

## LES TROIS JEUNES DU MANCHOT ROYAL COMPARAISON AVEC LE JEUNE DE REPRODUCTION DU MANCHOT EMPEREUR

Yves CHEREL, Jean-Patrice ROBIN et Yvon LE MAHO\*

Les manchots sont des oiseaux habitant exclusivement l'hémisphère Sud et hautement spécialisés dans l'adaptation à la vie marine. Leur vie est caractérisée par l'alternance de séjours alimentaires en mer et de périodes de jeûne terrestres (sur la banquise pour le Manchot empereur) liées à la reproduction et à la mue. Ce cycle alimentation-jeûne est associé à une alternance naturelle de périodes d'obésité et d'amaigrissement. Les manchots apparaissent ainsi comme de bons modèles expérimentaux pour l'étude des variations métaboliques survenant au cours d'un jeûne prolongé, particulièrement parce qu'ils sont *physiologiquement adaptés* à supporter de longues périodes sans aucun apport alimentaire.

Ces dernières années, nous nous sommes particulièrement attachés à l'étude des deux espèces du genre *Aptenodytes*. Suite aux publications récentes de notre équipe, cet article a pour objet la synthèse et la comparaison des résultats obtenus au cours des jeûnes de reproduction du Manchot empereur (*A. forsteri*; Robin *et al.*, 1988) et du Manchot royal (*A. patagonica*; Cherel *et al.*, 1988c), ainsi que le jeûne de mue de l'adulte (Cherel *et al.*, 1988a) et le jeûne hivernal du poussin de Manchot royal (Cherel et Le Maho, 1985).

### I. — LES CONDITIONS DE VIE ET LE CYCLE REPRODUCTEUR DES MANCHOTS ROYAL ET EMPEREUR

#### 1) *Le cycle du Manchot royal*

L'aire de répartition du Manchot royal est comprise entre 45° et 58° de latitude Sud (Stonehouse, 1960). Cette espèce se reproduit sur les quelques rares îles qui émergent de la zone subantarctique froide (Barrat, 1976). Dans l'archipel Crozet, lieu de notre étude, le climat se caractérise par une température annuelle voisine de 4 °C, une vitesse moyenne de vent élevée (40 km · h<sup>-1</sup>) et des précipitations qui dépassent 2 m par an (Prévost et Mougin, 1970).

Contrairement à ce qui a été observé chez la majorité des Sphéniscidés, le déroulement du cycle reproducteur et de la mue n'est pas synchronisé pour tous

---

\*Laboratoire d'Etudes des Régulations Physiologiques, C.N.R.S. 23, rue Becquerel, F-67087 Strasbourg.

les individus de la même colonie (Stonehouse, 1960 ; Barrat, 1976). Le jeûne de mue des manchots royaux adultes dure en moyenne 32 jours (27-36 jours) ; après quoi, ces oiseaux vont s'alimenter en mer pendant 2 à 5 semaines. A partir de novembre, ils reviennent à terre pour se reproduire, les mâles précédant les femelles d'environ 5 jours. Après la période de formation des couples et de parade, la femelle transfère l'œuf au mâle immédiatement après la ponte et quitte la colonie, soit après 14 jours de jeûne. Dès lors, le mâle assure seul la première partie de l'incubation durant environ 19 jours. Ainsi le jeûne de reproduction du mâle dure en moyenne 38 jours ; il peut même se prolonger au-delà de 50 jours. En effet, Stonehouse (1960) cite le cas d'un mâle, abandonné par la femelle, qui a incubé pendant 35 jours successifs.

Les éclosions débutent en moyenne à la mi-janvier. L'élevage du poussin dure alors 10 à 13 mois et peut être divisé en 3 périodes : une première période de croissance (d'une durée de 3 à 4 mois), suivie d'une période d'amaigrissement pendant l'hiver subantarctique, et enfin une seconde période de croissance qui se termine par la mue et le départ vers la mer. Entre mai et août, les poussins de Manchot royal ne sont nourris qu'épisodiquement par leurs parents, en moyenne 1 fois tous les 39 jours ; ils peuvent tolérer 100 jours de jeûne et probablement même 150 jours (Cherel *et al.*, 1987). Au cours de ce long jeûne hivernal, leur croissance s'arrête et leur masse corporelle décroît de 30 à 50 % (Stonehouse, 1960 ; Barrat, 1976).

