

africain et antarctique (voir la figure 1). Il abrite environ 25 millions d'oiseaux marins, dont près de la moitié de l'effectif mondial du manchot royal. Les manchots royaux mesurent environ 90 centimètres de hauteur et pèsent quelque 13 kilogrammes à l'âge adulte. Ce sont les plus grands oiseaux pélagiques après les manchots empereurs. Pour se reproduire, les manchots royaux se réunissent en colonies de plusieurs centaines de milliers de couples. Les adultes vivent parfois plus de 20 ans, mais ils ont un faible succès reproducteur : chaque année, seule une minorité de la population parvient à mener à son terme l'élevage du poussin, qui dure dix mois. Au sein d'une même colonie, les pontes ne sont pas synchrones. Elles ont lieu de novembre à février. Les manchots royaux ne construisent pas de nid. Ils couvent leur œuf unique, posé sur leurs pattes et recouvert par la peau du bas de l'abdomen (voir la figure 3). Les deux conjoints se relaient pendant les 54 jours



d'incubation : tandis que l'un couve l'œuf en vivant sur ses réserves corporelles, son partenaire entreprend un voyage en mer de deux à trois semaines pour se nourrir, principalement de poissons de la famille des myctophidés (de petits poissons fluorescents qui vivent en profondeur) et de calmars.

Le bol alimentaire se conserve

Les écophysiologistes ont suivi par satellite les déplacements des manchots royaux lors de leurs voyages alimentaires en mer, grâce à des balises Argos collées sur leur dos. Durant l'été austral, pendant les périodes d'incubation et au début de l'élevage du poussin, la plupart des manchots adultes rejoignent le front polaire pour y trouver une nourriture abondante : cette zone océanique, à la limite d'influence des eaux antarctiques, située à 400 ou 500 kilomètres au Sud des colonies de l'archipel Crozet, contient des concentrations élevées en mésoplancton et en poissons myctophidés. Toutefois, d'une année sur l'autre, le front polaire se déplace parfois de plusieurs centaines de kilomètres vers le Sud, faisant varier la durée des séjours en mer des manchots qui s'y rendent. En fonction de cette durée, le parent à terre lors de l'éclosion de l'œuf sera soit le père, soit la mère.

Comment le parent présent conserve-t-il des réserves pour nourrir le poussin au cas où le partenaire ne rentrerait pas à temps ? Pour répondre à cette question, nous avons déterminé le contenu stomacal des manchots royaux à leur retour de mer et à leur départ de la colonie durant toute la période d'incubation, dans une colonie de l'île de la Possession, dans

l'archipel Crozet (voir la figure 4). Lors des premiers jeûnes d'incubation, où l'adulte n'a aucune chance d'assister à l'éclosion, son estomac est vide, hormis quelques cailloux et becs de calmars. En revanche, lorsque l'œuf risque d'éclore ou qu'il vient d'éclore, l'adulte a l'estomac plein de nourriture qu'il a ramenée de son voyage en mer. C'est le cas des mâles qui reviennent à terre trois semaines environ avant l'éclosion. Les femelles, elles, ne reviennent généralement que quelques jours avant l'éclosion (voir le cas A de la figure 4). L'éclosion pouvant avoir lieu avant la fin de leur tour d'incubation, les mâles conservent de la nourriture dans leur estomac sans la digérer tout en jeûnant. Ainsi, ils peuvent nourrir le poussin au cas où la femelle ne reviendrait pas de son séjour alimentaire en mer avant l'éclosion (en général, elle revient avant, de sorte que peu de mâles utilisent la nourriture stockée). Le bol alimentaire, composé de poisson sous la forme d'une pâte et d'organes entiers de calmars, se conserve pendant plusieurs semaines dans l'estomac des mâles : la digestion est ralentie, mais ne s'arrête pas complètement, comme en témoignent les transformations biochimiques du bol alimentaire, telle la diminution de la concentration totale en lipides. Ce bol alimentaire ne subit pas de fermentation bactérienne.

