



Structuration spatiale et temporelle des colonies de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*)

Benoit Vallas

► To cite this version:

Benoit Vallas. Structuration spatiale et temporelle des colonies de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*). Sciences du Vivant [q-bio]. 2021. hal-03544898

HAL Id: hal-03544898

<https://ephe.hal.science/hal-03544898>

Submitted on 27 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.

Copyright



École Pratique
des Hautes Études



MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

**Présenté
par**

Benoit VALLAS

pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

Structuration spatiale et temporelle des colonies de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*).

Soutenu le 05/10/2021 devant le jury suivant :

Mme Aurélie GOUTTE – **Présidente**

Mme Aurélie COULON – **Rapporteuse**

M. Alexis CHAINE – **Examineur**

Mme Céline LE BOHEC – **Tutrice scientifique**

M. Jean-Yves BARNAGAUD – **Tuteur pédagogique**

Mémoire préparé sous la direction de :

Mme. Céline LE BOHEC

Intitulé de la structure d'accueil : UMR 7178 IPHC - Centre National de la Recherche Scientifique – Strasbourg.

Directeur : Rémi BARILLON

et de

M. Jean-Yves BARNAGAUD

Intitulé de la structure d'accueil EPHE : UMR 5175 CEFE - Centre National de la Recherche Scientifique -Montpellier

Directrice : Marie-Laure NAVAS

EPHE : Sciences de la Vie et de la Terre

Groupe de Recherche et d'Enseignement Thématiques de l'EPHE : Biogéographie et Écologie des vertébrés



Esquisse de la Baie du Marin, réalisée par l'artiste Hippolyte durant décembre 2017.

Remerciements :

Je tiens à remercier en premier lieu l'ensemble des membres du jury pour le temps accordé à l'évaluation de mon travail.

Je ne remercierais jamais assez Céline Le Bohec pour m'avoir permis de concrétiser des expériences hors du commun, pour son encadrement, pour sa confiance, son aide et son engagement au quotidien.

Je remercie Jean-Yves Barnagaud rencontré sur le terrain, pour m'avoir fait découvrir l'École Pratique des Hautes Études, pour tous ses enseignements, et pour avoir accepté d'être mon tuteur pédagogique.

Je remercie le personnel de l'École Pratique des Hautes Études, spécialement Mme Person et Mme N'Daye sans qui ce projet n'aurait pas abouti. Je remercie également tous les enseignants-chercheurs croisés dans les modules de formation.

Je remercie l'ensemble du personnel du département d'Écologie, Physiologie et Éthologie du CNRS de Strasbourg, notamment Jean-Patrice Robin pour ses conseils et photographies d'archives, Martine Schneider pour son aide précieuse pour les conventions de stage et les multiples ordres de mission et Manfred Enstipp pour son hébergement et les pauses cigarillos.

Je remercie l'ensemble du personnel du Centre Scientifique de Monaco, notamment Mr Allemand Denis et Alexandra Dias-Motta pour leur accueil.

Je remercie l'ensemble des services de l'Institut Polaire français et l'Institut Alfred Wegener pour permettre la recherche en milieu polaire, et l'encadrement des missions réalisées en 2018/2019 et 2019/2020.

Je remercie toutes les personnes qui gravitent autour du programme 137 :

- Les collaborateurs pour leur confiance : Dr Francesco Bondonna, Dr Olaf Eisen, Dr Daniel P. Zitterbart et spécialement Dr Robin Cristofari pour son aide et sa disponibilité.
- Les Volontaires de Services Civiques et une mention spéciale à Marine Benoiste, Rébecca Garcia, Arnaud Farré et Guilhem Battistella. Pour leurs enseignements, soutiens et amitiés.
- Les compagnons aux labos : Dr Aymeric Houstin, Claire Ceresa et Flavia Nitta Fernandes et spécialement Gaël Bardon pour ses conseils.

Je remercie toutes les personnes rencontrées sur le terrain pour les bons moments, notamment Laura Troudet, Alex Winterl, Josefine Stakemann, Conrad Zeidler, il y en a trop...

Merci également à Hippolyte, croisé le temps d'une opération portuaire à Crozet, pour m'avoir autorisé d'utiliser une de ses esquisses en page n°2.

Mon hivernage sur l'archipel de Crozet occupe une place centrale dans la réalisation de ce projet :

Merci à l'intégralité de l'équipe de la 54^e mission de Crozet pour cette aventure unique. Merci aux habitants de la Baie Du Marin, les chionis, les skuas, les pétrels, les otaries, les éléphants de mer, les albatros fuligineux et hurleurs, les sternes, les orques, les baleines et bien sûr les manchots. La vie était belle avec vous.

Enfin, merci aux plus courageux, les amis et la famille, qui ont contribué à cette aventure au quotidien.

Table des matières

1	<u>PARTIE 1.....</u>	<u>1-9</u>
1.1	INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1-9
1.1.1	DISTRIBUTION ANIMALE, LE CAS DE LA COLONIALITE.....	1-9
1.1.2	LES MECANISMES LIES A L'ÉMERGENCE DE LA COLONIALITE.....	1-10
1.1.3	INFLUENCE DE LA TAILLE DES COLONIES ET DES PHENOMENES DE DENSITE-DEPENDANCE SUR LA VALEUR SELECTIVE DES INDIVIDUS.....	1-14
1.1.4	IMPORTANCE DES PHENOMENES DISPERSIFS ET PHILOPATRIQUES	1-15
1.2	OBJECTIFS DE L'ÉTUDE.....	1-18
2	<u>PARTIE II : CONTEXTE METHODOLOGIQUE.....</u>	<u>2-20</u>
2.1	STATUT ET BIOLOGIE DE L'ESPECE ETUDIEE	2-21
2.2	SITE D'ÉTUDE.....	2-27
2.3	PRETRAITEMENT DE LA BASE DE DONNEES	2-32
2.4	PROTOCOLES SUR LE TERRAIN	2-34
2.4.1	ACQUISITION PHOTOGRAPHIQUE POUR L'ÉTUDE DU NOMBRE D'INDIVIDUS EN ZONE ANTAVIA ET L'ÉTUDE VISUELLE DE LA STRUCTURE DE LA COLONIE	2-34
2.4.2	POURTOUT GEOREFERENCE DE LA COLONIE : ÉVOLUTION SPATIALE D'UNE COLONIE DE MANCHOTS ROYAUX AU COURS D'UNE SAISON DE REPRODUCTION	2-34
2.4.3	SUIVI VISUEL	2-35
2.4.4	HÉTÉROGÉNÉITÉ DES STADES DE REPRODUCTION	2-35
2.4.5	HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA QUALITÉ DE L'HABITAT : INDICE D'INFESTATION PAR TIQUE	2-36
2.4.6	MARQUAGE ET SUIVI DES INDIVIDUS.....	2-37
2.4.6.1	Détermination du site de naissance et phases de marquage à l'aide d'une puce à R.F.I.D.....	2-37
2.4.6.2	Détermination des sites de reproduction	2-38
2.4.6.3	Représentation des zones échantillonnées lors des localisations des adultes marqués électroniquement entre 2011 et 2020 :.....	2-41
2.4.7	TRAITEMENT DES DONNEES	2-42
2.4.7.1	Construction des lots d'échantillonnage.....	2-42
2.4.7.2	Calculs spatiaux et évaluation de la qualité des milieux.....	2-45
2.5	ANALYSES STATISTIQUES :	2-49
3	<u>RESULTATS ET DISCUSSIONS.....</u>	<u>3-52</u>
3.1	DYNAMIQUE ET STRUCTURATION PHENOLOGIQUE DE LA SOUS-COLONIE D'ÉTUDE.....	3-52
3.1.1	DENOMBREMENT INTERANNUEL DE LA ZONE	3-52
3.1.2	DYNAMIQUE ANNUELLE : DES REPRODUCTIONS ECHELONNEES DANS LE TEMPS.....	3-53
3.1.3	DEPLACEMENTS OBSERVES AU COURS D'UNE SAISON DE REPRODUCTION	3-58
3.1.4	ORGANISATION SPATIALE DE LA SOUS-COLONIE ANTAVIA	3-61
3.1.4.1	Localisation des poussins âgés de 11 mois et des premiers individus reproducteurs.....	3-61
3.1.4.2	Surface occupée par les individus reproducteurs au cours de la saison estivale	3-64
3.1.4.3	Étude des dates de reproduction entre plus proches voisins connus durant la saison de reproduction 2021.....	3-65

3.1.4.4	Hétérogénéité spatiale et temporelle des stades reproductifs dans la zone d'étude.....	3-66
3.1.4.5	Hétérogénéité de spatiale et temporelle de l'habitat	3-67
3.1.5	DISCUSSION DES RESULTATS PARTIE 1 :	3-68
3.2	ETUDE DE LA STRUCTURATION GENERALE DE LA COLONIE AU COURS DES SAISONS DE REPRODUCTION	3-77
3.2.1	ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES AGES DANS LA COLONIE	3-77
3.2.2	ORIENTATION DES DEPLACEMENTS AU COURS DES ANNEES.....	3-78
3.2.3	DISCUSSION DES RESULTATS DE LA PARTIE 2	3-79
3.3	FONCTIONNEMENT DE LA COLONIE	3-80
3.3.1	DISTANCES INTER-SITES POUR LES 3 LOTS : REPRO, NAISSANCE, SIMULATION	3-80
3.3.2	ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DES DISTANCES AU SEIN DES 3 LOTS : NAISSANCE, REPRO, SIMULATION	3-81
	PREANALYSES : LOT « REPRODUCTION » ET ELABORATION D'UNE VARIABLE « FIDELITE ».....	3-82
3.3.3	ANALYSE DE LA FIDELITE EN FONCTION DES PARAMETRES BIOLOGIQUES ET ENVIRONNEMENTAUX	3-84
3.3.4	DISCUSSION DES RESULTATS DE LA PARTIE 3	3-89
3.4	CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	3-94
4	<u>BIBLIOGRAPHIE.....</u>	<u>4-101</u>
5	<u>ANNEXES</u>	<u>5-111</u>

Table illustrations :

Figure 1 : Colonie de manchot royaux de la Baie Du Marin en début de saison de reproduction. Localisée dans les Territoires Australes et Antarctiques Français (TAAF), sur l'archipel de Crozet.	1-8
Figure 2 : Manchots royaux adultes.	2-21
Figure 3 : Répartition géographique des populations de manchots royaux, d'après Clucas et collègues (2016).	2-23
Figure 4 : Alternance des reproductions « précoces » et « tardives » au cours des années successives en fonction du succès ou de l'échec reproductif.	2-25
Figure 5 : Cycle de reproduction schématique du manchot royal.	2-26
Figure 6 : Photographie aérienne de la colonie de manchot royaux de la Baie Du Marin (BDM) et visualisation de la délimitation de la zone d'étude « ANTAVIA ».	2-27
Figure 7 : Profil climatologique de l'archipel de Crozet (ligne rouge = Températures maximales, ligne noire = Températures minimales).	2-28
Figure 8 : Localisation de l'archipel Crozet et visualisation des principaux fronts océaniques de l'hémisphère sud.	2-29
Figure 9 : Puce électronique R.F.I.D.	2-30
Figure 10 : Zone d'étude « ANTAVIA » muni d'antennes souterraines de détection.	2-30
Figure 11 : Comparaison du taux de survie au cours du temps des individus bagués et non bagués.	2-30
Figure 12 : Détection d'un manchot muni d'une puce R.F.I.D qui entre dans la zone ANTAVIA afin de nourrir son poussin par régurgitation.	2-31
Figure 13 : Visualisation de l'interface graphique du logiciel « Sphenotron » permettant l'analyse des détections et périodes en zone ANTAVIA (orange) et en mer (bleu) de l'individu mâle A02703 durant l'année 2017. Nous pouvons en déduire les phases du cycle reproductif de l'individu et constater que A02703 a été en succès reproductif en 2017.	2-33
Figure 14 : Quadrillage de la zone ANTAVIA.	2-35
Figure 15 : (A) œuf et (B) poussin, sous la poche incubatrice et sur les pattes du parent.	2-36
Figure 16 : Succès de l'incubation estimé par le ratio du nombre de reproducteurs en début de saison (novembre 1996) et en fin de saison (février 1997) selon l'infestation par les tiques dans 20 zones de 100 m ² .	2-37
Figure 17 : Photographie d'un individu « tiqué ».	2-37
Figure 18 : Principe de trilatération.	2-39
Figure 19 : Représentation des aires de la zone ANTAVIA les plus échantillonnées. Graduation de couleurs entre les zones les plus échantillonnées (rouge foncé) et non échantillonnées (transparent).	2-41
Figure 20 : Visualisation sous QGIS de la répartition des 250 points générés aléatoirement.	2-44
Figure 21 : Représentation de la zone ANTAVIA et visualisation des zones d'intérêt en fonction des variables étudiées.	2-48
Figure 22 : Nombre d'individus adultes en zone ANTAVIA au cours de plusieurs saisons de reproduction entre 2010 et 2018.	3-52
Figure 23 : (A) Comparaison des dates d'arrivée entre mâles et femelles du lot « Repro VS Repro » dans la zone ANTAVIA. (B) Comparaison du nombre de jours séparant l'arrivée et le début de reproduction entre mâles et femelles du lot « Repro VS Repro » dans la zone ANTAVIA.	3-53
Figure 24 : Evolution des dates de premières observations de ponte et d'éclosion des œufs en Baie Du Marin.	3-54
Figure 25 : Nombre d'individus adultes et poussins (âgés de 1 an) dans la zone ANTAVIA au cours d'une saison de reproduction entre novembre et mars (saison 2016/2017).	3-55
Figure 26 : Variabilité interannuelle du nombre d'individus en reproduction précoce et tardive entre 2006 et 2018 dans la zone ANTAVIA. Dénombrement réalisé début mars de chaque année.	3-57
Figure 27 : Déplacements observés au cours d'une même saison pour 122 individus du lot « Reproducteur ».	3-58
Figure 28 : (A) Coefficients de régression du modèle linéaire mixte avec comme variable réponse la distance de déplacement des individus au cours d'une saison. Les variables explicatives sont le stade de reproduction, le nombre de jours entre les deux mesures (période), et l'ouverture/densité du site de reproduction (ouvert). (B) Effets des variables explicatives sur la variable réponse.	3-59

Figure 29 : Localisation des poussins (en rouge) et des adultes reproducteurs (en bleu) dans la zone ANTAVIA du 15 octobre au 1er décembre 2017.	3-61
Figure 30 : Photographie de la zone ANTAVIA fin octobre. (A) Représentation des zones de rassemblement d'individus en mue dans une zone d'écoulement de l'eau (zone en jaune). (B) Zoom permettant de distinguer la localisation des adultes en mue en zone de ruissellement d'eau de pluie (zone en bleu) et la localisation des poussins au stade pré-mue en zone sèche (zone en orange).	3-62
Figure 31 : Position des poussins (en rouge) et des adultes reproducteurs (en bleu) le 1er décembre 2011.	3-63
Figure 32 : (A) Représentation de la superficie de la zone ANTAVIA occupée par des individus en reproduction mi-janvier (estimé à l'aide du survol hélicoptère en violet foncé), et mi-février (violet clair), et mi-mars (blanc). (B) Représentation graphique du nombre d'individus en reproduction en fonction de la surface occupée.	3-64
Figure 33 : Distances entre plus proches voisins connus en fonction du nombre de journées séparant leur début de reproduction durant la saison 2021.	3-65
Figure 34 : (A) Représentation de la proportion des reproductions tardives en zone ANTAVIA au mois de mars, établie à partir des moyennes de chaque sous-zone entre 2006 et 2018. Bleu foncé = forte présence de poussins tardifs. Bleu clair = forte présence de poussins précoces. (B) Taux de reproductions tardives en fonction des parties haute, centrale et basse de la zone ANTAVIA.	3-66
Figure 35 : (A) Représentation des zones les plus infestées par les tiques de la zone ANTAVIA, réalisée à partir des moyennes de chaque carré entre 2003 et 2019. Rouge foncé = Zone fortement infestée. Rouge clair = Zone peu infestée. (B) Taux d'infestation moyen entre la partie haute, centrale et basse de la zone ANTAVIA.	3-67
Figure 36 : Photographie de la BDM au début des années 1960.	3-68
Figure 37 : Evolution des précipitations en novembre entre 1976-2020.	3-70
Figure 38 : Représentation schématique de la qualité (= zone sèche) et disponibilité des sites de reproduction au cours d'une saison.	3-74
Figure 39 : Représentation de la zone maximale de reproduction des manchots royaux (jaune) utilisée en 2017 et estimation de la zone nécessaire pour un même nombre d'individus sans asynchronie (rouge).	3-75
Figure 40 : Représentation graphique des distributions des âges des individus en périphérie (tracé pointillé rouge), en fonction de la distribution des âges de la zone ANTAVIA (histogramme) entre 2011 et 2019.	3-77
Figure 41 : Représentation des mouvements pour chacun des individus suivis pour lesquels nous connaissons la localisation de plusieurs sites de reproduction.	3-78
Figure 42 : Comparaison entre 249 distances générées aléatoirement à partir du lot « Simulation », entre les distances entre le site de naissance et le premier site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Naissance VS Repro », et entre les distances du premier et deuxième site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Repro VS Repro ».	3-80
Figure 43 : Histogrammes de distribution de 250 distances générées aléatoirement à partir du lot « Repro VS Repro » (A), entre le site de naissance et le premier site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Naissance VS Repro » (B), et entre le premier site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Naissance VS Repro » (B), et entre le premier et deuxième site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Simulation » (C).	3-81
Figure 44 : Classification ascendante hiérarchique et réajustement des deux lots (en rouge les individus considérés comme fidèles et en vert les individus non fidèles.).	3-83
Figure 45 : (A) Coefficients de régression issus du modèle linéaire généralisé mixte avec comme variable de réponse la fidélité au site de reproduction antérieur. Les variables explicatives sont le sexe de l'individu, le nombre d'années entre les deux mesures (période), le ratio de succès/échec entre les deux périodes de mesures (SuccèsR), la date d'arrivée sur la colonie lors de la deuxième année (ArrivéeY2). (B) Effets des variables explicatives sur la variable réponse.	3-84
Figure 46 : (A) Coefficients de régression issus du modèle linéaire généralisé mixte avec comme variable réponse la fidélité au site de reproduction antérieur. Les variables explicatives sont le taux d'infestation de tiques (infest.T), l'altitude (alt), les zones de surplomb (surplomb), et les zones inondables (z.inond). (B) Effets de variables explicatives sur la variable réponse.	3-86
Figure 47 : Schématisation des micro-déplacements en fonction du ruissellement de l'eau.	3-91

Tableau 1 : Nombre de localisation (une localisation = 1 saison) pour chaque individu du lot « Périphérique ». 2-42

Tableau 2 : Informations sur les deux lots d'individus « Naissance VS Repro » et « Repro VS Repro ». 2-43

Tableau 3 : Nombre de sites de reproduction connus pour chaque individu des lots « Naissance VS Repro » et « Repro VS Repro ». 2-43

Tableau 4 : Superficie de la sous-colonie ANTAVIA et densité au cours de la saison de la saison estivale. 3-64

Tableau 5 : Description des distances pour les 3 lots : « Repro VS Repro », « Naissance VS Repro », et « Simulation ». 3-80



Figure 1 : Colonie de manchot royaux de la Baie Du Marin en début de saison de reproduction. Localisée dans les Territoires Australes et Antarctiques Français (TAAF), sur l'archipel de Crozet. (Photo : Vallas Benoît)

1 PARTIE 1

1.1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1.1 Distribution animale, le cas de la colonialité

L'agrégation d'individus et l'établissement d'une vie en groupe chez une même espèce est une stratégie souvent représentée dans le règne animal que l'on appelle colonialité (Danchin et Wagner 1997). Cependant, ce terme « colonialité » est large tant les modalités et paramètres d'agrégation varient entre espèces. Dans le règne animal, une multitude de modes de vie existe le long d'un continuum séparant les espèces strictement solitaires des espèces grégaires. La durée des regroupements, leur taille, ainsi que la nature des interactions entre individus varient fortement. Certaines espèces forment des colonies de reproduction, ce sont des regroupements temporaires qui permettent la reproduction de plusieurs individus d'une même espèce. 95 % des oiseaux marins établissent des colonies de reproduction (Lack 1968).

Deux types d'interactions existent au sein de ces structures :

- Des interactions non-coopératives : chaque individu fonctionne pour son propre intérêt, avec une coopération minimale entre congénères. Seule une entraide est observée entre les individus d'un même couple pour élever leur descendance.
- Des interactions coopératives : des interactions positives s'établissent à plus ou moins grande échelle dans le groupe afin de faciliter la survie de la descendance. Ces interactions peuvent être très poussées avec l'établissement d'organisations « communales » où les jeunes individus obtiennent des soins parentaux part de plusieurs individus.

Lack (1968) estime que 14 % des 8600-9000 espèces d'oiseaux du monde se reproduisent en colonie et seulement 2 % d'entre elles sont connus pour des reproductions coopératives (Stacey et Koenig 1990).

Enfin, certaines espèces vivent en contact étroit avec leurs congénères. Ces agrégations permanentes ont dans certains cas permis le développement d'interactions sociales complexes entre les individus. Chez les vertébrés, nous pouvons citer en exemple la meute du loup (*Canis lupus*), un système social complexe et structuré par des interactions de dominance. Ce système facilite la cohésion, coopération et la coordination des membres du

groupe grâce à l'établissement d'un système hiérarchique. Les interactions coopératives ont favorisé l'émergence de systèmes eusociaux, structurés par des castes sociales liées à la spécialisation poussée des individus. Cette structuration permet une division du travail (Sendova-Franks 2000), par exemple chez les rats-taupes (*Heterocephalus glaber*) ou certains insectes eusociaux (fourmis, abeille, termite) organisés en colonie avec une spécialisation comportementale et anatomique des individus en fonction des tâches nécessaires au bon fonctionnement de l'ensemble du groupe. Ces organisations basées sur des interactions sociales sont à la base du concept de société animale.

1.1.2 Les mécanismes liés à l'émergence de la colonialité

L'émergence des organisations coloniales est liée à des mécanismes évolutifs encore peu connus. Les regroupements des oiseaux et mammifères marins observés lors des saisons de reproduction ont été expliqués en premier lieu (Belopol'skii 1957) comme un mécanisme d'agrégation passif et comme seule alternative possible afin de pallier le manque de terres émergées pour réaliser leur reproduction. Cependant, différentes études prouvent que l'agrégation à forte densité est une stratégie et non la résultante du choix de l'habitat (Becker et al. 1995). Nous pouvons citer en exemple les Sternes pierregarin (*Sterna hirundo*) qui s'organisent en colonies denses sur de faibles espaces alors qu'elles auraient le choix de s'étendre plus pour limiter leur densité.

En 1964, Hamilton élabore la théorie de parentèle, décrivant la mise en place de processus altruistes entre congénères qui fût sérieusement considérée comme explication plausible concernant l'émergence de la colonialité. La vie en groupe pourrait être un mécanisme sélectionné au cours de l'évolution et permettrait à l'échelle des individus des bénéfices supplémentaires. Ce concept est alors en confrontation avec la théorie de Charles Darwin basée sur l'évolution par la sélection des individus au travers de la compétition inter-individuelle (West-Eberhard 1979). La sélection de parentèle pourrait éventuellement expliquer l'émergence de la vie en petit groupe chez certaines espèces coopératives tel que le chien de prairie (*Cynomys*), mais pas chez les espèces coloniales non coopérative.

Plus récemment, les travaux d'Alexander's (1971, 1974) fondés sur les premières observations d'Allee suggèrent l'existence de bénéfices et de coûts qui émanent directement de la vie en groupe. La vie en groupe est une propriété émergente des choix réalisés à l'échelle individuelle qui ne se résume pas exclusivement aux caractéristiques de l'habitat, mais également au partage d'informations entre congénères, permettant ainsi de faciliter la reproduction sexuelle. Cette stratégie soumise à la sélection naturelle peut être bénéfique pour les individus qui la composent, notamment par l'effet Allee (Lidicker 2010). Ce phénomène explique qu'à faible densité un effet positif peut émerger des interactions d'individus d'une même espèce comme la collaboration pour l'accès à la ressource alimentaire, la rencontre facilitée de partenaires sexuels ou permettre une meilleure protection face aux prédateurs. Néanmoins, ce type de distribution contribue à l'émergence de nouvelles pressions sélectives qui peuvent impacter les individus qui la composent.

De nombreux théoriciens et biologistes présentés dans les travaux de Brown et Brown (1996 ; 1999) ont longuement exploré cette théorie des coûts/bénéfices. Elle paraît être sous l'influence directe de la taille des colonies. La sélection naturelle agirait sur plusieurs niveaux, à l'échelle des individus, mais également à l'échelle des colonies (Traulsen et Nowak 2006).

Importance du régime d'appariement dans l'établissement de la colonialité

Les distributions au sein des populations sont en grande partie influencées par le « régime d'appariement », concept formulé par Emlen et Oring (1977) qui englobe l'intégralité des stratégies reproductives et des soins parentaux (Davies 1991 ; Reynolds 1996). Lors de la reproduction, les mâles et les femelles sont en compétition et cherchent à maximiser leurs valeurs sélectives propres. Les processus reproductifs peuvent être de type monogame où un mâle et une femelle s'associent pour une ou plusieurs saisons de reproduction, ou polygames où les individus ont plusieurs partenaires sexuels. Lors d'une reproduction, les femelles ont l'assurance de la transmission de leur matériel génétique, à l'inverse des mâles, dont les gamètes peuvent être en compétitions avec celles d'autres prétendants dans le cas d'accouplements hors couple (Kodric-Brown 1987). Pour augmenter leur valeur sélective, les femelles ont tout intérêt à tenter de se reproduire avec les mâles de meilleure qualité (Hunter et al. 1993), cette dernière pouvant être évaluée grâce aux signaux visuels ou acoustiques, tels

que la couleur des plumes, le chant, les aptitudes en vol, l'agressivité ou encore la condition corporelle générale (Draulans 1988).

Au début du XX^e siècle, Edward Selous¹ observe le regroupement des individus mâles lors des parades nuptiales chez deux espèces d'oiseaux (*Philomachus pugnax* et *Tetrao tetrix*). Différentes stratégies reproductives ont été observées et étudiées depuis, elles pourraient être à l'origine des processus en cascade liés à l'édification des organisations grégaires chez différentes espèces animales :

1) Modèle Hotspot (Bradbury 1981) : les mâles se rassemblent sur les lieux de passages des femelles, tels que des zones d'alimentation ou de baignade. La taille des regroupements des mâles serait proportionnelle au nombre de femelles.

2) Modèle Blackhole (Stillman et al. 1993) également appelé « modèle de harcèlement et rétention » (Clutton-Brock et al. 1992), observé principalement chez les ongulés. Les femelles sont harcelées par des mâles juvéniles, ce qui les pousse à aller de manière hasardeuse se réfugier dans des territoires défendus par un mâle adulte. Cependant les mâles adultes auraient plus de chance de retenir la femelle (pour attendre la période d'œstrus) lorsqu'ils sont organisés en groupe.

3) L'une des hypothèses établies par Richard Wagner (1993) indique que les mâles se regrouperaient autour des mâles les plus attractifs, cette proximité leur permettrait d'avoir accès aux femelles initialement intéressées par les mâles de meilleure qualité. C'est le concept de modèle *Hotshot*. Pour les espèces monogames nécessitant des soins parentaux des deux partenaires, cette organisation est également avantageuse pour les femelles. En effet, ces dernières ne peuvent s'apparier à un seul mâle de bonne qualité pour la réalisation d'une reproduction et assurer les soins parentaux, les autres femelles peuvent alors choisir comme partenaire un mâle de moins bonne qualité qui aura fait le choix de s'implanter en proximité du mâle attractif (DuVal et

¹ Edward Selous fut l'un des premiers auteurs à utiliser le terme « lek » pour définir les regroupements d'individus mâles lors des parades nuptiales.

Kempenaers 2008). Cette proximité spatiale entre les femelles et le mâle attractif pourra faciliter des tentatives de reproduction hors couple tout en conservant le bénéfice des soins parentaux promulgués par le mâle de moins bonne qualité, ou simplement effectuer des accouplements dont l'objectif serait de développer ou de renforcer des liens sociaux afin de faciliter la reproduction avec ce mâle attractif l'année suivante.

L'avènement des études génomiques dans les années 80 a été essentiel pour comprendre l'importance et l'influence des stratégies d'appariement dans la mise en place des distributions au sein des espèces (Akçay et Roughgarden 2007). Les analyses moléculaires ont par exemple permis de mesurer les comportements d'accouplement en dehors des couples à des degrés variables au sein d'une même population. Ces résultats dévoilent ainsi l'existence de nouvelles stratégies de reproduction qui augmentent la valeur sélective des individus.

4) La théorie du « lek caché » (Wagner 1993) démontre l'importance de la sélection sexuelle au travers de la compétition entre les mâles et les choix des femelles comme force motrice de l'agrégation chez les espèces monogames. Le lek caché est une stratégie où les femelles réalisent des copulations hors couple avec des mâles de meilleur rang que leur partenaire social.

Ces stratégies sont considérées comme une première étape évolutive pour l'établissement d'une agrégation entre mâles et femelles sur un même site utilisé pour la parade et la reproduction.

1.1.3 Influence de la taille des colonies et des phénomènes de densité-dépendance sur la valeur sélective des individus

L'établissement dans les habitats qui confèrent une valeur sélective optimale est capital pour toutes les espèces, coloniales ou non. La colonialité dite « de reproduction » est une agrégation spatiale d'individus réalisée sur des territoires de reproduction et d'élevage de la descendance, mais séparée des zones d'alimentation (Wittenberger 1985 ; Danchin 1997). Dans cette configuration, une variabilité temporelle de la taille et de la densité de la colonie en fonction du cycle reproductif de l'espèce cible peut être observée. Des phénomènes de densité-dépendance négatifs liés à l'activité de l'espèce et la capacité limite du milieu sont susceptibles de s'établir.

Les grandes colonies peuvent abriter des paysages écologiques contrastés, ces derniers auront des influences différentes sur la valeur sélective des individus. Ces différences peuvent être à l'origine de stratégies de vie et reproduction diverses au sein de la même colonie (McDonald et al. 2020). Une compétition pour les meilleurs habitats est susceptible de s'instaurer. La croissance du nombre d'individus dans une colonie aura pour effet de saturer les parcelles de meilleure qualité, les individus excédentaires seront obligés d'occuper des parcelles de moins bonne qualité diminuant ainsi leur valeur sélective. Le nombre d'individus dans une colonie est alors sujet à une « régulation dépendante du site » (Rodenhouse et al. 1997). Un nombre d'individus trop important pourra également provoquer une modification ou destruction de l'habitat, favoriser la prolifération de maladies (Mangin et al. 2003) et entraîner une forte compétition entre les individus pour accéder aux ressources alimentaires environnantes, aux partenaires et aux sites de reproduction de meilleure qualité au sein de la colonie (Buechner 1963). C'est par exemple ces effets négatifs qui pourraient être en partie responsables de la diminution du nombre de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) établis en colonie sur l'île aux Cochons qui s'élevait à environ 500 000 couples reproducteurs en 1960 et qui en compte seulement 60 000 aujourd'hui (Weimerskirch et al. 2018).

Les effets délétères liés à la taille des colonies sont toutefois à nuancer. L'agrégation pour la reproduction implique des coûts pouvant par exemple être liés à la mise en place d'une forte compétition entre les individus et un risque accru de perte de paternité. Cependant, les colonies s'établissent et se conservent, car la stabilité du processus de sélection des

partenaires sexuels en dépend (Wagner et al. 2000). Le succès à l'échelle des individus renforce la colonie qui à son tour renforce le succès des individus (notion d'effet synergique) (Wilson et Sober 1994). De récentes recherches (Péron et al. 2010) ont montré chez la mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*) un effet négatif de la taille de la colonie pendant les tous premiers jours de vie des poussins compensés par un effet positif de la taille de la colonie sur la survie des poussins. Ce résultat semble provenir de l'interaction entre les coûts de surpopulation qui agit sur le succès de l'éclosion et les avantages de l'élevage colonial, avec très probablement une recherche de nourriture plus efficace. De plus, la fréquence de l'échec complet de la colonie augmentait avec la diminution de la taille de la colonie.

1.1.4 Importance des phénomènes dispersifs et philopatriques

La stabilité des colonies au cours du temps dépend de différents facteurs, et notamment est liée à l'équilibre de l'habitat (Bowler et Benton 2015).

Augmentation des phénomènes dispersifs en cas d'absence d'autocorrélation de qualité de l'habitat d'une année à l'autre :

En l'absence de stabilité de l'habitat, les individus auront tendance à réévaluer chaque année la colonie et prospecter le potentiel d'autres colonies (Bowler et Benton 2015). Ce mécanisme permet d'assurer un brassage génétique au niveau de l'espèce. Il évite les effets délétères liés à la consanguinité tels que l'augmentation du taux de morbidité² et de mortalité liée aux maladies récessives autosomiques (*i.e.* maladies qui se déclarent dues à l'anomalie des deux versions d'un gène porté par un chromosome non sexuel, dont chaque version est transmise par l'un des parents) (Zhour 2016). Cette diversité génétique obtenue grâce à la dispersion facilitera l'adaptation des espèces à leur environnement (Ortego et al. 2012). Par exemple, certains changements environnementaux et/ou démographiques peuvent dans certains cas diminuer la valeur sélective d'une proportion d'individus, mais conférer un avantage sélectif pour des individus avec un matériel génétique différent (Rajon et al. 2014). Le mécanisme de

² Le **taux de morbidité** est le rapport qui mesure l'incidence ou la prévalence d'une certaine maladie, en épidémiologie.

dispersion est vital pour la survie de nombreuses espèces. Des études ont montré chez le manchot royal une certaine homogénéité génétique entre des colonies espacées de plusieurs centaines de kilomètres (Cristofari et al. 2018 ; Clucas et al. 2016), confirmant l'existence de connexions entre les colonies même distantes.

Augmentation des phénomènes philopatrics en cas d'autocorrélation de la qualité de l'habitat d'une année à l'autre :

La vie coloniale est le plus souvent associée à une philopatrie élevée chez de nombreuses espèces (Robin et al. 2005). Huntington décrit en 1951 ce comportement comme « la tendance d'un animal à retourner à son lieu de naissance ou de reproduction (à l'échelle de la colonie), en particulier pour la reproduction ». Le retour, chaque année, des individus au sein de leur colonie de naissance peut révéler, à une échelle spatiale plus fine, une fidélité au site de reproduction puis une fidélité au partenaire (Cézilly et al. 2000). Ces deux types de fidélité sont corrélés positivement pour de nombreuses espèces qui appartiennent à l'ordre des ciconiiformes (Cézilly et al. 2000). Chez les manchots royaux et manchots empereurs (*A. fosteri*), la fidélité au partenaire semble être plus basse que chez les autres espèces de manchots (Ancel et al. 2013). Cela pourrait être lié à leur système reproductif, puisque ces deux espèces sont les seuls à ne pas établir de nid.

Stratégiquement, la fidélité au site semble motivée par la connaissance de l'habitat qui pourrait augmenter le succès reproductif et également faciliter la rencontre des deux partenaires (Greenwood et Harvey 1982) ainsi qu'une meilleure connaissance de l'environnement social (Yasukawa 1979 ; Rowley 1983 ; Picman 1987). La fidélité au site de reproduction est également influencée par l'histoire de vie des individus, par exemple chez le petit manchot bleu (*Eudyptula minor*), les individus sont plus fidèles aux sites de reproduction passés où ils ont été en succès (Boulinier et al. 1998 ; Powell et Frasch 2000 ; Johannesen et al. 2002 ; Beckmann et al. 2015). Cet attachement au site de reproduction est plus présent pour les espèces avec une faible pression de prédation au niveau du nid (Martin 1995 ; Lima 2009). Des observations faites par Barrat (1976) sur le terrain suspectent l'existence de cette fidélité au site de reproduction dans la colonie au cours du temps pour le manchot royal.

Les oiseaux marins, espèces sentinelles pour l'étude des écosystèmes polaires

Parmi les espèces animales présentes sur l'ensemble de l'océan Austral, l'étude des oiseaux marins tels que les Sphenisciformes et Procellariiformes montrent de nombreux avantages. Ils permettent, d'une part, de mieux comprendre comment les changements globaux affectent les écosystèmes polaires, et facilitent, d'autre part, l'étude des capacités d'adaptation des organismes et d'évolution de leurs populations face aux contraintes de leur environnement. En effet, ces prédateurs supérieurs prospectent régulièrement un important volume océanique et contribuent de manière significative à la régulation de la biomasse et au fonctionnement des écosystèmes. De plus, ils sont généralement très fidèles à leur colonie de reproduction et retournent périodiquement, de manière relativement prévisible, à terre pour assurer leur reproduction, de sorte qu'ils autorisent le suivi depuis la terre des conditions environnementales et trophiques en mer. Une telle approche peut se faire notamment à travers le suivi des schémas de présence/absence des individus sur leur site de reproduction tout en apportant des informations sur la distance des sites d'alimentation.

Toutefois, l'utilisation de ces espèces, comme des bio-indicateurs de l'évolution des écosystèmes marins à travers leurs allées et venues entre la colonie et la mer, suppose que l'on comprenne parfaitement quelles sont les contraintes qui s'exercent sur ces oiseaux marins non seulement lorsqu'ils sont en mer, mais également lors de leur présence à terre. Il s'agit, par exemple pour les manchots, de comprendre comment ces contraintes s'articulent en fonction de la localisation dans la colonie des individus d'âge et de performances différentes. L'étude des stratégies adaptatives de ces oiseaux marins coloniaux nécessite donc la mise en place de suivis à long terme, dont la fiabilité des données doit répondre aux exigences des critères scientifiques.

1.2 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

L'objectif général de cette étude est de comprendre le fonctionnement des structures spatiales si particulières que sont les colonies animales en prenant comme modèle, une colonie de manchots royaux, inféodée aux régions subantarctiques.

Les premières observations publiées par Barrat en 1976 laissent penser que l'organisation des colonies de manchots royaux n'est pas le fruit du hasard. Il a par exemple observé l'existence d'une fidélité des individus à leurs anciens sites de reproduction à fine échelle (quelques mètres). Depuis, peu d'études ont été réalisées quant à l'organisation spatiale des colonies de manchots royaux. Ce déficit peut être imputé à la difficulté logistique de suivre des individus sur le long terme en région subantarctique et au sein de colonies pouvant compter plusieurs milliers d'individus. Cependant, quelques études pilotes tendent à mettre en lumière un fonctionnement complexe des colonies de manchots royaux. Par exemple, il a déjà été démontré que modèle central/périphérique (Colson 1968), qui stipule que les sites de reproduction centraux permettent un meilleur succès reproductif ne s'applique pas nécessairement aux colonies de manchots royaux (Descamps et al. 2009). La structuration de la colonie pourrait alors être influencée par un ensemble de paramètres abiotiques, mais également biotiques, en lien avec l'âge, le sexe ou encore l'expérience des individus.

