

SOCIO-ÉCOLOGIE DU SKUA ANTARCTIQUE A POINTE GÉOLOGIE

par Pierre JOUVENTIN et Michel GUILLOTIN

*Laboratoire de Zoologie II, Faculté des Sciences
34000 Montpellier*

Les Stercoraires ou Stercorariidae appartiennent comme les Laridés à l'ordre des Lariformes. Ils s'apparentent donc aux mouettes et aux goélands mais sont beaucoup plus prédateurs. Leur morphologie montre cette adaptation particulière : becs et serres sont crochus.

En Antarctique, où les Accipitridés sont absents, le Skua occupe même dans une certaine mesure la niche écologique d'un rapace.

La famille comprend plusieurs espèces se reproduisant dans les hautes latitudes des deux hémisphères.

Dans l'hémisphère Nord, on en trouve quatre :

— *Stercorarius pomarinus* : le Labbe pomarin à distribution circumpolaire et au régime éclectique (prédateur de Lemmings, parasite de mouettes et sternes, pêcheur).

— *Stercorarius parasiticus* : le Labbe parasite qui vit surtout aux dépens des sternes arctiques et des mouettes tridactyles.

— *Stercorarius longicaudus* : le Labbe à longue queue, le plus petit et le plus nordique, surtout prédateur de Lemmings.

— *Stercorarius skua* : le grand Labbe, le seul à se reproduire aussi dans l'hémisphère Sud.

Cette dernière espèce pose des problèmes de systématique. Elle est constituée par un nombre variable de sous-espèces que certains élèvent au rang spécifique. Celle de l'hémisphère Nord, c'est-à-dire le Grand Labbe (*S. s. skua*) ne pose pas de gros problème du fait de son isolement. La situation est plus confuse dans l'hémisphère Sud où nous ne nous attacherons qu'au cas du Skua antarctique.

Les auteurs modernes (Salomonsen 1976, Devillers 1977) s'accordent pour reconnaître à ce Skua un statut d'espèce à part

entière (*S. maccormicki*). Nos données de terrain concordent totalement avec cette conclusion. Sa taille plus petite, son cri plus grave, son plumage plus clair surtout à la poitrine, la coloration de son poussin le différencient nettement du Skua subantarctique (*S. s. lonnbergi*). D'ailleurs dans les quelques zones où les deux espèces cohabitent, l'hybridation est exceptionnelle.

Stercorarius maccormicki nidifie sur toute la bordure du continent antarctique. Il réapparaît en octobre après sa migration hivernale et profite de l'été austral pour se reproduire.

Alors que le Grand Labbe (*S. s. skua*) est bien connu pour ses attaques en vol sur les goélands et les mouettes qu'il parasite en les faisant régurgiter, le Skua antarctique se nourrit surtout en mer de poissons et de crustacés (Eklund 1961, Le Morvan et al. 1967) et à terre d'œufs, de poussins et de cadavres. Sa principale source de nourriture est constituée par les colonies de Manchots Adéliques (*Pygoscelis adeliae*) qui sont présents en abondance à la même période.

LIEU ET MÉTHODE D'ÉTUDE. — La base française de Terre Adélie est située en bordure du continent antarctique dans l'archipel de Pointe Géologie (66° 40'S — 140° 01' E). Un premier article (Le Morvan et al. 1967) portant sur trois étés austraux (1963/1964, 1964/1965, 1965/1966) traitait principalement de la microclimatologie des sites de reproduction, de la chronologie du cycle reproducteur, de la croissance des poussins et de la mortalité à la colonie. En 1968/1969, l'un d'entre nous (P.J.) a effectué au cours de son hivernage (décembre 1968 - janvier 1970) le baguage systématique des adultes et la cartographie des territoires. A partir de cette époque, des contrôles ont eu lieu chaque année et plus particulièrement en 1975/1976 où l'effectif de la population de l'archipel a été dénombré (par P. Jouventin de décembre 1975 à mars 1976 et M. Guillotin de décembre 1975 à mars 1977). Nous disposons donc actuellement de données s'étendant sur une durée de 15 ans (1).

OBJET DE L'ÉTUDE. — Au cours de cette longue période, les mœurs, l'effectif de la population, la chronologie du cycle reproducteur et la mortalité ont évolué d'une manière nette et continue. En effet, les Skuas aux habitudes alimentaires éclectiques ont appris rapidement à profiter de l'apport de nourriture fourni par les déchets de la base. La quantité de nourriture qui, dans les conditions naturelles, était le facteur limitant de la population s'est donc trouvée considérablement accrue et les conséquences de cette expérience involontaire ont mis à jour les mécanismes de la stratégie reproductrice de l'espèce.

(1) Remercions ici les hivernants qui se sont succédé en Terre Adélie, en particulier A. Cornet et M. Munier.

Dans une première partie nous examinerons ce qu'il est possible de déduire du fichier de baguages et des données de terrain afin de préciser la biologie générale de cette espèce. Dans une deuxième partie, nous envisagerons globalement l'évolution de cette population qui a trouvé un nouvel équilibre. Dans la troisième partie, nous verrons comment cette espèce s'est adaptée aux nouvelles conditions de vie en mettant à jour des potentialités dont la signification biologique était jusqu'alors incompréhensible.

I. — *BIOLOGIE GENERALE DE L'ESPECE*

Le Skua antarctique hiverne régulièrement dans le Pacifique. Un poussin bagué en Terre Adélie a par exemple été retrouvé aux îles Salomon. Certaines reprises ont été effectuées au Japon, en Amérique du Nord et même au Groenland (Salomonsen 1976).

Comme pour beaucoup d'oiseaux, les jeunes sont plus erratiques que les autres : les contrôles en Terre Adélie d'oiseaux bagués en d'autres stations antarctiques montrent que sur 14 Skuas dont nous connaissons le statut, 10 étaient immatures. Par ailleurs, 28 oiseaux sur les 31 contrôlés en Terre Adélie venaient de l'Est, les 3 autres provenant de bases situées à l'Ouest. Or on sait que les vents dominants soufflent dans ces régions d'Est en Ouest. Il semble donc que les migrations de Skuas suivent les courants aériens.

