentés ait été observée (Takahashi 1997). Les perdrix grises (*Perdix perdix*) les plus septentrionales dans leur répartition peuvent faire face à des températures extérieures de -30°C et se regroupent alors à plus de vingt individus pour le repos nocturne dans des terriers de neige ouverts (Putala et al. 1995). Plus rarement, des animaux **d'espèces différentes** peuvent se grouper. Citons par exemple l'étude de Miele et al. (1983) s'intéressant aux groupements de souris épineuses (*Acomys cahirinus*) avec un rat nouveau-né (*Rattus norvegicus*). Merservey & Kraus (1976) relatent aussi le regroupement de trois espèces différentes d'hirondelles exposées à des conditions météorologiques défavorables.

Le **Tableau 1** rassemble une liste des espèces de mammifères et d'oiseaux qui pratiquent la thermorégulation sociale au sens large.

Tableau 1 : Liste des espèces pratiquant le comportement de thermorégulation sociale.

Ordre / famille / sous-famille	Genre / espèce	Nom anglais	Nom français	Références
Classe : Mammifères				
Artiodactyles / Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	Guanaco	Guanaco	De Lamo et al. 1998
Artiodactyles / Suidae	<i>Sus scrofa domesticus</i>	Domestic pig	Cochon domestique	Mount 1960 ; Hrupka et al. 2000
Carnivores / Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	Raccoon	Raton laveur	Mech & Turkowski 1967
Chiroptères / Phyllostomidae	<i>Glossophaga soricina</i>	Bat	Glossophage de Pallas	Howell 1976
Chiroptères / Vespertilionidae	<i>Myotis lucifugus</i> <i>Myotis thysanodes</i> <i>Myotis yumanensis</i> <i>Myotis velifer</i> <i>Myotis leibii (subulatus)</i>	Brown bat Fringe-tailed bat Yuma bat Cave myotis Small-footed bat	Petite chauve-souris brune Chauve-souris à queue frangée Chauve-souris de Yuma Chauve-souris des cavernes Chauve-souris pygmée	Studier et al. 1970
Didelphimorphes / Didelphidae	<i>Thylamys elegans</i>	Elegant fat-tailed possum	Sarigue	Canals et al. 1997, 1998 ; Canals 1998
Lagomorphes / Leporidae	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	European rabbit	Lapin d'Europe	Bautista et al. 2003
Marsupiaux / Dasyuridae	<i>Sminthopsis crassicaudata</i>	Fat-tailed dunnart	Dunnart à queue adipeuse	Frey 1991
Primates / Cercopithecidae	<i>Macaca fuscata</i>	Japanese macaques	Macaque du Japon	Takahashi 1997
Primates / Cheirogaleidae	<i>Microcebus murinus</i> <i>Microcebus ravelobensis</i>	Gray mouse lemur Golden-brown mouse lemur	Microcèbe murin Microcèbe brun-doré	Perret 1998 ; Radespiel et al. 2003
Primates / Lemuridae	<i>Eulemur fulvus rufus</i>	Redfronted lemurs	Lémur à front roux	Ostner 2002
Rongeurs / Bathyergidae / Bathyerginae	<i>Heterocephalus glaber</i>	Naked-mole rat	Rat taupe glabre	Withers & Jarvis 1980 ; Yahav & Buffenstein 1991
Rongeurs / Caviidae / Dolichotinae	<i>Dolichotis patagonum</i>	Mara	Mara ou lièvre de Patagonie	Ganslosser & Wehnelt 1997
Rongeurs / Ctenomyidae / Ctenomyinae	<i>Ctenomys talarum</i>	Tuco-tuco	Tuco-tuco	Cutrera et al. 2003
Rongeurs / Hystricidae / Hystricinae	<i>Hystrix africae australis</i>	Cape porcupine	Porc-épic du Cap	Haim et al. 1992

Ordre / famille / sous-famille	Genre / espèce	Nom anglais	Nom français	Références
Classe : Mammifères				
Rongeurs / Muridae / Arvicolinae	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Bank vole	Campagnol roussâtre	Gorecki 1968 ; Gebczynski 1969 ; Gebczynska & Gebczynski 1971
	<i>Microtus agrestis</i>	Short-tailed field vole	Campagnol agreste	Hayes et al. 1992
	<i>Microtus arvalis</i>	European common vole	Campagnol des champs (mulot)	Trojan & Wojciechowska 1968 ; Grodzinski et al. 1977
	<i>Microtus ochrogaster</i>	Prairie vole	Campagnol des prairies	Hayes 2000
	<i>Microtus oeconomus</i>	Root / tundra vole	Campagnol nordique	Gebczynska 1970
	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Meadow vole	Campagnol des champs	Wiegert 1961 ; Berteaux et al. 1996
	<i>Microtus townsendii</i>	Townsend vole	Campagnol de Townsend	Andrews et al. 1987
	<i>Ondatra zibethicus</i>	Muskrat	Rat musqué	Bazin & MacArthur., 1992 ; MacArthur et al. 1997
Rongeurs / Muridae / Cricetinae	<i>Mesocricetus auratus</i>	Golden hamster	Hamster doré	Sokoloff et al. 2000 ; Sokoloff & Blumberg, 2002
	<i>Phodopus sungorus</i>	Siberian dwarf hamster	Hamster nain russe	Kauffman et al 2003
	<i>Phodopus sungorus</i> , <i>Phodopus campbelli</i>	Siberian and Djungarian dwarf hamsters	Hamster nain russe Hamster nain de Campbell	Newkirk et al. 1995, 1998
Rongeurs / Muridae / Gerbillinae	<i>Meriones unguiculatus</i>	Mongolian gerbil	Gerbille de Mongolie	McManus & Singer 1975 ; Martin et al. 1980 ; Contreras 1984

Ordre / famille / sous-famille	Genre / espèce	Nom vernaculaire	Nom français	Références
Classe : Mammifères				
Rongeurs / Muridae / Murinae	<i>Acomys cahirinus</i>	Spiny mouse	Souris épineuse	Matochik 1988
	<i>Apodemus agrarius</i>	Striped field mouse	Mulot rayé	Gorecki 1968 ; Tertit 1972
	<i>Apodemus flavicollis</i>	Yellow-necked field mouse	Mulot à collier jaune	Fedyk 1971
	<i>Mastacomys fuscus</i>	Broad-toothed rat	Fausse souris à dents larges	Bubela & Happold 1993
	<i>Mus musculus</i>	House mouse	Souris domestique	Prychodko 1958 ; Bryant & Hails, 1975 ; Stanier 1975 ; Martin et al. 1980 ; Batchelder et al. 1983 ; Contreras 1984 ; Canals et al. 1997, 1998
	<i>Notomys alexis</i>	Australian hopping mouse	Souris australienne de houblonnage	Baudinette 1972
	<i>Rattus norvegicus</i>	Norway rat	Rat surmulot	Alberts 1978a, 1978b ; Mortola & Feher 1998 ; Sokoloff et al. 2000 ; Sokoloff & Blumberg 2001, 2002
Rongeurs / Muridae / Sigmodontinae	<i>Abrothrix andinus</i>	Andean mouse	Souris des Andes	Canals et al. 1998
	<i>Abrothrix lanosus</i>	Wolly grass mouse	Souris laineuse	Canals et al. 1989 ; Canals et al. 1998
	<i>Eligmodontia typus puerulus</i>	Highland gerbil mouse	Souris-gerbille des Andes	Canals et al. 1997, 1998 ; Canals 1998
	<i>Ochrotomys nuttalli</i>	Golden mouse	Souris dorée	Springer et al. 1981
	<i>Peromyscus</i>			Sealander, 1952 ; Vickery & Millar, 1984
	<i>Peromyscus leucopus</i>	White-footed mouse	Souris aux pattes blanches	Vogt & Lynch 1982
	<i>Peromyscus leucopus noveboracensis</i>	Northern white-footed mouse	Souris boréale aux pattes blanches	Glaser & Lustick 1975 ; Vogt & Kakooza 1993

Ordre / famille / sous-famille	Genre / espèce	Nom vernaculaire	Nom français	Références
Classe : Mammifères				
Rongeurs / Muridae / Sigmodontinae	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Deer mouse	Souris sylvestre	Crowley & Bovet 1980 ; Andrews & Belknap 1986
	<i>Phyllotis darwini</i>	Leaf-eared mouse	Souris à oreilles touffues	Bozinovic et al. 1988 ; Canals et al. 1997, 1998 ; Canals 1998 ; Bustamante et al. 2002
	<i>Reithrodontomys megalotis</i>	Harvest mouse	Souris occidentale des moissons	Pearson 1960
Rongeurs / Sciuridae / Petauristinae	<i>Glaucomys volans</i>	Southern flying squirrel	Ecureuil volant du Sud	Layne & Mendi 1994
Rongeurs / Sciuridae / Sciurinae	<i>Marmota marmota</i>	Alpine marmot	Marmotte des Alpes	Arnold 1988
	<i>Marmota sp.</i>	Marmots	Marmotte	Arnold 1993 ; Armitage & Woods 2003
	<i>Marmota flaviventris</i>	Yellow-bellied marmot	Marmotte à ventre fauve	Armitage & Woods 2003
	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	Antelope ground squirrel	Spermophile antilope	Karasov 1983
Classe : Oiseaux				
Ansériformes / Anseridae	<i>Chen caerulescens atlantica</i>	Snow goose	Grande oie des neiges	Fortin et al. 2000
Coliiformes / Coliidae	<i>Colius colius</i>	White-backed mousebird	Coliou à dos blanc	McKechnie & Lovegrove 2001 ; McKechnie et al. 2004
	<i>Colius striatus</i>	Speckled mousebird	Coliou rayé	Brown & Foster 1992
Galliformes / Phasianidae	<i>Perdix perdix</i>	Grey partridge	Perdrix grise	Putala et al. 1995
	<i>Colinus virginianus</i>	Bobwhite quail	Colin de Virginie ou caille des blés	Gerstell 1939 ; Case 1973
Passériformes / Aegithalidae	<i>Psaltriparus minimus</i>	Common bushtit	Mésange buissonnière	Smith 1972 ; Chaplin 1982

Ordre / famille / sous-famille	Genre / espèce	Nom vernaculaire	Nom français	Références
Classe : Oiseaux				
Passériformes / Estrildidae	<i>Lonchura cucullata</i>	Bronze mannikin	Capucin nonnette	Calf et al. 2002
Passériformes / Hirundinidae	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Cliff swallow	Hirondelle à front blanc	Grubb 1973 ; Meservey & Kraus 1976
	<i>Hirundo rustica</i>	Barn swallow	Hirondelle rustique (ou des cheminées)	
	<i>Iridoprocne bicolor</i>	Tree swallow	Hirondelle bicolore	
Passériformes / Meliphagidae	<i>Melithreptus lunatus</i>	White-naped honeyeater	Méliphage à lunule	MacMillen 1984
	<i>Phylidonyris niger</i>	White-cheeked honeyeater	Méliphage fardé	
Passériformes / Passeridae	<i>Passer domesticus</i>	House sparrow	Moineau domestique	Beal 1978
Passériformes / Polioptilidae	<i>Polioptila melanura</i>	Blacktailed gnatcatcher	Gobemoucheron à queue noire	Walsberg 1990
Passériformes / Sittidae	<i>Daphoenositta chrysoptera</i>	Varied sittella	Néositte variée	Noske 1985
Passériformes / Sturnidae	<i>Sturnus vulgaris</i>	Starling	Etourneau sansonnet	Brenner 1965
Pélicaniformes / Pelicanidae	<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	White pelican	Pélican blanc ou pélican d'Amérique	Evans 1984
Pélicaniformes / Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	Brandt cormorant	Cormoran de Brandt	Carter & Hobson 1988
Piciformes / Picidae	<i>Melanerpes formicivorus</i>	Acorn woodpecker	Pic épeichette ou pic glandivore	Du Plessis et al. 1994
Sphénisciformes / Spheniscidae	<i>Aptenodytes forsteri</i>	Emperor penguin	Manchot empereur	Prévost 1961 ; Ancel et al. 1997
	<i>Aptenodytes patagonica</i>	King penguin	Manchot royal	Le Bohec et al. 2005
	<i>Pygoscelis adeliae</i>	Adélie penguin	Manchot Adélie	Davis 1982
Upupiformes / Phoeniculidae	<i>Phoeniculus purpureus</i>	Green woodhoopoe; Red-billed woodhoopoe	Irrisor moqueur	Ligon et al. 1988 ; Du Plessis & Williams 1994 Boix-Hinzen & Lovegrove 1998

1.2 Les bénéfices de la thermorégulation sociale

1.2.1 Introduction : bénéfices et coûts du comportement de thermorégulation sociale

La thermorégulation sociale est un comportement adaptatif (Contreras 1984, Canals et al. 1989, 1998). Il contribue à augmenter la valeur sélective des individus à travers un allongement de leur survie, notamment pendant la période hivernale, et à travers une allocation d'énergie préférentielle à des fonctions comme la croissance ou la reproduction. Chez des individus groupés, l'allongement de la survie a par exemple été décrit chez des souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) ou des colins de Virginie (*Colinus virginianus*) exposés au froid (Gerstell 1939, Sealander 1952). L'allocation d'énergie économisée pour la croissance est particulièrement importante pour les nouveaux-nés altriciaux de mammifères qui, lorsqu'ils se regroupent dans leur nid, présentent une diminution de leur taux métabolique et une augmentation de leur gain de masse quotidien (Stanier 1975, Alberts 1978a, Haim et al. 1992, Bautista et al. 2003). Un tel comportement peut aussi permettre à des espèces de coloniser des milieux plus froids en toute saison. C'est le cas des mâles manchots empereurs qui, tout en jeûnant quatre mois en plein cœur de l'hiver antarctique, assurent l'incubation de leur œuf (Prévost 1961, Ancel et al. 1997). Cependant, ce comportement peut présenter des coûts. Vickery & Millar (1984) ont examiné à travers un modèle mathématique les avantages et les inconvénients du comportement de thermorégulation sociale avec pour hypothèse que ce comportement sera utilisé lorsque les bénéfices seront supérieurs aux coûts. Le modèle tient compte de la température extérieure, de la température interne de l'animal, de la réduction de la surface corporelle pour les individus regroupés, de la dépense énergétique liée à l'activité des individus, de la réduction des ressources alimentaires, des stratégies alimentaires de l'espèce, et du budget-temps de l'animal. Selon ces auteurs, le comportement thermorégulateur social sera avantageux (et donc sélectionné) si le rapport entre le temps passé à se regrouper et le temps passé à rechercher de la nourriture est supérieur au rapport entre les pertes d'énergie pendant les phases d'activité et l'économie d'énergie associée au regroupement, pondéré en fonction du gradient entre la température extérieure et la température ambiante du groupe. Nous allons lister ces différents bénéfices et coûts, avant de nous intéresser à la quantification des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale.

1.2.1.1 Bénéfices du comportement de thermorégulation sociale

Le principal bénéfice de ce comportement est **thermorégulateur** puisqu'il permet aux individus regroupés de réduire leurs pertes de chaleur, donc d'économiser de l'énergie. Mais ce comportement peut aussi être un avantage face à la **prédation**. Etant regroupés, les individus bénéficient de l'effet de « dilution », qui diminue les chances d'être prédaté par rapport à un animal isolé (Calf et al. 2002). D'autre part, le regroupement permet une réponse d'alerte et d'échappement plus rapide face à un danger (Noske 1985). La formation de groupes pourra éventuellement optimiser la recherche alimentaire, permettant ainsi une surveillance accrue du groupe vis à vis des prédateurs (Vickery & Millar 1984). Enfin, ce comportement peut permettre de renforcer les **liens sociaux** des individus non apparentés qui se regroupent (Takahashi 1997), ou les liens entre deux membres d'un couple d'oiseaux par exemple (Noske 1985).

1.2.1.2 Coûts du comportement de thermorégulation sociale

Ce comportement peut à l'inverse engendrer un effet négatif concernant **l'énergie ingérée** par les individus. Le temps alloué à se regrouper se fait au détriment de celui alloué à la recherche alimentaire, ce qui réduit l'énergie ingérée. De plus, l'agrégation d'individus d'une même espèce diminue la disponibilité des ressources alimentaires, les individus devant alors chercher leur nourriture devenue rare plus loin du lieu où ils nichent. Un temps de recherche alimentaire accru, associé éventuellement à des ressources de moindre qualité, augmentent ainsi le déficit énergétique. Ce schéma dépend cependant des stratégies alimentaires de l'espèce, du type de ressources alimentaires ingérées et de la pression de prédation éventuelle (Vickery & Millar 1984). Par exemple, ce désavantage sera inexistant en cas de ressources alimentaires extrêmement abondantes, ou à l'inverse si les animaux sont en phase de jeûne.

1.2.2 Quantification des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale

De nombreuses études se sont intéressées à quantifier les bénéfices énergétiques de ce comportement thermorégulateur. Plusieurs méthodes, directes et indirectes, ont été employées

afin de définir ces bénéfiques. Nous allons ainsi lister ces différentes méthodes, étayées d'exemples pour quelques espèces.

1.2.2.1 La thermorégulation sociale permet d'augmenter la survie des individus exposés au froid

Le taux de survie de souris domestiques (*Mus musculus*) en groupe exposées à des températures de +4°C et -3°C est supérieur à celui de souris isolées exposées aux mêmes conditions (Prychodko 1958). Des lapins nouveaux-nés (*Oryctolagus cuniculus*), groupés par 4, 5 ou 6 et exposés à 21°C présentent des taux de survie supérieurs à ceux en groupe de 2 ou isolés (Bautista et al. 2003). Le groupement par 2 de souris (*Peromyscus sp.*) exposées à -23°C (i.e. représentant un stress thermique léthal) double leur temps de survie par rapport à des individus isolés (Sealander, 1952). Cet auteur note aussi que le temps de survie d'individus en groupe de 2 est augmenté de 209% par rapport à des individus seuls, en groupe de 3 il est augmenté de 230%, et de 293% en groupe de 4. Brenner (1965) observe des taux de survie augmentés pour des étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) en groupe de 4 exposés à des températures de 2 à 4°C, cette augmentation des taux de survie résultant d'une diminution de leur métabolisme.

1.2.2.2 La thermorégulation sociale permet de diminuer les taux d'ingestion

Des souris domestiques placées par 5 en cage à des températures de +25°C, +4°C et -3°C consomment moins de nourriture (donc indirectement dépensent moins d'énergie) de l'ordre de 15, 30 et 28% respectivement, par rapport à des souris placées en groupe de 2, qui consomment elles-mêmes 6, 14 et 13% moins de nourriture que des souris isolées (Prychodko 1958). Les taux d'ingestion de souris dorées isolées sont supérieurs (0,50 kcal.g⁻¹) à ceux de souris en groupe (0,41 kcal.g⁻¹), ces dernières maintenant ainsi une dépense énergétique inférieure (Springer et al. 1981). Kauffman et al. (2003) montrent également que des hamsters nains russes (*Phodopus sungorus*) en groupe de 3 et exposés à des températures de 5°C consomment 16% moins de nourriture que des hamsters isolés.

1.2.2.3 La thermorégulation sociale permet de diminuer la perte de masse quotidienne

Les manchots empereurs mâles jeûnent pendant quatre mois tout en assurant l'incubation de leur œuf. Leur perte quotidienne de masse corporelle est liée directement à leur métabolisme (Groscolas 1988). Prévost (1961) et Prévost & Sapin-Jaloustre (1964) ont placé des individus en parc par groupes d'une dizaine et d'autres seuls en marge de la colonie, tous exposés aux mêmes températures extérieures que les manchots libres de se regrouper en « tortues ». Ces auteurs ont montré que les manchots libres présentent une perte de masse corporelle quotidienne (136 et 123 g.jour⁻¹) 23 à 33% inférieure à celle des individus en petit groupe (203 et 159 g.jour⁻¹), eux-mêmes présentant une perte de masse corporelle quotidienne 33 à 46% inférieure à celle des individus isolés (305 et 293 g.jour⁻¹). Ainsi, les manchots libres de se regrouper perdent 66 à 69% moins de masse corporelle par jour.

De même, des chauves-souris (*Glossophaga soricina*) maintenues en groupes de 8 montrent une perte de masse corporelle en moyenne égale à 5,5% de leur masse initiale, alors que des individus isolés en perdent 18,3% (Howell 1976). Concernant plusieurs autres espèces de chauves-souris (*Myotis sp.*) exposées à des températures de 17°C à 27°C dans leur milieu naturel, des individus isolés montrent des pertes de masse de l'ordre de 6 à 22% de leur masse corporelle initiale contre seulement 9 à 16% chez des individus groupés par 4 (Studier et al. 1970). Sealander (1952) note que des souris sylvestres exposées à des températures de -23°C en groupe de 2 perdent environ 74% de la masse corporelle perdue par des individus isolés, 72% en groupe de 3 et seulement 60% en groupe de 4.

1.2.2.4 La thermorégulation sociale permet d'augmenter les taux de croissance

Bautista et al. (2003) ont calculé un indice d'efficacité de conversion du lait ingéré en gramme de masse corporelle gagné pour des lapins nouveaux-nés isolés, en groupe de 2 et de 4 à 6 lapereaux. Ces auteurs montrent ainsi que cet indice (lait ingéré sur n jours / gain de masse corporelle sur n+1 jours) est significativement supérieur pour les lapins de 2 à 5 jours (ne possédant pas encore de poils) placés en groupe de 4 à 6, par rapport à des lapins isolés. Ainsi, ces auteurs suggèrent que la thermorégulation sociale chez les lapins nouveaux-nés favorise la croissance en diminuant la production de chaleur nécessaire au maintien d'une température corporelle stable.

1.2.2.5 La thermorégulation sociale permet de diminuer la dépense énergétique

Plusieurs méthodes peuvent être employées afin d'estimer la dépense énergétique d'un individu. L'une des plus répandues est la **mesure de l'oxygène consommé** et/ou du **dioxyde de carbone produit** sur une période de temps définie. C'est la méthode de **respirométrie ou calorimétrie indirecte**, très utilisée pour quantifier les bénéfices de la thermorégulation sociale sur des périodes de quelques heures.

Les études suivantes ont comparé les métabolismes de repos d'individus groupés et isolés grâce à leur consommation d'oxygène **pendant quelques heures** (souvent sur 1 heure de temps). Par exemple, Pearson (1960) observe que des souris occidentales des moissons (*Reithrodontomys megalotis*) en groupe de 3 consomment 28% moins d'oxygène que celles isolées exposées à des températures de -1°C. A 5°C, les souris boréales à pattes blanches (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) en groupe montrent un taux métabolique inférieur de 27% à celles isolées. De plus, les souris groupées dans un nid, dont la température ambiante atteint 18°C, ont un taux métabolique inférieur de 53% à celles isolées à l'extérieur d'un nid (Glaser & Lustick 1975). Fedyk (1971) a étudié les bénéfices de la thermorégulation sociale chez les mulots à collier jaune (*Apodemus flavicollis*), isolés et en groupes de 2, 3, 4 et 5, exposés à 5°C, 10°C, 15°C, 20°C et 25°C. Deux individus groupés consomment de 14 à 21% moins d'oxygène (rapporté à leur masse corporelle) qu'un individu isolé dans cette gamme de température, ce qui correspond à une réduction métabolique de 3,6% par °C. De même, les individus en groupe de 3, 4 et 5 consomment en moyenne 5,5, 7,3, et 7,9%, respectivement moins d'oxygène par °C que des individus isolés. A 20°C, les consommations en oxygène des campagnols nordiques (*Microtus oeconomus*) en groupes de 2 et de 3 sont inférieures de 10 et 15% à celles d'individus seuls (Gebczynska 1970). Gebczynski (1969) a comparé la consommation d'oxygène pendant 1 heure de campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) isolés et groupés par 2, 3 et 5 exposés à des températures de 5°C, 10°C, 15°C, 20°C et 25°C. Les groupes de 5 montrent un taux métabolique inférieur de 11 à 35% par rapport aux individus isolés en fonction de la température ambiante. Gorecki (1968) a noté aussi que ces campagnols roussâtres en groupes de 2 à 4 diminuent leur métabolisme de 13% par rapport à des individus isolés. De même, des mulots rayés (*Apodemus agrarius*) en groupes de 2 ou 3 individus diminuent leur taux métabolique de 28% en moyenne (Gorecki 1969). Alberts (1978a) a observé que les rats âgés de 5 jours placés en groupe de 8 à 29°C consomment 34% moins d'oxygène que les rats isolés. De plus, Stanier (1975) a montré que la consommation en oxygène de souris âgées de quelques jours placées à 20°C en groupe de 4

est équivalente à celle d'une souris isolée à 30°C. En revanche, la thermorégulation sociale de jeunes tucos-tucos (*Ctenomys talarum*) de moins de 15 jours ne permet pas de diminuer leur métabolisme. Cependant, le métabolisme de jeunes de plus de 15 jours est diminué alors qu'ils sont en groupe (Cutrera et al. 2003). Les rats taupes glabres exposés en groupe de 8 individus à une température de 32°C (comprise dans leur zone de thermoneutralité) montrent une diminution de 22% de leur consommation d'oxygène et de 31% de leurs pertes évaporatoires par rapport à des individus isolés (Yahav & Buffenstein 1991). Le taux métabolique de repos de rats musqués (*Ondatra zibethicus*) en groupe de 4, exposés à des températures de -10°C et 0°C est réduit de 11 et 14%, respectivement par rapport à des individus isolés (Bazin & MacArthur 1992). La diminution du taux métabolique de campagnols des champs (*Microtus arvalis*) est de 36% en moyenne pour des individus en groupes de 6 à 9 individus comparés à des individus isolés exposés à 20°C (Trojan & Wojciechowska 1968). La consommation en oxygène de souris australiennes (*Notomys alexis*) en groupe de 4 est inférieure de 18% par rapport à celle de souris isolées à 28°C (Baudinette 1972). Les microcèbes murins (*Microcebus murinus*) nichant en groupe pendant la saison de reproduction diminuent leur dépense énergétique par rapport à des individus isolés de 20% en groupe de 2 et de 40% en groupe de 3 (Perret 1998). De plus, 3 à 4 individus partageant le même nid, indépendamment de la saison de reproduction, montrent un taux métabolique minimal (Perret 1998). Les souris à pattes blanches exposées à des températures de 13°C en groupe de 3 et pratiquant la torpeur peuvent réduire de 58% leur dépense énergétique par rapport à des individus isolés ne présentant pas d'épisode de torpeur (Vogt & Lynch 1982).

Concernant les oiseaux, pour une température extérieure de 15°C, la dépense énergétique moyenne de colious à dos blanc (*Colius colius*) en groupe de 6 est inférieure de 50% par rapport à un oiseau isolé (McKechnie & Lovegrove 2001). De même, le métabolisme de 2 mésanges buissonnières (*Psaltriprus minimus*) regroupées à 20°C est inférieur de 21% à celui d'un individu isolé (Chaplin 1982). Les perdrix grises, exposées à des températures de -30°C en groupe de 3 oiseaux possèdent un taux métabolique de repos réduit de 6% par rapport aux perdrix isolées. En groupe de 6, les individus réduisent de 13% leur taux métabolique et en groupe de 9, l'économie réalisée est de 24% (Putala et al. 1995). Les colious rayés (*Colius striatus*), pour des températures comprises dans les limites de leur zone de thermoneutralité (de 30 à 35°C), montrent un taux métabolique de base réduit de 11% en groupe de 2 et de 22% en groupe de 4 par rapport à des individus isolés. De même, pour des températures inférieures à leur zone de thermoneutralité, le taux métabolique d'individus en

groupe de 2 est réduit de 14 et de 31% en groupe de 4 par rapport à celui d'individus isolés (Brown & Foster 1992). Les irrisors moqueurs (*Phoeniculus purpureus*) nichant à 4 peuvent réduire leur dépense énergétique nocturne de 30% pour des températures ambiantes de 5°C (Du Plessis & Williams 1994).

Ainsi, ces études montrent que la thermorégulation sociale permet une **réduction métabolique** 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.

Cependant, ces mesures de taux métaboliques n'ont été effectuées que sur un laps de temps de quelques heures, ce qui peut mésestimer ces bénéfices. En effet, les espèces possèdent souvent des rythmes circadiens de variation d'activité et de température interne, pouvant influencer ce bénéfice thermorégulateur. D'autres études se sont ainsi intéressées à mesurer la **dépense énergétique** d'individus au cours d'**une journée entière** en mesurant la consommation d'oxygène, afin de quantifier plus précisément ces bénéfices. Par exemple, le métabolisme des campagnols roussâtres groupés par 3, exposés à des températures entre 14°C et 25°C, est inférieur de 3,4% par °C à celui d'individus isolés. De même, le métabolisme d'individus groupés par 5 est inférieur de 2.1% par °C à celui d'individus isolés (Gebczynski 1969). Tertilt (1972) a montré que le métabolisme mesuré au cours d'une journée chez des mulots rayés en groupe de 3 exposés à des températures de 20°C est inférieur de 12% par rapport à celui d'individus isolés. A 5°C, celui-ci est inférieur de 21%. De plus, il a observé que le métabolisme pour des groupes de 3 exposés à 20°C est diminué de 18% le jour et de 9% la nuit. La consommation en oxygène, calculée sur 3 jours à des températures de 19°C en moyenne pour des campagnols de Townsend (*Microtus townsendii*) préalablement habitués à ces expériences, est significativement inférieure de 16% pour des individus en groupe de 4 par rapport à des individus isolés (Andrews et al. 1987). Il a aussi été montré que des irrisors moqueurs en groupe conservent de 12 à 29% de leur dépense énergétique journalière pour des températures ambiantes de 20°C et 10°C, respectivement (Boix-Hinzen & Lovegrove 1998).