Une première partie du travail a donc pour objectif d'étudier les caractéristiques spatiales et temporelles des colonies de manchots royaux, afin d'obtenir une meilleure compréhension de leur établissement et de leur maintien au cours du temps. Dans un second temps, une étude plus fine à l'échelle individuelle est réalisée afin d'identifier les stratégies établies par les individus en fonction de l'hétérogénéité de l'habitat, mais également en fonction des traits biologiques et d'histoire de vie.

Observer une colonie de manchots directement sur le terrain permet de prendre conscience des contraintes qui peuvent s'exercer sur une telle structure. Le premier fait marquant est l'étendue d'une colonie de manchots. Cette dernière débute dans la majorité des cas sur une plage donnant un accès direct à la mer et peut s'étendre sur plusieurs centaines de mètres, jusqu'aux pentes herbeuses et/ou rocheuses de l'île qui l'accueille. Cette étendue peut couvrir

des habitats variés (pentes, substrats, expositions vent, etc.). L'existence d'une telle variabilité laisse présager l'existence de sous-zones plus adaptées que d'autres pour la reproduction des manchots.

Hypothèse 1 : Il existe au sein d'une colonie une hétérogénéité de l'habitat influençant la répartition des individus et leur succès reproducteur.

Nous nous intéressons à la structuration générale d'une colonie de manchots royaux (en prenant pour exemple la colonie d'étude de la Baie du Marin, sur l'île de la Possession, archipel de Crozet), notamment à la distribution des individus au sein de la colonie, en fonction de plusieurs paramètres, tels que l'âge, ou encore les dates de début de reproduction.

Hypothèse 2 : Des paramètres biologiques structurent la répartition des individus au sein de la colonie.

Nous cherchons à déterminer si cette structuration observée au sein de la colonie est dépendante des traits d'histoire de vie des individus.

Hypothèse 3 : Les individus ne se placent pas aléatoirement dans la colonie, et reviennent sur les anciens sites connus.

Nous cherchons à déterminer l'existence ou non d'une fidélité au site de naissance pour les reproductions futures et à évaluer la stabilité de cette fidélité au gré des reproductions interannuelles. Nous cherchons également à comprendre si et comment cette fidélité et la localisation dans la colonie sont fonction de l'âge de l'individu et de son sexe, mais aussi de la qualité de l'habitat. De plus, nous nous intéressons à l'influence des succès/échecs reproducteurs passés sur cette fidélité et la structuration de la colonie.

2 PARTIE II : Contexte méthodologique

L'un des programmes du Département d'Écologie, Physiologie et d'Éthologie (DEPE) du CNRS de Strasbourg étudie, depuis plus de 20 ans, une colonie de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) présente sur l'île de la Possession. J'ai donc eu accès à des bases de données historiques en plus du travail de terrain que j'ai réalisé pour la collecte de nouvelles données. Un hivernage sur le terrain durant 14 mois réalisé entre novembre 2016 et janvier 2018 et une campagne d'été de 3 mois entre novembre 2018 et janvier 2019 m'ont permis de participer à l'acquisition d'une partie des données en réalisant chaque protocole détaillé ci-dessous.

Utilité des OBSERVATOIRES DU VIVANT :

Les séries temporelles en écologie, c'est-à-dire l'acquisition de données systématiques, standardisées, automatisées, sans perturbation et sans biais, sur la composante biologique des écosystèmes (par exemple les traits vitaux et d'histoire de vie d'une population, et/ou des données phénologiques et comportementales), sont essentielles pour la compréhension de certains mécanismes complexes

Ils génèrent une panoplie de séries temporelles utiles à l'évaluation du fonctionnement de l'état de santé des populations étudiées et de leurs écosystèmes. En effet, basés sur le marquage et suivi individuel et complété d'informations collectées à l'échelle de la population, ils permettent d'explorer de manière intégrée les mécanismes de réponses des individus et des populations à la variabilité de leur environnement et d'observer les changements écologiques et évolutifs de ces populations, et des espèces lorsque ces dispositifs sont déployés en réseau.

Les dispositifs d'identification automatique permanents ou mobiles utilisés offrent un terreau unique à de nouveaux questionnements scientifiques, pour réaliser des expérimentations spécifiques en populations naturelles avec des groupes contrôles d'individus non perturbés.

2.1 Statut et biologie de l'espèce étudiée



Figure 2 : Manchots royaux adultes. (Photo : Vallas Benoît)

Les manchots sont des oiseaux marins qui appartiennent à l'embranchement des Vertébrés, classe des Oiseaux, sous-classe des Impennes, ordre des Sphenisciformes et famille des Sphéniscidés composée de 18 espèces, et réparties en 5 genres (Aptenodyte – Pygoscelis – Eudyptula - Spheniscus - Eudypte) (ANNEXE 1). Le manchot royal et manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) sont les seuls représentants actuels du genre Aptenodytes (dérivé du Grec ancien : « Sans la capacité de voler »). Ce genre se serait différencié des autres espèces appartenant aussi à la famille des Sphenisciformes il y a 22 millions d'années (Vianna et al. 2020).

Statut UICN³ et état de santé des populations :

Depuis 2004, l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) a listé le manchot royal dans la catégorie de préoccupation mineure sur la liste rouge. Sur le territoire français, un arrêté du 14 août 1998⁴ fixe des mesures de protection pour interdire la destruction de l'habitat, l'enlèvement d'œufs, ou encore la capture et le transport de cette espèce. L'obtention d'une autorisation dérogatoire préfectorale est donc indispensable afin de les étudier.

Au début du XX^e siècle, les manchots royaux étaient en déclin dû aux activités humaines. Les manchots étaient très utilisés en Géorgie du Sud pour la production d'huile (Bost et al. 2012). Cette huile était aussi produite à partir des baleines, notamment pour l'éclairage public des villes. Cette activité s'est arrêtée avec l'utilisation des centrales à charbon pour produire de l'électricité. Depuis, l'effectif total des manchots royaux semble relativement stable et même en progression. Cependant, le manque de données sur le long terme et les difficultés d'accès pour prospecter et étudier les colonies de manchots rendent cette estimation difficile. Peu de données permettent de comprendre la dynamique d'une colonie de manchots. À titre d'exemple, la colonie de l'île aux cochons, appartenant à l'archipel de Crozet, abritait près de 500 000 couples reproducteurs dans les années 1980. Une évaluation récente de cette colonie a mis en lumière un déclin spectaculaire de près de 90 % de cette population (Weimerskirch et al. 2018). Aucune piste tangible ne permet actuellement de comprendre ce déclin.

³ Union internationale pour la conservation de la nature.

⁴ Lien : <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000757293/2019-07-31/>

Biologie :

La masse corporelle du manchot royal varie selon les saisons entre 10 et 16 kg en moyenne (Gauthier et al. 2001), il mesure environ 90 cm, et sa longévité est estimée à 30 ans (Barrat 1976). L'espèce présente très peu de dimorphisme sexuel (Kriesell et al. 2018), seul le critère morphologique de la taille du bec permet la distinction du mâle et de la femelle. Néanmoins, d'autres indices tels que le chant ou le comportement des individus aident à l'identification du sexe des individus.

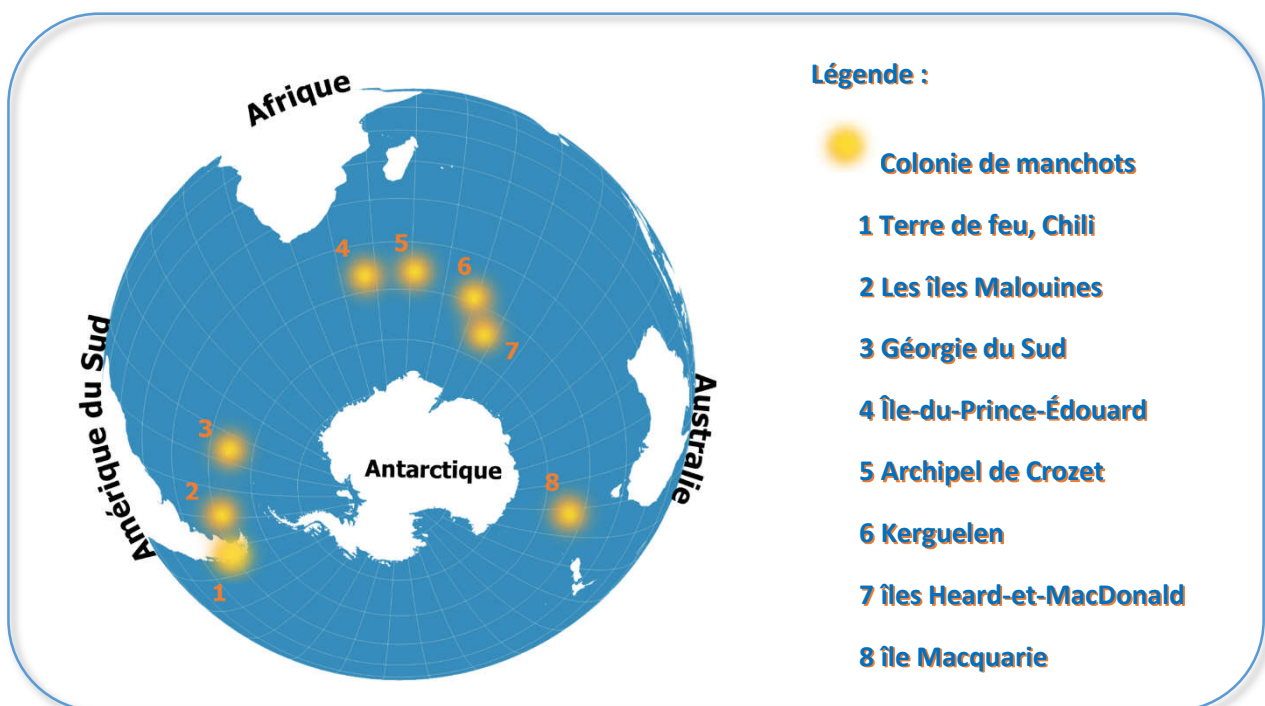


Figure 3 : Répartition géographique des populations de manchots royaux, d'après Clucas et collègues (2016).

À terre, les manchots royaux s'organisent en colonies de plusieurs centaines à plusieurs dizaines de milliers d'individus, et leur répartition géographique se concentre dans l'hémisphère sud (Fig.3). Durant l'été austral, le manchot royal se nourrit de petits poissons, majoritairement des Myctophidés (appelé poisson-lanterne) (Adam 1987, Cherel et Ridoux 2008), en abondance dans les eaux environnantes des colonies (par exemple, à 450 km au sud des colonies qui se sont établies sur l'archipel de Crozet). En hiver, cette ressource s'appauvrit, et ces oiseaux vont alors changer de régime alimentaire et se nourrir à plus de 1500 km des colonies de l'archipel de Crozet, au niveau de la *Marginal Ice Zone* (voir Fig.8) (Bost et al. 2004).

Le régime alimentaire hivernal des manchots royaux est alors constitué à plus de 50 % de céphalopodes et d'autres espèces de myctophidés (Cherel et al. 1993).

Les manchots sont à l'interface de deux écosystèmes très différents : ils sont tributaires de la bonne santé des écosystèmes marins afin de s'alimenter, mais également des écosystèmes terrestres pour assurer leur reproduction et leur mue. Les manchots royaux en reproduction alternent donc entre des séjours à terre dans la colonie et des voyages en mer. Cette alternance est hautement structurée et théoriquement dépendante du sexe de l'individu. La durée des séjours à terre et en mer évolue au cours d'une saison en fonction des besoins alimentaires croissants des poussins restés à terre et nourris par régurgitations (Barrat 1976 ; Descamps et al. 2002).

Le Manchot royal est théoriquement monogame à l'échelle d'une reproduction qui dure près de 14 mois. Le couple formé ne construit pas de nid, mais sélectionne et défend un territoire (env. 1m²) dans la colonie. La garde de l'œuf puis du jeune poussin est réalisée sous la poche incubatrice d'un des parents (Barrat 1976) en alternance pour permettre au partenaire de partir en mer se nourrir et rapporter de la nourriture pour le poussin. Les parents nourrissent leur poussin par régurgitation. La présence d'une substance antimicrobienne dans l'estomac, la sphéniscine (Landon et al. 2004a), permet aux adultes de conserver de la nourriture plus d'un mois avant de la restituer à leur poussin.

À la fin de l'été, les poussins acquièrent un duvet épais permettant leur émancipation thermique (à l'âge de *ca.* 1 mois). Les parents laissent leur poussin seul dans la colonie afin de partir en mer et lui rapporter un maximum de nourriture avant l'hiver austral. Les poussins se rassemblent alors pour former des crèches qui correspondent à des agrégats pouvant contenir plusieurs centaines d'individus (Le Bohec et al. 2005). Durant l'hiver, les ressources alimentaires sont plus éloignées, les parents partent en mer et reviendront de manière très épisodique les nourrir.

Au printemps suivant, les adultes chassent dans des eaux plus proches de la colonie et reviennent fréquemment nourrir les poussins alors âgés de 11 mois. La prise de poids rapide des poussins leur permettra d'initier une mue pour l'acquisition d'un plumage imperméable. Jusqu'à la fin de la mue, les parents continuent leur investissement parental en nourrissant le poussin. Une fois la mue terminée, les parents arrêtent de nourrir le poussin, ce qui, à terme, motivera son premier départ en mer pour s'alimenter par lui-même (Barrat 1976).

Un cycle reproductif long :

Les soins parentaux prodigués aux poussins sont longs et dépassent 12 mois. En cas de succès reproductif, les adultes seront en retard pour initier une reproduction l'année suivante. Ce décalage de quelques semaines entraîne très souvent un retard de croissance du poussin qui réduit fortement sa probabilité de survie.

Les manchots royaux alternent donc très souvent entre une année avec une reproduction précoce en succès, puis une année à reproduction tardive en échec (Olsson 1996). Cet échec permet aux individus d'initier une reproduction précoce l'année suivante. Ainsi de suite.

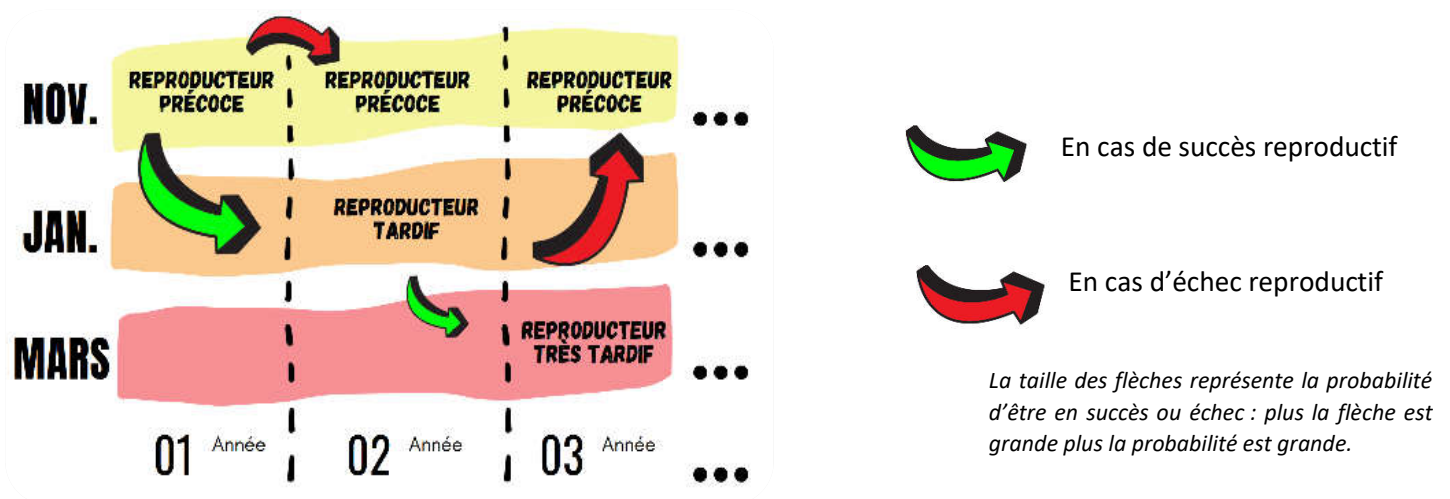


Figure 4 : Alternance des reproductions « précoces » et « tardives » au cours des années successives en fonction du succès ou de l'échec reproductif.



- 1. ÉTÉ :** Mue des adultes
- 2.** Parade nuptiale
- 3.** Reproduction, sélection d'un site dans la colonie, ponte et incubation de l'œuf en garde alternée par les deux parents
- 4 & 5.** Éclosion du poussin, garde alternée du poussin par les deux parents. Le second partenaire part en mer, à proximité de la colonie, se nourrir et rapporter de la nourriture pour le poussin.
- 6. AUTOMNE :** Poussin laissé seul sur la colonie, il s'organise en crèche avec les autres poussins. Les deux parents partent en mer, à proximité de la colonie, et reviennent nourrir le poussin fréquemment.
- 7. HIVER :** Poussin en crèche. Les parents partent en mer, loin de la colonie, pour chasser. Les parents reviennent nourrir le poussin très rarement.
- 8. PRINTEMPS :** Retour des parents qui chassent à proximité de la colonie pour nourrir fréquemment leur poussin.
- 9 & 10. ÉTÉ :** Mue du poussin
- 11.** Départ en mer du poussin.

Figure 5 : Cycle de reproduction schématique du manchot royal.

2.2 Site d'étude

Histoire de l'archipel Crozet* Découverte et souveraineté de l'archipel

Les îles Crozet furent découvertes lors de l'expédition de l'explorateur français Marc-Joseph Marion du Fresne (surnommé Marion Dufresne) qui fit débarquer son second, Julien Crozet, sur l'île de la Possession le 24 janvier 1772. Crozet prit alors possession de l'archipel au nom de la France. Le capitaine britannique James Cook nomma ces îles d'après Julien Crozet.

Après 1923 et l'affirmation de sa souveraineté, la France administre les îles Crozet comme une dépendance de Madagascar. Elles deviennent un district des Terres australes et antarctiques françaises en 1955. En 1961, une première mission a lieu sur l'île de la Possession. En 1964, une base permanente est construite au-dessus du site de Port-Alfred, elle reçoit en 1969 le nom d'Alfred Faure, un ingénieur des travaux météorologiques, premier chef de ce district.

*Lien : <https://taaf.fr/collectivites/presentation-des-territoires/les-iles-australes/>



Figure 6 : Photographie aérienne de la colonie de manchots royaux de la Baie Du Marin (BDM) et visualisation de la délimitation de la zone d'étude « ANTAVIA ». (Photo : Vallas Benoît)

La colonie étudiée se situe sur l'île de la Possession (46°25'S, 51°45'E) dans l'archipel de Crozet au sud de l'océan Indien. Cet archipel est constitué de 5 îles (d'une superficie totale de 360 km²). Sur cette île, seules les infrastructures d'une base scientifique et quelques vestiges de la chasse baleinière et des phoques au début du 18^e siècle attestent la présence de l'homme. La rareté de terre émergée dans les environs a favorisé une biodiversité faunistique et floristique remarquable. En effet, de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères marins cohabitent pour effectuer leur reproduction à terre. On dénombre plus de 70 000 couples de manchots royaux sur l'île de la Possession (Barbraud et al. 2020).

À cette latitude, deux saisons distinctes existent :

- L'été austral d'octobre à avril, avec un ensoleillement entre 4 h et 23 h.
- L'hiver austral de mai à septembre, avec un ensoleillement réduit, entre 8 h et 17 h.

Les conditions météorologiques sont très variables, mais caractérisées par⁵ :

- La persistance de vents d'ouest violents avec des rafales supérieures à 100 km/h 120 jours par an en moyenne. Des pointes à plus de 180 km/h sont régulièrement enregistrées.
- Une température moyenne annuelle d'environ 5 °C.
- De nombreuses précipitations sous forme de pluie ou neige, de manière répartie sur toute l'année : environ 2500 mm/an.

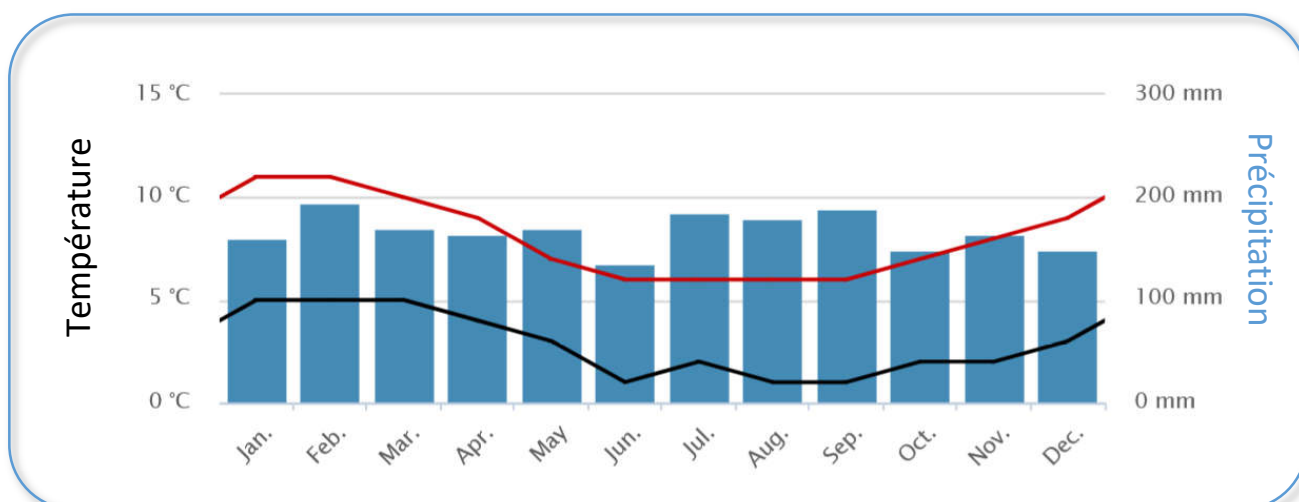


Figure 7 : Profil climatologique de l'archipel de Crozet (ligne rouge = Températures maximales, ligne noire = Températures minimales).

⁵ Lien : <https://taaf.fr/collectivites/presentation-des-territoires/les-iles-australes/>

Cette île se situe proche de la jonction entre les océans Indien et Austral, entre le front subantarctique et le front polaire. Les eaux froides de cette région ont une très forte productivité primaire en phytoplancton et jouent un rôle fondamental pour l'établissement d'un réseau trophique complexe dont dépendent de nombreux prédateurs marins tels que les manchots.

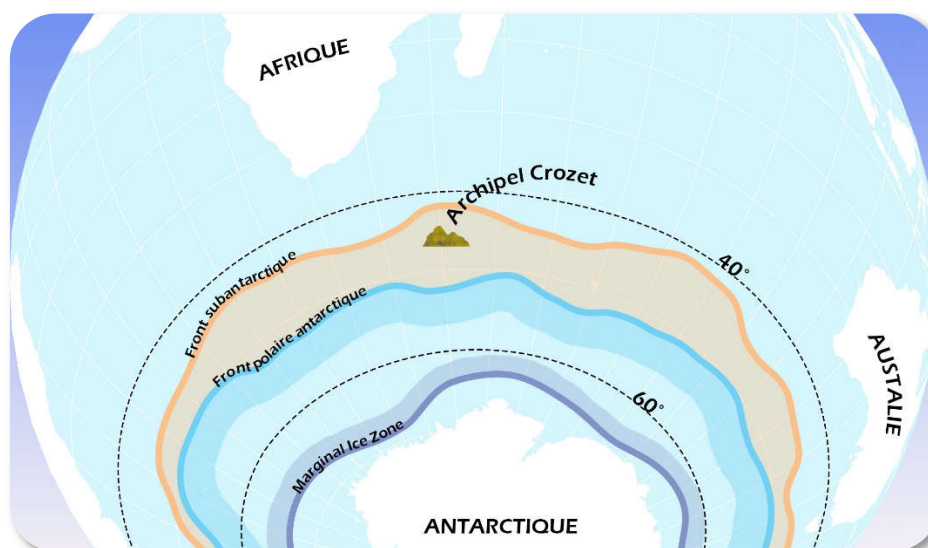
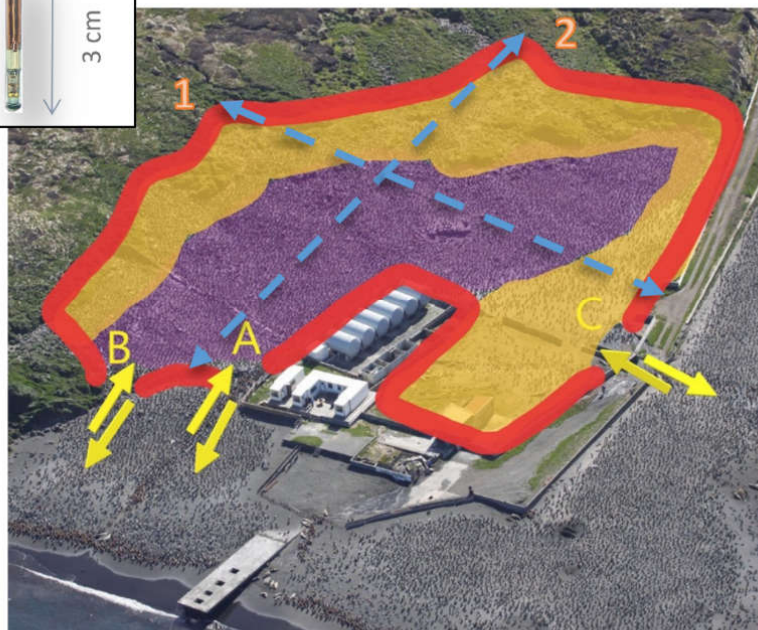
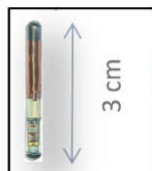


Figure 8 : Localisation de l'archipel Crozet et visualisation des principaux fronts océaniques de l'hémisphère sud.

La colonie des manchots royaux étudiée est située dans la Baie du Marin (on y dénombre environ 24 000 couples de manchots royaux (Barbraud al. 2020)). Une partie de cette colonie, la zone ANTAVIA pour « **ANT**ennes **AVIA**ires », est suivie sur le long terme depuis plus de 20 ans. Afin de contrôler les entrées et sorties, des palissades artificielles (sur le côté nord de la colonie) et des barrières naturelles infranchissables délimitent cette zone. Trois accès équipés de matériel électronique permettent la détection automatisée des individus munis de petites puces électroniques (PIT pour « Passive Integrated Transponder ») entrants et sortant de cette zone. Afin de minimiser les perturbations humaines, aucune intrusion n'est réalisée dans la zone centrale d'ANTAVIA. La zone ANTAVIA est subdivisée en 59 carrés facilitant l'orientation et la dénomination des sites étudiés (Fig.14). La visite à but scientifique des zones périphériques de la colonie (*i.e.* les 5 premiers rangs) est tolérée à la condition que les couples soient déjà installés dans la colonie.

Figure 9 : Puce électronique R.F.I.D



La délimitation rouge = zone ANTAVIA

A, B, C = Accès à la zone ANTAVIA munie d'antennes de détections souterraines

Zone ANTAVIA :

Violette = Zone centrale

Orange = Zone périphérique

Aire +/- = 9000 m²

Longueur 1 +/- = 120 m

Largeur 2 +/- = 80 m

Nombre moyen d'individus reproducteur en ANTAVIA : 10 000

Figure 10 : Zone d'étude « ANTAVIA » munie d'antennes souterraines de détection.

Découverte de l'effet délétère des bagues alaires

Depuis les années 60 et avant la fin des années 90, l'utilisation de bagues alaires pour l'identification et le suivi des manchots était l'unique méthode utilisée. Cependant, il a été démontré un effet délétère de ce système d'identification (Gauthier-Clerc et al. 2004), avec une diminution de près de 50 % du succès reproductif ainsi qu'une réduction de la survie des oiseaux bagués de 16 % sur 10 ans (Saraux et al. 2011).

Le programme 137 a fait le choix dès la fin des années 90 d'abandonner l'utilisation de la bague alaire au bénéfice d'une puce électronique implantée en sous cutanée. Cette puce permet le suivi continu et automatisé des individus avec un minimum de dérangement, limitant les perturbations liées à l'observation directe des manchots susceptible d'altérer les comportements, la survie ou encore le succès reproductif (Gauthier-Clerc et al. 2004 ; Gendner et al. 2005). **L'intégralité des individus inclus dans cette étude est suivie à l'aide de cette technologie.**

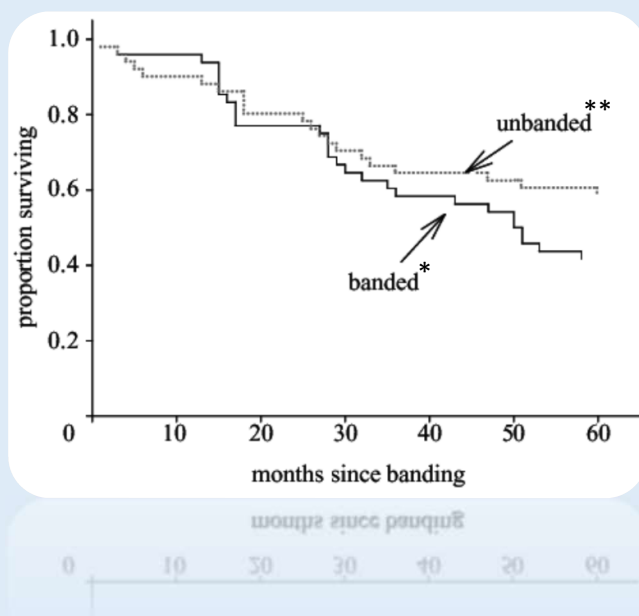


Figure 11 : Comparaison du taux de survie au cours du temps des individus bagués et non bagués.

Figure appartenant à la publication: *Long-term effects of flipper bands on penguins* (Gauthier-Clerc et al. 2004).

Représentation de la probabilité de survie de manchots royaux bagués et non bagués au cours du temps.

*Banded = bagué

**Unbanded = non-bagué

Les manchots royaux sont fidèles à leur colonie de naissance, ils y reviennent en grande majorité chaque année pour se reproduire. Cette caractéristique facilite la mise en place d'un suivi d'individus sur le long terme à terre. Pour cela, un système de marquage permanent des manchots à l'aide d'une puce R.F.I.D (Radio Frequency IDentification, Fig.9) est utilisé. La puce est insérée sous la peau des manchots au niveau dorsal inférieur du côté gauche, entre la patte et la queue. Cette puce électronique est passive et n'intègre pas de batterie, son activation et détection est effectuée à l'aide d'un champ d'inductance produit par des antennes de détection à puce RFID. Lors de son activation, la puce émet alors un identifiant qui lui est propre, cet identifiant est alors enregistré par l'antenne détection et transmis à la base de données. L'identification des individus ne se fait donc pas visuellement, mais à l'aide de lecteurs de puce RFID disposées aux entrées et sorties de la zone ANTAVIA. Chaque accès à la colonie est équipé de 2 antennes de détection installées à *ca.* 20 cm sous terre. En disposant deux antennes en parallèle, cela nous permet de connaître la direction de l'individu, c'est-à-dire de savoir s'il rentre dans la colonie ou s'il sort. Toutes ces données sont envoyées sur une base de données consultable en temps réel.



Figure 12 : Détection d'un manchot muni d'une puce R.F.I.D qui entre dans la zone ANTAVIA afin de nourrir son poussin par régurgitation.

2.3 Prétraitement de la base de données

L'acquisition des détections d'entrée et de sortie de la zone ANTAVIA des individus munis d'une puce est automatique et compilée dans une base de données de plus de 20 ans. Cette base de données comprend également une fiche d'identité pour chaque individu, ce qui permet de connaître certains détails concernant l'individu, notamment la date et le stade biologique de l'individu lors de son marquage électronique (poussin ou adulte).

Grâce au logiciel « Sphénotron » élaboré par le programme 137, une interface graphique permet la visualisation des détections afin d'observer avec précision les allers en mer et les retours à terre pour chaque individu depuis son marquage électronique. L'analyse fine des détections nous donne accès avec précision aux dates d'arrivée sur la colonie (**Précoce** + ≤ 5 novembre > **Précoce** ≤ 15 novembre > **Intermédiaire** ≤ 5 décembre > **Tardif**), aux dates de début de reproduction, aux succès ou l'échec des reproductions, mais aussi aide à la détermination comportementale du sexe de l'individu puisque les alternances lors des phases d'incubation de l'œuf et du jeune poussin sont très stéréotypées. Nous savons, par exemple, que la durée de la 1^{re} phase à terre lors de l'incubation (Fig.13) dure en moyenne 30 jours pour un mâle et 14 jours pour une femelle (Descamps et al. 2002). L'analyse des cycles est toutefois compliquée dans certains cas, notamment pour les individus de moins de 5 ans. Ces derniers sont inexpérimentés et procèdent de manière hasardeuse lors de leurs premières reproductions. Il est donc difficile d'obtenir certaines informations, notamment de définir le sexe « comportemental » pour ces oiseaux inexpérimentés.

Toutes ces informations ont été nécessaires pour prendre en considération l'histoire de vie de chaque individu inclus dans cette étude et comprendre leur influence sur le positionnement des individus dans la colonie.

Cycle
poussin :

Cycle
adulte :

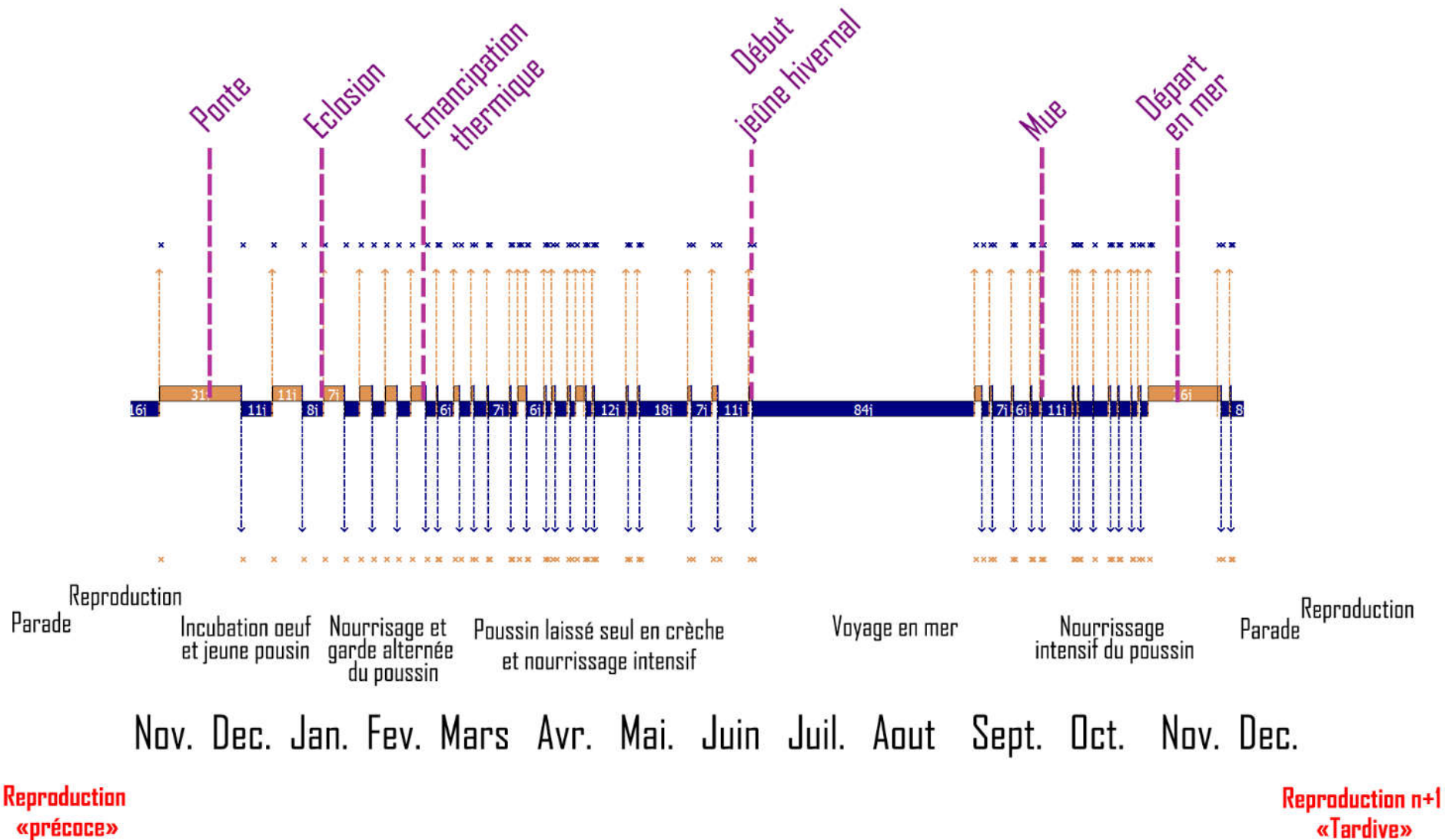


Figure 13 : Visualisation de l'interface graphique du logiciel « Sphénotron » permettant l'analyse des détections et périodes en zone ANTAVIA (orange) et en mer (bleu) de l'individu mâle A02703 durant l'année 2017. Nous pouvons en déduire les phases du cycle reproductif de l'individu et constater que A02703 a été en succès reproductif en 2017.

2.4 Protocoles sur le terrain

2.4.1 Acquisition photographique pour l'étude du nombre d'individus en zone ANTAVIA et l'étude visuelle de la structure de la colonie

Chaque année, deux fois par mois, des photos de la zone ANTAVIA sont réalisées depuis 1 point de vue précis, situé en hauteur sur le versant nord de la Baie du Marin (BDM). Ces photographies sont ensuite montées en panorama. Il est ensuite possible de réaliser des comptages des individus présents dans la zone ANTAVIA et de différencier les adultes et les poussins. Le comptage des individus en reproduction, des poussins en fin d'été et des poussins survivant après l'hiver permet d'estimer la stabilité de la zone ANTAVIA au cours du temps. Grâce à ces photographies, il est également possible d'évaluer la distribution spatiale des individus au cours du temps. Le photo-comptage est une activité très chronophage, il n'a pas été possible de le réaliser sur toutes les photographies.

2.4.2 Pourtour géoréférencé de la colonie : évolution spatiale d'une colonie de manchots royaux au cours d'une saison de reproduction

Un tracé géoréférencé du pourtour des individus en phase d'incubation de leur œuf et des individus en phase d'élevage rapproché du poussin présents dans la zone ANTAVIA a été réalisé mi-février et mi-mars 2021. Les poussins émancipés et les individus adultes non reproducteurs ne sont pas pris en compte. La visualisation et l'évaluation des aires de recouvrement de la colonie sont ensuite traitées à l'aide du logiciel QGIS.

Afin de limiter le dérangement provoqué par le passage de l'expérimentateur, le GNSS (système de positionnement par satellites) Garmin etrex 20, utilisant la constellation de satellites américains « GPS », est fixé au bout d'une perche d'une longueur de 1m30. L'intervalle de prises de position lors du tracé est de 3 secondes. Le déplacement tout le long du pourtour de la colonie est réalisé à une vitesse moyenne de 3 km/h.

Le géoréférencement du pourtour de la colonie n'est pas réalisé les mois de novembre et décembre. En cette période, la périphérie de la colonie est occupée par des individus mobiles et plus sensibles au dérangement et à la présence humaine.