## 2) *Le cycle du Manchot empereur*

Son cycle de vie étant lié à celui de la banquise, le Manchot empereur est la seule espèce d'oiseau antarctique à se reproduire pendant l'hiver. A la colonie de Pointe Géologie, en Terre Adélie, la température ambiante hivernale est comprise entre  $-10$  et  $-35$  °C (moyenne  $-16$  °C) et le vent souffle souvent à près de  $100 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$ . Le « pouvoir de refroidissement ambiant » est encore augmenté par les tempêtes de neige et les blizzards (Prévost, 1961).

Après la période internuptiale passée en mer, les retours des adultes à la colonie s'effectuent fin mars-début avril. Les copulations ont lieu fin avril et les pontes en mai, après quoi les femelles laissent l'œuf au mâle et vont se réalimenter en mer, après 40 jours de jeûne à la colonie. Dès lors, les mâles assurent seuls l'incubation, pendant 62 à 64 jours. Les femelles reviennent au moment de l'éclosion, en juillet, et prennent en charge l'œuf ou le poussin. Les mâles quittent la colonie très amaigris, après avoir jeûné en moyenne 115 jours (Prévost, 1961 ; Iseemann, 1971 ; Jouventin *et al.*, 1980).

L'élevage des poussins dure environ 150 jours, de l'éclosion au départ en mer à la fin novembre. Les adultes quittent ensuite la colonie, reconstituent leurs réserves énergétiques et reviennent à terre pour muer pendant 6 semaines. Il leur restera alors deux mois pour se préparer au jeûne qu'implique le cycle reproducteur suivant.

## II. — *ÉVOLUTION DE LA MASSE CORPORELLE AU COURS DU JEÛNE PROLONGÉ*

### 1) *Durée de jeûne et amaigrissement*

Les durées de jeûne que les manchots empereurs ou royaux peuvent tolérer en captivité, sans pour cela entrer dans une situation irréversible, sont similaires à

celles qui ont pu être observées dans les colonies (Tabl. I). Cette comparaison montre l'exceptionnelle résistance au jeûne du poussin de Manchot royal et du mâle adulte de Manchot empereur. Par contre, le Manchot royal adulte jeûne deux à trois fois moins longtemps (Tabl. I).

Les amaigrissements tolérés par les mâles de manchots empereur et royal sont du même ordre de grandeur. Ils sont toutefois inférieurs de 20 % à la perte de masse corporelle du poussin de Manchot royal (Tabl. I). Une telle différence pourrait être liée au degré d'adiposité au début du jeûne, qui serait beaucoup plus élevé chez le poussin que chez les adultes (voir ci-dessous).

TABLEAU I

*Evolution de la masse corporelle et durée de jeûne chez les manchots royal et empereur (moyennes et écarts types).*

Espèce et situation physiologique	Durée de jeûne dans la colonie		n	durée de jeûne jours	Jeûne en captivité		amaigrissement %
	moyenne, jours	maximum, jours			masse corporelle, kg	initiale	
<b>Manchot royal</b>							
jeûne de reproduction des mâles	38 <sup>a</sup>	54 <sup>a</sup>	6	50 ± 2	14,8 ± 0,1	7,9 ± 0,1	47 ± 1
jeûne de mue des adultes	32 <sup>a</sup>	36 <sup>a</sup>	7	41 ± 1	18,3 ± 0,3	7,8 ± 0,1	58 ± 2
jeûne hivernal des poussins	39 <sup>b</sup>	150 <sup>b</sup>	9	149 ± 6	12,5 ± 0,3	4,0 ± 0,3	68 ± 2
<b>Manchot empereur</b>							
jeûne de reproduction des mâles	115 <sup>c</sup>	134 <sup>c</sup>	9	104 ± 6	37,7 ± 0,9	18,1 ± 0,2	52 ± 1

<sup>a</sup> d'après Stonehouse (1960) ; <sup>b</sup> d'après Cherel *et al.* (1987) ; <sup>c</sup> d'après Isenmann (1971).