A l'approche de la maturité sexuelle, les Skuas antarctiques reviennent de plus en plus nombreux à leur lieu d'origine. Eklund (1961) cite le cas d'un oiseau qui s'est reproduit pour la première fois à l'âge de 5 ans, Isenmann et al. (1971) celui d'une femelle qui à l'âge de 4 ans a élevé deux poussins avec succès. Nous possédons maintenant suffisamment de contrôles d'oiseaux reproducteurs bagués poussins à Pointe Géologie pour aller au-delà de ces données ponctuelles et préciser l'âge de la maturité sexuelle. Pour 33 individus non sexés, la première reproduction s'est produite à 5,54 ans en moyenne (écart-type : 1,3). Mais les valeurs extrêmes sont très variables puisque cette première reproduction a eu lieu pour certains oiseaux à l'âge de 3 ans et pour d'autres à 8 ans. Si l'on distingue maintenant les sexes de ces jeunes reproducteurs, on constate que, comme pour beaucoup d'espèces, les femelles sont plus précoces que les mâles (6,22 ans en moyenne, écart-type : 1,2, valeurs limites : 5-8 pour 9 mâles et 5,22 ans en moyenne, écart type 1,2, valeurs limites : 3-7 pour 9 femelles).

Par contre nos premiers baguages sont encore trop récents pour évaluer la longévité de cette espèce. Nous pouvons dire cependant que les poussins bagués en 1965, ainsi que deux adultes bagués la même année, se reproduisaient encore au début de

l'année 1978, ce qui correspond pour ces derniers à un âge minimum de 16 ans.

Comme le suggéraient certaines données antérieures (Isenmann et al. 1971, Spellerberg 1971), la fidélité au territoire est nette chez cette espèce bien que le nid, simple dépression dans le sol, puisse être déplacé de quelques mètres selon les années. Nous connaissons le cas de 3 oiseaux fidèles chacun à leur territoire pendant 9 années consécutives. Sur 46 oiseaux contrôlés, 80,4 % ont été retrouvés sur le même territoire l'année suivante. Il est à noter que cette fidélité au nid est plus forte (de 8 %) chez les mâles que chez les femelles ($n = 25$ pour chaque sexe).

De plus, la fidélité au conjoint est aussi très nette. Lors du dernier contrôle effectué début 1978, les deux partenaires d'un couple étaient vus ensemble pour la neuvième année consécutive. Sur 33 couples contrôlés, 73 % ont été retrouvés identiques l'année suivante.

Il semble à partir de cet ensemble de données, en particulier de la moindre fidélité des femelles au nid, que la différence entre le pourcentage de fidélité au conjoint et de fidélité au nid soit dû au fait que les mâles sont surtout fidèles au territoire et les femelles aux mâles : lorsque la femelle d'un couple disparaît, le mâle essaye d'amener une partenaire à son territoire, alors que la disparition du mâle entraîne généralement le départ de la femelle.

Qu'elle est la valeur de survie de cette fidélité au nid et au partenaire ? Si l'on évalue la réussite des couvées en fonction de l'ancienneté du couple, la réponse devient évidente (tableau I). Sur 35 couples qui se formaient pour la première fois, 17,14 % n'ont pas pondu, 22,85 % n'ont pu mener à bien leur couvée, 51,42 % ont élevé un poussin et 8,57 % ont élevé deux poussins.

TABLEAU I

Lien entre fidélité des couples et succès de reproduction.

FIDELITE DES COUPLES	NOMBRE DE COUPLES	ABSENCE DE PONTE	ECHEC DE LA COUVEE	ELEVAGE D'UN POUSSIN	ELEVAGE DE DEUX POUSSINS
1ère année	35	17,14 %	22,85 %	51,43 %	8,58 %
2ème année	36	13,8 %	25 %	50 %	11,2 %
3ème année	18	5,6 %	22,2 %	50 %	22,2 %
4ème année	13	0 %	15,3 %	46,1 %	38,6 %
5ème année	7	0 %	14 %	43 %	43 %

Au fur et à mesure que le nombre d'années de fidélité au conjoint et au territoire a augmenté (1), le pourcentage de couples non reproducteurs a diminué, alors que celui des couples menant à bien l'élevage de deux poussins a augmenté. La fidélité au site et au partenaire est fréquente chez les oiseaux de mer (Jouventin, à paraître). Sa valeur de survie a aussi été mise en évidence chez la Mouette tridactyle (Coulson, 1966), le Manchot Adélie (Penney, 1968), le Fulmar atlantique (Macdonald, 1978) et le Pétrel des neiges (Guillot et Jouventin, sous presse).

Autre phénomène dont la signification biologique est plus problématique, le dimorphisme sexuel inversé du Skua. Des mesures effectuées en Terre Adélie sur 28 Skuas antarctiques sexés ont donné les valeurs suivantes : 1317,5 grammes pour la moyenne du poids de 14 mâles (écart-type 126, valeurs limites 1050-1500) et 1493 grammes pour 14 femelles (écart-type 190, valeurs limites 1250-1840). Cette différence s'est avérée significative avec une sécurité de 99 % (test de Student). On retrouve ce dimorphisme sexuel au niveau de la longueur de l'aile (moyenne de 386,5 mm pour 13 mâles et de 395,8 mm pour 11 femelles), du culmen 43,3 mm pour 13 mâles et 46,9 mm pour 11 femelles) et du tarse (62,7 mm pour 13 mâles et 64,4 mm pour 11 femelles).

A l'intérieur du couple, la différence pondérale est encore plus évidente : pour 6 couples, la supériorité pondérale moyenne des femelles sur les mâles était de 285 grammes.

Si l'on adopte le mode de calcul de Hill (1944) et Amadon (1959), un indice de dimorphisme est obtenu en multipliant par 100 la moyenne du poids des mâles et en divisant le résultat par la moyenne du poids des femelles, soit $1317,5 \times 100 / 1493 = 88,24$ %. Ce résultat est du même ordre que celui que l'on obtient pour plusieurs espèces de Faucons, le Crécerelle et le Kobez par exemple (Frochot 1967).

On sait que chez les rapaces diurnes (Falconidés, Accipitridés), et chez les nocturnes dans une moindre mesure (Strigidés), les mâles sont plus petits que les femelles. Or le Skua, oiseau de mer qui présente dans une certaine mesure des mœurs de rapace montre le même phénomène. Il s'agit donc d'une convergence due au mode de vie et non à la phylogénie puisque ces diverses familles ne sont que très lointainement apparentées. D'ailleurs les Frégatidés, autre groupe d'oiseaux de mer appartenant lui à l'ordre des Pélécaniiformes mais possédant aussi des mœurs prédatrices, présentent le même type de dimorphisme sexuel.

Amadon (1959), Selander (1966), Frochot (1967), Earhart et Johnson (1970), Lack (1971), Brosset (1973) et Thiollay (1976) expli-

(1) Il n'existe aucun cas de déplacement d'un couple d'un territoire à un autre.

quent le dimorphisme sexuel des rapaces par la nécessité de réduire la compétition intraspécifique en séparant les niches alimentaires des partenaires du couple. Cette interprétation est certainement exacte, mais en partie seulement, puisqu'elle n'explique pas pourquoi c'est le mâle qui est plus petit que la femelle dans certaines familles et pas chez d'autres.

