



**HAL**  
open science

# Comportement et structure sociale chez le manchot empereur

Pierre Jouventin

► **To cite this version:**

Pierre Jouventin. Comportement et structure sociale chez le manchot empereur. *Revue d'Écologie*, 1971, 4, pp.510-586. hal-03531422

**HAL Id: hal-03531422**

**<https://hal.science/hal-03531422>**

Submitted on 18 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## COMPORTEMENT ET STRUCTURE SOCIALE CHEZ LE MANCHOT EMPEREUR

par Pierre JOUVENTIN \*

Le Manchot empereur est le seul être vivant à se reproduire pendant l'hiver antarctique. Cette particularité unique suppose des adaptations écologiques et éthologiques originales. Ainsi, l'incubation et l'élevage se déroulent généralement sur la glace en l'absence de tout territoire. Les couveurs se déplacent en transportant l'œuf sur leurs pattes. Le mâle qui assume seul l'incubation est relayé ensuite par la femelle pour mener à bien l'élevage du poussin. Depuis son arrivée jusqu'à cette relève, il ne prend aucune nourriture et ce jeûne physiologique dure quatre mois dans un climat froid où le vent souffle presque constamment et à une vitesse atteignant parfois 180 km/h.

La base de l'île des Pétrels (Archipel de Pointe Géologie), où nous avons séjourné de novembre 1968 à janvier 1970<sup>1</sup> en qualité de biologiste dans le cadre des Expéditions Polaires Françaises (Missions P.E. Victor) est la seule station antarctique proche d'une colonie de Manchots empereurs. Cette circonstance favorable a permis de la suivre depuis 1950 et elle a été l'objet de nombreuses publications (Sapin Jaloustre, 1952 ; Cendron, 1952 ; Prévost, 1953, 1955, 1958, 1961 et 1963 ; Arnaud, 1964 ; Guillard et Prévost, 1964 ; Mougín, 1966 ; Birr, 1968 ; Isenmann et Jouventin, 1970 ; Isenmann, Jouventin, Prévost et Van Beveren, 1971 ; Isenmann, 1971 ; Jouventin, 1971 et sous-presse).

La colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie comprend environ 12 000 individus et se trouve située entre l'archipel et le continent antarctique. Nous y avons poursuivi le

---

\* Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75-Paris (5<sup>e</sup>).

(1) Nous tenons à remercier notre ami Paul Isenmann avec lequel nous avons eu sur le terrain des discussions mutuellement enrichissantes, ainsi que le personnel du laboratoire de Mammalogie et d'Ornithologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

programme habituel de micro-climatologie et de baguage et apporté notre contribution à l'étude du nomadisme de la colonie et de la dynamique des populations (Jouventin, 1971 et sous-*presse*).

Nous avons contrôlé les oiseaux bagués, quasi-quotidiennement, aux jumelles et enregistré 300 mètres de bandes magnétiques. Nous avons fait un millier de photographies d'attitudes et impressionné 600 m de film 16 mm noir et blanc. Les études de rythme circadien ont été réalisées à partir des variations du volume sonore de la colonie enregistrées en continu.

Dans la présente publication, nous traiterons tout d'abord des problèmes d'étho-écologie liés au cycle reproducteur de 1969, ensuite et plus longuement du répertoire comportemental ; nous discuterons enfin de la structure sociale de l'espèce.

## I. — PARTICULARITES DE L'ANNEE D'OBSERVATION (1969)

### A. — LES CONDITIONS CLIMATIQUES ET L'ÉTAT DE LA GLACE

Les années 1968 et 1969 ont été exceptionnelles par l'étendue et la résistance de la glace de mer. La débacle estivale fut si réduite pendant l'été 1968-1969 que le navire de relève ne put atteindre l'archipel et qu'il fallut évacuer l'expédition précédente par hélicoptère. Il convient cependant de rappeler que les observations météorologiques suivies ne datent que d'une vingtaine d'années en Antarctique et que ce phénomène est peut-être plus fréquent qu'il ne paraît.

L'hiver 1969<sup>1</sup> se singularisa par la rareté des perturbations et des précipitations. La durée de la période de grands froids fut plus longue que de coutume et l'amplitude des moyennes de températures minimales plus grande. La moyenne de vent, à la base comme à la colonie, fut normale, mais aucune tempête très longue n'eut lieu. La mer libre ne fut jamais visible alors qu'une débacle hivernale au moins est coutumière. Une telle situation ne pouvait qu'être favorable à la régularité de nos observations.

### B. — LE CYCLE DE REPRODUCTION (Tableau I)

S'il est intéressant de comparer la saison de reproduction 1969 avec les précédentes, il faut le faire avec beaucoup de prudence. Les différentes « dates-repères » ne sont pas forcément très précises. Une tempête de neige peut empêcher ou gêner l'observation pendant un ou plusieurs jours et les différents

---

(1) Renseignements fournis par notre camarade Lucien Bernard.

TABLEAU 1 : CHRONOLOGIE DES PRINCIPAUX ÉVÉNEMENTS DU CYCLE REPRODUCTEUR EN 1969.

---

Première arrivée observée sur la zone de reproduction : 18/III  
 Maximum évalué des arrivées : 3/IV  
 Dernière arrivée observée : 28/IV  
 Première copulation observée : 20/IV  
 Maximum évalué des copulations : 27/IV  
 Dernière copulation observée : 3/V  
 Première « tortue » d'adulte observée : 22/IV  
 Première ponte observée : 27/IV  
 Maximum évalué des pontes : 18/IV  
 Dernière ponte observée : 8/VI  
 Première éclosion observée : 2/VII  
 Maximum évalué des éclosions : 20/VII  
 Dernière éclosion observée : 4/VIII  
 Premier retour observé de femelle après son voyage alimentaire :  
 10/VII  
 Maximum évalué des retours de femelles : 25/VII  
 Dernier retour de femelle observé : 1/VIII  
 Premier retour d'inemployé observé : 31/VII  
 Première « mêlée » pour poussin : 11/VIII  
 Premier retour observé de mâle : 16/VIII  
 Maximum évalué des retours de mâles : 18/VIII  
 Dernier retour de mâle observé : 25/VIII  
 Première sortie observée de poussin hors de la poche incubatrice  
 de son parent : 23/VIII  
 Première « tortue » de poussin observée : 31/VIII  
 Premier poussin en mue observé : 15/XI  
 Premier départ observé d'immaturation de première année : 30/XI  
 Premier adulte observé en mue : 1/XII  
 Arrivée observée du premier immature de deuxième année : 1/XII  
 Dislocation de la colonie du 15 au 30/XII

---

observateurs n'accordent pas forcément la même attention à un comportement peu visible. Ainsi les véritables premières copulations, très discrètes, peuvent passer facilement inaperçues. Par ailleurs, certains termes sont ambigus : « Première bataille d'adultes » correspond selon les auteurs, soit à ce que nous considérons comme des batailles de femelles se disputant des mâles encore non-appariés, soit à des querelles de mâles lors d'une copulation, soit enfin à des « mêlées » pour l'adoption de jeunes poussins. Les premières arrivées n'eurent lieu en 1969 que le 18 mars, soit environ cinq jours plus tard que la moyenne des années précédentes. Ce décalage léger semble cependant signifi-

catif pour des oiseaux à cycle si régulier<sup>1</sup> et il pourrait être dû à l'apparition précoce de la glace de mer en 1969, ce qui a retardé l'arrivée à la nage des manchots.

Les premiers retours de femelles, venant relayer les mâles couveurs, accusèrent un retard de 15 jours sur la moyenne des observations antérieures, ce qui est considérable. La facilité d'observation des arrivées de femelles élimine cependant tout risque d'erreur et fait de cette date un excellent repère. Ce retard était prévisible, étant donné l'étendue et l'épaisseur de la glace de mer et nous avons même été étonné par son peu de répercussion sur la colonie : les mâles couveurs restèrent calmes pendant ces deux semaines supplémentaires d'attente et il semble bien qu'à l'échelle de l'espèce, ou même d'une vie de Manchot empereur, ce phénomène ne soit pas aussi exceptionnel qu'on pourrait le penser. Ce fait montre, de plus, que le comportement de cet oiseau — à Pointe Géologie du moins — présente une « marge de sécurité » confortable, ce qui lui permet de faire face à des imprévus climatiques divers.

La mer libre se trouvait à cette époque, d'après des relevés des satellites artificiels, à environ 200 km de la colonie, mais les manchots se nourrissaient en accédant à la mer par les trous de phoques de Weddel. Ces orifices se trouvaient parfois à quelques kilomètres de la colonie. L'arrivée retardée des femelles ne semble donc pas seulement due à la distance qu'elles avaient à couvrir, mais aussi à la difficulté de se nourrir en l'absence d'eau libre<sup>2</sup>.

La dislocation de la colonie a, comme en 1968, été tardive par suite de la solidité de la glace de mer, beaucoup de poussins en mue partant alors vers le large sur les plaques de glace (floes).

### C. — LA MORTALITÉ

L'effectif de la colonie a été évalué en 1969 à  $12\,500 \pm 500$  individus. Le comptage direct des poussins à la fin du cycle reproducteur a donné un total de  $3\,985 \pm 25$ , ce qui constitue une production moyenne par rapport aux autres années. Une publication ayant déjà été consacrée à l'étude des paramètres de mortalité à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie, nous nous limiterons donc à une comparaison des chiffres de 1969 avec ceux des années précédentes.

Comme chaque année les adultes trouvés morts à la colonie furent peu nombreux. Un mâle et une femelle sont décédés des suites d'une blessure occasionnée probablement par un léopard

---

(1) Ce qui est dû à la nécessité impérieuse pour cette espèce de faire coïncider exactement cycle de reproduction et cycle de la glace de mer (Stonehouse, 1953).

(2) Il est probable cependant que les manchots comme les phoques utilisent pour respirer les poches d'air existant sous la glace.

de mer<sup>1</sup>. Un mâle mourut sans cause apparente et quatre femelles des suites d'accidents de ponte. Ce résultat est voisin de ceux des autres années (la moyenne sur douze ans est en effet de 0,41 %, pour une population d'environ 12 000 individus).

La mortalité au stade œuf s'éleva à 551 unités, ce qui représente une valeur assez basse (9,05 % par rapport aux poussins éclos pour 1969 et 11,08 % en moyenne sur douze ans). Par contre, la mortalité des poussins fut très forte (1 547 décès, soit 28 % par rapport aux poussins éclos, alors que la moyenne sur douze ans fut seulement de 19 %). Cette forte mortalité des poussins nous semble liée au pouvoir de refroidissement de l'atmosphère, mais aussi à l'étendue de la glace de mer en 1969 ; l'absence de failles a dû gêner considérablement l'alimentation des poussins<sup>2</sup>.

#### D. — LE CONTROLE DES BAGUÉS

Chez *Eudyptes chrysocome* (Warham, 1963), *Eudyptula minor* (Kinsky, 1960) et *Eudyptes robustus* (Stonehouse, 1971), la coloration et la taille du bec permettent de différencier mâles et femelles. Chez le Manchot empereur, un tel dimorphisme sexuel paraît absent.

La détermination du sexe peut cependant être effectuée par différentes méthodes, suivant l'époque :

- à l'arrivée, les mâles sont beaucoup plus gros que les femelles ;
- lorsque le couple est formé, les mâles, presque toujours plus gros que leur partenaire, les précèdent sauf exceptions (deux sur cinquante couples « sexés » ainsi) ;
- après la ponte, le cloaque est dilaté chez la femelle ;
- pendant le premier transfert, l'oiseau qui cède l'œuf est la femelle qui vient de le pondre ;
- ce sont les mâles qui assurent presque entièrement l'incubation ; ils sont seuls à la colonie en juin ;
- pendant le deuxième transfert, l'oiseau au plumage sale et terne est un mâle qui est sur le point de partir et cède son œuf.

Toutes les fois où cela est possible, nous préférons cependant diagnostiquer le sexe des oiseaux d'après leur chant (cf. Signaux

---

(1) De nombreux manchots arrivent à la colonie avec des blessures impressionnantes. A ce fait déjà signalé, nous voudrions ajouter que le processus de cicatrisation nous paraît singulièrement rapide et efficace : un manchot arrivé le 9 octobre avec une entaille de 15 cm sur 5 cm et de 3 cm de profondeur était alerte moins d'un mois après ; le 2 avril, le mâle bagué AA 3 058 se trouvait à terre, un lambeau de peau pendant laissait voir une entaille très profonde à la cuisse, nous l'avons contrôlé tout au long du cycle reproducteur marchant, puis en couple, enfin élevant son poussin. Il est possible que ces cicatrisations spectaculaires soient dues à l'asepsie du milieu antarctique.

(2) En 1968, la mortalité fut à peine moins forte et la glace de mer très résistante aussi.

senores). Sur plusieurs milliers de chants, nous avons seulement été indécis dans deux ou trois cas. Notre diagnostic a été confirmé, chaque fois que les observations furent assez nombreuses, par le rôle des oiseaux bagués au cours du cycle reproducteur.

440 oiseaux bagués, dont 200 par nous, furent contrôlés aux jumelles presque chaque jour. Nous pouvons ainsi confirmer la surabondance des femelles (9,3 % de plus que les mâles en 1969 d'après notre échantillonnage de bagués). Nous pensons que ce sex-ratio est dû à la prédation par les léopards de mer qui s'attaquent préférentiellement aux mâles qui arrivent obèses à la colonie et en partent très amaigris. Nous pouvons confirmer aussi la faible fidélité des couples d'une année à l'autre (sur 41 couples bagués ou contrôlés en 1967, 6 seulement se sont réformés en 1968, et 2 en 1969). Nous attribuons ce fait, exceptionnel chez les Sphéniscidés, à l'absence de ce lieu de rencontre que constitue un nid et à la pression exercée par les femelles surnuméraires sur les mâles célibataires. Une certaine fidélité des couples existe cependant puisque nous en avons contrôlé un qui se maintient depuis trois années consécutives et un autre depuis quatre.

Sur les 216 reproducteurs contrôlés en 1967 et 1969, 2 % seulement ne revinrent pas en 1968 : les Manchots empereurs se reproduisent donc chaque année à la différence du Manchot royal *Aptenodytes patagonica* qui se reproduit deux fois en trois ans d'après Stonehouse (1960).

Le premier manchot bagué *pullus* s'est reproduit en 1969. Il s'agissait d'une femelle âgée de quatre ans. Nous pensons que la maturité sexuelle doit être atteinte en moyenne vers six ans, chez les femelles avant les mâles (cf. Richdale, 1957 pour *Megadyptes antipodes*).

Les retours d'oiseaux bagués *pullus* (14 cas) ont présenté la particularité, en 1968 comme en 1969, d'avoir lieu principalement en septembre et en octobre. Comment expliquer ce fait ? L'arrivée des manchots sur leur aire de reproduction est probablement réglée sur les variations annuelles de la photopériode. Il est possible que les jeunes qui ne sont pas encore reproduits, n'ont pas non plus « accordé » leur « horloge interne » avec l' « horloge astronomique ». La durée des jours étant la même en septembre-octobre qu'en mars-avril, certains individus se trompent de saison.

Nous avons profité des baguages que nous avons effectués pour faire quelques expériences. Sur 58 couples séparés complètement et dont les partenaires furent maintenus hors de vue l'un de l'autre après baguage, 4 seulement ne se sont pas reformés et 4 n'ont pu être suivis ; il y eut donc 92,60 % de retrouvailles. Cette expérience confirme celle de Mougín (1966, p. 213) : si les oiseaux se perdent de vue, les partenaires se retrouvent en chantant. Un quatuor bagué et séparé a abouti à la formation d'un seul couple, le mâle et la femelle restants ayant trouvé d'autres partenaires.

Par contre, deux trios séparés ont donné chacun un couple ; ils étaient constitués dans les deux cas, de deux femelles et d'un seul mâle. La femelle surnuméraire s'est remise en couple dans un cas, et est restée « inemployée » dans l'autre. La composition habituelle des « trios » avait déjà été établie par la dissection des participants, et notre expérimentation ne fait que confirmer leur caractère éphémère (Prévost, 1961, p. 87). Ces groupes sont le résultat de la compétition de deux femelles pour un mâle et se disloquent par abandon d'une femelle ou par éclatement du groupe.

#### E. — UN GROUPE DE REPRODUCTEURS ÉGARÉ

En début de cycle de reproduction, des camarades, au retour d'une promenade dans le glacier de l'Astrolabe, nous signalent des manchots en nombre, isolés loin de la colonie. Après nous être rendus sur place nous constatons, en effet, l'existence de deux groupes : l'un de 200 oiseaux entre les deux premières langues glacières (fig. 1, emplacement N° 1) et l'autre d'environ 300 oiseaux devant la première langue glaciaire de l'Astrolabe. Le 29 avril, les oiseaux sont à la même place mais le groupe le plus proche de la colonie a diminué, de nombreux oiseaux contournant la langue glaciaire et se dirigeant vers la colonie. Le 30 avril, le groupe du fond du glacier est stationnaire mais l'effectif du groupe du bout de la langue glaciaire est tombé à la centaine. Au début de mai, seul le groupe du fond du glacier demeure, entouré de déjections ; il se déplace souvent de quelques mètres contre la falaise de glace. A la mi-mai, les pontes ont lieu. Le 28 mai, il reste 47 oiseaux dont 45 couveurs, et nous observons le dernier transfert d'œuf et le départ de la femelle. Au 18 juin, il reste 43 couveurs ; la tortue, compacte, s'est déplacée de plusieurs centaines de mètres et tend à sortir du cul-de-sac (emplacement N° 2). Le 29 juin, 41 couveurs stationnent au même emplacement. Au 4 juillet, la « tortue » s'est un peu déplacée ; elle comprend 41 manchots dont 37 couveurs. Sur les 4 oiseaux non-couveurs, trois au moins sont des reproducteurs « malchanceux », car ils ont abandonnés leur œuf devant nous. Le 8 juillet, 36 Manchots empe-reurs, tous couveurs, sont abrités derrière un minuscule iceberg (emplacement N° 3). Au 17 juillet, le groupe de 29 couveurs s'est avancé encore (emplacement N° 4). Entre le 18 et le 22 juillet, les éclosions et les abandons se succèdent. Ne pouvant baguer les couveurs, nous les aspergeons de bleu de méthylène. Au 20 juillet, 31 oiseaux dont 29 couveurs se sont encore déplacés vers le large d'une cinquantaine de mètres. Le 23 juillet, le groupe éclate : beaucoup abandonnent l'œuf ou le poussin et partent vers la mer. Quelques-uns tentent de rejoindre la colonie distante de 5 km à vol d'oiseau ; nous en rencontrons quatre près de l'île Claude Bernard se déplaçant en équilibre sur leurs bourrelets plantaires,

leur poussin sur les pattes. Le 24 juillet, nous retrouvons deux couveurs tachés de bleu dans la colonie de Pointe Géologie (emplacement N° 5).

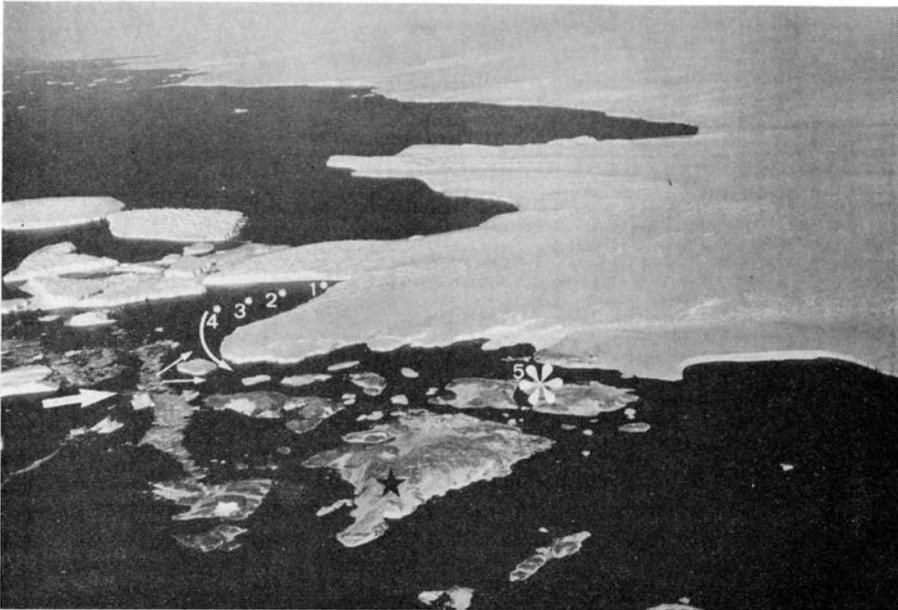


Figure 1. — Cette photographie a été prise d'hélicoptère, pendant la campagne d'été 1968-1969.

On aperçoit l'archipel de Pointe Géologie libéré des glaces et, au premier plan, l'île des Pétréls (l'emplacement de la base a été signalé par une étoile noire.) En arrière-plan, on aperçoit le glacier de l'Astrolabe et le continent antarctique. Les colonies de Manchots empereurs arrivent sur la glace de mer par la direction indiquée par la flèche blanche et épaisse. La plus grande partie a suivi la flèche fine du bas. Un groupe a suivi la flèche fine du haut, il a été stoppé à l'emplacement 1 par le front du glacier. La formation des couples, la ponte et l'incubation ont cependant eu lieu mais le groupe de couveurs a tenté de sortir du cul-de-sac en suivant le chemin inverse. Il est passé de l'emplacement 1 à 2, puis 3, enfin 4 où la dispersion a eu lieu. La plupart des couveurs sont partis se nourrir en mer, quatre ont essayé de rejoindre la colonie en suivant le chemin indiqué par la flèche courbe. Deux couveurs sont arrivés à atteindre la colonie de reproduction indiquée par un astérisque blanc (emplacement 5).

*Cliché Expéditions Polaires Françaises.*

Quelle a bien pu être la cause du choix de ces emplacements imprévus ? Il ne semble pas s'agir d'un dédoublement de la colonie originelle mais plutôt, à notre avis, d'une erreur d'orientation. Penney et Emlen (1963 et 1967) ont montré que les Manchots adéliés utilisaient le soleil pour se diriger et qu'il suffisait que le ciel soit couvert pour que la direction soit perdue. Il est probable que les Manchots empereurs emploient la même technique et aboutissent parfois aux mêmes erreurs.

Au début du cycle reproducteur, le groupe de Manchots empereurs qui se trouvait au bout du glacier de l'Astrolabe a retrouvé son chemin et a regagné la colonie. Seul le groupe qui était de l'autre côté de la langue glaciaire a continué vers le sud et s'est trouvé bloqué par la muraille de glace dans l'impasse formée par les deux premières langues glaciaires. Ce groupe se trouvait alors séparé de la colonie par la faible épaisseur du glacier à cet endroit (au maximum deux kilomètres) mais ne pouvait effectivement rejoindre l'emplacement traditionnel qu'en contournant la première langue glaciaire soit un trajet minimum de six kilomètres. En fin de compte, il semble qu'une erreur de quelques degrés ait conduit le groupe dans ce cul-de-sac et lui ait posé un problème classique de détour que les Manchots empereurs, pas plus que les autres oiseaux, ne savent rapidement résoudre. Il a été avancé par Heinroth (cité par Chauvin, 1969) que cette lacune était due à la faculté qu'ont les oiseaux de franchir les obstacles en volant. Or dans ce cas comme dans d'autres<sup>1</sup>, il semble que chez les manchots, qui ne volent plus depuis des millions d'années (Fürbringer, 1888 ; Simpson, 1946) ou qui n'ont jamais volé (Verheyen, 1958), l'aptitude à effectuer des détours soit néanmoins peu développée. Il est vrai qu'ils vivent aussi dans un univers aquatique à trois dimensions.

En règle générale, il semble que les Manchots empereurs s'orientent d'abord d'après la position du soleil, puis utilisent à courte distance des repères topographiques<sup>2</sup> et enfin retrouvent la colonie « à l'oreille » en entendant les chants à distance<sup>3</sup>.

Le faible succès de reproduction de ce petit groupe d'une cinquantaine de couveurs, soulève également quelques problèmes. Cet échec fait penser à l'« effet Darling » (1938). Mais en fait, plus qu'à l'absence d'une stimulation sociale suffisante, c'est probablement à l'insuffisance de protection contre le refroidissement d'une « tortue » trop petite qu'il faut penser. Bien qu'une colonie de Manchots empereurs ne soit pas formée de territoires juxtaposés comme chez le Manchot adélie (Tenaza, 1971), les couveurs périphériques sont beaucoup plus exposés au froid que les autres et ils doivent régulièrement venir se réchauffer à l'intérieur du groupe. Celui-ci doit donc être assez nombreux pour permettre cette « rotation » d'une partie des oiseaux à la périphérie sans que la déperdition calorifique entraîne une fonte trop rapide des réserves adipeuses. Une « tortue » de Manchots empereurs peut

---

(1) Nous avons vu, par exemple, des Manchots empereurs entourés de blocs de glace en sortir très difficilement.

(2) L'Archipel de Pointe Géologie forme un amas de rochers noirs très visible à partir du large.

(3) Ceci pourrait expliquer que certains manchots, arrivant les premiers, ont du mal à trouver l'emplacement traditionnel de la colonie et stationnent souvent en d'autres endroits plats comme « le pré » de l'île des Petrels.

être grossièrement considérée comme une demi-sphère. Or, dans une sphère, la surface croît au carré quand le volume croît au cube. Il est donc évident que plus la colonie est importante, moins le nombre des couveurs exposés au froid sera grand<sup>1</sup>. Ceci explique d'une part que, les jours de blizzard, les petites « tortues » éparpillées sur la glace de mer se regroupent en une ou deux

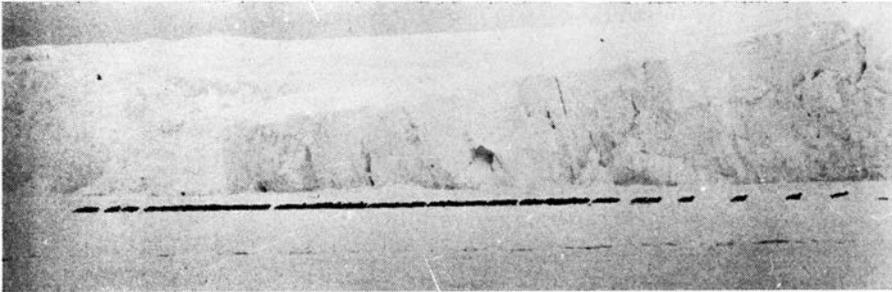


Figure 2. — Devant les falaises du glacier de l'Astrolabe, des Manchots empereurs en colonne glissent à plat ventre sur la glace de mer (« tobogganing »).

immenses « tortues » et, d'autre part, que l'effectif d'une « tortue » ne puisse descendre au-dessous d'un effectif minimum d'oiseaux. Les abandons d'œufs et de poussins dans notre groupe de couveurs égarés pourraient s'expliquer de cette façon<sup>2</sup> : L'effectif du groupe égaré était inférieur à la population minimum pouvant assurer une thermorégulation sociale durable. Lorsque l'amaigrissement des couveurs atteint la limite physiologique, les couveurs durent

(1) Allee et al (1949 : 397-399) estiment que ce phénomène de surface est applicable à tous les groupements animaux et végétaux.