2.4.3 Suivi visuel

Des observations sont réalisées plusieurs fois par semaine, en différents lieux de la colonie de la BDM afin de quantifier le nombre d'individus, leurs stades de reproduction, et noter les éléments phénologiques exceptionnels observés, tels que les dates de premières reproductions, de premières pontes et de premières éclosions en zone ANTAVIA.

2.4.4 Hétérogénéité des stades de reproduction

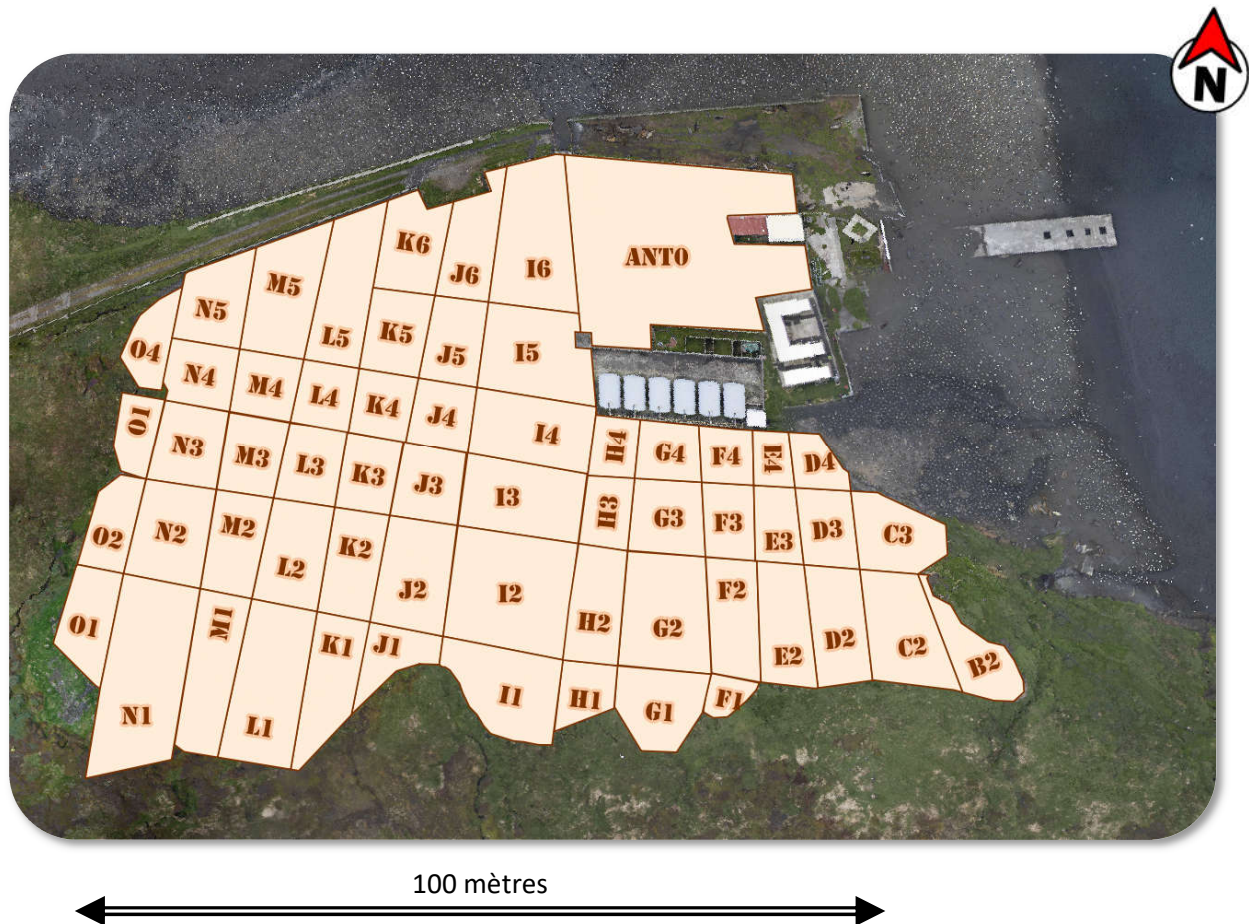


Figure 14 : Quadrillage de la zone ANTAVIA.

Chaque année, durant la 1^{re} semaine du mois de mars, pour chacun des 59 carrés définis dans la zone ANTAVIA (Fig.14), 50 individus en cours de reproduction sont échantillonnés aléatoirement afin de déterminer le stade de leur reproduction. Cela permet de dénombrer les individus qui incubent un œuf (reproducteurs tardifs) et ceux déjà au stade élevage du petit poussin sous la poche incubatrice (reproducteurs précoces). La différenciation de ces deux stades est relativement aisée et réalisée à distance à l'aide d'une paire de jumelles. Il est

également possible de prendre en considération certains indices, tels que des coquilles proches de l'adulte ou des traces d'excréments au pied de l'adulte, qui suggèrent que l'éclosion de poussin a déjà eu lieu.

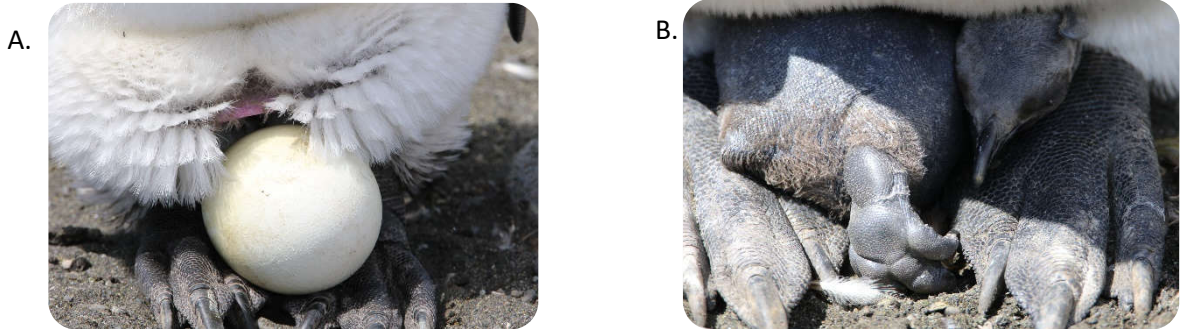


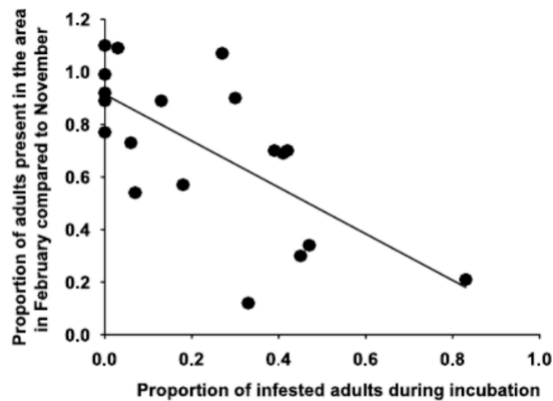
Figure 15 : (A) œuf et (B) poussin, sous la poche incubatrice et sur les pattes du parent. (Photo : Vallas Benoît)

2.4.5 Hétérogénéité de la qualité de l'habitat : indice d'infestation par tique

Hétérogénéité du taux d'infestation de tique :

Chaque année, durant la 1^{re} semaine de janvier, 50 individus en cours de reproduction sont pris au hasard afin de déterminer le nombre d'individus infestés par des tiques, pour chacun des carrés définis dans la zone ANTAVIA (Fig.14). L'évaluation de l'infestation des individus est réalisée à distance à l'aide d'une paire de jumelles. Les manchots sont évalués dans leur intégralité, mais une attention prononcée est portée au niveau de la tête et du cou des individus, difficiles à accéder pour les oiseaux. La présence de tiques est mise en évidence par des bosses/formes irrégulières sous le plumage des individus.

Figure 16 : Succès de l'incubation estimé par le ratio du nombre de reproducteurs en début de saison (novembre 1996) et en fin de saison (février 1997) selon l'infestation par les tiques dans 20 zones de 100 m².



Effets délétères des tiques :

Une étude démontre l'effet délétère des tiques (*Ixodes uriae*) sur le succès reproducteur des manchots royaux. (Mangin et al. 2003).



Figure 17 : Photographie d'un individu « tiqué ».

2.4.6 Marquage et suivi des individus

Pour chaque marquage, localisation et observation effectués et détaillés ci-dessous, un maximum de données est récolté, tel que la date, l'heure, une description de la condition corporelle de l'individu, de son partenaire ou de son parent, ainsi que la localisation approximative dans la colonie au regard de la grille ANTAVIA présentée en Figure 14.

2.4.6.1 Détermination du site de naissance et phases de marquage à l'aide d'une puce à R.F.I.D

Chaque année, deux lots de poussins sont marqués suivant deux protocoles distincts :

a) Entre 200 à 400 poussins sont pré-marqués à 3 semaines à l'aide d'une petite barrette en plastique (Fish-Tag) et leur site de naissance est géolocalisé (longitude, latitude, hauteur). Ceux qui ont survécu à l'hiver sont alors recapturés et marqués électroniquement 11 mois plus tard.

- Chaque année, durant l'été austral, une prospection de la zone périphérique de la colonie (Fig.10) est effectuée. En cette période, la quasi-totalité des manchots adultes présents dans la zone ANTAVIA incubent un œuf ou garde leur poussin sous leur poche incubatrice. L'objectif de cette prospection est de capturer des poussins de 3 semaines (pesant en moyenne 900 grammes), et de géolocaliser leur site de naissance manuellement à l'aide d'un GNSS⁶ Garmin etrex20 (longitude, latitude, hauteur). La précision du GNSS est métrique (Ranacher et al. 2015) et dépendant de différents facteurs, tels que la couverture nuageuse ou encore la position des satellites, qui peut dans certains cas diminuer la précision des mesures. À noter que notre site d'étude est relativement isolé et éloigné des zones présentant une couverture satellitaire optimale.

- Pour identifier les jeunes poussins et les suivre visuellement tout au long de l'année, une petite barrette en plastique numérotée leur est implantée au niveau du dos. Avant leur phase d'envol (entre novembre et janvier), ils sont recapturés afin de retirer cette barrette et de les marquer électroniquement à l'aide d'une puce RFID qui permettra un suivi sur le long terme grâce aux antennes de détection aux entrées/sorties de la zone ANTAVIA.

b) 450 poussins capturés aléatoirement en ANTAVIA et marqués électroniquement à l'âge approximatif de 11 mois. Nous ne connaissons donc pas leur site de naissance, mais nous pourrions localiser leurs sites de reproduction les années futures.

2.4.6.2 Détermination des sites de reproduction

Depuis novembre 2010, dès la mise en place des couples reproducteurs dans la zone ANTAVIA, une prospection de la zone périphérique de la colonie est effectuée. Pour minimiser notre impact et limiter les déplacements des individus, nous utilisons un lecteur de puce RFID monté sur une perche télescopique de 350 cm qui permet de contrôler à distance tous les individus des 5 premiers rangs de la colonie et d'identifier les oiseaux reproducteurs munis d'une puce

⁶ GNSS pour « Géolocalisation et Navigation par un Système de Satellites », appelé plus communément par abus de langage « GPS ».

électronique. Chaque manchot identifié est alors localisé manuellement à l'aide d'un GNSS Garmin terex20 (longitude, latitude, hauteur).

Une géolocalisation est aussi effectuée pour des individus centraux. Ces derniers sont des individus reproducteurs munis d'une puce électronique qui sont capturés dans le cadre de différents protocoles. Ces individus d'intérêt sont détectés en sortie de colonie à l'aide du système de détection RFID qui émet un signal sonore lors de leur passage. Cela permet de les capturer en dehors de la colonie, avant leur départ en mer. Il est ainsi possible de marquer leur plumage d'un indice visuel à l'aide de teinture pour cheveux⁷. À leur retour dans la colonie, ces individus sont identifiés à distance à l'aide d'une paire de jumelles.

La géolocalisation est effectuée par trilatération à l'aide d'une paire de jumelles télémètre (Bushnell Legend 1200 ARC). Cette méthode consiste à géolocaliser un site de reproduction grâce à la mesure de distances depuis 3 points distincts qui ont été géoréférencés au préalable avec un GNSS différentiel. L'utilisation d'un logiciel de Systèmes d'Information Géographique (SIG) permet ensuite d'obtenir le géoréférencement de l'intersection des 3 rayons mesurés (Fig.18).

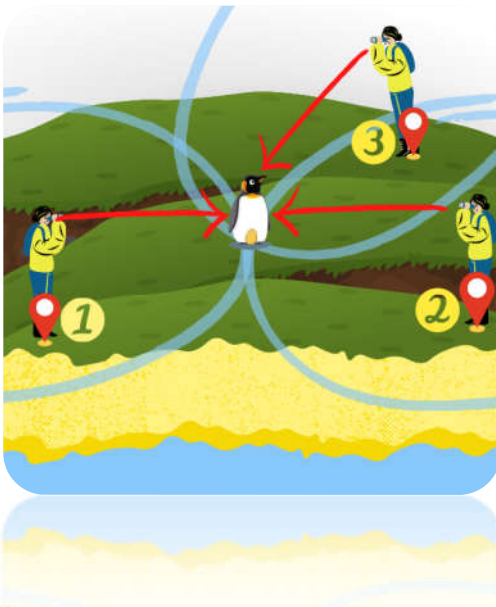


Figure 18 : Principe de trilatération.

Légende :

- 1 : Premier site géolocalisé et calcul de la distance avec le manchot d'intérêt.
- 2 : Deuxième site géolocalisé et calcul de la distance avec le manchot d'intérêt.
- 3 : Troisième site géolocalisé et calcul de la distance avec le manchot d'intérêt.

⁷ Cet indice visuel restera sur le plumage de l'individu toute l'année, jusqu'à sa prochaine mue. Pour impacter l'animal au minimum, ce marquage est effectué exclusivement après la période de parade et de début de reproduction.

Précision des localisations réalisée au GNSS :

Les données acquises depuis plus de 10 ans via système GNSS connaissent certaines limites pour les analyses à très fine échelle. Les constellations de satellites, telles que GPS et Glonass, survolent encore peu notre zone d'étude, ce qui a pour conséquence de réduire la précision des localisations. Cependant, la mise en orbite récente d'une constellation de satellites de nouvelle génération nommée « Galileo » augmente la précision des localisations. De plus, les GNSS récents offrent la possibilité de communiquer avec plusieurs constellations de satellites en même temps réduisant ainsi les imprécisions. Pour établir une précision à un niveau centimétrique, il serait nécessaire d'utiliser un GPS différentiel et un réseau d'antennes RTK*. Ce type de système reste à l'heure actuelle trop coûteux. De plus les données GPS ne sont pas toujours contrôlées sur le terrain.

Solution => Dans un premier temps, pour optimiser la précision des données récoltées sur le terrain sans changer de matériel, il est important de consolider les connaissances théoriques et pratiques des opérateurs qui effectuent les mesures au GNSS et par trilatération sur le terrain, au travers d'une formation basique à l'utilisation de logiciels cartographiques (SIG) afin qu'ils puissent contrôler et valider sur le terrain la précision des données récoltées. En effet, la pré-analyse des données a nécessité beaucoup de temps pour homogénéiser, et contrôler leur fiabilité par recoupement avec d'autres jeux de données d'observations détaillés. Les localisations peu fiables ont alors été écartées.

Précision des localisations par trilatération :

Une étude comparative a été réalisée au préalable concernant la précision de la technique de trilatération : 30 localisations par GNSS manuel et par trilatération ont été analysées, et il apparaît une imprécision de 15 m (écart type +/- 10 m). L'échantillon utilisé pour ce test présentait de nombreux cas de figure augmentant l'imprécision : des mesures faites à grande distance (à plus de 30 m), des trilatérations incomplètes (deux points au lieu de trois), des trilatérations qui ne fonctionnaient pas (cerclent qui ne se recoupent pas, points pris approximativement) ainsi que des trilatérations avec des commentaires laissés lors de la prise de données émettant des doutes.

Solution => Grâce à ces résultats préliminaires, nous avons décidé de sélectionner pour les analyses de ce rapport exclusivement les trilatérations de qualité afin d'obtenir la meilleure précision possible. Des tests supplémentaires ont donc été effectués avec des trilatérations de qualité en prenant en considération les biais détaillés ci-dessus et permettent d'estimer l'imprécision à 5 m (écart type +/- 4 m).

*Le RTK (Real Time Kinematic) est un dispositif permettant de transmettre en temps réel les données de corrections d'une base d'observation aux GPS mobiles.

2.4.6.3 Représentation des zones échantillonnées lors des localisations des adultes marqués électroniquement entre 2011 et 2020 :

La colonie n'est pas échantillonnée de manière homogène, car certaines zones sont moins accessibles et plus sensibles aux dérangements lors des prospections permettant l'identification et localisation des adultes munis d'une puce électronique.

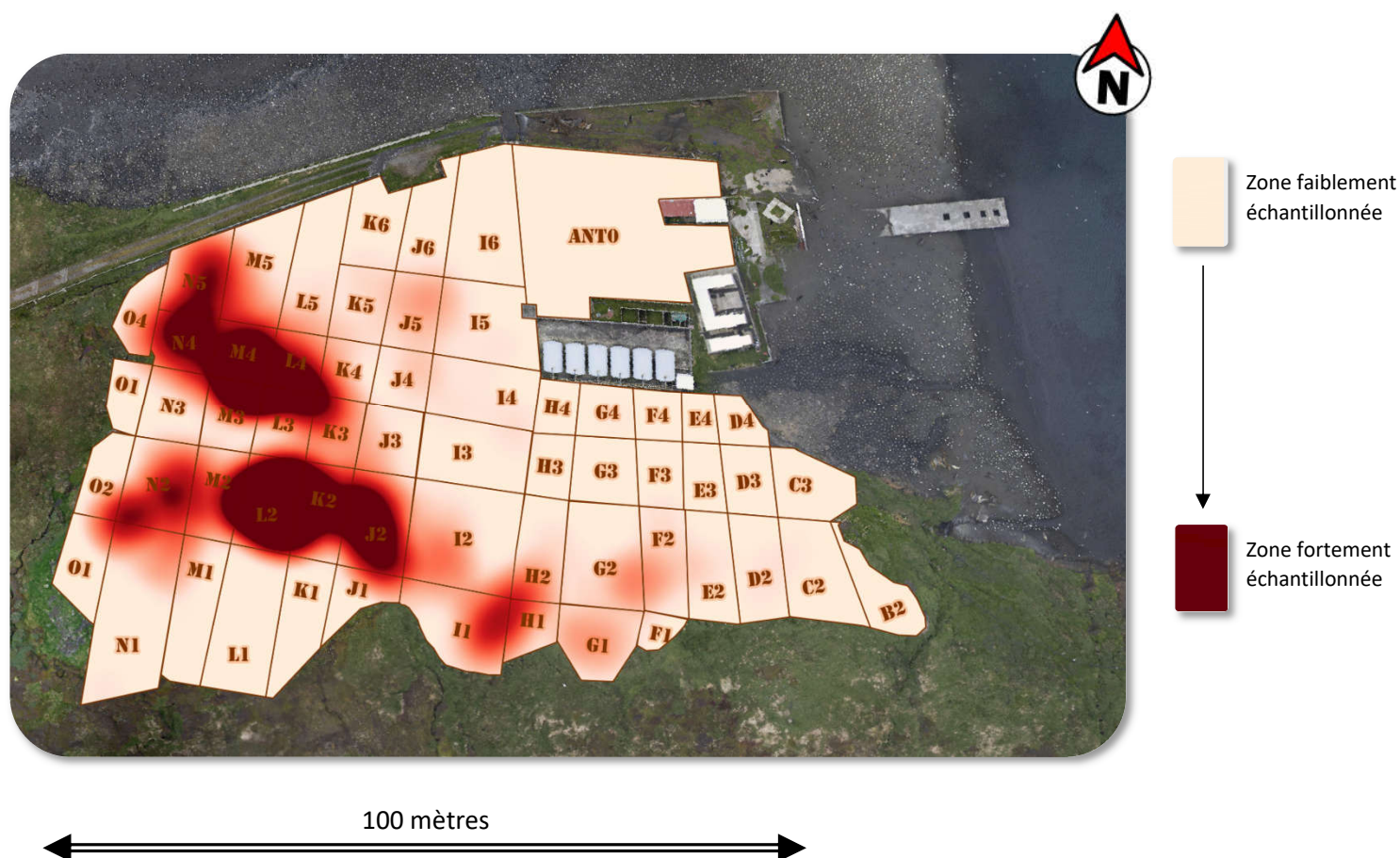


Figure 19 : Représentation des aires les plus échantillonnées en zone ANTAVIA.

2.4.7 Traitement des données

2.4.7.1 Construction des lots d'échantillonnage

1) Afin d'étudier la distribution des âges entre la périphérie et le centre de la colonie, 2 lots d'individus ont été réalisés

a) Lot « Central » : À l'aide de la base de données et de requête SQL, un lot de 18 000 individus âgés de 4 à 22 ans a été constitué. Ce dernier représente tous les individus détectés une fois par saison durant les mois de décembre entre 2011 et 2019, et au minimum 15 jours consécutifs dans la zone ANTAVIA. Les individus reproducteurs périphériques (lot b) ci-dessous) ont ensuite été retirés puis un tirage aléatoire de 2000 individus a été réalisé.

b) Lot « Périphérique » : Il s'agit d'un deuxième lot constitué de tous les individus détectés durant les prospections de la périphérie de la colonie entre 2011 et 2019. Ce lot est constitué de 414 individus âgés entre 4 ans et 19 ans (voir Tableau 1). Au total, nous avons 537 observations, car certains individus ont été détectés en périphérie durant plusieurs saisons de reproduction.

Tableau 1 : Nombre de localisation (une localisation = 1 saison) pour chaque individu du lot « Périphérique ».

NOMBRE DE LOCALISATIONS	EFFECTIF TOTAL	1	2	3	4	5
Lot « Périphérique »	414	332	55	17	6	4

2) Afin d'étudier les distances séparant les sites occupés des individus au cours du temps, deux lots d'individus ont été élaborés et un lot a été simulé

a) Le lot « Naissance VS Repro » est constitué de 99 individus pour lesquels nous connaissons leur site de naissance ainsi qu'un ou plusieurs sites de reproduction utilisés au cours de leur vie.

b) Le lot « Repro VS Repro » concerne 240 individus pour lesquels nous connaissons au minimum deux localisations utilisées comme site de reproduction au cours de leur vie. Parmi ce lot, 122 individus ont été localisés plusieurs fois au cours d'une même saison de reproduction.

Tableau 2 : Informations sur les deux lots d'individus « Naissance VS Repro » et « Repro VS Repro ».

Lot d'individus	Effectif	Mâle	Femelle	Sexe Indéterminé	Âge moyen ($\pm$ SD)	Étendue
« Naissance VS Repro »	99	15	7	72	5,5 ans $\pm$ 1,1 an	[3 ; 9] ans
« Repro VS Repro »	240	130	90	20	11,45 ans $\pm$ 4 ans ^a	[4 ; 21] ans

^a 56 individus dont nous ne connaissons pas l'âge ne sont pas inclus dans le calcul de l'âge moyen.

Tableau 3 : Nombre de sites de reproduction connus pour chaque individu des lots « Naissance VS Repro » et « Repro VS Repro ».

Lot d'individus	Site de naissance	Site de reproduction :	1	2	3	4	5	6	7
« Naissance VS Repro »	99		82	11	4	1	1	0	0
« Repro VS Repro »	0		0	146	54	23	9	5	3

c) Afin de constater si les individus se positionnent dans la colonie de manière aléatoire ou non, un lot « Simulation » de 250 points générés artificiellement à l'aide du logiciel QGIS a été élaboré (Fig.20). La répartition des points est aléatoire, exclusivement dans la zone ANTAVIA, et susceptible d'être sélectionnée par des couples reproducteurs (espacés d'un minimum de 0,5 m).



Figure 20 : Visualisation sous QGIS de la répartition des 250 points générés aléatoirement.

3) Afin d'étudier le nombre de jours séparant le début de reproduction entre proche voisin un lot de 126 individus est créé à partir du lot « Repro VS Repro ».

Nous avons sélectionné les 126 individus appartenant au lot « Repro VS Repro » localisés durant la saison de reproduction 2021.

2.4.7.2 *Calculs spatiaux et évaluation de la qualité des milieux*

L'utilisation du logiciel QGIS⁸ (Version 3.2.0 & GRASS 7.4.1) a permis de réaliser :

- 1) Des calculs de superficie, à l'aide de tracés réalisés au GNSS.
- 2) Des trilatérations pour définir les sites de reproduction de certains individus, mais également les calculs de distance inter-sites de reproduction.
- 3) Des matrices de distances pour définir les plus proches voisins durant la saison de reproduction 2021.
- 4) Une carte topographique par méthode de *krieggage* à l'aide d'un maillage de points GNSS pour lesquels nous connaissons les altitudes.
- 5) Une simulation de points aléatoires dans la zone ANTAVIA.

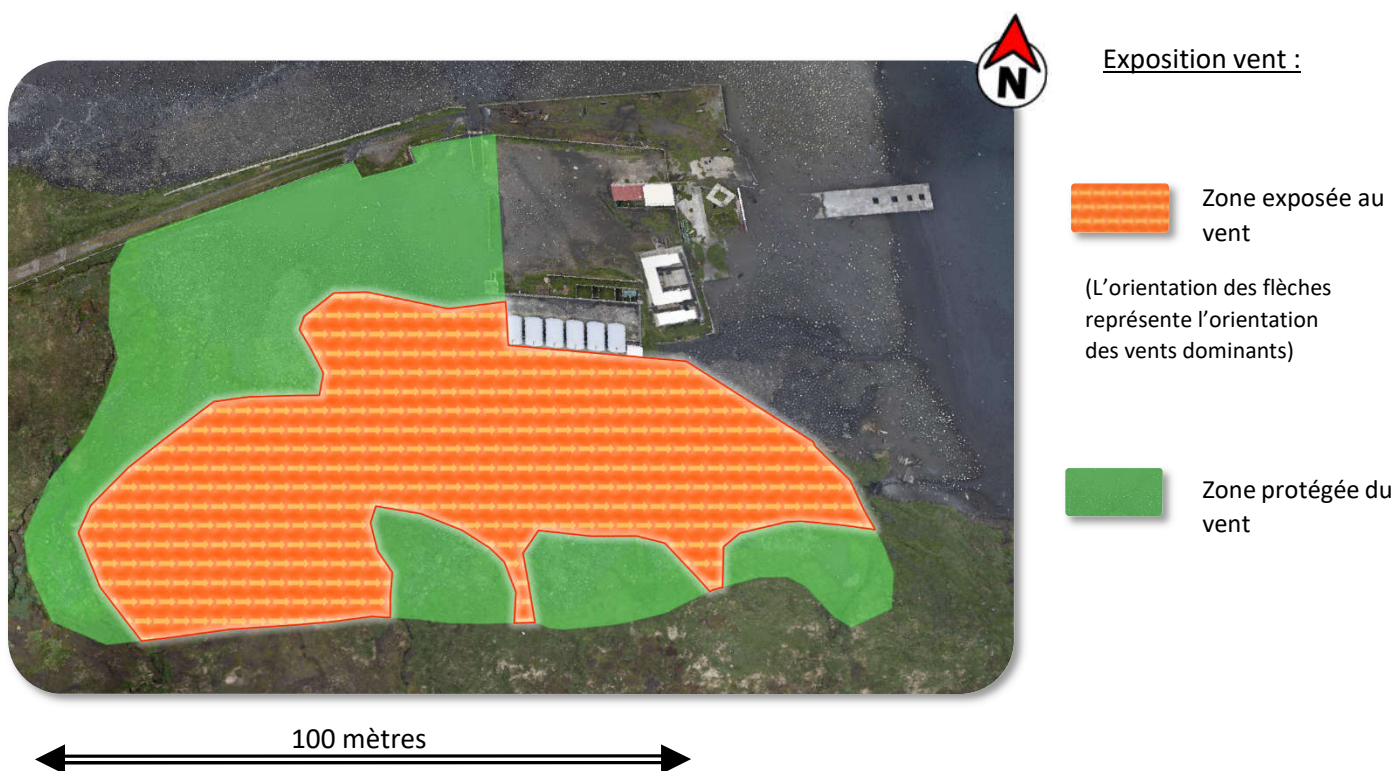
Afin faciliter la compréhension des localisations, une cartographie de la colonie ANTAVIA a été réalisée à l'aide de photographies aériennes, prises en hélicoptère à 300 m d'altitude et orthogonales au sol. Le panorama a été géoréférencé dans un système de projection W84/UTM Zone 39S. Cette carte géoréférencée permet la visualisation des points GNSS et a également été utilisée afin d'attribuer à toutes les localisations des valeurs concernant la qualité du milieu estimées à partir d'observations faites sur le terrain.

- A. Zone exposée au vent :** L'archipel de Crozet est balayé par un vent d'ouest dominant et persistant avec de fréquentes rafales à plus de 130 km/h. Ce vent expose ces zones non protégées par le relief à de fortes précipitations. Cela pourrait avoir un impact sur la thermorégulation des manchots, mais également pourrait avantager les attaques des prédateurs bénéficiant d'une baisse de vigilance des manchots soumis aux rafales de vent et précipitations.
- B. Écoulement de l'eau :** Une partie de la zone ANTAVIA est en dévers, avec certaines zones qui concentrent l'écoulement de l'eau. Ces zones peuvent donc avoir une influence sur la répartition des manchots.

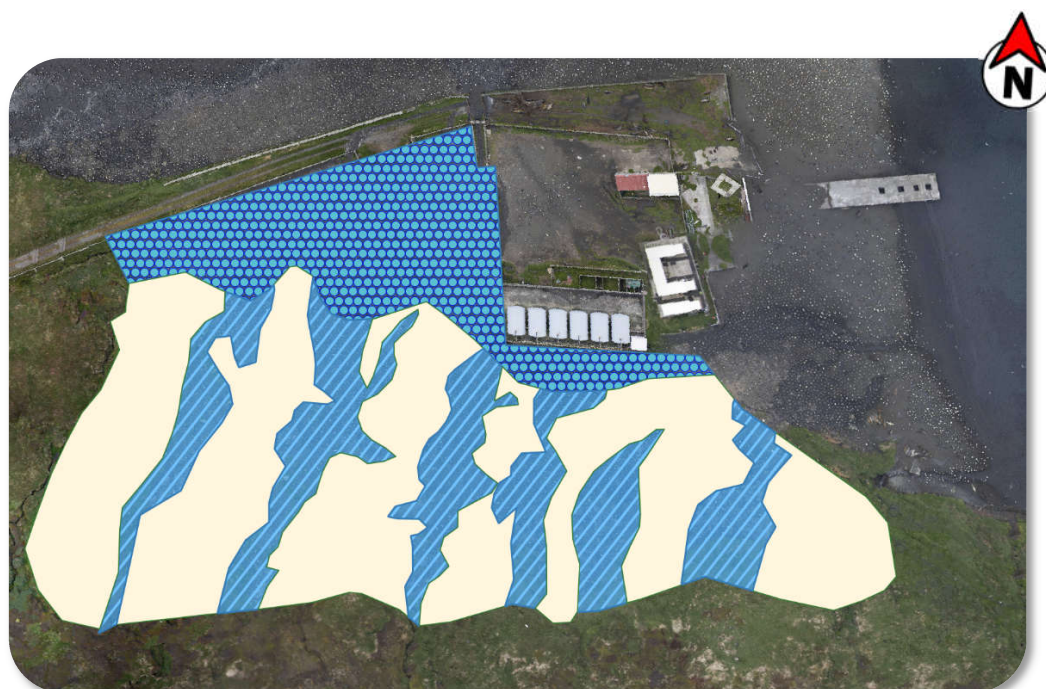
⁸ QGIS Development Team, 2021. QGIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

- C. Zone de surplomb :** Les zones de surplomb, offrant une vue dégagée sur la colonie, sont beaucoup utilisées par les scientifiques tout au long des années. Cette activité humaine serait susceptible de modifier le comportement des manchots occupant ces zones.
- D. Zone ouverte, peu dense :** Sans contraintes naturelles et faiblement utilisées par les manchots, ces zones pourraient faciliter le déplacement des individus en cours de reproduction.
- E. Topologie :** La zone ANTAVIA est située sur le versant sud de la Baie Du Marin (BDM). Le bas de la colonie est plat et entre 5 à 10 mètres au-dessus du niveau de la mer. Le haut de la colonie est en pente, à une hauteur maximale de 25 mètres au-dessus du niveau de la mer.

A.



B.



Exposition eau :

-  Zone inondable
-  Zone de ruissellement de l'eau de pluie
-  Zone sèche

C.

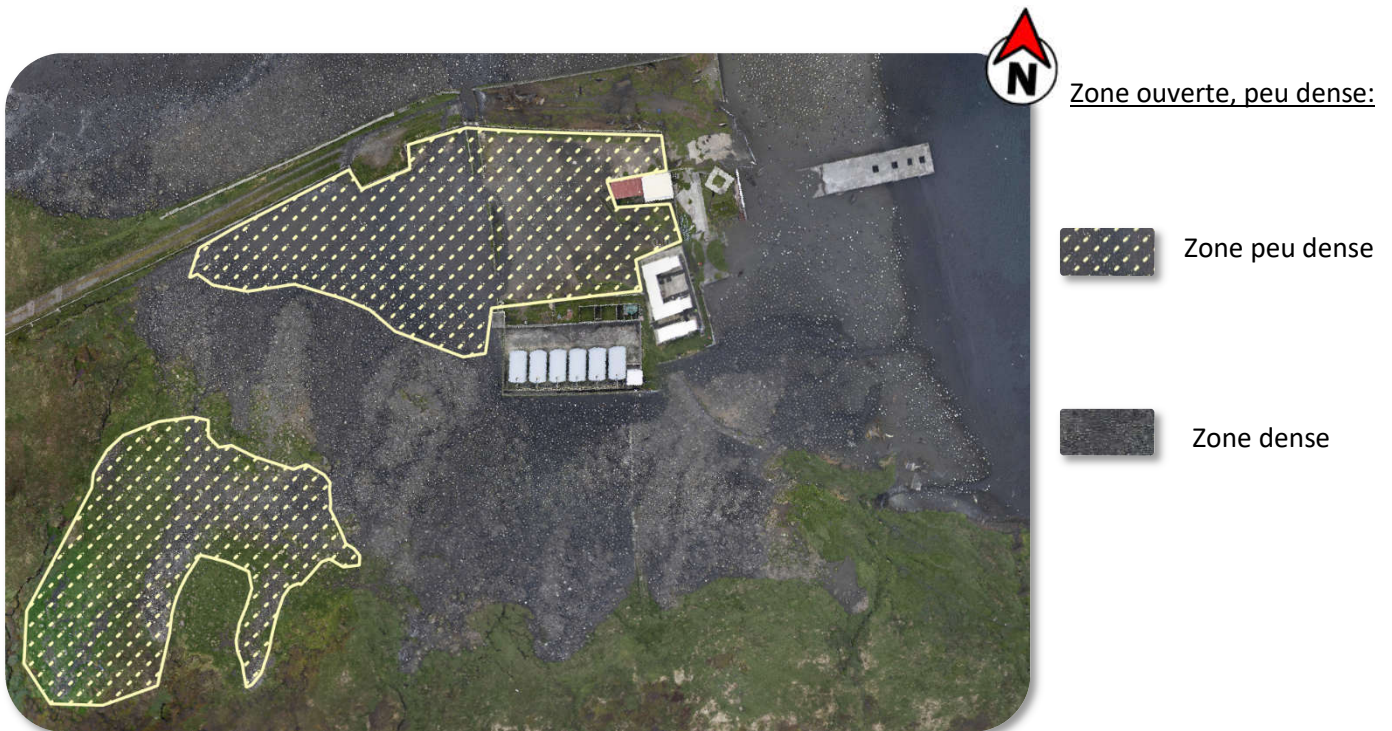


Zone de surplomb :

-  Zone surplombée
-  Zone non surplombée

100 mètres

D.



E.

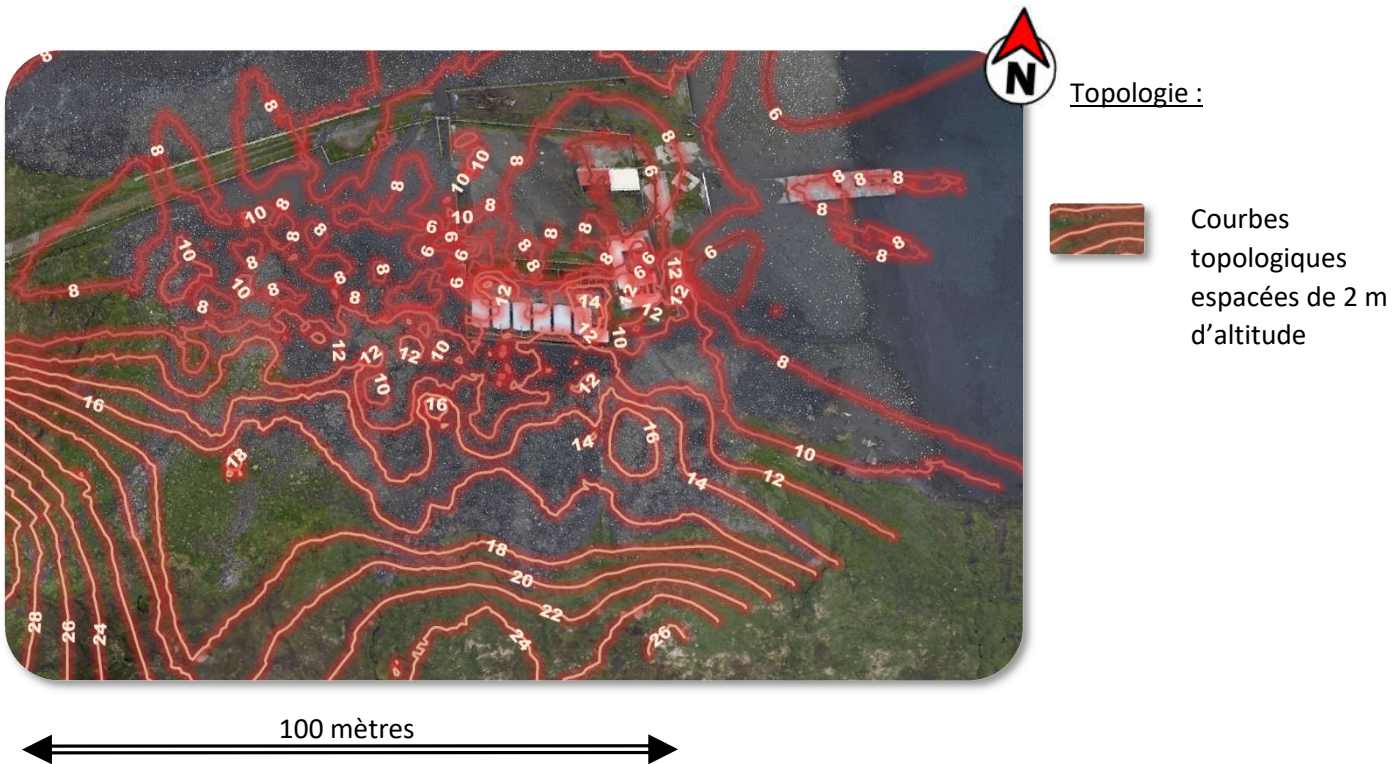


Figure 21 : Représentation de la zone ANTAVIA et visualisation des zones d'intérêt en fonction des variables étudiées.