II. — EVOLUTION DE LA POPULATION DE POINTE GEOLOGIE

La base antarctique française est occupée d'une manière permanente depuis 1956. Les déchets de cuisine ont constitué un apport de nourriture de moins en moins négligeable avec l'augmentation de l'effectif des hivernants. Parallèlement, les mœurs prédatrices du Skua antarctique lui ont valu la vindicte des premiers hivernants qui en ont massacré un certain nombre. Ainsi, l'augmentation des ressources disponibles, et peut être aussi la place libérée par les quelques oiseaux exterminés ont concouru à une explosion démographique.

En 1958, Prévost (1963) évaluait la population de l'archipel à une centaine d'oiseaux. Un recensement effectué en 1965 par Le Morvan et al. (1967) a donné un total de 80 à 90 oiseaux. Pendant les deux étés austraux 1975/1976 et 1976/1977, des comptages ont été effectués par la méthode capture-recapture. A partir de deux séances de baguage effectuées par deux observateurs différents, nous avons abouti à un chiffre identique : 320 oiseaux (intervalle de confiance : 260-390). La population de l'archipel a donc presque quadruplé en une dizaine d'années. Cet essor démographique au contact de l'homme est tout à fait comparable à celui de plusieurs autres Lariformes, comme par exemple la Mouette rieuse, *Larus ridibundus* (Isenmann 1977) ou le Goeland argenté (*L. argentatus*) dont la population s'accroît de 13 % chaque année en Grande-Bretagne (Coulson, com. pers.).

Pendant les premières années, les Skuas se nourrissaient, comme dans tous les secteurs antarctiques où la présence de l'homme est discrète, principalement d'œufs, de poussins et de cadavres de Manchots Adélie. Peu à peu les attaques de poussins de Manchots Adélie par les Skuas sont devenues moins fréquentes. Elles sont aujourd'hui rarissimes. Les Skuas ont quitté les colonies de Manchots Adélie qu'ils surveillaient constamment pour se grouper aux environs de la décharge de la base. Ils ne sont plus à l'affût de l'inattention d'un couveur qui leur permettait de ravir œuf ou poussin mais attendent le bruit du téléphérique qui signale l'arrivée de nouveaux déchets. Le Morvan et al. (1967) estimaient en 1965 qu'il y avait un Skua pour 470 Manchots Adélie à Pointe Géologie. Or nos calculs récents montrent que cette proportion est maintenant de 1 pour 109.

Contrairement à ce qui aurait pu être prévu, l'augmentation de l'effectif total n'a pas entraîné un accroissement proportionnel de la population nicheuse. En effet, le pourcentage d'oiseaux reproducteurs qui était de 70 % en 1965 (58 reproducteurs sur 80 à 90 oiseaux) est tombé à 25 % en 1976 (80 sur 320) : il y a donc actuellement 75 % d'oiseaux non reproducteurs dans la population ce qui est considérable (1).

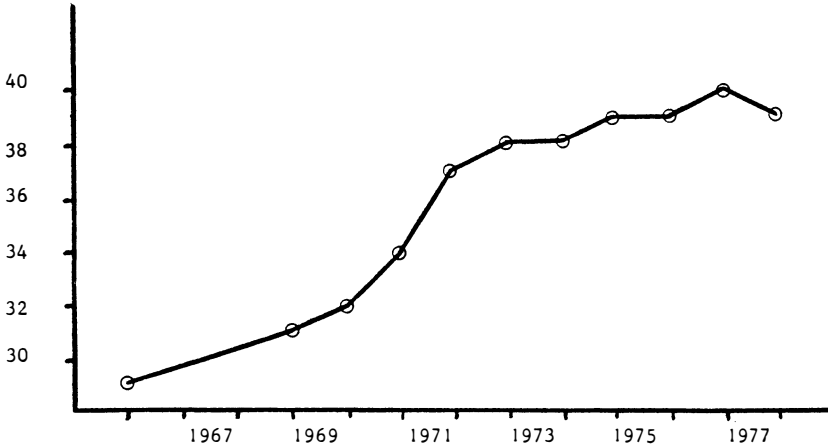


Figure 1. — Evolution du nombre de couples reproducteurs de l'archipel.

Le nombre de couples, donc de territoires occupés, sur l'archipel est ainsi passé de 29 en 1968/1969 à 40 en 1976/1977 (figure 1), soit seulement 1,3 fois plus. Si l'on examine de près cette figure, on voit que le nombre de couples — ou de territoires — s'est brusquement accru au cours des étés austraux 1970/1971 et 1971/1972 pour atteindre un plateau par la suite. Bien que nous ne disposions malheureusement pas de données précises pour la période antérieure à 1965/1966, il semble d'après les observations des premières années et les comptages de 1965/1966 et 1968/1969, que la première partie de la courbe aurait montré comme la dernière une pente nulle. Il ne s'agit donc pas d'une droite mais, comme dans tout phénomène de croissance de population, d'une courbe sigmoïde dont le début et la fin correspondent vraisemblablement à deux limites. Jusqu'à l'arrivée de l'homme, l'effectif de la population nicheuse était stabilisé par la capacité alimentaire du milieu originel ; ensuite vint la phase d'expansion qui se traduisit par la partie exponentielle de la courbe de croissance

(1) Même si l'on doit un peu modérer ce chiffre par l'existence probable de quelques oiseaux reproducteurs dans le voisinage qui viendraient s'alimenter dans l'archipel.

(figure 1), enfin le ralentissement asymptotique de celle-ci met en évidence la nouvelle capacité limite du milieu.

Le mode semi-colonial de nidification du Skua reflète bien son double régime alimentaire : crustacés et plancton d'une part, œufs et cadavres de l'autre. Il présente à la fois une tendance à la vie en colonies comme chez les oiseaux de mer, et une autre à l'espacement comme chez les rapaces. Certains couples nidifient