Les mâles qui arrivent entre trois semaines et dix jours avant l'éclosion stockent environ 200 grammes de nourriture, bien que leur estomac puisse en contenir plusieurs kilogrammes. C'est probablement après s'être alimenté pour se reconstituer trois à quatre kilogrammes de graisse, qu'ils ingurgitent ces 200 grammes sans les digérer. Cette quantité suffit à assurer la survie du poussin pendant dix jours. Lorsque le mâle revient à la colonie quelques jours avant l'éclosion (voir le cas c de la figure 4), il stocke environ 600 grammes, car il devra nourrir le poussin une à plusieurs semaines après l'éclosion. La quantité de nourriture qu'il rapporte est ajustée en fonction du délai qui reste avant l'éclosion et des besoins alimentaires du poussin après l'éclosion. Cette observation suggère l'existence d'une horloge interne chez l'adulte.

L'estomac du manchot royal assure deux fonctions distinctes : une fonction de digestion lors de l'assimilation de la nourriture en mer et une fonction de stockage lors de l'incubation à terre, ce qui suppose une grande flexibilité



3. LES MANCHOTS COUVENT LEUR ŒUF UNIQUE posé sur leurs pattes et protégé par la peau du bas de leur abdomen.

des mécanismes digestifs. Aujourd'hui, avec nos collègues strasbourgeois, nous essayons d'élucider les mécanismes physiologiques et biochimiques impliqués dans l'arrêt de la digestion et la conservation de la nourriture sans fermentation dans l'estomac du manchot royal (dont la température interne est de l'ordre de 38 °C).

Le stockage implique une fermeture du pylore (qui fait communiquer l'estomac avec le duodénum), laquelle évite l'évacuation du bol alimentaire vers les intestins. On sait que le manchot du Cap (*Spheniscus demersus*) retarde cette évacuation, mais de 24 heures seulement.

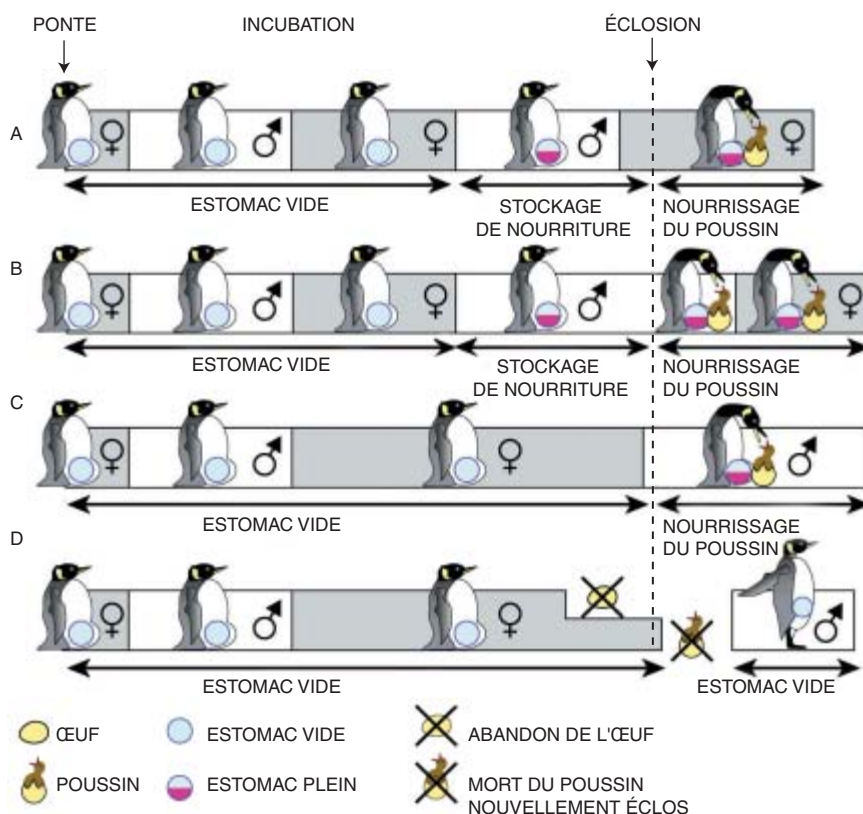
Chez le manchot royal, la diminution de la concentration totale en lipides pourrait provenir d'une « fuite » par le pylore ou de leur dégradation par des bactéries. En cas de démixtion des phases aqueuses et lipidiques, la hauteur du pylore par rapport à l'estomac favoriserait la fuite des huiles surnageant au dessus de la phase aqueuse.

