



HAL
open science

Évolution annuelle des effectifs et des biomasses des oiseaux antarctiques

J.-L. Mougin, J. Prévost

► **To cite this version:**

J.-L. Mougin, J. Prévost. Évolution annuelle des effectifs et des biomasses des oiseaux antarctiques. Revue d'Écologie, 1980, 34 (1), pp.101-134. hal-03529260

HAL Id: hal-03529260

<https://hal.science/hal-03529260>

Submitted on 17 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.

EVOLUTION ANNUELLE DES EFFECTIFS ET DES BIOMASSES DES OISEAUX ANTARCTIQUES

par J.-L. MOUGIN et J. PRÉVOST

Dans les pages qui suivent, nous avons tenté d'estimer de façon aussi précise que possible les effectifs des populations d'oiseaux des zones antarctique et subantarctique, la biomasse consommante qu'elles représentent et la quantité de nourriture qu'elles prélèvent en mer, ainsi que les fluctuations que l'on peut observer d'un mois à l'autre au cours de l'année dans ces effectifs et ces biomasses (1).

La zone antarctique est la région qui s'étend au sud de la convergence antarctique. Les localités de nidification des oiseaux y sont constituées par le continent et la péninsule antarctiques ainsi que les îles qui en sont proches (Balleny, Peter I., etc...) et par les îles Shetland du Sud, Orcades du Sud, Sandwich du Sud, Géorgie du Sud, Bouvet et Heard. La zone subantarctique est située entre la convergence antarctique et la convergence subtropicale. Les oiseaux y sont installés sur les îles Falkland, Gough, Marion, Prince Edouard, Crozet, Kerguelen, Macquarie, Campbell, Auckland, Antipodes et Bounty.

Nous avons cherché à tenir compte de toutes les espèces aviennes nichant dans cette région du globe. Nous avons cependant exclu de notre liste un certain nombre d'oiseaux qui ne sont que très marginaux en zone subantarctique ou fort peu caractéristiques de la région : l'Albatros royal *Diomedea epomophora* de Nouvelle-Zélande et des îles Campbell, Auckland et Chatham ; le Petit Puffin *Puffinus assimilis*, espèce subtropicale mais qui niche également à l'île Gough ; le Puffin majeur *Puffinus gravis* des îles Tristan da Cunha, Gough et Falkland que ses migrations conduisent en zone arctique et que l'on n'observe

(1) Les problèmes mathématiques posés par notre étude ont été résolus grâce à la collaboration de G. Hémary, A. Le Tocquin et G. de Monicault que nous sommes heureux de remercier ici. Notre reconnaissance va également à B. Despin ; et à J. Croxall et D. Müller-Schwarze qui ont mis à notre disposition leurs estimations sur les effectifs et les biomasses des oiseaux antarctiques et subantarctiques.

pratiquement pas dans la région étudiée ; le Pétrel de Schlegel *Pterodroma incerta* qui ne niche que sur la convergence subtropicale, aux îles Tristan da Cunha et Gough ; ainsi que les Gorfous de Nouvelle-Zélande, *Eudyptes pachyrhynchus*, *E. robustus* et *E. sclateri*, très marginaux en zone subantarctique. Au total, 46 espèces ont été retenues, dont les effectifs et les biomasses ont été pris en compte pour toutes leurs localités de nidification antarctiques et subantarctiques, et, en raison de leurs affinités faunistiques avec le milieu subantarctique, pour trois localités subtropicales, les îles Tristan da Cunha, Nouvelle Amsterdam et Saint-Paul. Les effectifs de ces espèces, dans les localités situées en dehors de notre zone d'étude, n'ont pas été pris en compte.

Ce travail implique la consultation d'un nombre de publications si considérable qu'il est impossible de les citer toutes dans le courant du texte. Les plus importantes d'entre elles sont mentionnées en bibliographie.

I. — EFFECTIFS ET BIOMASSES CONSOMMANTES

Pour commencer une telle étude, il importe de connaître avec précision les effectifs de toutes les espèces aviennes ayant colonisé le milieu antarctique et subantarctique. Cela n'est déjà pas si simple (tableau I). Trois espèces seulement — *Aptenodytes forsteri*, *Phoebetria fusca* et *Diomedea chlororhynchus* — sont connues de façon relativement précise à cet égard. Pour d'autres espèces cependant, on possède des renseignements solides concernant la majorité des localités de nidification, ce qui permet d'effectuer des extrapolations sans courir de trop grands risques d'erreurs (1), en appliquant la formule :

$$N' = N \times X'/X$$

ou N est le nombre d'oiseaux existant dans les localités recensées, X le nombre de localités recensées, X' le nombre total de localités de nidification de l'espèce et N' l'effectif total. La formule n'est utilisable en toute rigueur que si X' est peu différent de X.