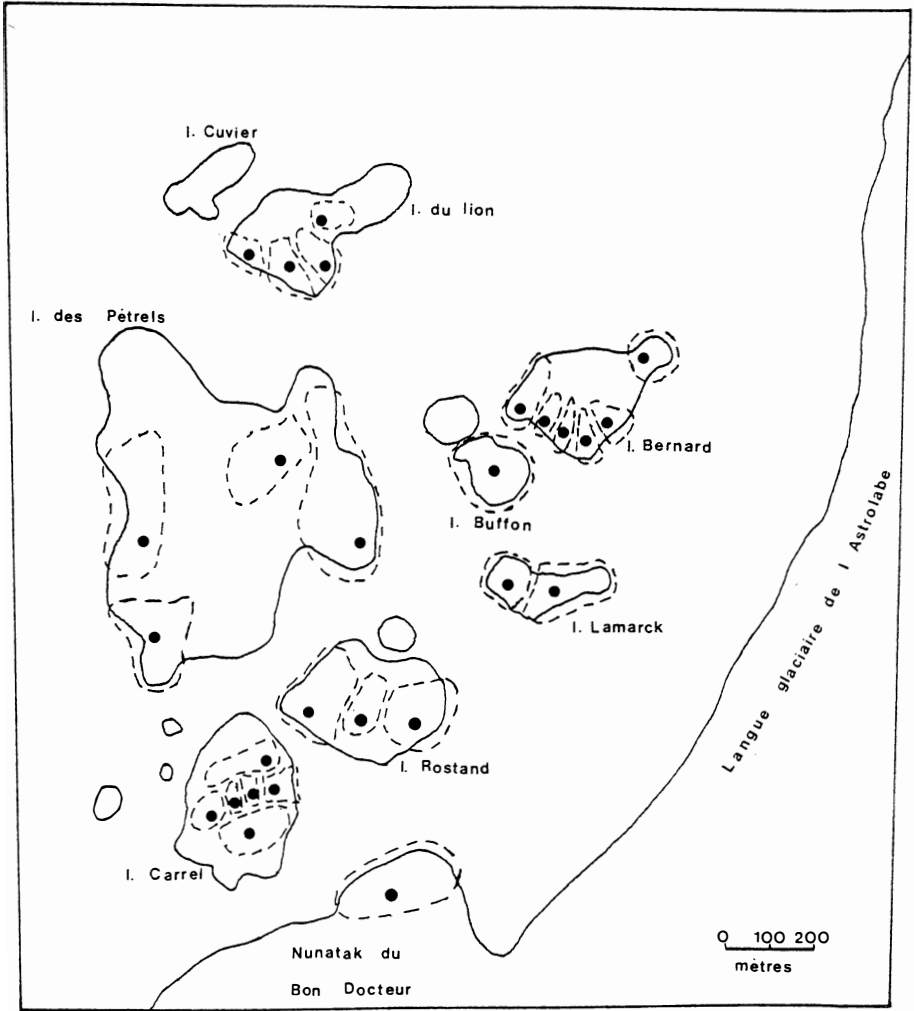


Figure 2. — L'archipel de Pointe Géologie en 1968-69 avec les emplacements des nids (cercles noirs) de Skuas et les limites (en tireté) des territoires (ne sont pas figurés l'île du Gouverneur et le Cap Prud'homme qui représentent 4 nids).

à quelques mètres les uns des autres, alors que d'autres défendent un territoire constitué d'une île entière. Comme le signalait Stonehouse (1956) pour le Skua subantarctique de Géologie du Sud, il n'y a pas de preuve que les oiseaux qui n'ont pas une colonie de Manchots Adélie dans leur territoire soient désavantagés par rapport aux autres.

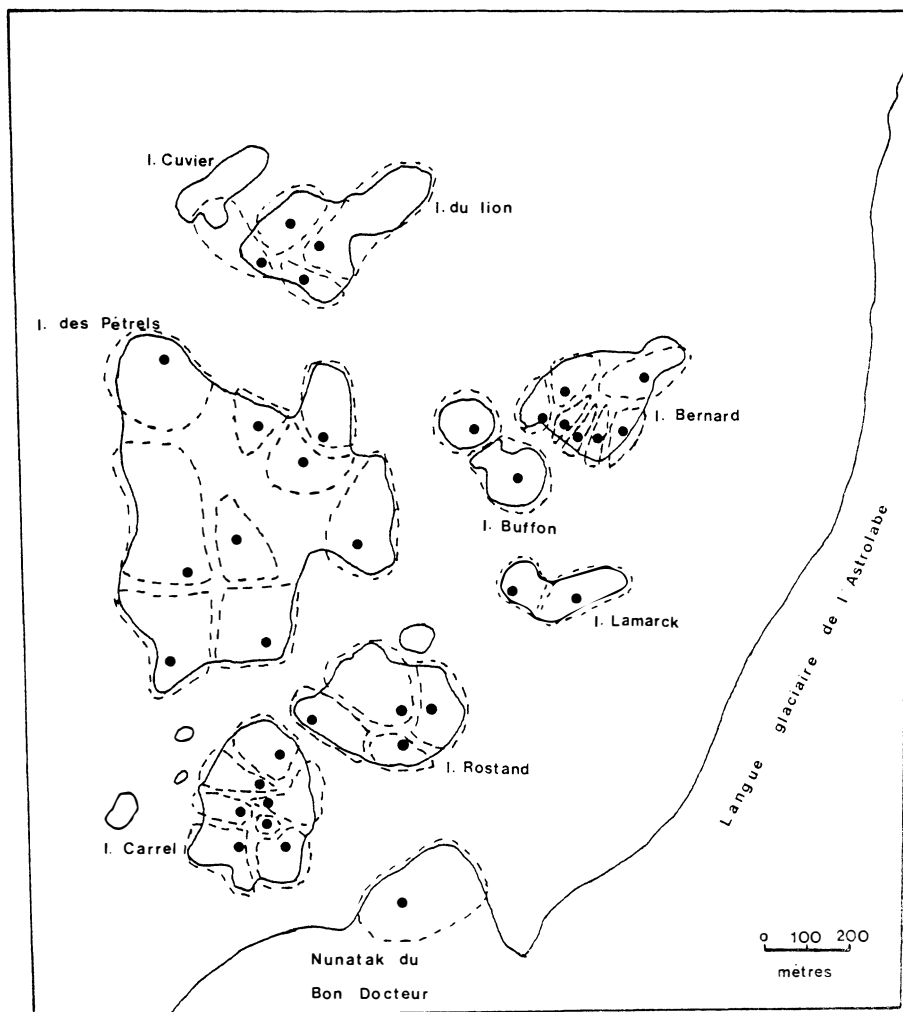


Figure 3. — L'archipel de Pointe Géologie en 1976-1977. En comparant les figures 2 et 3, on peut constater qu'à 8 ans d'intervalle, la densité des territoires a relativement peu augmenté par rapport à la population qui a quadruplé. Les territoires sont restés le plus souvent à la même place bien que les couples ne soient plus les mêmes.

De plus, après la ponte, les sexes semblent se spécialiser puisque ce sont les femelles que l'on trouve généralement sur les territoires ; celles-ci se nourrissent des régurgitats du mâle, ou aux dépens des colonies de Manchots Adélie se trouvant à proximité. A l'origine, ce devaient être surtout les mâles qui se nourrissaient en mer pendant la reproduction.