Chez une espèce de grenouille australienne récemment disparue (*Rheobatrachus silus*), la digestion s'arrêtait aussi de façon prolongée pendant la reproduction. Les œufs et les têtards se développaient dans l'estomac de la femelle, en produisant des hormones inhibitrices des sécrétions acides de la muqueuse gastrique. Une inhibition hormonale comparable existe-t-elle chez le manchot royal? La muqueuse gastrique produit-elle des peptides, qui, comme ceux que fabrique la peau des grenouilles ou la muqueuse intestinale des mammifères, inhibent certaines sécrétions, bloquent l'activité d'enzymes ou jouent un rôle antimicrobien?

Une stratégie originale

Lors de l'élevage du poussin chez le manchot de Magellan (*Spheniscus magellanicus*), l'acidité du contenu stomacal diminue pendant les douze heures qui précèdent le retour à la colonie. Une telle variation chez le manchot royal ralentirait l'activité des enzymes gastriques, ce qui aurait pour effet de préserver le bol alimentaire dans un état non digéré jusqu'à l'éclosion du poussin.

La stratégie de stockage de nourriture dans l'estomac du manchot royal diffère des stratégies connues chez d'autres espèces : beaucoup réduisent la durée des voyages en mer à la fin de la période d'incubation, ce qui augmente les chances que le poussin soit rapidement nourri. Le manchot Adé-



4. LE CONTENU DE L'ESTOMAC DES MANCHOTS royaux en période d'incubation, à leur retour de mer et à leur départ, a été étudié par les auteurs et révèle que le stockage de nourriture dépend du délai restant avant l'éclosion. Les parents se relaient pour couvrir : pendant que l'un reste à terre, l'autre part pour un voyage en mer dont la durée varie, de sorte que plusieurs cas se présentent. La femelle revient en général quelques jours avant l'éclosion (A) : c'est elle qui nourrit le poussin, et la nourriture stockée par le mâle n'est pas nécessaire. Quand l'éclosion a lieu avant le retour de la femelle (B), le poussin est nourri par le mâle, qui régurgite le contenu de son estomac : dès son retour, la mère nourrit le poussin, et le père retourne pêcher pour s'alimenter. Quand le mâle arrive juste avant ou juste après l'éclosion (C), il rapporte trois fois plus de nourriture que n'en contenait son estomac dans les cas envisagés en A et B. Quand le mâle ne revient pas à temps (D), la femelle abandonne son œuf si elle n'a plus de réserves corporelles (dans le cas représenté en D, elle en a moins qu'en C) ou attend l'éclosion, mais, son estomac étant vide, le poussin meurt de faim. Si le mâle revient bien après l'éclosion, son estomac est vide : son horloge interne semble lui indiquer qu'il n'aura plus de poussin à nourrir.

lie (*Pygoscelis Adeliae*) réduit la durée de son dernier voyage alimentaire en mer pour que son retour coïncide avec la date d'éclosion. Chez le manchot empereur, l'espèce la plus proche phylogénétiquement du manchot royal, les femelles reviennent de mer en moyenne dix jours après l'éclosion, alors que le mâle jeûne depuis plus de trois mois. Conserver de la nourriture dans l'estomac pendant si longtemps étant probablement impossible, le mâle produit un liquide d'aspect laiteux et très riche en énergie dont il nourrit le poussin en attendant le retour de la femelle, grâce à des cellules sécrétrices situées dans l'œsophage. Chez les pétrels et les albatros, les adultes nourrissent leur poussin à l'aide d'huiles composées principalement de triglycérides et de cires. Ces huiles ont une valeur énergétique très élevée et proviennent d'une digestion sélective des proies. L'eau et les protéines sont évacuées dans les intestins, tandis que les lipides sont

accumulés dans l'estomac sous forme d'huiles. Le stockage par le manchot royal mâle d'une quantité de nourriture ajustée aux besoins du poussin et préservée pendant plusieurs semaines constitue un remarquable exemple d'optimisation du succès reproducteur d'un animal en fonction de ses contraintes environnementales.

Michel GAUTHIER-CLERC, Yvon LE MAHO, Yves HANDRICH sont écophysiologistes au Centre d'écologie et de physiologie énergétiques du CNRS, à Strasbourg.

M. GAUTHIER-CLERC, Y. LE MAHO, Y. CLERQUIN, S. DRAULT et Y. HANDRICH, *Penguin fathers preserve food for their chicks*, in *Nature*, 21 décembre 2000.

C.-A. BOST et al., *Foraging Habitat and Food intake of Satellite-Tracked King Penguins during the Austral summer at Crozet Archipelago*, in *Marine Ecology Progress Series*, vol. 150, pp. 21-33, 1997.