Enfin, chez d'autres espèces, les chiffres font presque totalement ou totalement défaut, et les valeurs que nous citons au tableau I sont très largement hypothétiques. Parmi ces oiseaux, on compte tous les Procellariiformes à nidification hypogée, *Pagodroma nivea*, *Pterodroma macroptera*, *P. lessonii*, *P. brevirostris*, *P. mollis*, *Halobaena caerulea*, *Pachyptila vittata*, *P. desolata*, *P. crassirostris*, *P. turtur*, *P. belcheri*, *Procellaria cinerea*, *P. aequi-*

(1) Pour autant qu'on ne découvre pas dans l'avenir de nouvelles localités de nidification de ces espèces.

noctialis, *Puffinus griseus*, *Oceanites oceanicus*, *Garradina nereis*, *Fregatta tropica*, *Pelecanoides georgicus* et *P. urinator*, ainsi que les Becs-en-fourreau *Chionis minor* et *C. alba*, et le Canard d'Eaton *Anas eatoni*, soit 22 espèces sur 46, ce qui est malheureusement considérable. De plus, on constate que la quasi-totalité de ces oiseaux vit en zone subantarctique, et très peu en zone antarctique, ce qui risque de fausser les résultats obtenus.

L'effectif des reproducteurs étant connu, on calcule facilement l'effectif total de l'espèce — adultes reproducteurs, adultes non reproducteurs et immatures — en utilisant des formules dérivées de celles de Westerskov (1963) modifiées par Tickell (1968), établies pour les grands Albatros *Diomedea exulans* et *D. epomophora* :

$$2 = akb^6/1-b^2$$

d'ou on tire k, ce qui permet de calculer P :

$$P = Eka/1-b$$

ou a = taux de survie au nid des œufs et des poussins,

b = taux de survie annuel des adultes,

k = taux de survie des immatures de première année,

E = nombre d'œufs pondus chaque année,

P = population totale.

En fait, il convient de modifier ces formules selon les espèces étudiées, en fonction du nombre d'œufs constituant la ponte — un le plus souvent, mais parfois deux ou trois — en fonction de l'âge de la première reproduction — très variable selon les espèces — et en fonction de la fréquence de la reproduction — tous les ans chez la plupart des espèces, mais deux fois tous les trois ans chez *Aptenodytes patagonicus*, et une fois tous les deux ans chez quelques Albatros, *Diomedea exulans*, *D. chrysostoma*, *Phoebetria palpebrata* et probablement *P. fusca* (1). Les valeurs numériques nécessaires à l'emploi des formules sont connues chez un certain nombre d'espèces. Pour les autres, nous nous sommes servi de chiffres provenant d'espèces très proches et habitant les mêmes milieux.

A partir des valeurs moyennes ainsi calculées, il est relativement aisé de chiffrer les variations des effectifs au cours de l'an-

(1) Pour ces espèces à reproduction biennale, les effectifs des reproducteurs cités au tableau I sont les effectifs totaux et non pas ceux qui viennent à terre pour nicher chaque année.