## 2) Les trois phases du jeûne

L'évolution de la masse corporelle des manchots empereur et royal ainsi que de l'Oie domestique a permis de diviser le jeûne prolongé en 3 phases distinctes (Le Maho *et al.*, 1976 ; Le Maho *et al.*, 1981 ; Cherel et Le Maho, 1985 ; Cherel *et al.*, 1988c). La première phase (I) est définie par une rapide décroissance de la masse corporelle ; cette décroissance est très lente au cours de la phase II ; enfin, elle s'accélère au cours de la phase III. Lorsqu'ils sont capturés à leur arrivée à la colonie, les manchots jeûnent déjà depuis un temps indéterminé. Une bonne caractérisation de la phase I impliquerait donc le nourrissage « artificiel » d'oiseaux ensuite mis à jeun. Dans cet article, seules les phases II et III du jeûne des manchots seront discutées ; la phase I fera l'objet de publications ultérieures.

La perte de masse corporelle journalière par unité de masse corporelle  $dm/mdt$  permet de comparer les 3 phases du jeûne non seulement pour un individu donné, mais également pour des individus différents et même pour des espèces différentes (Cherel *et al.*, 1988b). Pendant la phase II,  $dm/mdt$  est constante ou décroît faiblement ; elle augmente ensuite considérablement au cours de la

phase III (Le Maho *et al.*, 1981 ; Cherel et Le Maho, 1985 ; Robin *et al.*, 1988).

Chez le Manchot royal,  $dm/mdt$  est en phase II 60 % plus élevée pendant le jeûne de reproduction des adultes qu'au cours du jeûne hivernal des poussins ; ce qui explique, au moins partiellement, le fait que la phase II soit 4 fois plus longue chez les poussins que chez les adultes (Tabl. II). Une telle différence des valeurs de  $dm/mdt$  implique probablement une moins bonne épargne énergétique des adultes en phase II. Ainsi, le métabolisme de repos spécifique (par unité de masse corporelle) est plus élevé chez l'adulte de Manchot royal que chez le poussin au cours de son long jeûne hivernal (Barré, 1984 ; Cherel *et al.*, 1988b) ; ceci peut être corrélé à la faible conductance du poussin, de 50 % inférieure à celle de l'adulte (Barré, 1984).

TABLEAU II

*Vitesse d'amaigrissement spécifique,  $dm/mdt$ ,  
et durée de jeûne des phases II et III chez les manchots royal et empereur.*

Espèce et situation physiologique	Durée du jeûne, jours		$dm/mdt$ , $g \cdot kg^{-1} \cdot 24 h^{-1}$	
	phase II	phase III	phase II	fin de phase III
Manchot royal				
jeûne de reproduction des mâles	33 ± 1	15 ± 1	10,7 ± 0,3	24,9 ± 2,5
jeûne de mue des adultes	33 ± 1	5 ± 1	20,4 ± 0,7	28,5 ± 2,5
jeûne hivernal des poussins	120 ± 6	21 ± 5	6,6 ± 0,2	21,1 ± 2,5
Manchot empereur				
jeûne de reproduction des mâles	80 ± 5	23 ± 1	6,2 ± 0,3	23,1 ± 2,1

Les valeurs de  $dm/mdt$  en phase II sont similaires pour le poussin de Manchot royal et le Manchot empereur (Tabl. II). Cependant, alors que ces valeurs sont identiques chez des poussins captifs et des poussins libres dans leur colonie (Cherel *et al.*, 1987), il semble qu'elles soient plus élevées chez les manchots empereurs adultes gardés en parc par rapport aux oiseaux incubant dans la colonie. La masse corporelle de départ vers la mer des mâles de Manchot empereur est égale à environ 23 kg (Prévost, 1961) ; elle est identique à la masse critique des oiseaux captifs, c'est-à-dire la masse atteinte au moment de la transition de la phase II à la phase III. Ainsi, les 115 jours de jeûne dans la colonie correspondent-ils uniquement à la durée de la phase II et sont à comparer aux 80 jours de phase II des manchots empereurs captifs (Tabl. II). Comment alors expliquer une telle différence de longueur de jeûne chez des oiseaux ayant des masses corporelles initiales similaires (38 kg) ? Au cours de l'hiver antarctique, seul un comportement thermorégulateur social (la « tortue ») permet au Manchot empereur de garder pendant l'incubation sa dépense énergétique au niveau de son métabolisme de base ou même en deçà (Le Maho *et al.*, 1976). Au contraire, les animaux captifs, non en tortue, augmentent leur dépense énergétique en réponse aux températures ambiantes situées au-dessous de leur température critique inférieure, ce qui induit une perte de masse corporelle plus élevée (Le Maho *et al.*, 1976) et donc un temps de jeûne plus court. Une approximation curvilinéaire (23 kg, 38 kg, 115 j) de  $dm/mdt$  pendant la phase II des manchots empereurs dans la colonie donne une valeur de  $4,5 g \cdot kg^{-1} \cdot 24 h^{-1}$ , inférieure de 27 % à celle obtenue pour des oiseaux captifs.