Cependant, les résultats de respirométrie concernent l'ensemble du groupe, les métabolismes calculés étant ainsi moyennés pour tous les individus. De plus, la grande majorité des études ne portaient pas sur les mêmes animaux placés en groupes ou isolés, augmentant ainsi les imprécisions de ces études. Une autre méthode, celle de **l'eau doublement marquée**, consiste à employer des isotopes stables (^{18}O et ^2H) afin de quantifier la dépense énergétique totale pendant un certain laps de temps d'individus libres de leurs mouvements. En 1949, il fut découvert que l'oxygène de l'eau corporelle était en équilibre

isotopique avec l'oxygène du CO₂ exhalé, principalement grâce à l'anhydrase carbonique présente dans les globules rouges (Lifson & McClintock 1966). Ces deux auteurs ont aussi démontré que la différence des vitesses d'élimination de l'oxygène et de l'hydrogène de l'eau corporelle enrichie en isotopes permet de mesurer la production de CO₂, et donc l'énergie métabolique, sur une période de temps relativement longue. Cette technique a été reprise par Nagy (1975) et son application universelle a permis de nombreuses avancées en physiologie, nutrition, écologie et évolution. La seule contrainte de la méthode réside en la capture des animaux sauvages, une première fois pour injecter l'eau doublement marquée, prélever un échantillon sanguin et peser l'animal, puis une seconde fois en fin d'expérience pour effectuer le même protocole ; entre les deux captures, l'animal peut évoluer librement. Bien que cette méthode soit une méthode de choix afin d'étudier le métabolisme d'animaux pratiquant la thermorégulation sociale dans leur milieu naturel, éventuellement sur plusieurs jours, et ce sans les déranger, celle-ci n'a été finalement que peu employée. En effet, l'analyse des échantillons nécessite du matériel sophistiqué et est souvent très longue et coûteuse. Karasov (1983) a montré que la dépense énergétique des spermophiles antilopes (*Ammospermophilus leucurus*) en groupe de 3 est réduite de 40% par rapport à des individus isolés. Ancel et al. (1997) ont pu estimer le taux métabolique de manchots empereurs maintenus captifs en petit groupe à côté d'animaux libres de faire des « tortues ». Il a ainsi été observé que le métabolisme des manchots en « tortue » est réduit de 16% par rapport à des animaux retenus captifs en petit groupe.

1.2.3 Les composantes des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale

Une seule composante, thermodynamique, est classiquement décrite afin d'expliquer les bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale. Nous compléterons ces explications en soulignant l'importance d'une deuxième composante, physiologique, afin d'expliquer l'économie d'énergie réalisée par les animaux regroupés. Enfin, une troisième composante, psycho-physiologique, sera évoquée.

1.2.3.1 Composantes thermodynamiques

La thermorégulation sociale permet de diminuer les pertes de chaleur pour les animaux qui se regroupent. Une des principales explications consiste en la **réduction des surfaces**

corporelles exposées au froid pour les individus qui se serrent les uns contre les autres. Cette réduction des surfaces diminue ainsi leur conductance thermique (cf. paragraphe 1.1.2.1.). Canals et al. (1989), en reprenant les nombreuses études effectuées sur les rongeurs, montrent que la réduction du métabolisme n'est pas linéairement fonction de la diminution des surfaces d'échange. Canals (1998) estime que la réduction des surfaces corporelles est de 29 à 39% pour des rongeurs serrés les uns contre les autres. Vickery & Millar (1984) estiment pour leur part que la réduction des surfaces corporelles est de 21% pour 2 animaux groupés et de 31% pour 3 animaux. C'est le principal facteur classiquement décrit comme expliquant la majorité des bénéfices énergétiques (Contreras 1984, Canals et al. 1997, 1998). Canals et al. (1997) estiment en effet que ce facteur expliquerait 58 à 94% des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale. Cependant, Hayes et al. (1992) concluent que seulement 50% des bénéfices seraient dus à la réduction des surfaces d'échange.

Une deuxième explication est **l'augmentation de la température ambiante autour des animaux**, ou la création d'un **microclimat** plus favorable. 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. Ainsi, leur métabolisme se rapproche de (ou égale) leur métabolisme minimal. Glaser & Lustick (1975) ont montré qu'à des températures de 5°C, des animaux groupés dans un nid (ouvert) peuvent diminuer leur métabolisme de 29%. Ils notent aussi que le métabolisme de souris boréales à pattes blanches (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) groupées dans des nids ouverts est équivalent au métabolisme de souris exposées à des températures de 20°C, température proche de celle enregistrée dans le nid. Bautista et al. (2003) ont montré que la température ambiante à proximité de groupes de 4 à 6 lapins nouveaux-nés est significativement augmentée (26°C) par rapport à celle autour de groupes de 2 lapins (24°C) ou de lapins isolés (23°C). Arnold (1993) rappelle les bénéfices de l'hibernation en groupe des marmottes des Alpes, permettant de réchauffer la température ambiante dans les nids autour des animaux entrant en hibernation.

1.2.3.2 Composante physiologique : régulation de la température interne

Thermorégulation sociale et augmentation de la température interne ?

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 & Millar (1984) résumant 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.

Par exemple, les irrisors moqueurs en groupe, exposés à des températures de 10°C à 30°C, montrent une température interne moyenne de 41,4°C pendant leur période d'activité alors que les animaux non groupés présentent une température interne de 41,0°C. Pendant leur période d'inactivité, les températures des irrisors groupés sont en moyenne de 0,8°C au dessus de celles d'animaux non groupés (38,6°C contre 37,8°C ; Boix-Hinzen & Lovegrove 1998). De même, la température interne d'étourneaux sansonnets placés en groupe de 4 à 2-4°C est supérieure de 1,9°C de celle d'étourneaux isolés (41,7°C contre 39,8°C ; Brenner 1965). Le regroupement permet aux colious rayés de limiter l'amplitude des variations de leur température interne (Brown & Foster 1992). Les colious à dos blanc montrent des phases d'hypothermie pendant leur phase de repos. Cependant, lorsque des individus sont regroupés, l'hypothermie lors de cette phase de repos est limitée (McKechnie & Lovegrove 2001).

Les nouveaux-nés altriciaux de mammifères ne sont pas émancipés thermiquement et sont donc incapables de maintenir seuls leur température interne constante. Ainsi, leurs regroupements au sein des portées leur permettent de réguler leur température et de favoriser leur croissance. Les nouveaux-nés de tucos-tucos groupés et exposés à des températures ambiantes de 19°C à 2 et 6 jours d'âge (n'étant pas aptes à thermoréguler efficacement) montrent en effet des variations de température interne inférieures à celles des nouveaux-nés isolés (Cutrera et al. 2003). Les nouveaux-nés de hamsters nains de Campbell (*Phodopus campbelli*) ne possèdent pas de tissu adipeux brun fonctionnel avant l'âge de 9 jours et ne sont pas capables de maintenir leur température interne avant 15 jours. Cependant, des hamsters regroupés à l'âge de 6 jours montrent de courts épisodes de thermogénèse, contrairement aux animaux isolés qui ne montrent des augmentations de température interne qu'à partir du 9^{ème} jour (Newkirk et al. 1995). Bautista et al. (2003) montrent que la température interne de lapins nouveaux-nés âgés de 2 à 5 jours en groupes de 4 à 6 (~ 36,5°C en moyenne) est supérieure à celle de lapins isolés (~ 34°C). Stanier (1975) a montré également que des souris de 5g exposées à une température de 20°C en groupe de 4 maintiennent leur température interne

autour de 30°C alors qu'isolées, leurs températures internes diminuent jusqu'à 27°C. Les rats taupes glabres ne possèdent pas la capacité de maintenir leur température interne constante et ne sont pas considérés comme endothermes. Leurs températures internes fluctuent en fonction des températures ambiantes qui restent relativement constantes dans leurs terriers (29 à 32°C). Une étude a montré que la température interne d'animaux isolés n'est pas stable et est soumise aux variations des températures ambiantes, alors que celle des animaux groupés par 4 est contrôlée et stable, oscillant entre 32°C et 33°C. Chez cette espèce, la thermorégulation sociale permet ainsi de limiter l'échelle de températures ambiantes pour laquelle les animaux sont poikilothermes (variation des températures internes en fonction des températures ambiantes ; Yahav & Buffenstein, 1991).

Les campagnols de Townsend maintiennent en groupe une température interne plus élevée par rapport à des individus isolés (Andrews et al. 1987). La température interne de campagnols isolés est de 38,6°C, celle de campagnols en groupe de 2 est de 39,2°C et celle de campagnols en groupe de 4 est de 40,0°C. De même, des chauves-souris glossophages groupées et non-hibernantes peuvent maintenir une température interne supérieure (37,5°C) et moins variable que celle de chauves-souris isolées (33,5°C) qui utilisent la torpeur comme stratégie d'économie d'énergie (Howell 1976). D'autre part, chez des marmottes des Alpes hibernant en groupe, il a été montré que les individus s'étant réveillés et ayant ainsi une température interne plus élevée que les individus toujours hibernants, aident à réchauffer passivement leurs congénères en phase de réveil (Arnold, 1988). De plus, les individus entrant à nouveau en hibernation maintiennent une température supérieure à celle de la température ambiante si des individus éveillés sont présents. Ceci a aussi été montré chez les jeunes de marmottes à ventre fauve (*Marmota flaviventris*) en groupe de 3 pour lesquels le temps passé en torpeur est réduit par rapport à des jeunes isolés (Armitage & Woods 2003). Etant donné que les épisodes de réveil sont très coûteux en énergie, la thermorégulation sociale peut ainsi participer à la diminution de ce coût. Arnold (1993) rappelle en effet les bénéfices de l'hibernation en groupe des marmottes afin de survivre aux longs et froids hivers. Cet auteur souligne cependant que ces bénéfices ne sont pas égaux pour tous les individus et que ce réchauffement serait particulièrement avantageux pour des juvéniles dont la masse corporelle est inférieure à celle des adultes (Arnold 1988). Cependant, Armitage & Woods (2003) montrent que l'asynchronie des cycles de torpeur des jeunes marmottes à ventre fauve groupées a pour conséquence d'augmenter leur métabolisme, annulant les bénéfices de l'hibernation en groupe.

Thermorégulation sociale et diminution de la température interne ?

Contrairement aux travaux précédemment cités, 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. Les microcèbes murins utilisent la torpeur diurne comme stratégie d'économie d'énergie ainsi que le regroupement dans leurs nids. Placés en groupe de 2, ils montrent une augmentation de la longueur de leurs épisodes de torpeur, sans augmentation de l'intensité de ces épisodes, comparés à des mâles isolés exposés à des températures ambiantes basses et en situation de restriction alimentaire (Séguy & Perret 2005). Concernant le manchot empereur, plusieurs études (Prévost 1961, Prévost & Sapin-Jaloustre 1964, Mougin 1966) ont montré que des animaux libres de former des « tortues » maintiennent des températures rectales inférieures de 1°C à celles d'oiseaux maintenus captifs en petits groupes, et inférieures de 2°C à celles d'individus isolés, dans les mêmes conditions environnementales.

1.2.3.3 Composante psycho-physiologique

Une troisième composante des bénéfices de la thermorégulation sociale a été évoquée par certains auteurs : la composante psycho-physiologique. Martin et al. (1980) ont proposé en effet que chez les animaux sociaux, la réduction métabolique serait due à des effets médiés chimiquement entre les individus apparentés et en étroit contact. Ces auteurs ont ainsi comparé la consommation en oxygène de groupes de 3 individus pouvant être en contact physique, et de 3 autres séparés et sans contact physique à celle d'individus isolés. Ces tests ont été effectués chez des souris domestiques et des gerbilles de Mongolie (*Meriones unguiculatus*), pour des températures de 10°C, 15°C et 20°C. La consommation d'oxygène est augmentée en fonction de la diminution des températures pour les trois lots expérimentaux. Les résultats montrent que les pentes de l'augmentation de la consommation d'oxygène ne sont pas significativement différentes entre les animaux placés par 3 groupés et ceux placés par 3 séparés physiquement. Cependant, ces pentes sont significativement différentes de la pente des individus isolés. Ainsi, ces auteurs concluent que les bénéfices énergétiques du regroupement d'animaux peuvent être significatifs même sans contact physique (donc sans

réduction des surfaces corporelles des animaux), grâce à l'odeur, le son ou encore la vue d'individus de même espèce. Cependant, cette étude est sujette à caution. Contreras (1984) a en effet établi pour ces mêmes espèces à des températures de 5°C, 12°C, 20°C que des individus isolés et des individus placés à 3 mais sans contact physique possèdent un métabolisme supérieur aux individus groupés par 3. L'auteur de cette étude conclut ainsi au contraire que c'est bien la réduction des surfaces corporelles exposées qui serait à l'origine des bénéfices de la thermorégulation sociale.

1.2.4 Variations des bénéfices énergétiques

Canals et al. (1998) ont proposé un modèle expliquant la réduction du métabolisme d'animaux en groupe en fonction du nombre d'animaux impliqués et d'un « coefficient de déformation ». Ce dernier paramètre est obtenu par la réduction des surfaces d'échange pendant les regroupements et détermine ainsi l'efficacité du comportement de thermorégulation. Ce coefficient d'efficacité dépend notamment de caractères intrinsèques aux individus, comme leur capacité à changer de forme alors qu'ils sont groupés, elle-même fonction de l'espèce utilisant ce comportement. Ces auteurs notent une influence de la phylogénie dans la variabilité de l'efficacité de la thermorégulation sociale : elle varie de 18 à 60% pour des animaux de genres différents, alors qu'elle ne varie que de 0,3 à 6% pour des animaux de même genre. Ces auteurs listent aussi d'autres facteurs influençant cette efficacité : les températures extérieures, l'intensité du regroupement ainsi que le stade de développement des animaux (nouveaux-nés, jeunes, adultes ; Canals et al. 1998). Nous allons ainsi détailler l'influence de ces facteurs.

1.2.4.1 Effet des températures ambiantes

Efficacité de la thermorégulation sociale en relation avec les températures ambiantes

Canals et al. (1998) suggèrent que l'efficacité de la thermorégulation sociale peut être indépendante de la température extérieure, si celle-ci est inférieure d'au moins 5°C à la température critique inférieure des animaux. En revanche, au-dessus de cette limite, l'efficacité diminuerait. Ces auteurs suggèrent qu'autour de la température critique inférieure, l'efficacité de la thermorégulation sociale pourrait être liée à l'intensité avec laquelle les animaux se serrent les uns contre les autres.

D'après les expériences de Fedyk (1971), la consommation en oxygène de mulots à collier jaune placés à 5°C en groupe de 5 est réduite de 44% par rapport à des individus isolés. A 15°C, cette réduction métabolique est de 49%. Cependant à 25°C, une augmentation de la consommation d'oxygène a été mesurée, expliquée par une augmentation de l'activité des animaux. D'autres auteurs (Prychodko 1958, Mount 1960, McManus & Singer 1975) notent que les bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale deviennent négligeables lorsque les températures augmentent. De plus, Gebczynski (1969) a montré que des groupes de 5 campagnols roussâtres exposés à une température de 5°C ont un métabolisme réduit de 35% par rapport à des individus isolés. Pour des températures de 10°C, celui-ci est réduit de 30%, de 18% à 15°C, de 25% à 20°C et de 11% à 25°C. Cet auteur a également observé que la consommation d'oxygène de campagnols roussâtres augmente de 3,4% par °C entre 25°C et 14°C pour des groupes de 3 animaux par rapport à des individus isolés alors qu'elle n'augmente que de 1,8% par °C entre 14°C et 3°C. De même, pour des groupes de 5 animaux, cette consommation augmente de 2,1% par °C entre 25°C et 14°C, et de 1,6% par °C entre 14°C et 3°C. L'efficacité de la thermorégulation sociale dépend du nombre d'individus ainsi que des températures ambiantes. En effet, à des températures plus basses, l'augmentation de la consommation d'oxygène est moindre qu'à des températures plus élevées. Ainsi, d'après ces auteurs, les bénéfices de la thermorégulation sociale sont plus importants pour des températures extérieures avoisinant la température critique inférieure de la zone de thermoneutralité de l'espèce.

La thermorégulation sociale comme réponse à une diminution des températures extérieures

D'après Canals et al. (1989), il y aurait un seuil de température au dessous duquel les individus se serrent le plus possible, donc augmentent l'efficacité de ce comportement par une réduction maximale de leurs surfaces d'échange. Vickery & Millar (1984) proposent un modèle permettant de prédire le comportement de thermorégulation sociale, pour lequel les températures ambiantes ont un effet mineur sur la formation des groupes, sauf lorsque les températures extérieures avoisinent la température critique inférieure des animaux. Alors, la thermorégulation sociale ne présentera que peu de bénéfices et ne sera ainsi pas mise en œuvre. Martin et al. (1980) rappellent que la température à laquelle les bénéfices de la thermorégulation sociale deviendront nuls diffère en fonction des espèces, mais que pour tous, cette température se rapproche de la limite inférieure de leur zone de thermoneutralité.

Bien que la thermorégulation sociale soit considérée comme une adaptation au froid, peu d'études se sont finalement intéressées à décrire la formation des groupements en fonction de la température ambiante. Ces études montrent que les animaux ont en effet tendance à modifier leur comportement de thermorégulation en réponse à un stress thermique. Gebczynski (1969) note que pour des températures de 25°C, les campagnols roussâtres augmentent leur activité et ne se serrent pas les uns contre les autres. En revanche, pour des températures inférieures, ils diminuent leur activité et se regroupent dans leur nid. A des températures basses, les souris domestiques augmentent leur temps total passé en groupe (Batchelder et al. 1983). Ces auteurs observent ainsi que les individus se regroupent plus souvent pendant leur phase de repos diurne, augmentent la durée de ces épisodes de regroupement, les groupements comprenant aussi plus d'individus. De même, pendant des conditions météorologiques particulièrement défavorables et se dégradant au cours de l'hiver subantarctique, les poussins de manchots royaux se regroupent dans des crèches de plus grande taille, tolérant alors des distances inter-individuelles moindres (Le Bohec et al. 2005). Takahashi (1997) montre que les groupements de macaques japonais comprennent plus d'individus lorsque les températures extérieures sont plus basses. De même, les lémurs à front roux (*Eulemur fulvus rufus*) répondent aux variations de température ambiante en diminuant leur activité et en se regroupant (Ostner 2002). Grubb (1973) note que des hirondelles bicolores (*Iridoprocne bicolor*) peuvent se regrouper et diminuer leurs distances inter-individuelles lors d'un stress thermique. Meservey et Kraus (1976) ont aussi noté ce phénomène chez trois espèces d'hirondelles (*Petrochelidon pyrrhonota*, *Hirundo rustica*, *Iridoprocne bicolor*) s'étant regroupées suite à des conditions météorologiques particulièrement défavorables. De même, il a été montré que les distances inter-individuelles de moineaux domestiques (*Passer domesticus*) diminuent significativement avec la diminution des températures ambiantes, le temps de contact entre les individus augmentant (Beal 1978). Smith (1972) a pu noter que des mésanges buissonnières se regroupent alors que les conditions environnementales hivernales sont particulièrement défavorables. Evans (1984) ayant étudié le comportement de mise en crèche chez les jeunes pélicans blancs (*Pelecanus erythrorhynchos*), note que les conditions météorologiques influencent la densité des crèches mais pas leur formation. Cependant, Davis (1982) rapporte que le comportement de mise en crèche des poussins de manchots Adélie (*Pygoscelis adeliae*) pendant l'été antarctique ne paraît pas varier en fonction des conditions météorologiques. Cet auteur note néanmoins que les conditions environnementales n'étaient peut-être pas suffisamment sévères pour influencer sur ce comportement.

1.2.4.2 Effet de la composition du groupe : nombre d'individus et intensité des regroupements

Etant donné que l'un des principaux facteurs du bénéfice de la thermorégulation sociale est la réduction des surfaces corporelles exposées au froid, les facteurs faisant varier cette réduction vont avoir des conséquences sur l'efficacité de la thermorégulation sociale et sur ses bénéfices énergétiques.

L'un des premiers facteurs est le **nombre d'individus** impliqués dans la thermorégulation sociale. En effet, plus le nombre d'individus impliqués sera important, plus les surfaces de chacun pourront être réduites. D'après Contreras (1984), la réduction des surfaces d'échange avec les températures extérieures, et donc de la dépense énergétique des animaux, est fonction du nombre d'animaux dans le groupe, à la puissance $-1/3$. Cependant, d'après Canals et al. (1989), cette règle paraît trop approximative. Selon eux, le pourcentage de réduction des surfaces exposées n'entraînerait pas la réduction du métabolisme de ce même coefficient. Ils confirment cependant que le nombre d'animaux a bien un effet sur la diminution du métabolisme. D'autre part, ces auteurs postulent, à partir d'un modèle établi grâce à des études précédentes concernant des rongeurs, qu'il existe un nombre critique d'animaux (plus de 5 chez les rongeurs) au-dessus duquel la réduction additionnelle des surfaces d'échange serait négligeable. A partir de ce modèle, ils concluent alors que le métabolisme serait minimal pour 5 animaux. Vickery & Millar (1984) estiment que la réduction des surfaces corporelles serait de 21% pour 2 animaux groupés, et de 31% pour 3 animaux. Ces auteurs suggèrent aussi qu'un groupe composé de trop d'animaux ne sera pas forcément avantageux, cette configuration forçant trop d'individus à occuper des places en périphérie du groupe. Fedyk (1971) a étudié le métabolisme de mulots à collier jaune isolés ou en groupe de 2, 3, 4 et 5 individus, pour des températures de 5°C, 10°C, 15°C, 20°C et 25°C. Les individus en groupe de 2 réduisent leur métabolisme de 3,6% par °C par rapport à des individus isolés, alors que 3 individus le réduisent de 5,5% par °C, 4 individus de 7,3% par °C, et 5 individus de 7,9% par °C. Gebczynski (1969) a également montré que la consommation d'oxygène de campagnols roussâtres pour des groupes de 3 animaux augmente de 3,4% par °C entre 25°C et 14°C alors que pour des groupes de 5 animaux, cette consommation n'augmente que de 2,1% par °C. D'autre part, pour des températures de 10°C, des campagnols roussâtres en groupe de 2 consomment 15% moins d'oxygène que des individus isolés, 27% moins en groupe de 3 et 30% moins d'oxygène en groupe de 5. De

même, pour des températures de 15°C, des campagnols en groupe de 2 consomment 8% moins d'oxygène que des individus isolés, 15% moins en groupe de 3 et 18% moins d'oxygène en groupe de 5. Ainsi, pour des groupes comprenant plus d'individus, l'efficacité de la thermorégulation sociale est plus importante, puisque l'augmentation de la consommation d'oxygène pour des individus exposés au froid est moins importante que dans le cas de groupes plus petits.

Un autre facteur est **l'intensité avec laquelle les animaux se serrent les uns contre les autres**. Canals et al (1998) postulent que pour des températures extérieures avoisinant la température critique inférieure des animaux, l'efficacité de la thermorégulation sociale serait liée à l'intensité du regroupement. Ils suggèrent d'autre part qu'en fonction de la tolérance sociale de l'espèce se regroupant, l'efficacité de ce comportement sera plus importante. Alberts (1978a) a montré que la surface des groupements de rats nouveaux-nés varie en fonction des températures ambiantes : plus celles-ci diminuent, plus la surface des groupes diminue. Ceci témoigne d'une plus grande intensité de groupement (les rats étant plus serrés les uns contre les autres) ainsi que d'une régulation active de ce comportement thermorégulateur. Mount (1960) a aussi montré que des jeunes cochons domestiques (*Sus scrofa domesticus*) ont tendance à se séparer lorsque les températures extérieures augmentent.

1.2.4.3 Effet des caractéristiques physiologiques et comportementales des individus

Un autre facteur intrinsèque aux animaux influençant les bénéfices de la thermorégulation sociale est le **stade de développement des individus**. D'après Canals et al. (1998), le stade de développement conditionne l'efficacité de la thermorégulation sociale par la capacité des animaux à changer de forme ou de posture alors qu'ils sont groupés. Pour les souris domestiques, ces auteurs rapportent que les juvéniles montrent la plus grande efficacité (maximum de bénéfices : 65%), puis les subadultes, puis les adultes (maximum de bénéfices : 42%). Pour la même espèce, Bryant & Hails (1975) rapportent aussi que leur regroupement augmente leur métabolisme, ceci étant dû à une augmentation de leur activité. Pour des souris plus âgées, capables d'homéothermie, le regroupement permet à l'inverse une diminution de leur métabolisme.

De plus, la **température interne** et l'**activité** des animaux peuvent moduler l'économie d'énergie. Le rythme circadien de variations de température et d'activité peut notamment faire varier de façon importante les bénéfices. En effet, Tertilt (1972) a montré que la réduction du métabolisme de mulots rayés en groupe de 3 à 20°C s'élève à 18% en journée mais est seulement de 9% la nuit. A 5°C cependant, la réduction du métabolisme de jour est équivalente à celle de nuit (23% et 20% respectivement). Ces rongeurs étant nocturnes, leur activité est diminuée le jour, ainsi que leur température interne. Il a ainsi été suggéré que l'efficacité de leur thermorégulation sociale (intensité, nombre de rongeurs) est plus importante de jour, puisque leur activité est diminuée. D'après Sokoloff & Blumberg (2001), la production de chaleur par le tissu adipeux brun contribue à une meilleure efficacité de la thermorégulation sociale chez les nouveaux-nés de mammifères. Des rats dont l'activité du tissu adipeux brun est inhibée, donc défavorisés pour maintenir leur température interne, ne manifestent pas une augmentation de leur activité de thermorégulation sociale. De même, Sokoloff et al. (2000) ont comparé le comportement de thermorégulation sociale chez des rats âgés de 2 et 8 jours capables de produire de la chaleur via leur tissu adipeux brun, et des hamsters dorés (*Mesocricetus auratus*) âgés de 8 jours, incapables de produire de la chaleur, leur tissu adipeux brun n'étant pas fonctionnel. Ces auteurs concluent que les rats âgés de 8 jours sont plus aptes à utiliser la thermorégulation sociale que les hamsters, ceci étant notamment dû à leur capacité de thermogénèse. Cependant, Alberts (1978b) a montré que des rats peuvent se regrouper autour d'un de leur congénère immobile et froid, donc que d'autres facteurs que les facteurs thermiques peuvent induire leur agrégation.

1.2.4.4 Variation des bénéfices en fonction des individus

Alberts (1978a) a montré que le comportement thermorégulateur social est un comportement régulé par le groupe de manière active. Il a également observé que les rats exposés à des températures en dessous de leur zone de thermoneutralité ont tendance à « plonger » au centre du groupe afin de bénéficier de la chaleur du groupe. De plus, cet auteur a noté que les animaux circulent de manière active au sein du groupe, changeant fréquemment de position. En revanche, lorsque les températures ambiantes sont comprises dans leur zone de thermoneutralité, les individus ont tendance à se déplacer en périphérie du groupe. Schank & Alberts (1997) ont de plus modélisé ce comportement pour de jeunes rats. Ainsi, on peut supposer que les rats les plus compétitifs pourront avoir un accès préférentiel au centre du

groupe et ainsi bénéficier de plus d'économie d'énergie que d'autres individus. Bien que cette question soit très intéressante, elle n'a été que très peu étudiée. Noske (1985) a montré que chez les néosittes variées (*Daphoenositta chrysoptera*), les mâles les plus âgés et les plus dominants jouent le rôle de sentinelles, protégeant les individus juvéniles se retrouvant au centre du groupe. En revanche, Calf et al. (2002) ont montré que chez les capucins nonnettes (*Lonchura cucullata*), les individus dominants obtiennent les places centrales au sein du groupe. Ainsi la question reste posée : tous les individus d'un groupe bénéficient-ils de la même économie d'énergie ?