TABLEAU I,
Effectifs, besoins énergétiques, biomasse
chez les oiseaux de zone

Espèce	Poids de l'adulte (g)	Effectif des reproducteurs (10 ³ individus)	Effectif moyen (adultes, immatures et poussins) (10 ³ individus)	Biomasse consommante moyenne (tonnes)	Besoins énergétiques (10 ⁶ kcal/jour)
<u>Aptenodytes forsteri</u>	26.000	350	568	14.455	832,8
<u>Aptenodytes patagonicus</u>	13.000	3.000	5.637	65.874	6.667,0
<u>Pygoscelis papua</u>	6.000	1.000	2.303	13.016	1.335,3
<u>Pygoscelis adeliae</u>	4.500	25.000	58.065	254.509	34.074,6
<u>Pygoscelis antarctica</u>	4.000	3.000	7.049	27.585	3.302,2
<u>Eudyptes chrysocome</u>	2.500	17.000	40.630	101.085	15.225,9
<u>Eudyptes chrysolophus</u>	4.500	28.000	64.562	300.547	33.521,1
Sphéniscidés	-	77.350	178.814	777.071	94.958,9
<u>Diomedea exulans</u>	8.500	45	69	584	52,4
<u>Diomedea melanophrys</u>	3.500	7.000	11.997	41.782	5.377,2
<u>Diomedea chlororhynchos</u>	2.000	80	136	276	45,1
<u>Diomedea chrysostoma</u>	3.600	190	385	1.396	177,8
<u>Phoebetria palpebrata</u>	2.800	70	130	369	52,5
<u>Phoebetria fusca</u>	2.400	20	39	92	14,3
Diomédéidés	-	7.405	12.756	44.499	5.719,3
<u>Macronectes sp.</u>	4.500	70	104	452	-
<u>Fulmarus glacialisoides</u>	770	50	86	66	16,9
<u>Thalassoica antarctica</u>	670	1.200	2.058	1.385	381,3
<u>Daption capense</u>	450	1.000	1.444	644	212,9
<u>Pagodroma nivea</u>	370	800	1.178	430	158,5
- Fulmars	-	3.120	4.870	2.977	769,6
<u>Pterodroma brevirostris</u>	300	400	663	197	82,1
<u>Pterodroma mollis</u>	255	200	339	86	38,7
<u>Pterodroma lessonii</u>	750	300	509	378	102,6
<u>Pterodroma macroptera</u>	525	300	518	269	86,7
- Ptérodromes	-	1.200	2.029	930	310,1

(Première partie)
*consommante et biomasse consommée
 antarctique et subantarctique.*

Energie prélevée (10 ⁶ kcal/jour)	Biomasse consommée						Total t/an
	Poissons		Céphalopodes		Crustacés		
	%	t/an	%	t/an	%	t/an	
1.189,7	100	309.082	-	-	-	-	309.082
9.534,0	10	346.604	90	3.119.546	-	-	3.466.150
1.909,5	33	211.335	33	211.335	33	211.335	634.005
48.726,7	40	6.055.715	-	-	60	9.471.750	15.527.465
4.722,0	10	168.995	10	168.995	80	1.351.230	1.689.220
21.773,0	-	-	30	2.447.690	70	5.711.520	8.159.210
47.935,6	-	-	30	5.388.860	70	12.574.615	17.963.475
135.790,5	-	7.091.731	-	11.336.426	-	29.320.450	47.748.607
75,0	30	7.519	70	17.520	-	-	25.039
7.689,4	28	729.854	34	886.293	38	990.537	2.606.684
64,5	50	9.954	50	9.954	-	-	19.908
254,2	25	21.863	25	21.863	50	43.728	87.454
75,1	10	2.734	80	21.878	10	2.734	27.346
20,4	10	745	80	5.942	10	745	7.432
8.178,6	-	772.669	-	963.451	-	1.037.743	2.773.863
-	-	-	-	-	-	-	-
24,2	9	759	55	4.953	36	3.230	8.942
545,3	21	39.829	31	59.842	48	91.089	190.760
304,4	13	14.027	13	14.783	74	82.162	110.972
226,6	32	24.024	25	19.371	43	32.313	75.708
1.100,5	-	78.639	-	98.949	-	208.794	386.382
117,4	-	-	85	38.082	15	6.716	44.798
55,3	10	2.008	90	18.111	-	-	20.119
146,7	10	5.358	60	32.204	30	16.104	53.666
124,0	29	12.082	58	24.181	13	5.413	41.676
443,4	-	19.448	-	112.578	-	28.233	160.259