La figure 2 représente l'archipel de Pointe Géologie, hormis deux îlots éloignés, et les emplacements des nids de Skuas ainsi que les limites de leurs territoires en 1968/1969. On peut constater que certaines îles comme Cl. Bernard et Carrel présentent une densité forte, alors que d'autres comme l'île Cuvier sont inhabitées. Or la topographie de cette dernière n'explique pas cette absence. Huit années après, en 1976/1977 (figure 3), on constate que l'emplacement des territoires a peu évolué, hormis le cas de l'île des Pétrels. Bien que le nombre de territoires soit passé de 29 à 40, on s'aperçoit que cette augmentation s'est faite surtout dans les zones déjà les plus denses (îles Carrel, Rostand et Cl. Bernard).

La forte colonisation de l'île des Pétrels peut être expliquée par deux facteurs : d'une part c'est là que se trouve la base et que les massacres des premières années ont eu lieu, d'autre part c'est sur cette île qu'aujourd'hui les déchets de nourriture sont déposés.

Alors que dans cet intervalle de 8 ans la plupart des couples de l'archipel ont été remplacés, il est remarquable que les nouveaux venus aient « hérité » des mêmes limites territoriales (Erickson 1938, Young 1972).

Il semble que l'installation d'un couple de Skuas nécessite plus qu'une certaine surface de terrain disponible et que des facteurs « culturels » influent aussi sur la répartition très hétérogène des nids dans l'archipel (territoire traditionnel).

III. — MISE EN EVIDENCE DE LA STRATEGIE DE REPRODUCTION

Après avoir analysé les conditions générales de l'essor démographique de la population de Skuas de Pointe Géologie, il nous faut essayer de comprendre la stratégie reproductrice de cette espèce. En effet, l'accroissement de la capacité alimentaire du milieu a relevé le niveau du facteur limitant. Cette expérience involontaire a déclenché, et mis donc en évidence, un certain nombre de mécanismes de régulation indécélables dans les conditions d'un écosystème stable.

1) LE PROBLÈME DE L'ÉTALEMENT DES PONTES

Nous allons tout d'abord envisager le chronologie des phases du cycle reproducteur du Skua antarctique et son évolution à

Pointe Géologie. Alors que l'on n'avait jamais signalé de pontes de remplacement, celles-ci sont devenues habituelles ces dernières années, avec des intervalles entre l'abandon de la première couvée et la ponte de la deuxième pouvant atteindre 22 jours. Parallèlement, les dates de ponte qui étaient synchronisées pendant les premières années d'étude se sont de plus en plus « étalées » dans le temps au fur et à mesure que les années passaient (figure 4). Durant l'été austral 1964/1965, la première ponte eut lieu le 17 novembre et la dernière le premier décembre, soit un intervalle de 14 jours. L'été suivant, l'écart passa à 25 jours. Mais en 1975/1976, il fut de 51 jours et l'été suivant il atteignit 58 jours. A trois jours près, les dates des premières pontes n'ont pas changé, ce sont celles des dernières qui se sont décalées de 7 semaines, ce qui semble une limite pour que les poussins puissent prendre leur envol avant l'hiver antarctique. D'ailleurs la donnée la plus récente (51 jours en 1977/1978), n'est pas pour la première fois en augmentation sur les précédentes.

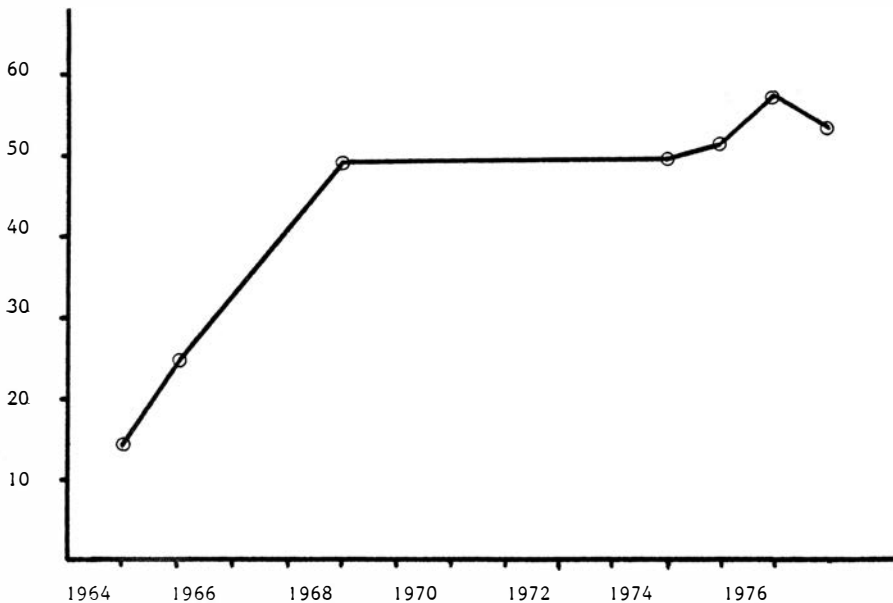


Figure 4. — Evolution au cours du temps de l'intervalle entre première et dernière ponte. Le nombre de jours est indiqué en ordonné.

Ce déplacement dans le temps des dates de ponte a multiplié par plus de 4 en 12 ans l'écart entre la première et la dernière ponte. Il constitue une sorte de vérification expérimentale de l'hypothèse de Lack (1968) selon laquelle l'époque de reproduction est déterminée de façon que la nourriture soit plus abondante

au moment de l'élevage des jeunes. Le cycle reproducteur du Skua antarctique s'est désynchronisé de celui du Manchot Adélie et du plancton par suite de l'apport constant d'aliments constitué par les déchets de la base. Auparavant, un poussin issu d'une ponte de remplacement ayant lieu en début janvier n'aurait eu aucune chance de survie, puisque l'éclosion aurait eu lieu début février à une époque où les Manchots Adélie se préparent à partir et où le zooplancton décroît.

2) RELATION ENTRE DENSITÉ ET MORTALITÉ

Comme nous l'avons vu précédemment (figure 1), le nombre de territoires a augmenté constamment de 1966 à 1977. Parallèlement, le nombre d'œufs pondus a suivi la même évolution. Sur le tableau II, on peut constater que le rapport entre le nombre d'œufs pondus et le nombre de couples est resté constant. Ceci n'a rien d'étonnant puisque, comme chez tous les Lariformes, la taille de la ponte est limitée, 1 à 2 œufs. Ne pouvant, comme la Chouette effraie (*Tyto alba*), faire varier l'importance de la ponte, le Skua antarctique a dû jouer pour augmenter sa fécondité sur le deuxième facteur, c'est-à-dire le nombre de pontes (1). Ce mécanisme de régulation est visible en Terre Adélie où, comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, les pontes de remplacement sont devenues fréquentes. La natalité a donc augmenté par suite de l'accroissement du nombre de couples reproducteurs et du nombre de pontes.