2 CONTEXTE DE L'ETUDE ET OBJECTIFS



2 CONTEXTE DE L'ETUDE ET OBJECTIFS

Nous avons vu dans la première partie de ce mémoire que la thermorégulation sociale permettait aux nombreuses espèces qui la pratiquent d'économiser de l'énergie, réallouée à d'autres fonctions propres à l'espèce telles que la croissance, la reproduction et la survie. Cependant, les mécanismes physiologiques de régulation de la température interne associés à ces groupements paraissent contradictoires selon les études : chez certaines espèces, le regroupement serait un moyen de diminuer leur température interne alors que chez d'autres, ce serait un moyen de se réchauffer.

Dans ce contexte, le but de notre étude sera de préciser les bénéfices de la thermorégulation sociale, les rouages de ce comportement et les mécanismes physiologiques de régulation de température interne associés. Pour ce faire, nous avons choisi d'étudier deux modèles biologiques appartenant à deux classes différentes qui pratiquent la thermorégulation sociale mais qui sont confrontés à des compromis d'économie d'énergie différents : le manchot empereur adulte (*Aptenodytes forsteri*) et le lapin nouveau-né (*Oryctolagus cuniculus*). L'intérêt du parallèle entre ces deux espèces réside notamment dans le fait que leurs contraintes énergétiques sont très différentes. Le **manchot empereur** adulte est bien isolé, il possède un faible rapport surface / volume et d'importantes réserves adipeuses qui lui permettent de résister à des températures polaires. De plus, il peut jeûner quatre mois pendant l'hiver antarctique tout en maintenant une activité et une température interne suffisantes à l'incubation de son œuf. Afin de gérer au mieux ses réserves énergétiques, le manchot pratique alors la thermorégulation sociale au cours de son jeûne hivernal. A l'inverse, les **lapins nouveaux-nés jusqu'à 10 jours** ne sont pas aptes à réguler leur température interne, sont très mal isolés, possèdent un rapport surface / volume très élevé et ne possèdent que très peu de réserves adipeuses. N'étant nourris qu'une seule fois par jour, ils doivent donc limiter toute perte de chaleur afin de mener à bien leur croissance qui est favorisée par le maintien d'une température interne élevée. Pour ce faire, ils se regroupent dans leur nid.

Mes principaux objectifs ont ainsi été 1) de caractériser l'économie d'énergie liée à la formation de regroupements, 2) d'évaluer le rôle de ces groupes dans la régulation de la température interne des individus y participant (les individus utilisent-ils la thermorégulation sociale afin de se réchauffer, ou bien afin de diminuer leur température interne ?) et enfin 3) d'évaluer si les bénéfices associés à ce comportement sont répartis de manière équivalente entre les individus. L'une des originalités de ce travail a été d'**associer la quantification énergétique des bénéfices de la thermorégulation sociale à l'étude de la régulation de la**

température interne. De plus, un des objectifs a été de répondre à la question sous-jacente à toute étude sur le comportement de thermorégulation sociale et restée jusqu'à présent sans réponse : **est-ce que tous les individus bénéficient également de la chaleur du groupe ?** Enfin, l'étude comparative du comportement de thermorégulation social **chez deux espèces distinctes, confrontées à un compromis énergétique différent** avait pour but d'évaluer comment ce comportement est employé par ces espèces et quelles sont ses conséquences énergétiques et physiologiques.

Nous allons ainsi détailler les questions spécifiques posées pour chaque espèce.

2.1 Le modèle « manchot empereur » : problématique et objectifs

Le manchot empereur est 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). C'est un prédateur exclusivement marin et son cycle reproducteur se déroule donc sans aucun apport alimentaire. Mâles et femelles en reproduction jeûnent pendant 45 jours pendant la période de parade. Les mâles assurant seuls l'incubation de leur œuf, ils jeûnent alors 65 jours supplémentaires (Prévost 1961, Isenmann 1971 ; **Figure 3**). Ainsi, 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. Les manchots empereurs présentent de nombreuses adaptations morphologiques et physiologiques contre le froid : un faible rapport surface / volume, une très bonne isolation et un système vasculaire d'échanges à contre-courant dans leurs ailerons et pattes (Le Maho 1977). Leur plumage de 12mm d'épaisseur assure plus de 85% de leur isolation thermique, le reste de cette isolation étant due à leurs réserves adipeuses (Jarman 1973, Le Maho et al. 1976). De plus, les manchots empereurs n'ont pas de territoire propre, l'œuf étant placé sur les pattes du mâle contre la poche incubatrice (Jouventin 1971). Les mâles peuvent ainsi se déplacer et former des groupes souvent très denses : les « tortues », dénommés ainsi par analogie aux formations de combat romaines. 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.

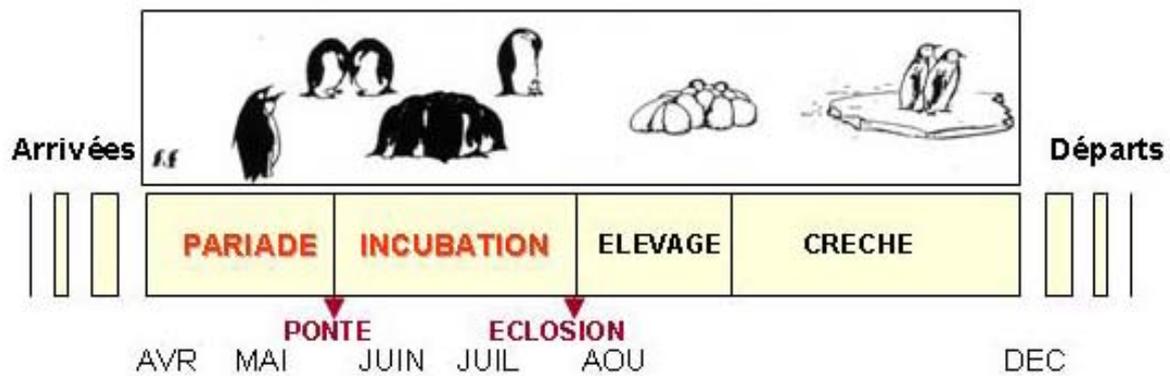


Figure 3 : Phénologie de la reproduction du manchot empereur en Terre Adélie.

(depuis l'arrivée sur la colonie de Pointe Géologie en avril jusqu'au départ en mer en décembre).

La formation de « tortues » par les manchots empereurs est considérée comme étant la clé de leur succès reproducteur puisqu'elle leur permet d'économiser de l'énergie, essentielle pour 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 m² (Prévost, 1961), et qu'elles durent des heures voire des jours, rassemblant plusieurs centaines d'individus (Prévost 1961, Kirkwood & Robertson 1999). Ces groupes sont classiquement décrits comme se déplaçant lentement, les oiseaux les plus exposés au vent se déplaçant de l'autre côté 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 & Robertson 1999). 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%, 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.

OBJECTIFS 1.

a. caractériser le comportement de « tortue » des manchots empereurs : leur fréquence, leur durée, leur rythme nyctéméral, et les températures maximales au sein des groupes ;

b. déterminer le temps individuel passé en « tortue » ;

c. comparer le comportement de plusieurs individus afin de déterminer s'il existe des différences inter-individuelles.

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). Une autre hypothèse avancée est que la dissociation des « tortues » serait due à des bagarres au sein des groupes (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). D'autre part, Barbraud & 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.

OBJECTIFS 2.

a. déterminer dans quelles mesures les mouvements des « tortues » et leurs densités sont influencés par les conditions météorologiques ;

b. 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 ;

c. déterminer s'il existe un seuil de vitesse de vent et/ou de température extérieure induisant la formation des groupes.

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 $+20^{\circ}\text{C}$; 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 $37,5-38,5^{\circ}\text{C}$ (Boyd & Sladen 1971, Le Maho et al. 1976, Pinshow et al. 1976) tout en assurant l'incubation de leur œuf (Prévost 1961). Il a été montré que le métabolisme de manchots en « tortue » était inférieur de 16% à celui d'oiseaux captifs ne pouvant pas former de « tortues » (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 (Le Maho et al. 1976, Pinshow et al. 1976, Ancel et al. 1997). Comment 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. Les manchots empereurs en « tortue » utilisent-ils également l'hypothermie afin de diminuer leurs dépenses énergétiques ? Il a en effet été montré que les

manchots empereurs libres de former des « tortues » maintenaient des températures internes en moyenne 2,2°C inférieures à celles d'oiseaux captifs isolés sur la colonie (35,7°C contre 37,9°C ; Prévost 1961, Prévost & Sapin-Jaloustre 1964). Cependant, comme cela a été démontré pour d'autres espèces, une diminution importante et soutenue de leur température interne pourrait être incompatible avec l'incubation (Verhencamp 1982, Csada & 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 & Millar 1984, Canals et al. 1997, 1998) et leur permettrait de bénéficier de températures ambiantes plus clémentes au sein du groupe. A l'inverse, être exposés à des températures très élevées en « tortue » (23°C ou 30°C) pourrait entraîner un stress thermique chez les manchots dont la température critique supérieure est de 20°C.

OBJECTIFS 3.

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 ».

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 & 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). D'autre part, la thermorégulation sociale peut influencer la régulation de température interne et permet une réduction des surfaces exposées au froid. Cependant, aucune étude n'a évalué la part des composantes physiques et physiologiques dans les bénéfices de la thermorégulation sociale chez cette espèce.

OBJECTIFS 4.

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.

2.2 Le modèle « lapins nouveaux-nés » : problématique et objectifs

Les nouveaux-nés altriciaux de mammifères naissent alors qu'ils ne sont pas émancipés thermiquement, c'est-à-dire incapables de maintenir seuls leur température interne constante. Les femelles de mammifères se chargent de réchauffer leurs petits régulièrement, et/ou les isolent du milieu ambiant grâce à la construction d'un nid. D'autre part, les petits de portées nombreuses, comme les rongeurs, les lagomorphes, etc... peuvent se regrouper dans leur nid et pratiquer la thermorégulation sociale afin de réduire leurs pertes énergétiques. Les nouveaux-nés sont en effet soumis à des contraintes énergétiques importantes puisqu'ils doivent maintenir une température interne élevée pour leur croissance alors qu'ils ne possèdent que peu de réserves adipeuses et font face à de fortes pertes de chaleur. Ils possèdent en effet des caractéristiques communes : une importante surface exposée au milieu ambiant par rapport à leur masse corporelle, une mauvaise isolation thermique et une température critique inférieure élevée comparée aux adultes. La thermorégulation sociale des lapins nouveaux-nés est particulièrement intéressante à étudier. En effet, les femelles mammifères passent de longues périodes avec leurs jeunes dans le nid, afin de les nettoyer, de les nourrir, ou de les réchauffer et interagissent ainsi avec l'environnement thermique de la portée. A l'inverse, les mères lapines quittent leur nid après la naissance, ne réchauffent pas le nid et viennent nourrir leurs petits pour la tétée de quelques minutes une seule fois par jour, dans leur milieu naturel aussi bien qu'en conditions de laboratoire (Zarrow et al. 1965, Lincoln 1974, Hudson & Distel 1989, Jilge 1993, 1995). Il est alors particulièrement facile d'isoler les lapereaux et de mesurer leur taux d'ingestion de lait et leur gain de masse corporelle quotidien, tout en contrôlant leur environnement thermique sans les perturber. Les portées de lapins nouveaux-nés comportent bien souvent 8 à 9 jeunes qui peuvent ainsi se grouper ensemble dans leur nid.

Les lapins nouveaux-nés jusqu'à 10 jours sont incapables de survivre s'ils sont séparés du reste de la portée et soumis à un stress thermique trop important (Bernard & Hull 1964, Hull 1965, Hardman et al. 1969, Bautista et al. 2003). Les lapins à la naissance ne possèdent pas de poils et ne vont acquérir un duvet qu'à partir du 5^{ème} jour seulement. Leur isolation thermique est ainsi quasi nulle. A 10 jours cependant, ils possèdent un pelage leur procurant une isolation suffisante. De plus, ils possèdent un rapport surface / volume très élevé : ils vont augmenter de 150% leur masse corporelle en seulement 10 jours (Hudson et al. 1996). Il a été montré que les lapins nouveaux-nés bénéficient thermiquement de la présence de leurs congénères : des lapins isolés ont un taux de survie inférieur, des températures internes diminuées, ainsi qu'une croissance moindre que des lapins placés en groupes de 2 ou 5 (Bautista et al. 2003). Ces différences sont encore plus marquées pour des lapins de moins de 5 jours. De plus, le tissu adipeux brun des lapins nouveaux-nés, permettant de produire de la chaleur sans frisson thermique, est fonctionnel dès la naissance (Dawkins & Hull 1963, 1964, Hull & Segall 1964, 1965, Hardman et al. 1969). Les jeunes lapins soumis à un stress thermique vont ainsi dépenser de l'énergie afin d'augmenter leur thermogénèse via leur tissu adipeux brun. Leur zone de thermoneutralité est en effet restreinte : la température critique inférieure des lapins est de 35°C à leur naissance et de 30°C à 10 jours (Hull 1965). Il a été montré que des lapins nouveaux-nés élevés à 25°C ou isolés investissent plus d'énergie afin de maintenir leur température interne que des lapins nouveaux-nés placés à 30°C, 35°C ou groupés (Bernard & Hull 1964, Hull 1965, Bautista et al. 2003). Ainsi le lapin nouveau-né est capable d'augmenter sa thermogénèse en réponse à un stress thermique dès sa naissance, et donc d'allouer plus d'énergie pour sa thermorégulation que pour sa croissance. L'environnement thermique a donc une influence directe sur la dépense énergétique du lapereau dès sa naissance. Cependant, les travaux antérieurs portant sur le bénéfice de la thermorégulation sociale de lapins nouveaux-nés n'ont pas quantifié ces bénéfices énergétiques (Bautista et al. 2003).

OBJECTIFS 1.

- a. quantifier les bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez les lapins nouveaux-nés ;**
- b. évaluer l'allocation de l'énergie économisée, stockée sous forme de masse grasse ou maigre.**

Les femelles lapins ne visitant leur portée que quelques minutes une seule fois par jour pour la tétée, la survie des jeunes dépend ainsi de la synchronisation circadienne avec leur mère. Les lapins nouveaux-nés peuvent ingérer jusqu'à 25% de leur masse corporelle par tétée et doivent ainsi être particulièrement compétitifs lors de cet événement (Lincoln 1974). Ils sont soumis à un rythme circadien, entraîné par l'événement de tétée comme « zeitgeber alimentaire » (Jilge et al. 2001). Ainsi les jeunes anticipent la tétée en augmentant leur température interne de 0,5°C et leur activité 2,5 à 3 heures avant la tétée, ce qui leur permet d'accroître leur compétitivité lors de cet épisode particulièrement court (Jilge et al. 2000, 2001). Ce comportement d'anticipation les aide à se libérer des matériaux du nid afin d'accéder plus facilement aux mamelles et ainsi ingérer le maximum de lait (Hudson & Distel 1982, Distel & Hudson 1984, Jilge et al. 2000). Cette anticipation apparaît donc très importante pour la croissance et la survie des nouveaux-nés, notamment dépendante de la quantité de lait qu'ils ingèrent. D'autre part, la croissance est favorisée par une température interne constante et élevée. Ainsi, afin de compléter les mécanismes physiologiques mis en œuvre au cours de la thermorégulation sociale, nous avons cherché à étudier son influence sur la régulation de la température interne des lapins nouveaux-nés.

OBJECTIFS 2.

a. la thermorégulation sociale aide-t-elle à garantir le maintien des températures internes de lapins nouveaux-nés ?

b. les rythmes de température et d'activité centrés autour de la tétée, influant sur le comportement d'anticipation de la tétée, sont-ils modifiés alors que les lapins sont en groupe ou isolés ?

Alberts (1978a) a montré que le comportement de thermorégulation sociale était activement régulé par les rats nouveaux-nés, ceux-ci circulant de manière active en changeant fréquemment de position. D'autre part, il a montré que les rats ont tendance à plonger au centre du groupe lorsque les températures ambiantes sont au dessous de leur température critique inférieure afin de bénéficier de la chaleur de leurs congénères. Il apparaît ainsi que les rats au sein de leur portée sont en compétition afin d'accéder à des positions préférentielles au centre du groupe. Les lapins nouveaux-nés peuvent choisir un environnement thermique qui leur est favorable par thermotaxie : ils se déplacent de 0 à 4 jours vers un gradient de température de 39°C, de 5 à 7 jours, vers des températures de confort de 37°C et entre 8 et 10

jours vers des températures de 35°C (Hull & Hull 1982). Ainsi on peut supposer que les lapereaux possèdent le même comportement actif au sein du nid que les rats nouveaux-nés. Certains lapins sont-ils alors favorisés dans leur accès au centre du groupe s'ils sont plus compétitifs que d'autres ?

OBJECTIFS 3.

a. déterminer s'il existe des différences individuelles dans l'accès au centre du groupe pour certains individus ;

b. si oui, ces différences de comportement peuvent-elles être expliquées ?

3 APPROCHE EXPERIMENTALE



3 APPROCHE EXPERIMENTALE

Nous allons simplement rappeler, mais sans les détailler, les matériels et méthodes employés dans cette étude, ceux-ci étant exposés pour chaque article.

Concernant les **manchots empereurs**, les données proviennent de :

- 3 mâles équipés en mai 1998 d'enregistreurs de données (intensité lumineuse et température), collés sur leurs plumes (**Articles 1 et 2**) ;
- 5 femelles équipées en avril 2001 d'enregistreurs de données (intensité lumineuse et température), collés sur leurs plumes, au cours de l'hivernage que j'ai effectué en Terre Adélie (**Article 1**) ;
- 5 mâles implantés en avril 2001 avec des enregistreurs de température interne (implantations sous-cutanées et profondes), au cours de ce même hivernage (**Article 3**).

L'**article 4** constitue une revue des bénéfices de la thermorégulation sociale chez le manchot empereur, à partir de données bibliographiques et des résultats exposés dans les articles 1 et 3.

Concernant les **lapins nouveaux-nés**, les données proviennent d'expérimentations effectuées au laboratoire, d'avril 2004 à mai 2006 (**Article 5**) :

- en tout, 15 portées de lapins ont été nécessaires, issues de 4 femelles et 2 mâles reproducteurs. Les lapereaux ont été isolés à 23-24°C, en groupes de 8, 4, 2 et 1 ;
- les lapins ont été pesés avant et après chaque tétée, afin de déterminer leur gain de masse quotidien, leur quantité de lait ingéré, et d'en déduire ainsi l'indice d'efficacité de conversion du lait (groupe de 8 : n=29 ; groupe de 4 : n=15 ; groupe de 2 : n=14 ; lapins isolés : n=12) ;
- la méthode de l'eau doublement marquée a été utilisée afin de mesurer la dépense énergétique de lapins entre 3 et 5 jours, puis entre 8 et 10 jours (groupe de 8 : n=7 ; groupe de 4, 2 et 1 : n=8) ;
- des lapins ont été implantés avec des enregistreurs de température interne et d'activité (groupe de 8 : n=4 ; groupe de 4 : n=5 ; groupe de 2 : n=4 ; lapins isolés : n=4) ;
- des mesures des taux plasmatiques de corticostérone, de triiodothyronine (T3) et de thyroxine (T4) ont été effectuées (groupe de 8 : n=12 ; groupe de 4 : n=8 ; groupe de 2 : n=7 ; lapins isolés : n=11) ;

- pour 4 groupes de 4 lapins, des photos ont été prises à 30 secondes d'intervalle, du premier jour de vie au dixième jour, afin d'étudier les différences inter-individuelles dans le comportement de thermorégulation (ces données feront l'objet d'un article futur, les premiers résultats seront néanmoins exposés dans la partie « résultats ») ;
- des mesures de calorimétrie indirecte (mesure de l'O₂ consommé et du CO₂ produit), des enregistrements de température interne et d'activité, ainsi que des photos prises à l'aide d'une caméra à thermographie infrarouge ont été associés afin d'étudier le comportement thermorégulateur de lapins de 3 et 4 jours isolés et en groupe de 6 et de lapins âgés de 10 et 11 jours isolés et en groupe de 6, pour deux températures ambiantes différentes, 15°C et 23°C. Ces résultats n'ont pas encore été analysés et ne seront donc pas présentés dans ce manuscrit. Ils permettront néanmoins d'affiner l'analyse du comportement de thermorégulation sociale en réponse à un stress thermique pour des lapins non émancipés thermiquement (3-4 jours) et des lapins émancipés, capables de réguler leur température interne (10-11 jours).

4 RESULTATS



4 RESULTATS

Nous allons maintenant rapporter les principaux résultats de cette étude en rappelant chacun des objectifs et questions posés.

4.1 *La thermorégulation sociale du manchot empereur*

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

OBJECTIFS 1.

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.

Principaux résultats

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 5 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) et très variables (de quelques minutes jusqu'à 1h50 pour le plus long épisode enregistré ; **Figure 4**). Les durées moyennes des épisodes passés à plus de 20°C sont de $1,3 \pm 1,3$ heures. D'autre part, 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.

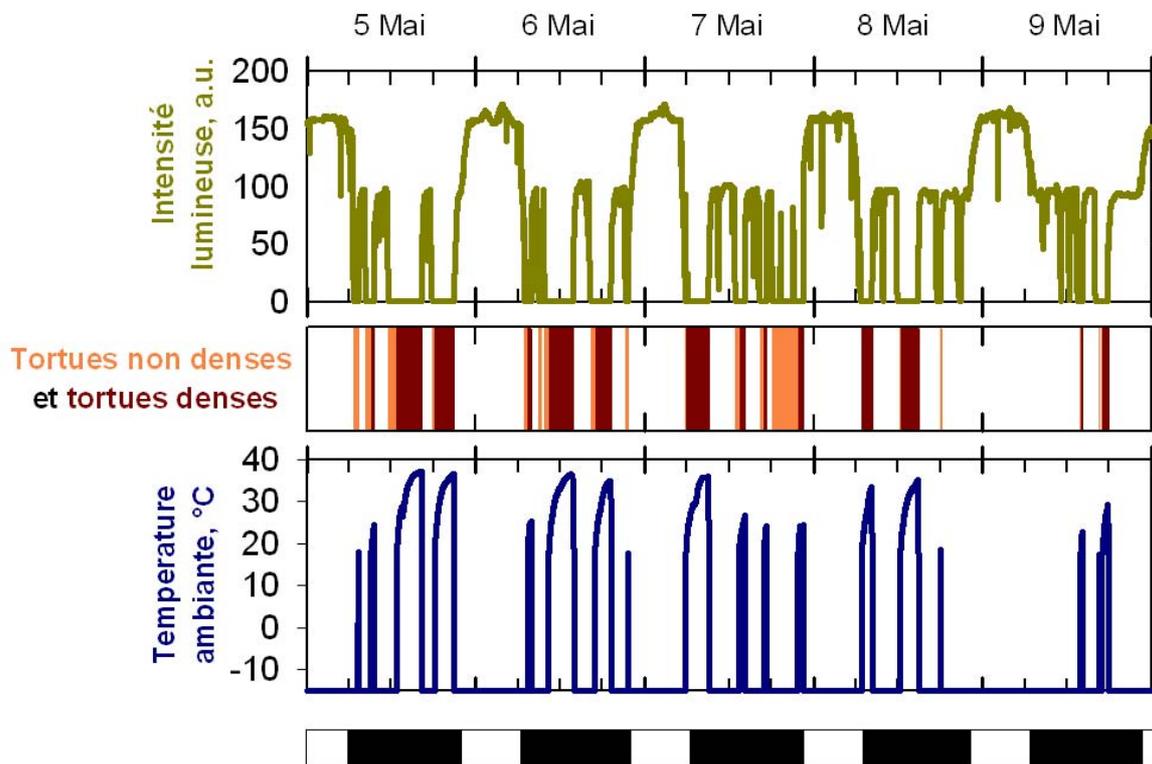


Figure 4 : Episodes de tortues pendant 5 jours pour un couple de manchots empereurs. (Les barres noires représentent la nuit).

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 5**).

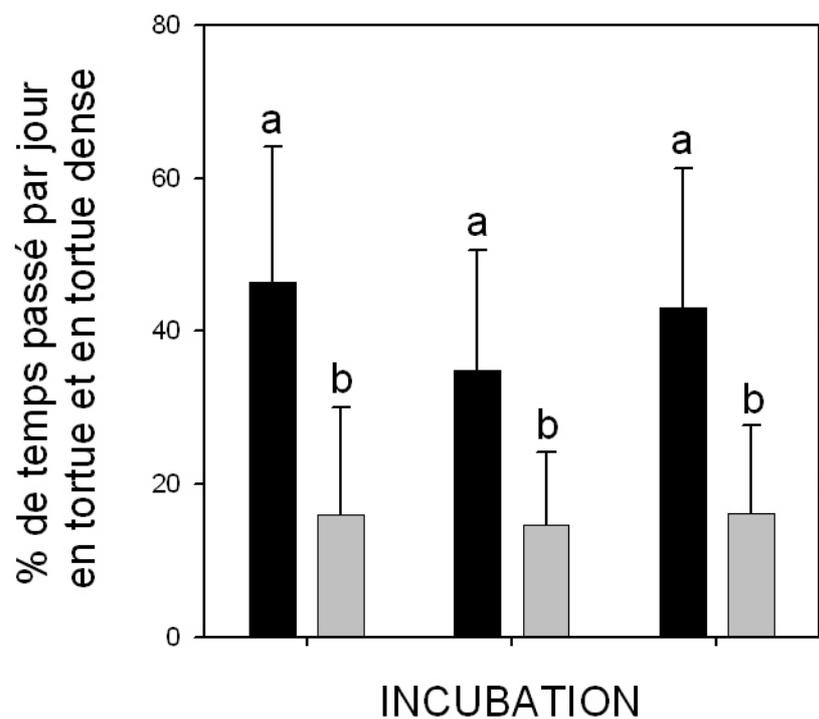


Figure 5 : Pourcentage de temps passé par jour en tortue (en noir) et en tortue dense (en gris) pendant l'incubation des 3 mâles – hiver 1998.

(Les symboles différents indiquent des différences significatives).

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

OBJECTIFS 2.

Article 2 :

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

Principaux résultats

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 m². 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. D'autre part, 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 5 m.s⁻¹, et de -11°C pour des vents de 15 m.s⁻¹ (**Figure 6**). 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.

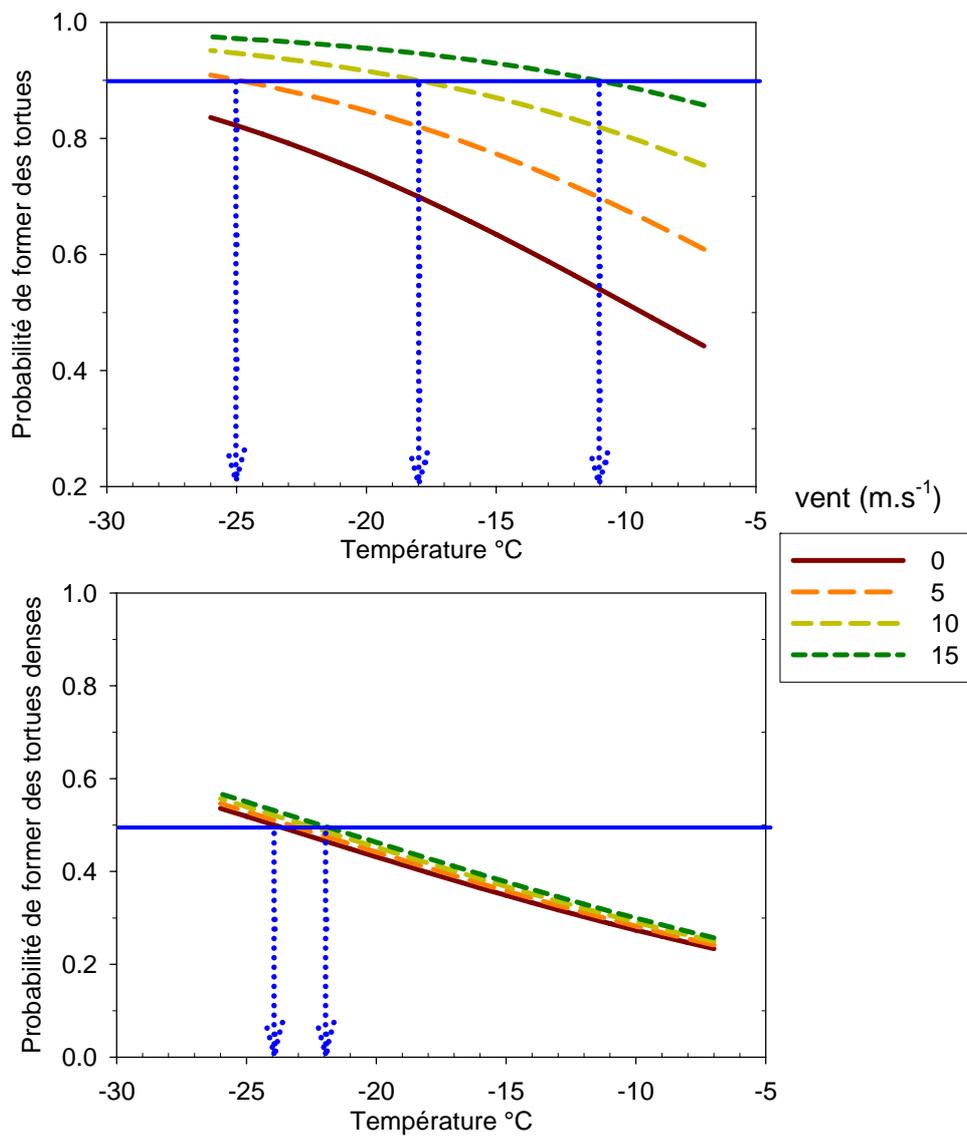


Figure 6 : Effet de la température externe et de la vitesse du vent sur la probabilité de formation de tortues et de tortues denses.