TABLEAU I,
*Effectifs, besoins énergétiques, biomasse
chez les oiseaux de zone*

<u>Pachyptila v. vittata</u>	175	1.000	1.676	292	155,6
<u>Pachyptila v. salvini</u>	160	10.000	16.758	2.666	1.485,0
<u>Pachyptila desolata</u>	160	5.000	8.379	1.333	742,7
<u>Pachyptila belcheri</u>	130	3.000	5.028	650	399,4
<u>Pachyptila crassirostris</u>	140	1.000	1.676	233	138,4
<u>Pachyptila turtur</u>	130	3.000	5.028	650	399,4
<u>Halobaena caerulea</u>	190	1.000	1.676	317	162,6
- Prions	-	24.000	40.221	6.141	3.483,1
<u>Procellaria aequinoctialis</u>	1.270	1.000	1.689	2.115	448,8
<u>Procellaria cinerea</u>	960	500	852	816	188,2
<u>Puffinus griseus</u>	785	400	676	522	138,7
- Puffins	-	1.900	3.217	3.453	775,7
Procellariidés	-	30.220	50.337	13.501	5.338,5
<u>Oceanites oceanicus</u>	34	25.000	36.391	1.227	1.410,4
<u>Fregetta tropica</u>	57	10.000	14.443	827	741,0
<u>Garrodia nereis</u>	30	10.000	14.449	439	531,0
Hydrobatidés	-	45.000	65.283	2.493	2.682,4
<u>Pelecanoides georgicus</u>	120	10.000	14.464	1.734	1.097,0
<u>Pelecanoides urinator</u>	135	15.000	21.695	2.907	1.741,3
Pélécanoididés	-	25.000	36.159	4.641	2.838,3
<u>P. albiventer + atriceps</u>	2.100	100	146	295	36,5
<u>Stercorarius skua</u>	1.500	100	258	389	54,2
<u>Sterna vittata + virgata</u>	140	70	98	14	7,5
<u>Larus dominicanus</u>	975	50	87	81	-
<u>Chionis alba + minor</u>	500	150	202	101	-
<u>Anas eatoni</u>	480	30	51	23	-
Phalacrocoracidés, Stercorariidés, Laridés, Chionidés, Anatidés	-	500	842	903	98,2
Total	-	185.475	344.191	843.108	111.635,6

(Seconde partie)

*consommante et biomasse consommée
antarctique et subantarctique.*

222,5	-	-	20	17.228	80	68.839	86.067
2.123,0	-	-	10	82.125	90	740.220	822.345
1.061,5	15	57.261	25	95.495	60	229.114	381.870
571,1	-	-	80	174.444	20	43.610	218.054
197,9	-	-	20	15.330	80	61.211	76.541
571,1	-	-	20	44.176	80	176.642	220.818
232,5	10	8.505	70	59.386	20	16.973	84.864
4.979,6	-	65.766	-	488.184	-	1.336.609	1.890.559
641,8	12	27.813	73	169.287	15	34.785	231.885
269,1	25	22.968	65	59.714	10	9.184	91.866
198,3	20	13.859	60	41.566	20	13.859	69.284
1.109,2	-	64.640	-	270.567	-	57.828	393.035
7.632,7	-	228.493	-	970.278	-	1.631.464	2.830.235
2.017,4	-	-	20	155.961	80	623.924	779.885
1.060,0	10	39.055	30	117.165	60	233.600	389.820
759,0	-	-	20	58.765	80	234.695	293.460
3.836,4	-	39.055	-	331.891	-	1.092.219	1.463.165
1.568,0	-	-	10	60.590	90	546.770	607.360
2.489,9	-	-	10	96.543	90	868.244	964.787
4.057,9	-	-	-	157.133	-	1.415.014	1.572.147
52,2	100	13.582	-	-	-	-	13.582
77,5	50	12.071	-	-	50	12.071	24.142
10,8	50	1.679	-	-	50	1.679	3.358
-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-
140,5	-	27.332	-	-	-	13.750	41.082
159.636,5	-	8.159.280	-	13.759.179	-	34.510.640	56.429.099

née (1). La connaissance du taux de mortalité annuelle chez les oiseaux âgés de plus d'un an nous permet d'évaluer les effectifs moyens survivant chaque mois. Celle du nombre des œufs pondus chaque année, et celle de la mortalité au nid des œufs et des poussins permet de chiffrer le nombre de poussins à l'envol. Enfin, le taux de survie des immatures de première année permet de connaître le nombre d'oiseaux survivant après leur première année passée en mer, étant supposé que les populations sont en équilibre, et que l'effectif des immatures survivant un an après avoir quitté le nid est égal à celui des oiseaux âgés de plus d'un an décédés pendant le même laps de temps. La connaissance du cycle reproducteur des oiseaux permet de situer précisément dans l'année les pontes, les éclosions et les envols des poussins. Ces cycles reproducteurs sont maintenant bien connus pour la plupart des espèces étudiées, de même que les éventuelles variations, pour une même espèce, d'une localité à l'autre.

Connaissant les variations en cours d'année des effectifs totaux des représentants d'une espèce, il est possible de passer à l'étude des pourcentages présents à terre ou partis en mer pour chaque mois de l'année. Des valeurs sont connues pour un certain nombre d'espèces. Pour les autres, nous avons utilisé les chiffres trouvés chez des espèces proches et habitant les mêmes milieux.