2.5 Analyses statistiques :

Les tests statistiques ont été effectués à l'aide du logiciel R⁹ (*version 4.0.4*). Le test de Shapiro-Wilk utilisé pour tester la normalité des distributions, des analyses paramétriques (Anova) et non paramétriques (tests de Wilcoxon, Kruskal-Wallis et Tukey, χ^2) ont été réalisées. Tout au long de cette étude, la significativité statistique des résultats a été fixée à des valeurs de $p < 0,05$ ($> 0,05 = *$, $> 0,01 = **$, $> 0,001 = ***$). Les coefficients de régressions ont été calculés avec le logiciel Microsoft® Office Excel.

Enfin, des modèles linéaires mixtes et modèles linéaires généralisés mixtes ont également été réalisés. Pour ces analyses, en plus de l'observation de la valeur de p , les coefficients de régressions ainsi que les erreurs standard associées ont été utilisés pour discuter les résultats.

Présentation des hypothèses testées ayant nécessité la construction de modèle statistique :

- **Les déplacements au cours d'une saison de reproduction sont-ils influencés par l'effet combiné de la date de début de reproduction, de la durée, ainsi que la densité de la colonie ?**

La variable réponse est la distance de déplacement au cours d'une saison des individus. Une transformation $\log^{10}$ a été effectuée sur cette variable afin d'obtenir une distribution normale. La distribution de la variable suit une loi normale de paramètres (μ_i, σ^2) .

Les variables explicatives (effets fixes) sont la date de reproduction (Précoce < 15 novembre < Intermédiaire < 5 décembre < Tardif), le nombre de jours entre les deux mesures (période), et l'ouverture/densité du site de reproduction (ouvert). Un effet aléatoire est ajouté afin de prendre en considération l'influence des mesures répétées sur les individus, puisque nous connaissons pour certains individus plus de deux localisations au cours d'une même saison de reproduction.

⁹ R Core Team (2021). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Equation du modèle linéaire mixte :

$$Distance\ intraSaison_i \sim N(\mu_i, \sigma^2)$$

$$(\mu_i) = \alpha + \beta DateR_i + \gamma Période_i + \delta Ouvert_i + \varepsilon_i$$

$\varepsilon_i \sim N(\theta_j, \varphi)$

- **La fidélité au site de reproduction est-elle influencée par un ensemble de variables biologiques et l'histoire de vie de l'individu ?**

La variable réponse est la fidélité au site de reproduction antérieur. La distribution de la variable suit une loi Binomiale de paramètres (n, p_i) .

Les variables explicatives (effets fixes) sont le sexe de l'individu, le nombre d'années entre les deux mesures (période), le ratio de succès/échec entre les deux périodes de mesures (SuccèsR), la date d'arrivée sur la colonie lors de la deuxième année (Précoce+ < 5 novembre < Précoce < 15 novembre < Intermédiaire < 5 décembre < Tardif).

Un effet aléatoire est ajouté afin de prendre en considération l'influence des mesures répétées, puisque nous connaissons pour certains individus jusqu'à 7 sites utilisés par le passé (Tab.3).

Equation du modèle linéaire généralisé mixte de type binomial :

$$Fidélité_i \sim B(n, p_i)$$

$$Logit(p_i) = \alpha + \beta Sexe_i + \gamma Période_i + \delta SuccèsR_i + \epsilon ArrivéeY2_i + \varepsilon_i$$

$\varepsilon_i \sim N(\theta_j, \varphi)$

- **La fidélité au site de reproduction est-elle influencée par un ensemble de variables environnementales ?**

La variable réponse est la fidélité au site de reproduction antérieur. La distribution de la variable suit une loi Binomiale de paramètres (n, p_i) .

Les variables explicatives (effets fixes) sont le taux d'infestation de tique (infest. T), l'altitude (alt), les zones soumises aux vents dominants (z. vent), la distance à la route (dist. R), les zones de surplomb (surplomb), et les zones inondables (z. inond).

Un effet aléatoire est ajouté afin de prendre en considération l'influence des mesures répétées, puisque nous connaissons pour certains individus jusqu'à 7 sites utilisés par le passé (Tab.2).

Equation du modèle linéaire généralisé mixte de type binomial :

$$Fidélité_i \sim B(n, p_i)$$

$$\text{Logit}(p_i) = \alpha + \beta \text{ Infest. } T_i + \gamma \text{ Alt}_i + \delta \text{ Z. vent}_i + \epsilon \text{ Dist. R}_i + \vartheta \text{ Surplomb}_i + \mu \text{ Z. inond}_i + \varepsilon_i$$


 $\varepsilon_i \sim N(\theta_j, \varphi)$

- **Les distributions des âges des individus en reproduction en périphérie et sur l'ensemble de la zone ANTAVIA sont-elles identiques ?**

Un test de X^2 multinomial en utilisant les lots « Central » et « Périphérique » est effectué. Les barres d'erreur pour chaque classe d'âge du lot central ont été calculées à l'aide de tests binomiaux. Elles représentent l'intervalle de confiance à 95 %, cette variance est calculée à partir de la moyenne et de la variance de l'échantillon total.

3 Résultats et discussions

3.1 Dynamique et structuration phénologique de la sous-colonie d'étude

3.1.1 Dénombrement interannuel de la zone

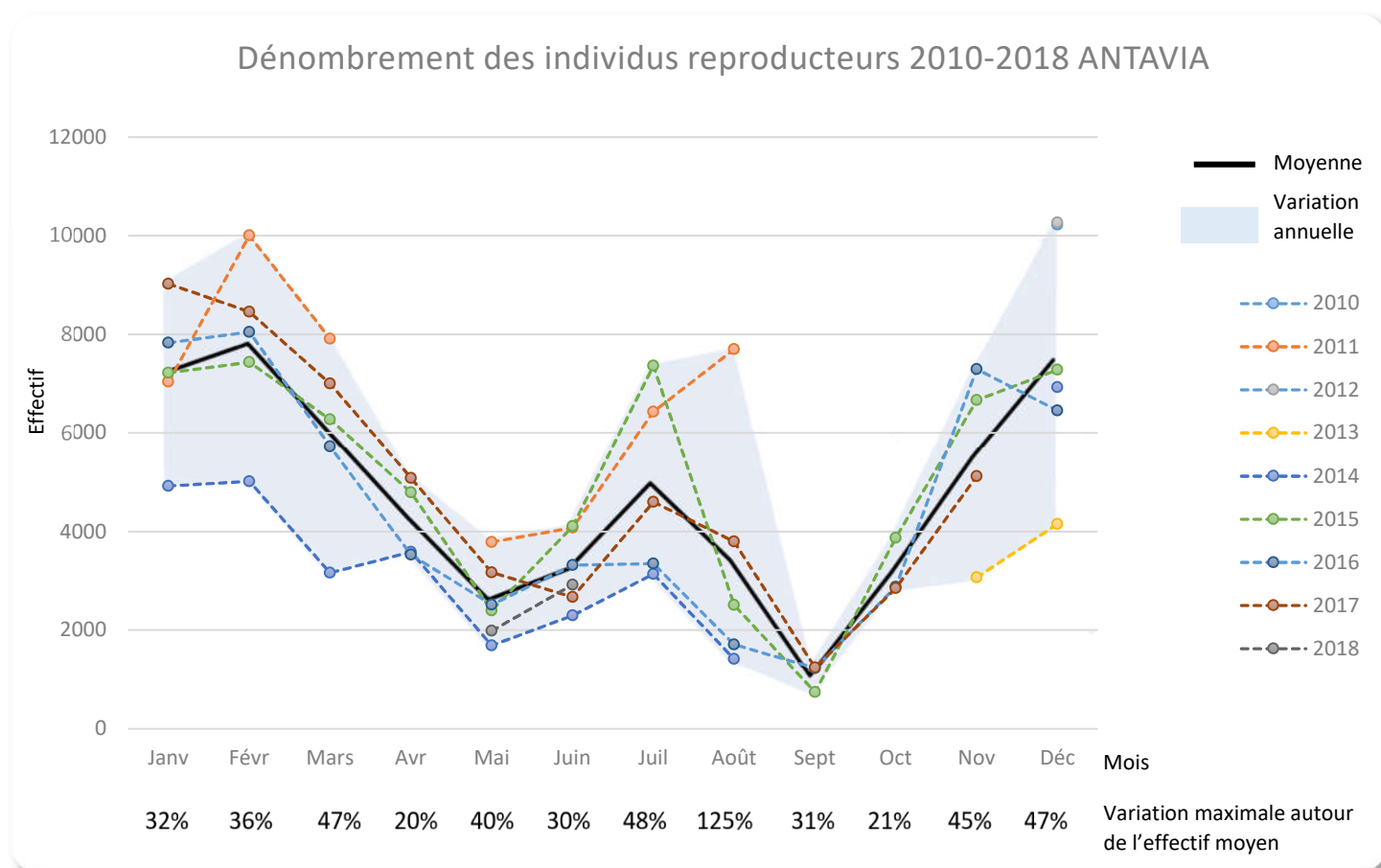


Figure 22 : Nombre d'individus adultes en zone ANTAVIA au cours de plusieurs saisons de reproduction entre 2010 et 2018.

Depuis 10 ans, des dénombrements à l'aide de comptages photographiques permettent de suivre les variations au cours du temps du nombre d'individus dans la zone ANTAVIA. Le nombre d'individus est maximum durant janvier/février puis diminue progressivement jusqu'à être à son minimum durant les mois d'août et septembre (Fig.22). Le nombre d'individus dans la zone ANTAVIA varie avec les années, parfois dans de grandes proportions, tel qu'en août avec une variation maximale de plus de 125 % par rapport à la moyenne mensuelle (Fig.22).

La population dans la zone ANTAVIA durant les saisons de reproduction (de novembre à mi-mars) est stable entre 2011 et 2017 (équation régression de poisson : $\ln(y) = 8,499 + 4,828^{-5}x$, $R^2 : 0,01$).

3.1.2 Dynamique annuelle : des reproductions échelonnées dans le temps

A) Etude des dates d'arrivée et de début de reproduction dans la zone ANTAVIA

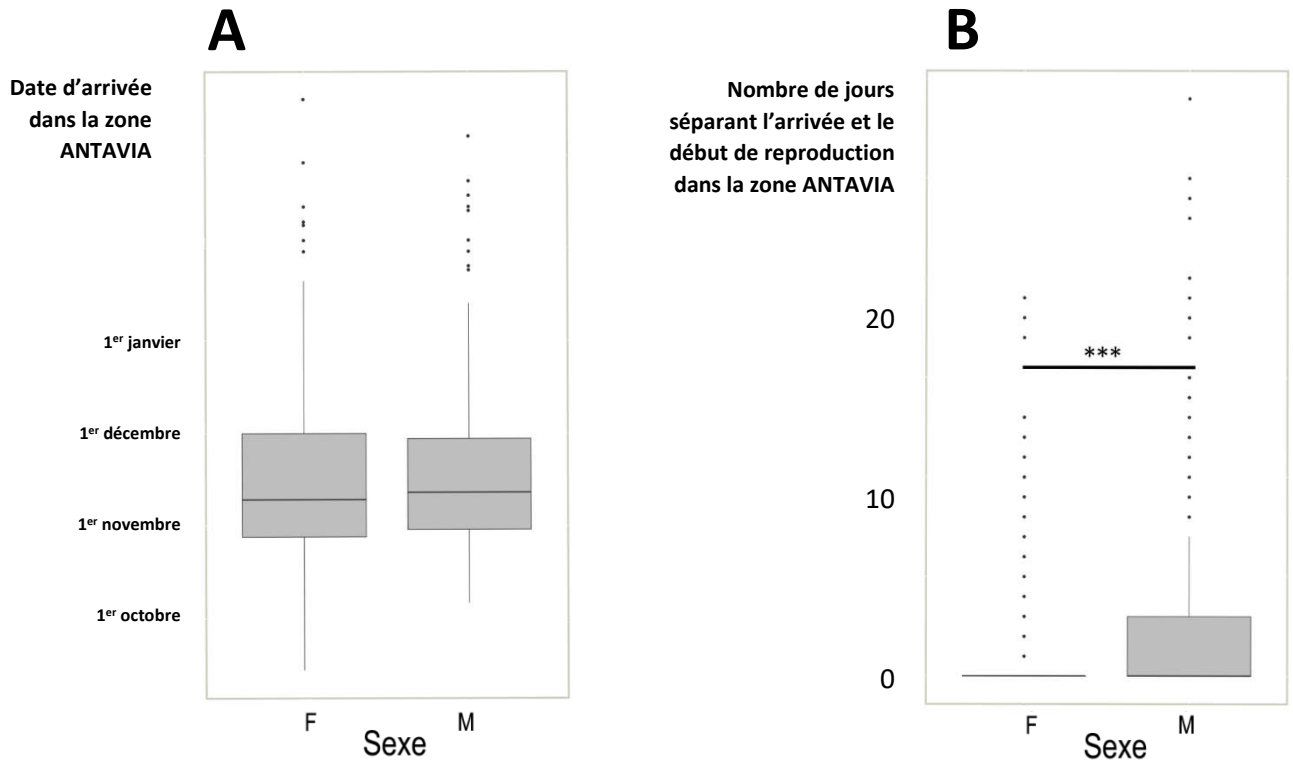


Figure 23 : (A) Comparaison des dates d'arrivée entre mâles et femelles du lot « Repro VS Repro » dans la zone ANTAVIA. (B) Comparaison du nombre de jours séparant l'arrivée et le début de reproduction entre mâles et femelles du lot « Repro VS Repro » dans la zone ANTAVIA.

Les individus mâles et femelles arrivent durant la même période sur la colonie pour se reproduire, en moyenne le 23 novembre (Fig.23.A. Test de Wilcoxon, $W = 5788$, $p = 0,945$).

Les mâles mettent plus de temps que les femelles pour initier leur reproduction une fois arrivés dans la colonie (Fig.23.B. Test de Wilcoxon, $W = 107\,253$, $p = 5,496e^{-07}$).

B) Étude phénologique concernant les dates de ponte et d'éclosion

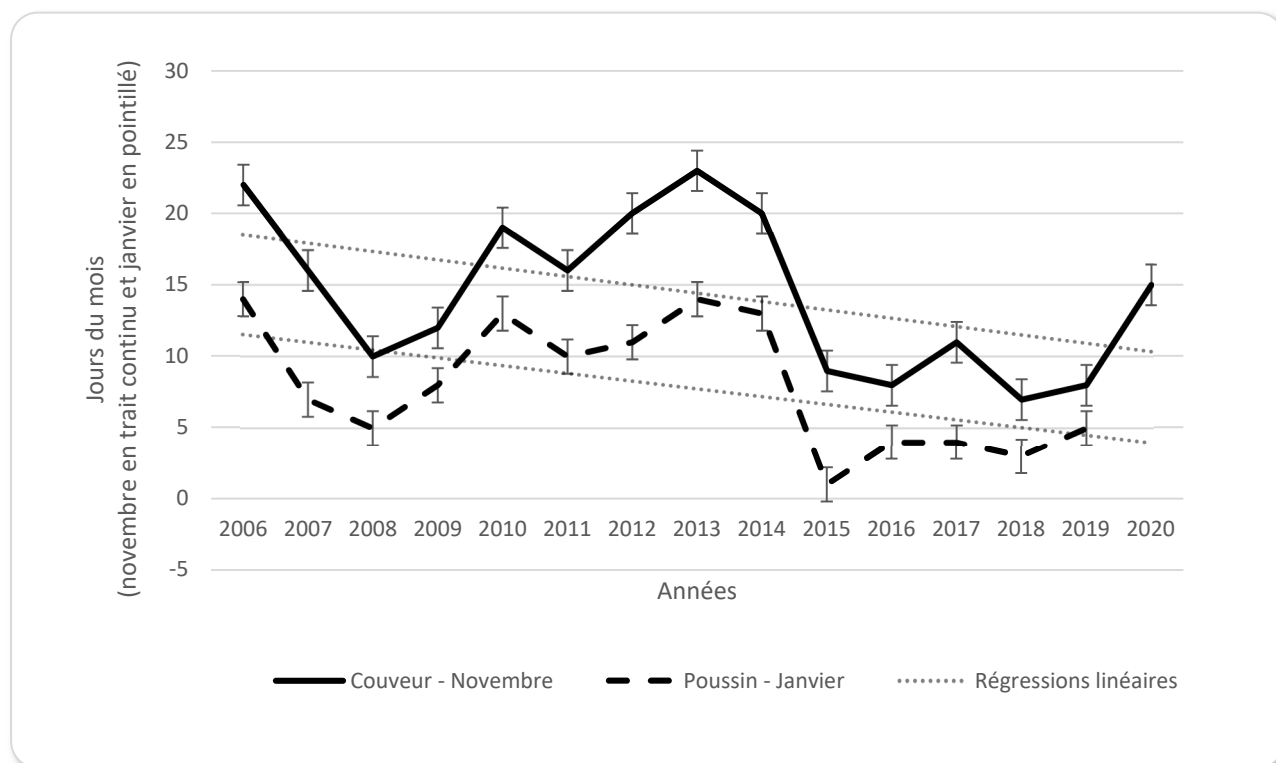


Figure 24 : Evolution des dates de premières observations de ponte et d'éclosion des œufs en Baie Du Marin.

Nous observons un avancement progressif concernant les dates de premières pontes durant les mois de novembre ($-0,58$ jour par an, $R^2 = 0,22$), et d'éclosion durant les mois de janvier ($-0,54$ jour par an, $R^2 = 0,25$) au cours des années entre 2006 et 2020 (Fig.24).

C) Dénombrement des adultes et poussins âgés de 11 mois durant la saison estivale

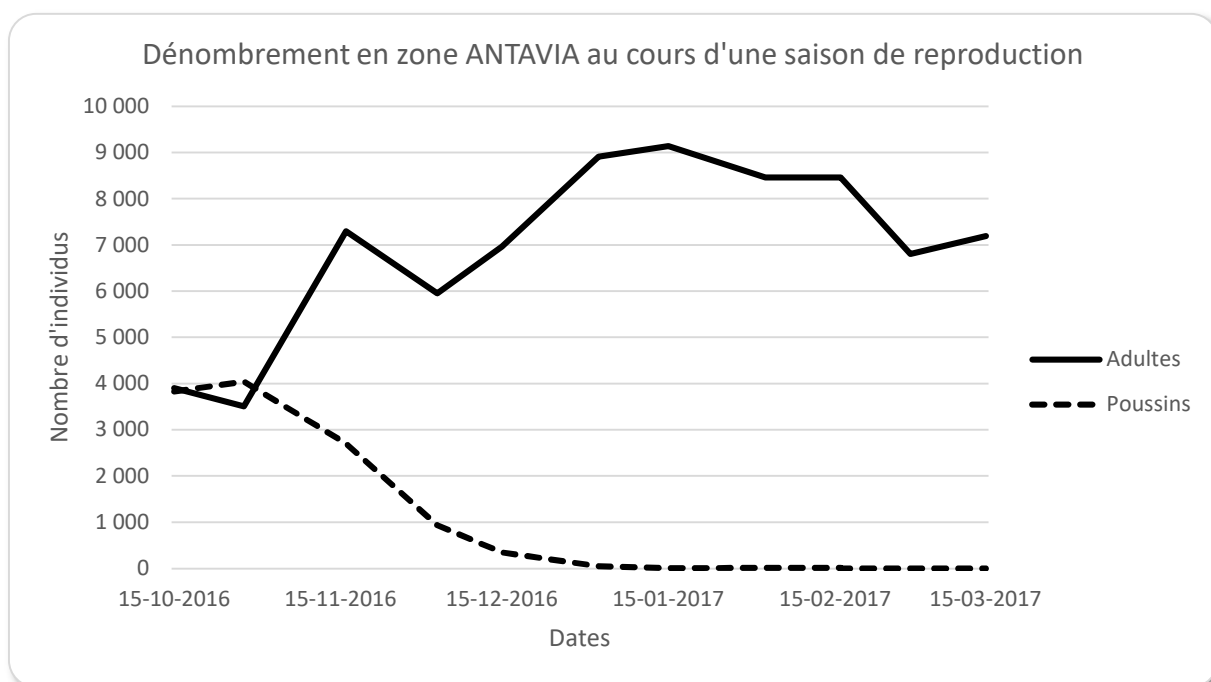


Figure 25 : Nombre d'individus adultes et poussins (âgés de 1 an) dans la zone ANTAVIA au cours d'une saison de reproduction entre novembre et mars (saison 2016/2017).

Le dénombrement photographique bimensuel d'une saison estivale (exemple de la saison 2016/2017) nous permet de constater une arrivée massive des adultes dans la zone ANTAVIA à la fin du mois d'octobre. L'arrivée des premiers adultes coïncide avec les premiers départs des poussins âgés de 11 mois pour leur premier voyage en mer.

Le nombre d'individus dans la zone ANTAVIA atteint un premier pic autour du 15 novembre, suivi d'une baisse des effectifs. Après ce premier pic, le nombre d'adultes augmente plus lentement pour atteindre, début janvier, un plateau maximal de 9000 individus dans la zone. À partir du 15 janvier, le nombre d'adultes dans la zone ANTAVIA commence à diminuer légèrement.

L'étude du cycle biologique du manchot royal (présenté en pages 26 et 33) permet d'apporter des éléments de compréhension :

- Le premier pic au 15/11/2016 correspond à la ponte des œufs et au départ des premières femelles en mer.
- L'augmentation du nombre d'individus au cours du mois de décembre correspond à l'arrivée massive de couples qui se cantonnent dans la zone ANTAVIA.
- Le plateau entre le 01/01/2017 et le 15/02/2017 correspond à une période où plusieurs stades reproductifs se mélangent. Ce plateau de *ca.* 9000 individus représente un équilibre entre des arrivées et des départs : arrivée des nouveaux individus en couple qui viennent se cantonner dans la ANTAVIA pour débiter une reproduction tardive, et départ des femelles après la ponte et de certains individus en échec précoce.

Ces arrivées échelonnées dans le temps sont à l'origine d'une asymétrie de cycle biologique, avec l'établissement d'individus reproducteurs précoces et d'individus reproducteurs tardifs.

D) Variabilité interannuelle du nombre d'individus précoces et tardifs

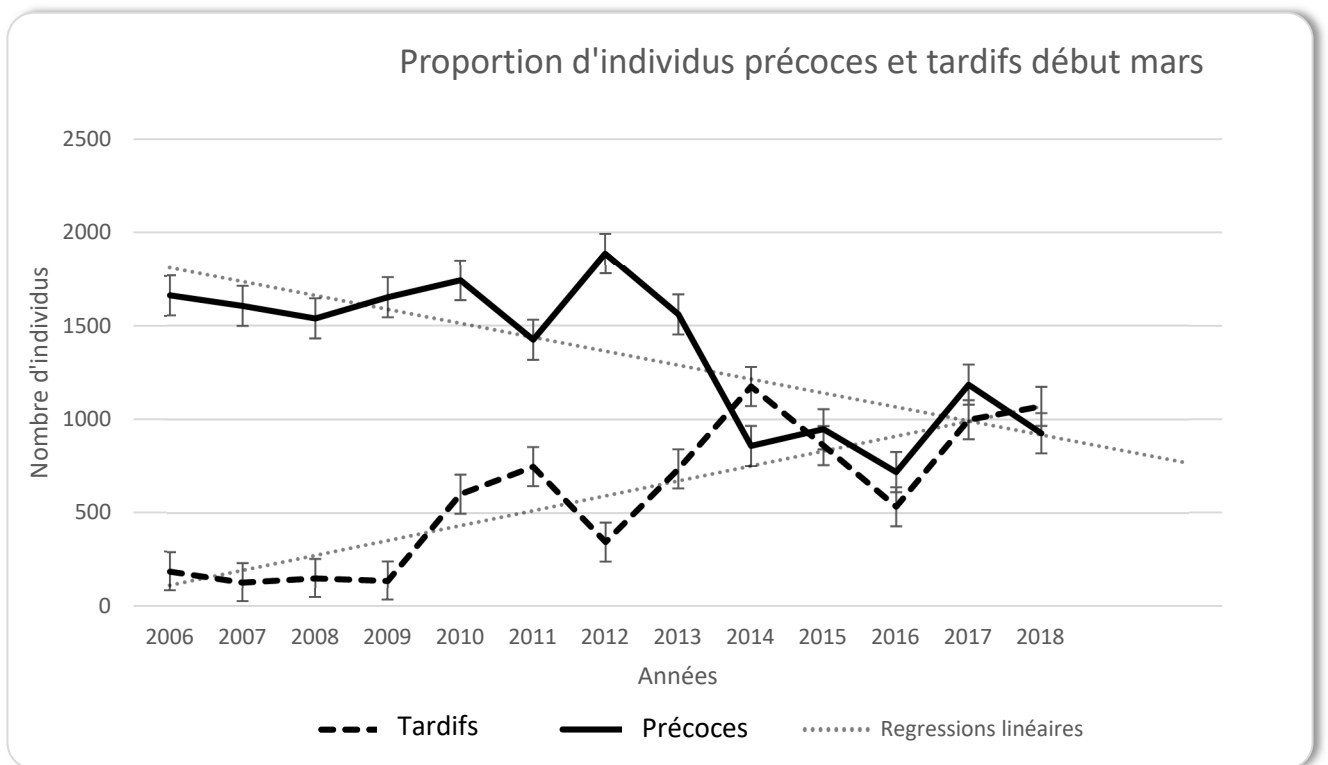


Figure 26 : Variabilité interannuelle du nombre d'individus en reproduction précoce et tardive entre 2006 et 2018 dans la zone ANTAVIA. Dénombrement réalisé début mars de chaque année.

La somme des individus précoces et tardifs dénombrés, au mois de mars de chaque année, au sein des 59 carrés de la zone ANTAVIA permet d'observer une diminution du nombre d'individus précoces sur la colonie ($-74,35$ par an, $R^2 = 0,56$) et une augmentation des individus tardifs ($79,41$ par an, $R^2 = 0,68$) entre 2006 et 2018 (Fig.26).

3.1.3 Déplacements observés au cours d'une saison de reproduction



Les observations et le suivi d'individus sur le terrain ont permis de constater que les individus qui incubent un œuf ou qui gardent leur poussin sous la poche incubatrice se déplacent très peu. Cependant de petits déplacements sont observables.

Les déplacements de l'ordre de plusieurs mètres restent possibles : par exemple, un individu marqué et suivi en zone ANTO a été retrouvé le lendemain en I5 (Fig.14). Ce changement de place pourrait être motivé par le manque de congénères voisins sur sa zone initiale.

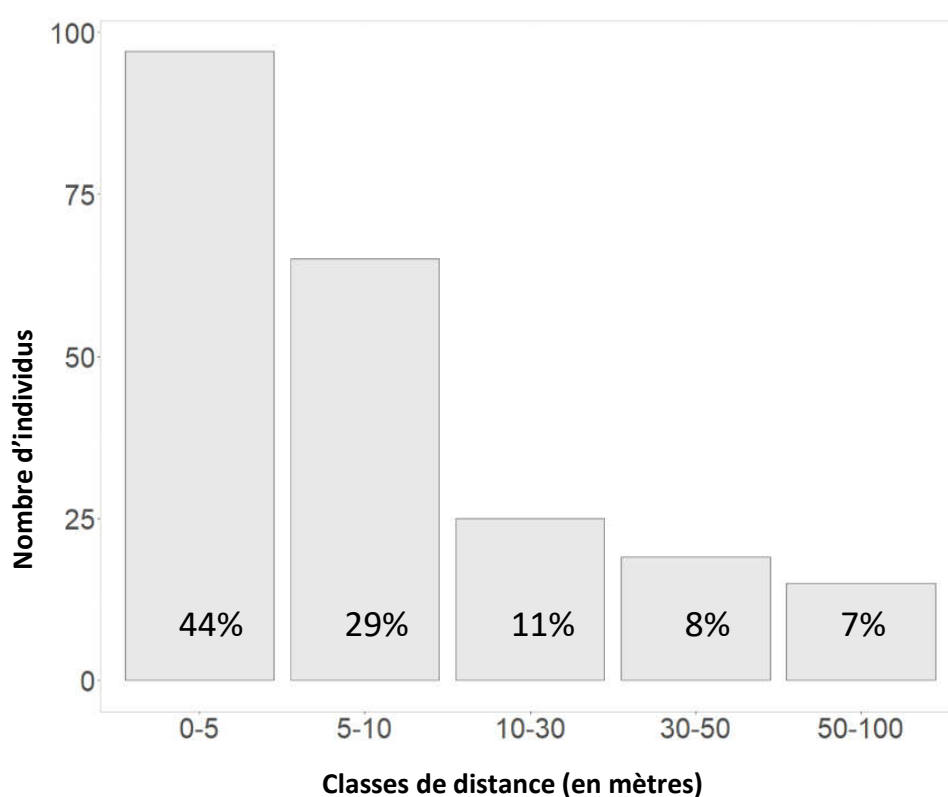


Figure 27 : Déplacements observés au cours d'une même saison pour 122 individus du lot « Reproducteur ».

A noter : Certains individus ont été observés durant plusieurs saisons de reproduction.

La majorité des individus en reproduction bougent peu : 73 % des individus ont des déplacements inférieurs à 10 mètres au cours d'une saison de reproduction (Fig.27).

- Les déplacements au cours d'une saison de reproduction sont-ils influencés par l'effet combiné de la date de début de reproduction, de la durée et de la densité de la colonie ?

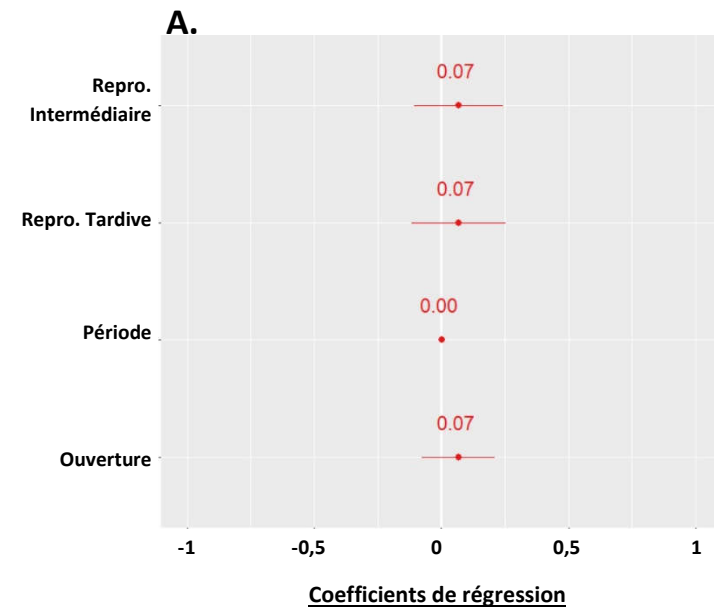
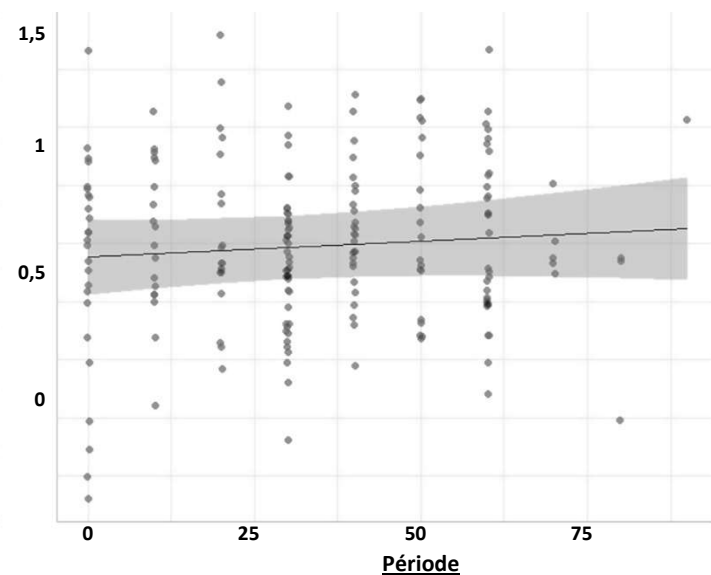
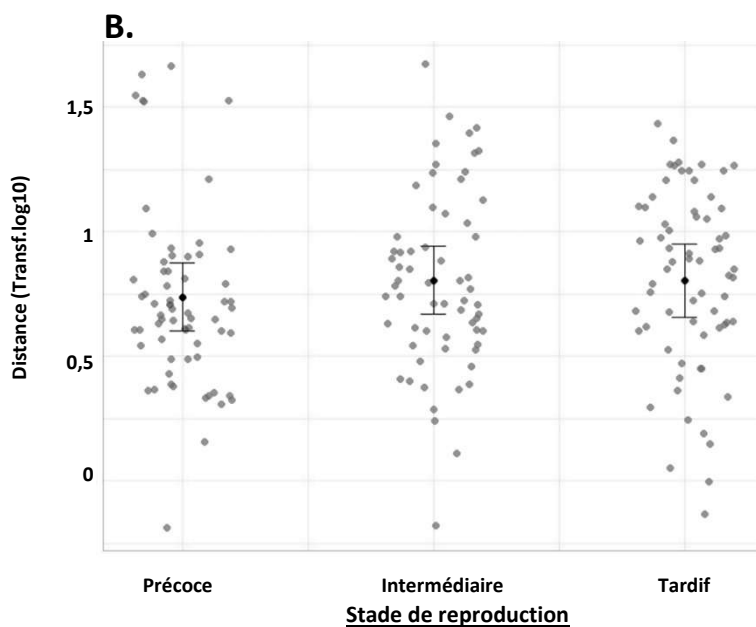
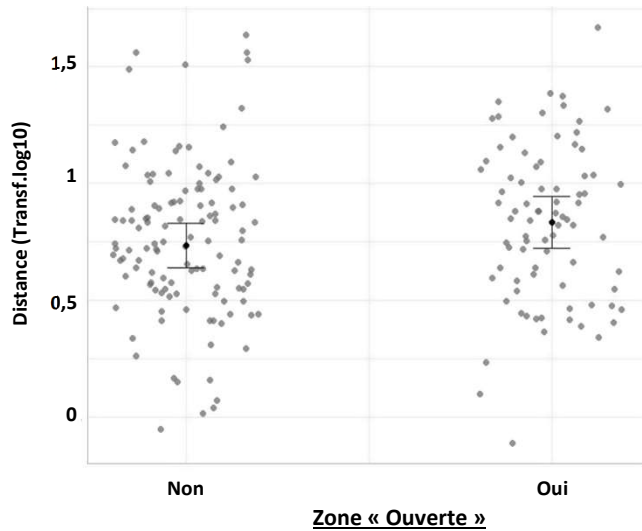


Figure 28 : (A) Coefficients de régression du modèle linéaire mixte avec comme variable réponse la distance de déplacement des individus au cours d'une saison. Les variables explicatives sont le stade de reproduction, le nombre de jours entre les deux mesures (période), et l'ouverture/densité du site de reproduction (ouvert). (B) Effets des variables explicatives sur la variable réponse.



B. (Suite)



Les effets de la date de début de reproduction de la période ainsi que l'effet des zones « ouvertes » et peu denses n'augmentent pas significativement les distances de déplacement des individus au cours d'une saison de reproduction (*Repro Intermédiaire* : *Estimate* = 0,07, *Std. Error* = 0,08, *t* = 0,76/ *Repro Tardive* : *Estimate* 0,07, *Std. Error* = 0,09, *t* = 0,71/ *Période* : *Estimate* 0,001, *Std. Error* = 0,001, *t* = 0,92/ *Ouvert* : *Estimate* = 0,07, *Std. Error* = 0,07, *t* = 0,92) (Fig.28).

3.1.4 Organisation spatiale de la sous-colonie ANTAVIA

3.1.4.1 Localisation des poussins âgés de 11 mois et des premiers individus reproducteurs

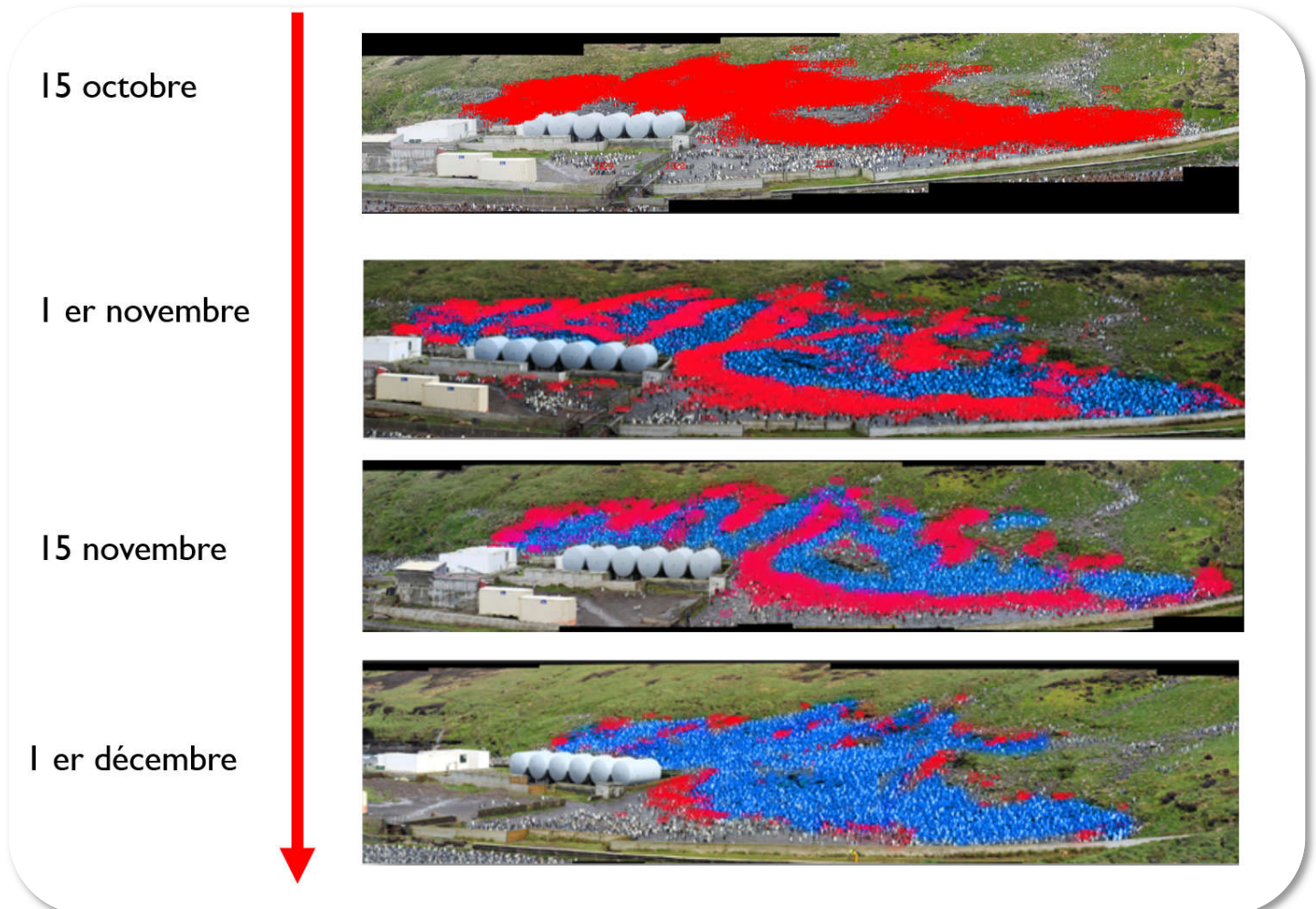
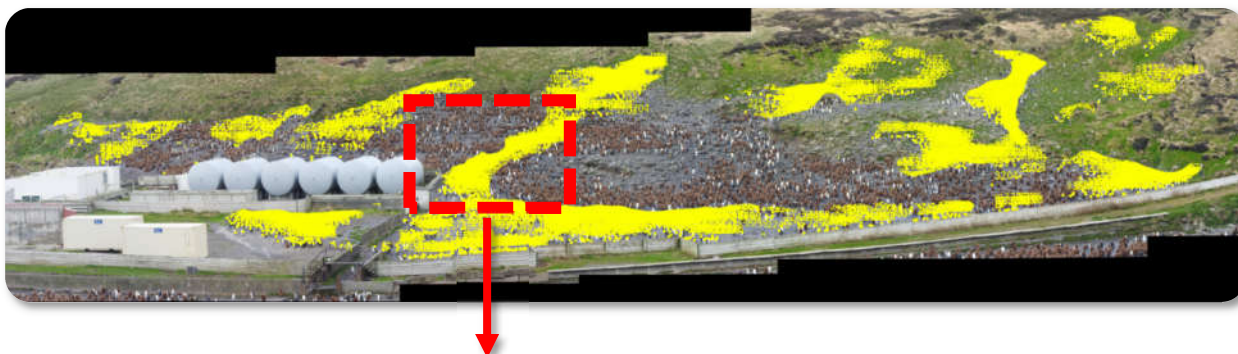


Figure 29 : Localisation des poussins (en rouge) et des adultes reproducteurs (en bleu) dans la zone ANTAVIA du 15 octobre au 1er décembre 2017.