4.1.3 Régulation des températures internes des manchots empereurs via la thermorégulation sociale

OBJECTIFS 3.

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 – Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 292: 176-185.

Principaux résultats

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 $35,5 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$ (**Figure 7**). 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°C .

Pendant la pariade, lors des épisodes de « tortue » dense (associés à des températures ambiantes de plus de 20°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 8**). Pendant la période d'incubation, la température sous-cutanée a augmenté (non significativement) de $0,6 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$. 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 $37,0 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$). En revanche, le mâle 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 8**).

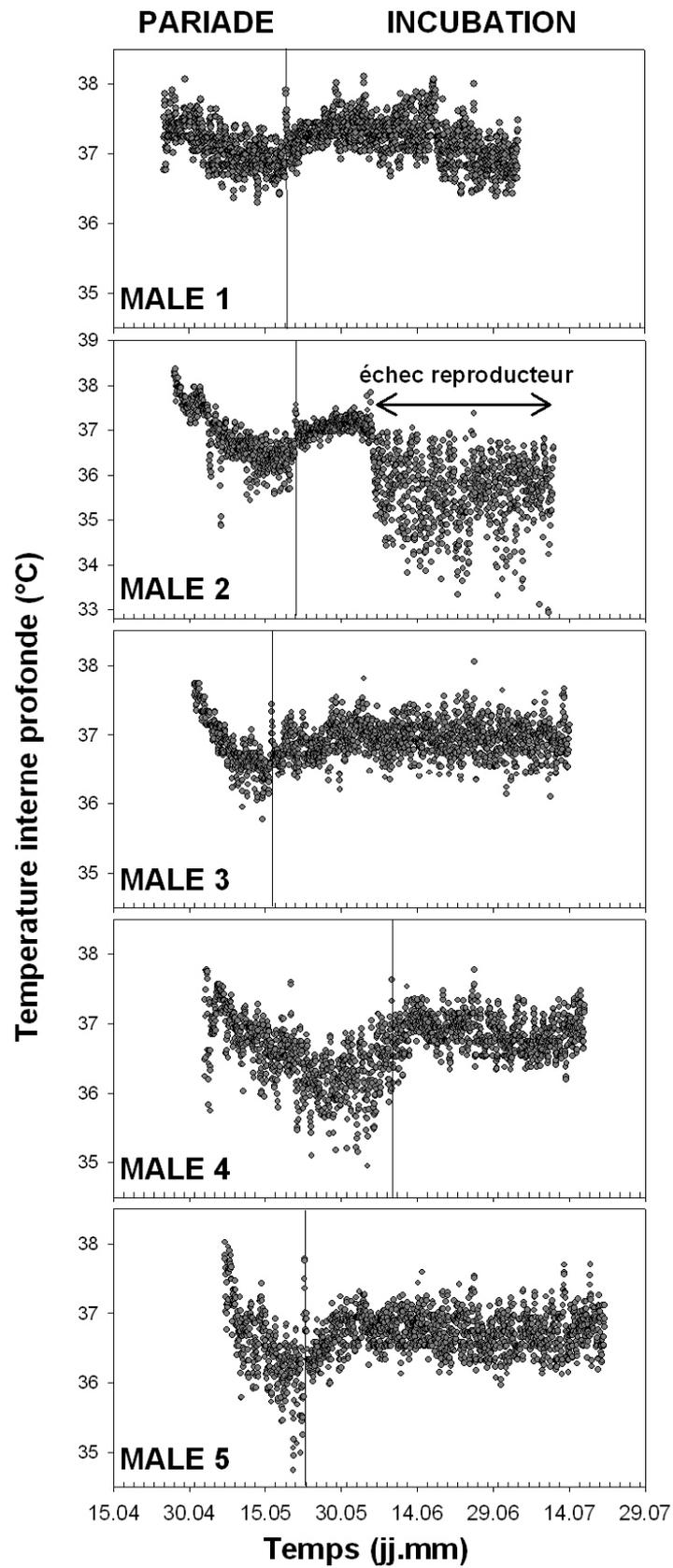


Figure 7 : Profils de température interne profonde de 5 manchots empereurs mâles en reproduction.

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

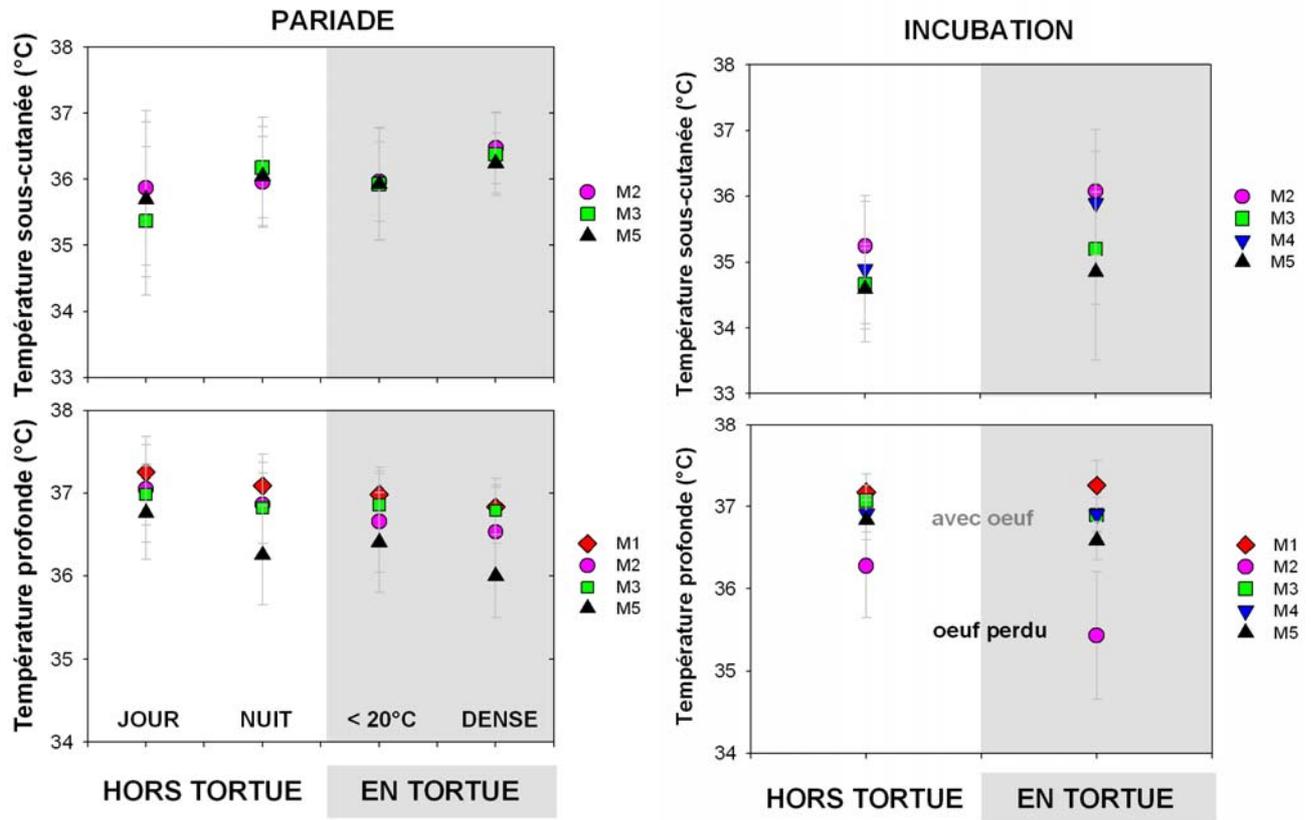


Figure 8 : Températures internes profondes et sous-cutanées de manchots empereurs mâles associées à leur position (hors tortue ou en tortue) pendant la pariade et l'incubation.

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

OBJECTIFS 4.

Article 4 :

Gilbert C., Le Maho Y., Ancel A. (en préparation). Energy saving in huddling emperor penguins: thermodynamic vs. physiological mechanisms.

Principaux résultats

L'évaluation des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez les manchots empereurs résulte de la comparaison de données de la littérature 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. 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 66% à celle d'individus isolés. Le métabolisme estimé de manchots en « tortue » était inférieur de 21% à celui d'individus captifs en groupe et inférieur de 60% 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 31% des 40% de réduction de la perte de masse corporelle. D'autre part, nous avons estimé que l'exposition à un microclimat favorable, créé à l'intérieur des « tortues », ne représentait que 11% des 26% de réduction métabolique. En revanche, le fait que les oiseaux formant des « tortues » maintiennent une température inférieure de 1°C expliquerait 17% de l'économie réalisée. Enfin, la diminution du métabolisme associé à la réduction des surfaces corporelles au cours de « tortues » denses, pour lesquelles la température ambiante s'élève à plus de 20°C, permettrait une réduction d'énergie de 6,5%.

Ainsi, la régulation de la température interne couplée à un hypométabolisme en « tortue » dense seraient les composantes prépondérantes dans l'économie d'énergie réalisée, et non les bénéfices thermiques dus au microclimat favorable à l'intérieur des groupements.

4.2 *La thermorégulation sociale des lapins nouveaux-nés*

4.2.1 **Quantification des bénéfices énergétiques de la thermorégulation sociale chez les lapins nouveaux-nés**

OBJECTIFS 1.

Article 5 :

Gilbert C., Blanc S., Giroud S., Trabalon M., Le Maho Y., Perret M., Ancel, A. (soumis). How does huddling promote growth and body temperature regulation in thermoregulatory inefficient and efficient newborn rabbits? *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*.

Principaux résultats

Nous avons étudié plusieurs paramètres de croissance (masse corporelle, quantité de lait ingéré, indice d'efficacité de conversion du lait), ainsi que la dépense énergétique et la composition corporelle (masse grasse et masse maigre) de lapereaux placés en groupes de 8, 4, 2 et isolés, de 1 à 5 jours de vie et de 6 à 10 jours de vie. Ces deux périodes ont été choisies car les nouveaux-nés de 1 à 5 jours n'ont presque pas de poils (période où ils ne sont pas émancipés thermiquement) alors qu'à partir de 5 jours ils commencent à avoir un duvet et ont augmenté leur rapport surface / volume (période où ils commencent à être émancipés thermiquement).

L'évolution de la masse et de la composition corporelles des lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1 est résumée par la **figure 9**. Le gain de masse corporelle des lapins isolés (+58 g) était inférieur à celui observé chez les autres groupes (G8 : +61 g, G4 : +79 g, G2 : +71 g), aucune différence n'étant toutefois significative. La masse maigre a augmenté chez tous les groupes au cours de la croissance, cette augmentation n'étant pas significativement différente en fonction des groupes. Les lapins isolés ont cependant montré une augmentation de leur masse maigre moindre (+57 g) par rapport à celle des autres groupes (en moyenne de 66 g). En revanche, les lapins isolés ont stocké significativement moins de masse grasse au cours de leur croissance que les lapins en groupe. Alors qu'ils ont perdu 1,4 g, les lapins en groupe de

8 ont gagné 3,1 g, ceux en groupe de 4 ont gagné 6,9 g et ceux en groupe de 2 ont gagné 2,9 g.

De plus, un indice d'efficacité de conversion du lait en masse corporelle a pu être calculé de la façon suivante : augmentation de masse corporelle sur n+1 jours / quantité de lait ingéré sur n jours. Entre 1 et 10 jours, cet indice était significativement supérieur de 14% chez les lapins groupés par 8 par rapport aux lapins isolés. De même, de 1 à 5 jours, celui-ci était significativement supérieur de 19% (**Figure 10**). De 1 à 6 jours, les lapins placés en groupes de 8 et 4 ont montré un indice d'efficacité de conversion du lait supérieur de 9% et 10%, respectivement, par rapport aux lapins isolés.

Nous avons également mesuré la dépense énergétique totale de lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1 entre 3 à 5 jours et 8 à 10 jours de vie (**Figure 10**). Entre 3 et 5 jours, les lapins en groupe de 8 ont dépensé 40% moins d'énergie que les lapins isolés ($0,66 \pm 0,03 \text{ kJ.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ contre $1,09 \pm 0,09 \text{ kJ.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$). De même, ils ont dépensé 32 et 15% moins d'énergie que les lapins en groupe de 2 et 4. Entre 8 et 10 jours, les lapins en groupe de 8 ont dépensé 32% moins d'énergie que les lapins isolés ($0,55 \pm 0,01 \text{ kJ.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ contre $0,80 \pm 0,04 \text{ kJ.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$). Ils ont par ailleurs dépensé 11 et 5% moins d'énergie que les lapins en groupes de 4 et 2, respectivement.

Le coût de la maintenance a pu être calculé comme étant la différence entre la dépense énergétique totale des lapins en groupe de 8 (considérée comme optimale) et celle des lapins en groupes de 4, 2 et 1. Entre 3 et 5 jours, ce coût de maintenance était significativement supérieur chez les lapins en groupes de 1 et 2 comparé à celui des lapins en groupes de 4 et 8 ($0,44 \pm 0,06$; $0,31 \pm 0,06$; $0,11 \pm 0,06$ et $0,00 \pm 0,06 \text{ kJ.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$, respectivement). Entre 8 et 10 jours, ce coût de maintenance était significativement supérieur chez les lapins en groupe de 1 comparé à celui des lapins en groupes de 2, 4 et 8 ($0,25 \pm 0,03$; $0,07 \pm 0,03$; $0,03 \pm 0,03$ et $0,00 \pm 0,03 \text{ kJ.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$, respectivement).

En parallèle, les lapins isolés présentaient des concentrations plasmatiques en T3 (triiodothyronine, hormone de la thermogénèse) significativement plus élevées que les lapins en groupe de 8.

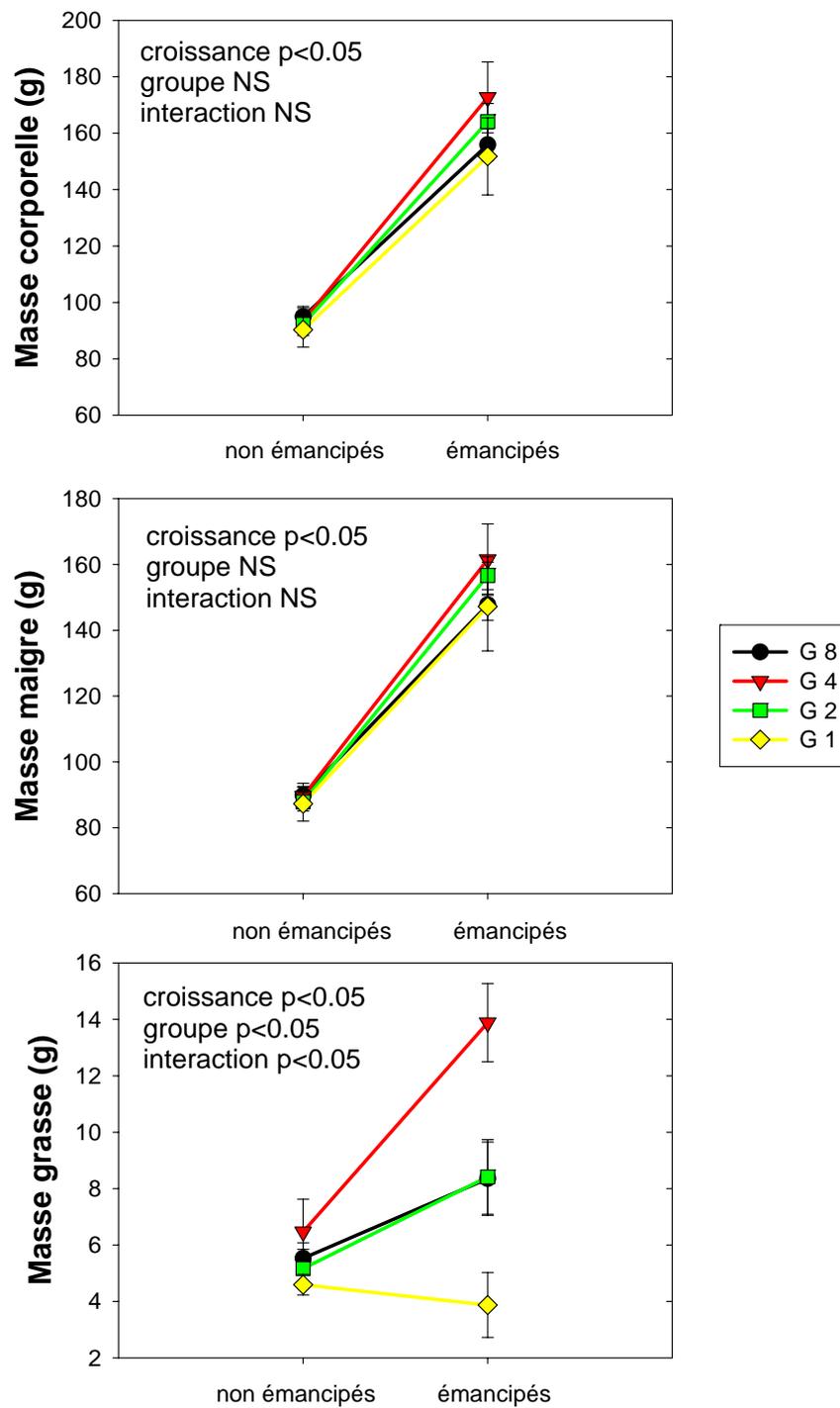


Figure 9 : Masse corporelle (g), masse maigre (g) et masse grasse (g) des lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1, âgés de 3 à 5 jours (période au cours de laquelle ils ne sont pas émancipés thermiquement) et de 8 à 10 jours (période au cours de laquelle ils sont émancipés thermiquement).

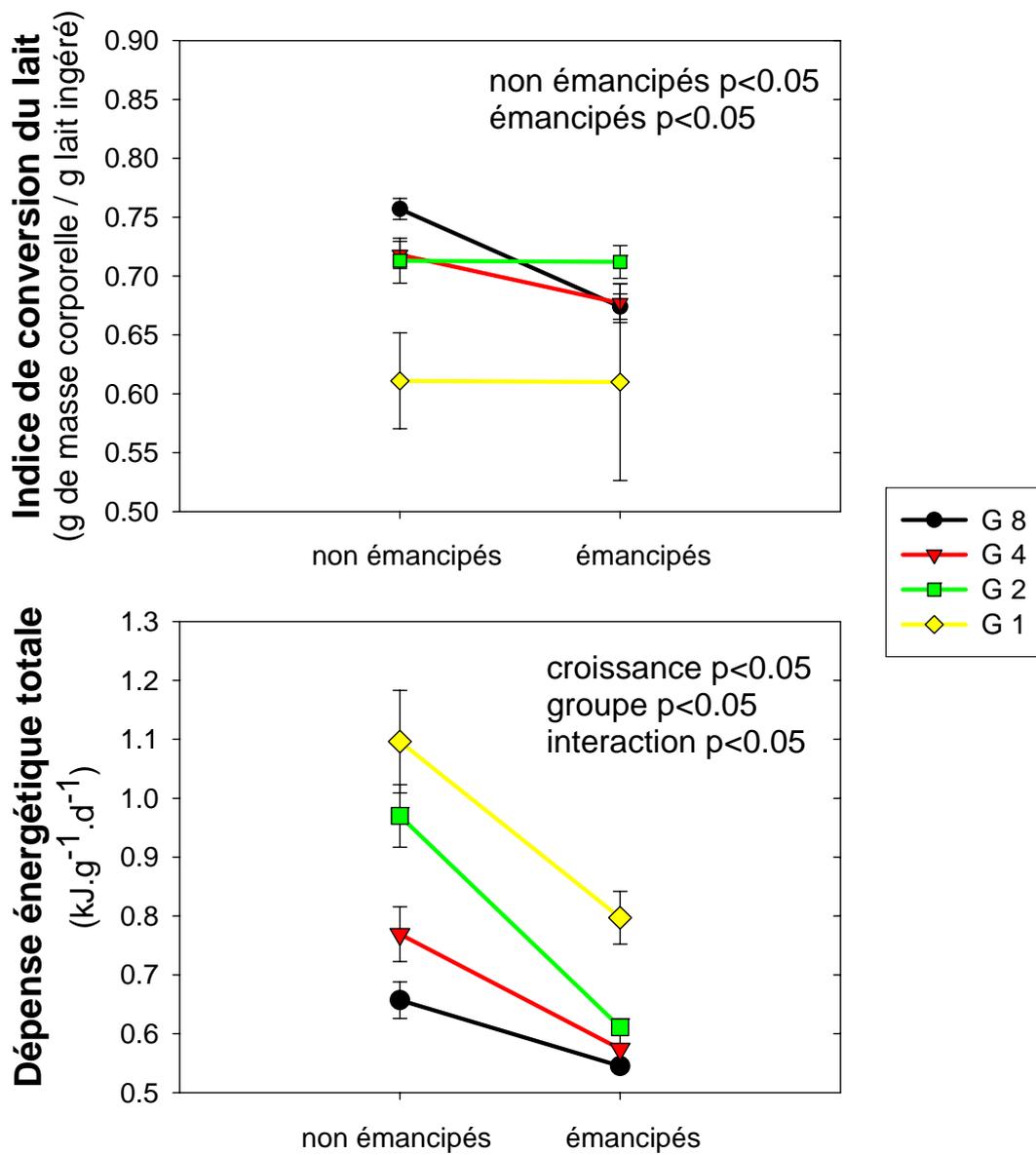


Figure 10 : Indice de conversion du lait (g de masse corporelle / g de lait) et dépense énergétique totale ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) de lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1, entre 3 et 5 jours (non émancipés thermiquement) puis entre 8 et 10 jours (émancipés thermiquement).

4.2.2 Effet de la thermorégulation sociale sur la régulation de la température interne de lapins nouveaux-nés

OBJECTIFS 2.

Article 5 :

Gilbert C., Blanc S., Giroud S., Trabalon M., Le Maho Y., Perret M., Ancel, A. (soumis). How does huddling promote growth and body temperature regulation in thermoregulatory inefficient and efficient newborn rabbits? *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*.

Principaux résultats

De 2 à 13 jours, les lapins en groupe de 8 ont maintenu une température interne moyenne significativement supérieure de $0,5^{\circ}\text{C}$ par rapport à celle des lapins isolés ($38,1 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ contre $37,6 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$). De plus, les lapins en groupe de 4 montraient une température interne moyenne de $38,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ et les lapins en groupe de 2 de $37,7 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Entre 3 et 5 jours, les lapins en groupes de 8 et 4 ont maintenu une température interne supérieure de $0,8^{\circ}\text{C}$ par rapport à celle des lapins en groupe de 2 et isolés (en moyenne $37,8 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ contre $37,0 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$). En revanche, entre 8 et 10 jours, les températures internes des lapins en groupes de 1, 2, 4 et 8 n'étaient plus significativement différentes (en moyenne $38,2 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$).

D'autre part, suite à une tétée au cours de laquelle ils n'avaient pas pris de lait, les températures internes des lapins en groupes de 8 et de 4 n'ont pas montré de diminutions importantes alors que des lapins placés à 2 ou isolés ont montré des chutes de température, jusqu'à $34,3^{\circ}\text{C}$ (**Figure 11**).

De plus, les températures internes ont suivi un rythme d'augmentation avant la tétée et de diminution après la tétée. Nous avons étudié les variations de température interne et d'activité 2 heures avant la tétée, juste avant la tétée, juste après la tétée ainsi que 3 et 6 heures après la tétée, comparées à la température interne et à l'activité moyennes au cours de la journée. Nous avons ainsi cherché à comparer si ces variations étaient différentes pour des lapins en groupes de 8, 4, 2 ou isolés. Après la tétée, les lapins isolés avaient un pic d'activité

supérieur ($90,5 \pm 17,0\%$) par rapport aux lapins en groupe (augmentation de $10,9 \pm 15,5\%$ pour les groupes de 8, de $48,3 \pm 20,1\%$ pour les groupes de 4 et de $38,2 \pm 8,3\%$ pour les groupes de 2). Avant la tétée, les lapins isolés n'ont pas montré d'augmentation de température (delta de température de $-0,05 \pm 0,09^\circ\text{C}$), contrairement aux lapins placés en groupe (groupe de 2 : $0,18 \pm 0,08^\circ\text{C}$; groupe de 4 : $0,39 \pm 0,05^\circ\text{C}$ et groupe de 8 : $0,11 \pm 0,06^\circ\text{C}$). En revanche, après la tétée ainsi que 2 et 6 heures après la tétée, les lapins isolés ont montré une augmentation de température interne supérieure à l'augmentation de température interne des lapins en groupes de 4 et 8 (**Figure 12**).

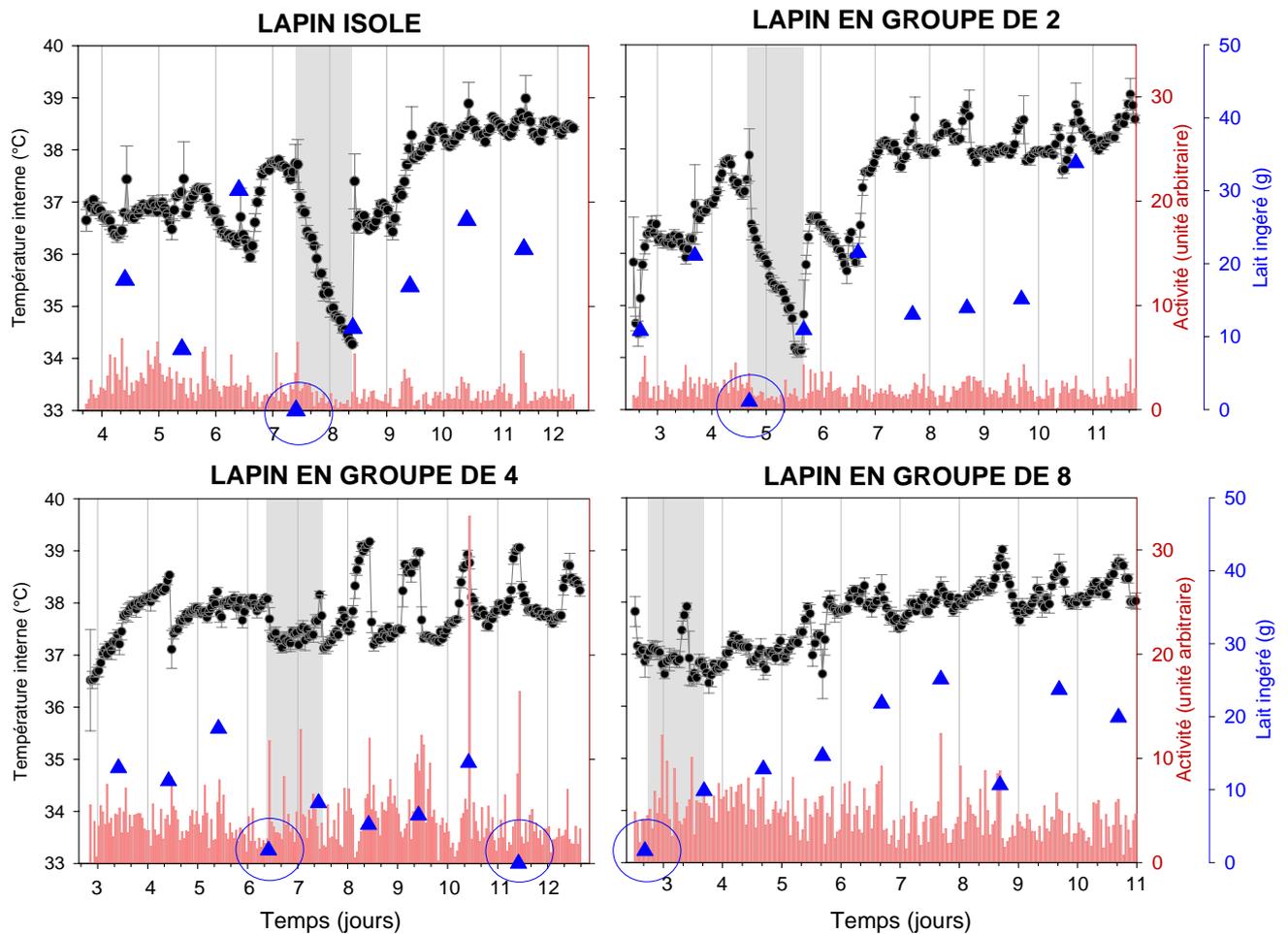


Figure 11 : Profils de température interne (moyennes horaires) de 4 lapins nouveaux-nés en groupes de 1, 2, 4 ou 8, avec indication du lait ingéré au cours de la tétée quotidienne (▲).