La biomasse consommante existant à un moment donné s'obtient en multipliant le nombre des oiseaux vivant à l'époque considérée — adultes, immatures et poussins — par leur poids moyen à cette même époque. La croissance pondérale des poussins a été étudiée chez la plupart des espèces considérées. Le cycle annuel du poids des adultes n'est connu que chez un très petit nombre d'espèces, et singulièrement chez les *Spheniscidae*. Chez celles pour lesquelles il n'est pas connu, nous avons utilisé un poids moyen annuel constant.

Le tableau II compare les effectifs et les biomasses des différentes familles aviennes nichant au sud de la convergence subtropicale (2) et montre que la zone subantarctique est à peine moins peuplée que la zone antarctique. Elle héberge en effet 49 % des effectifs des oiseaux des régions australes contre 51 % pour la zone antarctique. En revanche, sa biomasse consommante (36 % du total) est très inférieure à celle de la zone antarctique

(1) Pour faciliter les calculs, et d'ailleurs en l'absence totale de données numériques, nous avons admis que tous les oiseaux de zone antarctique et subantarctique passaient toute l'année au sud de la convergence subtropicale. On sait que cela n'est pas exact pour bon nombre d'espèces, le plus bel exemple étant fourni par le Pétrel de Wilson.

(2) Les *Phalacrocoracidae*, les *Laridae*, les *Stercorariidae*, les *Chionidae* et les *Anatidae*, chez qui les effectifs et les biomasses sont très faibles, ont été regroupés sous la rubrique « autres familles ».

(64 % du total). A l'exception des *Spheniscidae* et des *Hydrobatidae*, toutes les familles aviennes sont mieux représentées, en effectifs et en biomasses, en zone subantarctique qu'en zone antarctique.

TABLEAU II

Effectifs et biomasses moyens des oiseaux en zone antarctique et subantarctique.

Le premier chiffre indique la valeur absolue (en milliers d'individus, en tonnes ou en tonnes par jour), le second le pourcentage représenté par la famille considérée dans la zone étudiée par rapport à l'ensemble de la zone antarctique et subantarctique, le troisième le pourcentage représenté dans la zone considérée par la famille étudiée par rapport à l'ensemble des oiseaux de cette zone.

	Zone antarctique			Zone subantarctique		
	Effectifs (10 ³ individus)	Biomasse consommante (t)	Biomasse consommée (t/j)	Effectifs (10 ³ individus)	Biomasse consommante (t)	Biomasse consommée (t/j)
Sphéniscidés	115.888 64,8 - 65,7	533.045 68,6 - 98,2	86.428 66,1 - 93,6	62.926 35,2 - 37,5	244.026 31,4 - 81,1	44.391 33,9 - 71,3
Diomédéidés	567 4,4 - 0,3	2.046 4,6 - 0,4	350 4,6 - 0,4	12.189 95,6 - 7,3	42.453 95,4 - 14,1	7.250 95,4 - 11,6
Procellariidés	11.745 23,3 - 6,7	4.175 30,9 - 0,8	1.990 25,7 - 2,2	38.592 76,7 - 23,0	9.326 69,1 - 3,1	5.765 74,3 - 9,3
Hydrobatidés	37.780 57,9 - 21,4	1.440 57,8 - 0,3	2.324 58,0 - 2,5	27.503 42,1 - 16,4	1.053 42,2 - 0,4	1.685 42,0 - 2,7
Pélécanoididés	10.125 28,0 - 5,7	1.275 27,5 - 0,2	1.195 27,7 - 1,3	26.034 72,0 - 15,5	3.366 72,5 - 1,1	3.113 72,3 - 5,0
Autres familles	304 36,1 - 0,2	310 34,3 - 0,1	38 33,9 - 0,04	538 63,9 - 0,3	593 65,7 - 0,2	74 66,1 - 0,1
Total.	176.409 51,3 - 100	542.291 64,3 - 100	92.325 59,7 - 100	167.782 48,7 - 100	300.817 35,7 - 100	62.278 40,3 - 100

Dans cet ensemble, les *Spheniscidae* tiennent une place prépondérante. En zone antarctique, ils représentent à eux seuls 66 % des effectifs et 98 % des biomasses, et, en zone subantarctique où leur prédominance est moins écrasante, 38 % seulement des effectifs mais 81 % des biomasses. Au total, pour l'ensemble de la zone antarctique et subantarctique (tableau III), les *Sphenis-*

cidae se placent en première position à tous points de vue, avec 42 % de l'effectif des reproducteurs, 52 % de l'effectif total et 92 % de la biomasse consommante. Les *Hydrobatidae* viennent en seconde position pour l'effectif des reproducteurs (24 %) et pour l'effectif total (19 %), et les *Diomedéidae* pour la biomasse consommante (5 %).