Pendant la phase III,  $dm/mdt$  augmente considérablement jusqu'à des valeurs identiques chez les manchots empereur et royal, tant chez l'adulte que chez le poussin (Tabl. II). De même, ces deux espèces tolèrent environ 3 semaines de phase III sans qu'aucun signe de faiblesse ne soit observé ; ils peuvent alors être réalimentés avec succès.

### 3) *Le jeûne de mue*

Le Manchot royal en mue jeûne moins longtemps qu'au début de son cycle reproducteur, alors qu'il pèse en moyenne 3,5 kg de plus et que, corrélativement, il tolère un amaigrissement 10 % plus élevé (Tabl. I). La phase II de l'animal en mue se caractérise par une augmentation transitoire et importante de  $dm/mdt$  ;  $dm/mdt$  est alors en moyenne 2 fois plus élevée que chez des manchots royaux non en mue (Tabl. II).

Chez les manchots, la mue est relativement courte et d'une grande intensité dans la mesure où la totalité du plumage est renouvelée au cours d'une période de 2 à 5 semaines (Stonehouse, 1967). Ainsi, le pic de  $dm/mdt$  pendant la phase II du jeûne de mue s'explique-t-il par l'augmentation considérable de la dépense énergétique consécutive à la baisse de l'isolement thermique. Cette baisse correspond à la chute de l'ancien plumage alors que la peau, richement vascularisée, n'est pas encore recouverte totalement par les nouvelles plumes (Le Maho *et al.*, 1976 ; Groscolas, 1978 ; Brown, 1985).

## III. — *CATABOLISME TISSULAIRE ET MÉTABOLITES PLASMATIQUES*

### 1) *Métabolisme des lipides*

Pendant la phase II du jeûne de reproduction du Manchot empereur, 96 % de la dépense énergétique proviennent de l'utilisation des réserves adipeuses qui représentent, en masse, 28 % de la masse corporelle initiale (Robin *et al.*, 1988). Etant donné que la durée de jeûne et que l'amaigrissement augmentent en proportion du degré d'adiposité (Montemurro et Stevenson, 1960 ; Goodman *et al.*, 1980), nous pouvons faire l'hypothèse que le poussin de Manchot royal possède au début du jeûne hivernal une adiposité supérieure à 30 %. Au contraire, le tissu adipeux du Manchot royal adulte ne représente que 10 % de sa masse corporelle initiale (données non publiées), ce qui expliquerait sa moins bonne aptitude à jeûner.

La phase III survient alors qu'il existe encore des réserves lipidiques (9 % de la masse corporelle). La fourniture énergétique en provenance des lipides décroît continuellement au cours de la phase III, le tissu adipeux disparaissant presque totalement pour une masse corporelle de 18 kg (Robin *et al.*, 1988).

La concentration plasmatique de  $\beta$ -hydroxybutyrate est un bon index de l'utilisation des lipides au cours du jeûne prolongé. Ce métabolite résulte en effet de l'oxydation incomplète des acides gras libres par le foie. La phase II se caractérise dans tous les cas par une cétonémie élevée, de l'ordre de 1 à 4  $mmol \cdot L^{-1}$  (Cherel et Le Maho, 1985 ; Groscolas, 1986). En phase III, la

concentration plasmatique de  $\beta$ -hydroxybutyrate décroît alors brutalement jusqu'à des valeurs inférieures à  $0,5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  (Groscolas, 1986 ; Cherel *et al.*, 1988c).