TABLEAU II

Evolution du nombre d'œufs et de couples dans la colonie, de 1965/66 à 1976/77.

CYCLE	NOMBRE D'OEUFS	NOMBRE DE COUPLES	RAPPORT
1965/1966	44	29	1,51
1968/1969	52	31	1,67
1969/1970	50	32	1,56
1974/1975	57	39	1,47
1975/1976	54	39	1,39
1976/1977	63	40	1,57

(1) Ces pontes surnuméraires sont uniquement des pontes de remplacement. Elles n'augmentent donc que la fécondité des couples qui ont « raté » leur première couvée.

Par contre la mortalité a augmenté en rapport puisqu'elle est passée de 40 % il y a 12 ans (Le Morvan et al. 1967) à 55 % (1975/1976 et 1976/1977). Si l'on essaie d'entrer dans le détail de cette mortalité, on s'aperçoit que celle des œufs a beaucoup augmenté (31 % à 48,6 %), alors que celle des poussins est restée relativement faible (7,5 % à 13,3 %).

Si l'on suit maintenant l'évolution du nombre de poussins à l'envol au cours des années, on s'aperçoit que ce chiffre reste à peu près constant : 30 en 1967/1968, 33 en 1968/1969, 29 en 1971/1972, 26 en 1972/1973, 32 en 1973/1974, 28 en 1976/1977 et 26 en 1977/1978. Ceci peut s'expliquer facilement puisque la natalité et la mortalité ont augmenté en même temps.

Quel est le mécanisme qui est responsable de cette régulation ? Au fur et à mesure que le nombre de couples reproducteurs s'est accru, la densité a augmenté, la distance moyenne entre les nids passant de 110 mètres en 1965 à 65 mètres en 1975. On peut émettre l'hypothèse que ce surpeuplement a entraîné des perturbations entre couples voisins, et vraisemblablement du cannibalisme adultes-poussins signalé par Young 1963 et Le Morvan et al. 1967.

Si l'on compare la réussite des couvées entre les îles densément peuplées et celles qui le sont peu, la différence est fortement significative. Sur l'île des Pétrels par exemple où la densité est faible (202 mètres en moyenne entre 2 nids), 18 poussins ont été élevés en 3 ans sur 23 nids (0,78 poussins par nid). De même, sur l'île du Gouverneur où la distance entre les nids est en moyenne de 275 mètres, le nombre de poussins par nid est de 0,84. Par contre sur les îles Carrel et Cl. Bernard où la densité est forte (distance moyenne : 65 mètres) 22 poussins seulement ont été élevés dans le même temps sur 39 nids, soit 0,56 poussins par nid.

3) LE PROBLÈME DU DEUXIÈME POUSSIN

Le Skua antarctique pond deux œufs à un intervalle de un à trois jours. Wilson (1907) fut le premier à signaler qu'un seul poussin survit, alors que les deux éclosent généralement. Young (1963) a remarqué que c'était le plus âgé qui survivait en chassant le plus jeune de l'emplacement où avait lieu le nourrissage. Spellerberg (1971), de son côté, a noté que plus la différence d'âge (donc de taille) était grande, plus les chances de survie du deuxième poussin étaient faibles. Procter (1975) a montré que le premier n'était jamais directement la cause de la mort du second et que l'éloignement du nid ne faisait que l'exposer aux facteurs habituels de mortalité.

De plus, l'état nutritionnel du poussin plus âgé détermine son degré d'agressivité ; si les parents le nourrissent à satiété, il laisse s'alimenter le plus jeune. La ponte asynchrone constituerait donc un moyen d'adapter le nombre de jeunes à la nourriture disponible : en cas de pénurie, seul le premier poussin survit,

alors que les deux seraient condamnés à mort si la ponte des deux œufs avait eu lieu en même temps. Pour séduisante que soit cette hypothèse, elle n'explique pas tout. Wilson (1907), Caughley (1960) et Young (1963) se sont d'ailleurs interrogés sur l'utilité de cette ponte double.

En fait si l'envol de deux poussins d'un même couple est rare, il se produit cependant parfois dans toutes les localités d'étude. De plus, le cas de la Terre Adélie est particulièrement instructif pour la compréhension de ce problème, comme nous allons le voir (figure 5).

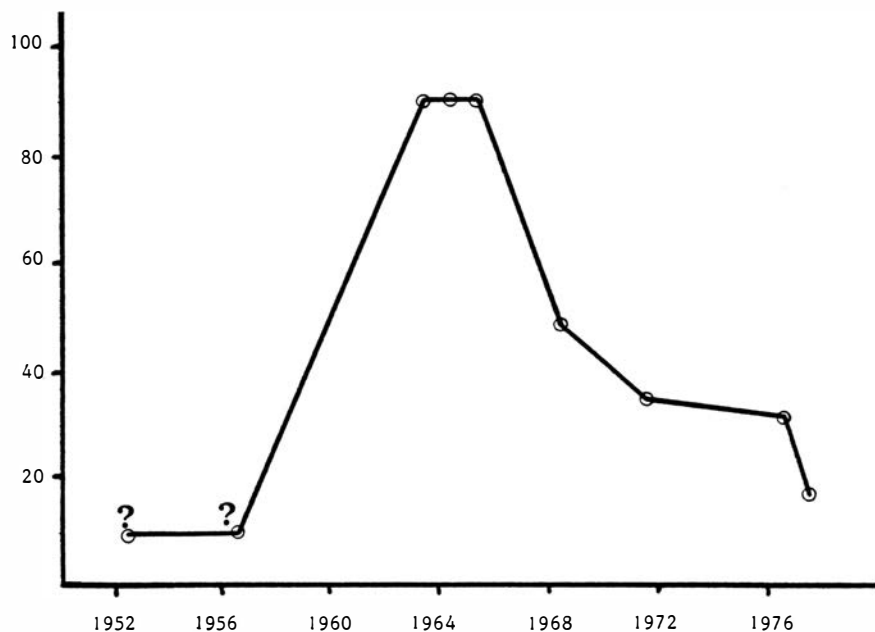


Figure 5. — Evolution du pourcentage de couples ayant élevé deux poussins.