TABLEAU III

Effectifs, besoins énergétiques, biomasse consommante et biomasse consommée (en pourcentage du total) chez les différentes familles aviennes de zone antarctique et subantarctique.

	Effectif des reproducteurs	Effectif moyen (adultes, immatures et poussins)	Biomasse consommante moyenne	Energie prélevée	Biomasse consommée			
					Poissons	Céphalopodes	Crustacés	Total
Sphéniscidés	41,70	51,95	92,17	85,06	86,92	82,39	84,96	84,62
Diomédéidés	3,99	3,71	5,28	5,12	9,47	7,00	3,01	4,92
Procellariidés	16,29	14,62	1,60	4,78	2,80	7,06	4,73	5,01
- Fulmars	1,68	1,41	0,35	0,69	0,96	0,72	0,61	0,68
- Ptérodromes	0,65	0,59	0,11	0,28	0,24	0,82	0,08	0,28
- Prions	12,94	11,69	0,73	3,12	0,81	3,55	3,87	3,35
- Puffins	1,02	0,93	0,41	0,69	0,79	1,97	0,17	0,70
Hydrobatidés	24,26	18,97	0,30	2,40	0,48	2,41	3,16	2,59
Pélécanoididés	13,48	10,51	0,55	2,54	-	1,14	4,10	2,79
Autres familles	0,27	0,24	0,11	0,09	0,33	-	0,04	0,07

Au total, le milieu antarctique et subantarctique héberge un peu moins de 350 millions d'oiseaux — dont 185 millions de reproducteurs — correspondant à une biomasse consommante un peu inférieure à 850 000 tonnes. Des variations, représentées au tableau IV et à la figure 1, sont perceptibles au cours de l'année. Les effectifs atteignent un maximum en février et en mars — 373 millions d'oiseaux — avec la présence au nid des poussins de la plupart des espèces, et un minimum en novembre — 320 millions d'oiseaux — avec le début d'un nouveau cycle reproducteur. Les biomasses suivent un cycle plus complexe, avec

deux maximums presque équivalents, en octobre (912 000 tonnes) — les oiseaux, et surtout les Manchots, se préparent aux jeunes de la reproduction en augmentant leur poids corporel — et en mars (913 000 tonnes) — les immatures ont atteint un poids corporel analogue à celui des adultes et vont partir en mer ou leur mortalité sera considérable — séparés par deux minimums, celui de décembre (759 000 tonnes) correspondant à l'amaigrissement dû aux jeunes de la parade et de l'incubation et celui de mai (784 000 tonnes) au décès en mer de très nombreux immatures de première année. En fait, ces variations restent assez faibles : la valeur la plus forte n'est que de 17 % supérieure à la valeur la plus faible pour les effectifs et de 20 % pour les biomasses.

Ces effectifs et ces biomasses ne sont jamais tous présents en même temps à la côte et de fait, on compte en moyenne 81 % des effectifs et 82 % des biomasses partis au large contre 19 % et 18 % respectivement présents à terre, les valeurs obtenues étant généralement assez voisines chez la plupart des familles. Les variations sont importantes au cours de l'année (tableau V). En raison de la rareté des espèces sédentaires sous ces latitudes, les effectifs présents à terre sont à leur minimum pendant l'hiver, de mai à septembre — en moyenne 3 % de l'effectif total (de 1,1 à 5,5 %). Ils augmentent rapidement en octobre, avec le début de la parade, atteignent un maximum en novembre (42,9 % de l'effectif total), puis décroissent lentement et régulièrement jusqu'en avril (16,8 % de l'effectif total) et rapidement en mai (5,5 % de l'effectif total) avec le début de la période internuptiale. La biomasse présente à terre suit un cycle très analogue, avec un minimum de mai à septembre — en moyenne 4,4 % de la biomasse totale (de 2,4 à 10,6 %) — une augmentation rapide en octobre conduisant à un maximum en novembre (43,7 % de la biomasse totale), puis une décroissance, lente jusqu'en avril (24,8 % de la biomasse totale), puis rapide en mai (10,6 % de la biomasse totale). Les effectifs et les biomasses partis au large présentent une évolution analogue quoique de sens inverse.