- Mi-octobre, la colonie est constituée de poussins en phase de prise de masse, avant leur mue, avec le retour fréquent de leurs parents pour le nourrissage. Les poussins semblent répartis dans toute la sous-colonie ANTAVIA (Fig.29).

Durant cette même période, de nombreux adultes (Fig.30) ayant déjà terminé leur cycle reproductif de l'année précédente (principalement lié à un échec reproducteur) réalisent leur mue dans la colonie. L'étude de photographies prises en cette période permet de constater l'existence de zones à forte densité d'individus adultes en mue. Ces zones sont caractérisées par la présence d'écoulement de l'eau.

A.



B.

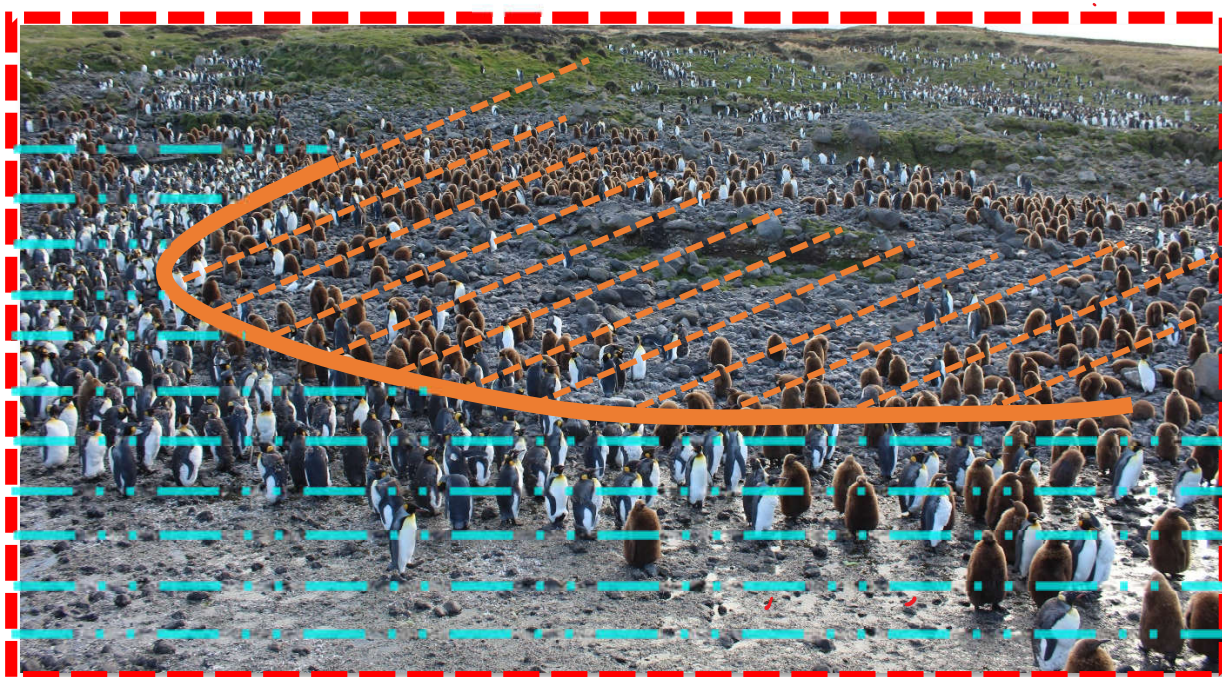


Figure 30 : Photographie de la zone ANTAVIA fin octobre. (A) Représentation des zones de rassemblement d'individus en mue dans une zone d'écoulement de l'eau (zone en jaune). (B) Zoom permettant de distinguer la localisation des adultes en mue en zone de ruissellement d'eau de pluie (zone en bleu) et la localisation des poussins au stade pré-mue en zone sèche (zone en orange).

- À partir de début novembre, les premiers poussins débutent leur mue. Les poussins en mue se concentrent dans les zones précédemment utilisées par les adultes en mue, correspondant à des zones de présence ou de ruissellement de l'eau. Les premiers adultes reproducteurs s'établissent en plusieurs clusters (en bleu, Fig.29) en différents lieux de la colonie.
- Mi-novembre (Fig.29), le nombre de poussins sur la colonie a diminué, et le nombre d'adultes en reproduction a augmenté.

- À partir de début décembre (Fig.29), la colonie est occupée en très grande majorité par des individus en reproduction. Certaines zones évitées en début de reproduction sont alors utilisées par les individus reproducteurs « intermédiaires ».



Les premiers clusters d'individus reproducteurs sont observés sur les mêmes sites les saisons précédentes. Cependant, l'évolution du nombre et de la distribution des adultes et poussins est différentes chaque année. Une avancée phénologique est constatée et coïncide avec les résultats obtenus en Fig.24.

Par exemple, la configuration de la colonie du 1^{er} décembre 2011 est un intermédiaire des configurations du 15 novembre et 1^{er} décembre 2017.



Figure 31 : Position des poussins (en rouge) et des adultes reproducteurs (en bleu) le 1^{er} décembre 2011.

3.1.4.2 Surface occupée par les individus reproducteurs au cours de la saison estivale

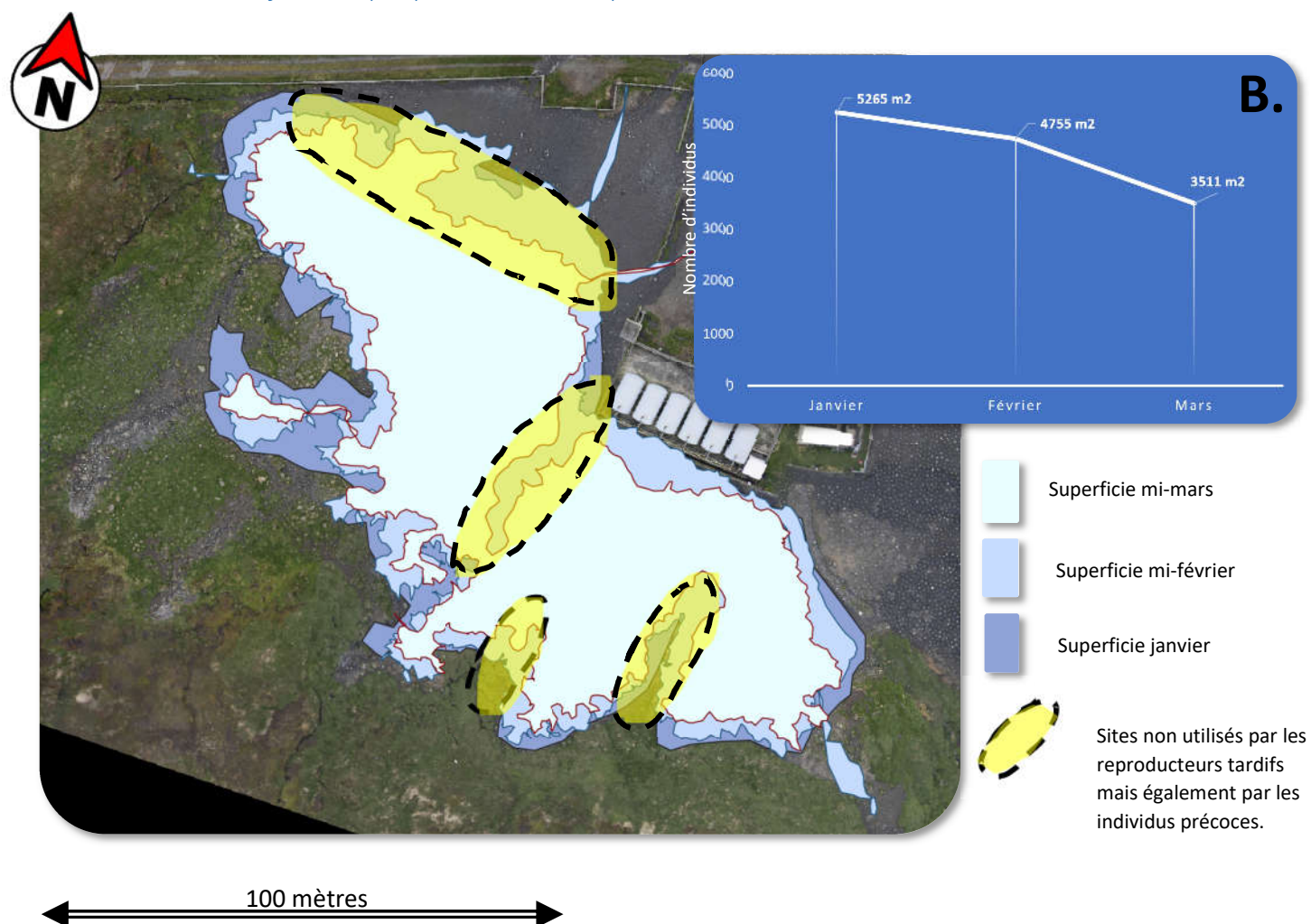


Figure 32 : (A) Représentation de la superficie de la zone ANTAVIA occupée par des individus en reproduction mi-janvier (estimé à l'aide du survol hélicoptère en violet foncé), et mi-février (violet clair), et mi-mars (blanc). (B) Représentation graphique du nombre d'individus en reproduction en fonction de la surface occupée.

Tableau 4 : Superficie de la sous-colonie ANTAVIA et densité au cours de la saison de la saison estivale.

	SURFACE (M ²)	COMPTAGE NB. ADULTES INCUBANT	% SURFACE	% COMPTAGE	M ² PAR COUPLE REPRODUCTEUR
JANVIER	5265	9144	100 %	100 %	0,57
FEVRIER	4755	8458	90 %	92 %	0,56
MARS	3511	7195	67 %	78 %	0,48

Au cours de la saison estivale, la colonie est de taille maximale en janvier, puis la taille décroît graduellement due au départ progressif des individus reproducteurs (Fig.32). La densité des individus en reproduction oscille autour 0,5 m² par couple durant la saison de reproduction. Les zones jaunes en Figure 32 correspondent à des sites non utilisés par les individus très précoces ni par les individus tardifs. Ces zones étaient déjà visibles sur la Figure 29 à la date du 15 novembre.

3.1.4.3 Etude des dates de reproduction entre plus proches voisins connus durant la saison de reproduction 2021

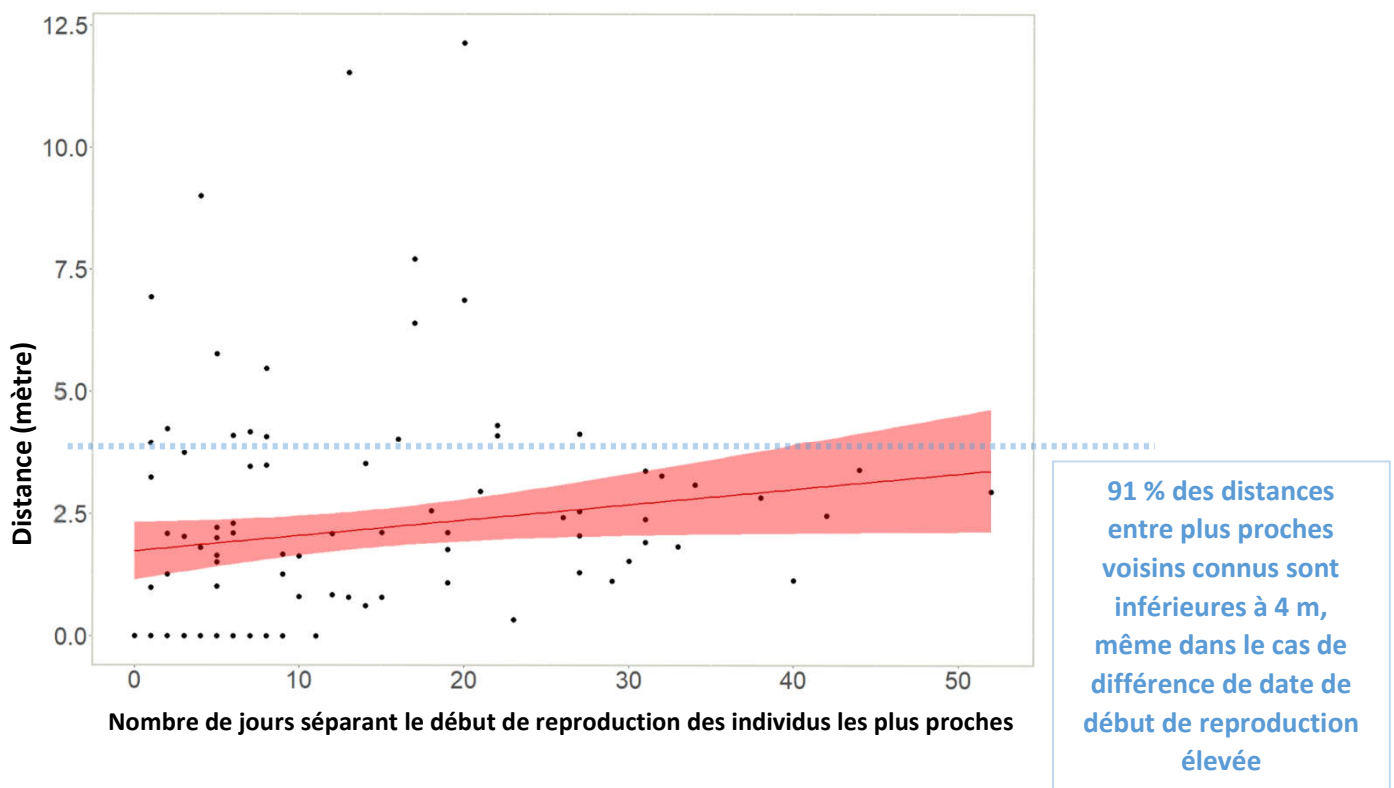


Figure 33 : Distances entre plus proches voisins connus en fonction du nombre de journées séparant leur début de reproduction durant la saison 2021.

L'étude des dates de début de reproduction entre plus proches voisins durant la saison de reproduction 2021, permet de constater que des individus voisins peuvent avoir débuté leur reproduction à des dates très espacées. La distance augmente de 0,032 mètre par jour, $R^2 = 0,031$ (Fig.33). Par exemple, deux individus ayant 52 jours de différence concernant la date de début de reproduction sont séparés de seulement 2,52 m.

3.1.4.4 Hétérogénéité spatiale et temporelle des stades reproductifs dans la zone d'étude

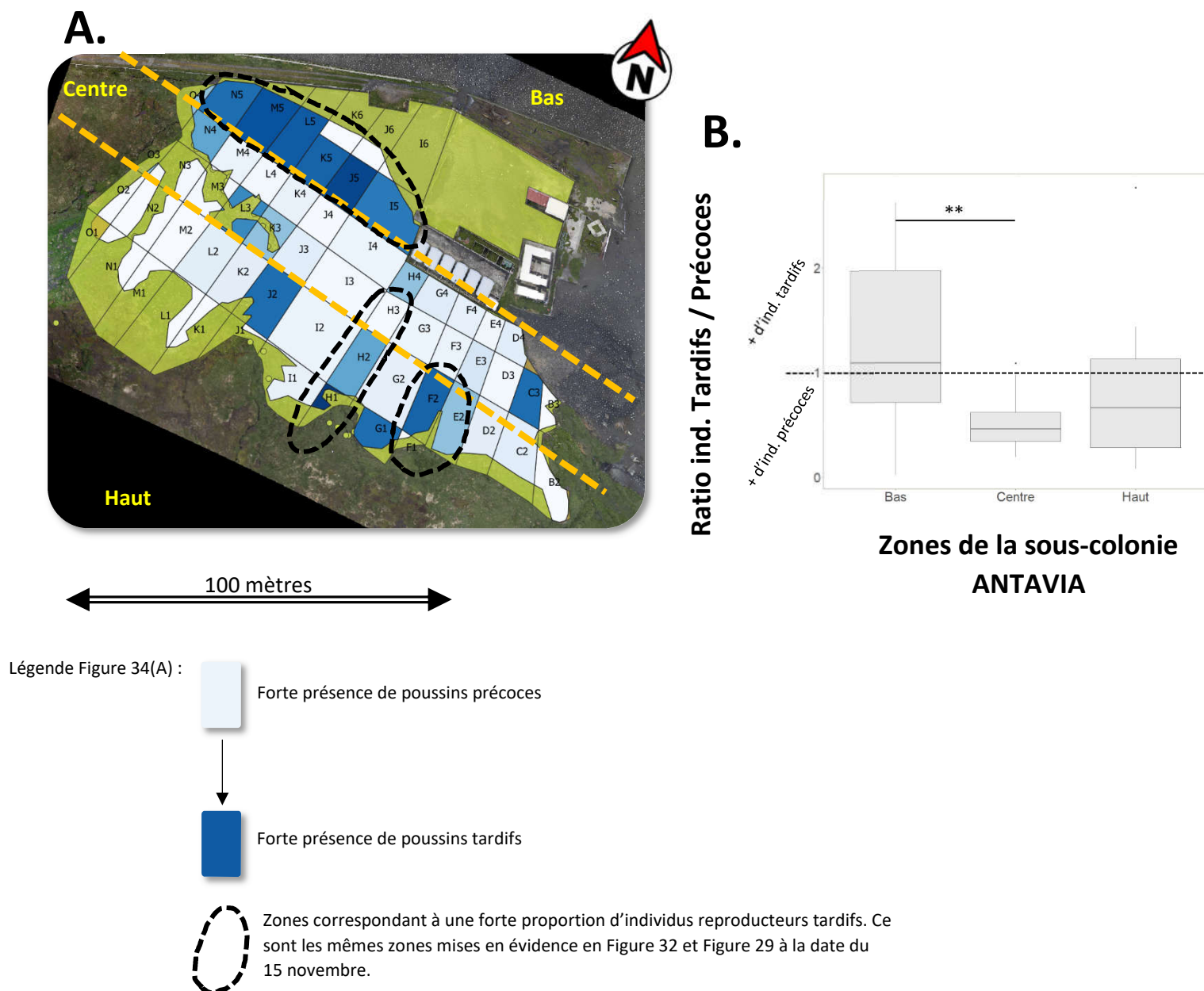


Figure 34 : (A) Représentation de la proportion des reproductions tardives en zone ANTAVIA aux mois de mars, établie à partir des moyennes de chaque sous-zone entre 2006 et 2018. (B) Taux de reproductions tardives en fonction des parties haute, centrale et basse de la zone ANTAVIA.

Une hétérogénéité spatiale concernant les individus reproducteurs précoces et tardifs en fonction des carrés de la sous-colonie ANTAVIA est observée. Le ratio d'adultes reproducteurs tardifs est plus élevé dans le bas de la colonie par rapport au centre de la colonie (Test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 9,458$, $df = 2$, $p = 0,0088$; Test des rangs signés de Wilcoxon : p « Bas-Centre » = 0,003 ; p « Bas-Haut » = 0,32 ; p « Centre-Haut » = 0,32).

3.1.4.5 Hétérogénéité de spatiale et temporelle de l'habitat

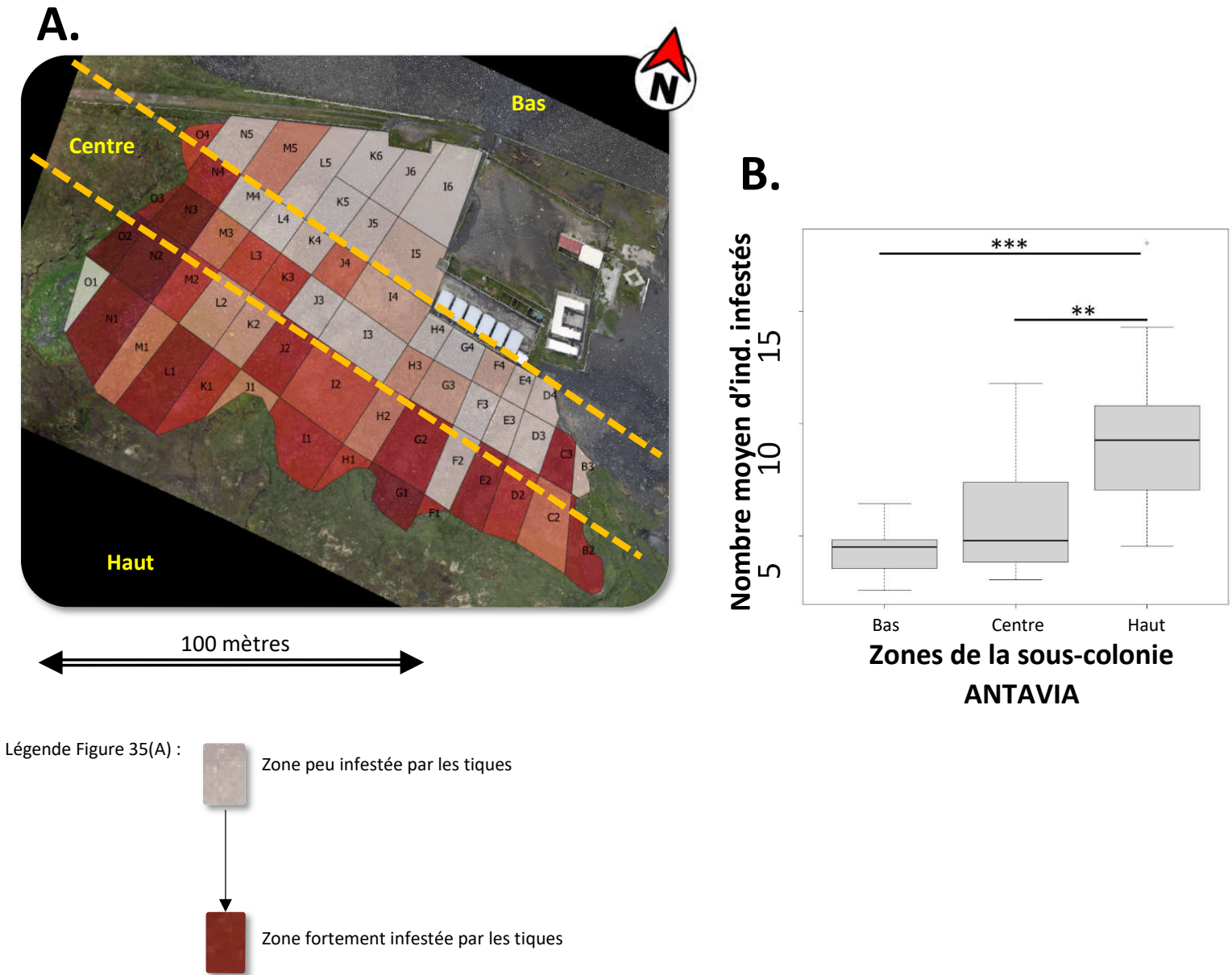


Figure 35 : (A) Représentation des zones les plus infestées par les tiques de la zone ANTAVIA, réalisée à partir des moyennes de chaque carré aux mois de janvier entre 2003 et 2019. (B) Taux d'infestation moyen entre la partie haute, centrale et basse de la zone ANTAVIA.

Nous observons une différence significative entre le haut de la colonie fortement infestée par les tiques et le bas de la colonie peu infestée (Test de Kruskal-Wallis : $X^2 = 18,349$, $df = 2$, $p = 0,0001$; Test des rangs signés de Wilcoxon : p « Bas-Centre » = 0,033 ; p « Bas-Haut » = $4,6 \cdot 10^{-5}$; p « Centre-Haut » = 0,003) (Fig.35).

3.1.5 Discussion des résultats partie 1 :

Variabilité interannuelle des effectifs la colonie de la Baie Du Marin et de la zone ANTAVIA

La colonie de la Baie Du Marin dénombrait en 1962 environ 45 000 couples de manchots lors de l'installation des premières infrastructures humaines. Aujourd'hui, la colonie est constituée de 16 000 couples (Delord et al. 2004). Cette baisse d'effectif, surement imputable au dérangement humain, a été compensée par l'augmentation des effectifs des colonies présentes sur l'île de la Possession et la formation de deux nouvelles colonies (Delord et al. 2004).

Durant les saisons de reproduction comprises entre 2011 à 2017, la zone ANTAVIA a conservé un effectif d'individu reproducteur stable. Les variations interannuelles des effectifs observées en Figure 22 peuvent être liées à la variabilité des conditions environnementales en mer et à terre. À noter aussi que la grande variabilité observée en août peut provenir des heures de la journée où ont été prises les photographies pour les comptages. Durant l'hiver, les adultes viennent en grande majorité nourrir leur poussin durant les matinées et repartent en début d'après-midi (données non publiées -observation personnelle durant mon hivernage).



Figure 36 : Photographie de la BDM au début des années 1960.

Étude de la phénologie

Grâce aux observations sur le terrain, nous constatons un avancement des dates de premières reproductions et pontes au cours des années. Cet avancement phénologique explique la diminution de la proportion des individus précoces observés au mois de mars dans la zone ANTAVIA, car leur poussin s'émancipe thermiquement plus tôt dans la saison et les parents partent donc plus précocement en mer de façon simultanée à la recherche de nourriture.

De nombreuses études ont mis en évidence des variations phénologiques chez de nombreuses espèces liées aux changements climatiques globaux et directement sous l'influence de la disponibilité alimentaire (Frederiksen et al. 2004 ; Miller-Rushing et al. 2010 ; Bewick et al. 2016 ; Mayor et al. 2017). Par exemple, il a été démontré chez le Gorfou de Schlegel (*Eudyptes schlegeli*) qu'il y avait une relation négative entre la date de ponte médiane et le mode annulaire austral (SAM)¹⁰, de sorte que les années de faible productivité (faible SAM) retardaient la date de ponte (Hindell et al. 2012).

Dans le cas du manchot royal, l'importance de la disponibilité alimentaire sur l'entrée en reproduction a été démontrée (Olsson 1997). Les manchots forment 90 % de la biomasse des oiseaux présents dans l'océan Austral (Woehler 1993). En tant que prédateur supérieur, le manchot royal est tributaire du développement des réseaux trophiques inférieurs tels que le zooplancton et le phytoplancton, eux-mêmes conditionnés par les variations climatiques et océanographiques. Les variations phénologiques et régionales dans l'océan Austral des épisodes saisonniers de prolifération algale (bloom) pourraient permettre aux manchots royaux de restaurer leur réserve alimentaire plus rapidement en fin d'hiver et ainsi débiter leur reproduction plus tôt dans la saison.

Il a également été observé chez différentes espèces des variations phénologiques liées aux conditions environnementales locales : une variation de phénologie chez les manchots Adélie (*Pygoscelis adeliae*) en fonction du trajet à parcourir sur la banquise pour le retour à la colonie (Ballard et al. 2010), une avancée phénologique chez le Mergule nain du Svalbard (*Alle alle*) liée à une augmentation de la température de l'air et un déblaiement des zones de reproduction enneigées (Moe et al. 2009).

¹⁰ Mode annulaire : Schémas préférentiels de changements dans la circulation atmosphérique, correspondant aux changements dans les vents d'ouest de latitude moyenne moyennés par zone.

L'avancée progressive des dates de début de reproduction chez le manchot royal pourrait également être facilitée par des conditions environnementales locales plus adaptées, notamment une réduction des précipitations au début de l'été austral (Fig.37). Peu d'études climatologiques ont été réalisées sur l'île de la Possession, cependant, il a été constaté en diminution des précipitations depuis le milieu des années 1990 et une augmentation des températures moyennes de 0,5 °C depuis les années 1960 (Le Bouvier et al. 2009).

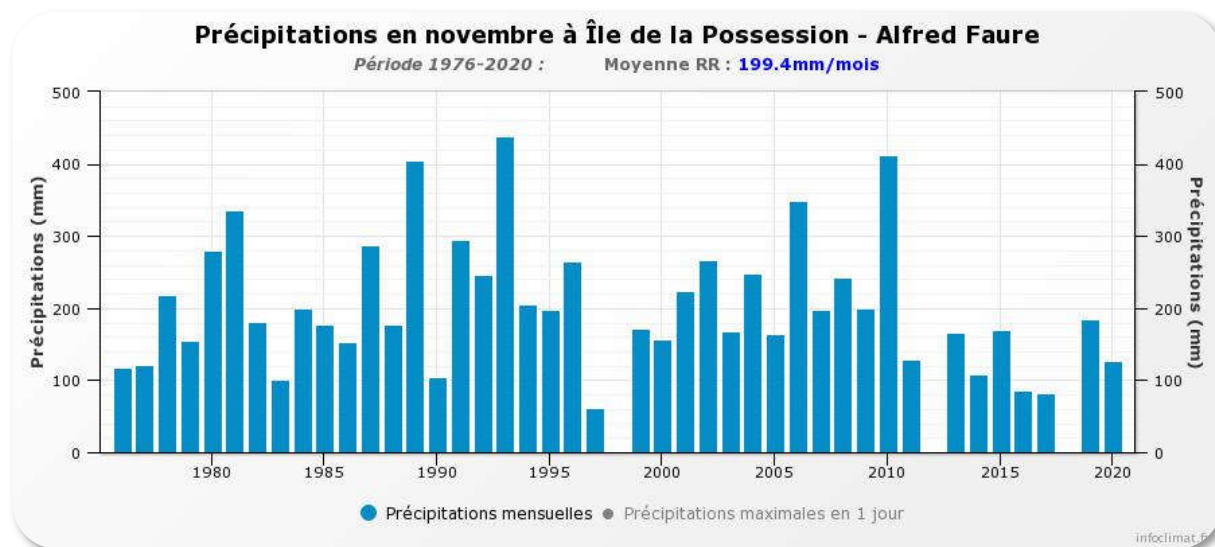


Figure 37 : Evolution des précipitations en novembre entre 1976-2020¹¹.

Chez de nombreuses espèces migratrices, une dissymétrie concernant l'arrivée des individus mâles et femelles sur le site de reproduction a été observée (Kokko et al. 2006 ; Morbey et Ydenberg 2001 ; Gunnarsson et al. 2004 ; Hui 2010). L'arrivée précoce des mâles est généralement motivée par le bénéfice de s'établir précocement sur un territoire de reproduction (si possible de meilleure qualité) afin d'augmenter les opportunités d'accouplement dès l'arrivée des premières femelles (Kokko et al. 2006). Nos résultats montrent que, chez les manchots royaux, il n'existe pas de dissymétrie : les premiers individus mâles et femelles arrivent en même temps dans la colonie. Cette arrivée synchrone des premiers mâles et femelles pourrait s'expliquer par l'absence de nids. Nous constatons cependant que les mâles, une fois arrivés sur la colonie, mettent plus de temps à initier leur reproduction que les femelles. Cette différence pourrait être liée à l'existence d'un sexe-ratio

¹¹ Lien : <https://www.infoclimat.fr/climatologie/globale/mois-de-novembre/ile-de-la-possession-alfred-faure/61997.html>

biaisé en faveur des mâles (Bordier et al. 2014) pouvant entraîner une forte compétition entre mâles lors des parades nuptiales (Keddar et al. 2013).

L'absence de nid permet des déplacements

L'observation en Baie du Marin des manchots royaux en phase d'incubation proches de la plage ou du lit de la rivière montre l'existence de mouvements en cas de forte houle ou de crue de la rivière. L'absence de nid permettrait donc une flexibilité de mouvement dans un environnement particulièrement changeant. Cela permettrait aux individus d'adapter leurs positions de quelques centimètres/mètres en fonction des aléas de l'environnement, des événements de prédation et des perturbations humaines. Mais aussi d'adapter leur position lors de l'implantation ou l'abandon d'un site de reproduction par des couples voisins afin de toujours rester groupé avec d'autres congénères. Cette particularité se retrouve également chez le manchot empereur qui se reproduit durant l'hiver polaire, une période régie par un climat extrême, obligeant les individus incubant leur œuf à réaliser des déplacements pour former des structures « en tortue » permettant aux individus de se protéger du froid (Gilbert et al. 2006).

L'étude intra-annuelle des localisations des individus nous a permis de confirmer l'existence de déplacements. Le faible coefficient de régression de la variable « période » du modèle linéaire mixte laisse supposer que les individus ne réalisent pas de déplacements progressifs dans une direction précise au cours de la saison de reproduction, même dans les zones faiblement occupées. Nous observons que la majorité des déplacements est inférieure à 10 mètres, ce qui suggère des ajustements de positions. Nos résultats confirment les premières observations réalisées par Stonehouse (1960).

Cependant, nous observons aussi des déplacements de plus grande amplitude (plusieurs 10^{aines} de mètres). Ces derniers pourraient être liés à un échec reproducteur précoce et la tentative d'une seconde reproduction ailleurs dans la colonie.

Forte structuration des zones utilisées par les individus en mue en début de saison de reproduction

Les zones occupées par des individus en cours de mue, poussins et adultes confondus, sont principalement les zones de ruissellement et d'écoulement d'eau. Les adultes en mue s'organisent en regroupements denses et statiques, certainement pour augmenter leur protection face aux prédateurs tout en minimisant leur dépense énergétique. Au cours de leur mue, les adultes restent *ca.* 3 semaines à terre avec l'impossibilité de se rafraîchir dans l'océan. En début d'été austral, l'ensoleillement et les hautes températures peuvent être difficiles à réguler pour des individus qui, de manière passagère, cumulent deux couches de plumage. L'ancien plumage se détache progressivement et les nouvelles plumes apparaissent en dessous. Les pattes ainsi que les ailerons sont des surfaces d'échanges facilitant la thermorégulation par des jeux de vasodilatation/vasoconstriction (Lewden et al. 2020). Rester dans une zone d'écoulement de l'eau pourrait donc être une tactique facilitant la régulation de leur température, mais également permettre l'évacuation des fèces et des plumes.

Établissement des individus reproducteurs dans la colonie et stratégie de minimisation des risques

Nos dénombrements et la localisation des individus dans la colonie en fonction de leur date d'arrivée révèlent que la colonie ne se construit pas d'un point central qui, par recrutement, s'agrandirait, mais plutôt par l'établissement de plusieurs clusters distincts. Nous montrons que les clusters d'individus reproducteurs apparaissent dans des zones sèches. Chez la poule, les variations de température peuvent être à l'origine de la mort de l'embryon, d'un allongement la durée d'incubation, mais également peut impacter la croissance et le comportement du poussin (Moreng et Bryant 1954 ; Noiva et al. 2014 ; Bertin et al. 2018). Les manchots royaux en reproduction pourraient alors préférer les zones sèches et éviter les zones de ruissellement d'eau de pluie, permettant ainsi une meilleure stabilité de température lors de l'incubation de l'œuf. La température des œufs de manchots royaux se situe entre 28 °C pour la partie basse de l'œuf reposant sur les pattes de l'adulte, à 35 °C pour la partie haute de l'œuf (Handrich 1989). La température moyenne extérieure durant l'été austral est de 12 °C.

Cependant nous observons également l'implantation d'individus reproducteurs dans des zones considérées comme non optimales, car infestées de tiques ou soumises à des inondations. Au cours de la saison de reproduction, des événements non prédictifs interviendront, tels que des épisodes météorologiques et environnementaux extrêmes pouvant entraîner des inondations dans les parties basses de la colonie, des glissements de terrain pouvant impacter les parties hautes de la colonie, ou encore comme en 2004 un tsunami ayant impacté la quasi-intégralité de la colonie (Viera et al. 2006). La viabilité des populations de manchots face à la stochasticité de leur environnement dépend alors de la diversité des réponses phénotypiques à l'échelle individuelle. En écologie évolutive, ce concept est appelé la « stratégie de minimisation des risques » (*Bet-hedging*, en anglais) (Seger et Brockmann, 1987). Le maintien d'individus dans des zones considérées comme non optimales pour la reproduction pourrait donc révéler la mise en place de cette stratégie chez le manchot royal. C'est le cas des zones situées en périphérie sud de la colonie, dont l'infestation par les tiques varie en fonction des années.

La stratégie de minimisation des risques est également observée lors de la ponte de l'œuf. L'observation de la colonie au cours d'une saison de reproduction permet de constater l'hétérogénéité des stades de croissance des poussins. Les reproductions précoces permettent une meilleure survie des poussins jusqu'à leur envol. À l'inverse, les reproductions tardives aboutissent fréquemment à un échec reproductif (Weimerskirch et al. 1992). Cet échec est principalement lié au retard de croissance des poussins qui ne peuvent résister aux conditions climatiques, au jeûne hivernal et aux tentatives de prédateurs par les pétrels géants (*Macronectes giganteus*). Cependant, et comme chez différentes espèces d'oiseaux altricielles¹², la stratégie de reproduction tardive a tout de même été conservée au cours de l'évolution (Laaksonen 2004). En effet, les reproductions tardives peuvent favoriser les succès reproductifs au sein de la population lors de conditions particulières (ex : variation de la disponibilité alimentaire).

¹² Espèce altricielle : Espèce chez laquelle des soins parentaux sont nécessaires pour l'élevage du/des poussins.

Une structuration spatiale et temporelle de la colonie optimisée

Les résultats présentés dans la Figure 33 indiquent que les individus tardifs sont en capacité de s'implanter au sein du maillage d'individus déjà établis. L'absence de nid permettrait la réalisation de micro-déplacements afin d'ajuster la position de chacun des couples. Plusieurs individus se seront donc reproduits sur le même site de reproduction au cours d'une même saison. Cette organisation permet aux manchots d'avoir en permanence des voisins proches pour ne pas être isolé et une proie facile pour les prédateurs grâce à « l'effet de dilution » (Lehtonen et Jaatinen 2016). Ces arrivées progressives, conditionnées par le succès ou l'échec reproducteur de l'année précédente, semblent s'ajuster à la disponibilité des sites de meilleure qualité de manière spatiale et temporelle.