En 1952/1953 et 1956/1957, Prévost (1963) signalait que généralement un seul poussin par nid prenait son envol dans la population de Pointe Géologie. De 1963 à 1966 par contre, (Le Morvan et al. 1967), 90 % des couples ont vu leurs deux poussins terminer leur croissance. En 1968/1969, le pourcentage des couples ayant élevé deux poussins tomba à 48 %, toujours pour une vingtaine de couples reproducteurs. Au cours des années suivantes, les pourcentages ont continué à décroître jusqu'à atteindre 17 % durant l'été austral 1977/1978. Ainsi, alors que la population de Pointe Géologie se trouvait lors de l'installation de la base dans une situation similaire à celle des autres secteurs antarctiques étudiés (un poussin à l'envol par couple en général), l'apport arti-

ficiel de nourriture semble avoir mis en œuvre un mécanisme latent de régulation des effectifs. Ce mécanisme qui n'a que rarement l'occasion d'entrer en jeu dans les circonstances habituelles, a joué à plein tant que les disponibilités ont excédé la demande. Quand ce ne fut plus le cas, le nombre de poussins surnuméraires a commencé à diminuer. Il semble maintenant qu'un nouvel équilibre soit presque atteint, puisque le chiffre actuel de 17 % n'est pas très supérieur aux pourcentages obtenus ailleurs dans des conditions naturelles.

La ponte d'un deuxième œuf ne représente donc pas l'excédent d'une nature trop prodigue mais un potentiel d'adaptation à des ressources alimentaires fluctuantes.

Rappelons qu'il existe plusieurs solutions pour moduler l'importance de la production de jeunes en fonction de la nourriture disponible. Au stade de l'œuf, tout d'abord, il est possible, comme nous l'avons vu précédemment, d'augmenter soit la taille de la ponte, soit le nombre de pontes. C'est la deuxième solution qui a été adoptée par le Skua antarctique. Encore faut-il que les ressources ne soient pas trop limitées dans le temps, comme elles l'étaient auparavant en Terre Adélie — ce qui empêchait la manifestation régulière et générale de ce phénomène. Au stade du poussin, il est avantageux pour l'espèce de moduler le plus finement possible le nombre de jeunes en fonction des capacités locales du milieu. Ceci est réalisé en créant une inégalité entre les poussins, afin que ceux-ci ne se trouvent pas tous en même temps en mauvaise posture, s'il y a pénurie alimentaire. Une alternative intéressante semble exister chez les Manchots du genre *Eudyptes* : les deux œufs — et donc les deux poussins — sont de taille inégale. La solution la plus fréquemment adoptée, par le Skua antarctique par exemple, consiste à incuber dès le premier œuf et à pondre les suivants à quelques jours d'intervalle pour obtenir un étalement des éclosions. Le poussin le plus âgé, donc le plus actif, sera donc favorisé, surtout si un comportement comme celui connu chez les Skuas antarctiques vient accroître cette compétition en cas de disette. On retrouve cet ensemble d'adaptations dans tous les groupes où les ressources alimentaires sont imprédictibles, comme certains oiseaux de mer tropicaux, les Rapaces nocturnes et surtout les Rapaces diurnes, où les écarts entre les éclosions peuvent atteindre une semaine.

CONCLUSION

Ainsi, l'étude à long terme de la population de Skuas antarctiques de Pointe Géologie a permis de préciser la biologie de cette espèce, d'en suivre l'essor démographique, mais aussi et surtout de tester un certain nombre d'hypothèses de portée générale, en particulier celles émises par Lack. Dès 1940, cet ornithologue a vu

l'intérêt de l'apport évolutionniste pour l'écologie. Dans son ouvrage *Ecological Adaptations for Breeding in Birds* (1968), il avançait par exemple l'idée que la fidélité des conjoints pouvait être bénéfique pour la reproduction, en particulier chez les oiseaux de mer (p. 133), ou encore celle que l'époque de la reproduction était déterminée de façon telle que la nourriture soit plus abondante au moment de l'élevage des jeunes (p. 305), et il insistait à nouveau sur le fait que la taille des pontes reflétait la capacité limite d'élevage des jeunes par les parents (p. 293). Il concluait (p. 309) en regrettant d'avoir été obligé, dans l'état des connaissances, de s'en tenir à ce qu'il nommait modestement des « spéculations » et il espérait que celles-ci seraient le point de départ d'expériences *in natura*. Bien que nous n'ayons fait qu'observer une situation au lieu de la provoquer, il nous semble que les faits rapportés ci-dessus confirment expérimentalement les vues de David Lack.

RESUME

Le statut taxonomique du Skua est discuté. La distribution géographique circum-antarctique de l'espèce, sa taille plus petite que celle des autres Skuas, sa coloration plus claire, sa voix beaucoup plus aiguë et la quasi-absence d'hybridation nous paraissent bien confirmer une place à part.

Les données de terrain et celles obtenues à partir du fichier de baguage, qui couvre aujourd'hui 15 années, permettent de préciser certains aspects de la biologie de cette espèce : migration, dimorphisme sexuel, longévité, fidélité au nid et au partenaire, ainsi que leur valeur de survie.

Les Skuas sont des oiseaux opportunistes par excellence puisqu'ils sont à la fois pêcheurs, rapaces et charognards. C'est ce dernier aspect qui est à l'origine de l'expérience naturelle qui a été réalisée involontairement sur la population de Pointe Géologie. Au cours des vingt dernières années, les déchets de la base française de Terre Adélie ont constitué un apport de nourriture qui a provoqué un essor de la population de Skuas de l'archipel. La population globale a quadruplé (80 en 1964 à 320 en 1977), le nombre de couples reproducteurs a presque doublé de l'été austral 1964/1965 à celui de 1976/1977. En conséquence, la distance entre les nids est tombée de 110 mètres en 1965 à 65 mètres en 1976.

La fécondité est passée de 44 œufs pondus en 1965/1966 à 63 en 1976/1977. Par contre, la mortalité au stade des œufs a augmenté de 18 % en 12 ans. Cette relation entre densité et mortalité explique que le nombre de poussins à l'envol s'est maintenu de 1964/1965 à 1976/1977.

La ponte qui est de deux œufs a toujours étonné les auteurs antérieurs qui se demandaient pourquoi un seul poussin par nid

arrive généralement à s'envoler. Or, en pleine période d'expansion de la population (1965/1966) les deux poussins achevaient généralement leur croissance (9 sur 10) alors qu'actuellement et à nouveau, seul un poussin survit par nid. De plus les Skuas qui, il y a 10 ans, étaient constamment vus en train d'attaquer les poussins de Manchots Adélie ne le font plus qu'exceptionnellement aujourd'hui.

Il semble que lors de l'installation de la base, la population de Skuas de Pointe Géologie ait été en équilibre avec les ressources naturelles. L'apport de la décharge a permis un accroissement rapide de la population et a mis en évidence la signification biologique de l'existence d'un deuxième poussin qui n'arrivait pas à survivre.