II. — BESOINS ENERGETIQUES

Le but de cette étude étant de chercher à connaître la quantité de nourriture prélevée en mer par les oiseaux, nous avons, à ce stade, négligé les espèces qui satisfont leurs besoins énergétiques totalement ou presque totalement à terre. Ainsi, nous n'avons pas retenu les Petrels géants *Macronectes giganteus* et *M. halli*, dont on peut supposer qu'ils sont très largement prédateurs pendant toute la durée de leur cycle reproducteur (1), non plus que les Goélands

(1) Les restes de Céphalopodes ou de Crustacés fréquemment trouvés dans leurs contenus stomacaux proviennent sans doute dans leur quasi-totalité des espèces aviennes sur lesquelles ils exercent une prédation et non pas d'un prélèvement direct en mer.

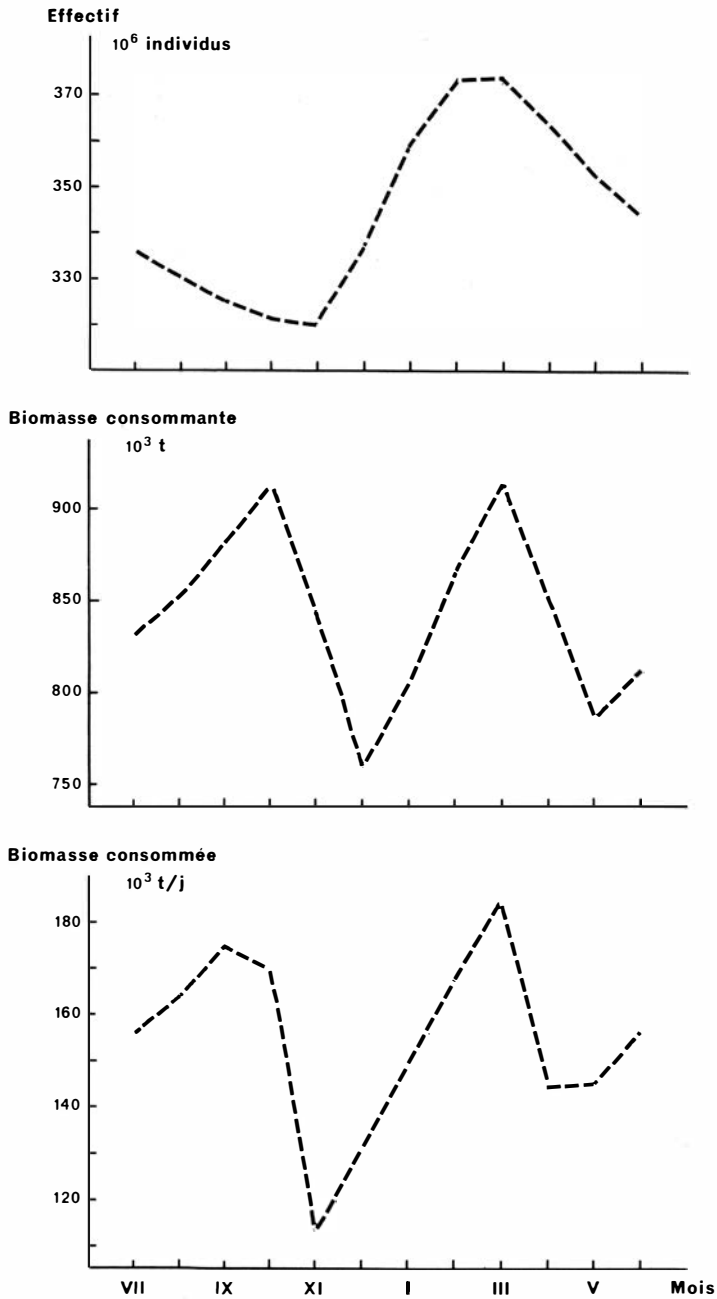


Figure 1. — L'évolution au cours de l'année des effectifs, de la biomasse consommante et de la biomasse consommée chez les oiseaux de zone antarctique et subantarctique.

TABLEAU IV

L'évolution au cours de l'année des effectifs (en milliers d'individus) et des biomasses (en tonnes) des oiseaux antarctiques et subantarctiques.