Les tétées manquées sont indiquées par un cercle bleu ; notez la diminution de température interne après une tétée manquée pour les lapins isolés et en groupe de 2, alors que la température interne des lapins en groupes de 4 et 8 reste constante (zones grisées).

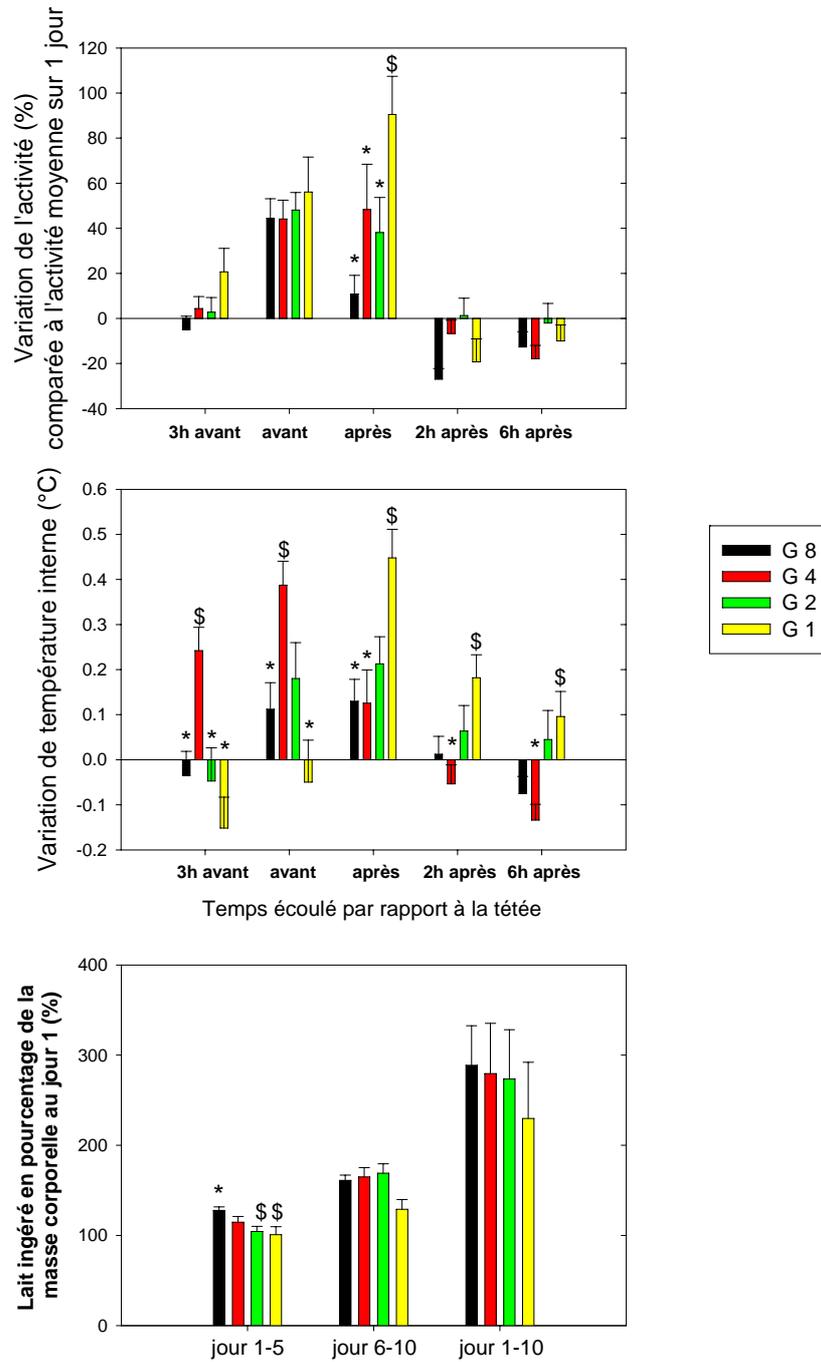


Figure 12 : Variations de l'activité et de la température interne de lapins en groupes de 8, 4, 2 et 1, comparées à la moyenne d'activité et de température sur une journée ; lait ingéré en pourcentage de la masse corporelle au jour 1 (%).

(Les symboles différents indiquent des différences significatives).

4.2.3 Les différences individuelles de comportement de thermorégulation sociale des lapins nouveaux-nés

Ces résultats feront l'objet d'un article futur. Nous allons simplement exposer quelques résultats préliminaires.

Pour 4 portées, des photos de groupes de 4 lapins ont été prises à 30 secondes d'intervalle, depuis leur naissance jusqu'à l'âge de 10 jours. Nous avons analysé ces photos en codant pour chaque lapin, identifié à l'aide de tâches de couleur, une position « 3 dimensions » (dessus, dessous, périphérie, milieu, périphérie-dessus, périphérie-dessous, périphérie-milieu, milieu-dessous, milieu-dessus), ainsi qu'en comptant le nombre de lapins en contact avec celui-ci (1, 2 ou 3). Ces résultats comprennent les analyses d'un groupe de 4 lapins âgés de 1 à 5 jours, incluant 2 heures de photos par jour, prises toutes les minutes (**Figure 13**). Afin de pouvoir comparer les individus entre eux dans leur position 3D, nous avons attribué à chaque position un indice de 1 à 6 en fonction de l'avantage thermorégulateur de chaque position (dessus=3, dessous=6, périphérie=1, milieu=4, périphérie-dessus=2, périphérie-dessous=2, périphérie-milieu=2, milieu-dessous=5, milieu-dessus=5).



Figure 13 : Photo d'un groupe de 4 lapins identifiés individuellement : bleu, rouge, violet-noir et rouge-vert.

Le codage en 3 dimensions pour le lapereau bleu était en moyenne de $2,60 \pm 1,30$, de $2,51 \pm 1,31$ pour le rouge, de $2,50 \pm 1,30$ pour le violet-noir et de $2,37 \pm 1,15$ pour le rouge-vert (**Figure 14**). Aucune différence significative entre les individus n'a pu être mise en évidence ($H=7,988$, $df=3$, $p=0,0488$; tests post-hoc non significatifs). Le nombre de lapereaux en contact avec l'individu bleu était en moyenne de $2,44 \pm 0,58$, le nombre de lapereaux en contact avec l'individu rouge était en moyenne de $2,25 \pm 0,66$, avec l'individu violet-noir de $2,25 \pm 0,70$ et avec l'individu rouge-vert de $2,23 \pm 0,70$ (**Figure 14**). Des différences significatives entre individus ont pu être mises en évidence, l'individu bleu étant en contact avec plus de lapereaux que les 3 autres individus ($H=32,674$, $df=3$, $p<0,001$; tests post-hoc $p<0,05$). D'autre part, les masses corporelles moyennes des individus entre 0 et 5 jours étaient de 99 g pour le lapereau bleu, de 88 g pour le rouge, de 82 g pour le violet-noir et de 67 g pour le rouge-vert. L'individu bleu est celui qui possédait la masse corporelle la plus élevée et qui était aussi significativement en contact avec le plus grand nombre de congénères. La hiérarchie des masses corporelles correspond à la hiérarchie du nombre de lapereaux en contact et à la hiérarchie du codage de la position en 3 dimensions. Ces résultats préliminaires montrent ainsi des différences inter-individuelles dans l'accès à la chaleur du groupe, les individus les plus compétitifs étant les individus possédant la plus importante masse corporelle.

Ces résultats nécessitent cependant d'être complétés.

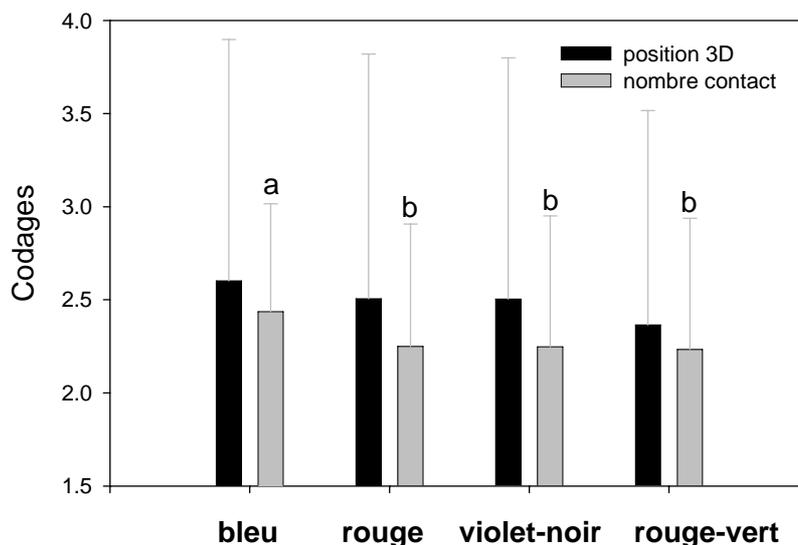


Figure 14 : Différences inter-individuelles dans les positions « 3 dimensions » (3D) et le nombre de lapins en contact les uns avec les autres. ($n=605$ pour chaque lapin ; les symboles différents représentent des différences significatives).

5 DISCUSSION ET CONCLUSION



5 DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous allons dans un premier temps discuter séparément les principaux résultats concernant la thermorégulation du manchot empereur et des lapins nouveaux-nés, avant de les confronter dans une conclusion finale. Les discussions sont détaillées dans les articles joints à ce manuscrit.

5.1 *La thermorégulation sociale du manchot empereur*

Dans la littérature, les « tortues » ont classiquement été décrites comme pouvant durer des heures, voire des jours entiers (Prévost 1961, Kirkwood & Robertson 1999). Cependant, nous avons montré qu'à l'échelle individuelle les manchots sont impliqués dans plusieurs épisodes de « tortue » par jour (6 ± 3 en moyenne). D'autre part, 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 contre les autres de manière très dense, d'autres ne sont que serrés ou bien ne le sont pas du tout (**Figure 15**). Cette différence d'échelle, n'ayant pas encore été soulignée, nous paraît très importante dans la compréhension de leur comportement de thermorégulation sociale.



Figure 15 : Photo du groupe formé par les 2500 mâles en incubation sur la colonie de Pointe Géologie, illustrant son hétérogénéité.

D'autre part, 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°C , dont $13 \pm 12\%$ à des températures supérieures à 20°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 35 kg en 1998, et de 35 à 41 kg 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. D'autre part, 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 d'une centaine d'oiseaux se forment. Cependant, en incubation, le groupe de 2500 mâles apparaît très hétérogène, formé de plusieurs noyaux d'individus s'étant 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 & Sladen 1971, Le Maho et al. 1976, Pinshow et al. 1976). De plus, un des résultats marquant est la fréquence avec laquelle les manchots sont exposés à des températures de plus de 20°C

(température critique supérieure du manchot empereur). Nous avons défini ces épisodes de « tortue » passés à plus de 20°C comme des épisodes de « tortues » denses. Pendant la période de parade 2001, la température s'est élevée à plus de 20°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°C à 37,5°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 12 mm (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). Il a été montré de plus 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.

Nous avons 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 $0,5 \pm 0,3^\circ\text{C}$ en parade par rapport à celle de manchots hors « tortue » et qu'elle restait constante en incubation. Elle était cependant diminuée de $0,9^\circ\text{C}$ pour un mâle ayant perdu son œuf. A l'inverse, la température sous-cutanée de manchots en « tortue » était augmentée de

$0,7 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ en parade, et de $0,6 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$ 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. De plus, les gradients thermiques sont fortement limités puisque la température cutanée des pattes des manchots empereurs est en moyenne de seulement $3,3^{\circ}\text{C}$, grâce des échanges vasculaires à contre-courant (Prévost & 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^2 , 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), 3,34 kJ sont nécessaires chez un mammifère pour réchauffer 1 kg de 1°C. Pour un empereur de 30 kg, 100 kJ 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 & Sapin-Jaloustre 1964, Mougine 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 & Sapin-Jaloustre 1964, Mougine 1966). Nous avons montré que les oiseaux équipés maintiennent une température interne moyenne de $36,7 \pm 0,3^\circ\text{C}$ sur l'ensemble de la parade et de l'incubation. La période de parade est caractérisée par une diminution de la température interne profonde de 1°C, passant de $37,5^\circ\text{C}$ en milieu de parade pour se stabiliser à $36,5^\circ\text{C}$ en fin de parade. 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 $35,7^\circ\text{C}$ en moyenne. L'incubation semble ainsi empêcher toute diminution additionnelle de leur température interne, suggérant un compromis entre économie d'énergie et incubation, comme cela a déjà été montré pour d'autres espèces (Vehrencamp 1982, Csada & Brigham 1994). Nous avons ainsi pu 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 40% par rapport à des oiseaux isolés. La création d'un microclimat favorable représenterait moins de 11% de ces bénéfices énergétiques. De plus, la réduction métabolique en « tortue » dense équivaudrait à une réduction de 6,5% de leur métabolisme. Ainsi 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 m². Cette densité moyenne est moindre par rapport à celle communément citée de 8 à 10 oiseaux par m², calculée par Prévost (1961), pour des oiseaux en « tortue » dense. D'autre part, 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 nous interroger sur l'impact d'une augmentation des températures due aux changements climatiques de notre planète sur la survie des manchots empereurs. Une augmentation de 2,5°C des températures hivernales a été enregistrée dans les années 1970 par la station météorologique de Dumont d'Urville (de -17,3°C en moyenne à -14,7°C ; Barbraud & Weimerskirch 2001). Durant cette période la colonie de manchots empereurs a diminué de moitié. Barbraud & Weimerskirch (2001) associent la baisse des effectifs de la colonie à une diminution de la survie des manchots adultes (notamment des mâles), à l'augmentation des températures externes ainsi qu'à une réduction de la banquise. Nous pouvons d'autre part supposer qu'une augmentation de ces températures aura un impact négatif sur l'économie d'énergie associée à ces groupes, puisqu'une diminution des températures externes favorise la formation des « tortues » et notamment celle des « tortues » denses. Cependant, une augmentation des températures externes diminuerait les coûts associés à la thermogénèse. Pourtant nous avons montré que des individus de masses corporelles différentes (de 30 à 35 kg et de 35 à 41 kg) passaient un temps équivalent en « tortue ». Les individus ne sont probablement pas capables, étant donné la complexité de leur comportement et l'hétérogénéité des groupes, d'ajuster individuellement leur temps passé en « tortue » en fonction de leurs besoins énergétiques. 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 trop affaiblis pour échapper aux prédateurs et/ou moins compétitifs dans leur recherche alimentaire à leur retour en mer.

5.2 *La thermorégulation sociale des lapins nouveaux-nés*

Les lapins nouveaux-nés sont capables d'augmenter leur thermogénèse en réponse à un stress thermique dès leur naissance. Dans un premier temps, afin d'évaluer l'énergie dépensée par des lapins isolés et en groupe, nous avons calculé un indice de conversion du lait en masse corporelle, représentant la capacité des lapereaux à convertir l'énergie ingérée du lait en masse corporelle. L'indice d'efficacité de conversion du lait de lapins en groupe de 8 est supérieur de 19% par rapport à celui des lapins isolés lorsque ceux-ci ne sont pas émancipés thermiquement alors qu'il est supérieur de 9% lorsque ceux-ci sont émancipés thermiquement. Cette différence est ainsi plus grande entre les jours 1 à 5 puisque les lapins possèdent un rapport surface / volume élevé et qu'ils sont presque dépourvus de poils. Mais l'objectif de cette étude était d'évaluer l'influence des groupements sur l'allocation d'énergie au cours de la croissance. Ceci a pu être effectué grâce à la méthode de l'eau doublement marquée, méthode de choix pour l'évaluation individuelle de la dépense énergétique et de la composition corporelle, limitant de plus le dérangement des animaux au minimum. Nous avons ainsi montré que la dépense énergétique des lapins isolés âgés de 3 à 5 jours est supérieure de 40% par rapport à celle des lapins en groupe de 8 alors qu'elle est supérieure de 32% pour des lapins âgés de 8 à 10 jours. La thermorégulation sociale induit donc une diminution de la dépense énergétique, celle-ci étant d'autant plus importante lorsque les lapins ne sont pas émancipés thermiquement. D'autre part, la thermorégulation sociale a permis aux lapins de stocker plus d'énergie sous forme de masse grasse. Les lapins isolés ont des réserves adipeuses de 20% inférieures à celles des lapins en groupe de 8 entre 3 et 5 jours et de 115% inférieures entre 8 à 10 jours. La dépense énergétique totale est composée de la dépense pour la maintenance, elle-même fonction de la masse corporelle, de la thermogénèse post-prandiale, de l'activité, de la thermorégulation et de la croissance. Les individus des différents groupes ne montrent pas de différence de masse corporelle, ni de quantité de lait ingéré. Les lapins en groupe de 8 possèdent le taux d'activité le plus élevé, probablement à cause de leur comportement de thermorégulation actif au sein du nid (Alberts 1978a). Nous pouvons ainsi conclure que l'énergie supplémentaire dépensée par les lapins isolés est investie dans le seul poste de thermorégulation, au détriment de celui de la croissance et notamment de l'accrétion de réserves énergétiques. Ceci est corroboré par le fait que les lapins isolés possèdent des concentrations plasmatiques en T3 (triiodothyronine) plus élevées que les lapins en groupes de 4 et 8. La T3 active la production de chaleur par le tissu adipeux brun et permet de réchauffer l'organisme. Au cours des premiers jours de croissance, nous avons pu établir que

les lapins isolés et en groupe de 2 possèdent des coûts énergétiques de maintenance supérieurs à ceux des lapins en groupes de 4 et 8. Cependant, au cours de la période d'émancipation thermique, seuls les lapins isolés possèdent des coûts de maintenance supérieurs à ceux des autres groupes. Quatre semble ainsi être le nombre minimal au cours des premiers jours de vie pour maintenir une production de chaleur réduite, alors qu'être deux peut suffire lorsque les lapins sont émancipés thermiquement. Les lapins isolés ont investi plus d'énergie dans leur thermorégulation au détriment de leurs réserves adipeuses, ceci de façon plus importante pendant leurs premiers jours de croissance alors qu'ils sont peu isolés et soumis à d'importantes pertes de chaleur.

Les premiers résultats concernant le comportement de thermorégulation au sein du nid chez des lapins en groupe de 4 montrent qu'il semble exister des différences inter-individuelles dans l'accès au centre du groupe. Les lapins les plus gros semblent passer plus de temps au centre, recouverts par leurs congénères, reléguant les lapins plus petits et moins compétitifs en périphérie du groupe. Ainsi, les bénéfices de la thermorégulation sociale chez le lapin nouveau-né semblent être inégaux entre les individus.

Nous avons également pu montrer que les lapins en groupe de 8 maintiennent une température interne supérieure de 0,5°C et 0,4°C par rapport à celle des lapins en groupes de 1 et 2. Ainsi, en accord avec des travaux antérieurs (Alberts 1978a, Bautista et al. 2003), la thermorégulation sociale favorise le maintien d'une température interne plus élevée par des nouveaux-nés altriciaux tout au long de la croissance. Cependant, des différences de température interne de 0,8°C sont notées lorsque les lapins ne sont pas émancipés thermiquement, alors que ces différences de température interne disparaissent lorsqu'ils sont émancipés thermiquement. D'autre part, nous avons pu montrer que le fait d'être groupés par 4 ou 8 permet aux lapins de maintenir leur température interne même s'ils n'ingèrent pas de lait au cours d'une tétée. En revanche, la température interne de lapins isolés ou en groupe de 2 ayant manqué une tétée peut diminuer jusqu'à 34,3°C. Le fait de manquer une tétée est commun chez les lapereaux qui possèdent la capacité de jeûner une journée (Hudson & Distel 1982, Drummond et al. 2000). La thermorégulation sociale favorise ainsi le maintien de la température interne des lapereaux jeûnant une journée et réduit les conséquences d'une tétée manquée.

Au vu de ces résultats, nous avons alors étudié l'impact de la thermorégulation sociale sur les rythmes de température interne et d'activité des lapins nouveaux-nés. En effet, la tétée

n'a lieu qu'une seule fois par jour et ne dure que quelques minutes, ce qui impose aux jeunes d'être aussi compétitifs que possible. D'autre part, mère et jeunes doivent être synchrones dans leur activité. Les lapins nouveaux-nés présentent en effet une augmentation de leur activité et de leur température anticipant cet événement (Jilge 1995, Jilge et al. 2000, 2001). Nous avons pu montrer que 3 heures avant la tétée, bien que leur activité soit légèrement augmentée, la température interne des lapins isolés diminue contrairement à celle des lapins en groupe. Les différences de rythme entre lapins isolés et lapins en groupe sont cependant plus importantes une heure avant et une heure après la tétée. Avant la tétée, les lapins isolés sont les seuls à présenter une légère diminution de leur température interne alors que les lapins en groupe montrent une augmentation de leur température interne. Cependant, leur augmentation d'activité avant la tétée est similaire à celle des autres groupes. Ainsi, la thermorégulation sociale semble favoriser l'augmentation de température interne avant la tétée, indépendamment de l'augmentation de l'activité. Ceci aiderait les lapins à être plus compétitifs, notamment lors des premiers 5 jours de vie. Nous avons en effet observé que la quantité de lait ingérée par rapport à la masse corporelle moyenne au jour 1 des lapins isolés est significativement inférieure à celle des lapins en groupe de 8 entre les jours 1 à 5, alors qu'aucune différence significative n'est observée entre les jours 6 à 10. Ceci peut être mis en rapport avec le fait que le rythme de la température interne est réellement mis en place à partir de 5 à 7 jours de vie (Jilge et al. 2000). Ainsi, l'influence de la thermorégulation sociale sur le rythme de la température interne serait particulièrement importante dans les tous premiers jours de vie. Après la tétée, l'augmentation de température interne et d'activité est plus importante pour les lapins isolés que pour les lapins en groupes de 4 et 8. Ceci peut suggérer que les lapins isolés sont contraints de produire plus de chaleur via leur thermogénèse pendant la digestion. L'augmentation accrue de température interne après la tétée des lapins isolés par rapport à celle des lapins en groupe peut aussi être due au fait que les lapins isolés ont une activité supérieure. De plus, l'augmentation de température interne des lapins isolés par rapport à la moyenne est maintenue jusqu'à 3 à 6 heures après la tétée, contrairement à celle des lapins en groupe. Ainsi, les lapins isolés montrent un rythme de température interne et d'activité modifiés par rapport aux lapins en groupe. La thermorégulation sociale participe ainsi 1) au maintien d'une température plus élevée au long de la croissance et 2) à la mise en place du rythme de température et d'activité chez les lapins nouveaux-nés.

5.3 Conclusion

La thermorégulation sociale est très largement utilisée dans le monde animal et permet dans tous les cas une épargne énergétique par la diminution des coûts associés à la thermorégulation. Cette économie peut varier de 10 à 40% chez les mammifères et de 6 à 50% chez les oiseaux. Ces variations s'expliquent par des différences inter-spécifiques mais aussi intra-spécifiques, en fonction des conditions environnementales et du nombre d'individus composant les groupes. L'énergie économisée peut-être alors réallouée à d'autres fonctions spécifiques, telles que par exemple la croissance ou la reproduction. Les nombreuses études concernant la thermorégulation sociale rapportent cependant des résultats contrastés quant à ses effets sur la régulation de la température interne. Certaines espèces augmentent leur température interne lorsqu'elles sont groupées alors que d'autres utilisent la thermorégulation sociale afin de diminuer celle-ci. L'étude de deux modèles, confrontés à des compromis énergétiques si différents, nous a permis de mettre en évidence toute la complexité de ce comportement et notamment des mécanismes physiologiques qui lui sont associés. De plus, nous avons choisi un modèle libre de ses mouvements dans son environnement naturel (le manchot empereur) et un modèle étudié dans des conditions de laboratoire, conditions que nous avons pu contrôler (le lapin nouveau-né).

Les points communs entre les deux modèles biologiques

Nous avons pu montrer que la thermorégulation sociale permet à ces deux espèces, confrontées à des compromis énergétiques différents, d'économiser de l'énergie. Le manchot empereur est un oiseau très bien adapté au froid qui possède un faible rapport surface / volume et utilise la thermorégulation sociale afin de résister à un jeûne de 4 mois au cœur de l'hiver antarctique tout en assurant l'incubation de son œuf. Le fait de former des « tortues » lui permet en moyenne de diminuer sa dépense énergétique de 21% et de limiter sa perte de masse de 26%. Les lapereaux ne sont pas réchauffés par leur mère dans leur nid, sont très peu isolés avant 5 jours et possèdent un rapport surface / volume élevé. Ils ne sont pas émancipés thermiquement avant 10 jours et doivent assurer leur croissance rapide alors qu'ils ne tètent qu'une seule fois par jour. Le groupement par 8 permet une diminution de leur dépense énergétique de 40% pour des lapins de moins de 5 jours et de 32% pour des lapins de 5 à 10 jours, comparé à des lapins isolés.

Les facteurs météorologiques influencent la formation des « tortues » par les manchots. Des températures externes plus basses et des vitesses de vent augmentées

favorisent les regroupements des mâles sur leur colonie. Les résultats concernant le comportement des lapins nouveaux-nés, placés en groupe de taille différente et confrontés à des températures extérieures plus ou moins froides, sont en cours d'analyse.

Les différences entre les deux modèles biologiques

Cependant, les mécanismes physiologiques de régulation de température interne sont contrastés pour ces deux espèces. Le manchot empereur doit économiser de l'énergie afin de mener à terme l'incubation de son œuf. Cette phase lui impose donc de maintenir sa température interne élevée et relativement constante. Le lapin nouveau-né pourra quant à lui investir l'énergie économisée dans sa croissance qui est favorisée par le maintien d'une température interne élevée. Bien que les contraintes énergétiques de ces deux espèces soient différentes, elles sont cependant confrontées au même compromis : économiser de l'énergie tout en maintenant leur température interne relativement constante et élevée. Nous avons pu montrer que la thermorégulation sociale est un moyen pour le manchot empereur de diminuer légèrement sa température interne pendant la phase de parade (de 1°C environ) et de la maintenir pendant l'incubation. En cas de perte de l'œuf, le mâle peut diminuer à nouveau sa température interne (de 1,2°C en moyenne). Ainsi, à travers la formation de « tortues » denses, il est capable de diminuer légèrement sa température interne lorsqu'il n'est pas en incubation. Nous avons suggéré que ce phénomène serait dû à une dépression métabolique intervenant alors que les individus sont serrés très densément les uns contre les autres. Le manchot empereur semble capable d'ajuster la valeur de ses points de consigne thermique selon l'avancement du cycle reproducteur et la densité des regroupements. En revanche, le lapin nouveau-né utilise la thermorégulation sociale afin de maintenir sa température interne constante et élevée. Les lapins isolés possèdent une température interne en moyenne inférieure de 0,5°C à celle de lapins en groupe. D'autre part, en cas de tétée manquée, les lapins isolés ou placés par 2 montrent une diminution de leur température interne jusqu'à la prochaine tétée, ce qui peut être préjudiciable pour leur croissance et leur survie. Les lapins nouveaux-nés, notamment avant 5 jours, sont très peu isolés, ne sont pas émancipés thermiquement et possèdent surtout un rapport surface / volume élevé. Toute diminution de leur température interne peut ainsi entraîner une hypothermie fatale. A l'inverse, les manchots empereurs pèsent en moyenne 30 kg, sont très bien isolés et l'inertie thermique de leur masse corporelle peut leur permettre d'utiliser la thermorégulation sociale comme un moyen de diminuer légèrement leur température interne et d'économiser de l'énergie supplémentaire. Les caractéristiques physiques et physiologiques de l'espèce utilisant ce comportement

influencent ainsi les mécanismes de régulation de température interne au cours de la thermorégulation sociale.

S'il a été largement établi dans la littérature que la thermorégulation sociale permet une économie d'énergie, l'influence du comportement individuel sur cette économie d'énergie reste néanmoins un point non élucidé. Les individus participant aux regroupements ont-ils tous accès de façon équitable à la chaleur dégagée au centre du groupe ? Les manchots sont des oiseaux sociaux chez lesquels il n'y a pas de hiérarchie. Lors de leur incubation au cœur de l'hiver, les mâles ne sont en compétition pour aucune ressource. En revanche, les lapins adultes sont territoriaux et les jeunes dans le nid sont en forte compétition au cours de la brève tétée quotidienne. Nous avons pu montrer que malgré l'hétérogénéité des « tortues » des manchots, les individus étudiés passent autant de temps en « tortue » et en « tortue » dense. Ainsi, ce comportement semble être égalitaire chez le manchot empereur. A l'inverse, les premiers résultats analysés chez les lapins nouveaux-nés montrent des différences individuelles dans l'accès au centre du groupe, celles-ci pouvant être associées à des masses corporelles différentes. Ces résultats, là encore apparemment contradictoires, s'expliquent par les caractéristiques sociales propres à ces deux espèces. Cependant, les résultats concernant l'étude des lapins nouveaux-nés méritent d'être approfondis. Il sera notamment essentiel de comparer le temps passé au centre et les différences de bénéfices énergétiques avec les résultats de dépense énergétique totale et de composition corporelle.