(2) La plupart des abandons ont eu curieusement lieu chaque fois que nous visitons ces oiseaux — bien que nous restions à distance et ne faisons aucun geste brusque, ni ne poussions aucun cri. Ceci appuie l'hypothèse de Birr (1968) qui estimait que les facteurs habituels de mortalité (batailles, crevasses, « tortues », et dans notre cas perturbations humaines) n'étaient, généralement, que des « facteurs accidentels » qui permettent à l'oiseau d'extérioriser sa « motivation d'abandon ». Nous ajouterons qu'il s'agit plutôt, à notre avis, d'un conflit entre deux motivations opposées : incuber et manger. Lorsque les réserves de graisse s'épuisent, la pulsion de reproduction (survie de l'espèce) reste identique, mais la pulsion d'alimentation (survie de l'individu) augmente jusqu'à égaler la première. Il suffit alors d'un incident minime pour faire pencher la balance du côté de la survie de l'individu qui, de toute manière, paraît l'emporter et se serait manifestée à brève échéance même sans « cause » extérieure. L'abandon est alors possible, le stimulus œuf ou poussin disparaissant, seul le besoin de s'alimenter demeure et le manchot part vers la mer (« When the adult is kinaesthetically at rest because of a full stomach, the instinct to brood is paramount. When the internal pressure subsides through a period of digestion and excretion, the brooding reaction is inhibited, and the offspring is turned out to the none too tender mercies of adults which are conditioned to receive it. » Murphy, 1936, p. 361.)

abandonner la reproduction pour s'alimenter. Nous évaluons à environ 300 individus l'effectif minimum d'une colonie de Manchots empereurs dans le climat de Pointe Géologie<sup>1</sup>. Toute situation faisant tomber la population au-dessous de ce seuil aurait vraisemblablement des conséquences extrêmement graves, à moins d'un apport important de jeunes reproducteurs l'année suivante.

## II. — LE REPERTOIRE COMPORTEMENTAL DU MANCHOT EMPEREUR.

### A. — INVENTAIRE ET SIGNIFICATION DES SIGNAUX OPTIQUES.

1. — *La posture de défense.* — L'oiseau se tient ailerons légèrement écartés, la tête très en arrière, et le bec levé (fig. 3). La posture de défense est vue seulement lors des « trios » ou lorsqu'un oiseau traverse un groupe. Le manchot cherche alors à éviter les coups de bec à la tête. Cette posture est déterminée par la nécessité immédiate et n'a pas la valeur d'un signal.

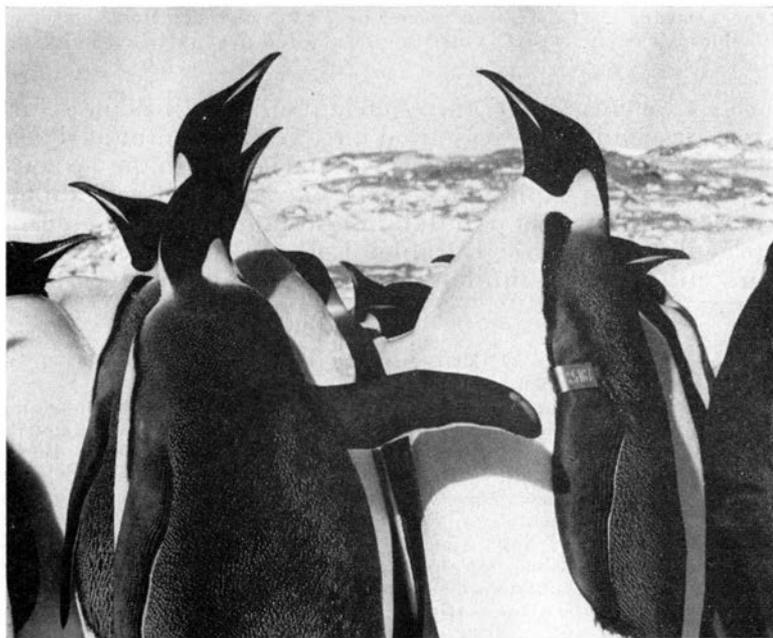


Figure 3. — *Un trio.* Les oiseaux se tiennent dans la posture défensive pour éviter les coups de bec, l'un d'entre eux est bagué, son voisin va lui donner un coup d'aile.

(3) La colonie de Dion Island, la plus petite connue, n'est pas plus importante (Budd 1961) et elle peut même descendre à un effectif encore moindre (Stonehouse 1953). Ceci s'explique, sans doute, par son climat exceptionnellement doux.

2. — *La posture d'attaque.* — L'oiseau fait face et tient les ailerons levés, prêts à frapper ; le cou est tendu et le bec avancé vers l'ennemi pour pincer ; le manchot émet simultanément un grognement. Cette attitude est employée contre un congénère, un Skua, un Pétrel géant, ou parfois l'homme. Elle constitue un mouvement d'intention et un signal non ritualisé de menace.

3. — *Le balayage latéral de la tête.* — Le manchot rejette la tête en arrière, il la ramène vers l'avant en décrivant un demi-cercle latéral et pousse un grognement (fig. 4) ; le bec balaie ainsi la moitié de l'espace environnant (le « mouvement de la tête » de Prévost, 1961). Cette attitude est l'indice d'un bas degré d'agressivité ; elle est utilisée contre un prédateur en vol ou contre un ennemi éloigné <sup>1</sup>. Elle est aussi dirigée vers un congénère qui passe

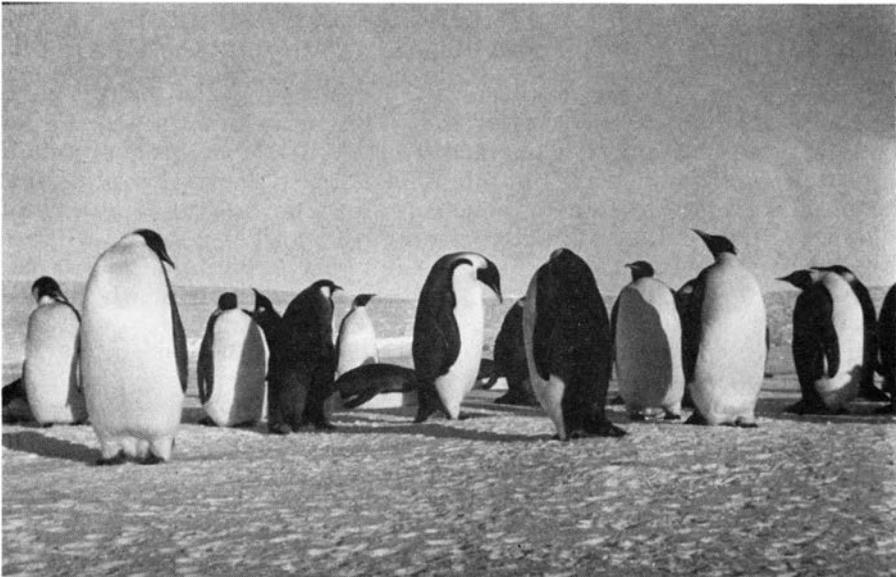


Figure 4. — *La parade.* Un oiseau au milieu du groupe et vu de côté est en train de chanter. Un oiseau de sexe opposé, visible de dos, s'approche du chanteur pour entamer la parade mutuelle. Les oiseaux, situés à droite, esquissent des « balayages latéraux de la tête » agressifs contre le chanteur. Un Manchot, au premier plan et à gauche, est en plein « frottement de la zone auriculaire sur l'épaule ». Sur sa gauche et derrière lui, un oiseau est occupé par le toilettage des plumes de son cou. On aperçoit en partie, au milieu et en arrière-plan, deux Manchots se reposant et se rafraichissant à plat ventre dans la neige.

---

(1) Si un homme s'avance vers un Manchot empereur, l'oiseau commence souvent par effectuer un « balayage latéral de la tête » puis, s'il est agressif, il passe à la « position d'attaque » décrite précédemment. S'il est craintif il fuit sur le ventre (« tobogganing »).

à proximité et peut se terminer par un coup de bec. Il s'agit sans conteste d'une attitude agressive, mais sous forme de mouvement d'intention ritualisé, puisque son efficacité est quasiment nulle à la différence des précédentes. Dans 52 % des cas (sur 108 chants) le « balayage latéral de la tête » a suivi l'émission du chant (cf. tableau 2) ce qui montre que le lien étroit entre agressivité et sexualité existe encore dans cette espèce où la distance individuelle est nulle. Cependant malgré l'absence de nid, nous estimons que le territoire du Manchot empereur n'a pas totalement disparu, mais qu'il est représenté par son propre corps, en particulier sa poche incubatrice : l'oiseau, dans ce cas, transporte donc son territoire avec lui et le défend, balayant par demi-cercle de la tête ses environs immédiats. Cette attitude aurait donc une signification territoriale, cette interprétation étant appuyée par l'accroissement manifeste en force et en nombre des « balayages latéraux de la tête » à tous les moments cruciaux du cycle reproducteur, où l'animal semble avoir besoin de s'isoler (formation du couple, copulation, ponte, échange des œufs ou des poussins).

4. — *Le battement d'ailerons.* — Le manchot agite ses ailerons comme s'il voulait s'envoler (fig. 5). Cette attitude apparaît lors de tout événement inhabituel. On l'observe chez les poussins. Elle est communicative et constitue le plus souvent un signal d'alerte. Elle semble traduire le « malaise » et l'agressivité diffuse de l'oiseau devant un danger éventuel<sup>1</sup> ; elle dénote un niveau très bas d'agressivité et apparaît souvent, juste avant le « balayage latérale de la tête ». Ces battements d'ailerons n'ont pas une fonction toujours précise. Parfois ils traduisent seulement une excitation. Ainsi, lorsqu'un partenaire est fortement motivé, il peut garder les ailerons levés pendant le chant et même les agiter<sup>2</sup>. L'origine de ce battement d'ailerons est difficile à établir : ils constituent vraisemblablement des mouvements d'intention soit pour frapper avec les ailerons, soit pour fuir en nageant. Nous penchons plutôt pour la seconde hypothèse, car les battements rapides d'ailerons sont généralement associés à des « bâillements » rythmiques. Or la nage des Manchots empereurs est entrecoupée d'apparitions régulières à la surface pendant lesquelles les oiseaux reprennent leur souffle. Quoi qu'il en soit, il s'agit d'un comportement élémentaire qui, bien qu'ayant perdu sa fonction originelle, ne s'est pas spécialisé pour autant. Il n'en remplit pas moins une fonction sociale indispensable chez cette espèce grégaire à l'extrême.

---

(1) Caché, nous avons compté trois battements d'ailerons en une minute dans un groupe d'une centaine de Manchots empereurs ; à découvert, nous en avons provoqué une cinquantaine dans le même temps.

(2) Ceci se rapproche des piétinements d'excitation observés souvent chez le partenaire qui désire prendre l'œuf ou le poussin.

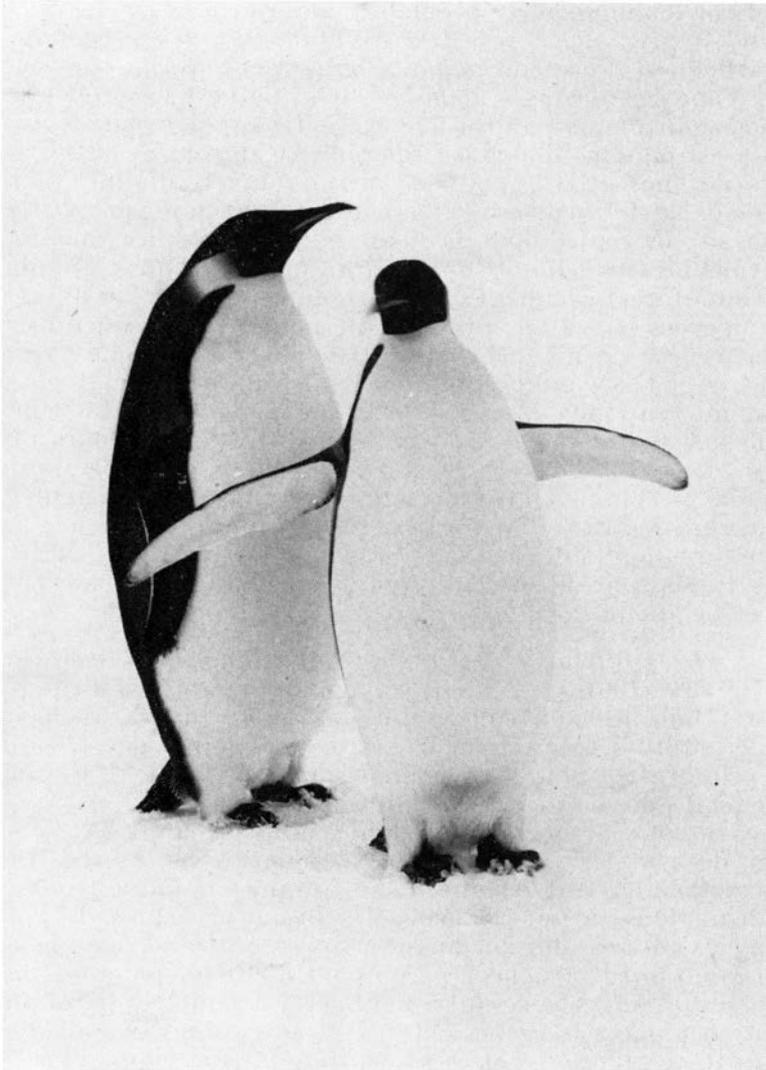


Figure 5. — Un couple de Manchots empereurs où, inhabituellement, la femelle, reste face à l'observateur. La femelle vient de battre des ailerons, elle est en train de secouer le bec. La photographie a été prise durant la formation du couple et le mâle en second plan est plus gros que la femelle.

5. — *Les attitudes de bien-être.* — Sous cette dénomination voisine de l'expression anglaise « comfort movements », nous groupons des comportements individuels qui ne transmettent aucun message au groupe, mais qui constituent un « stock comportemental » à partir duquel des attitudes plus ritualisées ont pu évo-

luer. Leur connaissance préalable aidera donc à comprendre l'origine de ces dernières. *Les attitudes de décontraction* sont essentiellement représentées par le bâillement, qui peut aussi faire partie d'une posture plus élaborée où la tête est levée et les deux ailerons sont plaqués contre le corps<sup>1</sup>. Le *repos à plat ventre sur la glace* est pour le Manchot empereur un moyen de lutter contre l'excès de chaleur : le couveur qui, en hiver, mettait le moins possible de surface corporelle en contact avec la glace, peut en été s'étaler sur le ventre dans la neige et garder le bec ouvert pour se rafraîchir. *Les activités de toilette* (analogues au « grooming » des mammifères) occupent une place énorme dans la vie du Manchot empereur (fig. 4) ce qui explique peut-être l'absence de parasites externes. Le manchot sortant de l'eau se secoue vigoureusement, sèche ses plumes puis à l'aide du bec remet en place méthodiquement son plumage. De la même manière, les couveurs passent une bonne partie de leur temps à ordonner leurs plumes en particulier celles du ventre. Il n'y a pas de « toilettage mutuel » (« mutual preening ») comme chez les autres Sphéniscidés<sup>2</sup> ou comme chez les Procéllariformes, ce qui donne lieu à une acrobatie impressionnante lorsque l'oiseau veut, avec ses griffes, se gratter la tête par-dessus l'aileron, en prenant appui sur la patte libre et la queue.

6. — *Le frottement de la zone auriculaire sur l'épaule*<sup>3</sup>. — Pour Prévost (1961, p. 85), « il se peut que ce mouvement précis, propre à tous les nouveaux venus, ait pour but de dégager les conduits auditifs externes de l'oiseau, une bonne acuité auditive étant primordiale pour la reconnaissance des voix ». En fait, ce mouvement s'observe en de multiples circonstances. Il est fréquent chez les oiseaux arrivant à la colonie, mais aussi chez les oiseaux venant de chanter ou plus généralement dans toute situation conflictuelle (fig. 4). L'origine de ce comportement se trouve probablement dans la toilette. Ainsi les oiseaux sortant de l'eau se frottent les plumes du cou aussitôt après s'être secoués le corps. Nous avons pu déclencher ce comportement en peignant la tête de quelques manchots, ce qui les obligeait à remettre leurs plumes du cou en place par ce procédé. Mais ce comportement survient cependant, le plus souvent, sans cause évidente. Nous nous étions demandés si cette attitude ne faisait pas partie de la parade sexuelle du Manchot empereur, car elle succède souvent aux

---

(1) Alors que les oiseaux étirent généralement la tête et la patte d'un côté puis de l'autre, le Manchot empereur s'étire des deux côtés à la fois.

(2) Le lien étroit entre agressivité et toilettage mutuel a été établi par Lack (1956), Goodwin (1960), Sparks (1962, 1965). L'agressivité du Manchot empereur est, peut-être, si faible que les partenaires n'ont pas besoin de la neutraliser par ce genre de comportement.

(3) Expression empruntée à Isenmann (1971).

chants. Les comptages montrent qu'elle ne survient, immédiatement après le chant, que dans 17 % des cas (sur 108 chants, tableau 2) ; il fallait donc lui chercher une autre signification. En mettant des groupes de Manchots empereur en situation conflictuelle, nous avons obtenu des résultats, que nous détaillerons à la fin de ce chapitre, qui montrent que sur 750 réponses, il y a eu 118 frottements de la zone auriculaire sur l'épaule, ce qui constitue le plus fort pourcentage (15,7 %) pour une réponse qui n'avait aucune relation évidente avec le problème posé (cf. tableau 5). Nous en sommes donc arrivés à considérer cette attitude hors de propos comme une activité de déplacement (ou de substitution) c'est-à-dire un exutoire à une pulsion interne dont l'expression habituelle serait « bloquée ». Il est courant que des attitudes de toilette se transforment en activités de déplacement puis se ritualisent en s'incorporant aux parades nuptiales (lissage des plumes chez l'Avocette d'Europe, la Tadorne, la Sarcelle d'été, le Canard mandarin, etc...). Si ce troisième stade (intégration à une nouvelle séquence comportementale) n'est pas visible dans notre espèce, le deuxième (activité de déplacement) nous permet d'expliquer pourquoi cette attitude apparaît dans des circonstances aussi diverses que la rencontre de deux groupes de manchots marchant en sens inverse loin de la colonie<sup>1</sup> ou l'attente d'un millier de femelles devant une zone d'eau libre où nage un Léopard de mer. L'avantage d'une meilleure audition ne semble pas, dans ce cas, évident. Chaque fois qu'un conflit apparaît, c'est-à-dire que deux pulsions s'annulent (Van Iersel et Bol, 1958), l'activité de déplacement la plus fréquente chez le Manchot empereur est « le frottement de la zone auriculaire sur l'épaule ». Nous avons pu vérifier expérimentalement cette hypothèse : lorsque nous barriions le chemin aux manchots, lorsque nous imitions le chant du poussin ou le cri de ralliement de l'adulte, les oiseaux réagissaient le plus souvent à ces problèmes inhabituels par le comportement étudié ici. Cette attitude est d'ailleurs très proche du « balayage latéral de la tête » et il est compréhensible que l'agressivité contenue dans ce mouvement trouve souvent son exutoire dans l'activité de toilette qui nous occupe. Les deux mouvements sont d'ailleurs si voisins qu'ils ont tendance à s'articuler dans une même séquence comportementale. Dans 50 % des cas (19 sur 38 « balayages latéraux de la tête », succédant à un chant, cf. tableau 4) nous avons observé les deux attitudes en succession. Il s'agit là du problème général de la genèse d'un comportement complexe (Morris, 1956 ; Andrew, 1956 a et c) où le chant serait toujours suivi du « balayage latéral de la tête », puis du « frottement de la zone auriculaire ». Nous avons donc là un bon exemple

---

(1) Cet animal est si grégaire que les deux groupes ont tendance à se fondre et à aller dans la même direction.

d'attitudes utilisées d'abord dans leur contexte primitif puis — et à la fois — comme activités de déplacement, et enfin qui forment une séquence comportementale. Il semble que cette similitude dans les deux mouvements soit à l'origine du « choix » du « frottement de la zone auriculaire » plutôt que d'autres attitudes de toilette pourtant très fréquentes, comme le secouage au sortir de l'eau. Par ailleurs, l'importance d'une bonne audition pour l'espèce a pu également jouer un rôle dans le « choix » de cette activité de déplacement.

7. — *Le secouement du bec.* — L'oiseau secoue vigoureusement la tête dans un plan horizontal (fig. 5) et ceci dans de multiples circonstances, mais surtout immédiatement après le chant (21 % des cas sur 108 chants, tableau 2). Cette attitude soulève les mêmes problèmes que le frottement de la zone auriculaire, elle peut être provoquée expérimentalement par l'injection d'une solution de chlorure de sodium (Schmidt-Nielsen et Sladen, 1958, chez le Manchot de Humboldt). Elle a donc un point de départ physiologique et, effectivement, il est parfois possible de voir des gouttelettes d'eau projetées par le secouement du bec. Ce mouvement est d'ailleurs fréquent chez les oiseaux de mer, car ces derniers possèdent une glande supraorbitaire qui concentre le chlorure de sodium excédentaire du milieu intérieur (Mac Farland, 1959, chez *Aptenodytes forsteri*, *A. patagonica*, et d'autres oiseaux de mer) et permet de l'évacuer par les narines grâce au mouvement décrit (« Head Flapping » des auteurs anglais). Il est de la même manière compréhensible que le chant, en provoquant un dégagement de vapeur d'eau qui se condense au contact de l'air froid, fasse parfois apparaître au bout du bec des gouttes qui seront évacuées par le « secouement du bec ». Cependant, cette attitude se manifeste aussi — et plusieurs fois de suite — dans des situations conflictuelles. Il faut alors, comme précédemment, parler d'activité de déplacement (5,4 % pour 750 attitudes conflictuelles, tableau 5). Nous sommes aussi conduits à l'envisager comme un élément possible de la parade nuptiale, mais le pourcentage trop faible (21 % de « secouements du bec » après 108 chants, tableau 2), et le fait que des couples durables puissent se former en son absence, laissent penser qu'elle n'est encore qu'un élément accidentel de la parade.

8. — *La déglutition.* — Nous pourrions reprendre à son propos le raisonnement déjà fait à propos du frottement de la zone auriculaire sur l'épaule. L'exemple est ici encore plus parlant puisque le mouvement de déglutition forme déjà une mini-séquence avec l'attitude précédente. Dans 86 % des cas, en effet, le « secouement du bec » est suivi d'un mouvement de déglutition (39 sur 45 observations après chants, cf. tableau 4). Ce mouvement

peut avoir une base physiologique<sup>1</sup> mais il constitue aussi une activité de déplacement et forme une séquence stéréotypée élémentaire qui aurait pu trouver sa place dans une parade nuptiale par exemple.

9. — *La courbette*<sup>2</sup>. — Nous pensons que cette posture (fig. 11), pour être interprétée correctement, doit être isolée et non pas incluse, comme cela a toujours été fait, dans des séquences dont les détails masquent la permanence de cet élément comportemental de base. Si nous faisons abstraction, pour un instant, du chant (isolé ou en couple) et de l'exhibition (de la poche incubatrice, de l'œuf ou du poussin) nous retrouvons, en effet, la même attitude, simple et originale, lors de tous les événements importants du cycle reproducteur<sup>3</sup>. Nous considérons « la courbette » comme l'élément fondamental de l'éthogramme du Manchot empereur. Il suffit d'y ajouter quelques autres éléments comportementaux, pour retrouver les différentes cérémonies qui accompagnent la formation du couple, la copulation, la ponte, le transfert de l'œuf et du poussin, et le nourrissage de ce dernier. L'origine de « la courbette » pourrait être la toilette de la région abdominale, et en particulier de la poche incubatrice, si fréquente pendant l'incubation, mais ce pourrait être aussi les soins de la couvée qui se donnent dans la même position. Son origine est incertaine car « la courbette » est complètement ritualisée. A la différence des précédentes attitudes étudiées, celle-ci a acquis une signification sociale et semble stimuler le partenaire et parfois même les autres membres de la colonie. Elle permet surtout, avec l'aide du chant, la synchronisation de l'excitation des deux partenaires pour aboutir à une coordination de l'acte final<sup>4</sup> (copulation, échange de l'œuf ou du poussin). Bien que le stade de ritualisation soit ici évident, le deuxième n'en est pas pour cela absent, comme le montrent nos comptages en situation conflictuelle : la toilette de la région abdominale occupe la huitième place parmi les 23 activités de déplacement répertoriées. On peut cependant se demander pourquoi « la courbette » s'est trouvée sélectionnée plutôt que « le frottement de la zone auriculaire sur l'épaule », « le balayage latéral de la tête » ou tout autre activité de déplacement plus fréquente. Il est probable que c'est le caractère spec-

---

(1) Rétablissement des pressions de l'oreille moyenne à la suite des secouements de tête d'après Isenmann (1971) ou, tout simplement, déglutition du surplus de liquide qui n'a pas été évacué à l'extérieur par les secouements de tête.

(2) Dénomination empruntée à Sapin-Jaloustre (1960). C'est, pour les auteurs anglais, le « dabbling » (Stonehouse, 1960) ou le « bowing » (Roberts, 1940).

(3) On peut se demander cependant si la légère inclination de la tête lors de l'émission du chant ne doit pas être différenciée de la profonde courbette qui précède l'exhibition de la poche incubatrice vide ou pleine.

(4) Le cycle de reproduction doit se dérouler sans perte de temps car il est lié, comme nous l'avons déjà signalé, à celui de la glace de mer.

taculaire de ce signal, c'est-à-dire sa perception claire et sans équivoque chez cette espèce à station verticale, qui lui donne toute son efficacité dans la transmission de l'information et qui l'a fait retenir des cours de l'évolution.