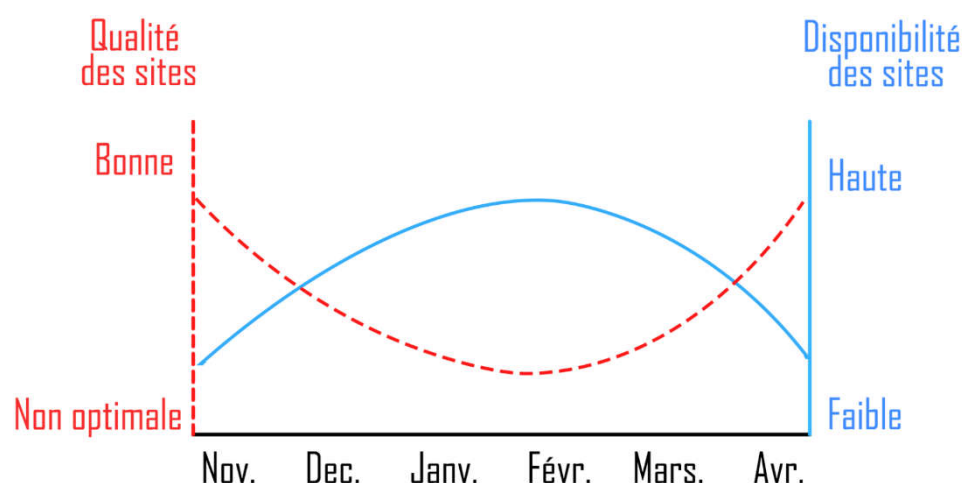


Figure 38 : Représentation schématique de la qualité (= zone sèche) et disponibilité des sites de reproduction au cours d'une saison.

La longueur du cycle de reproduction impose aux manchots royaux de débiter leur reproduction le plus précocement possible. Les premiers individus reproducteurs sont confrontés à des conditions météorologiques en début d'été austral encore pluvieuse et une faible disponibilité des sites de bonne qualité (= zone sèche) permettant leur établissement. L'arrivée massive des individus « intermédiaires » correspond à la période la plus propice pour accéder à des sites de reproduction viables, grâce à l'assèchement de certaines zones précédemment inondées. Enfin, les individus « tardifs » arrivant en fin d'été sont confrontés au retour de conditions météorologiques hivernales pluvieuses diminuant la taille des zones sèches. Ces individus profiteraient alors du départ en mer des reproducteurs « précoces »

pour s'installer à leur place dans les zones les plus sèches, utilisées lors de l'établissement des premiers clusters. Les individus reproducteurs « intermédiaires », implantés durant la période de faibles précipitations, tenteraient d'adapter leur position lors du retour progressif des conditions météorologiques hivernales, selon les zones de ruissellement de l'eau, par le biais de micro-déplacements.

L'asynchronie des reproductions permet donc aux manchots royaux de se reproduire dans une zone plus restreinte et potentiellement sur les sites les plus propices à la reproduction. Les comptages photographiques ont, par exemple, permis de dénombrer 4135 poussins vivants de la zone ANTAVIA en juillet 2017. Sans asynchronie, et si chaque individu adulte utilisait son propre nid, il aurait fallu une surface minimum de 8300 m² (cette estimation prend en compte les individus en échec reproducteur, qui varie entre 30 et 60 % - données non publiées). Sans asynchronie, tous les individus de la sous-colonie ANTAVIA n'auraient pas pu effectuer une reproduction sur la zone.

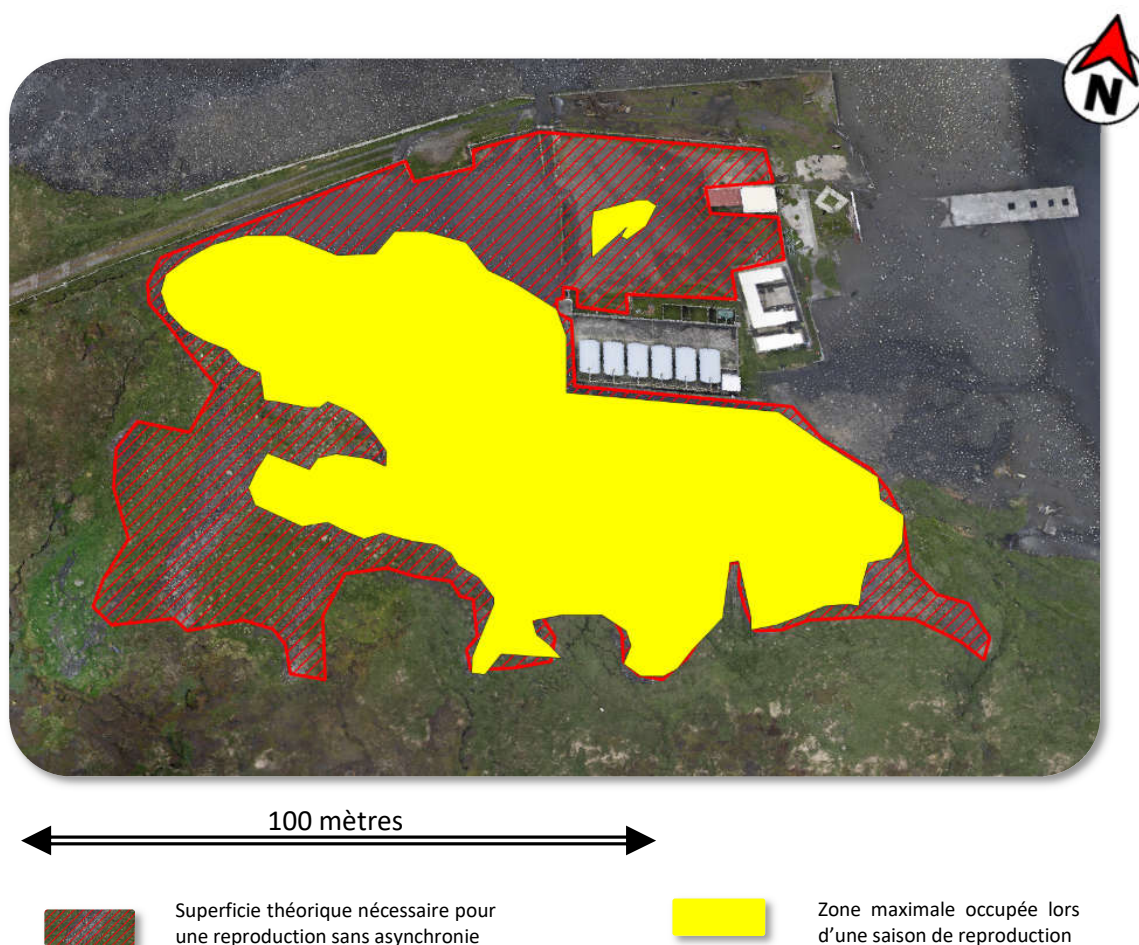


Figure 39 : Représentation de la zone maximale de reproduction des manchots royaux (jaune) utilisée en 2017 et estimation de la zone nécessaire pour un même nombre d'individus sans asynchronie (rouge).

Quelques hypothèses quant au bénéfice de cette asynchronie à l'échelle de la colonie :

L'asynchronie minimise les variations du taux de remplissage de la colonie au cours de la saison de reproduction. Sans cette asynchronie, les effectifs de la colonie oscilleraient du simple au double, avec une capacité maximale lors du retour des partenaires et une capacité minimale après leurs départs, laissant seuls les individus incubant un œuf. La présence en continu d'individus mobiles dans la colonie pourrait être un avantage pour limiter les tentatives de prédation des grands labbes (*Stercorarius skua*) et pétrels géants.

Les différences de stade de développement des poussins des individus voisins pourraient également minimiser les risques d'échanges par inadvertance de poussins. En effet, il n'est pas rare lors de la première vague d'éclosion de poussins de constater des individus avec 2 poussins sous la poche incubatrice.

3.2 Etude de la structuration générale de la colonie au cours des saisons de reproduction

3.2.1 Etude de la distribution des âges dans la colonie

- **Les distributions des âges des individus en reproduction en périphérie et sur l'ensemble de la zone ANTAVIA sont-elles identiques ?**

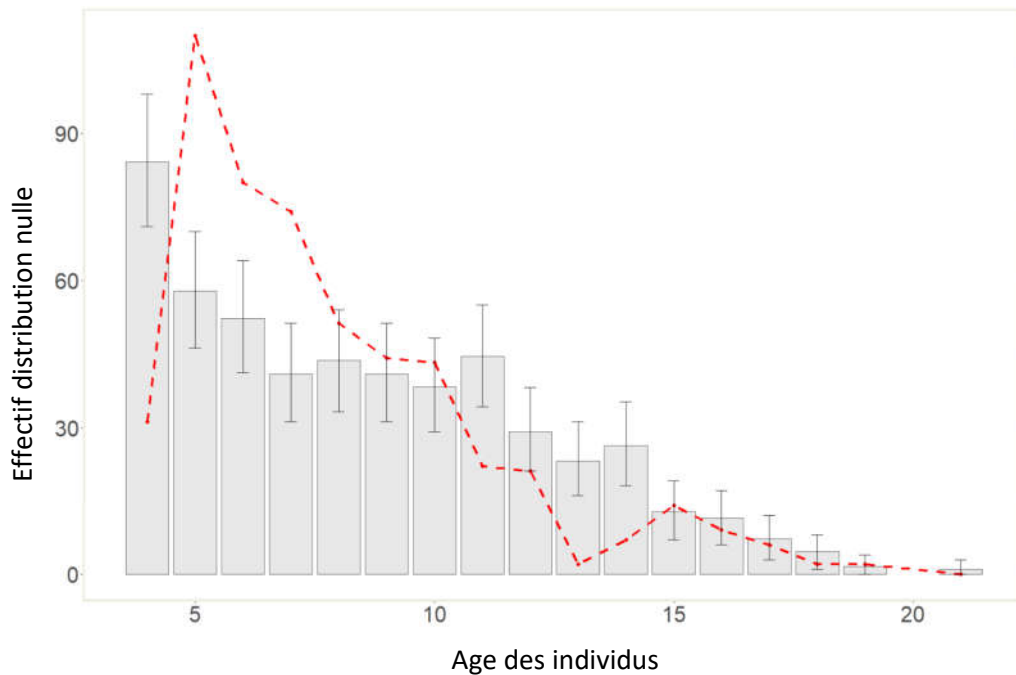


Figure 40 : Représentation graphique des distributions des âges des individus en périphérie (tracé pointillé rouge), en fonction de la distribution des âges de la zone ANTAVIA (histogramme) entre 2011 et 2019.

La distribution des individus périphériques diffère de la distribution nulle représentant les individus de l'ensemble de la zone ANTAVIA ($\text{Test } \chi^2, df=15, p = 1,367 \cdot 10^{-29}$). Nous constatons que les jeunes individus sont surreprésentés en périphérie de la colonie de 5 à 7 ans et à l'inverse sous-représentés à 11 et 14 ans (Fig.40).

3.2.2 Orientation des déplacements au cours des années

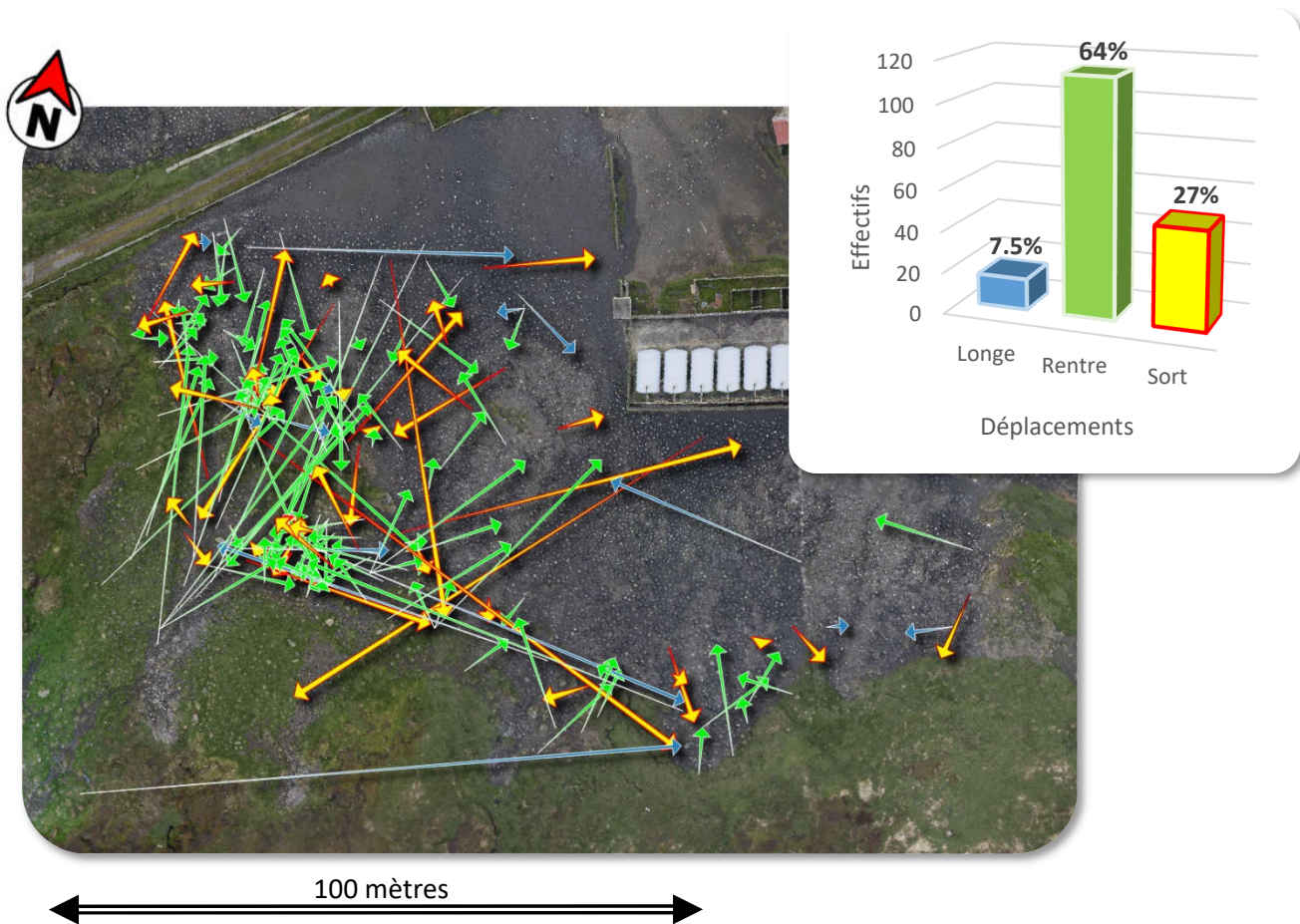


Figure 41 : Représentation des mouvements pour chacun des individus suivis pour lesquels nous connaissons la localisation de plusieurs sites de reproduction au cours de leur vie.

Nous constatons qu'une majorité de déplacements interannuels s'effectuent en direction du centre de la colonie (64 %) et seulement 27 % des déplacements sont orientés en direction de la périphérie de la colonie. Une minorité d'individus (7,5 %) réalisent des déplacements longitudinaux par rapport à la périphérie de la colonie (Fig.41).

3.2.3 Discussion des résultats de la Partie 2

Structuration de la sous-colonie d'étude

La comparaison des distributions des âges entre l'ensemble de la sous-colonie ANTAVIA et sa périphérie permet de mettre en évidence une surreprésentation des jeunes individus en périphérie. La sous-représentation des individus âgés de 4 ans en périphérie provient du fait que de nombreux individus de 4 ans rentrent dans la colonie sans débiter de reproduction ou subissent un échec très rapidement (échec dès la parade ou lors des premiers jours d'incubation de l'œuf), ce qui diminue leurs détections lors de nos prospections.

La Figure 40 montre que, au cours de leur vie, la majorité des individus tendent à sélectionner des sites de plus en plus éloignés de la périphérie, et à privilégier l'intérieur de la colonie. Ces résultats suggèrent que les jeunes individus inexpérimentés se contenteraient des sites disponibles lors de leur arrivée en périphérie. Au cours du temps, les individus gagneraient en expérience et seraient alors en capacité d'assumer les coûts énergétiques pour s'implanter et défendre un site dont les positions sont plus centrales (Côté 2000 ; Challet et al. 2009 ; Viera et al. 2011). Cette stratégie permettrait de limiter les risques de prédateurs plus élevés en périphérie (Emslie et al. 1995 ; Descamps et al. 2005).

3.3 Fonctionnement de la colonie

3.3.1 Distances inter-sites pour les 3 lots : Repro, Naissance, Simulation

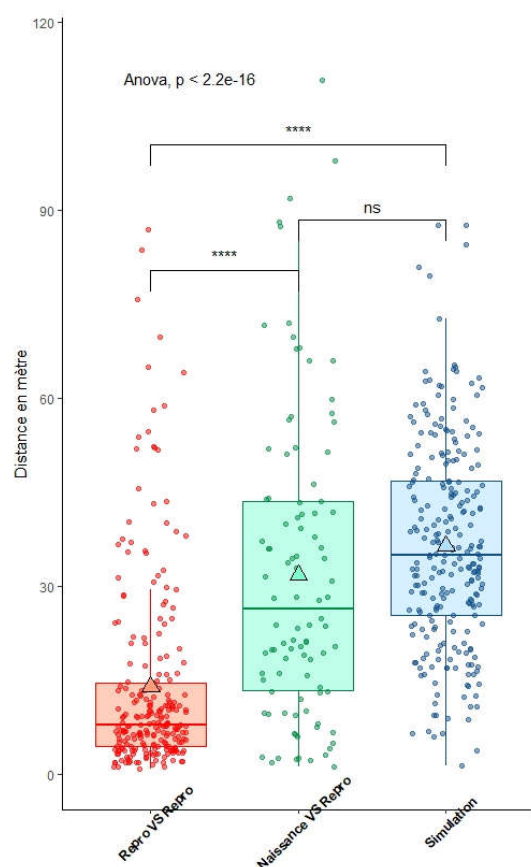


Figure 42 : Comparaison entre 249 distances générées aléatoirement à partir du lot « Simulation », entre les distances entre le site de naissance et le premier site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Naissance VS Repro », et entre les distances du premier et deuxième site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Repro VS Repro ».

Tableau 5 : Description des distances pour les 3 lots : « Repro VS Repro », « Naissance VS Repro », et « Simulation ».

LOT	EFFECTIF	MIN.	1ER QU.	MEDIANE	3EME QU.	MAX.
REPRO VS REPRO	240	0,8	4,5	7,9	14,5	86,9
NAISSANCE VS REPRO	99	1,3	13,3	26,4	43,5	110,7
SIMULATION	249	1,4	25,4	34,9	46,7	87,6

Nos résultats montrent que les distances inter-sites du lot « Repro VS repro » sont plus faibles que les distances inter-sites des lots « Naissance VS Repro » et « Simulation », et que les distances inter-sites du lot « Simulation » sont plus élevées que les distances inter-sites des lots « Repro VS repro » et « Naissance VS Repro » (ANOVA : $df = 2$, $F = 105$, $p < 0,001$; Test de Tukey : $p < 0,001$) (Fig.42).

3.3.2 Étude de la distribution des distances au sein des 3 lots : Naissance, Repro, Simulation

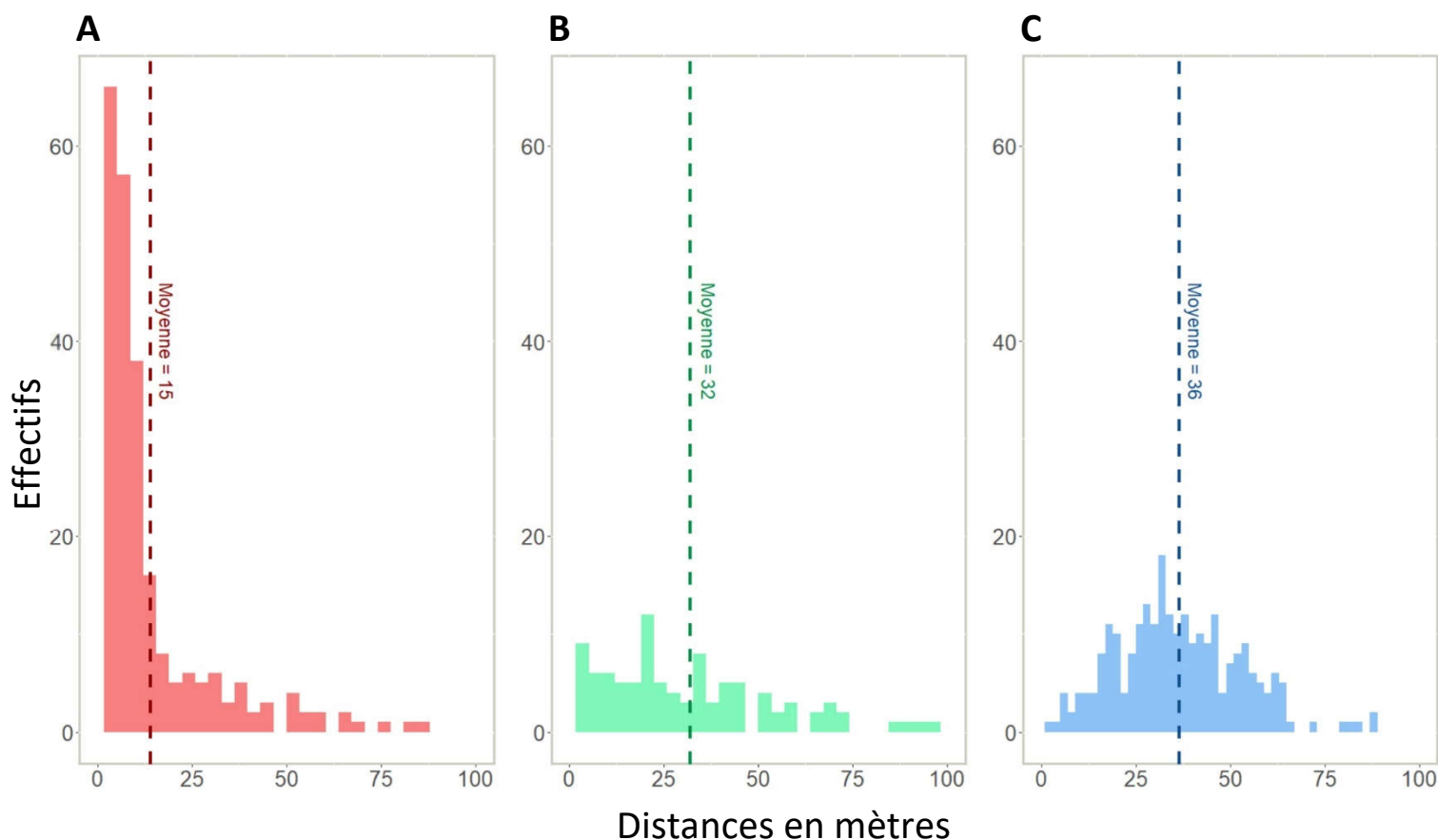


Figure 43 : Histogrammes de distribution des distances entre le premier et deuxième site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Repro VS Repro » (A), entre le site de naissance et le premier site de reproduction connu pour chaque individu du lot « Naissance VS Repro » (B), et 249 distances générées aléatoirement à partir du lot « Simulation » (C).

Les 3 lots ne suivent pas une loi normale (*Shapiro-Wilks test* ; lot « Simulation » : $W = 0,984$, $p = 0,007$; lot « Naissance VS Repro » : $W = 0,918$, $p < 0,001$; lot « Repro VS Repro » : $W = 0,705$, $p < 0,001$). L'étude des distributions (Fig.43) et des résultats présentés dans le Tableau 5 permet de constater la forte structuration des distances pour le lot « Repro VS Repro ». A l'inverse, le lot « Naissance VS Repro » présente une distribution des distances très étalée (Fig.43).

Préanalyses : Lot « Reproduction » et élaboration d'une variable « Fidélité »

Élaboration d'une variable fidélité :

Au sein de la distribution des distances du lot « reproduction », nous pouvons remarquer l'existence de deux stratégies : des individus qui reviennent sur un ancien site de reproduction et ceux qui changent de lieu.

Deux lots ont été ainsi constitués :

Un lot où nous considérons la mise en place d'une stratégie de fidélité.

Un lot où nous considérons un changement de position dans la colonie.

Le choix de concevoir deux catégories et de ne pas travailler directement sur les distances est motivé par le fait que les localisations GPS ne sont pas d'une précision centimétrique comme indiqué en introduction. De plus, l'absence de nid pouvant être utilisé comme repère pour revenir chaque année au même endroit laisse supposer que la position des individus varie de quelques centimètres/mètres chaque année. Enfin, l'alternance interannuelle entre des dates de début de reproduction « précoces » et « tardives » implique que des individus pourraient déjà occuper le site utilisé l'année précédente par un autre individu.

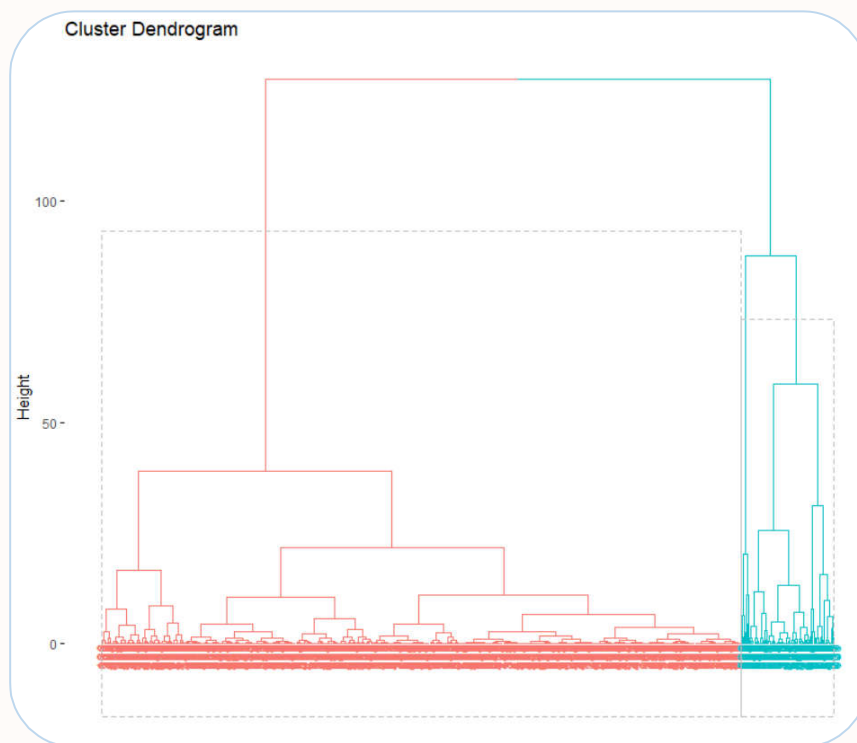
Nous avons réalisé une hiérarchisation ascendante des distances que nous avons ensuite réajustée en fonction de la précision des localisations des individus, mais également en fonction de la question biologique posée (Fig.44). Nous avons également veillé à l'équilibre numérique nécessaire pour la réalisation de tests statistiques.

Réajustement des distances en fonction de la question biologique et de la précision des localisations :

Nous nous intéressons ici à l'utilisation d'un site de nidification anciennement connu. Nous considérons les individus comme fidèles à leur ancien site de reproduction si ces derniers restent dans un rayon de 9 mètres. Cette distance correspond à la limite moyenne pour laquelle 50% des individus sont en capacité de reconnaître la signature vocale des individus environnants (tels que les anciens voisins ou partenaires ; Lengagne et al. 1999).

L'étude des localisations de chaque individu avec l'utilisation d'une visualisation via QGIS et une connaissance fine du terrain nous a permis de déclasser certains individus ayant une distance inférieure à 9 mètres. En effet, les distances calculées entre les sites de reproduction sont des distances euclidiennes, elles ne reflètent pas forcément la réalité du terrain. Par exemple, deux sites à une distance de 2 m l'un de l'autre peuvent en réalité nécessiter un déplacement de plusieurs dizaines mètres en raison d'obstacles terrestres situés entre les deux localisations.

Figure 44 : Classification ascendante hiérarchique et réajustement des deux lots (en rouge les individus considérés comme fidèles et en vert les individus non fidèles.).



Lot	Effectif	Dist. Moyenne ($\pm$) SD	Min	Max
Lot 1	504	7,270 $\pm$ 4,242	0,0003	18,795
Lot 2	126	37,108 $\pm$ 16,540	20,037	90,269

Réévaluation des lots 1 et 2 pour les ajuster à la question biologique posée

Lot	Effectif	Dist. Moyenne ($\pm$) SD	Min	Max
« Fidèle »	344	4,875 $\pm$ 2,191	0,51244	8,976
« Non fidèle »	286	23,296 $\pm$ 16,581	9,009	90,269

3.3.3 Analyse de la fidélité en fonction des paramètres biologiques et environnementaux

- La fidélité au site de reproduction est-elle influencée par un ensemble de variables biologiques et l'histoire de vie de l'individu ?

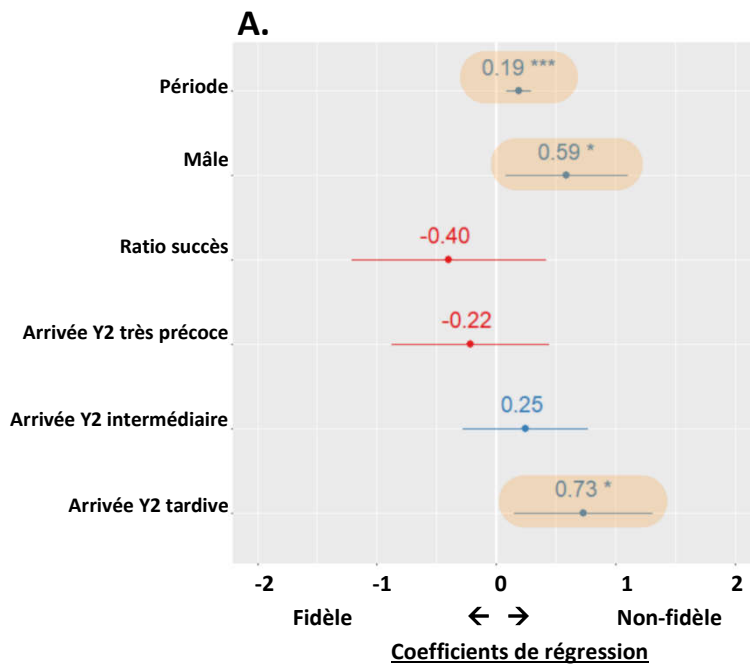
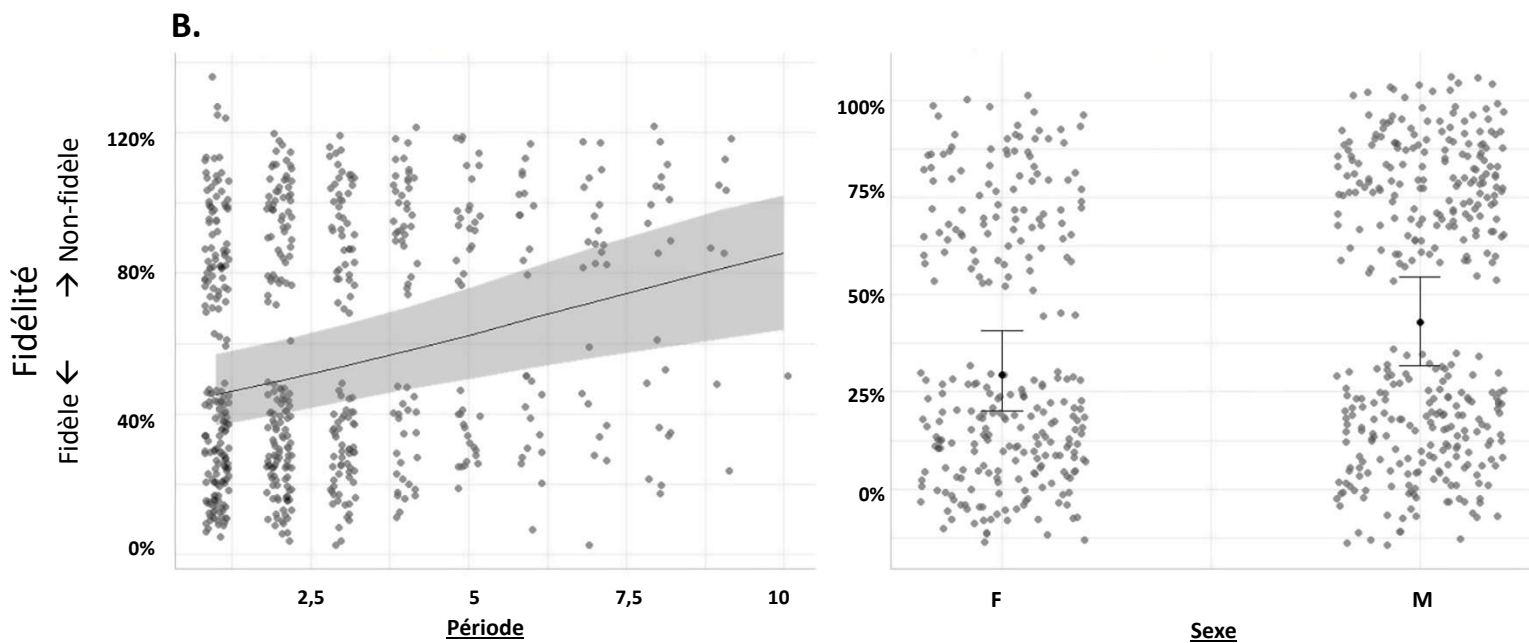
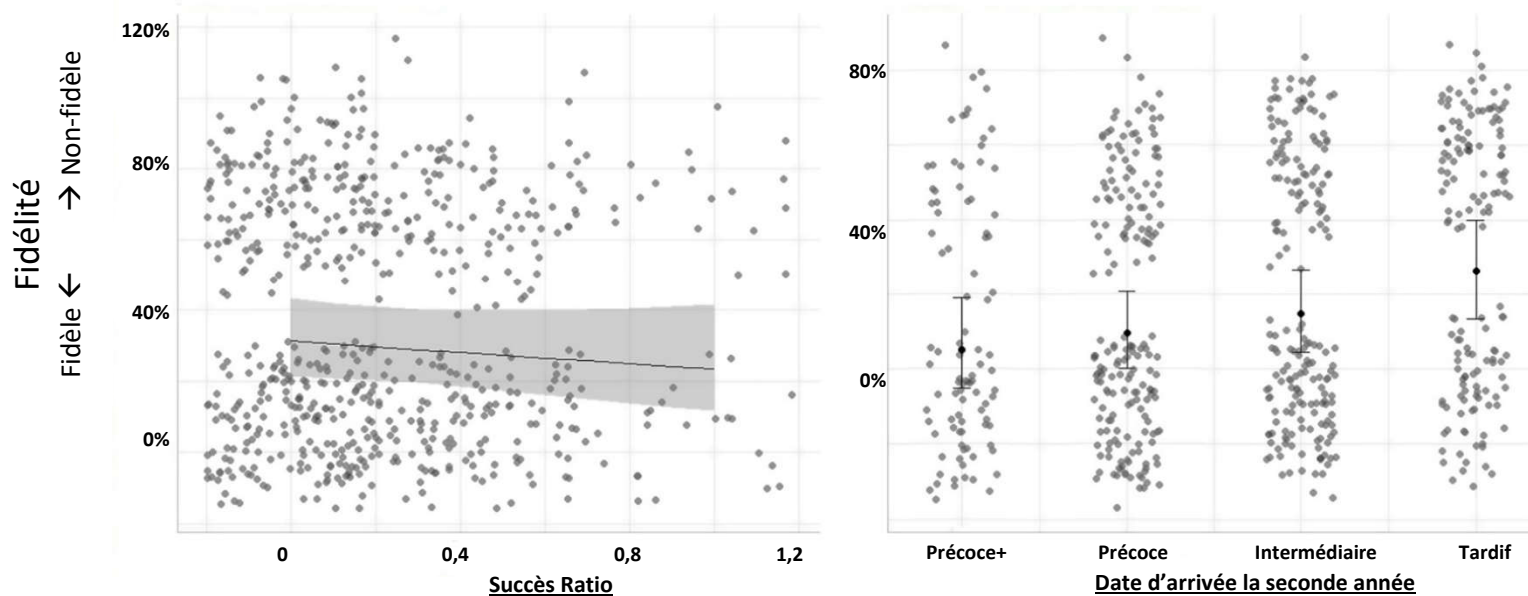


Figure 45 : (A) Coefficients de régression issus du modèle linéaire généralisé mixte avec comme variable de réponse la fidélité au site de reproduction antérieur. Les variables explicatives sont le sexe de l'individu, le nombre d'années entre les deux mesures (période), le ratio de succès/échec entre les deux périodes de mesures (SuccèsR), la date d'arrivée sur la colonie lors de la deuxième année (ArrivéeY2). (B) Effets des variables explicatives sur la variable réponse.



B. (suite)



On observe un effet significatif du nombre d'années entre les deux sites de reproduction, de la date d'arrivée lors de la deuxième saison de reproduction et du sexe sur la fidélité au site de reproduction antérieur (Fig.46). La fidélité est plus faible pour les mâles (*Sexe : Estimate = 0,58, Std. Error = 0,26, z = 2,26, p = 0,024**), plus le nombre d'années entre reproductions est important (*Période : Estimate = 0,19, Std. Error = 0,053, z = 3,59, p = 0,0003****), et plus l'oiseau arrive tardivement (*Arrivée Y2 tardive : Estimate = 0,73, Std. Error = 0,30, z = 2,46, p = 0,014**) (Fig.45).

L'effet des arrivées intermédiaires lors de la deuxième saison ne diminue pas significativement la fidélité au site de reproduction (*Arrivée Y2 intermédiaire : Estimate : 0,24, Std. Error = 0,27, z = 0,92, p = 0,36*) (Fig.45).

Les effets du ratio succès/échec entre deux saisons et des arrivées très précoces lors de la deuxième saison n'augmentent pas significativement la fidélité au site de reproduction antérieur (*Ratio succès/échec : Estimate = -0,39, Std. Error = 0,42, z = -0,95, p = 0,34 / Arrivée Y2 précoces : Estimate = -0,22, Std. Error = 0,34, z = -0,64, p = 0,52*) (Fig.45).

Ce modèle a également été effectué en intégrant comme variable supplémentaire l'âge des individus :

L'âge n'avait pas été intégré directement dans le premier modèle, car il faisait perdre trop d'observations. En effet, nous connaissons l'âge seulement pour 388 observations. Cependant, nous constatons que les résultats restent inchangés, et l'âge des individus lors de la première saison n'influence pas la fidélité au site de reproduction future (*Age Y1 : Estimate = -0,01, Std. Error = 0,05, z = -0,36, p = 0,72*). Se reporter à l'**ANNEXE 2**.

- La fidélité au site de reproduction est-elle influencée par un ensemble de variables environnementales ?