## 2) Métabolisme azoté

Les protéines assumant des fonctions enzymatiques, structurales et contractiles, sont indispensables à tout organisme vivant et une adaptation majeure au jeûne prolongé consiste à réduire leur catabolisme. Ainsi, au cours de la phase II du jeûne du Manchot empereur, seulement 4 % de la dépense énergétique dérivent du catabolisme azoté (Robin *et al.*, 1988). La phase II est alors essentiellement définie comme une phase d'épargne azotée. Etant donné que la longueur du jeûne dépend presque exclusivement de la longueur de la phase II (Tabl. II), la capacité des animaux à jeûner peut s'expliquer par leur faculté à épargner leurs protéines le plus efficacement possible. Cette faculté semble liée à leur état d'adiposité initial ; en effet, un rat obèse excrète quotidiennement moins d'azote en phase II qu'un rat non obèse (Goodman *et al.*, 1980). De ce point de vue, l'obésité naturelle des manchots avant le jeûne leur permet non seulement d'utiliser des réserves énergétiques de haute densité calorique, mais également de régler leur catabolisme azoté à un niveau faible, deux adaptations essentielles qui expliquent leur grande capacité à jeûner (Robin *et al.*, 1988).

La phase III se caractérise par une augmentation considérable du catabolisme protéique. Pour une masse corporelle de 18 kg, 56 % de l'énergie consommée par un Manchot empereur sont fournis par les protéines (Robin *et al.*, 1988). Chez les manchots, la concentration plasmatique d'acide urique est un bon index du catabolisme protéique, de même que  $dm/mdt$ . Pendant la phase II, le niveau plasmatique d'acide urique reste constant à  $0,12-0,17 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  ; il croît alors rapidement en phase III, jusqu'à  $1,40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  ; et ce, aussi bien chez le Manchot royal que chez le Manchot empereur.

Les manchots jeûnant lorsqu'ils muent, la totalité des acides aminés nécessaires à la synthèse de la kératine des nouvelles plumes provient de la dégradation des protéines tissulaires, majoritairement celles des muscles squelettiques. Ainsi, la période de synthèse du plumage est concomitante à une élévation des concentrations plasmatiques des différents acides aminés et de l'acide urique (Groscolas *et al.*, 1975 ; Groscolas, 1978 ; Cherel *et al.*, 1988a).

## IV. — CONCLUSION

L'intérêt de l'étude physiologique d'animaux ayant un cycle de vie se déroulant dans des conditions si particulières réside principalement dans le caractère extrême de leurs adaptations. Ces animaux sont alors de remarquables modèles expérimentaux pour une meilleure connaissance de mécanismes fondamentaux.

Ainsi, les trois phases du jeûne ont d'abord été décrites chez le Manchot empereur (Le Maho *et al.*, 1976) avant de l'être chez le rat de laboratoire (Goodman *et al.*, 1980). Aujourd'hui encore, les études menées sur les mammifères n'ont pu mettre en évidence les mécanismes régulateurs de l'épargne azotée (phase II) et de l'augmentation ultérieure du catabolisme protéique (phase III).

Nos récents travaux sur le Manchot royal suggèrent un rôle fondamental des glucocorticoïdes dans le contrôle du métabolisme des protéines au cours du jeûne prolongé (Cherel *et al.*, 1988c).

## SUMMARY

Protein sparing is a major factor for surviving starvation. To investigate its mechanisms, which are still largely unknown, antarctic penguins are remarkable animal models. Under natural conditions, they tolerate extremely long fasts, which facilitate the comparison of the successive phases characterizing changes in the utilization of protein and lipid reserves. Our investigations demonstrate that the daily body mass loss per unit body mass reflects protein catabolism. The high efficiency of male Emperor penguin and King penguin chicks for protein sparing seems to be related to the large lipid reserves they store before fasting.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre de la Mission de Recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises, des Expéditions Polaires Françaises et de la RCP 764 du CNRS « Etude des Ecosystèmes Terrestres Antarctiques et Subantarctiques ».