10. — *La parade mutuelle*<sup>1</sup>. — Elle succède au chant et/ou à la « courbette », les deux oiseaux sont très rapprochés, s'ap-

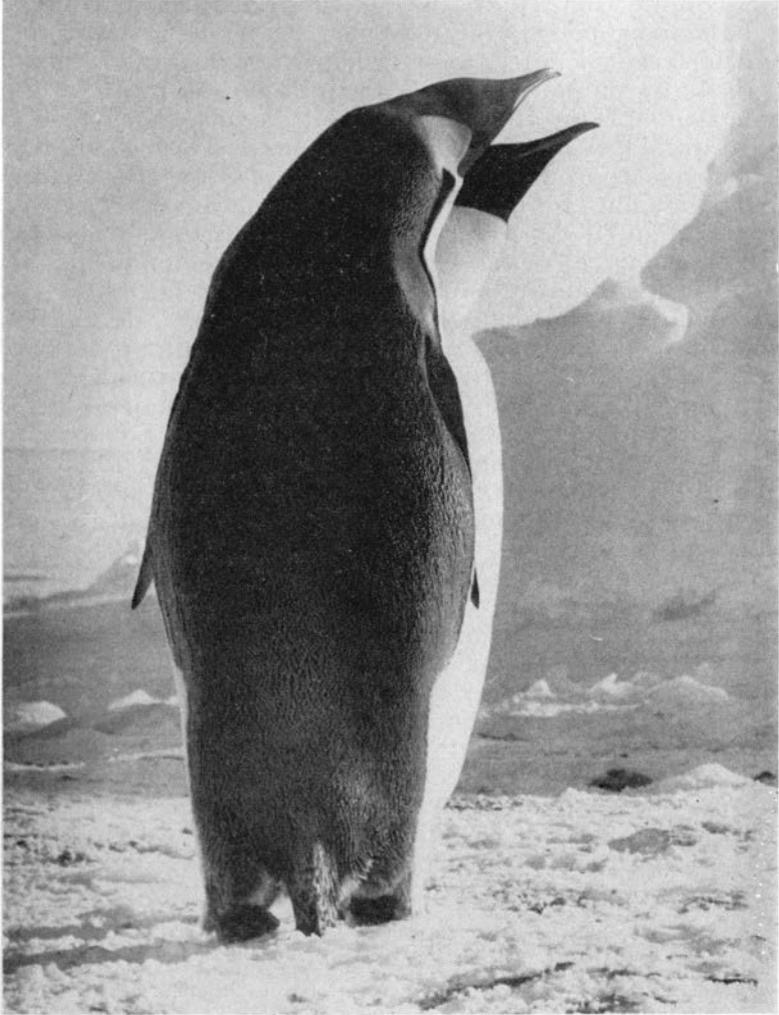


Figure 6. — *La parade mutuelle*. On aperçoit bien ici le gonflement des muscles du cou, l'extension du corps et l'engraissement des Manchots à leur arrivée à la colonie.

---

(1) Appelée aussi « face à face » par Prévost (1961).

puant parfois l'un contre l'autre. Les deux partenaires lèvent la tête, les muscles sont contractés. La posture, avec extension de tout le corps, est ainsi tenue dans une immobilité totale pendant plusieurs dizaines de secondes (fig. 6) puis les oiseaux reviennent au ralenti à une position plus « tassée » et plus habituelle. Souvent le « frottement de la zone auriculaire », le « secouement du bec » et la « déglutition » succèdent à cette posture. La « parade mutuelle » a lieu surtout en mars et avril lors de la formation des couples ; les oiseaux semblent alors au maximum de l'excitation, si l'on en juge par le gonflement des muscles du cou à cette époque. Tout au long de la période prépositale, puis à chaque rencontre, le couple répétera cette « parade mutuelle » ce qui laisse à penser que cette posture joue le rôle fondamental dans le maintien des liens du couple. Nous n'estimons pas cependant qu'elle ait une grande importance dans la reconnaissance individuelle, assurée semble-t-il chez cette espèce moins par la vision que par l'audition. La « parade mutuelle » apparaît aussi pendant l'élevage des poussins entre parents de sexes différents « se tenant compagnie » quelques instants<sup>1</sup>. Nous verrons dans le paragraphe III B que l'on peut considérer ce comportement ambigu comme une conséquence de l'absence de territoire. Il nous paraît encore plus difficile que pour la « courbette » de trouver l'origine de la « parade mutuelle » tant elle est « émancipée » : elle n'apparaît ni dans les attitudes de la vie quotidienne, ni dans les activités de substitution que nous avons répertoriées. C'est certainement l'attitude la plus ancienne, car on la retrouve (plus bruyante et plus mouvementée) chez toutes les espèces de Sphéniscidés<sup>2</sup> alors que la « courbette » ne serait pas ritualisée chez *Megadyptes antipodes* d'après Richdale (1951).

11. — *La démarche balancée*<sup>3</sup>. — Cette démarche chaloupée (fig. 7) semble une décomposition et une caricature de la démarche habituelle. Elle est très lente, saccadée, et succède à la « parade mutuelle ». Elle est à peine visible. Il faut beaucoup d'attention pour se rendre compte que la démarche du Manchot empereur se modifie réellement à ce moment. C'est une forme atténuée de ce que Stonehouse (1960) a décrit comme « advertisement walk » chez le Manchot royal : elle serait, d'après cet auteur, effectuée par le mâle comme une invitation pour la femelle à le suivre et amènerait à de nouvelles « parades mutuelles » qui renforceraient encore le lien initial. Il est courant de voir un mâle de Manchot

(1) Traduction de l'expression « Keeping company », créée par Richdale en 1945 pour l'espèce *Megadyptes antipodes* et reprise par Sladen en 1958 chez *Pygoscelis adeliae*.

(2) D'après ce que nous avons pu saisir des descriptions parfois incomplètes du comportement des six genres qui composent cette famille (nous avons cependant pu voir jusqu'ici quatre espèces sur dix-sept en train de se reproduire.)

(3) Suivant l'expression employée par Prévost (1961).



Figure 7. — *La démarche balancée*. On devine le déhanchement de l'oiseau qui suit, et qui est assez inhabituel, puisqu'il s'observe généralement chez l'oiseau qui précède.

empereur « entrainer » une femelle dans cette attitude et même revenir en arrière si elle ne l'a pas suivi. Or, comme nous l'avons signalé dans le paragraphe consacré à la détermination des sexes, et comme nous l'expliciterons au paragraphe III A, il est indispensable que la femelle reste en vue du mâle et le suive pas à pas tout au long de la période prépositale. Cette « démarche balancée » serait-elle un élément fixé de la parade nuptiale du Manchot royal et du Manchot empereur ? Elle semble pourtant à peine esquissée. Serait-elle en train d'apparaître — ou de disparaître — dans le comportement du genre *Aptenodytes* ? Il nous faudrait alors reconsidérer « le frottement de la zone auriculaire », « le secouement du bec », la « déglutition », « le balayage latéral de la tête » et la « démarche balancée », non plus seulement comme des activités de déplacement apparaissant occasionnellement dans la parade de Manchot empereur, mais comme les vestiges — ou les prémices — d'une séquence comportementale complexe. Serions-nous spectateur de la genèse — ou de la dégénérescence — d'une parade stéréotypée ?

12. — *Fréquence d'apparition des activités de déplacement*. — Nous avons vu comment des activités à base physiologique pou-

vaient se détacher de leur but primitif pour devenir des activités de déplacement, c'est-à-dire des substituts à une autre activité, et même parfois remplir une nouvelle fonction, sexuelle par exemple. Après avoir répertorié ces activités de substitution et mouvements d'intention, nous avons cherché à savoir si certaines faisaient partie de la parade nuptiale par le comptage des attitudes observées à la fin du chant (tableaux 2 et 3), comme nous l'avons vu précédemment. Puis nous avons cherché à connaître les séquences des deux attitudes les plus fréquentes et nous avons quantifié leur fréquence d'apparition par rapport à d'autres attitudes (tableau 4).

Enfin nous avons posé à quelques manchots, en de multiples occasions, un problème simple qui les mettait en situation conflictuelle. Nous nous plaçons sur leur chemin, entre eux et la colonie ou entre eux et la mer libre, suivant leur sens de marche. Nous choisissons un couloir entre deux îlots, par exemple. L'oiseau se trouvait alors pris entre l'envie d'atteindre son but (se nourrir à la mer, ou nourrir son poussin à la colonie) et la crainte de nous approcher. Cette situation artificielle n'était pas très éloignée de situations naturelles : il nous est souvent arrivé de voir des activités de substitution lorsqu'un parent perdait un poussin, ou lorsque des manchots ne pouvaient se baigner à cause de la présence d'un Léopard de mer (*Hydrurga leptonyx*). Ces conflits expérimentaux devaient nous apprendre tout d'abord que les Manchots empereurs ne songent pas, devant un problème, à se séparer mais se groupent tout au contraire davantage. Alors qu'il leur suffisait de se disperser pour nous contourner, ils formaient un bloc facile à arrêter et peu mobile. Il est vrai que, dans sa vie quotidienne, le Manchot empereur n'a guère à faire face qu'à deux dangers : la tempête de neige et le Léopard de mer (ou l'Orque *Orcinus orca* quand il est en pleine mer). Lorsqu'il se fait surprendre par le froid et la neige au cours de ses voyages alimentaires, il lui suffit de trouver quelques congénères pour former une « tortue » et supporter cette épreuve facilement. De même, si un Léopard de mer apparaît, il y a généralement un membre du groupe pour donner l'alarme, et, même si le pire se produit, il n'y a généralement qu'un manchot de tué, les autres ayant le temps de fuir, ce qui serait différent si les oiseaux pouvaient être attaqués séparément<sup>1</sup>. Le « panurgisme » du Manchot empereur est donc bien adapté aux conditions de vie antarctiques. Par ailleurs, et comme nous l'avons déjà vu à propos du groupe de couveurs égarés, on est surpris de voir combien les Manchots empereurs sont inaptes à effectuer des détours. Ils restaient bloqués dans les goulets et arrivaient très

---

(1) Welty (1934) a montré que des daphnies en groupes de densité forte avaient moins de pertes que les daphnies en groupes de densité moyenne car les prédateurs, des dorades, étaient continuellement tentés de passer d'une daphnie à l'autre avant d'avoir avalé la première.

TABLEAU 2

*Pourcentages d'apparition de la première attitude observée, après 108 chants.*

« Balayage latéral de la tête » .....	52 %
« Secouement du bec » .....	21 %
« Frottement de la zone auriculaire sur l'épaule »	17 %
Aucune attitude ne suit le chant .....	6 %
« Déglutition » .....	3 %
« Parade mutuelle » .....	1 %

TABLEAU 3

*Pourcentages d'apparition des deux premières attitudes, après 65 chants.*

« Balayage latéral de la tête » puis « frottement de la zone auriculaire » .....	35 %
« Secouement du bec » puis « déglutition » ...	33,3 %
« Balayage latéral de la tête » puis « secouement du bec » .....	15,8 %
« Balayage latéral de la tête » puis « parade mutuelle » .....	8,3 %
« Secouement du bec » puis « frottement de la zone auriculaire » .....	6,8 %
« Déglutition », puis « balayage latéral de la tête » .....	1,8 %

TABLEAU 4

*Pourcentages d'apparition des deux séquences les plus fréquentes.*

« Secouement du bec » suivi de « déglutition » ..	86 %	} sur 45
« Secouement du bec » suivi d'une autre attitude	14 %	
« Balayage latéral de la tête » suivi du « frottement de la zone auriculaire » .....	50 %	} sur 38
« Balayage latéral de la tête » suivi d'une autre attitude .....	50 %	

rarement à revenir en arrière pour prendre un autre chemin. Ici encore, nous voyons que cette espèce, particulièrement bien adaptée à son milieu si spécial, n'est pas capable d'innover. Enfin, l'agressivité loin de la colonie est encore plus faible qu'à son intérieur où elle est déjà peu marquée. L'influence de l'emplacement de reproduction sur l'agressivité se fait donc tout de même sentir sur ce manchot considéré comme non-territorial.

Si nous examinons le tableau 5 dans son ensemble, nous voyons que la première réaction (« Mouvement d'intention pour avancer » : l'oiseau tend le bec dans la direction envisagée) est adaptée à la situation bien qu'inefficace. Les suivantes comprennent surtout des comportements de toilette et sont tout à fait aberrants. Ils montrent que le Manchot empereur ne cherche même pas à surmonter l'obstacle, ni en règle plus générale à résoudre le conflit<sup>1</sup>. Le « déplacement » se fait au niveau le plus élémentaire, celui des attitudes de bien-être. Nous retrouvons dans ce tableau 5 toutes les activités de substitution décrites précédemment. Il est à noter dès maintenant que la fréquence d'apparition des attitudes lors d'un conflit expérimental n'est pas souvent liée à leur fréquence d'apparition après le chant. Le secouement du bec est quatre fois plus fréquent à la colonie qu'en dehors. Le « balayage latéral de la tête », mouvement agressif d'intention fréquent à la colonie (tableau 2), apparaît seulement en treizième position (tableau 5) loin de la colonie ce que nous interprétons comme la marque d'un territorialisme paradoxal chez cette espèce. Par contre, « le secouement du corps entier », qui n'apparaît presque pas avant ou après le chant, occupe dans le tableau 5 la troisième place hors de la colonie. Cette activité de déplacement provient sans doute du mouvement que les manchots font au sortir de l'eau. Elle se continue souvent par une « agitation de la queue » formant ainsi une séquence comparable à l'association « secouement du bec » — « déglutition ». Il est à noter que le chant de cour apparaît ici comme activité de substitution et que certains oiseaux se mettent dans la neige sur le flanc, puis font les mêmes mouvements qu'en mer lorsqu'ils nagent parfois sur le côté. Nous avons remarqué aussi que la présence de neige induisait le « tobogganing » et que cette technique de déplacement sur le ventre qui mettait le bec de l'oiseau au niveau du sol induisait à son tour, l'ingestion de neige. Ainsi une activité de déplacement, en variant la nature des stimuli offerts par le milieu extérieur, peut orienter l'activité de déplacement qui suivra. De plus, la proximité de l'observateur induisait des « frottements de la zone auriculaire sur l'épaule » alors que son éloignement permettait seul l'émission du

---

(1) « Why, after all, should a penguin need "brains" when its fundamental and inherited behavior pattern takes care of it through the seasonal cycle and the generations ? » (Murphy, 1936, p. 364.)

TABLEAU 5

*Pourcentages d'apparition des attitudes conflictuelles sur un total de 750 attitudes observées.*

---

Mouvement d'intention pour avancer .....	28,5 %
« Frottement de la zone auriculaire » .....	15,7 %
Secouement du corps entier .....	10,6 %
Agitation de la queue .....	6 %
Secouement du bec .....	5,4 %
Déglutition .....	4,8 %
Bec sous l'aile .....	4,5 %
Toilettage de la région abdominale .....	4 %
Toilettage du cou .....	3,1 %
Bâillement .....	2,9 %
Toilettage du dos .....	2,6 %
Battement d'ailes .....	2,4 %
Balayage latéral de la tête .....	2 %
Chant de cour .....	1,6 %
Grattage de la tête .....	1,2 %
Décontraction par étirement de tout le corps ..	1,2 %
Position de « toboganing » .....	0,9 %
Cri de colère .....	0,8 %
Absorption de neige .....	0,6 %
Marche sur quelques mètres .....	0,5 %
Cri de ralliement .....	0,5 %
Substitut de nage au sol .....	0,2 %

---

chant de cour. Le même stimulus externe dans deux situations correspondant à deux niveaux de crainte entraîne donc, dans ce cas, deux activités de déplacement complètement différentes.

13. — *L'ontogenèse du comportement chez le poussin.* — Nous avons tenté de condenser dans le tableau 6 l'ordre d'apparition des postures de l'adulte et les événements importants de la vie du poussin. Ce tableau résulte d'observations au jour le jour sur l'ensemble de la colonie et non sur les mêmes poussins, il doit donc être considéré comme une approximation.

Le poussin se nourrit très tôt, ce qui représente un tour de force puisqu'il lui faut se manifester par des cris et surtout se hausser au niveau du bec parental. Son attitude est remarquable pendant l'émission du chant : il soulève rythmiquement la tête à chaque cri. Ce mouvement s'ajoutant à la coloration de la tête (tours des yeux blancs cernés de noir sur un corps de couleur grise) constitue un stimulus parfait puisqu'il combine trois modes de signalisation :

TABLEAU 6

*Chronologie d'apparition des attitudes de l'adulte chez le poussin.*

---

1 <sup>re</sup> semaine :	Le poussin chante et se nourrit.
2 <sup>e</sup> »	Le poussin arrive à tenir sa tête droite.
3 <sup>e</sup> »	Toilette.
4 <sup>e</sup> »	Marche difficile.
5 <sup>e</sup> »	« Battement d'ailerons » et « Bâillement ».
6 <sup>e</sup> »	« Secouement du corps entier ». Station debout et course en déséquilibre perpétuel, thermorégulation imparfaite, premières émancipations et premières proies pour les Pétrels géants.
8 <sup>e</sup> »	Esquisses de « tortues » de poussins, position de sommeil (bec sous l'aile), rafraîchissement en s'étendant le ventre contre la glace, reconnaissance des parents (par certains), absorption de neige, agitation de la queue.
9 <sup>e</sup> »	Véritables « tortues » de parfois 200 poussins, grattage du dos, « tobogganing ».
11 <sup>e</sup> »	« Balayage latéral de la tête », coups de bec d'attaque, thermorégulation établie.
12 <sup>e</sup> »	« Posture d'attaque » et « cri de colère ».
13 <sup>e</sup> »	Position du couveur parfois (équilibre sur les bourrelets plantaires). Cri de frayeur, cri de ralliement.
18 <sup>e</sup> »	Mue.

---

un sonore (le chant) et deux optiques (mouvement et opposition blanc-noir). Cette adaptation s'explique par la nécessité dans ce climat froid d'un repérage immédiat lorsque le poussin tombe des pattes du parent ; elle n'existe pas chez le Manchot royal qui vit dans un climat tempéré.

Le comportement de toilette apparaît très tôt ce qui était prévisible. Le poussin marche tout d'abord les pattes très écartées même en courant, ce qui est peut-être un reste de l'habitude prise de poser ses pattes sur celles de l'adulte pour se faire véhiculer. Les jeunes deviennent bientôt trop gros pour s'alimenter entre les pattes de leurs parents. Ils chantent alors pour obtenir la nourriture et se tiennent quelques instants devant les adultes, apparemment pour se réchauffer le dos. Ils doivent quitter leurs parents peu à peu, l'émancipation étant en partie spontanée et en partie forcée. Le 7 septembre, un poussin est perdu par son parent, il court vers un groupe, est repoussé du bec par un couveur, chante, passe son bec sous l'aile, se secoue, défèque, se

secoue à nouveau, se gratte du bec la poitrine, secoue le bec et déglutit, marche, bat des ailerons et s'étire, marche et trouve refuge contre un adulte : nous retrouvons donc déjà les activités de déplacement ou les mouvements d'intention de l'adulte chez cet oiseau de 8 semaines.

## B. — INVENTAIRE ET SIGNIFICATION DES SIGNAUX SONORES.

Comme la quasi-totalité des oiseaux, les manchots ne paraissent pas utiliser l'odorat. Le Manchot empereur semble aussi utiliser relativement peu la vision, ce qui est étonnant. On pourrait expliquer cette anomalie par une adaptation de cette espèce à la vie sous l'eau et une inadaptation à la vision dans l'air, mais cela reste à prouver. L'audition, par contre, a une importance primordiale, comme le prouve une expérience simple de Prévost (1961, p. 76) : un Manchot empereur aveugle se dirige très bien vers ses congénères ; rendu sourd, au contraire, il tourne en rond.

1. — *Le cri de baignade*. — Prévost (1961, p. 77) l'appelle aussi « cri de satisfaction » et le compare au « coin-coin » des canards. Les oiseaux que nous avons vus poussant ce cri ne plongeaient pas mais s'ébattaient dans des flaques d'eau libre. Il est probable que ce cri joue un rôle dans le maintien de la cohésion du groupe en mer et permet son rassemblement lorsque les oiseaux reparaisent à la surface<sup>1</sup>.

2. — *Le coup de trompette*<sup>2</sup>. — Ce cri est émis le bec ouvert, en levant la tête et souvent en battant des ailerons, par des oiseaux généralement isolés<sup>3</sup>. Il leur est répondu et ils peuvent ainsi rejoindre le groupe. C'est en principe l'oiseau isolé qui se dirige vers le lieu à partir duquel ont été émises plusieurs réponses. Nous imitions ce cri pour savoir si un manchot se trouvait dans la zone que nous prospections et pouvions même attirer vers nous les arrivants à la colonie qui ne se rendaient compte de leur méprise qu'à une dizaine de mètres. Ce cri a donc une fonction importante puisqu'il permet aux oiseaux de retrouver plus facilement l'emplacement de la colonie (rôle d'orientation) et surtout de rester groupés (rôle de ralliement) face aux dangers éventuels que nous avons déjà signalés (tempêtes de neige en particulier). Sa portée atteint parfois deux kilomètres sur la glace de mer. Il dure environ une seconde, soit la moitié d'un chant de

---

(1) Il semble de plus que les manchots utilisent un sonar pour repérer leurs proies dans l'eau (Poulter, 1969).

(2) Appelé « coup de trompette » par Wilson (1907) ; « coup de sirène de navire » par Levick (1914) et « coup de klaxon » par Sapin-Jaloustré (1952).

(3) Il est cependant parfois émis à la colonie par des oiseaux isolés ou simplement anxieux. La venue de l'observateur en déclençait.

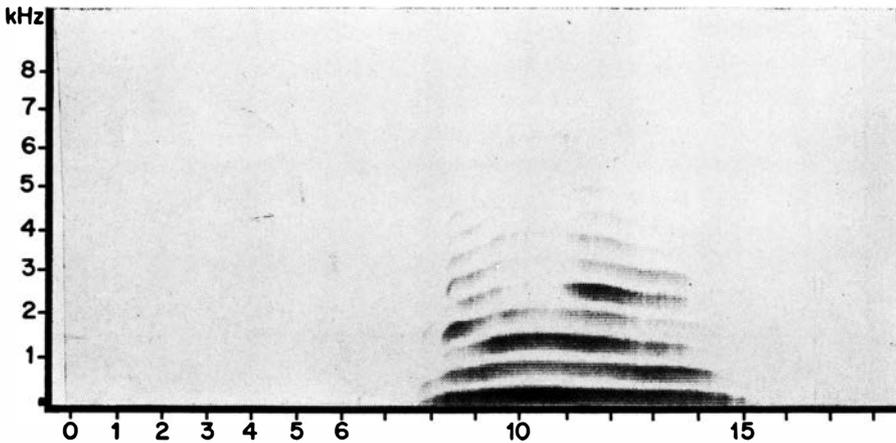


Figure 8. — Sonagramme de notre imitation du « coup de trompette ». En abscisse, le temps en dixième de seconde. En ordonnée, la fréquence en KHz. La forme générale du signal est identique à l'original, déjà publié par Prévost (1961, planche XIII, photo 2). Par contre, les bandes de fréquence sont très différentes. Le fait que notre imitation attire cependant les Manchots et les amène à répondre, laisse supposer que la forme du signal est seule en cause dans sa signification de cri de ralliement.

cour et son analyse spectrographique<sup>1</sup> montre qu'il est beaucoup moins « découpé » que le chant de cour, il contient néanmoins une information suffisante pour que des partenaires séparés puissent parfois se retrouver grâce à lui seul (observations du 23 avril et du 3 mai, valeur d'identification déjà signalée par Mougin, 1966). La caractéristique principale de ce signal semble résider dans son timbre grave qui porte loin et lui donne sa valeur de cri de ralliement. En effet, une imitation par nous-mêmes de ce cri, enregistrée puis analysée (fig. 8) montre un découpage totalement différent et n'a en commun que la forme générale du signal (courbe d'intensité dans le temps et fréquence de la fondamentale), bien qu'elle se soit montrée efficace sur le terrain.

3. — *Le chant de cour.* — C'est le signal sonore le plus important car le plus complexe. Il est constitué par un « coup de trompette » très modulé et formé de trains d'ondes successifs. Il est émis par le mâle comme par la femelle, mais son découpage est

(1) Nous avons effectué nos enregistrements sur un magnétophone Nagra IV B avec des bandes magnétiques Scotch 175 tournant à la vitesse de 38 cm/s, le microphone était un Beyer M 69 ; nous n'utilisons pas de réflecteur parabolique mais une perche. La source sonore se trouvait à environ 30 centimètres du micro. Nous avons effectué nos analyses sur un Sona-Graph de la Kay Electric Company au laboratoire de Physiologie Acoustique de l'Institut National de la Recherche Agronomique de Jouy-en-Josas. Nous tenons à remercier M. Busnel et ses collaborateurs pour leurs conseils et pour avoir bien voulu nous laisser disposer de leur appareillage.