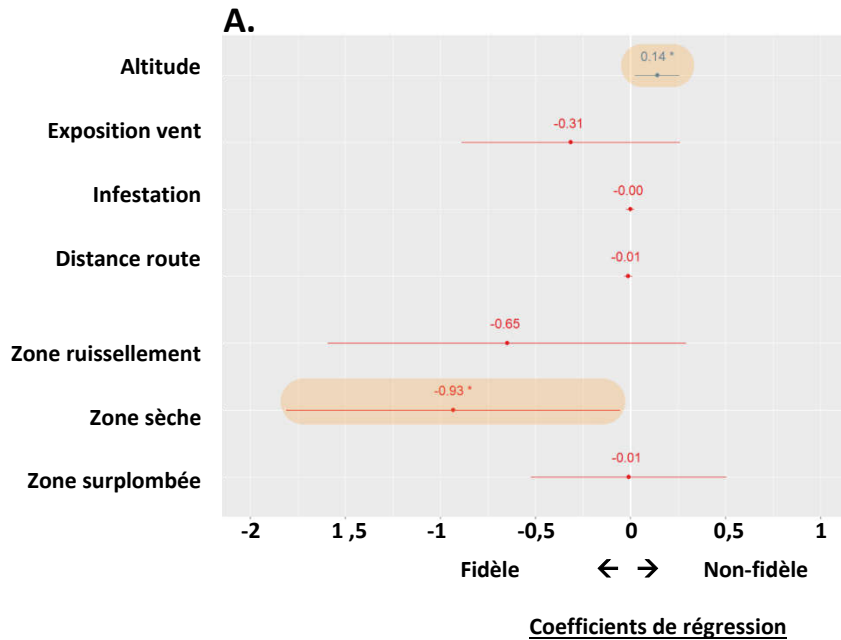
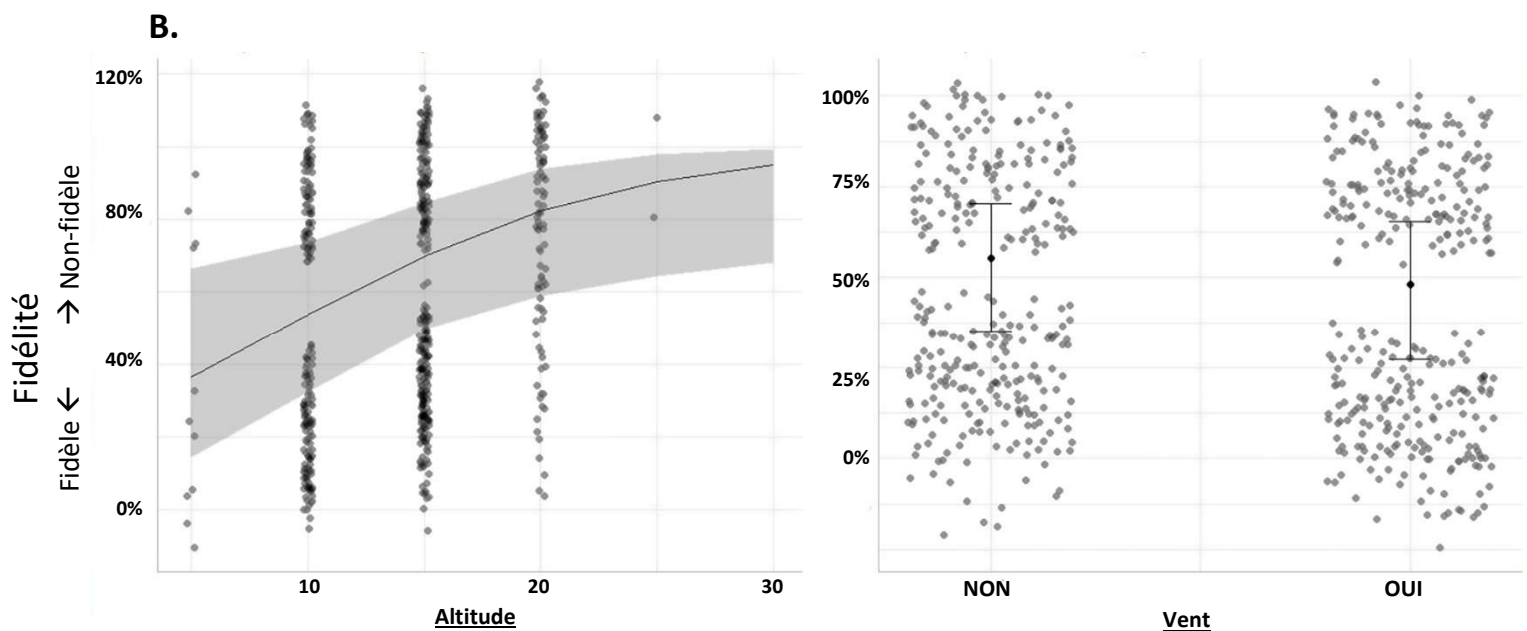
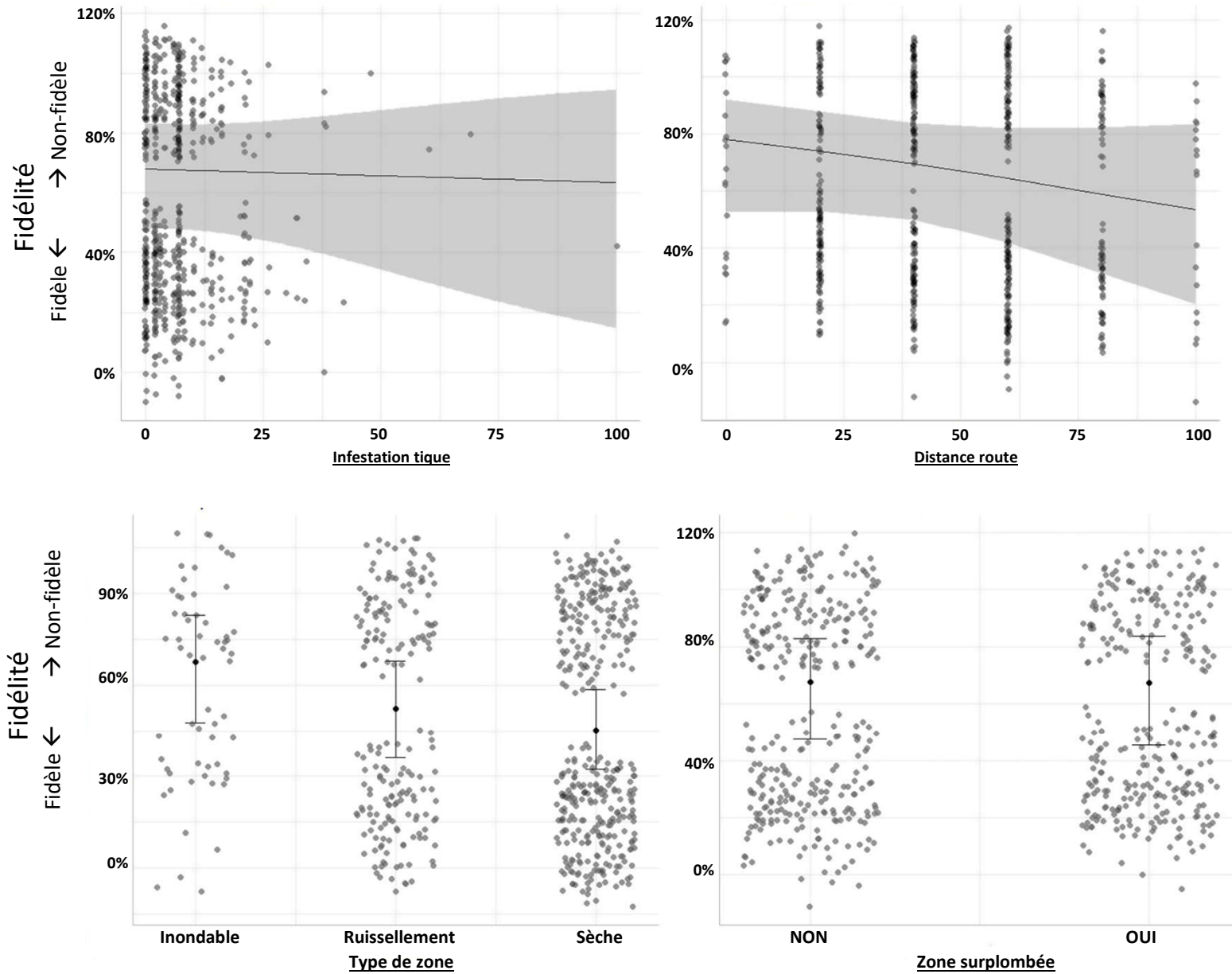


Figure 46 : (A) Coefficients de régression issus du modèle linéaire généralisé mixte avec comme variable réponse la fidélité au site de reproduction antérieur. Les variables explicatives sont le taux d'infestation de tiques (infest.T), l'altitude (alt), les zones de surplomb (surplomb), et les zones inondables (z.inond). (B) Effets de variables explicatives sur la variable réponse.



B. (suite)



On observe un effet significatif du type de zone et de l'altitude. La fidélité est plus grande pour les individus ayant sélectionné un site de reproduction en zone sèche lors de la première saison de reproduction (*Zone sèche* : *Estimate* = -0,93, *Std. Error* = 0,45, $z = -2,08$, $p = 0,037$ *). La fidélité est plus faible pour les individus ayant sélectionné lors de la première saison de reproduction un site en altitude (*Altitude* : *Estimate* = -0,14, *Std. Error* = 0,06, $z = 2,33$, $p = 0,02$ *) (Fig.46).

Les effets des zones exposées au vent et des zones de ruissellement d'eau de pluie n'augmentent pas significativement la fidélité au site de reproduction antérieur (*Exposition vent : Estimate = -0,31, Std. Error = 0,29, z = -1,072, p = 0,28 / Zone ruissellement : estimate = -0,64, Std. error = 0,48, z = -1,35, p = 0,18*) (Fig46).

Les effets du taux d'infestation par les tiques, de la distance à la route et des zones surplombées n'ont aucune influence, ni positive, ni négative concernant la fidélité au site de reproduction antérieur. Les coefficients de régression de ces variables sont très proches de 0 (*Prop. Tiques : Estimate = -0,002, Std. Error = 0,01, z = -0,17, p = 0,86 / Distance Route : estimate = -0,01, Std. error = 0,01, z = -1,07, p = 0,28 / Zone Surplombée : Estimate = -0,01, Std. Error = 0,26, z = -0,039, p = 0,97*) (Fig.46).

3.3.4 Discussion des résultats de la Partie 3

La fidélité coloniale et intra-coloniale et avantages adaptatifs

Les manchots royaux présentent une forte fidélité à leur colonie de naissance : par exemple, en 2017, 86 % des poussins marqués électroniquement avant leur départ en mer sont revenus dans la zone ANTAVIA en 2021. Nos résultats montrent que les jeunes individus ne reviennent pas se reproduire sur le lieu exact de leur naissance. En revanche, ils semblent développer une forte fidélité au site de reproduction antérieur. L'absence d'une influence significative de l'âge sur la fidélité au site de reproduction antérieur (ANNEXE 2) laisse supposer que la fidélité au site de reproduction s'établit dès les premières reproductions.

La fidélité aux sites de reproduction antérieurs ne garantit pas le succès reproductif, mais peut y contribuer. Elle est observée chez de nombreuses espèces d'oiseaux monogames (Greenwood et Harvey 1982). Les bénéfices de cette stratégie sont nombreux : elle permet une connaissance approfondie de son environnement (Greenwood et Harvey 1982), de ses voisins (McDonald et al. 2020) et potentiels partenaires (Rowley 1983). Le choix de se reproduire sur un site connu peut être influencé par l'expérience individuelle, mais également la capacité des individus à évaluer et jauger la qualité des sites potentiels. Cependant, la fidélité pourrait ne pas être un descripteur parfait de la qualité du milieu chez le manchot royal. En effet, la date d'entrée en reproduction, tributaire du succès reproducteur de l'année précédente chez le manchot royal, est un facteur déterminant dans l'accès au site de reproduction. Ainsi, certains individus reproducteurs tardifs peuvent ne plus avoir accès au site utilisé l'année précédente, car occupé par des individus reproducteurs précoces.

Malgré l'existence d'une philopatrie élevée, les colonies de manchots royaux présentent une grande diversité génétique (Cristofari et al. 2015 et 2018 ; Clucas et al 2016). Cependant, il a été observé des taux de consanguinité plus élevés à fine échelle (Cristofari et al. 2015), certainement imputable au retour des individus reproducteurs sur leur site de reproduction antérieur. En plus des dispersions inter-coloniales (Clucas et al. 2016 ; Cristofari et al. 2018), la dispersion intra-coloniale à fine échelle des immatures pourrait participer au brassage génétique. La fidélité relative des adultes reproducteurs à leur zone de reproduction, susceptible de favoriser les reproductions entre voisins, ne serait pas suffisante pour conduire à une très forte structuration génétique à l'échelle de la colonie.

Des paramètres environnementaux et biologiques influencent la fidélité aux anciens sites de reproduction

- Paramètres environnementaux

Nos résultats indiquent que les zones qui restent sèches au cours d'une saison de reproduction influencent positivement la fidélité des individus. Ce résultat renforce l'hypothèse selon laquelle les zones sèches seraient des sites de qualité et recherchés pour l'incubation de l'œuf. Il est donc envisageable que les individus utilisent cette caractéristique du milieu comme indicateur prédictif concernant la qualité d'un site de reproduction.

À l'inverse, l'altitude favorise significativement le changement de position. Outre l'hypothèse que l'utilisation des zones plus hautes se traduit par un coût énergétique plus élevé (plus d'effort pour rejoindre ces zones) et donc un évitement de ces zones si les conditions le permettent, nous n'excluons pas l'hypothèse d'un facteur confondant de la densité d'individus. En effet, la principale zone en altitude échantillonnée est de grande taille et faiblement utilisée par les individus reproducteurs. Les individus sont donc plus libres de mouvement que dans le reste de la colonie qui est plus enclavé et densément peuplé. Cette zone ouverte pourrait faciliter la prospection et l'évaluation des sites et laisser le choix aux individus pour se positionner (ANNEXE 3).

Les zones de ruissellement ne semblent pas affecter significativement la fidélité des individus à ces zones, et les individus occupant ces sites présentent en effet une tendance à la fidélité. L'observation des zones sur le terrain permet de constater que le ruissellement de l'eau est généralement canalisé entre et par les blocs rocheux, ce qui permet de conserver certaines surfaces sèches au sein de ces sites. Toutefois, l'orientation et l'intensité des précipitations modifient le trajet d'écoulement de l'eau, et donc la localisation de ces surfaces sèches. Cette hétérogénéité granulométrique du sol permettrait donc aux individus d'adapter leurs positions par l'intermédiaire micro-déplacements (centimétriques) au gré des conditions météorologiques et permettrait l'incubation de l'œuf sur des surfaces moins impactées par le ruissellement de l'eau (Fig.47). Ainsi, certains individus s'attacheraient à revenir sur des zones considérées comme « inondables ou de ruissellement », mais pour d'autres raisons, non expliquées, que la qualité exclusive de l'habitat.

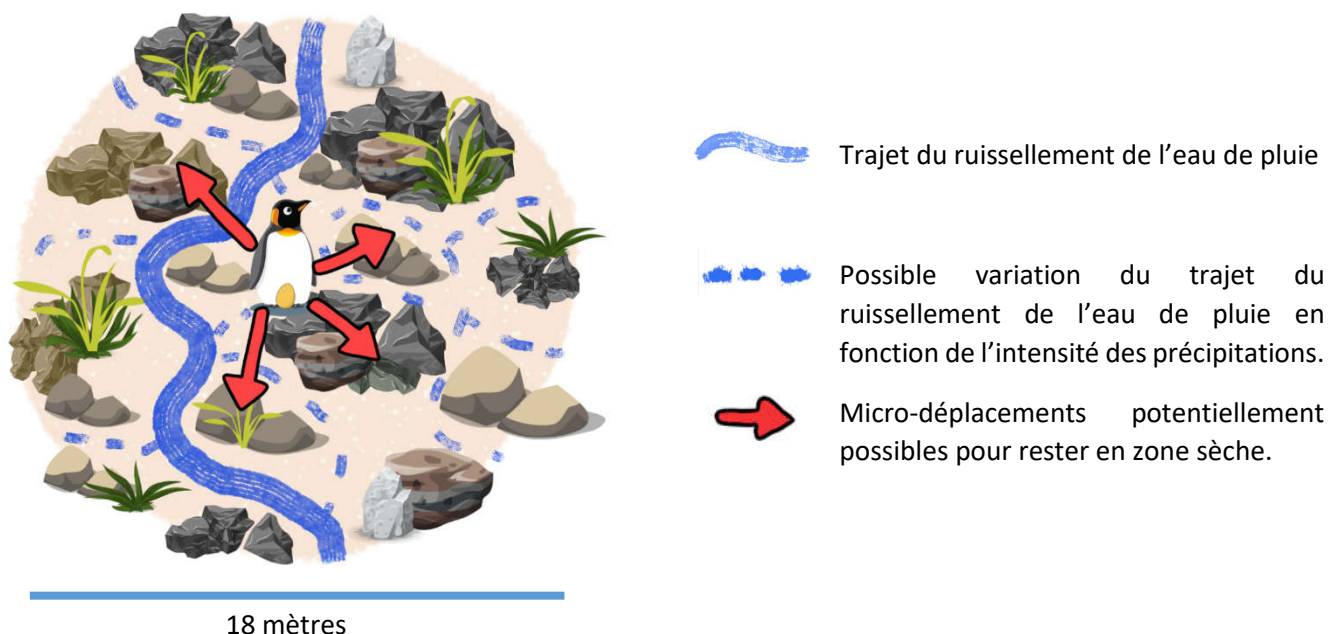


Figure 47 : Schématisation des micro-déplacements en fonction du ruissellement de l'eau.

L'influence des autres paramètres environnementaux testés sur la fidélité (vent, infestation par les tiques, zones surplombées, distance à la route) sont non significatifs et présentent des coefficients de régression faibles voir nuls. A noter, les résultats non significatifs concernant l'influence du taux d'infestation de tiques vont dans le sens des résultats observés par Gautier-Clerc et collègues (2003) qui avaient testé la fidélité des individus à plus grande échelle, sur des zones de 100 m². L'absence d'influence concernant la distance à la route et les zones surplombées semble indiquer que les activités logistiques et scientifiques sur le terrain ont un impact limité sur les manchots et ne modifient pas ou peu la sélection du site de reproduction des individus.

- Paramètres biologiques et histoire de vie des individus

L'une des premières hypothèses étayées par la bibliographie chez d'autres espèces d'oiseaux (Vergara et al. 2006 ; Riding et Belthoff 2018) est que le succès reproducteur d'un individu sur un site spécifique joue sur le choix de revenir sur ce site l'année suivante. Cependant, chez le manchot royal, nous constatons que la date d'arrivée sur la colonie, pour entamer une nouvelle saison reproduction, va influencer très fortement la fidélité au site : une arrivée précoce (qui concerne en majorité des individus en échec l'année précédente) n'influence pas significativement la fidélité ; et à l'inverse, une arrivée tardive (qui concerne en majorité des

individus en succès l'année précédente) entraîne un changement de position dans la colonie. Ces résultats semblent donc, au premier abord, contradictoires avec l'hypothèse d'une forte fidélité au site de reproduction antérieur en cas de succès reproducteur. Toutefois, l'étude du ratio succès/échec, bien que non significatif (en effet, dû à l'alternance des succès/échecs reproducteurs caractéristique de cette espèce, la majorité des ratios calculés oscillent autour de 0,5), montre une tendance à la fidélité. La fidélité au site de reproduction semble donc être soumise à une dualité entre le succès reproducteur de l'année précédent et la date de début de reproduction tardive de l'année suivante. Dans le cas d'un succès reproducteur, les individus tenteraient de revenir sur leur ancien site de reproduction, mais seraient limités par leur arrivée tardive et l'occupation de l'espace par d'autres couples.

Le sexe des individus joue également un rôle important quant à la fidélité au site de reproduction. Les mâles ont tendance à plus se déplacer que les femelles. Ce résultat diffère des premières observations de Barrat (1976) qui estimait qu'il n'y avait pas de différence de fidélité significative entre les mâles et les femelles. De plus, chez plusieurs espèces de manchots, il a été observé une dispersion égale ou plus grande chez les femelles (chez le manchot Adélie, Ainley 1984 ; chez le gorfou macaroni (*Eudyptes chrysolophus*), Williams et Rodwell 1992 ; chez le Gorfou de fiordland (*E. pachyrhynchus*) St Clair et al. 1999). La différence de fidélité que nous observons pourrait provenir du système de reproduction particulier des manchots royaux lié à l'absence d'élaboration de nid de la part du mâle. Le taux de divorces a été estimé à 50 % dans le cas d'une arrivée sur la colonie synchrone des deux anciens partenaires, et plus de 80 % dans le cas d'une arrivée asynchrone (Olsson 1998). Ces résultats pourraient mettre en lumière la difficulté des individus pour retrouver leur partenaire. Nous faisons l'hypothèse que les mâles et les femelles reviennent parader et chercher leurs anciens partenaires sur le même site de reproduction que l'année précédente. Si les deux individus se retrouvent rapidement et si la/les reproductions passées se sont soldées par un succès, la femelle pourrait choisir à nouveau son ancien partenaire.

Comme nous l'avons observé (Fig.23(B), Résultat partie 1), les femelles initient très rapidement une reproduction une fois arrivées sur la colonie. Cette rapidité pourrait être motivée par le coût énergétique imposé pour la gestation d'un œuf (Olsson 1998). Les femelles pourraient faire prévaloir la rapidité d'une reproduction avec un mâle voisin, plutôt qu'attendre son ancien partenaire. Les individus mâles, à l'inverse, mettent plus de temps à

initier leur reproduction une fois arrivée sur la sous-colonie ANTAVIA. Ce délai pourrait être lié à la recherche et l'attente de leur ancien partenaire ou encore à la forte compétition entre les mâles lors des parades nuptiales (Keddar et al. 2013) lié à un sexe-ratio biaisé (Bordier et al. 2014). Dans le cas où le mâle ne retrouve pas son ancienne partenaire, il se déplacerait pour parader auprès des femelles environnantes et disponibles.

Enfin, plus le nombre d'années entre la localisation des deux sites augmente, et plus la fidélité au site initial diminue. Le faible coefficient de régression pour la variable « Période », observé dans la Figure 45, laisse supposer un changement progressif au cours des années et non un changement brutal de site lors de saisons de reproduction successives.

3.4 Conclusion et perspectives

La structuration spatiale et temporelle des colonies des manchots royaux est influencée par différents paramètres : **la ressource alimentaire, la qualité de l'habitat** pouvant varier en fonction de la météorologie, **le système de reproduction** (qui s'étend sur plus d'un an), **l'expérience des individus, la disponibilité des sites lors des dates d'arrivée sur la colonie pour une nouvelle reproduction, et les sites de reproduction sélectionnés dans le passé.** Nous mettons en lumière la complexité des systèmes coloniaux.

Nos résultats mettent en évidence une avancée progressive de la phénologie de la colonie de manchots royaux de la Baie Du Marin. Ces débuts de cycle plus précoce pourraient être liés à des variations de la disponibilité alimentaire en mer mais également favorisés par la diminution progressive des précipitations observées depuis 30 ans. Notamment la diminution des précipitations en début de saison estivale, qui, grâce à l'assèchement du sol, faciliterait l'implantation des premiers reproducteurs sur la colonie.

La structuration des colonies de manchots royaux est en grande partie impactée par l'asynchronie des dates de reproduction imposée par la longueur du cycle reproducteur et la fidélité au site de reproduction antérieur.

- La position des individus n'est pas aléatoire dans la colonie. Nous confirmons l'existence d'une fidélité au site de reproduction antérieur bien que cette fidélité ne soit pas systématique. Elle permettrait de retrouver un environnement social connu, et de diminuer le risque d'expérimenter un site inconnu. Bien qu'aucune étude n'existe à ce jour chez les manchots royaux, l'importance de la stabilité de l'incubation de l'œuf et son influence sur la qualité de la croissance des poussins ont été démontrées chez certaines espèces telles que la poule (Moreng et Bryant 1959 ; Noiva et al. 2014 ; Bertin et al. 2018). La sélection du site pourrait donc être motivée par des critères permettant une incubation stable de l'œuf, tel que les sites non soumis à des inondations. Nos résultats montrent également que les individus ne restent pas fidèles à un même site toute leur vie : cette variabilité peut être expliquée par l'absence de nid et donc de repères environnementaux bien définis.

- L'asynchronie entraîne une arrivée progressive des individus en début et au cours de la saison de reproduction. L'établissement des premiers clusters d'individus reproducteurs dans des zones spécifiques de la colonie et l'occupation progressive des zones par les manchots au cours de la saison suggèrent qu'il existe une influence de l'hétérogénéité de l'habitat sur la répartition des individus au sein des colonies de reproduction.

Cependant, l'utilisation et la fidélité de certains individus de zones non optimales nous laissent supposer que la qualité l'habitat n'est pas le seul critère utilisé pour sélectionner un site dans la colonie. Des stratégies de type « bet-hedging » et des mécanismes sociaux, tels que de la compétition, pourraient également rentrer en jeu. Nos résultats suggèrent l'existence d'une compétition intra-spécifique pour des zones centrales de meilleure qualité, les individus les moins expérimentés se retrouvant plus en périphérie que des individus plus âgés. Cette compétition serait liée aux risques de prédation plus élevés en périphérie. Il apparaît alors une structuration générale de la colonie également liée à certains paramètres biologiques, tels que l'âge.

La structuration de la colonie est facilitée par l'absence d'établissement de nid. Cette particularité est en premier lieu expliquée par la bibliographie comme une économie de temps et d'énergie pour faire face à la longueur du cycle reproducteur (Stonehouse 1953 et 1960). Nos résultats suggèrent également que cette absence de nid permet aux individus une certaine flexibilité pour réaliser de petits déplacements en fonction des aléas environnementaux intervenant au cours d'une saison de reproduction. Elle permet aussi d'optimiser la forme de la colonie et l'occupation des meilleurs sites au cours du temps tout en conservant une densité moyenne nécessaire pour limiter les prédateurs.

Le manque d'homogénéité concernant les possibilités d'échantillonnage des individus au sein des colonies de manchots royaux est actuellement un frein à la compréhension des mécanismes opérant à l'échelle globale de la colonie.

Nos résultats indiquent que les zones échantillonnées en périphérie sont surreprésentées par les individus de moins de 8 ans et à l'inverse sous-représentées par les individus âgés entre 11-14 ans. La densité des individus ne permet pas de pénétrer et d'échantillonner le centre des clusters dont la qualité de l'habitat est supposée être meilleure. Il est donc probable que le comportement de fidélité au site de reproduction des individus plus centraux soit différent de celui observé en périphérie, et donc, à ce stade de l'étude, nous ne pouvons pas généraliser nos résultats à l'échelle de la colonie.

Solution => Afin de poursuivre les travaux présentés dans ce mémoire, il serait important d'identifier plus d'individus centraux et d'augmenter leur localisation par trilatération pour étudier leur fidélité en lien avec leurs caractéristiques grâce à notre base de données (*i.e.*, sexe, âge, dates d'arrivée sur la colonie et dates de reproduction, mais également ratio succès/échec).

Au vu de nos résultats actuels et de la bibliographie, nous pouvons faire l'hypothèse que les individus âgés de 11 à 14 ans pourraient être surreprésentés en région centrale de la colonie, pour deux raisons :

- a) Ils seraient dans une phase optimale de leur cycle de vie, leur expérience permettant d'optimiser leur condition corporelle, ce qui leur fournirait un certain avantage dans la sélection d'un site de reproduction « central » considéré comme plus coûteux à défendre. En effet, il a été démontré que les individus centraux étaient plus agressifs que les individus périphériques (Côté 2000).
- b) Une étude de Le Vaillant et collègues, publiée en 2013, montre que l'âge et le sexe des manchots royaux influencent leur performance de recherche alimentaire en mer. Dans cette étude, les individus âgés de 9 ans étaient plus performants que les individus âgés de 5 ans. Nos individus âgés de 11 à 14 ans auraient donc des capacités optimales de chasse en mer, leur permettant d'accélérer les soins parentaux de leur poussin de l'année précédente, la restauration de leurs réserves énergétiques avant la reproduction, et donc de s'implanter précocement dans la colonie lorsque les zones centrales sont encore disponibles.

Philopatrie, fidélité et panmixie facilitées par l'asynchronie des dates de reproduction

Malgré un fort taux de philopatrie, les colonies de manchots royaux conservent une diversité allélique élevée (Cristofari et al. 2018 ; Clucas et al. 2016). Outre la dispersion natale, l'asynchronie des dates de début de reproduction favoriserait également le brassage génétique. En effet, un individu venant se reproduire sur son site habituel serait en capacité de retrouver d'anciens partenaires connus, mais aussi de nouveaux voisins qui, jusqu'à présent, initiaient leur reproduction lors de périodes différentes.

La fidélité « spatiale » serait-elle une contrainte pour la sélection du partenaire ?

L'influence des interactions sociales

Les connaissances sur les stratégies de reproduction de cette espèce restent encore trop partielles, notamment en ce qui concerne la période entre la mue et la sélection du partenaire sexuel, mais aussi sur l'influence de l'environnement social sur la fidélité au site de reproduction. En effet, les travaux précédents se sont attachés à définir les critères de sélection sexuelle d'un point de vue qualitatif, mais aucune étude n'intègre dans cette sélection certains paramètres tels que les traits d'histoire de vie, les localisations passées de l'individu reproducteur, ni les zones visitées pour chercher un ancien ou nouveau partenaire.

Solution => Au vu des résultats obtenus, la prochaine étape serait d'étudier la structuration sociale des colonies de manchots royaux en intégrant la fidélité aux sites de reproduction à plus fine échelle (centimétrique). Le GNSS ne permettant pas actuellement une telle résolution, l'utilisation d'un quadrillage dans une zone restreinte serait à tester. Nous proposons un protocole en ANNEXE 4 qui permettrait d'initier cette étude.

L'existence d'une fidélité au site de reproduction des mâles et des femelles, alors que le taux de fidélité interannuel des couples est faible (Olsson 1998), nous indique que la sélection des partenaires n'est pas aléatoire dans la colonie, mais plutôt réalisée entre individus voisins. La fidélité au site de reproduction pourrait donc également jouer un rôle dans la sélection des partenaires potentiels en permettant la mémorisation des chants et l'évaluation de la qualité des individus reproducteurs voisins en vue de la sélection du partenaire pour les saisons suivantes. Cependant, les stratégies mises en place permettant la rencontre des partenaires lors de la parade nuptiale restent au jour d'aujourd'hui largement inconnues.

Nous savons que les manchots royaux utilisent des signaux acoustiques pour se reconnaître et s'évaluer (Kriesell et al. 2021), leur chant intègre de nombreuses informations dont une signature vocale unique permettant aux individus d'un même couple ou parents-poussin de se retrouver (Aubin et Jouventin 2002). Nous faisons l'hypothèse que les individus cherchent dans un premier temps à parader sur ou proche d'anciennes zones de reproduction. Si les anciens partenaires ou les anciens voisins ne sont pas présents, l'individu prospecte alors la colonie à leur recherche en émettant des vocalisations. S'ils se retrouvent, les individus évaluent leur qualité au travers de parades nuptiales mettant en valeur leurs ornements (taille et coloration des tâches auriculaires et de la mandibule inférieure du bec) considérés comme des signaux honnêtes de la qualité individuelle (Nolan et al. 2010 ; Dobson et al. 2011 ; Schull et al. 2016), avant de se diriger et de se positionner potentiellement ensemble sur leur site de reproduction antérieur.

Perspectives :

Malgré l'observation de comportements souvent représentés dans le monde animal, tels que la philopatrie (Greenwood 1980) ou la fidélité des individus à leur partenaire et sites de reproduction antérieurs, les colonies de reproduction sont encore aujourd'hui des systèmes dont la compréhension reste limitée parmi la diversité des organisations existantes.

Chaque système colonial (et au sein même d'une espèce) s'adaptera différemment en fonction de la biologie de l'espèce et des pressions environnementales. Par exemple, une organisation trop structurée pourrait ne pas permettre aux individus d'adapter leurs positions suffisamment rapidement face aux changements de leur environnement (biotiques tels que la taille de la colonie et/ou une variation de la pression de prédation ; et abiotique tels que des variations climatiques à des pas de temps rapides). Un phénomène d'hystérésis¹³ pourrait alors être susceptible de piéger la colonie dans une organisation sous-optimale au cours du temps (McDowall et Lynch 2019).

Comme expliqué par Francesiaz et collègue (2017), l'une des principales difficultés est de démêler l'effet d'une simple fidélité spatiale passive de l'effet du choix d'un individu de

¹³ Le phénomène d'hystérésis correspond au décalage dans le temps entre la modification de l'environnement et son effet sur les populations

maintenir des associations avec des individus spécifiques au cours des années (Burger 1984 ; Haymes et Blokpoel, 1978 ; Prévot-Julliard et Lebreton, 1999 ; McKinnon et al. 2006).

Aujourd'hui, grâce aux suivis à long terme de colonies de différentes espèces animales et au développement d'outils technologiques appropriés (génétique, capteurs embarqués, etc.), nous commençons tout juste à entrevoir la finesse des mécanismes régulant le fonctionnement de ces entités. Par exemple, la possibilité d'investiguer les structurations génétiques liées à la fidélité des individus pour leur site de reproduction antérieur permet une meilleure compréhension des interactions sociales. Les individus seraient par exemple susceptibles de rester groupés dans la colonie entre apparentés et de prodiguer des soins alloparentaux aux poussins de leurs voisins. Cette organisation aurait pour effet d'augmenter la valeur sélective des individus par des processus indirects (Leedale et al. 2018).

La persistance de certains systèmes coloniaux semble influencée par la qualité des liens sociaux. Par exemple, une étude menée durant 25 ans sur la mouette d'Audouin (*Ichthyæetus audouinii*) montre l'importance de la stabilité de l'environnement sur la viabilité de leurs colonies (Genovart et al. 2020). Une perturbation de l'environnement provoque en effet une altération des liens sociaux, qui aura de graves répercussions sur la dynamique d'une colonie. Afin d'obtenir une meilleure compréhension de la structuration des colonies de reproduction, il est également nécessaire d'étudier les interactions sociales en dehors des périodes de reproduction, par exemple, durant les phases migratoires, d'hivernages ou de chasses. Il a par exemple été démontré chez la mésange charbonnière (*Parus major*) des associations plus fortes lors des reproductions entre individus associés durant la période hivernale (Firth et Sheldon 2016).

La structuration spatiale et sociale des colonies serait également susceptible de permettre l'établissement d'une intelligence collective (Couzin 2009). Cette dernière pourrait être un avantage et permettre une meilleure flexibilité des comportements individuels grâce à l'apprentissage et la transmission d'informations entre individus du même groupe. Les individus naïfs bénéficieraient ainsi d'une transmission d'informations de la part des individus expérimentés. L'étude des trajets réalisés par des pigeons voyageurs (*Columba livia*) met en évidence un comportement pro-actif des individus naïfs, guidés par les individus

expérimentés, pour la recherche du meilleur trajet. Ce système permettrait d'optimiser les dépenses énergétiques du groupe entier (Sasaki et Biro 2017).

Il est également important de poursuivre l'étude fine des phénomènes de dispersion (intra et inter colonial). L'importance de l'hétérogénéité individuelle n'est pas encore suffisamment prise en compte dans la structuration des colonies animales et leur adaptation face au changement de l'environnement, bien que déjà souligné par Bekkof en 1977. Les mouvements et événements de dispersion que les individus sont susceptibles de réaliser au cours de leur vie semblent varier en fonction de leur statut et expérience (Clobert et al. 2001 ; 2004)

Intégrer à notre étude les perspectives précédemment citées nous permettrait une meilleure compréhension des mécanismes intervenants pour le positionnement des individus dans la colonie.

4 Bibliographie

Adams N.J., Klages NT., (1987). *Seasonal variation in the diet of the King Penguin (Aptenodytes patagonicus) at sub -antarctic Marion Island*. Land.: 212, 303-324.

Akçay, E., & Roughgarden, J. (2007). *Extra-Pair Paternity in Birds: Review of the Genetic Benefits*. Evolutionary Ecology Research, 9 (5), 855-868.

Alexander R.D., (1971). *The search for an evolutionary philosophy of man*. R.Soc. Victoria Proc. 84: 99-120.

Alexander R.D., (1974). *The evolution of social behavior*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-83.

Ancel A., Beaulieu M., Gilbert C., (2013) *The different breeding strategies of penguins: a review*. Comptes Rendus Biologies, Elsevier Masson: 336, 1-12.

Ainley DG., LeResche RE., Sladen WJL., Anthony J., (1984). *Breeding biology of the Adelie Penguin*. The Auk: 101(4), 907-908.

Aubin T., Jouventin P., (2002). *How to vocally identify kin in a crowd: The penguin model*. Advances in the Study of Behavior.: 31, 243-277.

Ballard G., Toniolo V., Ainley DG., Parkinson CL., Arrigo KR., Trathan PN., (2010). *Responding to climate change: adelie penguins confront astronomical and ocean boundaries*. Ecology.: 91, 2056-2069.

Barrat A., (1976). *Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du manchot royal (Aptenodytes patagonicus) des îles Crozet*. Comité National Français des Recherches Antarctiques : 40, 9-5.

Barbraud C., Delord K., Bost C., Chaigne A., Marteau C., Weimerskirch H., (2020). *Population trends of penguins in the French Southern Territories*. Polar Biology : 43, 835-850.

Becker, Peter H., (1995). *Effects of Coloniality on Gull Predation on Common Tern (Sterna Hirundo)*. Chicks. Colonial Waterbirds: 18(1), 11-22.

Beckmann C., Biro P-A., Martin K., (2015). *Hierarchical analysis of avian re-nesting behavior: mean, across-individual, and intra-individual responses*. Behav Ecol Sociobiol.: 69, 1631-8.

Belopol'skii L.O., (1957). *Ecology of sea colony birds of the Barents Sea*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem: 346pp. (Translated from Russian 1961).

Bertin A., Calandreau L., Meurisse M., Georgelin M., Palme R., Lumineau S., Houdelier C., Darmaillacq A-S., Dickel L., Colson V., Cornilleau F., Rat C., Delaveau J., Arnould C., (2018). *Incubation temperature affects the expression of young precocial birds' fear-related behaviours and neuroendocrine correlates*. Scientific Reports: 8. 1857.

Bewick S., Cantrell R. S., Cosner C., Fagan, WF., (2016). *How Resource Phenology Affects Consumer Population Dynamics*. Am. Nat.: 187, 151-16.

Blomberg S.P., Garland T., Ives A.R., (2003). *Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile*. *Évolution* : 57, 717-745.

Bordier C., Saraux C., Viblanc V-A., Gachot-Neveu H., Beaughey M., Le Maho Y., Le Bohec C., (2014). *Inter-Annual Variability of Fledgling Sex Ratio in King Penguins*. *PLoS ONE* 9(12): e114052.