La population reproductrice suivit avec quelque retard la population globale par suite du facteur limitant qu'a dû devenir la surface des îlots rocheux. La source principale d'alimentation n'étant plus le Manchot Adélie, le cycle reproducteur du Skua s'est complètement désynchronisé de celui-ci (des pontes de remplacement apparaissent maintenant un mois et demi après les dernières observées il y a une dizaine d'années). Aujourd'hui, la population de Skuas semble à nouveau en équilibre avec les ressources alimentaires, aussi bien naturelles qu'artificielles, aussi est-il rare de voir survivre le deuxième poussin.

SUMMARY

The breeding colony of Antarctic skuas *Stercorarius macrormicki* of Pointe Géologie, Adélie Land, has been studied since 1965.

The number of birds present at the colony site increased from 80-90 in 1965/66 to 320 in 1976/77, and the number of breeding pairs from 29 to 40 during this period. In the same time interval, the average distance between nests was reduced from 110 to 65 m.

The stability of the pair-bond is shown to be advantageous in Antarctic skuas. Breeding is higher in long-established pairs (Table I).

The yearly production of eggs by the breeding birds increased from 44 in 1965/66 to 63 in 1976/77. However, the mortality rate of eggs increased in the same time period from 31 % to 48.6 %. The number of fledglings consequently remained more or less constant, ranging from 26 to 33 depending upon the year.

This spectacular increase in the number of breeding pairs and in their fecundity apparently results from an artificial increase in the carrying capacity of the habitat. The establishment of a garbage dump close to the buildings of the French Antarctic base

led to a progressive change in the food habits of the Antarctic skuas. Whereas these "opportunistic" birds originally preyed upon Adélie penguins' eggs, chicks and carcasses, they quickly began to feed exclusively upon human garbage.

The use of this new permanent food source led to a rapid increase in the local population between 1970 and 1972. This population is now levelling off, having apparently reached a new equilibrium with the available resources. During the stage of exponential increase, most pairs successfully raised two chicks instead of one ; this is no longer the case now.

The adaptation to a new food source has also changed the timing of the breeding season of the Antarctic skua. Instead of being closely synchronised with the breeding season of the sympatric Adélie penguins, the laying of Antarctic skua eggs now tends to be spread upon a much longer time period. Whereas the longest time interval between the first- and the last-laid eggs was 14 days in 1964/65, it reached 58 days in 1976-77.

BIBLIOGRAPHIE

- AMADON, D. (1959). — The significance of sexual differences in size among birds. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 103, n° 4.
- BROSSET, A. (1973). — Evolution des Accipiters forestiers de l'est du Gabon. *Alauda*, 41 : 185-201.
- CAUGHLEY, G. (1960). — Observations on incubation and chick rearing in the Antarctic Skua. *Notornis*, 8 : 194-195.
- COULSON, J.C. (1966). — The influence of the pair bond and age on the breeding biology of the Kitiwake Gull. *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 269-279.
- DEVILLERS, P. (1977). — The Skuas of the North Pacific coast. *Auk*, 93 : 417-429.
- EARHART, C.M., JOHNSON, N.K. (1970). — Size dimorphism and food habits of North American Owls. *Condor*, 72 : 251-264.
- EKLUND, C. (1961). — Distribution and life history studies of the South Polar Skua. *Bird Banding*., 32 : 187-223.
- ERICKSON, M.M. (1938). — Territory, annual cycle and numbers in a population of Wren-tits. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 42 : 247-333.
- FROCHOT, B. (1967). — Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les rapaces. II - L'influence des proies sur les rapaces. *La Terre et la Vie*, 21 : 33-62.
- GUILLOTIN, M. et JOUVENTIN, P. (à paraître). — Le Pétrel des neiges à Pointe Géologie.
- HILL, N.P. (1944). — Sexual dimorphism in the Falconiforms. *Auk*, 61 : 228-369.
- ISENMANN, P. (1977). — *Recherches sur l'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse (Larus ridibundus) en Europe et étude d'un exemple local : la Camargue*. Thèse d'état. Université de Montpellier.
- ISENMANN, P., JOUVENTIN, P., PREVOST, J., et VAN BEVEREN, M. (1971). — Note sur le contrôle de quelques espèces d'oiseaux bagués en Terre Adélie de 1968 à 1970. *L'Oiseau et R.F.O.*, 41, n° spécial : 1-8.
- JOUVENTIN, P. (sous presse). — Dimorphisme vocal entre Skua antarctique et subantarctique. *Alauda*.

- LACK, D. (1968). — *Ecological Adaptation for Breeding in Birds*. Methuen and Co L.T.D. London.
- LACK, D. (1971). — *Ecological Isolation in Birds*. Blackwell. Oxford.
- LE MORVAN, P., MOUGIN, J.L. PREVOST, J. (1967). — Ecologie du Skua antarctique (*Stercorarius skua maccormicki*) dans l'archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie). *L'Oiseau et R.F.O.*, 37 : 193-220.
- MACDONALD, M.A. (1978). — Adult mortality and fidelity to mate and nest- site in a group of marked fulmars. *Bird Study*, 25 : 165-178.
- PENNEY, R.L. (1968). — Territorial and social behaviour in the Adélie Penguin. *Antarct. Res. Ser.*, 12 : 83-131.
- PREVOST, J. (1963). — Densité de peuplement et biomasses de vertébrés terrestres de l'archipel de Pointe Géologie, Terre Adélie. *La Terre et la Vie*, 17 : 35-49.
- PROCTER D.L.C. (1975). — The problem of chick loss in the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*). *Ibis*, 117 : 452-459..
- SALOMONSEN, F. (1976). — The South Polar Skua, *Stercorarius maccormicki* in Greenland. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.*, 70 : 81-89.
- SELANDER, R.K. (1966). — Sexual dimorphism and differential niche utilisation in birds. *Condor*, 68 : 113-151.
- SPELLERBERG, I.F. (1971). — Aspects of Mc Cormick Skua breeding biology. *Ibis*, 113 : 357-363.
- STONEHOUSE, B. (1956). — The Brown Skua, *Catharacta skua lonnbergi*, of South Georgia. *F.I.D.S. Scientific Reports*, 14 : 1-25.
- THIOLLAY, J.M. (1976). — *Les rapaces diurnes dans l'ouest africain : analyse d'un peuplement de savane forestière et recherche sur les migrations saisonnières*. Thèse d'état. Paris.
- WILSON, E.A. (1907). — *Aves. National Antarctic Expedition 1901-1904. Natural History*, vol. 2, Zoology : 118 p.
- YOUNG, E.C. (1963). — The breeding behaviour of the South Polar Skua, *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, 105 : 203-233.
- YOUNG, E.C. (1972). — Territory establishment and stability in Mc Cormick's Skua. *Ibis*, 114 : 234-244.