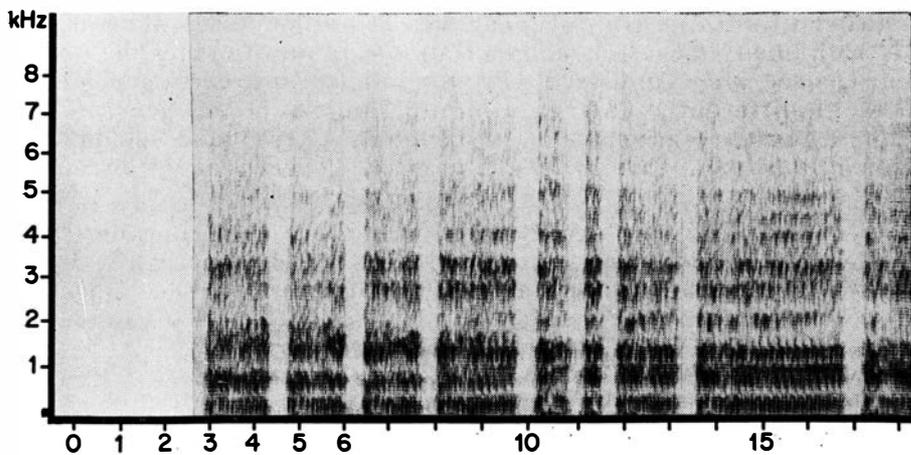
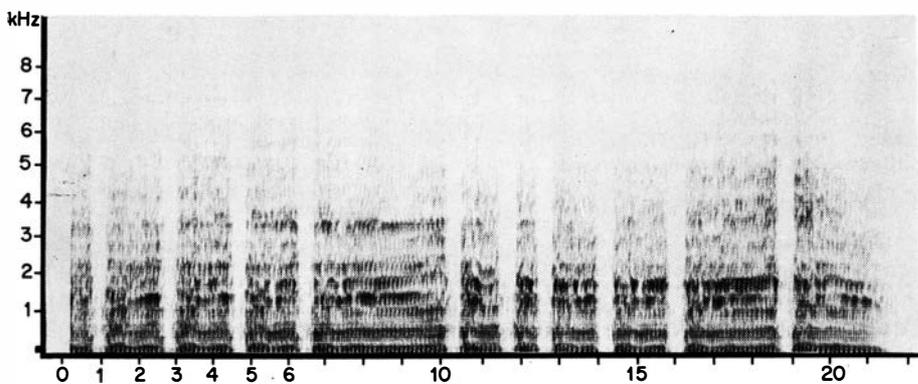
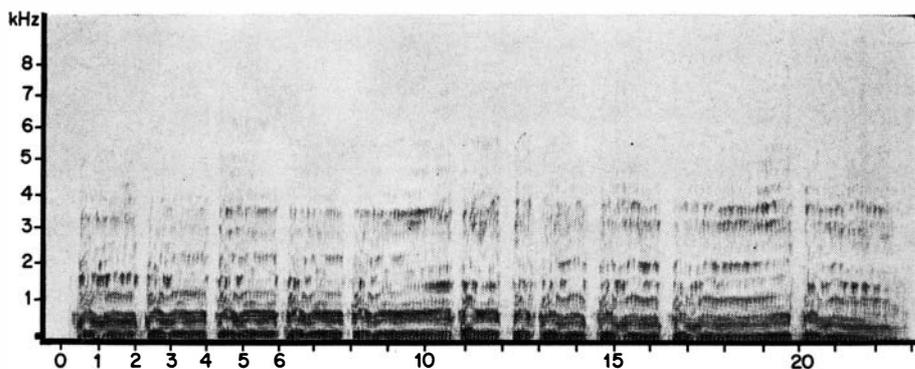


Figure 9 A. — Sonagrammes du chant de cour dans trois couples : le chant des partenaires mâles. Les trains d'ondes sont larges, peu nombreux et relativement espacés.

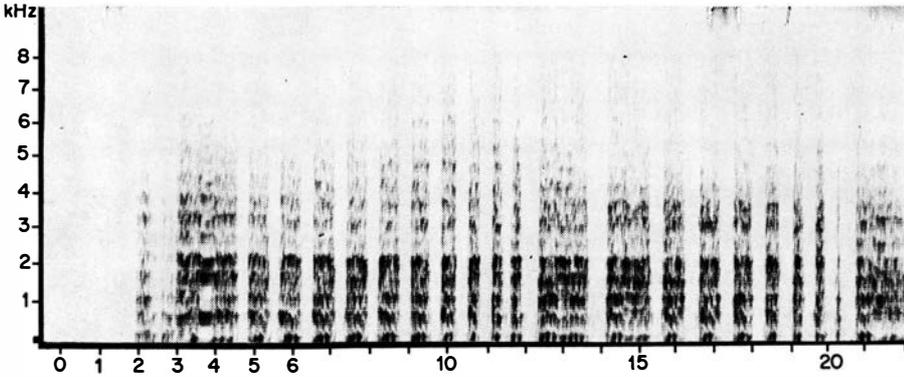
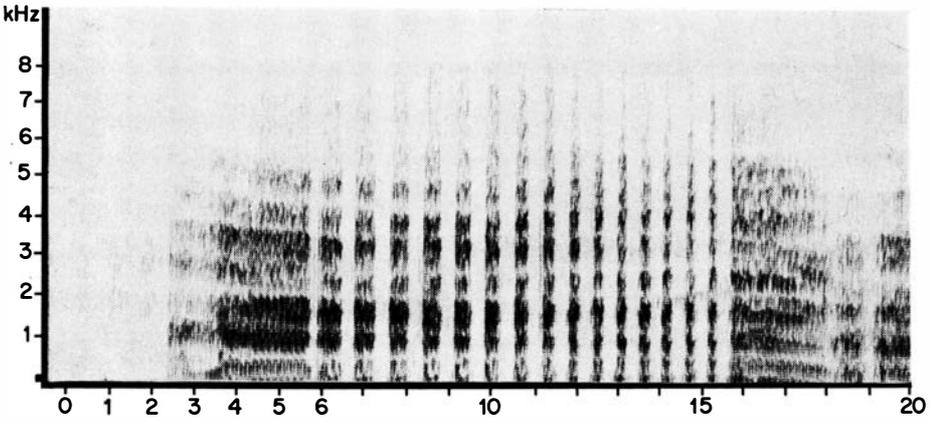
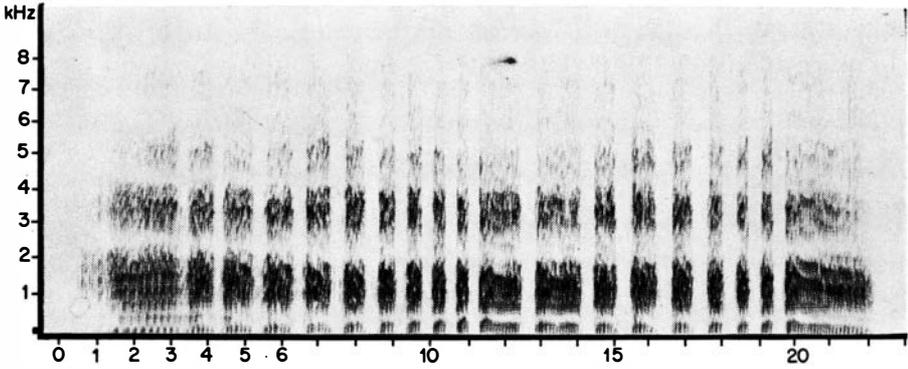


Figure 9 B. — Sonagrammes du chant de cour dans trois couples :  
 le chant des partenaires femelles. Les trains d'ondes sont généralement courts,  
 deux fois plus nombreux et rapprochés.

alors différent à l'oreille de l'observateur averti, comme s'en était déjà rendu compte Prévost (1961). Malheureusement le trop petit nombre d'enregistrements effectués avait empêché cet auteur de généraliser ses conclusions. Ainsi, s'il est faux que la voix du mâle couvre une bande de fréquence plus grande que la femelle, il s'avère exact que « la division du signal en trains d'ondes diffère entre mâles et femelles ». A partir de vingt duos, nous avons obtenu sur les vingt chants de mâles un découpage en 208 trains d'ondes, soit 10,4 trains d'ondes en moyenne (9-13) pour un chant de mâle, et sur les vingt chants de femelles, 412 trains d'ondes soit 20,6 trains d'ondes en moyenne (19-24) pour un chant de femelle. Les trois duos donnés en exemple (fig. 9) — les chants de mâles sont placés à gauche, les chants de femelle à droite — montrent cette différence de découpage bien que la durée des chants soit sensiblement la même dans les deux sexes. Chez cette espèce sans dimorphisme sexuel apparent (en raison de sa mauvaise vue ?), la sélection naturelle a donc particulièrement porté sur les signaux sonores. Ce découpage n'est cependant pas absolument régulier : chaque chant de mâle comporte généralement un train d'onde court caractéristique de l'autre sexe et chaque chant de femelle quatre trains d'onde longs caractéristiques de l'autre sexe. Les chants des deux sexes n'en restent pas moins bien différenciés et nous avons pu le vérifier expérimentalement en imitant le découpage du chant d'un mâle pour attirer une femelle « inemployée » ou le découpage du chant d'une femelle pour attirer un mâle « inemployé ». Mais cette différenciation du chant ne se limite pas au sexe ; il est facile au bout d'un certain temps de percevoir des différences individuelles entre certains oiseaux du même sexe, comme l'avait remarqué Prévost (1961) sans pouvoir le prouver puisqu'il n'avait effectué qu'un seul enregistrement de chaque oiseau. En enregistrant une centaine de fois les mêmes couples et après analyse au spectrographe, nous avons pu confirmer cette hypothèse et préciser les caractéristiques propres à chaque signal. Les procédés de reconnaissance individuelle connus jusqu'à présent sont de quatre types : imitation d'un motif, variation d'amplitude, variation de fréquence, temporisation. Celui du Manchot empereur est basé sur le découpage du pattern en trains d'ondes. Il est donc nouveau et fera d'ailleurs l'objet d'une prochaine publication.

Au début du cycle, le « chant de cour » est émis par des oiseaux *isolés* cherchant à se mettre en couple. La tête du chanteur se trouve alors penchée en avant, reposant sur la poitrine (fig. 4 et 12). Le duo antiphonal a lieu plus tard, à partir de la ponte, lors de chaque rencontre des deux partenaires. Un des oiseaux incline la tête sur la poitrine, est suivi par son partenaire dont la tête ne se trouve plus dans l'axe du corps mais s'incline sur le côté comme pour une écoute plus attentive. L'oiseau qui a fait la première

« courbette » émet alors le « chant de cour » à quelques centimètres de l'oreille de son partenaire ; ce dernier lui répond après un léger temps de latence.

Lorsqu'il lance son « chant de cour », l'oiseau se place de manière à être facilement localisable. Il peut monter sur une éminence de neige ou de glace, mais le plus souvent se tient dans un endroit dégagé et chante devant un groupe puis, s'il n'obtient pas de réponse, il passe à un autre. Lorsque nous traversions la colonie nous déclenchions une succession de chants dans notre sillage : les oiseaux trouvant ainsi une zone vide en plein milieu du groupe en profitaient pour lancer leur « chant de cour ». Après avoir chanté, le manchot reste un moment tête baissée, puis il la relève lentement. Cette attitude — bec sur la poitrine — doit faciliter son repérage au milieu du groupe par le partenaire, futur ou ancien. Il y a cependant des erreurs lorsque les deux oiseaux se trouvent trop éloignés ou hors de vue : nous avons vu par deux fois une femelle entamer une « parade mutuelle » avec le voisin du mâle qui venait de relever la tête.

Si l'oiseau qui cherche son partenaire doit être visible, il doit plus encore être audible. Nous avons observé de nombreux manchots, prêts à chanter, s'arrêter lorsque d'autres dans les environs immédiats lançaient leur chant. En terme d'informatique, nous dirions que, pour que la transmission de l'information soit objective, il faut que le signal ne soit pas altéré par le bruit de fond. Nous avons pu vérifier notre hypothèse en empêchant indéfiniment des manchots de chanter : à chaque fois qu'ils inclinaient la tête pour chanter, nous imitions le « chant de cour » et ils s'arrêtaient aussitôt.

4. — *La reconnaissance individuelle entre les partenaires.* — Les premiers contrôles de bagues effectués par Prévost (1961) ont montré que les partenaires étaient les mêmes tout au long du cycle de reproduction. Ainsi prenait fin le mythe de l'élevage communautaire chez le Manchot empereur, comme devait s'écrouler aussi celui des « gardiens de crèche » chez le Manchot adélie. La femelle, sauf exception, ne donne son œuf après la ponte qu'à son mâle et, à la fin de son long jeûne, le mâle rend l'œuf ou plus souvent le poussin, à sa seule partenaire. Le chant du partenaire est donc un déclencheur non plus spécifique mais individuel. Il constitue la clef qui ouvrira le territoire miniature du couveur. Les deux oiseaux connaissent leurs chants respectifs et le gardent en mémoire tout au long du cycle. Ceci suppose une différenciation poussée au maximum des chants au cours de l'évolution, car les Manchots empereurs ne disposent pas, comme les autres Sphéniscidés, du repère topographique constitué par le nid. Il leur faut retrouver un individu au milieu de plusieurs milliers de congénères, ce qui ne va pas sans mal parfois et peut demander plusieurs heures.

Cette fidélité s'étend rarement au-delà d'une année, comme nous l'avons vu dans le paragraphe sur les contrôles de bagues. Les quelques exemples de fidélité sur trois ou quatre ans que nous avons donnés, montrent cependant qu'il n'y a pas d'oubli fatal du chant du partenaire. En fait, nous pensons que le Manchot empereur qui arrive à la colonie a encore en mémoire le chant de son partenaire de l'année précédente mais que l'absence de territoire l'amène, en règle générale, à se mettre en couple avec un autre partenaire. Retrouver l'ancien sans repère topographique prendrait trop de temps<sup>1</sup>. Plus tard, pendant l'élevage des poussins, nombreux sont les parents de sexe opposé qui « se tiennent compagnie », chantant et paradant ensemble avant de se séparer. Cela doit jouer sur l'oubli du chant du partenaire et sur le réapprentissage d'autres chants du sexe opposé.

5. — *Le cri de colère.* — Il est le complément de la posture d'attaque ou du « balayage latéral de la tête » ; il s'associe à tout coup de bec. Il est parfois utilisé lorsqu'un manchot en file est ralenti par son prédécesseur qui lui donne un coup de bec. Son analyse au spectrographe (fig. 10) révèle que son découpage est proche de celui du « chant de cour ». On peut dire qu'il est un « chant de cour » abrégé. Il en dérive certainement : nous avons entendu tous les intermédiaires entre le chant de cour et le grognement informel ; par ailleurs, certains cris de colère reprenaient une bonne partie du motif du chant de cour.

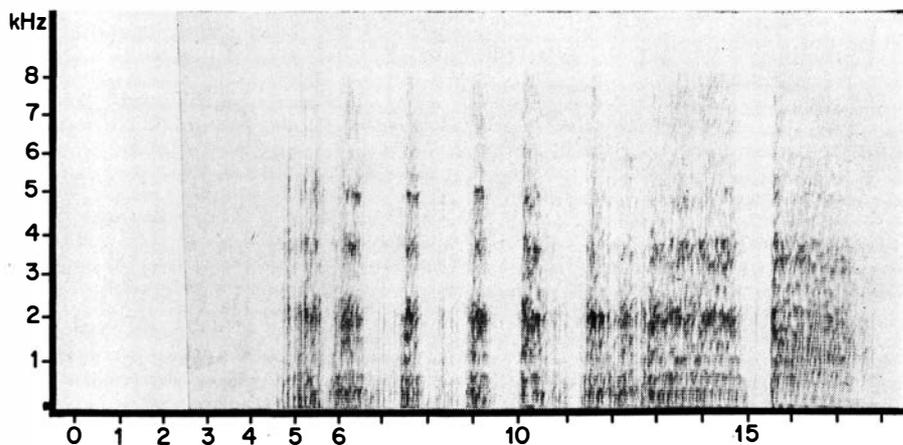


Figure 10. — *Sonagramme d'un cri de colère* chez un manchot de sexe mâle. Le découpage et les bandes de fréquence rappellent ceux du chant de cour dont le cri de colère est une version abrégée.

(1) Chez le Manchot adélie le premier arrivé sur le nid de l'année précédente se met souvent en couple avec un nouveau partenaire si l'attente dure un tant soit peu (Sladen, 1958) .

6. — *Le cri de frayeur*. — Son émission ressemble au cri de ralliement et son sonogramme montre les bandes de fréquence du chant de cour (ce qui était aussi le cas du cri de ralliement). Il semble être, plus encore que le cri de colère, une déformation d'un cri individualisé : le « coup de trompette ». Il est comme lui communicatif et peut servir de signal d'alarme ; il est alors accompagné de battements d'ailes. Les deux seuls signaux sonores originaux paraissent donc être le « coup de trompette » et le « chant de cour », le « cri de colère » et le « cri de frayeur » dérivent directement des deux précédents et ne sont pas bien individualisés. Le « coup de trompette », lui-même, provient certainement du « chant de cour » mais remplit maintenant une fonction précise qui a donné prise à la sélection et a modelé le signal d'après de nouvelles exigences acoustiques.

7. — *Le chant du poussin*. — Comme nous l'avons vu, le chant du poussin est associé à un balancement de la tête (blanche et

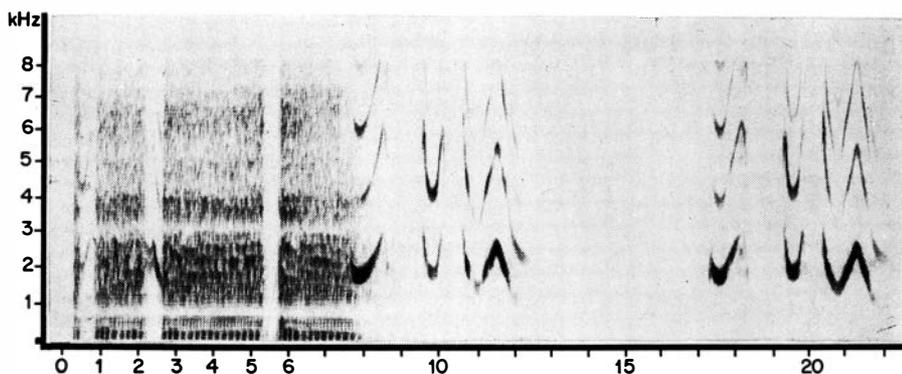


Figure 11 A. — Fin du chant de cour d'un couveur de sexe mâle auquel répond deux fois de suite le chant du poussin.

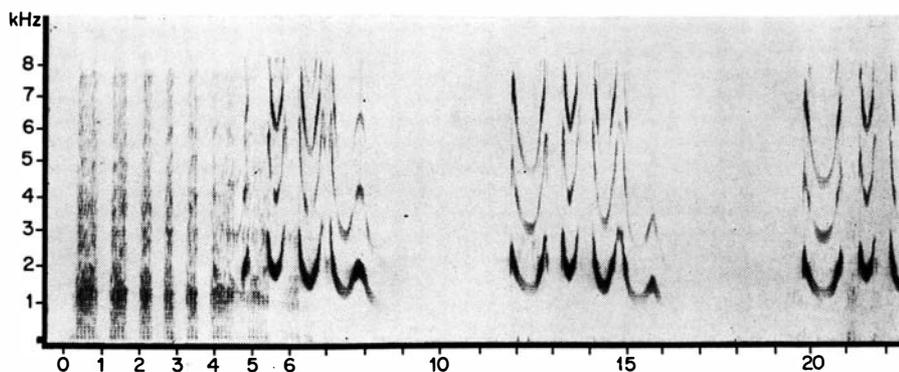


Figure 11 B. — Ici, un poussin répond trois fois au chant de son parent de sexe femelle.

noire) de bas en haut. Dans les deux exemples que nous donnons, le chant du poussin succède au chant de l'adulte. Dans la figure 11 A, trois chants de poussins répondent au chant de la femelle qui les nourrit. Dans la figure 11 B, deux chants de poussins font écho au chant du mâle. Il ne s'agit plus de trains d'ondes nécessitant, comme chez l'adulte, une forte dépense d'énergie, mais de la répétition du même motif avec ses harmoniques. Alors que le chant de l'adulte s'étalait sur une large bande de fréquence (0 à parfois 8 kilocycles par seconde) et durait deux secondes, le chant du poussin est limité à la bande de fréquence comprise entre 1 et 3 kilocycles par seconde et dure seulement une demi-seconde.

8. — *La reconnaissance individuelle parent-poussin.* — Il y a donc, chez le poussin, économie de moyens pour atteindre le même résultat que l'adulte : émettre un signal parfaitement individualisé. Le problème est similaire à celui de la reconnaissance entre les partenaires. L'absence de nid a développé la reconnaissance individuelle. Les parents, lorsqu'ils reviennent de la mer pour nourrir leur progéniture, chantent devant chaque groupe de poussins (fig. 12) jusqu'à ce qu'ils aient retrouvé le leur. Il faut distinguer ici la phase du poussin non-émancipé, au cours de laquelle le parent cherche son partenaire, en possession du poussin,

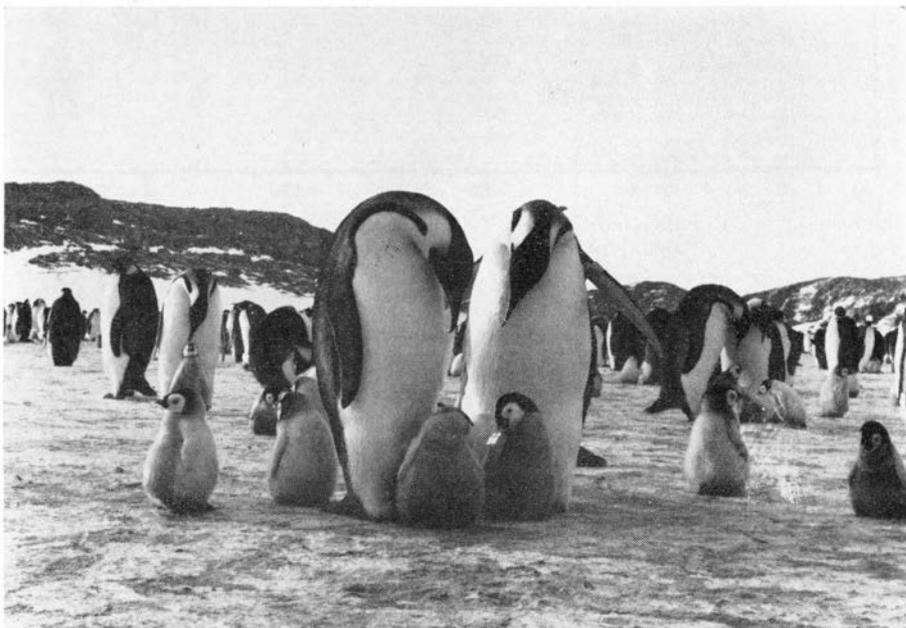


Figure 12. — *La reconnaissance individuelle parents-poussin.* Un parent chante devant une tortue de poussins pour retrouver et nourrir son jeune.

— ce qui nous ramène au cas précédent — et la phase suivante où le poussin émancipé accourt lorsqu'il entend le chant d'un de ses parents, puis émet son propre chant pour se faire accepter de l'adulte. Chaque parent doit donc retenir à la fois le chant de son partenaire et le chant de son poussin. Ce dernier doit, de son côté, retenir le chant de ses deux parents. Il est certain que les duos antiphonaux qu'échangent le parent et son poussin avant l'émancipation thermique, ont pour but de permettre l'apprentissage respectif des chants. Ils se différencient des duos d'adultes par le chevauchement des chants de l'adulte et du poussin (cf. fig. 11 A et fig. 11 B).

9. — *Le rythme circadien des émissions sonores.* — Des études de rythme circadien ont été réalisées à partir des variations du volume sonore de la colonie enregistrées à 50 mètres, en continu sur 24 heures, grâce à un magnétophone « Uher 4000 Report » alimenté par batteries et tournant à la vitesse de 2,4 cm/s. Les tracés ont été effectués à partir de ces enregistrements sur un appareil Bruel et Kjaær (fig. 13).

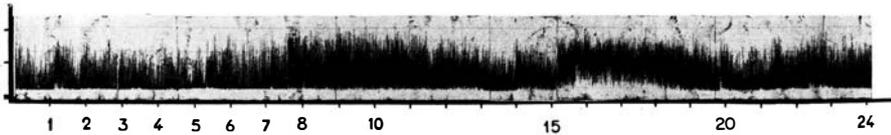


Figure 13. — Etude du rythme circadien à partir des variations du volume sonore de la colonie (en ordonnée, amplitude en échelle arbitraire) sur 24 heures (en abscisse, le temps en heures). L'activité sonore existe même pendant la nuit ; elle est néanmoins liée au rythme nyctéméral.

Ils montrent que l'activité à la colonie continue pendant la nuit. Le rythme circadien est cependant lié au rythme nyctéméral comme chez le Manchot adélie avec une pause en milieu de journée (Muller-Schwarze, 1968). Deux maximums sont visibles l'un entre 7 h 30 et 11 h, l'autre entre 15 h 30 et 19 h. Or le jour, à l'époque de l'enregistrement (20-21 juillet), durait de 8 h 30 à 18 h 30. On remarque que la deuxième période d'activité est beaucoup plus importante que la première. Ceci ne nous étonne pas puisque, sur le terrain, nous avons déjà l'impression que les fins d'après-midi étaient plus actives. La baisse en milieu de journée est légèrement décalée (12 h - 15 h) et montre un niveau d'activité à peine supérieur à celui de la nuit.

#### C. — LES STIMULI SIGNAUX.

##### 1. — *Notion de partenaire lors de la formation du couple.*

a) Les taches auriculaires sont-elles des déclencheurs sexuels ?

Nous avons vu (paragraphe II a) que plusieurs attitudes prétaient à confusion : elles semblaient faire partie de la parade nuptiale et s'avéraient être des mouvements d'intention ou des activités de déplacement. Leur ambiguïté ne s'arrête pas là. Stonehouse estime que la « démarche balancée » (« advertisement walk ») et le « secouement du bec » (« head flagging ») permettent au Manchot royal d'exhiber ses taches auriculaires colorées en orange, qui joueraient le rôle de « déclencheurs sexuels » (« releasers »). Stonehouse vérifiait son hypothèse en recouvrant de peinture noire les taches auriculaires de deux Manchot royaux mâles. Après une pluie, le quatrième jour, la peinture partit et le premier oiseau trouva une femelle, le second oiseau dont la peinture était renouvelée ne trouva pas de partenaire.

Nous nous sommes demandés si la « démarche balancée » et le « secouement du bec » qui se retrouvent chez l'autre espèce du genre *Aptenodytes*, le Manchot empereur, n'avaient pas aussi pour rôle de mettre en valeur les taches auriculaires. Nous avons même étendu cette hypothèse au « frottement de la zone auriculaire » qui aurait pu avoir pour but non pas « de déboucher les conduits auditifs » mais de rendre brillantes et visibles les taches auriculaires. Trois éléments nous gênaient cependant dans le protocole expérimental de Stonehouse : le nombre insuffisant de sujets, le fait que l'expérience n'ait porté que sur un seul sexe, et le choix de la peinture noire qui non seulement cachait la tache orange mais modifiait le dessin de la tête.

Nous avons donc effectué, entre le 22 et le 24 mars 1969, une première série d'expériences portant sur cinq mâles et cinq femelles de Manchot empereur dont les taches auriculaires étaient à peu près rendues invisibles par une épaisse couche de peinture blanche. Deux mâles et une femelle se mirent pourtant en couple dans la semaine qui suivit, alors que la peinture tenait encore. Nous n'avons pas renouvelé par la suite la couche de peinture qui peu à peu disparaissait. Nous avons observé qu'il fallait sept jours en moyenne aux oiseaux mâles pour se mettre en couple (treize mâles-témoins bagués à la même époque le firent dans le même temps moyen), tandis que les femelles mettaient vingt-trois jours en moyenne avant de s'accoupler (soit avec dix jours de retard sur le lot témoin).