La thermorégulation sociale est ainsi une stratégie d'économie énergétique efficace, l'énergie économisée étant réallouée à d'autres postes de dépense en fonction des compromis et priorités énergétiques propres à l'espèce. C'est aussi un comportement complexe, régulé de manière différente selon les espèces, qui participe à la mise en place de mécanismes physiologiques adaptés aux contraintes énergétiques des individus. Bien que l'étude de deux modèles aussi différents que le manchot empereur et le lapin nouveau-né pouvait paraître a priori étonnante, la mise en parallèle de ces deux espèces révèle toute la complexité de ce comportement adaptatif.

6 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



6 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alberts JR** (1978a). Huddling by rat pups: group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 92: 231-245.
- Alberts JR** (1978b). Huddling by rats pups: multisensory control of contact behaviour. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 92: 220-230.
- Ancel A, Kooyman GL, Ponganis PJ, 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.
- Ancel A, Visser H, Handrich Y, Masman D, Le Maho Y** (1997). Energy saving in huddling penguins. *Nature* 385: 304-305.
- Andrews RV, Belknap RW** (1986). Bioenergetic benefits of huddling by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 85A: 775-778.
- Andrews RV, Phillips D, Makihara D** (1987). Metabolic and thermoregulatory consequences of social behaviors between *Microtus townsendii*. *Comp. Biochem. Physiol.* 87A: 345-348.
- Armitage KB, Woods BC** (2003). Group hibernation does not reduce energetic costs of young yellow-bellied marmots. *Physiol. Biochem. Zool.* 76: 888-898.
- Arnold W** (1988). Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *J. Comp. Physiol. B* 158: 151-156.
- Arnold W** (1993). Energetics of social hibernation. In: Life in the cold. C Carey, GL Florant, BA Wunder, B Horwitz (Eds). Westview Press. pp 65-80.
- 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.
- Baudinette RV** (1972). The impact of social aggregation on the respiratory physiology of Australian hopping mice. *Comp. Biochem. Physiol.* 41A: 35-38.
- Bautista A, Drummond H, Martinez-Gomez M, Hudson R** (2003). Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev. Psychobiol.* 43: 208-215.
- Bazin RC, MacArthur RA** (1992). Thermal benefits of huddling in the muskrat (*Ondrata zibethicus*). *J. Mammal.* 73: 559-564.
- Beal KG** (1978). Temperature-dependent reduction of individual distance in captive House-Sparrows. *Auk* 95: 195-196.

- Bernard E, Hull D** (1964). The effect of the environmental temperature on the growth of new-born rabbits reared in incubators. *Biol. Neonate* 7: 172-178.
- Berteaux D, Bergeron J-M, Thomas DW, Lapierre H** (1996). Solitude versus gregariousness: do physical benefits drive the choice in overwintering meadow voles? *Oikos* 76: 330-336.
- Birr G** (1968). Observations etho-écologiques à la colonie de manchots empereurs de Pointe Géologie en 1966. *L'oiseau et la R.F.O.* 38: 53-88.
- Boix-Hinzen C, Lovegrove BG** (1998). Circadian metabolic and thermoregulatory patterns of red-billed woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*): the influence of huddling. *J. Zool.* 244: 33-41.
- 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.
- Bozinovic F, Rosenmann M, Veloso C** (1988). Behavioral thermoregulation in *Phyllotis darwini* (Rodentia, Cricetidae) - Effects of ambient temperature, nest use, and huddling on energy expenditure. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 61: 81-86.
- Brenner J** (1965). Metabolism and survival time of grouped starlings at various temperatures. *Wilson Bull.* 77: 388-395.
- Brown CR, Foster GG** (1992). The thermal and energetic significance of clustering in the speckled mousebird, *Colius striatus*. *J. Comp. Physiol. B* 162: 658-664.
- Bryant DM, Hails CJ** (1975). Mechanisms of heat conservation in the litters of mice (*Mus musculus* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* 50A: 99-104.
- Bubela TM, Happold DCD** (1993). The social organisation and mating system of an Australian subalpine rodent, the broad-toothed rat, *Mastacomys fuscus* Thomas. *Wildl. Res.* 20: 405-417.
- Bustamante DM, Nespolo RF, Rezende EL** (2002). Dynamic thermal balance in the leaf-eared mouse: The interplay among ambient temperature, body size, and behaviour. *Physiol. Biochem. Zool.* 75: 396-404.
- Calf K, Adams N, Slotow R** (2002). Dominance and huddling behaviour in Bronze Mannikin *Lonchura cucullata* flocks. *Ibis* 144: 488-493.
- Canals M** (1998). Thermal ecology of small animals. *Biol. Res.* 31: 367-374.
- Canals M, Rosenmann M, Bozinovic F** (1989). Energetics and geometry of huddling in small mammals. *J. Theor. Biol.* 141: 181-189.
- Canals M, Rosenmann M, Bozinovic F** (1997). Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriol.* 42: 321-328.

- 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.
- Carter HR, Hobson KA** (1988). Creching behaviour of Brandt's cormorant chicks. *Condor* 90: 395-400.
- Case RM** (1973). Bioenergetics of a covey of bobwhites. *Wilson Bull.* 85: 52-59.
- Chaplin SB** (1982). The energetic significance of huddling behavior in Common Bushtits (*Psaltriparus minimus*). *Auk* 99: 424-430.
- Contreras LC** (1984). Bioenergetics of huddling - Test of a psycho-social hypothesis. *J. Mammal.* 65: 256-262.
- Crowley M, Bovet J** (1980). Social Synchronization of Circadian Rhythms in Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 99-105.
- 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.
- Cutrera AP, Antinuchi CD, Busch C** (2003). Thermoregulatory development in pups of the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Physiol. Behav.* 79: 321-330.
- Davis LS** (1982). Creching behaviour of Adélie penguin chicks (*Pygoscelis adeliae*). *New Zeal. J. Zool.* 9: 279-286.
- Dawkins MJR, Hull D** (1963). Brown fat and the response of the new-born rabbit to cold. *J. Physiol.* 169: 101P.
- Dawkins MJR, Hull D** (1964). Brown adipose tissue and the response of new-born rabbits to cold. *J. Physiol.* 172: 216-238.
- Dawson C, Vincent JFV, Jeronimidis G, Rice G, Forshaw P** (1999). Heat transfer through penguin feathers. *J. Theor. Biol.* 199: 291-295.
- De Lamo DA, Sanborn AF, Carrasco CD, Scott DJ** (1998). Daily activity and behavioral thermoregulation of the guanaco (*Lama guanicoe*) in winter. *Can. J. Zool.* 76: 1388-1393.
- Distel H, Hudson R** (1984). Nipple-search performance by rabbit pups: changes with age and time of day. *Anim. Behav.* 32: 501-507.
- Drummond H, Vazquez E, Sanchez-Colon S, Martinez-Gomez M, Hudson R** (2000). Competition for milk in the domestic rabbits: survivors benefit from littermate deaths. *Ethology* 106: 511-526.
- Du Plessis MA, Williams JB** (1994). Communal cavity roosting in Green Woodhoopoes: consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. *Auk* 111: 292-299.

- Du Plessis MA, Weathers WW, Koenig WD** (1994). Energetic benefits of communal roosting by acorn woodpeckers during the nonbreeding season. *Condor* 96: 631-637.
- Evans RM** (1984). Some causal and functional correlates of creching in young white pelicans. *Can. J. Zool.* 62: 814-819.
- Fedyk A** (1971). Social thermoregulation in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriol.* 16: 221-229.
- Fortin D, Gauthier G, Laroche J** (2000). Body temperature and resting behavior of greater snow goose goslings in the high Arctic. *Condor* 102: 163-171.
- Frey H** (1991). Energetic significance of torpor and other energy-conserving mechanisms in free-living *Sminthopsis crassicaudata* (Marsupialia: Dasyuridae). *Aust. J. Zool.* 39: 689-708.
- Ganslosser U, Wehnelt S** (1997). Juvenile development as part of the extraordinary social system of the Mara *Dolichotis patagonum* (Rodentia: Caviidae). *Mammalia* 61: 3-15.
- Gebczynska Z** (1970). Bioenergetics of a root vole population. *Acta Theriol.* 15: 33-66.
- Gebczynska Z, Gebczynski M** (1971). Insulating properties of the nest and social temperature regulation in *Clethrionomys glareolus* (Schreber). *Ann. Zool. Fenn.* 8: 104-108.
- Gebczynski M** (1969). Social regulation of body temperature in the bank vole. *Acta Theriol.* 14: 427-440.
- Gerstell R** (1939). Certain mechanics of winter quail losses revealed by laboratory experimentation. *Tr. Fourth N. A. Wildlife Inst.* 1939: 462-467.
- Glaser H, Lustick SI** (1975). Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse (*Peromyscus leucopus noveboracensis*). *Physiol. Zool.* 48: 105-113.
- Gorecki A** (1968). Metabolic rate and energy budget in the bank vole. *Acta Theriol.* 13: 341-365.
- Gorecki A** (1969). Metabolic rate and energy budget of the striped field mouse. *Acta Theriol.* 14: 181-190.
- Grodzinski W, Makomaska M, Tertilt J, Weiner J** (1977). Bioenergetics and total impact of vole populations. *Oikos* 29: 494-510.
- 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.
- 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.

- Grubb TCJr** (1973). Absence of “individual distance” in the Tree Swallow during adverse weather. *Auk* 90: 432-433.
- Haim A, Van Aarde RJ, Skinner JD** (1992). Burrowing and huddling in newborn porcupine: the effect on thermoregulation. *Physiol. Behav.* 52: 247-250.
- Hardman MJ, Hey EN, Hull D** (1969). Fat metabolism and heat production in young rabbits. *J. Physiol.* 205: 51-59.
- 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.
- Hayes LD** (2000). To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Anim. Behav.* 59: 677-688.
- Howard WE** (1949). Dispersal, amount of inbreeding, and longevity in a local population of deermice of the George reserve, Southern Michigan. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.* 43: 1-50.
- Howell DJ** (1976). Weight loss and temperature regulation in clustered versus individual *Glossophaga soricina*. *Comp. Biochem. Physiol.* 53A: 197-199.
- Hrupka BJ, Leibbrandt VD, Crenshaw TD, Benevenga NJ** (2000). Effect of sensory stimuli on huddling behavior of pigs. *J. Anim. Sci.* 78: 592-596.
- Hudson R, Distel H** (1982). The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behaviour* 79: 255-272.
- Hudson R, Distel H** (1989). Temporal pattern of suckling in rabbit pups: a model of circadian synchrony between mother and young. In: *Research in Perinatal Medicine. Vol. IX: Development of circadian rhythmicity and photoperiodism in mammals*. SM Reppert (Ed.). Perinatology Press, Ithaca, NY. pp 83-102.
- Hudson R, Bilko A, Altbäcker V** (1996). Nursing, weaning and the development of independent feeding in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Z. Säugetierkd* 61: 39-48.
- Hull D** (1965). Oxygen consumption and body temperature of new-born rabbits and kittens exposed to cold. *J. Physiol.* 177: 192-202.
- Hull D, Segall MM** (1964). The effect of removing brown adipose tissue on heat production in the new-born rabbit. *J. Physiol.* 175: 58P.
- Hull D, Segall MM** (1965). The contribution of brown adipose tissue to heat production in the new-born rabbit. *J. Physiol.* 181: 449-457.
- Hull J, Hull D** (1982). Behavioral thermoregulation in newborn rabbits. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 96: 143-147.

- Iisenmann 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.
- Jarman M** (1973). Experiments on the emperor penguin in various thermal environments. *Bull. Brit. Antarct. Surv.* 33-34: 57-63.
- Jilge B** (1993). The ontogeny of circadian rhythms in the rabbit. *J. Biol. Rhythms* 8: 247-260.
- Jilge B** (1995). Ontogeny of the rabbits' circadian rhythms without an external zeitgeber. *Physiol. Behav.* 51: 157-166.
- Jilge B, Kuhnt B, Landerer W, Rest S** (2000). Circadian thermoregulation in suckling rabbit pups. *J. Biol. Rhythms* 15: 329-335.
- Jilge B, Kuhnt B, Landerer W, Rest S** (2001). Circadian temperature rhythms in rabbit pups and in their does. *Lab. Anim.* 35: 364-373.
- Jouventin P** (1971). Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *La Terre et la Vie* 25: 510-586.
- Karasov WH** (1983). Wintertime energy-conservation by huddling in Antelope ground-squirrels (*Ammospermophilus leucurus*). *J. Mammal.* 64: 341-345.
- Kauffman AS, Paul MJ, Butler MP, Zucker I** (2003). Huddling, locomotor, and nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. *Physiol. Behav.* 79: 247-256.
- Kirkwood R, Robertson G** (1999). The occurrence and purpose of huddling by Emperor penguins during foraging trips. *Emu* 99: 40-45.
- Layne JN, Mendi AVR** (1994). Communal nesting of southern flying squirrels in Florida. *J. Mammal.* 75: 110-120.
- 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** (1977). The emperor penguin: a strategy to leave and breed in the cold. *Am. Sci.* 65: 680-693.
- Le Maho Y, Delclitte P, Chatonnet J** (1976). Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am. J. Physiol.* 231: 913-922.
- Lifson N, McClintock RM** (1966). Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theor. Biol.* 12: 46-74.
- Ligon JD, Carey C, Ligon SH** (1988). Cavity roosting, philopatry, and cooperative breeding in the Green Woodhoopoe may reflect a physiological trait. *Auk* 105: 123-127.

- Lincoln DW** (1974). Suckling: a time-constant in the nursing behaviour of the rabbit. *Physiol. Behav.* 13: 711-714.
- MacArthur RA, Humphries MM, Jeske D** (1997). Huddling behavior and the foraging efficiency of muskrats. *J. Mammal.* 78: 850-858.
- MacMillen RE** (1984). Energetics of nocturnal huddling in australian honeyeater birds. *Am. Zool.* 24: 138A.
- Martin RA, Fiorentini M, Connors F** (1980). Social facilitation of reduced oxygen consumption in *Mus musculus* and *Meriones unguiculatus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 65A: 519-522.
- Matochik JA** (1988). Role of the main olfactory system in recognition between individual spiny mice. *Physiol. Behav.* 42: 217-222.
- McKechnie AE, Lovegrove BG** (2001). Thermoregulation and the energetic significance of clustering behavior in the white-backed mousebird (*Colius colius*). *Physiol. Biochem. Zool.* 74: 238-249
- McKechnie AE, Körtner G, Lovegrove BG** (2004). Rest-phase thermoregulation in free-ranging white-backed mousebirds. *Condor* 106: 143-149.
- McManus JJ, Singer CM** (1975). Social thermoregulation in the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Bull. NJ Acad. Sci.* 20: 20-25.
- McNab BK** (1974). The energetics of endotherms. *Ohio J. Sci.* 74: 370-380.
- Mech DL, Turkowski FJ** (1967). Twenty-three racoons in one winter den. *J. Mammal.* 47: 529-530.
- Meservey WR, Kraus GF** (1976). Absence of "individual distance" in three swallow species. *Auk* 93: 177-178.
- Miele J, Makin JW, Russo S, Cameron K, Costantini F, Deni R** (1983). Huddling behavior of spiny mouse pups toward foster siblings from another species. *B. Psychonomic Soc.* 21: 479-482.
- Mortola JP, Feher C** (1998). Hypoxia inhibits cold-induced huddling in rat pups. *Resp. Physiol.* 113: 213-222.
- 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.
- Mount LE** (1960). The influence of huddling and body size on the metabolic rate of the young pig. *J. Agric. Sci.* 55: 101-105.

- Nagy KA** (1975). Water and energy budgets of free-living animals: Measurement using isotopically labeled water. In: *Environmental Physiology of Desert Organisms*. NF Hadley (Ed.). Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. pp 227-245.
- Newkirk KD, Silverman DA, Wynne-Edwards KE** (1995). Ontogeny of thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus campbelli*). *Physiol. Behav.* 57: 117-124.
- Newkirk KD, Cheung BLW, Scribner SJ, Wynne-Edwards KE** (1998). Earlier thermoregulation and consequences for pup growth in the Siberian versus Djungarian dwarf hamster (*Phodopus*). *Physiol. Behav.* 63: 435-443.
- Noske RA** (1985). Huddle-roosting behavior of the varied *Sitella Daphoenositta chrysoptera* in relation to social status. *Emu* 85: 188-194.
- Ostner J** (2002). Social thermoregulation in redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *Folia Primatol.* 73: 175-180.
- Pearson OP** (1960). The oxygen consumption and bio-energetics of harvest mice. *Physiol. Zool.* 33: 152-160.
- Perret M** (1998). Energetic advantage of nest-sharing in a solitary primate, the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *J. Mammal.* 79: 1093-1102.
- 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. pp 1-204.
- Prévost 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.
- Prévost 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.
- Prychodko W** (1958). Effect of aggregation of laboratory mice (*Mus musculus*) on food intake at different temperatures. *Ecology* 39: 500-503.
- Putala A, Hohtola E, Hissa R** (1995). The effect of group-size on metabolism in huddling grey partridge (*Perdix perdix*). *Comp. Biochem. Physiol. B* 111: 243-247.
- Radespiel U, Ehresmann P, Zimmermann E** (2003). Species-specific usage of sleeping sites in two sympatric mouse lemur species (*Microcebus murinus* and *M. ravelobensis*) in Northwestern Madagascar. *Am. J. Primatol.* 59: 139-151.
- Schank JC, Alberts JR** (1997). Self-organized huddles of rat pups modeled by simple rules of individual behaviour. *J. Theor. Biol.* 189: 11-25.

- Schmidt-Nielsen K** (1997). *Animal Physiology. Adaptation and environment*. Fifth Edition, Cambridge University Press. pp 241-297.
- Scholander PF, Hock R, Walters V, 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.
- Sealander, JAJr** (1952). The relationship of nest protection and huddling to survival of *Peromyscus* at low temperature. *Ecology* 33: 63-71.
- Séguy M, Perret M** (2005). Factors affecting the daily rhythm of body temperature of captive mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *J. Comp. Physiol. B* 175: 107-115.
- Smith SM** (1972). Roosting aggregations of Bushtits in response to cold temperatures. *Condor* 74: 478-479.
- Sokoloff G, Blumberg MS** (2001). Competition and cooperation among huddling infant rats. *Dev. Psychobiol.* 39: 65-75.
- Sokoloff G, Blumberg MS** (2002). Contributions of endothermy to huddling behavior in infant Norway rats (*Rattus norvegicus*) and Syrian golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *J. Comp. Psychol.* 116: 240-246.
- Sokoloff G, Blumberg MS, Adams MM** (2000). A comparative analysis of huddling in infant Norway rats and Syrian golden hamsters: Does endothermy modulate behavior? *Behav. Neurosci.* 114: 585-593.
- Sokoloff G, Blumberg MS, Boline EA, Johnson ED, Streeper NM** (2002). Thermoregulatory behavior in infant Norway rats (*Rattus norvegicus*) and Syrian golden hamsters (*Mesocricetus auratus*): Arousal, orientation, and locomotion. *J. Comp. Psychol.* 116: 228-239.
- Springer SD, Gregory PA, Barrett GW** (1981). Importance of social grouping on bioenergetics of the golden mouse, *Ochrotomys nuttalli*. *J. Mammal.* 62: 628-630.
- Stahel CD, Megirian D, Nicol SC** (1984). Sleep and metabolic rate in the little penguin, *Eudyptula minor*. *J. Comp. Physiol. B* 154: 487-494.
- 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.
- Studier EH, Procter JW, Howell DJ** (1970). Diurnal body weight loss and tolerance of weight loss in five species of *Myotis*. *J. Mammal.* 51: 302-309.
- Takahashi H** (1997). Huddling relationships in night sleeping groups among wild Japanese macaques in Kinkazan Island during winter. *Primates* 38: 57-68.

- Tertilt R** (1972). The effect of behavioral thermoregulation on the daily metabolism of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). *Acta Theriol.* 22: 295-313.
- Trojan P, Wojciechowska B** (1968). The effect of huddling on the resting metabolism rate of the European common vole *Microtus arvalis* (Pall). *Bull. Acad. Pol. Sci. Biol.* 16: 107-109.
- Vehrencamp SL** (1982). Body temperature of incubating versus non-incubating roadrunners. *Condor* 84: 203-207.
- Vickery WL, Millar JS** (1984). The energetics of huddling by endotherms. *Oikos* 43: 88-93.
- Vogt FD, Lynch GR** (1982). Influence of ambient temperature, nest availability, huddling, and daily torpor on energy expenditure in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*). *Physiol. Zool.* 55: 56-63.
- Vogt FD, Kakooza P** (1993). The influence of nest sharing on the expression of daily torpor in the White-footed mouse. *Can. J. Zool.* 71: 1297-1302.
- Walsberg GE** (1990). Communal roosting in a very small bird: consequences for the thermal and respiratory gas environments. *Condor* 92: 795-798.
- Wang P, Qian G, Lu H, Sheng H, Zhu L, Zhao S** (1985). The effect of the huddling and ambient thermoregulation of heat energy metabolism of newborn of fur mammals. *Acta Theriol. Sin.* 5: 211-221.
- West SD, Dublin H** (1984). Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social? In: *Winter ecology of small mammals*. JF Merritt (Ed.). Special Publication Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg, PA. pp 293-301.
- Wiegert RG** (1961). Respiratory energy loss and activity patterns in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*. *Ecology* 42: 245-253.
- Withers PC, Jarvis JUM** (1980). The effect of huddling on thermoregulation and oxygen consumption for the naked-mole rat. *Comp. Biochem. Physiol.* 66A: 215-219.
- Wittemberg JF** (1981). *Animal social behavior*. Duxbury Press, Boston. pp 1-400.
- Yahav S, Buffenstein R** (1991). Huddling behavior facilitates homeothermy in the naked mole rat *Heterocephalus glaber*. *Physiol. Zool.* 64: 871-884.
- Zarrow MX, Denenberg VH, Anderson CO** (1965). Rabbit: frequency of suckling in the pup. *Science* 150:1835-1836.

7 ARTICLES

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

[signalement bibliographique ajouté par : ULP – SCD – Service des thèses électroniques]

Caroline Gilbert, Graham Robertson, Yvon Le Maho, Yasuhiko Naito, André Ancel.

Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling.

Physiology & Behavior 88, 479-488 (2006)

Pages 479-488 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial et ne peut pas être reproduite dans la version en ligne de la thèse.

Pour les utilisateurs autorisés, ce qui est le cas dans les locaux de l'ULP, il est possible de consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.04.024>

Il est également possible de consulter cet article dans la thèse sous sa forme papier (notamment via le service de prêt entre bibliothèques (PEB), auprès du Service Inter-établissement de Coopération Documentaire de l'ULP: peb.sciences@scd-ulp.u-strasbg.fr).

Article 2

Gilbert C., Robertson G., Le Maho Y., Ancel A.

How do meteorological factors affect the huddling behaviour of emperor penguins?

(soumis). *Journal of Avian Biology*

1 **How do meteorological factors affect the huddling behaviour of emperor penguins?**

2

3

4 **Caroline Gilbert^{1*}, Graham Robertson², Yvon Le Maho³, André Ancel¹**

5

6 ¹ Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien; Département Ecologie, Physiologie et Ethologie;
7 UMR 7178. Centre National de la Recherche Scientifique and Université Louis Pasteur. 23
8 rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 02, France.

9

10 ² Australian Antarctic Division. Channel Highway, Kingston, Tasmania 7050, Australia.

11

12 ³ Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien; Département Interactions Physique, Chimie,
13 Vivant; UMR 7178. Centre National de la Recherche Scientifique and Université Louis
14 Pasteur. 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 02, France.

15

16 * Author for correspondence: caroline.gilbert@c-strasbourg.fr

17

18

19

20

21

22

1 **Abstract**

2 Huddling is known to be the key mechanism for emperor penguins to save energy and
3 survive their long winter fast while facing harsh climatic conditions. However, it is not known
4 if and to what extent, the huddling behaviour of emperor penguins is influenced by changes in
5 wind speed and ambient temperature experienced at the colony. Here we report the first
6 investigation into the effects of these external factors on penguin huddling behaviour.

7 At the scale of the breeding colony, we monitored the movements of the huddling
8 group and its density, while also recording at an individual scale the detailed huddling
9 behaviour of three breeding males using data loggers. Behavioural data were then compared
10 with wind speeds and ambient temperatures. To study the effect of huddling intensity, we
11 looked at both “huddling” and “tight huddling” bouts, the latter occurring when ambient
12 temperature exceeded 20°C. While wind speed influenced the movement patterns of the
13 group, ambient temperature affected group density: as temperatures increased, the density of
14 huddles decreased. The overall time spent huddling per day was both positively correlated
15 with wind speed, and negatively correlated with temperature. Birds engaged in more huddling
16 bouts per day when wind speed was higher, whereas huddling bout duration was increased by
17 lower temperatures. Furthermore, birds engaged in more tight huddling bouts per day, when
18 temperatures were low.

19 Our investigation demonstrated that higher wind speeds and lower ambient
20 temperatures increased huddling frequency in emperor penguins, while huddling intensity was
21 enhanced by lower ambient temperatures alone. Hence, environmental conditions clearly
22 modulated the birds’ huddling behaviour, and consequently might also affect their ability to
23 save energy and survive the long winter fast.

24 **KEY WORDS:** Emperor penguins, huddling behaviour, wind speed, ambient
25 temperature

1 **Introduction**

2 The emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) is the only bird that breeds during the
3 Antarctic winter on fast-ice, far from the open sea where it feeds. To date, about 45 colonies
4 have been counted around the Antarctic continent (Woehler 1993, Lea and Soper 2005). Male
5 emperor penguins have to fast for about 4 months to complete their breeding cycle during the
6 polar winter. Their ambulatory incubation and the absence of territoriality (Jouventin 1971)
7 permit them to form huddles throughout their fast.

8 Huddling is the key factor for emperor penguins to save energy during their long winter
9 fast, decreasing energy expenditure by 16% (Prévost 1961, Ancel et al. 1997). Contrary to the
10 classic view, huddling episodes of emperor penguins are discontinuous and of short, albeit
11 variable duration, lasting less than 2 hours (Gilbert et al. 2006). Also, despite the
12 heterogeneity of huddling groups with respect to density, all birds have equal access to the
13 warmth of the huddles, with temperatures inside groups reaching 37.5°C (Gilbert et al. 2006).
14 Paradoxically, generating ambient temperatures above 20°C (their upper critical temperature)
15 inside tight huddles enables penguins to slightly lower or maintain their deep body
16 temperature (Gilbert et al. in press). Hence, the fact that no hyperthermia was measured
17 during these tight huddling events suggests that emperor penguins enter metabolic depression.
18 Indeed, if they maintained a high metabolic heat production, the reduction in their heat loss
19 surfaces while huddling would lead to an increase in their body temperature. This observation
20 led to the hypothesis that penguins might be able to adjust their energy savings by varying the
21 intensity of their huddles. The only way for them to maintain their body temperature constant
22 would be that they reduce their metabolic rate as a function of the reduction in their body
23 surface areas exposed to the cold during huddling and tight huddling episodes (Gilbert et al. in
24 press).

1 Studies in the 1960s suggested that huddling would be enhanced by unfavourable
2 meteorological conditions, especially by high wind speeds (Prévost 1961, Prévost 1963, Birr
3 1968) and that huddles break up because of a rise in ambient temperature, and/or birds
4 struggling (Mougin 1966). Furthermore, breeders supposedly move according to wind
5 direction, so that individuals exposed to the wind move to reach the opposite, sheltered side of
6 the group (Prévost 1961, Birr 1968). Apart from these hypotheses, no study has investigated
7 the effect of meteorological conditions on penguin huddling behaviour. Such studies are
8 important because they might provide insights into the potential effects of global climate
9 changes on breeding populations. For instance, if meteorological factors influence the
10 huddling behaviour of emperor penguins, this would presumably modify the energy savings
11 and affect survival during and after the winter fast. Energy savings accrued from huddling are
12 crucial to males surviving their 4-month incubating fast. According to Ancel et al. (1997),
13 penguins prevented from huddling would only be able to fast for about 3 months, before
14 reaching a critical body mass (Robin et al. 1988) that would force them to abandon their egg
15 to forage at sea. Furthermore, meteorological conditions have been shown to affect emperor
16 penguin survival. Indeed, the breeding population of emperor penguins located in Terre
17 Adélie halved abruptly between 1975 and 1980, when there was a reduction of sea-ice cover
18 associated with a prolonged abnormally warm period (Barbraud and Weimerskirch 2001).