## RÉFÉRENCES

- BARRAT, A. (1976). — Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) des Iles Crozet. *Com. Nat. Fr. Rech. Antarct.*, 40 : 9-52.
- BARRÉ, H. (1984). — Metabolic and insulative changes in winter- and summer-acclimatized King penguin chicks. *J. Comp. Physiol.*, B, 154 : 317-324.
- BROWN, C.R. (1985). — Energetic cost of moult in Macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*) and Rockhopper penguins (*E. chrysocome*). *J. Comp. Physiol.*, B, 155 : 515-520.
- CHEREL, Y. & LE MAHO, Y. (1985). — Five months of fasting in King penguin chicks : body mass loss and fuel metabolism. *Am. J. Physiol.*, 249 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.*, 18) : R387-R392.
- CHEREL, Y., LELOUP, J. et LE MAHO, Y. (1988a). — Fasting in King penguin. II. Hormonal and metabolic changes during molt. *Am. J. Physiol.*, 254 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.*, 23), R178-R184.
- CHEREL, Y., ROBIN, J.P. & LE MAHO, Y. (1988b). — Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Can. J. Zool.*, 66 : 159-166.
- CHEREL, Y., ROBIN, J.P., WALCH, O., KARMANN, H., NETCHITAILO, P. & LE MAHO, Y. (1987c). — Fasting in the King penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *Am. J. Physiol.*, 254 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.*, 23), R170-177.
- CHEREL, Y., STAHL, J.C. & LE MAHO, Y. (1987). — Ecology and physiology of fasting in King penguin chicks. *Auk*, 104 : 254-262.
- GOODMAN, M.N., LARSEN, P.R., KAPLAN, M.M., AOKI, T.T., YOUNG, V.R. & RUDERMAN N.B. (1980). — Starvation in the rat. II. Effect of age and obesity on protein sparing and fuel metabolism. *Am. J. Physiol.*, 239 (*Endocrinol. Metab.*, 2) : E277-E286.
- GROSCOLAS, R. (1978). — Study of molt fasting followed by an experimental forced fasting in the Emperor penguin *Aptenodytes forsteri* : relationship between feather growth, body weight loss, body temperature and plasma fuel levels. *Comp. Biochem. Physiol.*, 61A : 287-295.

- GROSCOLAS, R. (1986). — Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female Emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. *J. Comp. Physiol.*, B, 156 : 521-527.
- GROSCOLAS, R., CHARPENTIER, C. & LEMONNIER, F. (1975). — Variations de la concentration des acides aminés libres du plasma au cours du cycle reproducteur chez le Manchot empereur, *Aptenodytes forsteri*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 51B : 57-67.
- ISENMANN, P. (1971). — Contribution à l'éthologie et à l'écologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau et RFO*, 41 : 9-64.
- JOUVENTIN, P., LE MAHO, Y. & MOUGIN, J.L. (1980). — Les manchots. *Pour la Science*, 30 : 79-91.
- LE MAHO, Y., DELCLITTE, P. & CHATONNET, J. (1976). — Thermoregulation in fasting Emperor penguins. *Am. J. Physiol.*, 231 : 913-922.
- LE MAHO, Y., VU VAN KHA, H., KOUBI, H., DEWASMES, G., GIRARD, J., FERRÉ, P. & CAGNARD, M. (1981). — Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites in long-term fasting geese. *Am. J. Physiol.*, 241 (*Endocrinol. Metab.*, 4) : E342-E354.
- MONTEMURRO, D.G. & STEVENSON, J.A. (1960). — Survival and body composition of normal and hypothalamic obese rats in acute starvation. *Am. J. Physiol.*, 198 : 757-761.
- PRÉVOST, J. (1961). — *Ecologie du manchot empereur*. Hermann, Paris.
- PRÉVOST, J. & MOUGIN, J.L. (1970). — *Guide des oiseaux et mammifères des Terres Australes et Antarctiques Françaises*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- ROBIN, J.P., FRAIN, M., SARDET, C., GROSCOLAS, R. & LE MAHO, Y. (1988). — Protein and lipid utilization during long-term fasting in Emperor penguins. *Am. J. Physiol.*, 254 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.*, 23), R61-R68.
- STONEHOUSE, B. (1960). — The King penguin *Aptenodytes patagonica* of South Georgia. I. Breeding behaviour and development. *Sci. Rep. Falkland Isl. Depend. Surv.*, 23 : 1-81.
- STONEHOUSE, B. (1967). — The general biology and thermal balances of penguins. In *Advances in Ecological Research*, 4 : 131-196.