Il apparaissait donc, d'une part que l'existence de la tache auriculaire n'était pas indispensable à la formation du couple chez le Manchot empereur (contrairement aux conclusions de Stonehouse sur le Manchot royal) et d'autre part, que les femelles semblaient seules affectées par l'absence de tâche auriculaire, à cause de leur grand nombre sans doute.

Cette première série d'expériences ne nous satisfaisait cependant qu'à moitié, d'abord parce qu'elle ne portait encore que sur un petit échantillon, ensuite parce que le masquage des taches

n'était pas total, et aussi parce que nous n'avions pas pu renouveler la couche de peinture, enfin et surtout parce qu'une autre interprétation de l'expérience de Stonehouse pouvait être proposée qui remettait tout en cause. Cet auteur peignait en noir le cou des manchots ce qui modifiait complètement l'aspect de la tête. Dans quelle mesure les femelles de Manchot royal ne rejettent-elles pas les mâles modifiés, non parce qu'ils étaient dépourvus de « déclencheurs sexuels » (taches auriculaires), mais parce qu'elles les considéraient comme n'appartenant plus à leur espèce (motif du dessin de la tête caractéristique) ?

Nous avons donc effectué une deuxième série d'expériences où nous avons modifié délibérément à la peinture noire le motif initial de la tête sans toucher aux tâches auriculaires. A cette époque (mai), les couples étaient formés et il n'était plus possible d'utiliser des célibataires à leur arrivée comme précédemment. Nous avons donc choisi pour critère la remise en couple de partenaires bagués et lâchés hors de vue l'un de l'autre. Sur dix couples dont le dessin de la tête fut modifié, six se reformèrent à nouveau, alors que la proportion de remise en couple sur des oiseaux témoins s'élevait à 92,6 % (sur 54 couples). Bien qu'il soit délicat de comparer les résultats de ces deux séries d'expériences faites à des moments différents du cycle, celles-ci montrent au moins que l'expérience de Stonehouse n'est pas concluante.

Les familles d'oiseaux plongeurs (Gavidés, Podicipitidés, Alcidés) qui volent mal et passent la majeure partie de leur vie sur l'eau ont développé au cours de l'évolution des marques distinctives de reconnaissance dans la région de la tête, partie la plus visible au-dessus de la surface. La sélection dans le groupe analogue des Sphéniscidés a porté sur les mêmes régions ; il y a même eu convergence dans l'évolution des moyens de signalisation entre ces groupes éloignés phylogénétiquement (couleur du bec, bandes sur le cou, aigrettes, etc...)

Il ne nous paraît donc pas prouvé que les taches auriculaires soient des déclencheurs sexuels ; nous leur attribuons plutôt un rôle dans la reconnaissance interspécifique. Nous rejoignons ainsi Richdale qui écrit (1951, p. 75) : « I cannot see any evidence that these adornments of the head and neck have anything to do either with pair-formation or with subsequent love-habits, whether at the pre-egg stage or later. It seems to me that Murphy (1936 : 334) has reached the correct interpretation in regarding them as a recognitional area when penguins are in the water<sup>1</sup>. »

---

(1) Il est intéressant de noter que des mutations portant sur la coloration de la tête ont été signalées et qu'elles ne sont parfois pas dépourvues de conséquences sociales pour ces oiseaux :

— « le Manchot (*Spheniscus demersus*) à tête noire et celui à tête blanche avaient tous deux la vie dure. Ni l'un, ni l'autre n'avaient de compagnie. » *L'île aux manchots*, C. Kearton, 1941, p. 158, éd. Boivin, Paris.

— « On several occasions light fawn or light grey birds (*Pygoscelis papua*)

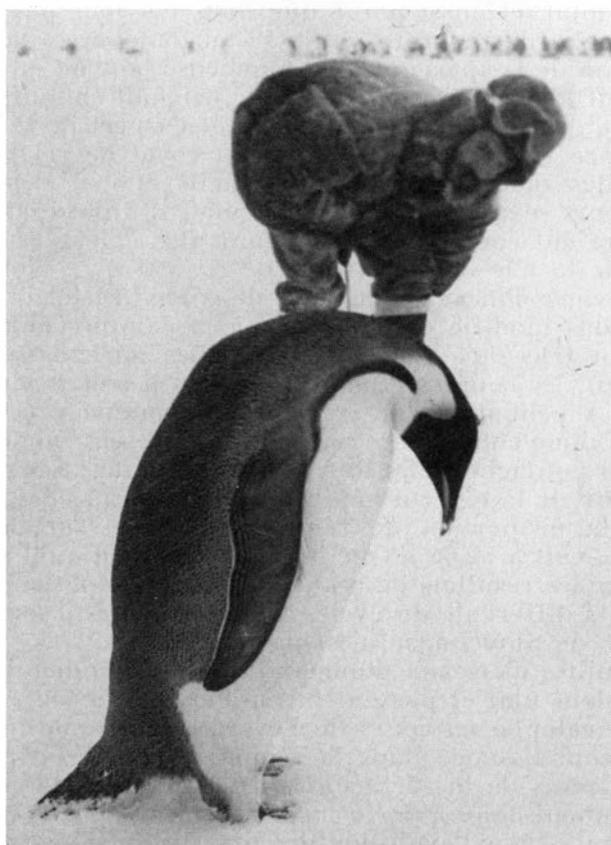


Figure 14. — Nous avons attiré un inemployé jusqu'à nous en imitant le chant de l'autre sexe, il est en train de nous répondre.

#### b) Le partenaire humain.

Les Manchots empereurs, comme tous les oiseaux antarctiques, ne connaissant pas de prédateurs terrestres, sont peu farouches et se laissent approcher à quelques mètres. Il arrive que certains viennent en curieux à quelques décimètres du visiteur humain et parfois même le suivent à distance (il existe un comportement identique chez le Manchot royal). Les individus les plus hardis s'avèrent être des « inemployés » et nous nous sommes demandés

---

often with much white about the head were observed. One such bird was observed to be nesting at West Bay in 1949 and in 1950. » Downes, et all. 1959 ; p. 28.

— Murphy signale aussi des mutants qui subissaient des sévices de la part de leurs congénères et, par contre, une femelle albinos de Manchot royal qui attirait beaucoup plus les mâles (Grassé, 1950. *Traité de Zoologie*, tome XV, p. 741).

ce qui pouvait bien les attirer. Comme il paraissait probable que la motivation était d'ordre sexuel, nous avons essayé de confirmer cette hypothèse en prenant la place d'un de leurs congénères.

Lorsque la différence entre chants des deux sexes fut bien établie et quand nous avons su imiter grossièrement le découpage des deux chants, nous les avons émis près des inemployés qui s'approchaient de nous. Après avoir déterminé le sexe selon l'apparence extérieure d'un oiseau solitaire et peu farouche, nous nous mettions en posture de « chant de cour » et émettions notre imitation. Parfois le résultat était négatif, parfois le manchot laissait tomber sa tête sur la poitrine et nous répondait.

Une série de duos se succédaient alors pendant plusieurs dizaines de minutes et l'oiseau s'habituant à nous se rapprochait ; il en arrivait même parfois à chanter avant nous et nous lui répondions aussitôt (fig. 14). Lorsque le manchot était bien familiarisé, nous nous déplaçions sur plusieurs centaines de mètres et il nous suivait à quelques centimètres. Les jours suivants, nous pouvions quelquefois voir venir à notre rencontre le même oiseau (reconnaissable à un ongle cassé, par exemple). Ces rencontres ont eu lieu plusieurs dizaines de fois tout au long de l'année avec des oiseaux des deux sexes, mais surtout des femelles. Nous avons essayé de pousser plus loin l'expérience : ainsi plusieurs échanges d'œufs ont en partie réussi, l'œuf étant abandonné presque aussitôt après. Nous sommes allés jusqu'à faire avec un mâle un simulacre de copulation (fig. 15 et 16).

Si l'on cherche maintenant à comprendre comment ce « dialogue » a été rendu possible, il nous faut tout d'abord remarquer que l'anthropomorphisme qui rend les manchots si sympathiques (Muller-Schwarze, 1968) s'exerce en sens inverse : le Manchot empereur dont le poids peut atteindre 40 kg et la taille 90 cm nous « zoomorphise » (Hediger, 1940 a et 1941). Néanmoins, notre intrusion dans son monde ne devrait pas être possible par suite de l'existence de mécanismes d'isolement sexuel. Or, il se trouve que le Manchot empereur est le seul être vivant à se reproduire pendant l'hiver antarctique et qu'il n'a pas à éviter l'accouplement avec un représentant d'une autre espèce : sur son lieu de reproduction, il n'aurait même pas besoin de reconnaître ses congénères et il est même surprenant dans une certaine mesure que les expériences précédentes sur la modification de l'apparence de la tête des manchots ait pu donner des résultats chez cette espèce (sans doute est-ce dû à la nécessité de différencier les espèces en mer). Comment expliquer alors une erreur aussi grossière que celle de confondre un homme avec un congénère ? Il faut ici se souvenir que nous avons eu affaire à des oiseaux dont la motivation sexuelle était exacerbée par l'absence de partenaire et qui se trouvaient en retard dans leur cycle reproducteur : lorsqu'ils cherchaient un partenaire, tous leurs voisins étaient accouplés (observations des



Figure 15. — Un mâle que nous avons attiré, en imitant le chant de la femelle, s'est approché et appuie son bec sur notre cou pour nous conduire au sol.

10 et 12 avril) ; lorsqu'ils voulaient copuler, les autres étaient sur le point de pondre (observations des 17 et 19 avril). Il est connu qu'à mesure que la motivation augmente, les erreurs de déclencheurs se font de plus en plus grossières : Hinde (1959 c) a observé que le Verdier *Carduelis chloris* et le Chardonneret *Carduelis carduelis* qui ne peuvent se croiser dans la nature à cause de différences éthologiques, le font en captivité mais après la saison de formation des couples, pendant la période des copulations. L'abaissement du seuil de réponse peut être tel que la réponse se manifeste en l'absence de tout stimulus externe : Tinbergen (1951) a vu des Epinoches effectuer seules dans leur bocal la danse sexuelle en zigzag, et nous avons vu un Manchot empereur mâle faire mine de s'accoupler avec le cadavre gelé d'un de ses congénères. On ne peut juger de la valeur d'un déclencheur que si on connaît le niveau des facteurs internes (Méthode de la quantification double de Lorenz, 1950). Ici les oiseaux étaient assez motivés pour accepter un leurre grossier avec d'autant plus de facilité que la « barrière éthologique » était peu importante et que l'imitation approximative du chant de l'autre sexe suffisait.

2. — *Notion de partenaire lors de la copulation.* — Les copulations sont discrètes, les oiseaux ont besoin de tranquillité et la présence de l'homme suffit à les stopper. La succession des attitudes chez les deux sexes est schématisée par le tableau 7, elle



Figure 16. — Le même mâle nous contourne et cherche vainement le cloaque.

ne peut être qualifiée de « réaction en chaîne » car l'absence de certains éléments n'en bloque pas obligatoirement le déroulement : son rôle consiste avant tout à stimuler le partenaire le moins activé pour que le couple atteigne en fin de séquence le même niveau de pulsion interne ; c'est pourquoi chaque échange d'attitudes peut être répété entre les deux oiseaux autant de fois qu'il est nécessaire. La séquence ne montre pas une fixité absolue et dépend de l'état des gonades des partenaires qui, comme Prévost (1961) en a donné quelques exemples, peut varier grandement d'un individu à l'autre tout au long du cycle. Par exemple, l'invitation du mâle à faire s'étendre la femelle en lui passant le bec sur le cou peut être absente si la femelle est suffisamment motivée pour s'étendre d'elle-même ; inversement, la femelle dont le degré d'évolution des gonades est insuffisant peut refuser de s'étendre quand le mâle veut l'amener au sol. Les mâles sont motivés sexuellement avant les femelles (Darling, 1938, p. 16), ils prennent généralement l'initiative de commencer les « courbettes » et, bien souvent, ne se contentent pas d'une seule partenaire : il est habituel de voir des mâles appariés accourir vers deux oiseaux copulant, l'oiseau au sol étant un déclencheur sexuel si attractif que nous avons vu un manchot en train de somnoler réveillé en sursaut par les tentatives d'un mâle en couple qui voulait grimper sur son dos. Les femelles restent totalement indifférentes à ces disputes, soit qu'elles suivent leur mâle, soit qu'elles acceptent la copulation

TABLEAU 7

*Séquence des attitudes chez les deux sexes avant la copulation.*

MALE	FEMELLE
Courbette	Courbette
Courbette avec exhibition de la poche incubatrice	Courbette avec exhibition de la poche incubatrice
Courbette et touche du bec la poche incubatrice de la partenaire	Courbette avec exhibition de la poche incubatrice
Appuie le bec sur la nuque de la partenaire	S'étend sur la glace, tête et queue levées
Monte sur le dos et copule	

d'un mâle étranger pendant que leur partenaire se querelle avec d'autres (observation du 15 mai 1969). Ces altercations deviennent de plus en plus nombreuses à mesure que la date moyenne des copulations est passée, pour atteindre un maximum qui coïncide avec celui des pontes et qui se manifeste par de petites « mêlées » semblables à celles qui se produisent pour l'adoption des poussins et que les observateurs ont parfois rangé sous la même étiquette (cf. paragraphe I b). Ces altercations rendent encore plus difficile la copulation qui représente chez cette espèce un tour de force d'équilibre (les becs des deux partenaires sont enlacés, ou le bec du mâle pince le cou de la femelle, pour prendre un autre point d'appui que les ailerons et les pattes).

3. — *Notion d'œuf.* — Lors de l'échange de l'œuf, la séquence des attitudes chez les deux sexes est schématisée par le tableau 8. Aussitôt que l'œuf est pondu, le silence de la période prépositale qui durait depuis plus d'un mois, est rompu par les duos du couple. Nous considérons l'œuf comme le déclencheur le plus inté-

TABLEAU 8

*Séquence des attitudes chez les deux sexes entre la ponte de la femelle et son départ.*

MALE	FEMELLE
	Courbette avec exhibition de l'œuf pondu
Chant + Courbette avec exhibition de la poche incubatrice	
	Chant + Courbette avec exhibition de l'œuf
Chant + Courbette en touchant du bec l'œuf + Pousse la femelle de la tête	
	Recule et laisse échapper l'œuf
Place l'œuf sur ses pattes	
	Chant + Courbette avec exhibition de la poche incubatrice vide
Chant + Courbette avec exhibition de l'œuf	
	Départ de la femelle

ressant car il est facile d'isoler son action propre, indépendamment de la courbette et de l'exhibition de la poche incubatrice qui l'accompagnent, puisque ces deux dernières attitudes sont effectuées auparavant sans œuf et avec des résultats différents. La fonction du stimulus-œuf s'avère double :

— Il lève l'inhibition qui empêchait le couple de chanter et dont le rôle fondamental sera explicité plus loin. Cette soudaine manifestation vocale avait déjà été notée par Prévost (« le mâle chante dès l'apparition de l'œuf », 1961, p. 92) qui n'avait cependant pas remarqué le silence prépositif et n'avait pu établir le lien entre les deux phénomènes.

— Il inhibe l'écartement des pattes, nécessaire à la marche normale<sup>1</sup>, à la copulation et à la prise de possession d'un autre œuf. Ainsi, il arrive à cette époque de voir deux parents possédant chacun un œuf « se tenir compagnie » et chanter ensemble, l'un étant probablement un mâle venant de recevoir son œuf et l'autre une femelle n'ayant pu retrouver son partenaire. Plusieurs fois, nous avons observé une telle situation qui pourrait s'avérer néfaste à la survie de l'espèce. Une fois même, le mâle, non calmé par le précédent échange, poussa de la tête la femelle comme d'habitude et attira l'œuf avec le bec, mais ne put le recueillir sur ses propres pattes car elles étaient déjà « occupées » ; ce mâle resta indécis quelques instants, décochant des balayages latéraux de la tête » à des voisins et grognant, puis il laissa la femelle reprendre possession de son œuf (fig. 17).

L'effet de cette inhibition diminue quand les réserves de graisse s'épuisent. L'œuf, en tant que stimulus inhibiteur, semble perçu facilement par la peau de l'abdomen alors que, dans son rôle déclencheur, le stimulus est d'ordre visuel.

Nous ne pensons pas que l'œuf fasse l'objet de batailles d'adultes. Seuls les oiseaux suffisamment motivés lui portent quelque intérêt : souvent un inemployé touche du bec un œuf abandonné et parfois même le prend quelques temps sur les pattes. Au fur et à mesure que la motivation de ces oiseaux augmente, les erreurs se font de plus en plus grossières : s'ils ne trouvaient pas d'œuf gelé, les manchots s'intéressaient à des morceaux de glace et parfois même à nos gants posés dans la neige.

---

(1) Il est à noter que la « position du couveur » (repli cutané abdominal développé, poche incubatrice visible, équilibre sur les bourrelets plantaires) semble étroitement liée aux conditions hormonales et sociales, puisque la présence ou l'absence d'œuf n'agit pas immédiatement sur le comportement de l'oiseau. Le couveur qui a passé l'œuf à son partenaire, ou auquel on l'a volé, ne se met à marcher normalement qu'au bout de plusieurs minutes ; inversement, le futur couveur se met peu à peu en position de couveur et se trouve prêt bien avant de recevoir l'œuf.



Figure 17. — *Un transfert d'œuf.* Les deux partenaires, face à face, effectuent des courbettes, exhibent leur poche incubatrice et font passer l'œuf ou le poussin des pattes de l'un à celles de l'autre partenaire. Il s'agit sur la photographie d'un cas particulier, car les deux partenaires ont chacun un œuf (on devine le deuxième entre les pattes et le repli de la poche incubatrice) et ne font donc pas partie du même couple.

4. — *Notion de poussin.* — Si les œufs et les objets immobiles éveillent peu de convoitises, ce n'est pas le cas des poussins pour l'adoption desquels ont lieu des « mêlées de rugby » (Wilson, 1907) si acharnées que le poussin peut être écrasé. Il s'agit là d'une réaction adaptative puisque les petits objets immobiles (cadavres de poussins) sont sans intérêt pour l'espèce, alors que les petits objets mobiles (poussins) sont vivants. Il semble que le mouvement soit plus important que la forme. Pendant l'enregistrement d'un poussin, le parent auquel nous l'avions enlevé parut attiré par les cris ; j'agitais alors mon micro et le couveur le plaça aussitôt dans sa poche incubatrice.

Le stimulus visuel (tête agitée de bas en haut) agit probablement à courte distance, le stimulus sonore (chant du poussin) le faisant à distance plus grande. Ici encore, les oiseaux les plus motivés acceptent des leurres grossiers : nous avons pu attirer et entraîner derrière nous 52 inemployés, le 5 août, en émettant un

cri aigu imitant volontairement de très loin le chant du poussin<sup>1</sup> ; par contre les chants d'adultes (mâles et femelles) n'intéressaient plus ces mêmes oiseaux.

Ils suivaient n'importe quel petit objet que nous agitions avec une ficelle mais, après l'avoir touché du bec, ne le mettaient pas sur leurs pattes, même s'il était couvert de duvet ou du même poids<sup>2</sup>. L'intérêt que porte le parent à son poussin (ou à son œuf) est stimulé socialement : un couveur qui a épuisé ses réserves de graisse écarte peu à peu les pattes et perd son œuf ou son poussin ; mais si un inemployé veut s'en saisir, il le défend et le remet dans sa poche incubatrice.

5. — *Notion de parent.* — Au début de leur existence, les poussins ne paraissent pas percevoir la totalité de l'adulte mais seulement sa poche incubatrice : ils réagissent à toute cavité douce au toucher et nous avons pu les faire se blottir dans le bonnet de fourrure que nous leur offrons. Si nous retournions ce bonnet, côté rugueux à l'intérieur, ils ne venaient plus s'y réfugier d'eux-mêmes, mais y restaient si on les y mettait ; le fait que le bonnet soit froid ne semblait pas les gêner. Les poussins demeuraient aussi sur nos bottes, comme sur les pattes de leurs parents, et enfouissaient la tête entre nos jambes.

Lorsque le poussin a faim (ou froid), il crie en agitant la tête ; le parent lui répond aussitôt en chantant et lui donne à manger. Il est possible que les coups de tête du poussin sur l'abdomen de l'adulte déclenchent la régurgitation (Isenmann, 1971). D'ailleurs, ce mécanisme déclencheur du nourrissage a déjà été décrit chez la Tourterelle à collier — *Streptopelia risoria* — par Lehrman (1955). Parfois aussi, sans être sollicité, l'adulte a des hoquets de régurgitation et tapote le bec du poussin pour que ce dernier accepte la nourriture. (« The stimulus which leads the youngster to open its mouth and prepare to swallow regurgitated food is a touch upon the bill, as has been determined by experiment », Murphy, 1936, p. 361 ; ce fait a déjà été signalé par Wilson, 1907, p. 27.)

---

(1) Mougín (1966) a déjà montré que des enregistrements de chants de poussin diffusés à des inemployés les attiraient.

(2) Ce qui laisse supposer que, soit nos leurres ne présentaient pas tous les stimulus déclencheurs (chaleur ?), soit que les inemployés étaient insuffisamment motivés.

### III. — LA STRUCTURE SOCIALE CHEZ LE MANCHOT EMPE- REUR <sup>1</sup>.

#### A. — L'UTILISATION EFFICACE DES SIGNAUX.

Il nous faut maintenant envisager l'intégration du répertoire éthologique dans la vie sociale du Manchot empereur. Pour ce faire nous allons suivre un cycle reproducteur et interpréter son déroulement en fonction de notre analyse.

Un Manchot empereur arrive sur l'emplacement traditionnel de la colonie de reproduction, il baisse la tête — dans l'axe du corps — puis émet son chant de cour. Si son partenaire de l'année précédente ne se trouve pas à proximité, un oiseau de sexe opposé l'entend et perçoit le chant surtout comme l'indication du sexe du chanteur <sup>2</sup>, il s'approche sans chanter et entame avec le chanteur une « parade mutuelle ». A l'issue de cette extase commune, les deux manchots peuvent se séparer ou rester ensemble. Si le couple est formé, la femelle suit le mâle pas à pas dans ses rares déplacements entrecoupés de nouvelles « parades mutuelles ». Aucun des deux oiseaux ne peut chanter pendant la longue période prépositale car l'absence de barrière territoriale et d'agressivité permettrait à des oiseaux de l'autre sexe de se joindre à eux et les empêcheraient de mener à bien la reproduction, comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant. Lorsque l'un des partenaires est suffisamment motivé (le mâle généralement), il entraîne la femelle dans une série de « courbettes » silencieuses, avec exhibition de la poche incubatrice, qui vont la stimuler et permettre la synchronisation de la pulsion interne des deux oiseaux : la copulation qui ne peut être que consentie par la femelle pourra alors s'effectuer.

Lorsque la femelle vient de pondre l'œuf, les chants des oiseaux s'ajoutent aux « courbettes » car il ne suffit pas que la femelle

---

(1) Nous entendons le mot structure au sens de modèle théorique et tel que Levi-Strauss (1958, p. 306) l'a défini. Il ne s'agit plus de représenter et de décrire mais d'interpréter et d'expliquer :

« Pour mériter le nom de structure, des modèles doivent exclusivement satisfaire à quatre conditions. En premier lieu, une structure offre un caractère de système. Elle consiste en éléments tels qu'une modification quelconque de l'un d'eux entraîne une modification de tous les autres. En second lieu, tout modèle appartient à un groupe de transformations dont chacun correspond à un modèle de même famille, si bien que l'ensemble de ces transformations constitue un groupe de modèles. Troisièmement, les propriétés indiquées ci-dessus permettent de prévoir de quelle façon réagira le modèle, en cas de modification d'un de ses éléments. Enfin, le modèle doit être construit de telle façon que son fonctionnement puisse rendre compte de tous les faits observés. »

(2) Si cette information est la seule utilisable à cette époque du cycle reproducteur, cela ne signifie pas pour cela que la totalité du message (identification) n'est pas perçue : le partenaire qui a entendu le « chant de cour » une fois s'en souvient généralement comme l'ont montré nos séparations expérimentales de couples (cf paragraphe I d).

accepte de coopérer en abandonnant l'œuf au mâle. Il faut encore que les deux partenaires connaissent leur chant respectif pour se retrouver au retour de la femelle : le « chant de cour » bien qu'identique<sup>1</sup> est alors répété et écouté attentivement — tête de côté, oreille vers le bec du chanteur — car il sert maintenant à l'identification. Le même signal contient trois informations, de plus en plus précises, qui indiquent peut-être l'espèce, mais surtout le sexe et l'identité (« je suis le *Manchot empereur*, de *sexe* mâle ou femelle, *Untel* »). La deuxième information (sur le sexe) n'est employée que lors du chant isolé de formation du couple, alors que la troisième (identification) n'est utilisée qu'entre les deux partenaires. Un silence prépositif sépare les deux utilisations, il limite ainsi les confusions, mais ne peut les éviter totalement comme nous allons le voir ultérieurement.

L'échange de l'œuf se fait ensuite, la femelle part au large et le mâle demeure à la colonie où il va poursuivre son jeune jusqu'à l'éclosion du poussin le plus souvent. Il assume ainsi la charge la plus lourde dans la reproduction. Nous pensons que, d'une part, l'incubation est assurée presque intégralement par un seul oiseau, parce que la distance à la mer libre au plus fort de l'hiver empêche chez cette espèce des allers et retours fréquents ; d'autre part, que c'est au mâle que cette charge incombe car ses réserves n'ont pas été entamées par la ponte<sup>2</sup>.

La température est à cette époque la plus basse de l'année et la thermorégulation sociale (« tortues ») s'avère indispensable à la survie ; l'on comprend que, chez cette espèce, territoire et distance individuelle ne puissent exister.

Lorsque la femelle revient, ayant reconstitué ses réserves adipeuses, elle passe de groupe en groupe, émettant son chant. Parfois, un mâle s'approche et répond. Si la femelle reconnaît le découpage du chant de son partenaire, elle demeure avec lui et les chants suivis de courbettes se succèdent. Les chants sont ainsi remémorés et la femelle amène peu à peu le mâle à se dessaisir de l'œuf ou du poussin.

De la même manière, poussins et parents, au cours de leurs duos antiphonaux, apprennent leurs chants respectifs qui leur permettront de se reconnaître plus tard avant chaque nourrissage.

---

(1) Bien que nous n'ayons pu enregistrer le même animal tout au long du cycle pour en être totalement certain, les sonagrammes nous ont paru avoir la même structure à toutes les époques.