19 In this paper we report the results of a study to: (1) determine how overall group density
20 is influenced by meteorological parameters; (2) to investigate the effect of wind speed and
21 ambient temperature on the huddling behaviour of individual birds (number of huddling and
22 tight huddling bouts engaged in per day; duration of individual huddling and tight huddling
23 bouts; overall time spent huddling and tight huddling per day); and (3) to determine a
24 potential threshold for wind speed and/or ambient temperature that induces huddling and tight
25 huddling.

1 **Materials and Methods**

2 **Study location**

3 This study took place at the emperor penguin colony of Pointe Géologie, Dumont
4 d'Urville, in Terre Adélie, Antarctica (66°40'S, 140°01'E). About 3000 pairs of emperor
5 penguins breed in this colony. Its size has remained constant since the early 1980's (Barbraud
6 and Weimerskirch 2001).

7 **Instruments and equipment protocol**

8 *Huddling behaviour*

9 During mid-pairing, at the beginning of May 1998, three males were equipped with
10 Time Depth Recorders (TDR, Mk5, Wildlife Computers, Redmond, Washington, USA; 50 g,
11 8 cm x 3.1 cm x 1 cm) glued to feathers on their lower back (for details see Gilbert et al.
12 2006). Mk5 recorded temperature (range -2.5°C to +22.7°C; accuracy 0.1°C) and light
13 intensity (arbitrary units) every minute. Devices were calibrated before and after deployment.
14 When the females returned from their foraging trip at sea (on average 75 days after their
15 departure), TDRs were removed from the males. Of the three pairs studied, all completed
16 their breeding cycle successfully. All experiments were approved by the ethics committee of
17 the French Polar Institute.

18 *Ambient temperature and wind speed*

19 Meteorological data were available from the permanent meteorological station of
20 "Météo France" at the Dumont d'Urville station and were included in the analysis for the
21 winters of 1998 to 2001. The anemometer and the thermometer (under shelter) are located on
22 Pétrél Island, at an altitude of 42m, ca 500m away from the penguin colony. Recorded data
23 are averaged by Météo France every 3 hours. We also measured ambient temperature and
24 wind speed within the colony during the winters of 1999 to 2001. This was done once a day
25 with a thermometer-anemometer (Testo 490, Testo SARL, Forbach, France) at the 4 cardinal

1 points of the huddling group. Temperature was measured with the observer sheltering the
2 probe, and wind speed taken at a height of 1 meter.

3 *Huddling group density*

4 During winter 2000, position and form of the huddling group were determined using a
5 differential GPS (Trimble GeoExplorer II; Trimble Navigation Limited, Sunnyvale,
6 California, USA) and the analysis software “Pathfinder” (Trimble GPS Pathfinder Office
7 Software, version 2.11; Trimble Navigation Limited, Sunnyvale, California, USA). This was
8 made once a day, by slowly walking at a distance of about 5 meters from the huddling group.
9 Great care was taken not to disturb the breeding birds. At the same time, meteorological data
10 were recorded at the periphery of the group. Data were recorded between June 1st and July
11 10th 2000, except on days of particular adverse weather conditions, such as blizzards.

12 **Data analysis**

13 GPS localizations were used to calculate the area of ice occupied by the birds between
14 June 1st and July 10th 2000. 2540 male emperor penguins were counted in mid-June 2000 (Y.
15 Pont, personal communication). During the observation period, the number of birds in the
16 colony is typically relatively constant and consists of incubating males only (Prévost 1961):
17 by the July 10th, only very few females were back from sea. It is therefore possible to
18 calculate the mean group density of birds, simply by dividing the number of males by the area
19 occupied by the group.

20 For the three equipped males, huddling behaviour was analyzed between June 1st and
21 July 15th 1998. A light intensity record of zero was taken as the beginning of a huddle, when
22 the bird’s back was completely covered by another bird situated behind it. Complementary
23 information about the density of the huddles was provided by the temperature sensors of the
24 TDRs, since the recorded temperature increased when birds moved closer to each other. We
25 chose to divide huddling patterns into two categories: “huddles”, when light intensity was null

1 associated with an ambient temperature $< 20^{\circ}\text{C}$, and “tight huddles”, when light intensity was
2 null associated with an ambient temperature $\geq 20^{\circ}\text{C}$ (Gilbert et al. 2006). End of huddling
3 occurred when light intensity was different from zero. We chose a threshold of 20°C to define
4 tight huddling bouts, because it is the upper critical temperature for emperor penguins (Le
5 Maho et al. 1976, Pinshow et al. 1976). Tight huddling was not necessarily related to the
6 amount of time that birds spent in huddles. In 75% of the recorded huddles, ambient
7 temperature rose above 20°C in less than 70 minutes. However, ambient temperature never
8 reached 20°C in some cases, even when birds had been huddling for 3 hours. Clearly, the
9 great temperature increase during tight huddling must have been the consequence of a
10 particular close packing of penguins. When calculating mean durations for huddling and tight
11 huddling bouts, we only considered bouts that lasted longer than 10 minutes. For each bird we
12 also calculated the mean number of huddling bouts made per day. For this, we included also
13 the days when birds did not huddle (value of 0). Huddling bouts rarely overlapped between
14 two days. If they did, the huddling bout was attributed to the day where most of the huddling
15 took place. Time per day spent huddling and tight huddling was calculated by addition of all
16 huddling and tight huddling bout durations, and consequent division by 24 hours.

17 **Statistical analysis**

18 In an attempt to better estimate the external conditions experienced by the birds in the
19 colony during the winter of 1998 (when no measurements in the colony were taken), we
20 compared the meteorological data we recorded in the colony between June 1st and July 15th
21 for 1999 to 2001, with the data recorded by the meteorological station. For this we selected
22 the 3-hour means provided by the meteorological station which were closest to the hour of
23 measurement in the colony. The aim was to determine a coefficient that could be applied to
24 the measurement of ambient temperatures and wind speeds recorded by the meteorological
25 station in 1998. Linear regression analysis was used to this end. All data were normally

1 distributed and slopes for the 3 years were not significantly different, so that we pooled data
2 for the 3 years.

3 To test whether the area occupied by the huddling group was influenced by wind or
4 temperature, we performed a Pearson correlation (data were normally distributed) for the 30
5 days of GPS localizations and the meteorological data measured concurrently in the colony.

6 For the three birds instrumented in 1998, we averaged the number of huddling and
7 tight huddling bouts made per day, the huddling and tight huddling bout durations, and the
8 resulting total daily time spent huddling and tight huddling. 1203 huddling bouts and 448
9 tight huddling bouts were analysed. There were no significant differences within males for
10 these parameters. We also averaged the adjusted daily temperature and wind speed data, from
11 June 1st until July 15th 1998. We then tested with a Spearman correlation on ranks (data were
12 not normally distributed) whether any of the huddling categories were correlated with the two
13 meteorological parameters taken.

14 In front of each 3-hour data, corresponding to an adjusted wind speed and an external
15 temperature data, we coded 1 if the male was huddling within this class of time and 0 if it was
16 not huddling. We also coded 1 if the male was tight huddling within this class of time and 0 if
17 it was not tight huddling (thus either huddling or non-huddling). We pooled data for the 3
18 males, as there were no individual differences, and averaged wind speed and temperature for
19 the three categories, “1 = huddling” (n = 835), “0 = no huddling” (n = 241), “1 = tight
20 huddling” (n = 415). A Kruskal-Wallis Anova (data were not normally distributed) was used
21 to compare meteorological conditions when males were tight huddling, huddling or not
22 huddling.

23 Using the codes “1 = huddling” and “0 = no huddling”, pooled for the 3 males, in front
24 of each 3-hour data corresponding to an adjusted wind speed and an external temperature

1 record, we used a multiple logistic regression to test the effects of both wind and temperature
2 on huddling occurrence. We repeated the same analysis for tight huddling occurrence.

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

6

7 **Results**

8 **Meteorological data**

9 During the winters of 1999 to 2001 (June 1st to July 15th), mean wind speed recorded
10 in the colony 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.
11 Similarly, mean ambient temperature recorded in the colony during that period was
12 $-16.1 \pm 0.4^\circ\text{C}$, while it was $-17.4 \pm 0.9^\circ\text{C}$ at the station. During the winter of 1998, the
13 meteorological station recorded a mean wind speed of $8.3 \pm 5.7 \text{ m s}^{-1}$ and a mean ambient
14 temperature of $-18.1 \pm 5.1^\circ\text{C}$. We obtained the following significant correction factors for
15 ambient temperature and wind speed recorded at the station based on the regression analysis
16 of data pooled for 3 years (**Figures 1a and 1b**).

17 ambient temperature in colony = $0.919 \cdot$ (ambient temperature at station)

18 wind speed in colony = $0.561 \cdot$ (wind speed at station).

19 Adjusting the measured station values for 1998, gives mean values for ambient
20 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
21 our following analysis we used these adjusted values, which should be closer to the actual
22 environmental conditions experienced by the birds.

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

24 Huddling groups of incubating birds during the winter in 2000 were moving in
25 accordance with the dominant winds ($120 \pm 6^\circ$), and used to go back and forth between the

1 centre of their breeding area and the “Vallée des Martyrs” (**Figure 2**). Usually only one
2 huddling group, containing all the breeders, was observed during the incubation period.
3 Between June 1st and July 10th 2000, two independent groups of breeders were observed only
4 once.

5 Huddling groups occupied on average $1520 \pm 521\text{m}^2$, which corresponds roughly to a
6 circle of 22.0 meters in radius. After subtraction of the 5m distance between the observer and
7 the group, the mean area of ice occupied by the birds would have been $916 \pm 411\text{m}^2$.
8 Assuming that the number of birds was constant (2540), the mean density of the huddling
9 group was 2.8 birds per m^2 .

10 Between June 1st and July 10th 2000, mean ambient temperature measured in the
11 colony was $-15.9 \pm 4.1^\circ\text{C}$, and mean wind speed was $4.4 \pm 3.8\text{m s}^{-1}$. Temperature had a
12 significant and positive effect on the area of ice occupied by the group ($r = 0.578$, $p = 0.0008$).
13 A decline in temperature of 13°C (from -10°C to -23°C) induced nearly a twofold reduction in
14 the area of ice occupied by the group (from 1218m^2 to 636m^2). Unexpectedly, wind had no
15 effect on the area occupied by the group ($r = -0.01$, $p = 0.950$).

16 **Effects of wind speed and ambient temperature**

17 *Frequency of huddling and tight huddling bouts*

18 Huddling is a discontinuous phenomenon, as birds usually engage in several huddling
19 and tight huddling bouts over the course of a day (Gilbert et al. 2006). During their incubation
20 period the three males engaged on average in 6 ± 2 huddling bouts per day (range: 1 to 9),
21 while engaging in 3 ± 1 tight huddling bouts per day (range: 1 to 5). The number of huddling
22 bouts birds engaged in per day was positively correlated with wind speed ($r = 0.341$,
23 $p = 0.022$), while it was not correlated with temperature ($r = 0.018$, $p = 0.906$). By contrast,
24 the number of tight huddling bouts birds engaged in per day was negatively correlated with

1 temperature ($r = -0.455$, $p = 0.0018$), while there was no correlation with wind speed
 2 ($r = 0.063$, $p = 0.678$).

3 *Huddling and tight huddling bout duration*

4 Mean huddling and tight huddling bout durations were short and variable: huddling
 5 bouts lasted on average 104 ± 31 min, while tight huddling bouts lasted for 81 ± 33 min. As
 6 expected, durations of huddling and tight huddling bouts were positively correlated ($r = 0.426$,
 7 $p = 0.0037$).

8 Huddling bout durations were not correlated with wind speed ($r = 0.07$, $p = 0.648$) but
 9 were negatively correlated with ambient temperature ($r = -0.309$, $p = 0.039$). Tight huddling
 10 bout durations were neither correlated with wind speed ($r = -0.078$, $p = 0.61$), nor with
 11 ambient temperature ($r = 0.216$, $p = 0.154$).

12 *Time spent huddling and tight huddling per day*

13 Between June 1st and July 15th 1998, birds spent on average $42.3 \pm 12.3\%$ of their
 14 daily time huddling, and $14.5 \pm 8.0\%$ tight huddling. As expected, time spent huddling and
 15 tight huddling were positively correlated ($r = 0.566$, $p < 0.0001$).

16 As shown in **Fig. 3**, the time birds spent huddling per day was positively correlated
 17 with wind speed ($r = 0.469$, $p = 0.0012$) and negatively correlated with ambient temperature
 18 ($r = -0.409$, $p = 0.0055$). By contrast, the time birds spent tight huddling per day was neither
 19 correlated with wind speed ($r = -0.034$, $p = 0.826$), nor with temperature ($r = -0.14$,
 20 $p = 0.359$).

21 *The onset of huddling and tight huddling bouts*

22 Ambient temperatures were significantly lower by 1.8°C and 2.3°C when males were
 23 not huddling than when they were huddling and tight huddling (**Figure 4**). In the same way,
 24 wind speeds were significantly higher by 1.1m s^{-1} and 0.9m s^{-1} when males were not huddling
 25 than when they were huddling and tight huddling (**Figure 4**). These results imply that both

1 ambient temperature and wind speed had an effect on the occurrence of huddling and tight
2 huddling, with lower temperatures and higher wind speeds inducing this behaviour.

3 **Is there a threshold of wind speed and/or ambient temperature inducing huddling and** 4 **tight huddling?**

5 A first logistic regression (**Figure 5a**) shows that both wind speed and ambient
6 temperature predicted huddling occurrence, with equivalent effects. If we consider for
7 example a huddling probability threshold of 90% (solid blue line, **Figure 5a**), then for wind
8 speeds of 0 m s^{-1} , the ambient temperature inducing huddling in 90% of the cases would be
9 about -32°C . At a wind speed of 15 m s^{-1} , this temperature would be about -11°C (right blue
10 dotted arrow, **Figure 5a**). This suggests that huddling occurrence depends on both wind speed
11 and ambient temperature.

12 The second logistic regression (**Figure 5b**) shows that temperature alone could predict
13 tight huddling occurrence. For a given tight huddling probability of 50% (solid blue line,
14 **Figure 5b**), the triggering ambient temperature would be between -22°C and -24°C (blue
15 dotted arrows, **Figure 5b**).

16

17 **Discussion**

18 Based on the recordings we made during the winters of 1999 to 2001, emperor
19 penguins in their colony were subjected to ambient temperatures about 8% higher than the
20 temperatures recorded by the meteorological station. Similarly, they were exposed to wind
21 speeds 44% lower than those recorded by the meteorological station. This is consistent with
22 previous studies (Prévost 1961, Guillard and Prévost 1964, Mougins 1966). Penguins thus
23 benefited from a milder microclimate in the colony when compared with the conditions
24 recorded at the location of the meteorological station.

1 **Patterns of huddling group movement and group density linked to wind and** 2 **temperature**

3 The site emperor penguins occupied and the movements they made during incubation
4 in 2000 were similar to those described in earlier studies (Prévost 1961, Prévost 1963,
5 Mougin 1966, Birr 1968). During pairing and chick rearing periods, birds are fairly
6 widespread and use different sites, depending on sea-ice conditions (Prévost 1961, Prévost
7 1963, Guillard and Prévost 1964, Mougin 1966, Birr 1968). However, during incubation, only
8 males remain in the colony and stay close to each other, even when not huddling. In 2000, the
9 male huddling group moved back and forth in the “Vallée des Martyrs” (**Figure 2**), under the
10 influence of the dominant catabatic winds, which usually blew from the South-East (120°).
11 High winds enhanced the group movements in a North-West direction presumably because
12 breeders used to move to the protected side of the group. By contrast, in case of low winds,
13 the breeders moved back in a South-East direction. This pattern may help breeders to stay in
14 their breeding area along their whole incubation, as they would go too far to less favourable
15 areas in respect of ice cover if they would not move back. Building upon previous
16 observations, we present here the first systematic study of movement patterns of emperor
17 penguin huddling groups during incubation.

18 Penguins almost always gathered in one global huddling group which mean density
19 was 2.8 birds per m². Prévost (1961) stated that the density of huddling birds could be up to 8-
20 10 birds per m². However, this low density is consistent with previous conclusions,
21 emphasizing that huddling groups in winter are highly heterogeneous, frequently consisting of
22 tight sub-groups, loose sub-groups, and also dissociated sub-groups (Gilbert et al. 2006).

23 We found that ambient temperature alone had a strong and significant negative effect
24 on the area occupied by the huddling group. To our surprise, wind did not have any effect on
25 the density of the huddling group (**Table 1** for summary). This is most likely explained by the

1 positive correlation we found between wind speed and ambient temperature ($r = 0.451$,
2 $p = 0.012$), so that when wind speed increased, ambient temperature rose also. This is
3 consistent with meteorological patterns, because during a period of high winds and storms
4 (i.e. in case of an atmospheric depression), ambient temperatures are higher. By contrast, in
5 case of an anticyclonic situation, ambient temperatures are lower. However, in such a
6 situation winds are usually also lower, except if there are catabatic winds formed upon the
7 Antarctic continent, independent of any atmospheric depression (Météo France, pers. comm.).
8 This means that any effect of wind on the surface area occupied by the birds could potentially
9 have been offset by the effect of temperature.

10 **Effect of wind and ambient temperature on huddling and tight huddling behaviour**

11 We defined “tight huddling” as “huddling with temperatures $\geq 20^{\circ}\text{C}$ ”. Hence,
12 “huddling” is initiated first, and in about half of all huddling bouts, the temperature recorded
13 on the back of equipped birds rose above 20°C (Gilbert et al. 2006). Tight huddling was not
14 simply the consequence of spending a greater amount of time in a huddle but was the result of
15 huddling birds being packed more densely. In a previous study, we showed that the only
16 possible explanation for the avoidance of hyperthermia during tight huddling in emperor
17 penguins would be that they enter metabolic depression (Gilbert et al. in press). This
18 metabolic depression should be adjusted as a function of the exposed body surface area during
19 huddling, so that their body temperature remains fairly constant during these tight huddling
20 episodes. If not, birds would either cool down or rewarm themselves. In the same way, it has
21 been shown that huddling effectiveness in small mammals depends on the density of huddles
22 (Canals et al. 1997, 1998).

23 Firstly, we showed that both ambient temperature and wind speed influence the
24 huddling behaviour of emperor penguins and the onset of huddling (**Table 1** for summary).
25 We may attempt to explain why birds engaged in a greater number of huddling bouts per day

1 when wind speeds were higher. If birds exposed to the wind move towards the sheltered side
2 of the group, then higher wind speeds would increase the turn-over rate of huddling groups,
3 and thus the number of huddling bouts made per day by the birds. Furthermore, ambient
4 temperatures influenced the duration of huddling bouts: the lower the ambient temperature,
5 the longer the duration of huddling bouts. Lower ambient temperatures would prompt the
6 birds to remain longer in huddles, and this would tend to decrease the turn-over rate within
7 the huddling group, increasing the duration of huddling bouts. As a consequence, the overall
8 time spent huddling per day increased with both higher wind speeds and lower ambient
9 temperatures. The influence of cold stress on clumping or huddling in birds and mammals has
10 already been noticed (Smith 1972, Grubb 1973, Meservey and Kraus 1976, Beal 1978, Ostner
11 2002). During adverse weather conditions, king penguin chicks (*Aptenodytes patagonica*)
12 gathered into fewer but larger crèches, while tolerating smaller inter-individual distances (Le
13 Bohec et al. 2005). In the same way, mice of both sexes when exposed to lower ambient
14 temperatures increased the number and durations of their huddles, and the total daily time
15 they spent huddling (Batchelder et al. 1983).

16 Furthermore, we found that emperor penguins modulate their huddling behaviour as a
17 function of ambient temperature, by engaging in more or less tight huddles (**Table 1** for
18 summary). Birds engaged in more tight huddling bouts per day when ambient temperatures
19 were lower. Lower ambient temperatures could have also increased tight huddling bout
20 duration and total time spent tight huddling per day. However, no such effects were observed.
21 It could be that ambient temperatures were not sufficiently low to have an effect on the tight
22 huddling behaviour. Wind speed had no effect on the tight huddling behaviour and thus on the
23 huddling intensity.

24

1 **Threshold of wind speed and/or ambient temperature inducing huddling and tight** 2 **huddling**

3 The huddling and tight huddling behaviour we observed appears to be linked to
4 different thermal challenges. We showed that both wind speed and ambient temperature could
5 predict huddling occurrence (**Figure 5a**). Temperature alone influenced huddling intensity, so
6 that birds packed themselves more densely at lower temperatures (**Figure 5b**). For any given
7 temperature, the likelihood that birds would engage in huddles rather than tight huddles was
8 greater (**Figures 5a and 5b**). Hence, lower ambient temperatures are required to induce tight
9 huddling. For example, with no wind, the ambient temperature at which 50% of the birds are
10 likely to huddle is -9.5°C . By contrast, the temperature at which 50% of the penguins are
11 likely to tight huddle is -24°C (**Figures 5a and 5b**). This is consistent with previous
12 hypotheses, as tight huddling occurs only after huddling has been initiated.

13 Our results illustrate that both wind speed and ambient temperature determine the
14 probability of birds to form huddles. From there, one could speculate about what
15 consequences a change in environmental conditions might have for breeding emperor
16 penguins? In fact, an increase in ambient temperature of 2.5°C has been recorded during the
17 1970s in Dumont d'Urville (Barbraud and Weimerskirch 2001). A temperature increase
18 would reduce the probability that birds form huddles and tight huddles (**Figure 5a and 5b**)
19 and thus would suffice to modify the huddling behaviour of breeding emperor penguins.
20 According to Barbraud and Weimerskirch (2001), this period of higher winter temperatures in
21 the 1970s, which was also associated with a prolonged period of decreased sea-ice extent,
22 corresponded with a period of low adult survival (especially males) and the decline of the
23 emperor penguin breeding population in Dumont d'Urville. Here, we showed that huddling
24 intensity depends on the variation of ambient temperatures. Hence, environmental variations
25 will presumably affect the energy savings associated with huddling, as birds would spend

1 more or less time huddling and tight huddling, and therefore save more or less energy.
2 Huddling indeed permits emperor penguins to decrease their metabolic rate on average by
3 16%, when compared with birds that were prevented from huddling (Ancel et al. 1997). These
4 birds, artificially isolated in small groups, could only endure a fast for 80 to 95 days, instead
5 of 100 to 120 days, before reaching a critical body mass of 20-22 kg (Robin et al. 1988). At
6 that point birds would be forced to abandon their egg or their chick and go to sea to forage
7 (Ancel et al. 1997). Climatic changes might not lead to such dire energetic consequences.
8 However, a change in the intensity of huddling behaviour and its effectiveness, due to
9 variations in climatic conditions, could still compromise the breeding fast of incubating
10 males. In fact, a change in huddling intensity might affect their winter survival, as penguins
11 too weak to go and forage at sea might be less competitive and less resistant to predators. On
12 the other hand, if temperatures in the colony increase by 2.5°C, the associated costs of
13 thermoregulation should be reduced, even if these temperatures remain below the
14 thermoneutral zone of emperor penguins (-10°C). However, we showed in an earlier study
15 that despite the heterogeneity of huddling groups and different body weights (range: 35 to
16 41kg in 2001 and 30 to 35kg in 1998), birds spent an equivalent amount of time inside
17 huddles (Gilbert et al. 2006). This suggests that individual birds might not be able to adjust
18 their energy requirements during huddling, by remaining for a longer or shorter period inside
19 a huddle, depending on the remaining body fuels during their fast. This might be related to the
20 extremely complex group behaviour, which involves thousands of breeders.

21 However, further studies should be conducted to gain a better understanding of these
22 issues, such as studies focusing on the differences in huddling behaviour of incubating males
23 emperor penguins over several years and different colonies. Furthermore, we chose to focus
24 on the two meteorological parameters of ambient temperature and wind speed, because both
25 influence the standard operative temperature experienced by the birds. Ideally, one should

1 calculate the standard operative temperature (Bakken 1992), which takes into account wind
2 speed, ambient temperature, solar radiation, effective thermal radiation area, thermal
3 emittance, and convective conductance. This would have permitted a better understanding of
4 the real microclimate experienced by the birds and it would have allowed determination of a
5 huddling threshold linked to the birds' thermoregulatory costs. Unfortunately, we did not
6 measure yet emittance or conductance of emperor penguin feathers, using taxidermic mounts,
7 and an equation established for Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) by Chappell et al.
8 (1989) did not seem appropriate for emperor penguins. Nevertheless, we showed here as a
9 first step that huddling behaviour of emperor penguins was enhanced by both higher wind
10 speeds and lower ambient temperatures, while huddling intensity was enhanced by lower
11 ambient temperatures only. Hence, environmental conditions affected the huddling behaviour
12 of emperor penguins, and possibly their ability to save energy and survive their long winter
13 fast.

14

15

16

17 *Acknowledgements*

18 Field work was financially and logistically supported by the Institut Polaire Français Paul-
19 Emile Victor (IPEV) and the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Météo
20 France generously provided meteorological data. We thank the 48th, 49th, 50th and 51st
21 expedition at Dumont d'Urville station for technical assistance, and especially Mr. F. Blondel,
22 J. Baudat and Y. Pont for their field work. We thank Dr. S. Blanc and Dr. M. Enstipp for
23 manuscript revision.

24

1 **References**

- 2 1. Ancel, A., Visser, H., Handrich, Y., Masman, D. and Le Maho, Y. 1997. Energy
3 saving in huddling penguins. – *Nature* 385: 304-305.
- 4 2. Bakken, G.S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative
5 temperatures in ecology. – *Am. Zool.* 32: 194-216.
- 6 3. Barbraud, C. and Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. –
7 *Nature* 411: 183-186.
- 8 4. Batchelder, P., Kinney, R.O., Demlow, L. and Lynch, C.B. 1983. Effects of
9 temperature and social interactions on huddling behavior in *Mus musculus*. – *Physiol.*
10 *Behav.* 31: 97-102.
- 11 5. Beal, K.G. 1978. Temperature-dependent reduction of individual distance in captive
12 House-Sparrows. – *Auk* 95: 195-196.
- 13 6. Birr, G. 1968. Observations etho-écologiques à la colonie de manchots empereurs de
14 Pointe Géologie en 1966. – *L'oiseau et la RFO* 38: 53-88.
- 15 7. Canals, M., Rosenmann, M. and Bozinovic, F. 1997. Geometrical aspects of the
16 energetic effectiveness of huddling in small mammals. – *Acta Theriol.* 42: 321-328.
- 17 8. Canals, M., Rosenmann, M., Novoa, F.F. and Bozinovic, F. 1998. Modulating factors
18 of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. – *Acta Theriol.* 43: 337-
19 348.
- 20 9. Chappell, M.A., Morgan, K.R. and Souza, S.L. 1989. Convection and
21 thermoregulation in two Antarctic seabirds. – *J. Comp. Physiol. B* 159: 313-322.
- 22 10. Gilbert, C., Le Maho, Y., Robertson, G., Naito, Y. and Ancel, A. 2006. Huddling
23 behavior in emperor penguins: dynamics of huddling. – *Physiol. Behav.* 88: 479-488.

- 1 11. Gilbert, C., Le Maho, Y., Perret, M. and Ancel, A. in press. Body temperature changes
2 induced by huddling in breeding male emperor penguins. – *Am. J. Physiol. R.*
3 (September 7, 2006). doi:10.1152/ajpregu.00912.2005.
- 4 12. Grubb, T.C.Jr. 1973. Absence of “individual distance” in the Tree Swallow during
5 adverse weather. – *Auk* 90: 432-433.
- 6 13. Guillard, R. and Prévost, J. 1964. Observations écologiques à la colonie de manchots
7 empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1963. – *L’Oiseau et la RFO* 34: 33-51.
- 8 14. Jouventin, P. 1971. Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. – *La*
9 *Terre et la Vie* 25: 510-586.
- 10 15. Lea, M-A. and Soper, T. 2005. Discovery of the first emperor penguin *Aptenodytes*
11 *forsteri* colony in Marie Byrd Land, Antarctica. – *Mar. Ornithol.* 33: 59-60.
- 12 16. Le Bohec, C., Gauthier-Clerc, M. and Le Maho, Y. 2005. Dynamics of crèche
13 formation and the adaptive significance of crèching behaviour in the king penguin,
14 *Aptenodytes patagonicus*. *Anim. Behav.* 70: 527-538.
- 15 17. Le Maho, Y., Delclitte, P. and Chatonnet, J. 1976. Thermoregulation in fasting
16 emperor penguins under natural conditions. – *Am. J. Physiol.* 231: 913-922.
- 17 18. Meservey, W.R. and Kraus, G.F. 1976. Absence of “individual distance” in three
18 swallow species. – *Auk* 93: 177-178.
- 19 19. Mougin, J-L. 1966. Observations écologiques à la colonie de manchots empereurs de
20 Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. – *L’oiseau et la RFO* 36: 167-226.
- 21 20. Ostner, J. 2002. Social thermoregulation in redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*).
22 – *Folia Primatol.* 73: 175-180.
- 23 21. Pinshow, B., Fedak, M.A., Battles, D.R. and Schmidt-Nielsen, K. 1976. Energy
24 expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. – *Am. J.*
25 *Physiol.* 231: 903-912.