Bost C., Charrassin J-B., Clerquin Y., Ropert-Coudert Y., Le Maho Y., (2004). *Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter*. *Marine Ecology-progress Series*: 283, 293-297.

Bost C., Karine D., Barbraud C., Cherel Y., Pütz K., (2012). *King Penguin*.

Boulinier T., Danchin E., (1997). The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology*: 11, 505-517.

Boulinier T., Nichols J., Sauer J. Hines J., Pollock K., (1998). *Estimating Species Richness: The Importance of Heterogeneity in Species Detectability*. *Ecology*: 79, 1018-1028.

Bowler D., Benton T., (2005). *Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics*. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*: 80, 205-25.

Bradbury JW., (1981). *The evolution of leks*. Alexander RD, Tinkle D (eds) *Evolution of social behaviour: hypotheses and empirical tests*. Chiron Press (New York): 138-169.

Brown CR., Brown MB., (1996). *Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior*. Chicago, IL, University of Chicago Press.

Brown CR., Brown MB., (1999). *The evolution of coloniality: The importance of colony size*. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban*: 1293-1303. Johannesburg: BirdLife South Africa.

Buechner H., (1963). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. V. C. Wynne-Edwards. *The Auk*: 80, 208-209.

Burger J., (1984). *Colony Stability in Least Terns*. *The Condor*: 86(1), 61-67.

Cézilly F., Dubois F., Pagel M., (2000). *Is mate fidelity related to site fidelity? A comparative analysis in Ciconiiforms*. *Animal behaviour*: 59, 1143-1152.

Challet E., Bost C., Handrich Y., Gendner J-P., Le Maho Y., (2009). *Behavioural time budget of breeding king penguins (Aptenodytes patagonica)*. *Journal of Zoology*: 233, 669-681.

Cherel Y., Verdon C., Ridoux V., (1993). *Seasonal importance of oceanic myctophids in King Penguin diet at Crozet Island*. *Polar Biology*: 13, 355-357.

Cherel Y., Ridoux V., (2008). *Prey species and nutritive value of food fed during summer to King Penguin Aptenodytes patagonica chicks at Possession Island, Crozet Archipelago*. *Ibis* : 134, 118-127.

Cherel Y., Parenteau C., Bost C., (2018). *Stable isotopes document the winter foraging ecology of king penguins and highlight connectivity between subantarctic and Antarctic ecosystems*. Ecology and Evolution: 8(5), 2752-2765.

Clobert J., Danchin E., Dhondt AA., Nichols JD., (2001). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford,UK.

Clobert J., Ims R., Rousset F., (2004). *Causes, Mechanisms and Consequences of Dispersal*. 10.1016/B978-0123 23448-3/50015-5.

Clucas G., Younger J., Kao D., Rogers A., Handley J., Miller G., Jouventin P., Nolan P., Gharbi K., Miller K., Hart T., (2016). *Dispersal in the sub-Antarctic: King penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range*. BMC Evolutionary Biology: 16(1), 211.

Clutton-Brock TH., Price OF., Maccoll ADC., (1992). *Mate Retention, Harassment, and the Evolution of Ungulate Leks*. Behavioral Ecology 3: 234–242.

Côté S., (2000). *Aggressiveness in King Penguins in relation to reproductive status and territory location*. Animal Behaviour: 59, 813-821.

Couzin LD., (2009). *Collective cognition in animal groups*. Trends in cognitive Sciences: 13(1), 36-43.

Cristofari R., Trucchi E., Whittington J., Vigetta S., Gachot-Neveu H., et al., (2015). *Spatial Heterogeneity as a Genetic Mixing Mechanism in Highly Philopatric Colonial Seabirds*. PLoS ONE, Public Library of Science: 10(2).

Cristofari R, Liu XM, Bonadonna F, Cherel Y, Pistorius P, Le Maho Y, Raybaud V, Stenseth NC, Le Bohec C, Trucchi E., (2018). *Climate-driven range shifts of the king penguin in a fragmented ecosystem*. Nat Clim Change: 8, 245-251.

Danchin E., Wagner R., (1997). *The Evolution of Coloniality: the Emergence of New Perspectives*. Trends in ecology & evolution: 12(9), 342-7.

Davies NB., (1991). *Mating systems*. In: Krebs JR and Davies NB (eds) Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach: 3rd edn, 263-294.

Delord K., Barbraud C., Weimerskirch H., (2004). *Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence?* Polar Biology: 27, 793-800.

Descamps S., Gauthier-Clerc M., Gendner JP., Le Maho Y., (2002). *The annual cycle of unbanded king penguins Aptenodytes patagonicus on Possession Island (Crozet)*. Avian Science : 2, 87-98.

Descamps S., Gauthier-Clerc M., Le Bohec C., Gendner JP., Le Maho Y., (2005). *Impact of predation on king penguin Aptenodytes patagonicus in Crozet Archipelago*. Polar Biology: 28, 303-310.

Descamps S., Le Bohec C., Le Maho, Y., Gendner JP., Gauthier-Clerc M., (2009). *Relating Demographic Performance to Breeding-Site Location in the King Penguin*. The Condor: 111, 81-87.

Dobson F., Couchoux C., Jouventin P., (2011). *Sexual Selection on a Coloured Ornament in King Penguins*. Ethology: 117.

Draulans D., (1988). *The importance of heronries for mate attraction*. Ardea: 76.

Emlen S., Oring L.W., (1977). *Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems*. Science (New York): 197, 215-23.

DuVal E., Kempenaers B., (2008). *Sexual selection in a lekking bird: The relative opportunity for selection by female choice and male competition*. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society. 275. 1995-2003. 10.1098/rspb.2008.0151.

Emslie S., Karnovsky, N., Trivelpiece W., (1995). *Avian predation at penguin colonies on King George Island, Antarctica*. The Wilson Bulletin: 107.

Firth JA., Sheldon BC., (2016). *Social carry-over effects underpin trans-seasonally linked structure in a wild bird population*. Ecol Lett.: 19, 1324-1332.

Francesiaz C., Farine D., Laforge C., Béchet A., Sadoul N., Besnard A., (2017). *Familiarity drives social philopatry in an obligate colonial breeder with weak interannual breeding-site fidelity*. Animal Behaviour: 124, 125-133.

Franks N., Sendova-Franks A., (2000). *Queen transport during ant colony emigration: A group-level adaptive behavior*. Behavioral Ecology: 11, 315-318.

Frederiksen M., Harris M., Daunt F., Rothery P., Wanless S., (2004). *Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species*. Global Change Biology: 10, 1214 - 1221.

Gauthier-Clerc M., Le Maho Y., Gendner JP., Durant J., Handrich Y., (2001). *State-dependent decisions in long term fasting King Penguins Aptenodytes patagonicus during reproduction*. Animal Behaviour: 62, 661-669.

Gauthier-Clerc M., Mangin S., Le Bohec C., Gendner JP., Le Maho Y., (2003). *Comparison of behaviour, body mass, haematocrit level, site fidelity and survival between infested and non-infested king penguin Aptenodytes patagonicus by ticks Ixodes uriae*. Polar Biology: 26, 379-382.

Gauthier-Clerc M., Gendner J., Ribic C., Fraser W., Woehler E., Descamps S., Gilly C., Le Bohec, C., Le Maho Y., (2005). *Long-term effects of flipper bands on penguins*. Proceedings. Biological sciences. The Royal Society: 271. Suppl 6. S423-6.

Gendner JP., Gauthier-Clerc M., Le Bohec C., Descamps S., LeMaho Y., (2005). *A new application for transponders in studying penguins*. Journal of Field Ornithology: 76, 138-142.

- Genovart M., Gimenez O., Bertolero A., Choquet R., Oro D., Pradel R., (2020). *Decrease in social cohesion in a colonial seabird under a perturbation regime*. Scientific Reports. 10.
- Gilbert C., Robertson G., Le Maho Y., Naito Y., Ancel A., (2006). *Huddling behavior in emperor penguins: Dynamics of huddling*. Physiology & behavior: 88, 479-88.
- Greenwood P.J., (1980). *Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals*. Anim. Behaviour: 28, 1140-62.
- Greenwood P.J., Harvey P.H., (1982). *The Natal and Breeding Dispersal of Birds*. Annual Review of Ecology and Systematics: 13(1), 1-21.
- Grinnell J., (1917). *The niche-relationships of the California Thrasher*. The Auk: 34, 427-433.
- Haymes T.G., Blokpoel H., (1978). *Seasonal Distribution and Site Tenacity of the Great Lakes Common Tern*. Bird-Banding: 49(2), 142-151.
- Hunter F., Petrie M., Otronen M., Birkhead T., Moller A., (1993). *Why do females copulate repeatedly with one male?* Trends in ecology & evolution: 8, 21-6.
- Gunnarsson T.G., Gill J.A., Sigurbjörnsson T., Sutherland W.J., (2004). *Pair bonds: arrival synchrony in migratory birds*. Nature: 431(7009): 646.
- Handrich Y., (1989). *Incubation Water Loss in King Penguin Egg. I. Change in Egg and Brood Pouch Parameters*. Physiological Zoology: 62(1), 96-118.
- Hindell M., Bradshaw C., Brook B., Fordham D., Kerry K., Hull C., McMahon C., (2012). *Long-term breeding phenology shift in royal penguins*. Ecology and evolution: 2, 1563-71.
- Hui X., Ma Z.J., (2010). *Six hypotheses of protandry in migratory birds and study hotspots in the future*. Dongwuxue Yanjiu. Zoological Research: 31(4): 446-52.
- Huntington C.E., (1951). *Ortstreue and Subspecies Formation in the Pied Flycatcher*. Ecology: 32(2), 352-355.
- Johannesen E., Perriman L., Steen H., (2002). *The effect of breeding success on nest and colony fidelity in the Little Penguin (Eudyptula minor) in Otago, New Zealand*. Emu: 102(3).
- Keddar I., Andris M., Bonadonna F., Dobson F., (2013). *Male-Biased Mate Competition in King Penguin Trio Parades*. Ethology: 119, 389-396.
- Kodric-Brown, A., Brown J., (1987) *Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex*. Evol Ecol.: 1, 95-105.
- Kokko H., Gunnarsson T., Morrell L., Gill J., (2006). *Why do female migratory birds arrive later than males?* The Journal of animal ecology: 75, 1293-303.
- Kramer D.L., (1985). *Are colonies supraoptimal groups?* Animal Behaviour: 33, 1031.

Kriesell H., Aubin T., Planas-bielsa V., Benoiste M., Bonadonna F., Gachot-Neveu H., Le Maho, Y., Schull Q., Vallas B., Zahn S., Le Bohec C., (2018). *Sex identification in King Penguins Aptenodytes patagonicus through morphological and acoustic cues*. Ibis: 160.

Kriesell H., Aubin T., Planas-Bielsa V., Schull Q., Bonadonna F., Cornec C., Le Maho Y., Troudet L., Le Bohec C, (2021). *How king penguins advertise their sexual maturity*. Animal Behaviour : 177, 253-267.

Laaksonen T., (2004). *Hatching asynchrony as bet-hedging strategy – an offspring diversity hypothesis*. Oikos: 104(3), 616-620.

Lack D., (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen (London): xii + 409pp.

Landon C., Thouzeau C., Labbe H., Bulet P., Vovelle, F., (2004a). *Solution structure of spheniscin, a beta-defensin from the penguin stomach*. J Biol Chem 279, 30433-30439.

Le Bohec C., Durant J., Gauthier-Clerc M., Stenseth N., Park YH., Pradel R., Grémillet D., Gendner, JP., Le Maho Y., (2008). *King penguin population threatened by Southern Ocean warming*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America: 105, 2493-7.

Le Bohec C., Gauthier-Clerc M., Le Maho Y., (2005). *The adaptive significance of crèches in the King Penguin*. Animal Behaviour: 70, 527-538.

Le bouvier M., Chapuis J-L., Frenot Y., (2009). *Invasions au-dela des 40emes rugissants*. Dossier pour la science : 65.

Leedale A., Sharp S., Simeoni M., Robinson E., Hatchwell B., (2018). *Fine-scale genetic structure and helping decisions in a cooperatively breeding bird*. Molecular Ecology: 27.

Lehtonen J., Jaatinen K., (2016). *Safety in numbers: the dilution effect and other drivers of group life in the face of danger*. Behav Ecol Sociobiol 70, 449-458.

Lengagne T., Aubin T., Jouventin P., Lauga, J. (1999a). *Acoustic communication in a king penguin colony: Importance of bird location within the colony and of the body position of the listener*. Polar Biol. 21(4): 262–268.

Le Maho Y., Saraux C., Durant J., Viblanc V., Gauthier-Clerc M., Yoccoz N., Stenseth N., Le Bohec, C., (2011). *An ethical issue in biodiversity science: The monitoring of penguins with flipper bands*. Comptes rendus biologies : 334, 378-84.

Le Vaillant M., Le Bohec C., Prud'Homme O., Wienecke B., Le Maho Y., et al. (2013). *How age and sex drive the foraging behaviour in the king penguin*. Marine Biology, Springer Verlag: 160, 1147-1156.

Lewden A., Nord A., Bonnet B., Chauvet F., Ancel A, McCafferty D., (2020). *Body surface rewarming in fully and partially hypothermic king penguins*. Journal of Comparative Physiology: 190.

Lidicker W., (2010). *The Allee Effect: Its History and Future Importance*. The Open Ecology Journal: 3, 71-82.

Lima S., (2009). *Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation*. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society: 84, 485-513.

Mangin S., Gauthier-Clerc M., Frenot Y., Gendner J.P., Le Maho Y., (2003). *Ticks Ixodes uriae and the breeding performance of a colonial seabird, king penguin Aptenodytes patagonicus*. Journal of Avian Biology: 34, 30-34.

Martin TE., (1995). *Avian Life-History Evolution in Relation to Nest Sites, Nest Predation, and Food*. Wildlife Biology Faculty Publications 19.

Mayor SJ., Guralnick RP., Tingley MW. et al., (2017). *Increasing phenological asynchrony between spring green-up and arrival of migratory birds*. Sci Rep.: 7(1902).

McDonald G., Engel N., Ratão S., Székely T., Kosztolanyi A., (2020). *The impact of social structure on breeding strategies in an island bird*. Sci Rep.: 10.

McDowall, PS., and Lynch, HJ., (2019). *When the “selfish herd” becomes the “frozen herd”: spatial dynamics and population persistence in a colonial seabird*. Ecology : 100(10).

McKinnon L., Grant Gilchrist H., Scribner KT., (2006). *Genetic evidence for kin-based female social structure in common eiders (Somateria mollissima)*. Behavioral Ecology: 17(4), 614-621.

McNicholl MK., (1975). *Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat*. Auk: 92, 98-104.

Moe B., Stempniewicz L., Jakubas D., Angelier F., Chastel O., Dinessen F., Gabrielsen GW., Hanssen F., Karnovsky NJ., Ronning B., et al., (2009). *Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic*. Mar. Ecol. Prog. Ser.: 393, 235-246.

Noiva RM., Menezes AC., Peleteiro MC., (2014). *Influence of temperature and humidity manipulation on chicken embryonic development*. BMC Vet Res.: 10, 234.

Morbey YE., Ydenberg RC., (2001). *Protandrous arrival timing to breeding areas: a review*. Ecol Lett.: 4,663-673.

Moreng RE., Bryant RL., (1954). *Effects of sub-freezing temperature exposure on the chicken embryo. 1. Survival and subsequent growth up to time of hatch*. Poultry Sci.: 33, 855-863.

Miller-Rushing AJ., Høye, TT., Inouye, DW., Post, E., (2010). *The effects of phenological mismatches on demography*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.: 365, 3177-86.

Nesterova A., Mardon J., Bonadonna F., (2009). *Orientation in a crowded environment: can King Penguin (Aptenodytes patagonicus) chicks find their creches after a displacement?* J Exp Biol.: 212, 210-216.

Nolan P., Dobson F., Nicolaus M., Karels T., McGraw K., Jouventin P., (2010). *Mutual Mate Choice for Colorful Traits in King Penguins*. *Ethology*: 116, 635-644.

Olsson O., (1996). *Seasonal Effects of Timing and Reproduction in the King Penguin: A Unique Breeding Cycle*. *Journal of Avian Biology*: 27(1), 7-14.

Olsson O., Brodin A., (1997). *Changes in King Penguin Breeding Cycle in Response to Food Availability*. *The Condor*: 99(4), 994-997.

Olsson O., (1998). *Divorce in King Penguins: Asynchrony, Expensive Fat Storing and Ideal Free Mate Choice*. *Oikos*: 83, 574-581.

Oring, LW., (1982). *Avian mating systems*. *Avian Biology*, Vol. 6, Academic Press (New York): 1-92.

Ortego J, Riordan EC, Gugger PF, Sork VL., (2012). *Influence of environmental heterogeneity on genetic diversity and structure in an endemic southern Californian oak*. *Mol Ecol.*: 21(13), 3210-23.

Péron G., Lebreton J-D., Crochet P-A., (2010). *Costs and benefits of colony size vary during the breeding cycle in Black-headed Gulls*. *Journal of Ornithology*: 151, 881-888.

Powell L., Frasch L., (2000). *Can nest predation and predator type explain some variation in avian breeding season dispersal distances?* *Behav. Ecol.*: 11.

Picman J. (1987). *Territory establishment, size, and tenacity by male red-winged blackbirds*. *Auk*: 104, 405-12.

Prévot-Julliard AC., Lebreton JD., (1999). *Spatial organization of foraging within a Black-headed Gull *Larus ridibundus* colony*. *Ibis*: 141, 144-149.

Rajon, E., Desouhant, E., Chevalier, M., Débias, F., Menu, F., (2014). *The Evolution of Bet Hedging in Response to Local Ecological Conditions*. *The American Naturalist*: 184(1), E1-E15.

Reynolds JD, (1996). *Animal breeding systems*. *Trends in Ecology and Evolution*: 11, 68-72.

Riding C., Belthoff J., (2018). *Breeding Dispersal By Burrowing Owls (*Athene cunicularia*) In Idaho*. *Journal of Raptor Research*: 52. 143-157.

Rodenhouse N., Sherry T., Holmes R., (1997). *Site-Dependent Regulation of Population Size: A New Synthesis*. *Ecology*: 78.

Rowley I., (1983). *Re-mating in birds*. In: Bateson P, editor. *Mate choice*. Cambridge: Cambridge University Press: 331-60.

Sasaki T., Biro D., (2017). *Cumulative culture can emerge from collective intelligence in animal groups*. *Nature Communications*: 8.

Seger J., Brockmann H., (1987). *What is Bet-Hedging*. *Oxf. Surv. Evol. Biol.*: 4.

Schull Q., Dobson F., Stier A., Robin J., Bize P., Viblanc V., (2016). *Beak color dynamically signals changes in fasting status and parasite loads in king penguins*. Behavioral Ecology.: 27.

St Clair CC., McLean IG., Murie JO., Phillipson SM., Studholme BJS., (1999). *Fidelity to nest site and mate in Fiordland Crested Penguins Eudyptes pachyrhynchus*. Marine Ornithology: 27, 37-41.

Stacey PB., Koenig WD., (1990). *Cooperative Breeding In Birds: Long Term Studies of Ecology and Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press: Pp xviii + 615.

Stonehouse B., (1953). *The Emperor Penguin Aptenodytes forsteri. I. Breeding behaviour and development*. Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Reports: 6.

Stonehouse B., (1960). *The King Penguin Aptenodytes patagonica of South Georgia. I. Breeding behaviour and development*. Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Reports: 23, 1-83.

Stillman RA., Cluttonbrock TH., Sutherland WJ., (1993). *Black-Holes, Mate Retention, and the Evolution of Ungulate Leks*. Behavioral Ecology, 4, 1-6.

Traulsen A., Nowak M., (2006). *Evolution of cooperation by multilevel selection*. Proceedings of the National Academy of Sciences: 103(29), 10952-10955.

Valone TJ., (1989). *Group foraging, public information, and patch estimation*. Oikos: 56, 357-363.

Valone TJ., Templeton JJ., (2002). *Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon*. Phil. Trans. R. Soc. Lond.: 357, 1549-1557.

Vergara P., Aguirre J., Fargallo J., Dávila J., (2006). *Nest-site fidelity and breeding success in White Stork Ciconia ciconia*. Ibis: 148, 672-677.

Vianna J., Fernandes F., Frugone M., Figueiró H., Pertierra L., Noll D., Bi K., Wang-Claypool C., Lowther A., Parker P., Le Bohec C., Bonadonna F., Wienecke B., Pistorius P., Steinfurth A., Burridge C., Dantas G., Poulin E., Simison B., Henderson J., Eizirik E., Nery M., Bowie R., (2020). *Genome-wide analyses reveal drivers of penguin diversification*. Proceedings of the National Academy of Sciences: 117(36), 22303-22310.

Viera V., Le Bohec C., Côté S., Groscolas R., (2006). *Massive breeding failures following a tsunami in a colonial seabird*. Polar Biology.: 29, 713-716.

Viera V., Viblanc A.V., Filippi-Codaccioni O., Côté S., Groscolas R., (2011). *Active territory defence at a low energy cost in a colonial seabird*. Animal Behaviour: 82, 69-76.

Wagner R., (1993). *The Pursuit of Extra-pair Copulations by Female Birds: A New Hypothesis of Colony Formation*. Journal of Theoretical Biology: 163(3), 333-346.

Weimerskirch H., Stahl JC., Jouventin P., (1992). *The breeding biology and population dynamics of King Penguins Aptenodytes patagonica on the Crozet Islands*. Ibis, 134: 107-117.

Weimerskirch H., Le Bouard F., Ryan P., Bost C., (2018). *Massive decline of the world's largest king penguin colony at Ile aux Cochons, Crozet*. Antarctic Science: 30, 236-242.

Williams TD., Rodwell S., (1992). *Annual Variation in Return Rate, Mate and Nest-Site Fidelity in Breeding Gentoo and Macaroni Penguins*. The Condor: 94(3), 636-645.

Wilson DS., Sober E., (1994). *Reintroducing group selection to the human behavioral sciences*. Behavioral and brain sciences: 17, 585-654.

Wittenberger JF., Hunt GLJ., (1985). *The adaptive significance of coloniality in birds*. Avian Biology (Academic Press, New York): 1-78.

West-Eberhard M. J., (1979). *Sexual selection, social competition, and evolution*. Proceedings of the American Philosophical Society, 123(4), 222–234

Woehler EJ., (1993). *The distribution and abundance of Antarctic and subantarctic penguins*. Cambridge, UK: Scientific Committee on Antarctic Research, Scott Polar Research Institute.

Zhour A., Ahmed D., Soulaymani A., Abderrazak K., Oukarroum A., (2016). *Etude de l'impact de la consanguinité sur la santé des descendants dans la population de Tiflet (Maroc)*. European Scientific Journal: 12, 143-159.

5 ANNEXES

ANNEXE 1 :

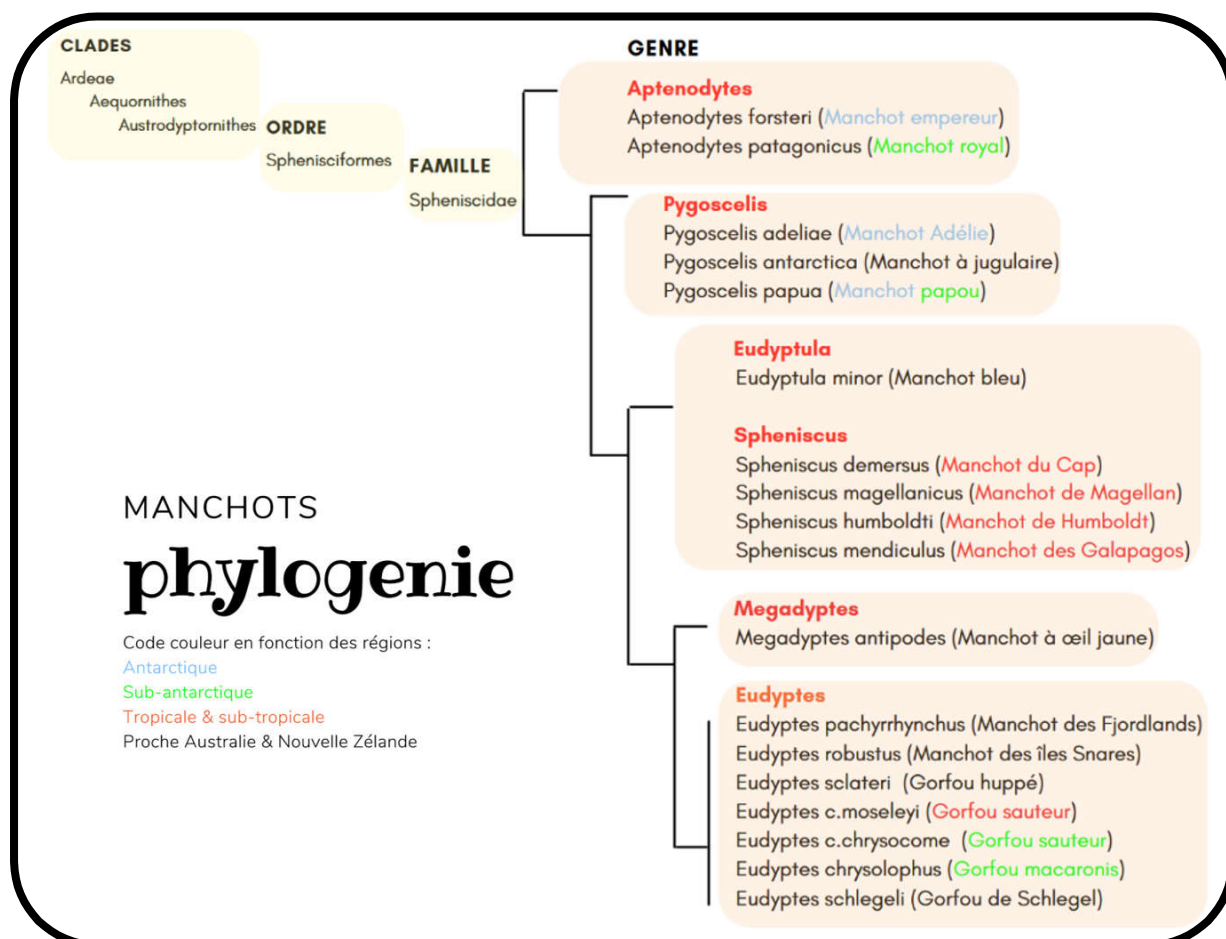


Figure ANNEXE 1 : Classification phylogénétique des Manchots et Gorfous. D'après (Bertelli et Giannini 2005 ; Jarvis et al. 2014)

ANNEXE 2 :

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) ['glmerMod']

Family: binomial (logit)

Formula : tab2\$Fidelity ~ tab2\$Period + tab2\$Age_Y1 + tab2\$Sexe + tab2\$Y1Y2_RatioSucces + tab2\$EL_Y1 + tab2\$EL_Y2 + (1 | tab2\$Individual)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
498.0	529.7	-241.0	482.0	380

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.7683	-0.6411	-0.4071	0.7919	2.1923

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tab2\$Individual	(Intercept)	1.381	1.175

Number of obs: 388, groups : tab2\$Individual, 145

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-1.57866	0.67217	-2.349	0.0188 *
tab2\$Period	0.12362	0.07295	1.695	0.0902 .
tab2\$Age_Y1	-0.01888	0.05160	-0.366	0.7144
tab2\$SexeM	0.73223	0.37191	1.969	0.0490 *
tab2\$Y1Y2_RatioSucces	-0.24617	0.54031	-0.456	0.6487
tab2\$EL_Y1L	0.36410	0.33720	1.080	0.2802
tab2\$EL_Y2L	0.53152	0.27665	1.921	0.0547 .

Signif. codes : 0 « *** » 0.001 « ** » 0.01 « * » 0.05 « . » 0.1 « » 1

Correlation of Fixed Effects:

	(Intr)	tb2\$Pr	t2\$A_Y	tb2\$SM	t2\$Y1Y	t2\$EL_Y1
tab2\$Period	-0.301					
tab2\$Age_Y1	-0.735	0.135				
tab2\$SexeM	-0.419	0.042	0.090			
tb2\$Y1Y2_RS	0.024	-0.305	-0.232	-0.001		
tab2\$EL_Y1L	-0.431	-0.175	0.136	-0.053	0.160	
tab2\$EL_Y2L	-0.305	0.178	0.081	0.045	-0.119	-0.020

ANNEXE 3 :

Résultats du modèle linéaire généralisé mixte de type binomial prenant en considération l'âge des individus :

$$Fidelité_i \sim B(n, p_i)$$

$$Logit(p_i) = \alpha + \beta Sexe_i + \gamma Période_i + \delta SuccèsR_i + \epsilon ArrivéeY2_i + \vartheta Age + \varepsilon_i$$

$$\varepsilon_i \sim N(\theta_j, \varphi)$$

ANNEXE 3 :



Figure ANNEXE 3 a) : Représentation de 4 Sous-zones sélectionnées en ANTAVIA.

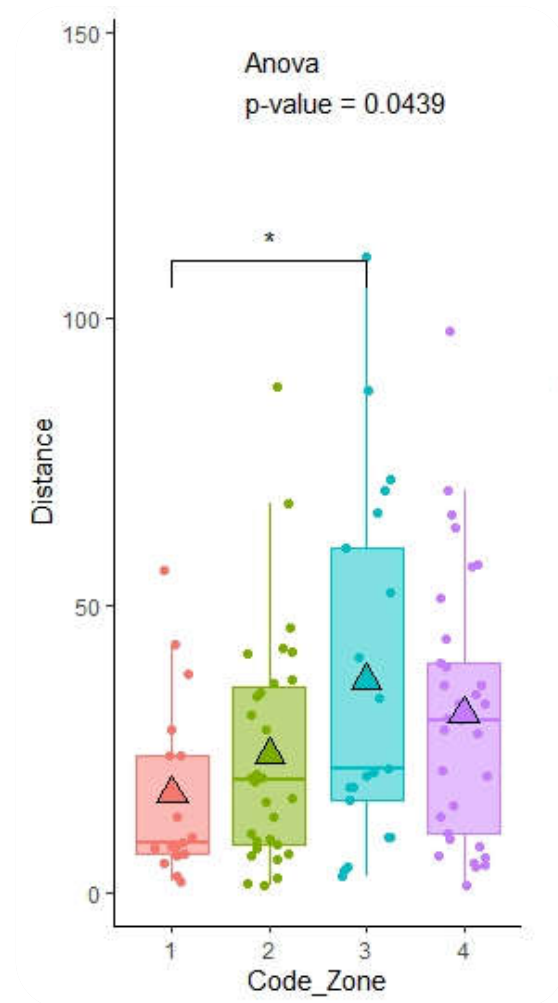


Figure ANNEXE 3 b) Distances interannuelles entre sites de reproduction des individus du lot « Repro VS Repro » en fonction de 4 sous-zones ANTAVIA.

⇒ Il y a une gradation des distances qui semble être fonction de « l'ouverture » de la colonie sur des zones accessibles. La sous-zone numéro 3 est la plus ouverte.

ANNEXE 4 :

Étude de la fidélité à fine échelle et des interactions sociales

- Durée : sur plusieurs années et au minimum 5 saisons de reproduction.
- Hypothèse : les individus se reproduisent sur les mêmes sites que les années précédentes avec leur ancien partenaire ou un proche voisin.
- Objectif : afin de traiter des interactions sociales, nous avons besoin d'identifier les individus et leurs voisins sur le long terme. Pour cela, il sera nécessaire de capturer les individus et leur(s) partenaire(s) pour les munir d'une puce à R.F.I.D (s'ils ne le sont pas), afin de les identifier et d'étudier leurs interactions au cours des saisons de reproductions successives.
- Préparation du terrain : définir à la fin de l'hiver, avant l'arrivée des adultes en mue, une zone d'étude « Centrale » de 5 m² (2,5 x 2,5 m²) et, autour, une zone « Périphérie » de 25 m² (5 x 5 m²). Réaliser un marquage permanent au sol des deux carrés et d'un quadrillage, ces derniers seront utilisés plusieurs années (quadrillage visible en Figure ci-dessous).
- Protocole de l'année 1 :
 - 1) Identification des individus :

Une fois les zones « Centrale » et « Périphérie » occupées intégralement d'individus en phase d'incubation (fin novembre), réaliser une prospection pour vérifier à l'aide d'un lecteur R.F.I.D. manuel si certains individus sont déjà munis d'une puce. Réaliser également un marquage temporaire bleu de tous les individus présents en zone « Centrale » et vert des individus en zone « Périphérie » (priorité moins élevée). Au cours de la saison, marquer en bleu et vert les nouveaux arrivants afin de les capturer également. Limiter les intrusions dans les zones « Centrale » et « Périphérie ». Attendre la présence de plusieurs individus à marquer, les premiers cycles à terre des manchots royaux sont longs (> 10 jours), il n'est donc pas nécessaire de les marquer dès le premier jour de leurs arrivées dans la zone.
 - 2) Capture des individus :

Pour faciliter la capture des individus déjà munis d'une puce RFID, il est possible de configurer le système ANTAVIA pour émettre un signal sonore lors de la lecture de leur numéro de puce sur les antennes de détections (i.e lors de leur sortie de colonie). Pour

les autres individus munis d'une tache colorée, réaliser des veilles devant les antennes pour les capturer lors de leur sortie de la zone ANTAVIA. **Les individus marqués d'une tache bleue sont prioritaires, il faut tenter de tous les capturer.** Une fois capturé, réaliser un marquage à la teinture permanente pour pouvoir identifier chaque individu à distance sur le long terme.

Réaliser des mesures morphométriques, prélèvements sanguins et de plumes, et réaliser une analyse spectrophotométrique des taches colorées auriculaires et du bec.

Ces données pourront également être utilisées par le programme 137 dans le cadre du suivi à long terme des individus.

3) Localisation des individus :

Une fois les individus capturés et marqués lors de leur départ en mer, attendre leur retour sur la colonie pour pouvoir les localiser par la méthode de trilatération, et noter dans quelle partie du quadrillage les individus se situent.

4) Mise en place d'un suivi :

Réaliser et compléter un suivi pour chaque individu au cours de la saison. Compléter également une carte globale de la zone quadrillée chaque semaine pour étudier la place relative des individus munis d'une puce.

- Protocole les années suivantes :

Les années suivantes, dès la fin novembre, mettre sous alarme les individus capturés les années précédentes afin de les recapturer, les marquer et les géolocaliser à nouveau. Répéter ensuite le protocole de la première année détaillé ci-dessus.

- Résultats attendus :

Ce protocole permettra d'observer, au cours des saisons successives, l'évolution de l'environnement social des individus reproducteurs. Il permettra de constater si la sélection d'un individu voisin comme nouveau partenaire est privilégiée. Ce protocole permettra également de continuer les travaux concernant la fidélité et d'intégrer l'influence de l'environnement social : par exemple, d'observer si des déplacements interannuels sont synchronisés entre les individus d'une même zone.

Fiche d'identité individuelle

Année :			
Première capture :	OUI /NON	Nb recapture:	
Zone "Central"/ "Péri" :		Zone "Central"/ "Péri" :	
Zone maillage :		Zone maillage :	
		Zone ANTAVIA :	

LOCALISATION						
GPS	Lat		Long		H	
Trilatération :	Zone 1		Zone 2		Zone 3	

ID	PIT-tag #				Ornementation				
	Nom Antavia								
	Capture	Plastron				Patch auriculaire	Droit horizontal		
Date				Droit vertical					
Heure(hh:mm)				Gauche vertical					
Mesures	Masse(kg)						Gauche vertical		
	Bec (mm)						Apical		
	Aileron droit (mm)					Pectoral			
	Aileron gauche (mm)					Bec	Droit		
	Tarse droit (mm)						Gauche		
	Tarse gauche (mm)				Données collectées	Tiques (no)			
	Réplétion					Spectro (O/N)			
Prise de sang	Durée :		Hématocrite (%) :		Remarques :				
	Q3	Q7	Pl (ml)	GR (ml)					
Plumes	Nombre:								
Comportement Manip	Dist. détection								
	Capture :								
	Manip :								
	Durée et manipulateur :								

P1	P2	P3	P4	5 mètres
Q1	Q2	Q3	Q4	
R1	R2	R3	R4	
S1	S2	S3	S4	
				1,25 mètre

Localisation relative par rapport aux autres

individus : (remplir la grille au crayon)

Figure Annexe 4 : Fiche d'identité à remplir pour chaque individu, chaque année.

**ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE**

Structuration spatiale et temporelle des colonies de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*)

Benoît VALLAS

Date de soutenance : 05/10/2021

RÉSUMÉ

Le système de reproduction coloniale est une stratégie très représentée dans le monde animal, notamment chez les oiseaux. De nombreuses questions restent cependant en suspens concernant l'origine et le fonctionnement de ces structures. Mon projet de recherche s'intéresse à l'organisation spatiale et temporelle à fine échelle (métrique) d'une colonie de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) établie dans l'archipel de Crozet. Le suivi à long terme (> 20 ans) de la colonie et d'individus marqués électroniquement nous a permis d'étudier l'organisation de la colonie dès le début des saisons de reproduction et d'observer l'établissement de stratégies individuelles. Nos résultats montrent une avancée progressive des dates de reproduction depuis 15 ans pouvant être liée à la disponibilité des ressources alimentaires en mer qui tend à être plus précoce, mais également lié à un assèchement précoce des sites de reproduction. Nous avons observé que la colonie se forme progressivement avec l'établissement de clusters dans des sites spécifiques, que nous suspectons de qualité optimale pour l'incubation de l'œuf. Au cours de la saison de reproduction, les individus s'installent progressivement dans la colonie, même dans des zones considérées comme non optimales pour le succès reproducteur. Nous observons une surreprésentation des jeunes individus (≤ 8 ans) en périphérie de la colonie. La sélection des sites de reproduction semble être réalisée par certains individus indépendamment des contraintes environnementales et pourrait être une stratégie de minimisation des risques (bet-hedging) pour faire face à la stochasticité de l'environnement. L'absence d'élaboration de nid fait que les individus sont plus flexibles dans leurs déplacements face aux aléas météorologiques, mais également pour conserver des voisins à proximité. Nos résultats confirment l'existence d'une fidélité au site de reproduction antérieur du fait de leur meilleure qualité (zones sèches). La fidélité au site de reproduction antérieur est moins forte chez les mâles et est influencée négativement par les dates d'arrivée tardives à la colonie. Nous suggérons que les comportements de sélection sexuelle et les interactions sociales ont une grande influence sur la fidélité au site de reproduction. Enfin, les colonies de manchots royaux présentent une grande diversité allélique, malgré un taux de philopatrie élevé et une forte structuration génétique intra-coloniale. Cette structuration génétique observée à fine échelle peut être une conséquence de la fidélité des individus à leur(s) site(s) de reproduction antérieur(s) et de la reproduction entre voisins. Nous suggérons qu'un brassage génétique est facilité par le jeu des arrivées précoces et tardives et par la dispersion natale, car ces oiseaux ne semblent pas se reproduire sur leur site exact de naissance. Les résultats de cette étude ont permis de confirmer certaines observations et d'apporter des éléments nouveaux de compréhension notamment sur la fidélité des individus à leurs sites de reproduction antérieurs.

MOTS-CLÉS : Colonialité, Fidélité, Phénologie, Dispersion, Habitat, Oiseau marin, Manchot