(2) Ceci n'est pas limité au Manchot empereur puisque, chez le Manchot adélie comme chez le Manchot royal (Stonehouse, 1960) ou le Gorfou macaroni (Downes et al., 1959) le mâle assure la première partie de l'incubation.

B. — LES POINTS CRITIQUES DU SYSTÈME SOCIAL ET LEURS CONSÉQUENCES SUR LA REPRODUCTION.

L'absence de territoire et la pauvreté du répertoire acoustique de l'espèce entraînent un certain nombre de conséquences que nous allons passer en revue.

1. — *L'ambiguïté du signal acoustique principal.* — Nous avons vu que le choix entre deux des informations contenues dans le chant de cour ne se fait qu'en fonction du temps : le chant de cour en début de cycle indique surtout le sexe et, à partir de l'apparition de l'œuf, il donne l'identité du chanteur. Or le temps interne de l'animal n'est pas le temps astronomique, mais le temps « physiologique » : les oiseaux qui n'ont pu suivre le cycle reproducteur habituel de l'espèce se trouvent donc en retard sur les autres. La codification simplifiée, qui oblige l'animal à choisir le niveau de sémantique en fonction de son degré de motivation interne, entraîne donc des risques de confusion puisque tous les oiseaux ne sont pas dans le même état physiologique. Pour éviter ces quiproquos, un seul chant de cour par couple est émis jusqu'à la ponte. Ce recul des duos jusqu'au dernier moment — le départ de la femelle — prend ainsi une signification particulière pour la survie de l'espèce, puisqu'il empêche des perturbations pour les couples reproducteurs.

Ainsi ce silence prépositif de un mois et demi serait une adaptation qui compenserait en grande partie l'ambiguïté du signal acoustique unique. Cette hypothèse de travail est actuellement la seule à expliquer l'existence de ce silence chez le Manchot empereur ; elle s'appuie sur un certain nombre de faits :

— D'après Stonehouse (1960), l'autre espèce du genre *Aptenodytes*, le Manchot royal, possède un chant court (« short call ») pour la recherche du partenaire et un « chant long » (« long call ») utilisé tant pour le renforcement des liens du couple que pour l'identification des partenaires. Le Manchot adélie que nous avons pu observer durant l'été antarctique, possède deux attitudes ritualisées, associées à deux chants spécialisés, l'un dans la recherche de la femelle (« Ecstatic Display ») et l'autre dans l'identification et le renforcement des liens du couple (« Mutual Display »).

— Les deux partenaires, durant la période prépositale, restent « collés » l'un à l'autre, même pendant les rares déplacements, pour rester, selon nous, en liaison visuelle constante et pour éviter d'employer des moyens de reconnaissance auditifs.

— Le 30 avril, nous avons observé un mâle qui rompit le silence prépositif, reçut des coups de bec de sa femelle<sup>1</sup> et dut

---

(1) Le chant est émis tête baissée donc dans une position très vulnérable.

terminer à la hâte son émission ; mais il avait déjà attiré une femelle qui se joignit au couple pour former un « trio »<sup>1</sup>.

— Le 6 avril, nous avons eu la surprise de voir un couple chanter en duo pendant la période prépositale, ce qui attira deux autres oiseaux qui se joignirent à la « parade mutuelle » des deux partenaires et formèrent un « quatuor ».

— Il est fréquent — surtout après la ponte — de voir un inemployé essayer de se joindre à un couple effectuant l'échange de l'œuf ou du poussin, le chant d'un des partenaires est alors pris comme une indication du sexe par l'oiseau surnuméraire (demeuré physiologiquement au stade de la parade) alors qu'à cette époque du cycle reproducteur, il a une valeur d'identification.

2. — *Le problème des « trios »*. — L'aptitude à former des « trios » existe chez le Manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*), chez le Manchot royal (*Aptenodytes patagonica*) (Gillespie, 1932, p. 134 ; Murphy, 1936, p. 349), chez le Manchot papou (*Pygoscelis papua*) (Bagshawe, 1938, pp. 249-264), chez le Gorfou de Sclater (*Eudyptes sclateri*) et chez le Manchot à œil jaune (*Megadyptes antipodes*) d'après Richdale (1951, pp. 160-163). Elle est cependant hyperdéveloppée chez l'espèce qui nous occupe. Il est habituel de voir des « trios » ou même des « quatuors » sillonner la colonie en se battant jusqu'au sang à coups d'aïlons.

Prévost (1961) a déjà signalé que ces « trios » étaient de courte durée et qu'il s'agissait généralement de deux femelles se battant pour un mâle (cf. paragraphe I<sub>B</sub>, nos expériences de baguage de « trios », l'évolution et la cause supposée de cette surabondance de femelles). Nous avons pu observer la formation de plusieurs « trios » : la suivante est assez remarquable. Le 28 mars, un mâle chante et attire une première femelle. Les deux oiseaux se mettent en « parade mutuelle » mais le mâle l'abrège et s'éloigne suivi par la femelle ; il chante à nouveau, attire une deuxième femelle, et entame une deuxième « parade mutuelle » mais l'interrompt aussi et se déplace suivi des deux femelles ; le mâle chante pour la troisième fois, attire une troisième femelle et entame une troisième « parade mutuelle » ; mais la deuxième femelle lui donne un coup de bec auquel il riposte ; il reprend alors sa « parade mutuelle » qui dure plus de trois minutes ; la deuxième femelle lui donne un coup d'aïlon auquel il répond par un coup de bec. La deuxième femelle entend alors un mâle voisin qui chante ; elle le rejoint, mais a été précédée par une autre femelle ; les trois oiseaux entament une « parade mutuelle », puis le mâle s'éloigne suivi de ses deux femelles qui se querellent. L'une des deux femelles qui res-

---

(1) Il ne s'agit pas d'un cas unique puisque notre camarade Paul Isenmann qui, le premier, a remarqué le silence prépositif, avait déjà noté ce genre d'incident au cours de son hivernage.

taient avec le premier mâle va chercher fortune ailleurs, le couple restant entame alors une « parade mutuelle ».

A quelle cause attribuer ces « trios » connus chez les Sphéniscidés de différentes espèces ? Un sex-ratio différent de 1 entraîne une compétition entre les représentants du sexe le plus nombreux et joue un rôle certain dans leur formation. C'est le cas du Phalarope à bec étroit (*Phalaropus lobatus*) où les femelles sont plus abondantes que les mâles (Tinbergen, 1935, p. 27), du Manchot à œil jaune (*Megadyptes antipodes*) où les mâles sont presque deux fois plus nombreux que les femelles (Richdale, 1951), du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) enfin chez lequel, en 1968 (Isenmann) et 1969 (Jouventin), il a été dénombré 10 % de plus de femelles que de mâles.

Ce facteur, bien que certain, n'explique cependant pas pourquoi les « trios » sont plus abondants chez le Manchot empereur que chez le Manchot à œil jaune dont le sex-ratio est pourtant encore plus éloigné de l'égalité. Il faut donc faire entrer en ligne de compte un facteur supplémentaire qui est le territoire. En effet, l'absence de barrière territoriale permet à des célibataires de se joindre aux couples. Le peu d'agressivité et l'absence de distance interindividuelle rendent difficile l'élimination du partenaire supplémentaire. D'ailleurs, chez le Manchot royal peu territorial, les « trios » sont fréquents, alors qu'il est courant de voir chez le Manchot adélie, par exemple, la femelle dominante de l'année précédente expulser vigoureusement l'intruse dominée.

3. — *Le problème des « oiseaux se tenant compagnie »*. — Nous prenons ce terme, créé par Richdale en 1945, au sens le plus large : liaison éphémère entre deux oiseaux de sexes différents. Nous considérons donc que ce phénomène apparaît non seulement dès le début du cycle entre célibataires qui se séparent ensuite, comme chez le Manchot adélie (Sladen, 1958) mais entre couveurs même, comme chez le Manchot empereur où il atteint son maximum en octobre <sup>1</sup>.

---

(1) Les « parades mutuelles », à cette époque, sont aussi intenses que pendant la parade, ce qui doit être dû à un regain d'activité sexuelle. Ce phénomène fréquent chez d'autres espèces et très visible, par exemple, chez le Pétrel géant *Macronectes giganteus*, a été appelé par Jouanin (1964) « comportement protogamique » dans une étude sur *Puffinus assimilis*. Il correspondrait donc « simultanément à la quête amoureuse des oiseaux qui ne se sont pas encore reproduits et au maintien conjugal des couples déjà formés ou qui ont déjà élevé une progéniture ». Ce regain d'activité sexuelle éclairerait, en effet, les réflexions de Richdale (1951, p. 84) qui a toujours eu le sentiment que la formation du couple précède le retour sur le lieu de nidification. Chez les espèces dont le cycle reproducteur est soumis à des échéances strictes comme les oiseaux antarctiques, des « fiançailles » entre oiseaux non accouplés représenteraient un gain de temps dans les préliminaires aboutissant à la copulation et faciliteraient d'autant le cycle reproducteur de l'année suivante. Les couples, de leur côté, auraient ainsi, selon nous, la possibilité de se remettre en mémoire le chant de

Ces « duos » entre parents constituent un phénomène original, ils sont d'ordre sexuel puisque le découpage du chant des deux oiseaux, par exemple, indique deux sexes différents. Rien ne distingue ces couples éphémères des couples reproducteurs<sup>1</sup> si ce n'est la durée de leur liaison qui ne dépasse pas quelques dizaines de minutes, ce qui l'a faite qualifier de « flirt » par certains auteurs. Souvent un oiseau (ou les deux) possède un poussin (ou un œuf) ; il ne s'en dessaisit pas pour autant si l'autre essaie de le lui prendre. Le chant du partenaire de l'année constitue la seule clef qui permette l'accès au territoire miniature du couveur.

Comme c'était le cas pour les « trios », nous attribuons l'apparition de ce phénomène à l'absence de barrière territoriale qui a ici pour conséquence une ébauche de promiscuité sexuelle. Mais dans ce cas, ce comportement ne peut avoir aucune influence négative sur la survie de l'espèce.

---

leur partenaire avant de quitter les lieux de reproduction. Cette hypothèse est cependant peu compatible avec celle de Richdale selon laquelle les couples se retrouveraient en dehors de la période de reproduction.

Chez les Pétrels que nous avons observés, ce comportement protogamique se manifeste par un regain d'activité vocale et des parades collectives. Chez le Manchot adélie, ce comportement est beaucoup plus évident puisqu'on observe chez lui des activités hors de saison (transports de cailloux, constructions de nids volumineux, parades mutuelles et même copulations ; Sapin-Jaloustre, 1960, p. 154). D'ailleurs Sladen (1958, p. 59) a déjà compris l'importance de ce comportement qui « left me with the impression that this latter part of the season was a very important period for the establishment of future territorial rights and pair-bonds among the unsuccessful, unestablished breeders or non-breeders. It was probably largely because of this that the established unsuccessful breeders also returned from the sea to maintain their territorial rights ». Il nous paraît probable que ce comportement protogamique est beaucoup plus fréquent que les connaissances actuelles ne le laissent supposer et que son rôle est loin d'être négligeable.

Chez le Manchot empereur, la valeur « quête amoureuse » de ce comportement peut expliquer pourquoi les sub-adultes arrivent surtout en fin de cycle reproducteur. Mais la valeur « maintien conjugal des couples » ne peut être retenue puisque les parades s'effectuent entre partenaires de couples différents chez cette espèce à la fin du cycle reproducteur. Il est probable même que ce comportement nuit à la fidélité du couple en superposant au souvenir du chant du partenaire une quantité d'autres signaux. En fait, il semble que, chez le Manchot empereur, le comportement protogamique, du fait du manque d'un lieu de retrouvailles — le nid — ne joue pas sa fonction habituelle. Il suggère ainsi la phylogénèse de ce comportement : c'est simplement le relâchement des nécessités de l'élevage qui doit être à l'origine de cette ébauche de promiscuité sexuelle. Le comportement protogamique aurait lieu d'abord entre oiseaux de sexe différent et serait donc un épiphénomène au départ ; l'évolution lui aurait donné ensuite un rôle dans la survie de l'espèce. Il serait alors limité aux seuls partenaires du couple. Cette hypothèse rendrait compte des parades en groupe d'adultes appariés que l'on observe en fin de cycle reproducteur chez de nombreux Procellariiformes et qui sont difficilement explicables si l'on s'en tient strictement à la définition de Jouanin.

(1) On assiste même à la formation de trios entre oiseaux « se tenant compagnie ».

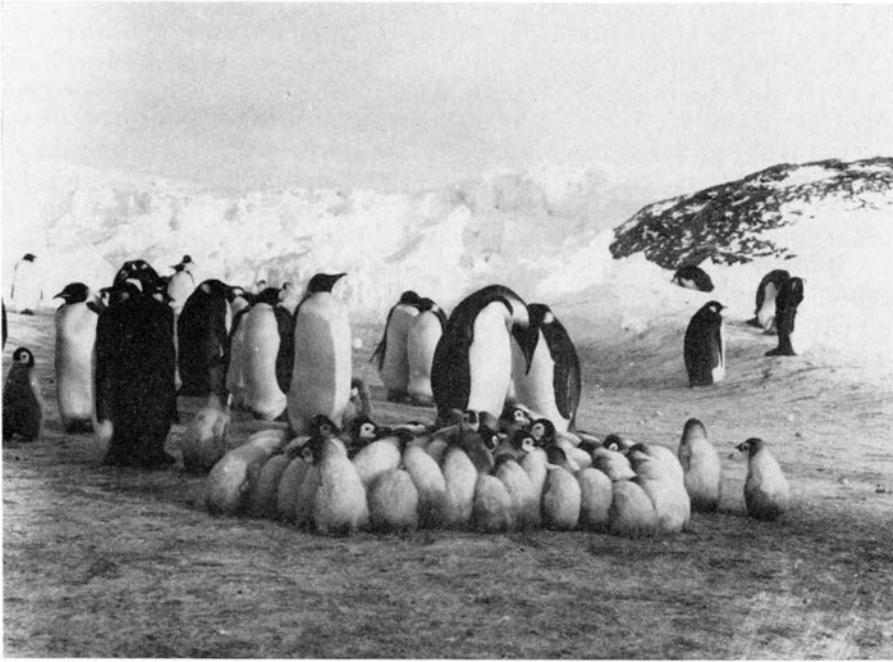


Figure 18. — *Des oiseaux « se tenant compagnie ».* Deux parents, leurs poussins devant eux, effectuent des « duos » puis des parades mutuelles. Chez eux (comme chez l'autre couple de parents à droite ou le parent qui chante avec son poussin à gauche), la tête est penchée de côté comme apparemment pour mieux écouter le chant du partenaire.

4. — *Le problème des inemployés.* — Dans notre précédente publication avec P. Isenmann (1970), nous avons utilisé pour le mot « inemployé » la définition de Richdale (1957). En fait, celle-ci s'avère impropre, puisqu'elle s'appliquait au seuls stades de couvaison et d'élevage du poussin et que nous l'appliquions aussi aux femelles surnuméraires. Nous proposons donc une définition plus large de ce terme : un oiseau est dit « inemployé » quand il ne participe pas au cycle reproducteur de la population dont il fait partie, à quelque stade que ce soit. Nous pouvons ainsi mieux définir le groupe hétérogène des inemployés en précisant les catégories sociales qui en font partie, à savoir :

- 1) les oiseaux qui n'ont pu trouver de partenaire ;
- 2) les couples non-reproducteurs ;
- 3) les sub-adultes non-reproducteurs ;
- 4) les reproducteurs malchanceux ayant perdu leur œuf ;
- 5) les reproducteurs malchanceux ayant perdu leur poussin.

D'après nos observations, les inemployés de la catégorie 1 sont surtout des femelles surnuméraires n'ayant pu trouver de mâles.

Cette catégorie d'inemployés se constitue au fur et à mesure que les couples se forment. A la fin de la parade, les couples sont groupés en « tortues » par temps froid ou reposent immobiles dans la neige. Les inemployés se massent alors près des voies d'arrivées des retardataires, pour essayer de trouver un partenaire ; ils se précipitent sur les rares mâles qui émettent leur chant de cour et se retrouvent parfois à vingt autour du même chanteur. Le 22 avril, nous avons remarqué un groupe d'une centaine d'inemployés ; sur dix bagues contrôlées, il y avait dix femelles.

Les inemployés n'apparaissent pas brusquement et on ne les remarque guère que lorsqu'ils sont ensemble et actifs. En effet, le niveau d'activité des reproducteurs et des non-reproducteurs est très différent. Les premiers se déplacent peu avant l'émancipation des poussins et demeurent ensemble. Tout au contraire les inemployés, en août par exemple, sillonnent continuellement la colonie et arrivent à former des « bandes » à l'affût de toute occasion de rapt de poussin.

Les maximums d'activité des inemployés, c'est-à-dire leurs périodes de forte motivation, se situent début mai, après la formation des couples, et surtout début août après les éclosions. Le partenaire sexuel et le poussin représentent, après tout, les deux grands enjeux du cycle reproducteur, ceux qui déclenchent les seules batailles sanglantes. Il est donc compréhensible que les oiseaux en retard sur le cycle soient alors excités.

Les femelles n'ayant pu trouver de partenaires reviennent en partie à la colonie, d'après nos contrôles de bagues. Il s'y ajoute, à partir de l'époque du retour des femelles reproductrices, les couveurs malchanceux. Les sub-adultes inemployés, d'après les rares contrôles que nous avons pu effectuer, apparaissent surtout en fin de cycle, mais aussi parfois en début. Le qualificatif d'« inexpérimentés », qui a été donné aux Manchots adélie entre deux et quatre ans par Sladen (1958), serait peut-être préférable dans ce dernier cas. Le retour en nombre des oiseaux marqués au stade de poussin devrait permettre de donner une réponse à cette question et de mieux connaître les motivations de cette catégorie d'inemployés.

Il nous paraît cependant d'ores et déjà certain qu'il ne s'agit pas simplement d'« imitateurs » comme les nomme Birr (1968) et que le problème est beaucoup plus complexe. La facilitation sociale, prouvée chez le pigeon par Craig (1911 et 1913) et supposée exister chez tous les oiseaux par Darling (1938), peut faire sentir ses effets sur le cycle normal de maturation des gonades (Prévost, 1961, p. 43), ce qui pousse tous les Manchots empereurs à réagir aux déclencheurs-signaux de l'espèce. Il est tout à fait compréhensible que les oiseaux qui n'ont pu « accorder » leur propre cycle à celui de la colonie et, de ce fait, ne reçoivent pas les stimuli adéquats, réagissent à ceux qui peuvent se trouver

autour d'eux<sup>1</sup>, l'absence de territoire facilitant par exemple le rapt des poussins lors de l'incubation. Il est manifeste que ces mêmes inemployés s'intéressent aussi à des morceaux de glace au lieu d'œufs ou à des humains au lieu de partenaires de leur espèce. Lorsque la motivation augmente, il suffit d'un stimulus faible pour déclencher la réponse standard. Inversement, certains inemployés sont manifestement peu motivés et s'ils réagissent aux déclencheurs-signaux, cela ne s'accompagne pas d'une séquence comportementale normale. Ainsi, des sub-adultes et des femelles surnuméraires peuvent, semble-t-il, adopter, par exemple, un poussin et l'abandonner quelques heures plus tard. Par contre, les reproducteurs malchanceux sont capables d'adopter définitivement de jeunes poussins ou de fournir un complément de nourriture à des poussins émancipés en l'absence des parents. Ces deux derniers comportements présentent une valeur de survie pour l'espèce et montrent que l'absence de territoire, qui permet le plus souvent aux inemployés de perturber les reproducteurs, a aussi quelques avantages.

#### C. — LES ASPECTS CONTRADICTOIRES DU PROFIL COMPORTEMENTAL DE L'ESPÈCE.

1. — *Le grégarisme du Manchot empereur.* — Un Manchot empereur seul est une anomalie car manifestement l'oiseau isolé est « mal à l'aise » et tend à s'intégrer à tout groupe qui se présente. Il émet un « coup de trompette » et rejoint les congénères qui lui ont répondu. Cela n'a rien de surprenant puisque les Sphéniscidés sont des oiseaux sociaux, à tel point qu'ils préfèrent stationner dans les colonies d'autres espèces plutôt que rester seuls. Le Manchot empereur est cependant le plus sociable de tous puisqu'il va jusqu'à se reproduire en groupe compact sans maintenir la distance individuelle qui est de règle à ce moment dans la quasi-totalité des espèces animales.

Le panurgisme<sup>2</sup>, chez le Manchot empereur, atteint des proportions impressionnantes. Lorsque les oiseaux entament un nouveau cycle, il est habituel de voir arriver des files de plusieurs centaines d'individus marchant sur la glace l'un derrière l'autre. Lorsqu'un oiseau ralentit, celui qui le suit préfère lui donner un coup de bec à la nuque plutôt que le contourner et lorsqu'un oiseau se couche sur le ventre pour avancer en « tobogganing », ce chan-

---

(1) Inversement, lorsque les poussins émancipés commencent à être abondants, l'intérêt que leur porte les inemployés disparaît en quelques jours.

(2) On emploie parfois le mot d'imitation pour qualifier ce panurgisme ou cette stimulation sociale. Nous pensons que ce terme est à éviter, car il ne s'agit dans notre cas que d'une imitation réflexe. Il y a une différence énorme entre le comportement d'imitation chez l'enfant — ou dans une moindre mesure chez les singes supérieurs — et ces phénomènes, pas plus « réfléchis » chez le Manchot empereur que le bâillement communicatif ne l'est chez l'homme.

gement de locomotion se répand aussitôt jusqu'à ce que toute la colonne adopte parfois cette position (fig. 2). Il n'y a pas de véritable leader, le premier oiseau qui sort d'un groupe est suivi par les autres. S'il parvient cependant à s'éloigner de la colonne, le suivant prend sa place. Deux colonnes cheminant en sens inverse posent un problème à certains oiseaux qui en arrivent même parfois (observation du 7 septembre) à revenir sur leurs pas avec le groupe qu'ils ont croisé ! En mer, le panurgisme est tout aussi marqué. Nous avons pu voir, par exemple, des groupes de Manchots empereurs, poursuivis par des phoques-léopards, bondir rythmiquement hors de l'eau en formation serrée pour reprendre leur respiration ; nous avons aussi eu l'occasion de voir jaillir, un à un, d'un petit trou respiratoire de Phoque de Weddel (*Leptonychotes weddelli*) une dizaine de Manchots empereurs qui « atterrisaient » à intervalles réguliers sur la glace devant nous.

Les mouvements contagieux sont nombreux. Les battements d'ailerons se transmettent rapidement à la plupart des oiseaux du groupe. Ils constituent un signal d'alarme tout aussi nécessaire que le « coup de trompette » et tout aussi communicatif. La stimulation sociale est également apparente à l'époque des accouplements : le 28 avril, la copulation de deux manchots amena quatre autres couples à copuler dans son voisinage. Le comportement le plus communicatif est sans doute la « courbette », qui amène presque fatalement le partenaire à répondre par une autre courbette. Ce mouvement joue probablement un rôle déterminant dans la synchronisation des pulsions et dans la coopération des partenaires lors de l'activité commune qui suivra (parade mutuelle, copulation, passation d'œuf ou de poussin).

Chez une espèce aussi grégaire, il faut s'attendre à trouver ce que l'on a appelé en sociologie humaine des phénomènes de foule. Les « batailles générales » ont été notées par Mougin (1966) : « Cela débute, le plus souvent, par des échanges de coups de bec entre deux ou trois oiseaux ; étroitement serrés les uns contre les autres, ils ne peuvent, en effet, se servir de leurs ailerons. De proche en proche, en quelques secondes, la bataille gagne l'ensemble de la tortue, et bientôt 1 000 à 2 000 oiseaux se distribuent des coups de bec entrecoupés de cris de colère. Dès lors, la tortue se disloque très rapidement, les oiseaux de la périphérie d'abord, suivis bientôt de tous les autres. Le calme s'établit, et la tortue se reforme à la même place ou dans les environs immédiats ».

Mais le phénomène s'avère beaucoup plus général et n'est pas obligatoirement lié à des batailles. Un bruit de moteur déclencha, par exemple, certain jour une panique générale. Une autre fois nous avons diffusé par haut-parleur, dans la colonie formée à cette époque uniquement de mâles couveurs qui attendaient le retour de leurs partenaires, des chants de femelles préalablement enregistrés. Nos notes du 5 juillet en décrivent ainsi le résultat : « cinq

mille têtes enfouies dans les « tortues » se dressent ; l'excitation croît, une buée d'haleine s'élève au-dessus des masses noires, les coups de bec et les cris de rage partent de tous côtés, la bousculade se propage et la colonie entière se déplace d'une vingtaine de mètres, puis les chants éclatent, enfin les oiseaux peu à peu se calment et les rangs se resserrent pour lutter contre le vent et le froid ».

Ces trois exemples font déjà supposer : (1) que la stimulation sociale joue un grand rôle dans notre espèce ; (2) que les causes de ce phénomène peuvent être différentes, et (3) que les effets sont disproportionnés par rapport à la cause initiale.

Ces phénomènes de contagion sont le plus souvent déclenchés par l'apparition d'un être humain. Leur ampleur s'avère inversement proportionnelle à l'écartement des oiseaux entre eux. Ainsi, en été, lorsque la densité est faible, les phénomènes de contagion se limitent à des battements d'ailerons. Par contre, en hiver, lorsque la densité atteint dix individus au mètre carré (Cendron, 1952) le moindre incident provoque la débandade des couveurs et la perte des œufs.

Lorsque notre travail nous amenait à côtoyer une « tortue », nous pouvions très bien suivre l'« onde de propagation » de la bousculade. Elle partait des oiseaux les plus voisins de nous, gagnait de proche en proche pour se réfléchir aux limites de la tortue et revenir vers des zones encore non touchées. Il est à remarquer que cette « onde de propagation » ne revenait jamais dans les zones où elle était déjà passée. L'excitation semble donc disparaître comme par épuisement. Ce mécanisme suggère classiquement une pulsion innée (« action specific energy ») qui, satisfaite, demande un certain temps pour se « recharger ». L'observateur qui revient au même endroit après avoir provoqué une vague d'excitation dans la « tortue » ne peut plus la déclencher. Il peut le faire seulement en se déplaçant vers une zone intacte dont les individus sont encore motivés.