- 1 22. Prévost, J. 1961. *Ecologie du manchot empereur*, Expéditions polaires françaises,
2 Hermann Press, Paris, 204 pp.
- 3 23. Prévost, J. 1963. Influence des facteurs bio-climatiques sur le nomadisme des
4 manchots empereurs à la colonie de Pointe Géologie. – *L’oiseau et la RFO* 33: 89-102.
- 5 24. Robin, J-P., Frain, M., Sardet, C., Groscolas, R. and Le Maho, Y. 1988. Protein and
6 lipid utilization during long-term fasting in emperor penguins. – *Am. J. Physiol.* 254:
7 R61-R68.
- 8 25. Smith, S.M. 1972. Roosting aggregations of Bushtits in response to cold temperatures.
9 – *Condor* 74: 478-479.
- 10 26. Woehler, E.J. 1993. *The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic*
11 *penguins*. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, England. 76pp.

12

13

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

5

Parameter	Wind speed	Ambient temperature	Effect on parameter
Group density	no	yes	↘ with ↘ temperature
“HUDDLING”			
Number of huddling bouts made per day	yes	no	↗ with ↗ wind
Huddling bout duration	no	yes	↗ with ↘ temperature
Time spent huddling per day	yes	yes	↗ with ↘ temperature and with ↗ wind
“TIGHT HUDDLING: HUDDLING INTENSITY”			
Number of tight huddling bouts made per day	no	yes	↗ with ↘ temperature
Tight huddling bout duration	no	no	no effect
Time spent tight huddling per day	no	no	no effect

6

1 **Figure 1:** Relationship between ambient temperatures (T) (Fig. 1a) and wind speeds
 2 (WS) (Fig. 1b) recorded in the colony and at the meteorological station, between June 1st and
 3 July 15th during the years 1999, 2000, and 2001.

4 Regression statistics: $T_{\text{colony}}=0.919 \cdot (T_{\text{station}})$; $r^2= 0.952$, $n=109$.

5 $WS_{\text{colony}}=0.561 \cdot (WS_{\text{station}})$; $r^2= 0.831$, $n=109$.

6 **Figure 2:** Site of the emperor penguin colony at Pointe Géologie, showing the
 7 different positions of the groups between June 1st and July 10th, 2000. In red: outline of
 8 huddling groups; in grey: islands and Antarctic continent; in blue: icebergs. The Vallée des
 9 Martyrs is located between the two islands. Breeding site is presented in dashed lines.

10 **Figure 3:** Correlation between the time spent huddling per day and wind speed (Fig.
 11 3a) and ambient temperature (Fig. 3b) from June 1st to July 15th, 1998.

12 Correlation statistics: time spent huddling per day vs. wind speed: $r=0.469$, $p=0.0012$; time
 13 spent huddling per day vs. temperature: $r=-0.409$, $p=0.0055$.

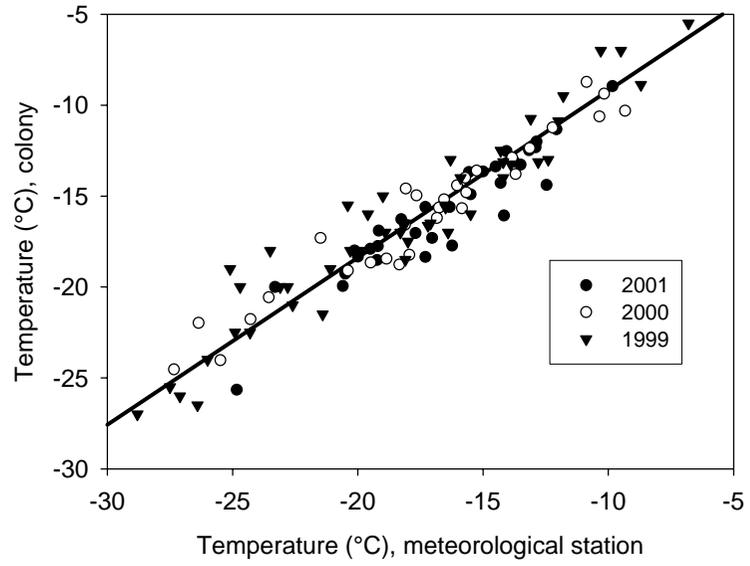
14 **Figure 4:** Comparison of wind speeds (m s^{-1}) and ambient temperatures ($^{\circ}\text{C}$) when
 15 males were either non huddling ($n=241$), huddling ($n=835$) or tight huddling ($n=415$), from
 16 June 1st to July 15th, 1998. Different subscripts indicate significant differences.

17 Wind: $H=24.35$, $df=2$, $p<0.001$. Temperature: $H=33.89$, $df=2$, $p<0.001$

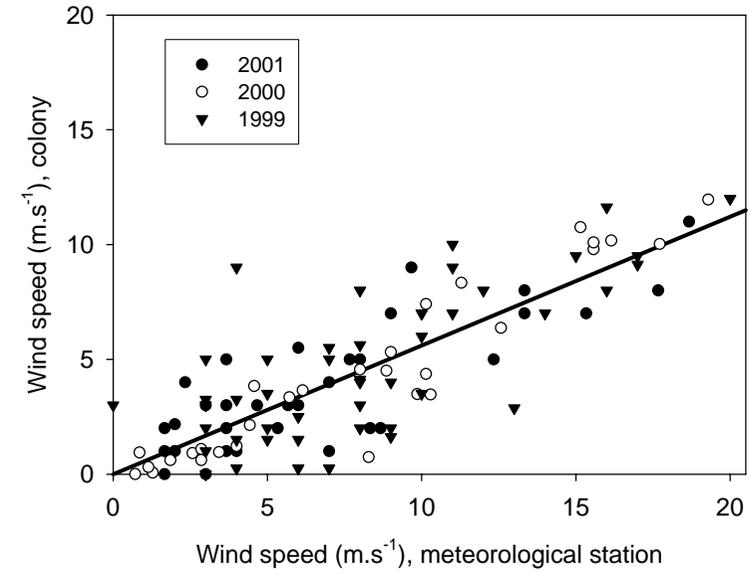
18 **Figure 5:** Effect of ambient temperature and wind speed ($0, 5, 10, 15\text{m.s}^{-1}$) on the
 19 estimated probability of huddling (Fig. 4a) and tight huddling (Fig.4b). Estimated
 20 probabilities are plotted for the range of ambient temperatures and wind speeds that occurred
 21 between June 1st and July 15th, 1998. Probability of huddling corresponds to the probability
 22 that the birds form huddles and tight huddles depending on the ambient temperatures and
 23 wind speed. Thresholds of probabilities of 0.9 and 0.5 (horizontal solid blue lines) were taken
 24 as examples.

1 **Figure 5a:** huddling probability $P = 1 / (1 + e^{-(-0.917 + 0.135*\text{wind} - 0.0979*\text{temperature})})$; with $n = 1076$,
2 likelihood ratio test statistic: $LRX^2 = 58.668$, $df = 1$, $p < 0.001$; with constant: Wald
3 statistic = 8.87, $p = 0.003$; wind: Wald statistic = 28.29, $p < 0.001$; temperature: Wald
4 statistic = 33.63, $p < 0.001$.

5 **Figure 5b:** tight huddling probability $P = 1 / (1 + e^{-(-1.676 + 0.0084*\text{wind} - 0.07*\text{temperature})})$; with
6 $n = 1076$, likelihood ratio test statistic: $LRX^2 = 25.49$, $df = 1$, $p < 0.001$; with constant: Wald
7 statistic = 38.09, $p < 0.001$; wind: Wald statistic = 0.17, $p = 0.678$; temperature: Wald
8 statistic = 24.61, $p < 0.001$.



1a



1b

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Figure 1.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

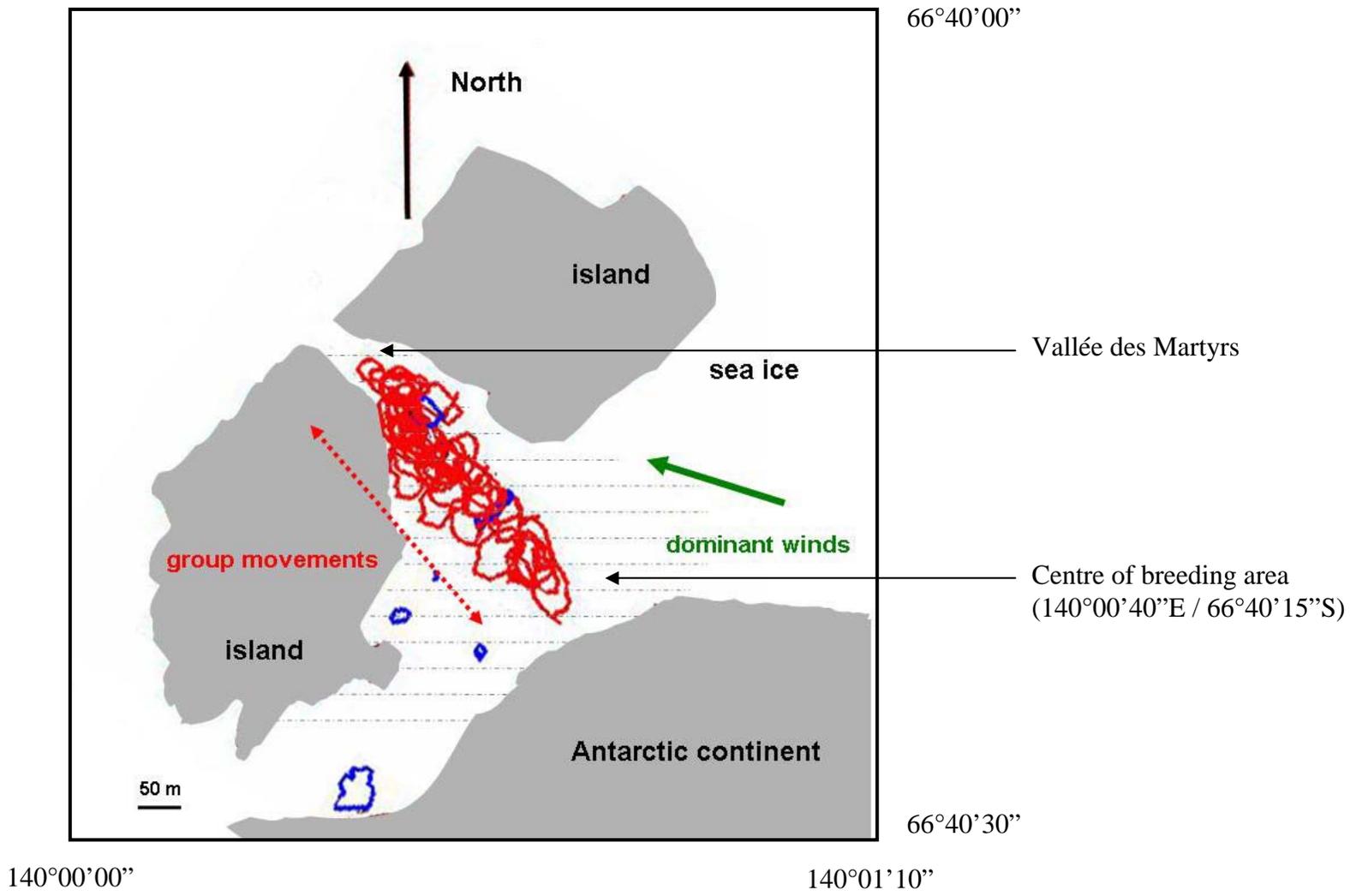
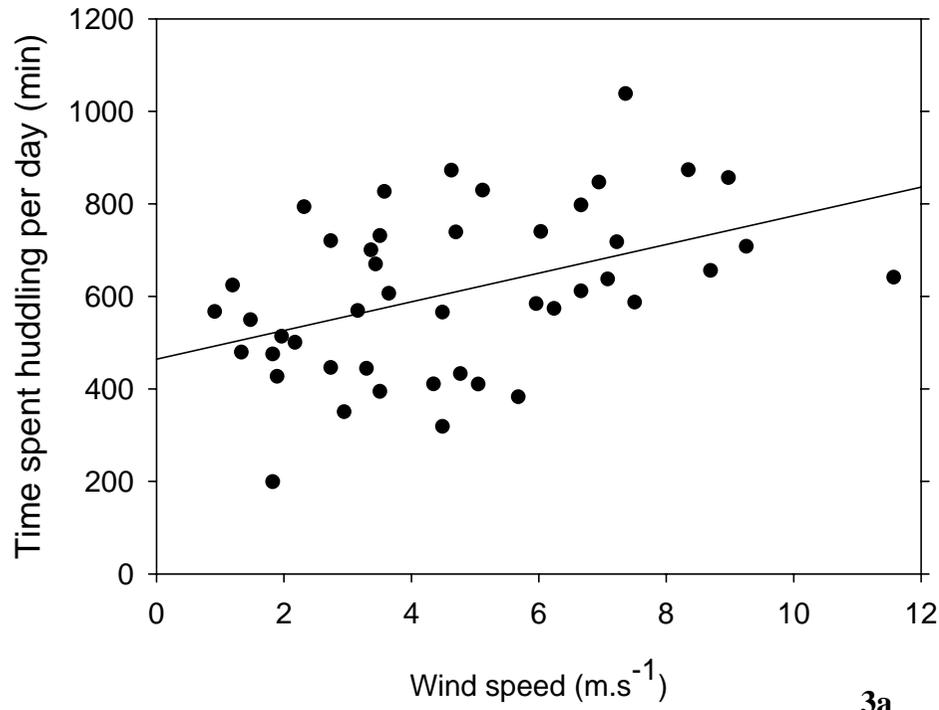
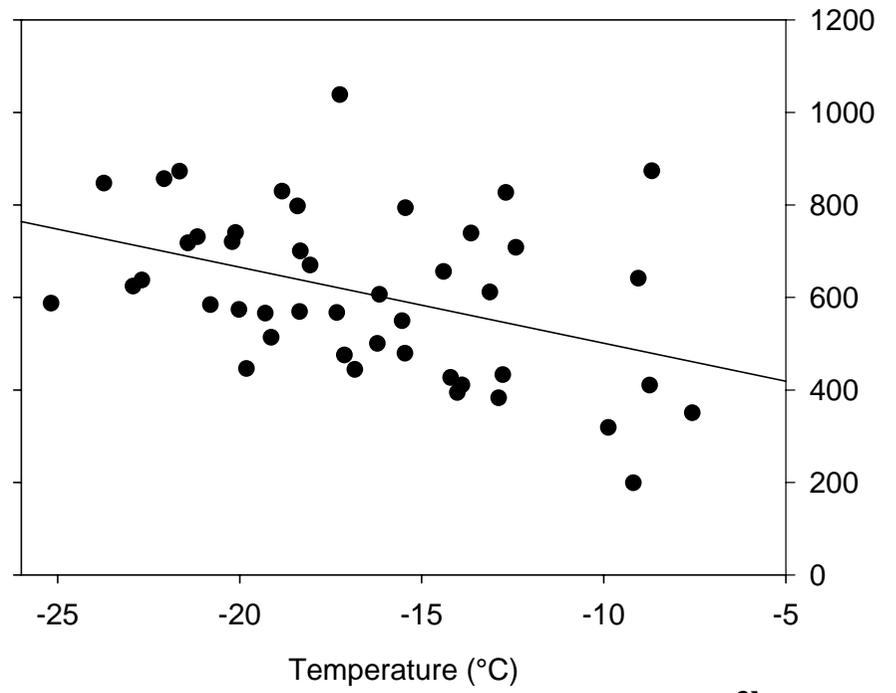


Figure 2.

1



3a



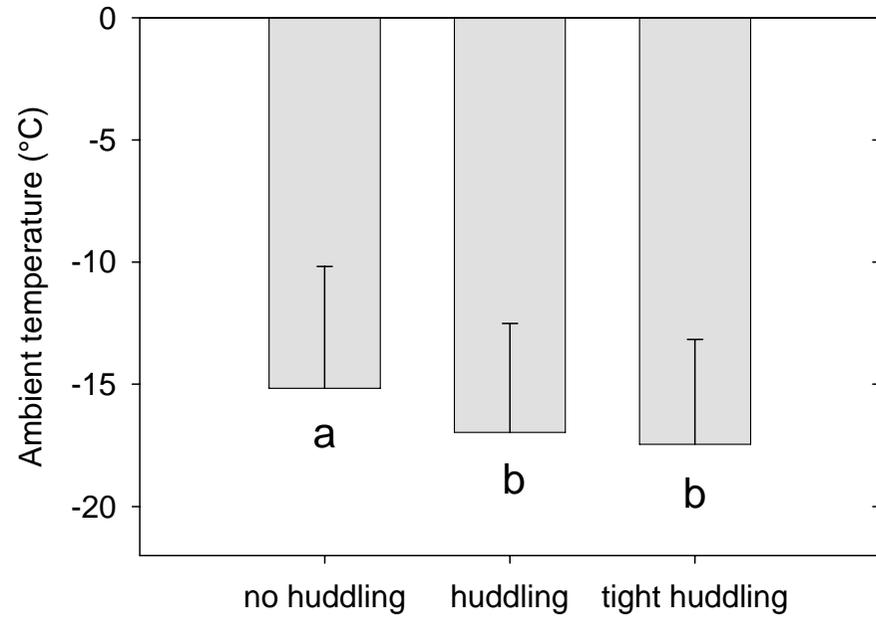
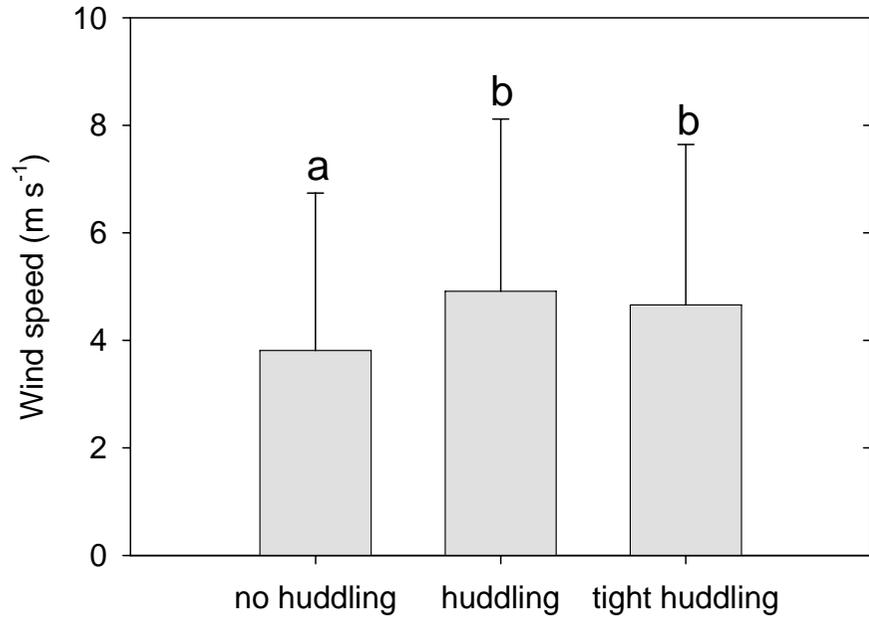
3b

2

3

4 Figure 3.

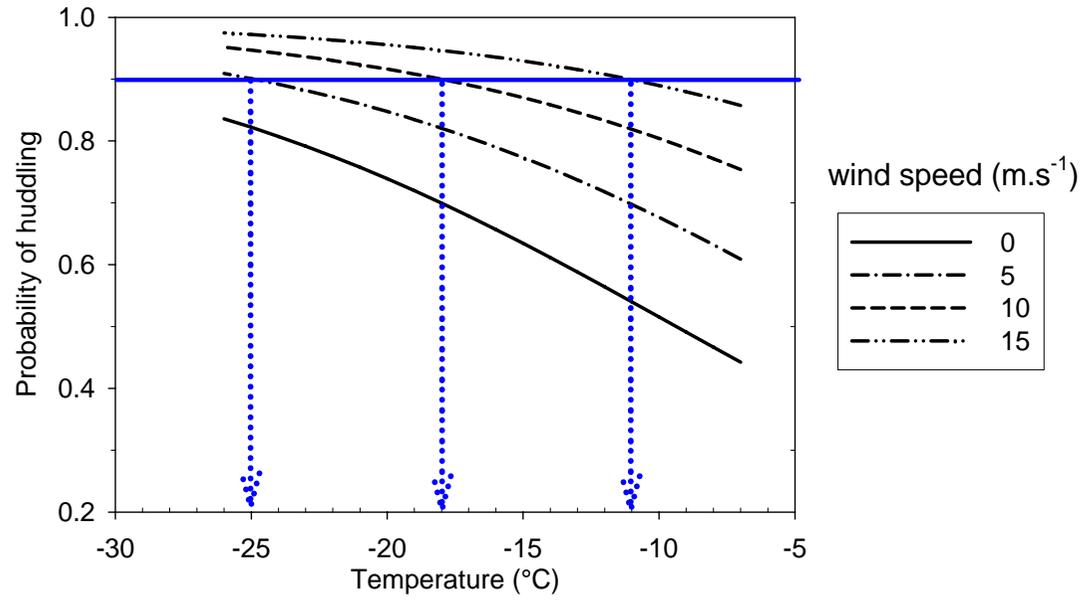
1
2
3



4
5

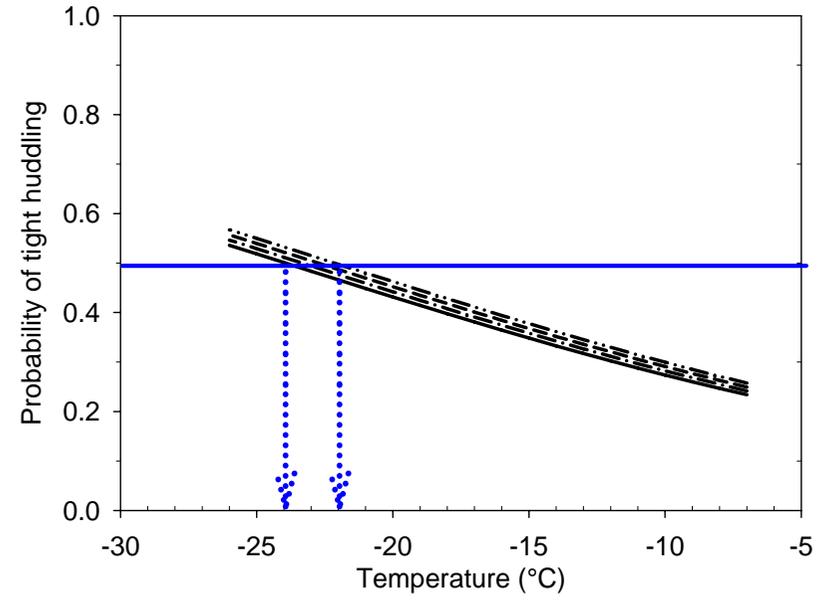
6 Figure 4.

1



5a

2



5b

3

4

5

6 Figure 5.

Article 3

Gilbert C., Le Maho Y., Perret M., Ancel A.

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

(sous presse). *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology* (September 7, 2006) doi:10.1152/ajpregu.00912.2005.

[signalément bibliographique ajouté par : ULP – SCD – Service des thèses électroniques]

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

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

Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 292, 176-185 (2007)

Pages 176-185 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial et ne peut pas être reproduite dans la version en ligne de la thèse.

Pour les utilisateurs autorisés, ce qui est le cas dans les locaux de l'ULP, il est possible de consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://ajpregu.physiology.org/cgi/reprint/292/1/R176.pdf>

Il est également possible de consulter cette article dans la thèse sous sa forme papier (notamment via le service de prêt entre bibliothèques (PEB), auprès du Service Inter-établissement de Coopération Documentaire de l'ULP: peb.sciences@scd-ulp.u-strasbg.fr).

Article 4

Gilbert C., Le Maho Y., Ancel A.

Energy saving in huddling emperor penguins: thermodynamic vs. physiological mechanisms.

(en préparation).

Article 5

Gilbert C., Blanc S., Giroud S., Trabalon M., Le Maho Y., Perret M., Ancel A.

How does huddling promote growth and body temperature regulation in thermoregulatory inefficient and efficient newborn rabbits?

(soumis). *American Journal of Physiology –Regulatory Integrative and Comparative Physiology.*

[signalement bibliographique ajouté par : ULP – SCD – Service des thèses électroniques]

Gilbert C., Blanc S., Giroud S., Trabalon M., Le Maho Y., Perret M., Ancel A.

How does huddling promote growth and body temperature regulation in thermoregulatory inefficient and efficient newborn rabbits ?

Soumis à Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol.

La publication présentée ici dans la thèse a été soumise à un éditeur qui ne permet pas la diffusion en ligne d'un preprint.

S'il est publié, il sera disponible à l'adresse suivante pour les utilisateurs autorisés, ce qui est le cas dans les locaux de l'ULP :

<http://ajpregu.physiology.org/>

Il est possible de consulter cette article dans la thèse sous sa forme papier (notamment via le service de prêt entre bibliothèques (PEB), auprès du Service Inter-établissement de Coopération Documentaire de l'ULP: peb.sciences@scd-ulp.u-strasbg.fr).

RESUME

Le comportement de thermorégulation sociale : son importance dans l'économie d'énergie

La thermorégulation sociale est un comportement utilisé par de nombreuses espèces animales afin de réduire leurs dépenses énergétiques et de réallouer l'énergie économisée à d'autres fonctions vitales. Nous avons exploré les mécanismes physiologiques associés à ce comportement à travers deux modèles biologiques, faisant face à des compromis énergétiques différents : les manchots empereurs adultes en phase de reproduction et les lapins nouveaux-nés en phase de croissance. Les manchots empereurs possèdent un faible rapport surface / volume et sont très bien isolés. La thermorégulation sociale permet aux mâles jeûnant quatre mois au cours de l'hiver antarctique de réduire leurs dépenses énergétiques de 21 à 26%, tout en assurant l'incubation de leur œuf. Les « tortues » de manchots empereurs sont des groupes très hétérogènes, qui permettent aux individus d'être exposés de façon équitable à des températures presque tropicales. Le fait de former des groupes très denses leur permet d'entrer en dépression métabolique et de diminuer légèrement ou de maintenir constante leur température interne nécessaire à l'incubation, tout en économisant de l'énergie. En revanche, les lapins nouveaux-nés sont très peu isolés et possèdent un important rapport surface / volume. La thermorégulation sociale leur permet de réduire leur dépense énergétique de 40% lorsqu'ils ne sont pas émancipés thermiquement et de 32% lorsqu'ils le deviennent. L'énergie économisée est ainsi réallouée à l'accrétion de réserves lipidiques au cours de leur croissance. De plus, le regroupement au sein du nid leur assure le maintien d'une température interne plus élevée et accroît leur compétitivité lors de la tétée quotidienne. La mise en parallèle de ces deux modèles nous a permis de mettre en valeur toute la complexité de ce comportement adaptatif.

MOTS CLES

Thermorégulation sociale, manchot empereur, lapin nouveau-né, dépense énergétique, température interne, comportement.

ABSTRACT

Huddling behaviour and energy savings

Huddling is a behavioural strategy widely used by mammals and birds to reduce their energy expenditure and thus reallocate the spared energy to other functions. We investigated the physiological mechanisms associated with huddling using two biological models facing different energetic trade-offs: the breeding adult emperor penguin and the newborn rabbit along its first days of growth. Emperor penguins have a low surface / volume ratio and are well insulated. Huddling allows emperor penguins to reduce their energy expenditure by 21 to 26% in order to endure their four-month breeding fast throughout the Antarctic winter. Emperor penguin huddles are heterogeneous groups, enabling birds to gain equivalent access to surprisingly tropical temperatures. Entering metabolic depression while huddling tightly allows birds to slightly decrease or maintain constant body temperature, essential to a successful incubation, while still saving energy. By contrast, newborn rabbits have a high surface / volume ratio and are poorly insulated. Huddling pups reduce by 40% their energy expenditure when they are thermoregulatory inefficient, and by 32% when thermoregulatory efficient. Saved energy is allocated essentially to fat mass accretion throughout growth. Furthermore, huddling permits them to maintain their body temperature constant and high, and enhances their competitiveness during the daily suckling event. The comparison of these two biological models reveals the intricacies of this adaptive behaviour.

KEYWORDS

Huddling, emperor penguin, rabbit pup, energy expenditure, body temperature, behaviour.