Nous pensons que la « vie au coude à coude » à laquelle le Manchot empereur est soumis pour mieux résister au froid, engendre une agressivité latente qui doit trouver un exutoire. En l'absence de toute perturbation, la motivation augmente et le seuil de déclenchement s'abaisse jusqu'à ce que cette agressivité s'extériorise pour un motif futile. Ceci ressemble fort à la classique « activité à vide ». L'agressivité accumulée pourrait donc constituer la cause profonde de ces phénomènes de foule. Les causes visibles n'en sont en fin de compte que les déclencheurs occasionnels et non spécifiques.

Le seuil de réponse ne s'abaisse pas seulement quand la motivation est insatisfaite, il le fait aussi par stimulation sociale. C'est ce que paraît démontrer l'expérience suivante, faite le 7 août 1969, devant des inemployés à l'affût de poussins :

— Dans un premier temps, le magnétophone diffuse des cris de jeunes à proximité d'un poussin naturalisé. Des inemployés s'approchent, commencent à s'attrouper, en attirent d'autres, l'excitation croît, certains se mettent à chanter.

— Dans un deuxième temps, nous enlevons les appeaux et nous contentons d'imiter le cri du poussin. Les inemployés viennent vers nous. Nous les entraînons à notre suite.

— Dans un troisième temps, nous limitons notre imitation à un cri dans l'aigu, ce qui n'empêche pas les inemployés de continuer à nous suivre et à grossir leurs rangs dont le nombre atteint maintenant la centaine.

— Enfin, nous ne faisons qu'agiter un bout de tissu qui traîne au sol. Tous les inemployés de la colonie sont autour, se bousculent et chantent.

Il semble donc que, dans ce cas, l'excitation ait été contagieuse et amplifiée par le nombre, par une sorte de « phénomène d'écho » bien que le stimulus soit devenu de plus en plus faible.

2. — *Le territorialisme du Manchot empereur.* — La définition du territoire la plus communément admise est celle de Noble (1939) : « Any defended area ». Appliquée à notre espèce elle signifie que le territoire est réduit à la poche incubatrice. Il s'agit donc là d'un cas limite puisque la « zone défendue » n'entre même pas dans les catégories D des classifications issues de celle de Mayr (1935)<sup>1</sup>. On peut considérer que le Manchot empereur a le plus petit territoire connu puisqu'il est restreint à son corps et que ce territoire est mobile puisqu'il le déplace forcément avec lui. On peut aussi estimer que le Manchot empereur ne possède pas de territoire puisqu'il ne défend aucun emplacement ; c'est une question de définition. Mais c'est aussi une remise en question du concept lui-même, puisqu'ici le « territoire » n'est plus lié au sol et que le territorialisme se confond avec la défense individuelle. Le Manchot empereur possède donc théoriquement un territoire, mais, en pratique, tout se passe comme s'il n'en avait pas.

De toute façon, il est intéressant de noter qu'un comportement territorial rudimentaire existe tout de même. A chaque moment crucial du cycle reproducteur (formation du couple, ponte, transferts d'œufs ou de poussins, élevage), les couples s'isolent, stationnent et l'agressivité augmente très fortement (balayages latéraux de la tête). Ils demeurent plus longtemps que les oiseaux non appariés en face de l'homme qui approche, et les mâles encore plus que les femelles. D'ailleurs, dans quelle mesure l'exhibition

---

(1) Type D de la classification de Nice (1941) : « (types of territory) restricted to narrow surroundings of nest ».

Type D de la classification de Hinde (1956) : « pairing and/or mating territories ».

de la poche incubatrice ne correspond-t-elle pas à l'exhibition du nid à laquelle on assiste lors de la relève de certains hérons, par exemple ?

Nous nous sommes demandé si les couveurs gardaient une place précise dans les « tortues » par rapport à leurs voisins. Nous avons donc relevé la position des individus bagués chaque jour. Il est certain qu'ils bougent très peu et peuvent demeurer plusieurs jours au même endroit. Mais cela nous semble beaucoup plus lié à leur faible activité qu'au territorialisme lui-même puisqu'ils changent occasionnellement de « tortue » et demeurent là où on les a poussés.

Cette quasi-absence de territoire constitue une sorte d'expérience naturelle et une contre-épreuve aux affirmations sur la signification biologique du territoire lors de la reproduction. En effet, l'absence de barrière territoriale et les perturbations qui en découlent chez le Manchot empereur confirment l'utilité d'un espace défendu autour des reproducteurs. D'après Tinbergen (1936 a), le rôle du territoire est de protéger les objets et les situations qui sont indispensables à la reproduction. Or, nous avons vu que l'absence de territoire entraînait des perturbations dans la formation du couple (« trios »), dans les transferts (confusions sur le signal acoustique), dans l'élevage des poussins (raptés par les inemployés), dans la fidélité du couple (oiseaux « se tenant compagnie »). Il ne suffit pas que l'oiseau se sente propriétaire de sa progéniture ou de son partenaire pour le défendre contre autrui, il faut aussi qu'il se ménage un périmètre de sécurité pour pouvoir agir suffisamment tôt. Le territoire a donc pour rôle de permettre un *délai d'intervention*. L'absence de cette marge de prévision est un handicap pour la reproduction du Manchot empereur, surtout lors des raptés de poussins<sup>1</sup>.

Comment expliquer que l'évolution ait amené une espèce à adopter une solution présentant de tels inconvénients ? Pour répondre à cette question, il faut envisager le problème globalement et se souvenir que le Manchot empereur est le seul animal à se reproduire pendant l'hiver antarctique. La thermorégulation sociale constitue une nécessité prioritaire sans laquelle la perpétuation de l'espèce serait impossible. L'absence des avantages du territoire classique est le prix qu'il faut payer pour permettre la survie dans ce milieu hostile.

Malgré ce handicap, l'espèce a pu se maintenir grâce à son isolement qui la met à l'abri des prédateurs terrestres et de la concurrence interspécifique.

---

(1) Skutch a constaté que chez les colibris du genre *Amazilia* où la défense territoriale fait défaut, il y avait de ce chef un gros pourcentage de destruction des nichées ; le pillage mutuel supprimerait la moitié des nids (in Grassé, Tome XV, p. 723).

3. — *Élevage communautaire ou individuel ?* — Wilson, en 1907, avait, trop rapidement, conclu de ses observations sur les rapt et les mêlées que l'élevage du poussin était effectué par n'importe quel adulte. Les « crèches » de jeunes auraient été prises en charge par la communauté. Murphy, puis Stonehouse (1953) — avec plus de réserves — devaient faire la même supposition erronée. Plus tard, Prévost (1961) prouvait par le baguage que les parents nourrissent individuellement leur poussin dans la plupart des cas.

Cette tendance à interpréter d'un point de vue « communiste » la vie des manchots a d'ailleurs été générale chez les anciens auteurs. Les poussins de Manchot Adélie étaient supposés être mis, par exemple, sous la surveillance d'un gardien pendant l'absence des parents. En fait, là aussi, le mythe anthropomorphique du phalansthère devait s'écrouler à l'épreuve des faits (Sladen, 1958).



Figure 19. — *Une preuve de l'ébauche de nourrissage communautaire.* Un parent, son poussin — peu visible — sur les pattes, est en train de nourrir un poussin étranger. On voit en arrière-plan, la manière dont les poussins sont transportés sur les pattes des couveurs et sont abrités par le repli cutané qui tient lieu de « poche incubatrice ».

Le recul du temps et l'accroissement des connaissances nous permettent cependant de rendre en partie justice à nos devanciers. Le « gardien » de la « crèche » de poussins de Manchot adélie ou de Manchot empereur ne protège que lui-même, mais les jeunes qui sont attirés près de lui profitent de cette protection qui prend valeur de survie pour l'espèce. Si le comportement des parents qui chantent devant les groupes de poussins et retrouvent/le leur

parmi plusieurs autres ne peut être interprété que comme un nourrissage individuel, le comportement de certains Manchots empereurs que l'on peut voir alimenter plusieurs poussins successivement ne peut être interprété que comme un nourrissage communautaire (fig. 19).

Il semble, en fait, que la majeure partie des nourrissements de poussins soit individuelle mais qu'une partie, difficile à évaluer mais non négligeable, soit effectuée par des oiseaux non-reproducteurs ou des reproducteurs « malchanceux »<sup>1</sup>. Il est, au moins, probable que cet apport s'ajoutant à celui des parents doit contribuer à la survie de l'espèce et constitue un terme de passage entre nourrissage individuel et nourrissage communautaire<sup>2</sup>.

Dans la classe des oiseaux, peu d'espèces ont atteint le stade, socialement très évolué, du nourrissage communautaire. Les poussins de *Sterna sandwicensis* se rassemblent en groupes denses mais sont nourris individuellement.

Par contre, la famille des Timalinés avec le genre *Turdoïdes*, l'ordre des Cuculiformes avec la famille des Crotophaginés (Davis, 1940 a et b ; 1942 b ; Bent, 1940 ; Kendeigh, 1952) montrent une évolution ayant abouti à la ponte, à l'incubation et à l'élevage communautaires, le groupe entier assurant la protection du territoire collectif. Mais, hormis le cas des Manchots empereurs, cette évolution s'est faite chez les oiseaux sans aucun rapport avec la nécessité d'une reproduction à basse température. Pour pousser plus loin la comparaison, il nous faut passer chez les Mammifères avec l'ordre des Chiroptères<sup>3</sup>. Ce groupe a occupé la niche écologique laissée libre par les oiseaux essentiellement diurnes. Les connaissances sont malheureusement fragmentaires. Il n'en reste pas moins que les formes actuellement connues permettent déjà d'établir des parallèles instructifs avec les oiseaux et le Manchot empereur en particulier.

La plupart des espèces alimentent individuellement leurs jeunes. D'autres nourrissent indifféremment n'importe quel jeune. C'est le cas de *Miniopterus schreibersi*, par exemple. C'est un animal des plus sociables, pratiquant la promiscuité sexuelle. Il vit par essais compacts de plusieurs milliers d'individus dont les comportements sont très contagieux (appel, fuite). Il pratique la thermorégulation sociale, car il vit dans des cavernes froides et

---

(1) Cette dernière catégorie d'oiseaux doit être responsable d'un bon nombre d'adoptions. Nous avons pu en constater plusieurs, définitives, chez les bagués que nous suivions. Par contre, les oiseaux inemployés depuis longtemps abandonnent les poussins au bout de quelques heures.

(2) Le D<sup>r</sup> F. Bourlière nous a signalé que des travaux récents sur les Canidés (loups, renards, lycas) débouchent sur les mêmes résultats, ce qui laisse supposer que ce type intermédiaire de nourrissage n'est « rare » que parce que difficile à observer.

(3) Les renseignements sur ce groupe ont été puisés soit dans le livre de A. Brosset (1966), soit directement auprès de l'auteur que nous remercions.

doit économiser ses réserves alimentaires lors du long jeûne hivernal (quatre mois). Il peut abaisser sa température centrale, au contact des parois humides de la roche, jusqu'à descendre au-dessous de la température ambiante. Cette chauve-souris a aussi une vie sociale ininterrompue. Elle est si peu agressive qu'elle tolère la présence d'autres espèces de Chiroptères au centre de ses essaims. Elle est obligée d'abandonner ses jeunes dans le froid de la nuit pour partir chasser les insectes, ce qui oblige les jeunes à se grouper en pratiquant la thermorégulation sociale. Il y a donc plus d'un point commun entre le système social du Minioptère et celui du Manchot empereur. La chauve-souris se trouve à un degré d'évolution plus avancé que l'oiseau. C'est par un phénomène de convergence, bien connu en morphologie, que ces groupes éloignés soumis à des conditions de vie aussi particulières sont arrivés à des solutions sociales voisines.

#### D. — PHYLOGÉNÈSE DES STRUCTURES SOCIALES ET SOCIOLOGIE COMPARÉE.

1. — *Considérations évolutives sur le Manchot empereur.* — Les auteurs qui se sont intéressés à l'évolution des Sphéniscidés se sont généralement ralliés à l'opinion de Simpson (1946) suivant laquelle les Manchots seraient originaires des latitudes tempérées et non de l'Antarctique. Le Manchot empereur serait donc l'espèce la plus éloignée des conditions de vie primitives. La comparaison du genre *Aptenodytes* avec le genre *Pygoscelis* et du Manchot empereur avec le Manchot royal s'avèrent fructueuses. Elles permettent d'expliquer l'excellente adaptation du premier à l'Antarctique.

Wilson (1907) avait déjà suggéré les grandes lignes de l'évolution des Sphéniscidés mais il considérait le Manchot empereur comme plus primitif que le Manchot royal. Stonehouse est revenu sur ce dernier point et a appliqué l'hypothèse de Simpson, basée sur l'ostéologie, à l'étho-écologie du genre *Aptenodytes*.

La thèse de Stonehouse (1953, 1960) a déjà été complétée dans le domaine écologique par Prévost (1961), Isenmann et Jouventin (1970) et Isenmann (1971). Nous nous bornerons à exposer notre propre point de vue.

Rétrospectivement, nous dirons que les deux genres qui ont colonisé l'Antarctique, le genre *Aptenodytes* et le genre *Pygoscelis*, ont des potentialités opposées. Dans le genre *Pygoscelis*, de petite taille, les cycles reproducteurs sont relativement courts : 5-6 mois pour l'espèce subantarctique *Pygoscelis papua*, 4-5 mois pour les espèces antarctiques *Pygoscelis antarctica* et *P. adeliae*. Il est probable que le cycle reproducteur des espèces antarctiques s'est contracté par suite de la brièveté de la belle saison qui correspond d'une part à la mer libre et d'autre part à l'abondance maximum

du plancton. De plus, ce genre, chez lequel l'activité nidificatrice est développée ne pouvait se reproduire que sur un substrat sec. Chez le genre *Aptenodytes*, par contre, la taille est forte et le cycle reproducteur en conséquence est très long. Il lui est impossible de mener à bien l'élevage des jeunes pendant le court été antarctique. C'est donc la solution inverse qui a été adoptée : profiter du maximum alimentaire pour l'engraissement des poussins du cycle précédent et des couveurs du cycle à venir. De plus, le genre *Aptenodytes*, qui n'a pas de comportement nidificateur, incube l'œuf puis le poussin sur les pattes. Ainsi, le Manchot royal qui est un nicheur de grèves porte sa progéniture sur les pattes pour la protéger des eaux de ruissellement.

Rien ne s'opposait donc à ce que la reproduction soit itinérante et se fasse sur des surfaces englacées ou enneigées. Mais, à ce stade, une innovation se devait d'apparaître pour permettre au Manchot empereur de résister au froid de l'hiver antarctique. C'est la thermorégulation sociale, adaptation éthologique qui vient compléter les adaptations physiologiques et morphologiques (par exemple, l'augmentation de la taille suivant la règle de Bergmann et la réduction des extrémités suivant la règle d'Allen). Elle imposait la disparition de la distance individuelle, ce qui supposait une agressivité et un territoire minimum. Elle obligeait les oiseaux à se reproduire sur un espace plan constitué pour deux colonies de Manchots empereurs par un îlot plat et pour les autres colonies connues par la glace de mer. Un espace de glace de mer solide étant plus facile à trouver que des îlots plats en bordure du continent antarctique, le cycle reproducteur s'est trouvé lié à celui de la glace de mer. Mais la présence d'une glace de mer durable étant difficilement compatible avec la proximité de l'eau libre, les voyages alimentaires en plein hiver s'avéraient longs et peu rentables. Aussi le Manchot empereur mâle a-t-il pris en charge la quasi-totalité de l'incubation, en jeûnant pendant quatre mois, ce qui nécessite des réserves adipeuses considérables. Du fait de cette surcharge, les mâles se sont trouvés plus exposés que les femelles à la prédation en mer, ce qui modifiait le sex-ratio et aboutissait à créer une catégorie particulièrement active d'inemployés, les femelles en surnombre. Du fait de l'absence de barrière territoriale et de la faible agressivité, les inemployés pouvaient perturber les reproducteurs.

Examinons maintenant de plus près certains aspects de l'évolution de ce comportement. La dureté des ailerons, l'épaisseur des pectoraux, le long bec effilé et la taille des Manchots empereurs laissent supposer des combats meurtriers. Or, comme l'avait remarqué Stonehouse (1953), il n'en est rien et il nous semble que ce n'est pas par hasard que ces armes redoutables sont encore plus inoffensives chez eux que chez les Manchots royaux. Les coups d'ailerons des Manchots empereurs sont remarquablement lents

et leur bec pointu ne sert qu'à pincer. Cette inaptitude au combat nous apparaît comme une adaptation, secondaire mais indispensable, à une reproduction en groupes denses. Il y avait, semble-t-il, deux solutions possibles pour neutraliser cette puissance potentielle, soit l'apparition de rituels d'apaisement et d'inhibition tels qu'on les voit apparaître chez les Lariformes qui sont à la fois très agressifs et très sociaux, soit la réduction de l'agressivité et sa « canalisation » en techniques de combat inefficaces. Cette dernière solution n'était possible que dans l'isolement de l'hiver antarctique, car aucun prédateur terrestre n'y est à craindre, alors que la première — beaucoup plus courante — doit rester bivalente et permettre le respect des congénères en même temps que la prédation d'autres espèces.

L'adaptation la plus remarquable du Manchot empereur est la thermorégulation sociale. Comment est-elle apparue ? Chez les Sphéniscidés considérés comme les plus primitifs, les poussins semblent élevés individuellement jusqu'à leur départ en mer, d'après les renseignements que nous avons pu obtenir sur l'élevage du poussin dans les genres *Spheniscus* et *Eudyptula*. Chez la plupart des autres Manchots, les poussins émancipés, se rassemblent en groupes pour lutter contre le froid et les prédateurs. Le Manchot empereur est ici encore un cas unique et constitue, pour nous, une réussite évolutive dans ce domaine. Non seulement les poussins émancipés pratiquent la thermorégulation sociale mais les adultes également. Il semble cependant qu'il y ait, chez l'espèce qui nous occupe, non pas innovation comportementale mais utilisation d'un comportement juvénile par les adultes, ce qui est fréquent chez les oiseaux dans le nourrissage nuptial par exemple. Si nous voulons pousser plus loin l'analyse, nous constatons que les groupements de poussins sont dus aussi, d'une certaine manière, à un comportement régressif. Ils s'observent après l'abandon par les parents. Les poussins sont alors attirés par le contact du duvet — et probablement la chaleur — de leurs voisins, car ils leur rappellent peut-être la sensation de la poche incubatrice parentale.

Autrement plus troublant est le problème de la ritualisation des comportements chez le Manchot empereur. Tout au long du chapitre précédent, il a souvent été difficile de cerner les attitudes véritablement incluses dans la parade nuptiale. Nous avons constaté que les activités de déplacement qui apparaissent pendant la parade nuptiale étaient différentes de celles que nous avons inventoriées hors de la colonie de reproduction. Nous en étions même venus à nous demander au sujet de la « démarche balancée », si toutes ces attitudes ébauchées n'étaient pas les vestiges ou les prémices d'une séquence comportementale complexe.

Stonehouse (1953, p. 29) a accepté, comme souvent dans ses écrits, le risque d'émettre une première hypothèse de travail : « The " exhibition " display is an aspect of behaviour which

although clearly adapted to the birds'simple requirements, cannot be explained solely in terms of those requirements. Its performance can be evoked by a number of differing stimuli ; its complexity and universal application suggest that it may be a relic behaviour pattern, combining the remains of a number of diverse patterns which were of use to the birds during a territorial period in their phylogeny. The display is generally released on the sight of a moving objet ; another bird, a dog or a man have been known to evoke the same reaction. Involving, as it does, the exposure of the brilliantly coloured neck feathers, the display may have in it an element of identification or epigamic significance. Movements of the abdominal muscles, with the resulting exposure of egg, chick, or inoccupied cavity, suggest that offspring have at some time been more significant in the display than they are at present. The aggressive terminating lunges may simply be relics of a time when crowding was not tolerated, when in fact the birds were territorially inclined. The combination of these elements, possibly with more which can no longer be isolated, has resulted in a single display which has no precise significance at all ; it may be used for recognition, identification, mutual stimulation, or to express consciousness of the presence or absence of offspring. As the birds, passed from territorial to non-territorial behaviour, the need for elaborate and specific display patterns was lost ; degeneration of these patterns followed, and the curious " exhibition " display has resulted. Its complexity makes this display particularly difficult to classify in terms of the relatively clear-cut behaviour " types " shown by other penguins and listed by Richdale. Although both " bowing " and " trumpeting " are involved, the display is clearly the direct equivalent of neither in function. »

Le comportement « non-territorial » du Manchot empereur dérive-t-il d'un comportement territorial ? Nous avons vu que le cas du Manchot empereur peut être considéré comme un cas limite de territorialisme. Le « balayage latéral de la tête » qui semble défendre les environs immédiats du couveur s'avère trop ritualisé pour avoir une réelle efficacité. Cette attitude ne nous paraît compréhensible que si elle représente les restes d'un véritable comportement territorial.

Les attitudes du Manchot empereur représentent-elles les vestiges visibles d'une parade jadis plus élaborée ? Nous avons jusqu'ici considéré les attitudes ambiguës de cette parade, telle le « frottement de la zone auriculaire sur l'épaule », comme des activités de substitution. Il est, en effet, possible qu'elles soient plus fréquentes chez le Manchot empereur que chez le Manchot royal pour la simple raison que ce dernier, à l'abri de son territoire, se trouve beaucoup moins exposé à être impliqué dans des situations conflictuelles. Mais le cas de la « démarche balancée » est troublant. D'une part, cette attitude n'a rien à voir avec une activité

de déplacement ou un mouvement d'intention et, d'autre part, on la retrouve beaucoup plus marquée chez le Manchot royal. Si l'on accepte la thèse de la colonisation de l'Antarctique par le Manchot empereur, on en vient à admettre le passage d'un comportement territorial à un comportement non-territorial et rien ne s'oppose à ce que d'autres vestiges que le « balayage latéral de la tête » soient encore présents dans la parade du Manchot empereur.

Peut-on attribuer cette dégénérescence de la parade du Manchot empereur au passage d'un comportement territorial à un comportement non-territorial ? Les fonctions de la parade nuptiale sont, d'après Tinbergen (1954), d'assurer :

- 1) la synchronisation du comportement des deux sexes (modifications hormonales ou synchronisation des activités de formation du couple) ;
- 2) l'orientation (vers le nid par exemple) ;
- 3) la suppression de la réponse non-sexuelle (par exemple, l'inhibition de l'agressivité du mâle) ;
- 4) le maintien de l'isolement sexuel des espèces.

La fonction 1 s'applique à la parade du Manchot empereur. Si l'on se souvient que la « démarche balancée », chez le Manchot royal, permet au mâle d'attirer la femelle jusqu'à l'emplacement du futur territoire (fonction 2), on peut comprendre que l'absence de territoire ait entraîné la dégénérescence de ce comportement devenu sans grande utilité chez le Manchot empereur. Mais ce n'est pas, comme le dit Stonehouse, la disparition du comportement territorial qui en est la cause, mais bien plutôt la disparition du territoire lui-même. Par contre, comment lier l'abandon du territoire au fait que ces oiseaux en arrivent parfois à effectuer des parades avec des objets mouvants ? Stonehouse a oublié, nous semble-t-il, que le Manchot empereur est seul pendant l'hiver antarctique et qu'il y a eu élargissement des schémas déclencheurs innés comme chez un animal domestique (Lorenz, 1950). Peu de défenses ont été prévues pour éviter l'exogamic car tout être vivant se trouvant dans la colonie de reproduction a toutes les chances d'être un *Aptenodytes forsteri* !

Le lieu et l'époque de reproduction du Manchot empereur sont tels que la fonction 4 du territoire s'avère inutile.

Enfin, la faible agressivité du Manchot empereur lui permet de se contenter du raidissement de la « parade mutuelle » pour rediriger l'agressivité des partenaires (fonction 3). Il est intéressant de noter qu'à la « parade mutuelle » silencieuse et immobile du Manchot empereur peu agressif s'oppose, par exemple, la « parade mutuelle » bruyante et mouvementée du Manchot adélie très agressif. Ceci confirme l'hypothèse de Lorenz développée dans son livre « On Aggression » (1966) suivant laquelle l'agressivité est redirigée dans les parades mutuelles et se trouve liée à la fidélité des couples. Les couples de Manchots adéliés se reforment chaque

année dans une forte proportion (84 % des cas suivant Penney, 1968) et les couples de Manchots empereurs dans une très faible proportion (cf. paragraphe des contrôles de bagues). Il serait intéressant de vérifier si le pourcentage de couples durables d'une année sur l'autre chez le Manchot royal est intermédiaire entre les deux espèces précédentes puisque la « parade mutuelle » comprend des claquements de bec et des balancements lents de la tête. Si c'est le cas, il faudra aussi établir un lien entre ce fait et la présence chez cette espèce du lieu de rencontre que constitue le territoire.

2. — *Un système social de Vertébrés sans territoire ni hiérarchie.* — Bourlière (1952) qui ne disposait que des observations erronées de Wilson avait classé le Manchot empereur dans ce qu'il nomme « les sociétés vraies ». En fait, l'élevage communautaire supposé par Wilson (1907) a été remis en question par Prévost (1961). Malgré le rapprochement, que nous avons effectué entre les deux conceptions dans le paragraphe traitant de ce problème, il n'est plus possible de parler sérieusement de division du travail à l'échelle de la communauté mais seulement de répartition des charges de la reproduction entre les sexes. Nous estimons que le Manchot empereur, dans la classification proposée par Bourlière, devrait être placé dans la catégorie dite « les sociétés coloniales » puisque le territorialisme du Manchot empereur est un cas limite des sociétés d'oiseaux de mer classiques.

Comme chez les oiseaux de mer coloniaux, territoire et domaine vital ne coïncident absolument pas. Les liens familiaux sont apparemment absents chez le Manchot empereur et les liens du couple sont réduits au minimum indispensable à la reproduction. Julian Huxley avait émis dès 1914 l'hypothèse que chez les espèces nécessitant la présence des deux parents pour maintenir les petits en vie, le lien qui unit le mâle à la femelle ne doit pas être rompu. Nous en avons là un exemple extrême puisqu'en fin d'élevage les deux partenaires ne se rencontrent plus et forment même de nouveaux couples éphémères. Il y a une tendance à la promiscuité sexuelle qui se différencie de celle des oiseaux coureurs puisqu'elle est inutile à la reproduction alors que, dans le groupe cité, elle est intégrée dans la structure sociale.

De plus les oiseaux coureurs, qui sont aussi peu territoriaux, montrent des rapports hiérarchiques particulièrement développés entre mâles.

Au fur et à mesure que nos connaissances en sociologie animale s'accroissent, il semble que chez beaucoup de Vertébrés, la hiérarchie de dominance entre les individus est d'autant plus développée — surtout chez les mâles adultes — que le territorialisme est réduit (Richard, 1970). Ceci est particulièrement visible chez les Mammifères (Ongulés et Primates en particulier) où la complexité croissante de l'organisation sociale s'accompagne

d'une baisse de la pulsion territoriale et d'une augmentation de la hiérarchie de dominance.

Un animal sur son territoire est dominant sur les intrus. Il acquiert du même coup un statut social d'individu alpha en un lieu bien précis. Il se trouve dans une situation stable qui lui permet de mener à bien la reproduction. De son côté, la hiérarchie de dominance règle les rapports des individus en fonction de leur statut social et réduit ainsi les conflits du groupe. Nous considérons donc la territorialité comme une hiérarchie de dominance primitive, car limitée dans l'espace et souvent le temps. Mais il est plus difficile pour un individu de connaître son rang social par rapport à ses congénères, que de reconnaître un lieu ; c'est sans doute pourquoi c'est chez les Mammifères, psychiquement plus évolués, que l'on trouve surtout des hiérarchies de dominance, c'est-à-dire la solution la plus efficace. De toutes manières, il est bien évident que les deux solutions peuvent se superposer (hiérarchie de territoires chez le Kob de l'Ouganda, Buechner, 1961) et concourent au même but, le maintien de l'ordre social.

Par quoi cet ordre social est-il troublé ? Par l'agressivité et la sexualité au service de l'individu. Comment cet ordre social est-il maintenu ? Par la canalisation de cette agressivité et de cette sexualité aux services de la société. L'avantage psychologique du propriétaire du territoire ou la connaissance du statut hiérarchique de chacun diminuent la fréquence des combats et en réduisent les risques. La compétition pour les meilleurs territoires ou les degrés hiérarchiques les plus élevés joue un rôle dans la sélection sexuelle et aboutit à une censure sociale chez les individus les moins aptes (âge, maladie) ou différents (mutants), c'est-à-dire ceux qui s'écartent de la norme de l'espèce.

Chez les Sphéniscidés, la hiérarchie de dominance n'existe pas. Chez le Manchot empereur, le territoire est presque inexistant. Il ne peut guère canaliser les pulsions individuelles comme la sexualité dans une direction sociale comme la reproduction. Il est donc compréhensible que les partenaires de couples différents paradedent entre eux en dehors des périodes où ces parades sont indispensables à la synchronisation des cycles reproducteurs. Quant à l'agressivité des individus, elle est, par suite de la thermorégulation sociale, si faible qu'elle ne nécessite aucune répression.

3. — *Sexualité et sociabilité.* — « L'attraction mutuelle et la formation d'assemblées sociales sont indépendantes de l'appétition sexuelle et de la famille » comme l'a écrit fort justement Grassé (1952). Tout au contraire, « nombreuses sont les espèces animales dont les bandes se désagrègent au moment de la reproduction » (Grassé, 1952). Rares sont les espèces où les individus solitaires se rassemblent pour se reproduire (annélides, crustacés, quelques grenouilles). Leur exemple ne nous paraît pas plus probant pour connaître l'origine de l'attraction sociale que celui des espèces qui

se rassemblent pour dormir (polistes) ou pour sentir un contact (ophiures). Zuckermann (1932), qui défendait cette thèse aujourd'hui dépassée, a été induit en erreur par le fait qu'il travaillait sur des singes chez lesquels la poussée spermatique du mâle est continue. L'attraction sociale a un caractère sporadique et polyphylétique (Le Masne, 1952), elle s'est développée au cours de l'évolution animale chez les espèces où la vie en groupe présentait un avantage pour la survie de l'espèce.

Non seulement l'attraction sexuelle est, pour nous, indépendante de l'attraction sociale, mais elle s'y oppose lorsque l'élevage des jeunes — comme chez le Manchot empereur — impose des structures durables telle le couple. Le rôle du territoire ou de la hiérarchie de dominance est alors d'empêcher que les pulsions individuelles et temporaires ne viennent compromettre la survie de l'espèce. Cette répression de la sexualité<sup>1</sup> engendre une augmentation de l'agressivité qui est utilisée pour fortifier les liens du couple (parades mutuelles du Manchot adélie, cérémonial de triomphe du jârs) et défendre le territoire, le rang social, le — ou les — partenaires, les œufs ou les jeunes.

## CONCLUSION

L'hypothèse de la colonisation de l'Antarctique par le genre *Aptenodytes*, proposée par Stonehouse et Simpson, constitue, pour nous, un outil de travail fondamental pour la compréhension de la structure sociale du Manchot empereur.

La reproduction en milieu froid aurait entraîné la modification d'un fond éthologique proche de celui du Manchot royal actuel.

Cette adaptation se serait faite par :

— la dégénérescence des comportements devenus inutiles (mécanismes d'isolement sexuel lors de la parade nuptiale, frottement de la zone auriculaire sur l'épaule et secouement du bec, démarche balancée pour entraîner la femelle vers le territoire) ;

— la suppression des comportements devenus nuisibles (défense territoriale et distance individuelle) ;

— l'apparition de comportements devenus nécessaires (thermorégulation sociale et silence préposital) ;

— l'apparition accidentelle de comportements sans signification (oiseaux se tenant compagnie) ;

— la persistance de comportements sans grande utilité (balayage latéral de la tête) ;

---

(1) « La société exerce une censure sur l'individu futur essaimant. » (Grassé, 1952, à propos d'insectes sociaux.)

— le maintien des comportements gardant leur utilité (battement d'ailerons pour l'alarme, coup de trompette pour le ralliement, chant de cour pour la détermination des sexes et la reconnaissance, courbette pour la synchronisation des partenaires, parade mutuelle pour le maintien du couple).

Le phénomène des oiseaux « se tenant compagnie » est, en fait, pour nous, un épiphénomène, donc neutre et accidentel. Il présente à ce titre un intérêt car, s'il est difficile de trouver des comportements néfastes à la survie de l'espèce, il est encore plus rare d'en rencontrer qui n'aient aucune signification. La conception transformiste, en première analyse, laisserait à penser que les aspects inutiles ou néfastes à la survie de l'espèce sont éliminés. Mais ici la sélection naturelle ne joue pas. De plus, toute adaptation est solidaire de l'ensemble : le phénomène des « oiseaux se tenant compagnie », qui semble n'avoir aucune valeur de survie, est une conséquence de l'absence de barrière territoriale qui, par contre, est indispensable à la thermorégulation sociale, et donc à la reproduction du Manchot empereur.

Par ailleurs, la « genèse » des nouveaux comportements n'a été que la transposition d'une solution préexistante (la thermorégulation sociale des poussins) ou, encore plus simplement, la suppression du signal (le silence préposital). On a l'impression que ce groupe primitif des Sphénisciformes se trouve dans l'incapacité d'innover véritablement.

Le gréganisme de cette espèce est tel que l'on peut se demander s'il est possible de qualifier de société, cette foule d'individus identiques et interchangeables ne se reconnaissant, semble-t-il, que par le découpage du chant.

Le Manchot empereur n'a pas développé des comportements très spécialisés comme les insectes sociaux, ni de territoire comme la plupart des Vertébrés, ni de hiérarchie comme les Vertébrés les plus évolués socialement. Le couple, qui reste à la base de son mode de reproduction, est réduit au strict minimum permettant la survie de l'espèce. L'absence de structures sociales rigides (castes, territoire, hiérarchie) explique les ébauches de promiscuité sexuelle (« trios », oiseaux se tenant compagnie). Le système d'élevage individuel, qui nécessite des relèves complexes et un système de reconnaissance précis, aurait pu avantageusement être remplacé par un élevage communautaire qui n'apparaît qu'en filigrane. Cette solution plus simple et plus efficace aurait évité les incidents du cycle reproducteur du Manchot empereur (« trios », inemployés perturbateurs, vols de poussins, « mêlées de rugby »).

Notre hypothèse n'est pas une simple vue de l'esprit. Les deux espèces de Chiroptères qui se reproduisent à basse température et élèvent en commun leurs jeunes, sont les représentants les plus septentrionaux de deux familles originaires des tropiques (*Tada-*

*rida brasiliensis* et *Miniopterus schreibersi*), alors que tous les autres membres, plus primitifs, de leurs familles respectives pratiquent l'élevage individuel.

Au niveau des groupes entiers, la convergence est donc remarquable puisque le Manchot empereur, adapté lui aussi au froid, serait, d'après Stonehouse, le représentant de sa famille vivant dans les plus hautes latitudes bien qu'originaire des latitudes tempérées. De plus, le groupe des Sphéniscidés montre un début d'évolution vers l'élevage communautaire (« crèches » de poussins dans les genres les plus évolués, nourrissage par les inemployés). Il semble cependant que dans cet ordre, l'un des plus anciens de la classe des oiseaux, le territoire n'ait pu être abandonné totalement.

L'ordre des Chiroptères, confronté au même problème de reproduction à basse température, a atteint l'adaptation optimum en passant à l'élevage communautaire. Son appartenance à la classe des Mammifères a pu être le facteur nouveau qui a permis ce progrès dans la structure sociale. Nous touchons là au concept du potentiel évolutif des groupes zoologiques qui, par l'impossibilité de vérification expérimentale, reste bien délicat à prouver.

Au terme de cette étude, nous dirons que nous avons envisagé l'adaptation éthologique du Manchot empereur à son milieu comme une expérience naturelle unique. A ce titre, nous avons essayé de tirer le maximum d'enseignements de ce mode de vie paradoxal, en particulier de l'abandon du territoire.

La structure sociale de tout être vivant, n'est pas une entité figée et arbitraire, mais un équilibre instable et logique entre les exigences du milieu et les potentialités héréditaires. Les espèces animales donnent une impression de perfection dans leur organisation sociale car la pression énorme de sélection, dans les conditions habituelles, élimine impitoyablement toute solution non compétitive. Le Manchot empereur n'a aucun concurrent dans sa niche écologique. Il a pu se maintenir malgré les quelques points faibles de son organisation sociale et a même conservé des « comportements reliques », témoins de son histoire.

## SUMMARY

A study of the ecology, behavioural repertoire and social structure of the Emperor Penguin (*Aptenodytes forsteri*) was undertaken during the 1969 breeding cycle at Pointe Geologie, Adélie Land (Antarctica). During the study period, the sea ice was unusually solid and durable : this influenced both the chronology of the breeding cycle and chick mortality.

Some 440 ringed birds were observed, almost daily. There was a majority of female birds possibly due to greater predation

on males. The « fidelity rate » (duration of pair bonding) between mates from one year to the next was low, though some 3- and 4-year pair bondings have been observed. Of the 216 breeding birds observed in 1967 and 1969, only 2 % were not present in 1968. Thus the Emperor Penguin appears to breed annually, in contrast to the King Penguin, *Aptenodytes patagonica*.

It is thought that males become sexually mature at about 6 years, females slightly earlier (one female ringed as a chick bred in its fourth year).

During the study, 54 pairs were ringed and separated ; 92.60 % of these pairs were subsequently reformed. A group of breeding penguins, which lost its way to the colony and did not break up until the chicks were hatched, was used as a natural experiment for elucidation of problems of « homing » and direction finding, and for evaluation of minimum colony size in the species.

A study was made of the origin and significance of the species' behaviour patterns, some of which were so ill-defined that they appeared to be displacement activities. The frequency of occurrence of these activities, especially away from the colony, was studied by presenting groups of penguins with quasi-natural problems.

The ontogenesis of behaviour was studied and acoustic signals of the species recorded and analysed. Differences in « song » between the sexes was noted, and a brief study of the circadian rhythm was made.

Examination was made of specific releasers in the species, which appears to have practically no mechanisms for sexual isolation. One releaser of sexual behaviour appeared to be the positioning of the body in a copulatory pose. The egg has a more complex function ; it both removes the inhibition of « singing » between paired birds during the prepositional period and prevents feet movement of adults during the egg stage.

The function of different signals was studied throughout the breeding cycle. Acoustic signals proved to be the most significant. The « mating song » has at least two functions : identification of sex and identification of the individual. A prepositional silence of  $1\frac{1}{2}$  months possibly precludes any confusion between these two functions. There nevertheless appears to be critical aspects in the social system of the species. The presence of « trios », birds « keeping company » and un-mated individuals apparently result from ambiguities in the principal acoustic signal, from the excess of females and, most importantly, from the absence of territorial barriers.

The behavioural repertoire of this highly gregarious species presents certain contradictory aspects. Though there is no nesting site to defend, there still remains a form of territorial behaviour.

Chicks are fed individually, though elements of communal feeding behaviour can be recognized.

The hypotheses of Stonehouse on the species' colonisation of the Antarctic are discussed, supported and developed, from an ethological viewpoint. A general interpretation of the social structure of the species is presented ; this tries to give meaning to seemingly enigmatic behaviour patterns and social phenomena. It is argued that reproduction at low temperatures has led to a series of behavioural characteristics not dissimilar to those observed in *A. patagonica*. It is suggested that these adaptations comprise :

— loss of behaviour patterns that no longer have any function (sexual isolation mechanisms during courtship, « swinging walk » to attract the female to the territory) ;

— suppression of potentially detrimental attitudes (« territorial » defense, individual distance) ;

— development of such adaptive behaviour patterns as social thermoregulation and prepositional silence ;

— persistence of patterns with little apparent significance (« sideways head sweeping ») ;

— persistence of patterns that are necessary for successful breeding (mutual display bowing, mating song, trumpeting, flipper clapping).

The social system of the Emperor Penguin, which apparently includes no real territory or hierarchy, seems to be closely adapted to the needs for social thermo-regulation. The absence of rigid structures may explain the sexual promiscuity that can be observed, particularly at the end of the breeding season.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE, W.C. ; EMERSON, A.E. ; PARK, O. ; PARK, T. ; SCHMIDT, K.P. (1949). — *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia, Saunders.
- ANDREW, R.J. (1956a). — Some remarks on behaviour in conflict situations with special reference to *Emberiza* spp. *Brit. J. Anim. Behav.*, 4 : 41-45.
- ANDREW, R.J. (1956 c). — Fear responses in *Emberiza* spp. *Brit. J. Anim. Behav.*, 4 : 125-132.
- ARNAUD, P. (1964). — Observations écologiques à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie en 1962. *L'Oiseau*, 34 : 2-32.
- BAGSHAW, T.W. (1938). — Notes on the habits of the Gentoo and Ringed or Antarctic Penguins. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 24 : 185-306.
- BENT, A.C. (1940). — Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, humming-birds, and their allies. *U.S. Nat. Mus., Bull.*, 176 ; 1-8 : 1-506.
- BIRN, G.M. (1968). — Observations étho-écologiques à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie en 1966. *L'Oiseau*, 38 : 53-88.
- BOURLIÈRE, F. (1952). — Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux chez les Vertébrés sauvages. *Colloques internationaux du C.N.R.S.*, 34 : 71-90.
- BROSSET, A. (1966). — *La biologie des Chiroptères*. Paris, Masson et C<sup>ie</sup>, 237 p.
- BUDD, G.M. (1961). — The biotopes of Emperor Penguin rookeries. *Emu*, 61 : 171-189.

- BUECHNER, H.K. (1961). — Territorial behavior in the Uganda Kob. *Science*, 133 : 698-699.
- CENDRON, J. (1952). — Une visite hivernale à une rookerie de Manchots empereurs. *La Terre et la Vie*, 1952 : 101-108.
- CHAUVIN, R. (1969). — *Précis de Psychophysologie*. Tome II. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, 418 p.
- GRAIG, W. (1911). — Oviposition induced by the male in pigeons. *Jour Morphol.*, 22 : 299-305.
- GRAIG, W. (1913). — The stimulation and the inhibition of ovulation in birds and mammals. *Jour. Anim. Behav.*, 3 : 215-221.
- DARLING, F.F. (1938). — *Bird flocks and the breeding cycle*. Cambridge.
- DAVIS, D.E. (1940 a). — Social nesting habits of *Guira guira*. *Auk*, 57 : 472-484.
- DAVIS, D.E. (1940 b). — Social nesting habits of the Smooth-billed Ani. *Auk*, 57 : 179-218.
- DAVIS, D.E. (1942). — The phylogeny of social nesting habits in the Crotophaginae. *Q. Rev. Biol.*, 17 : 115-134.
- DOWNES, M.C. ; EALEY, E.H.M. ; GWYNN, A.M. ; YOUNG, P.S. (1959). — The birds of Heard Island. *ANARE Reports*, Series B, vol. 1.
- FURBRINGER, M. (1888). — Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. *Bijdragen tot de Dierkunde*, Amsterdam.
- GILLESPIE, H. (1932). — *A Book of King Penguins*, London.
- GOODWIN, D. (1960). — Observations on Avadavats and Golden-breasted Waxbills. *Avicult. Mag.*, 66 : 174-199.
- GRASSE, P.P. (1950). — *Traité de Zoologie*. Tome XV. Paris. Masson et C<sup>ie</sup>.
- GRASSE, P.P. (1952). — Le fait social, ses critères biologiques, ses limites. *Coll. Int. du C.N.R.S.*, 34 : 7-17.
- GRASSE, P.P. (1958). — L'effet du groupe sur l'animal et sur l'homme. *J. Psychol.*, 55 : 129-150.
- GUILLARD, R. et PREVOST, J. (1964). — Observations écologiques à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1963. *L'Oiseau*, 34 : 33-51.
- HEDIGER, H. (1940 a). — Ueber die Angleichungstendenz bei Tier und Mensch. *Naturwiss.*, 28, n° 20.
- HEDIGER, H. (1941). — Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. *Mitt. naturf. Ges. Bern*.
- HINDE, R.A. (1956). — The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98 : 340-369.
- HINDE, R.A. (1959 c). — Some factors influencing sexual and aggressive behaviour in male Chaffinches. *Bird Study*, 6 : 112-122.
- HUXLEY, J.S. (1914). — The courtship of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) with an addition to the theory of sexual selection. *Proc. zool. Soc. London* : 491-562.
- IERSSEL, J.J.A. van and BOL, A.C. ANGELA (1958). — Preening of two tern species. A study on displacement activities. *Behaviour*, 13 : 1-88.
- ISENMANN, P. (1971). — Contribution à l'éthologie et à l'écologie du Manchot empereur à la colonie de Pointe Géologie. *L'Oiseau*, 41 : 9-64.
- ISENMANN, P. et JOUVENTIN, P. (1970). — Eco-éthologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) et comparaison avec le Manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le Manchot royal (*Aptenodytes patagonica*). *L'Oiseau*, 40 : 136-159.
- ISENMANN, P. ; JOUVENTIN, P. ; PREVOST, J. ; VAN BEVEREN, M. (1971). — Note sur le contrôle de quelques espèces d'oiseaux bagués en Terre Adélie, de 1968 à 1970. *L'Oiseau*, 41 : 1-8.
- JOUANIN, C. (1964). — Le comportement en juillet des petits Puffins, *Puffinus assimilis baroli* (Bonaparte) de l'île Selvagem Grande. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 18 : 142-157.

- JOUVENTIN, P. — Les paramètres de mortalité dans l'évolution démographique de la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie). *Les Entretiens de Chizé*, Ed. Masson (sous presse).
- JOUVENTIN, P. (1971). — L'incubation et l'élevage itinérants chez le Manchot empereur de Pointe Géologie. *Revue du Comportement Animal*, 5 : 189-206.
- KENDEIGH, S.C. (1952). — Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biol. Monogr.*, 22 : nos 1-3, 356 p.
- KINSKY, F.C. (1960). — The yearly cycle of the Northern Blue Penguin (*Eudyptula minor novae hollandiae*) in the Wellington harbour area. *Rec. Dom. Mus.*, 3 : 145-218.
- LACK, D. (1940). — Pair formation in birds. *Condor*, 42 : 268-286.
- LACK, D. (1956). — *Swifts in a tower*. London. Methuen.
- LEHBMAN, S.D. (1955). — The physiological basis of parental feeding behaviour in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). *Behaviour*, 7 : 241-286.
- LEMASNE, G. (1952). — Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. *Colloques Internationaux C.N.R.S.*, 34 : 19-70.
- LEVICK, G.M. (1914). — *Antarctic Penguins : A Study of Their Social Habits*. London.
- LEVI-STRAUSS, C. (1958). — *Anthropologie structurale*. Paris Plon.
- LORENZ, K. (1937). — The companion in the birds world. *Auk*, 54 : 245-273.
- LORENZ, K. (1950). — Le tout et la partie dans la société animale et humaine, in : *Essais sur le comportement animal et humain*. Paris, Le Seuil.
- LORENZ, K. (1966). — *On Aggression*. Methuen Ed.
- MAC FARLAND, L.Z. (1959). — Captive marine birds possessing a fonctionnal lateral nasal gland (salt gland). *Nature*, 184 : 2030-2031.
- MAYR, E. (1935). — Bernard Altum and the territory theory. *Proc. Linn. Soc. N.Y.*, 45-46 : 24-38.
- MORRIS, D. (1956). — The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. *Behaviour*, 8 : 46-56.
- MOUGIN, J.L. (1966). — Observations écologiques à la colonie de Pointe Géologie en 1964. *L'Oiseau*, 36 : 166-226.
- MULLER-SCHWARZE, D. (1968). — Circadian rhythms of activity in the Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) during the austral summer. *Antarctic Research Series*, 12 : 133-149.
- MULLER-SCHWARZE, D. (1968). — Some questions about penguins. *Pacific Discovery*, 21 : 18-24.
- MURPHY, R.C. (1936). — *Oceanic Birds of South America*, New York, American Museum of Natural History.
- NICE, M.M. (1941). — The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Nat.*, 26 : 441-487.
- NOBLE, G.K. (1939). — The role of dominance on the social life of birds. *Auk*, 56 : 263-273.
- PENNEY, R.L. (1968). — Territorial and social behaviour in the Adélie Penguin. *Antarctic Research Series*, 12 : 83-131.
- PENNEY, R.L. et EMLÉN, J.T. (1963). — Distance navigation in the Adélie Penguin. *Ibis*, 106 : 417-431.
- PENNEY, R.L. et EMLÉN, J.T. (1967). — Further experiments on distance navigation in the Adélie Penguin (*Pygoscelis adeliae*). *Ibis*, 109 : 99-109.
- POULTER, T.C. (1969). — Sonar of penguins and fur seals. *Proc. Cal. Acad. Sciences*, 36 : 363-380.
- PREVOST, J. (1953). — Formation des couples, ponte et incubation chez le Manchot empereur. *Alauda*, 21 : 141-156.
- PREVOST, J. (1955). — Observations écologiques sur le Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*). *Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici, Basel*, 248-251.

- PREVOST, J. (1958). — Note complémentaire sur la ponte et l'incubation chez le Manchot empereur. *Alauda*, 26 : 26-28.
- PREVOST, J. (1961). — *Ecologie du Manchot empereur*, Paris, Hermann.
- PREVOST, J. (1963). — Influence des facteurs bio-climatiques sur le nomadisme des Manchots empereurs à la colonie de Pointe-Géologie. *L'Oiseau* : 33, 90-101.
- RICHARD, P.B. (1970). — Le comportement territorial chez les Vertébrés. *Entretiens de Chizé. Ethologie*, 1 : 2-19. Masson.
- RICHDALE, L.E. (1951). — *Sexual behaviour in Penguins*. Lawrence, Univ. Kansas Press.
- RICHDALE, L.E. (1957). — *A population study of Penguins*. University Press, Oxford.
- RICHDALE, L.E. (1963). — Biology of the Sooty Shearwater *Puffinus griseus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 141 : 1-117.
- ROBERTS, B.B. (1940). — The breeding behaviour of penguins, with special reference to *Pygoscelis papua* (Forster). *Brit. Graham Land. Exped. 1934-1937*, 1 : 195-254.
- SAPIN-JALOUSTRE, J. (1952). — Découverte et description de la rookerie de Manchots empereurs de Pointe Géologie. *L'Oiseau*, 22 : 143-260.
- SAPIN-JALOUSTRE, J. (1960). — *Ecologie du Manchot adélie*. Paris, Hermann.
- SCHMIDT-NIELSEN et SLADEN, W.J.L. (1958). — Nasal salt secretion in the Humboldt Penguin. *Nature*, 181 : 1217-1218.
- SIMPSON, G.C. (1946). — Fossil Penguins. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 87 : 9-99.
- SLADEN, W.J.L. (1958). — The Pygoscelid penguins. *Falk. Is. Dep. Survey, Scient. Rep. n° 17*.
- SPARKS, J.H. (1962). — Clumping and social preening in the Red Avadavat. *Birds Illust.*, 8 : 48-49.
- SPARKS, J.H. (1965). — On the role of allopreening invitation behaviour in reducing aggression among Red Avadavats, with comments on its evolution in the Spermestidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 145 : 387-403.
- STONEHOUSE, B. (1953). — The Emperor Penguin. I. Breeding behaviour and development. *Falk. Is. Dep. Survey. Scient. Rep. n° 6*.
- STONEHOUSE, B. (1960). — The King Penguin of South Georgia. *Falk. Is. Dep. Survey, Scient. Rep. n° 23*.
- STONEHOUSE, B. (1971). — The Snares Islands Penguin *Eudyptes robustus*. *Ibis*, 113 : 1-7.
- TENAZA, R. (1971). — Behavior and nesting success relative to nest location in Adélie Penguins. *Antarctic Research Series*, 13.
- TINBERGEN, N. (1935). — Field observations of East Greenland birds. I. The behaviour of the Red-necked Phalarope (*Phalaropus lobatus* L.) in spring. *Ardea*, 24 : 1-24.
- TINBERGEN, N. (1936 a). — The function of sexual fighting in birds ; and the problem of the origin of « territory ». *Bird Banding*, 7 : 1-8.
- TINBERGEN, N. (1951). — *The study of Instinct*. Oxford. Trad. franç. *L'Etude de l'instinct*. Payot, Paris, 1953.
- VERHEYEN, R. (1958). — Convergence ou paramorphogenese. Systématique et phylogénie des Manchots. *Gerfaut*, 48 : 43-69.
- WARHAM, J. (1963). — The Rockhopper Penguin, *Eudyptes chrysocome*, at Macquarie Island. *Auk*, 80 : 229-256.
- WELTY, J.C. (1934). — Experiments in group behaviour of fishes. *Physiol. Zool.*, 7 : 85-128.
- WILSON, E.A. (1907). — Natural History : Birds. *British Nat. Ant. Exp. 1901-1904*, vol. II : 1-121.
- ZUCKERMANN, S. (1932). — *The Social Life of Monkeys and Apes*. London, Kegan Paul.