	Sphéniscidés		Diomédéidés		Procellariidés		Hydrobatidés		Pélécanoïdés		Autres familles		Total	
	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses
VII	173.453	767.755	12.680	44.476	49.351	13.486	64.235	2.460	35.295	4.555	816	889	335.830	833.621
VIII	171.325	787.963	12.564	44.084	48.355	13.203	62.625	2.399	34.595	4.465	791	861	330.255	852.975
IX	168.911	819.045	12.454	43.710	47.509	12.964	61.515	2.353	33.945	4.380	767	835	325.101	883.287
X	166.685	848.924	12.338	43.309	46.655	12.719	60.705	2.323	33.420	4.311	747	811	320.550	912.397
XI	167.882	779.178	12.222	42.895	46.218	12.548	59.895	2.291	32.970	4.254	744	797	319.931	841.963
XII	185.252	696.622	12.137	42.508	46.197	12.428	59.085	2.261	32.848	4.216	820	830	336.339	758.865
I	195.345	741.535	13.485	43.662	50.608	12.925	62.650	2.276	35.725	4.413	914	912	358.727	805.723
II	191.725	799.422	13.314	45.825	56.159	14.612	70.495	2.523	40.288	5.049	973	1.016	372.954	868.447
III	187.258	842.073	13.161	47.045	55.955	14.843	74.615	3.017	41.325	5.376	932	1.030	373.246	913.384
IV	182.601	780.256	13.022	46.420	54.295	14.525	72.790	2.846	39.535	5.121	897	1.007	363.140	850.175
V	179.228	716.683	12.905	45.218	52.078	14.006	68.755	2.644	37.695	4.867	870	944	351.531	784.362
VI	176.105	745.399	12.790	44.833	50.654	13.775	66.045	2.532	36.270	4.682	841	915	342.705	812.136
Moyenne	178.814	777.071	12.756	44.499	50.337	13.501	65.283	2.493	36.159	4.641	842	903	344.191	843.108

TABLEAU V

L'évolution au cours de l'année des effectifs et des biomasses d'oiseaux antarctiques et subantarctiques présents à terre (en pourcentage du total).

	Sphéniscidés		Diomédéidés		Procellariidés		Hydrobatidés		Pélécanoidés		Autres familles		Total	
	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses
VII	1,1	2,8	0,1	0,2	4,0	7,9	0	0	0	0	62,1	56,9	1,3	2,8
VIII	1,3	2,3	0,5	0,5	7,6	9,7	0	0	0	0	63,1	58,2	2,0	2,4
IX	2,6	2,9	0,9	0,8	19,1	17,6	0	0	8,8	8,2	68,9	66,6	5,2	3,0
X	17,0	16,5	50,5	50,3	37,1	37,7	0	0	34,4	33,6	80,4	77,7	20,0	18,5
XI	45,3	44,0	38,3	38,3	37,5	39,3	35,1	33,7	53,1	53,1	83,0	80,1	42,9	43,7
XII	37,2	29,5	26,0	25,9	33,2	36,0	43,6	43,8	49,6	49,6	83,8	79,4	38,7	29,7
I	35,7	28,5	22,5	16,3	32,6	33,4	44,5	41,7	44,1	41,9	84,4	78,8	37,3	28,1
II	28,8	27,7	15,8	14,3	28,9	31,4	43,1	40,0	40,1	38,7	81,9	75,8	32,4	27,2
III	23,3	24,3	13,8	15,5	17,0	22,4	30,6	35,8	26,5	27,5	75,5	68,8	24,0	23,9
IV	22,8	25,9	9,4	10,6	5,5	11,7	14,4	17,7	10,3	10,8	67,2	62,0	16,8	24,8
V	8,5	11,3	0,3	0,4	2,6	7,8	2,1	3,2	2,0	2,1	63,3	58,1	5,5	10,6
VI	1,2	3,4	0,1	0,2	2,6	7,3	0	0	0	0	62,7	57,5	1,1	3,3
Moyenne	19,1	18,2	14,7	14,2	18,6	21,5	17,8	18,0	22,1	21,7	73,1	68,1	19,1	18,1

dominicains *Larus dominicanus*, prédateurs, nécrophages, détritivores, et se nourrissant également d'animaux marins prélevés sur des algues flottées, donc voués de toute manière à la disparition. Nous avons de même écarté les Becs-en-fourreau *Chionis minor* et *C. alba* dont le régime alimentaire est extrêmement varié mais totalement prélevé à terre ou sur des algues flottées, et les Canards d'Eaton *Anas eatoni* très largement végétariens et consommateurs d'invertébrés dulçaquicoles. Enfin les Skuas *Stercorarius skua*, presque exclusivement prédateurs pendant leurs séjours à terre, n'ont été inclus dans notre étude que pour leurs séjours en mer. En revanche, les oiseaux qui ne sont que très partiellement prédateurs, nécrophages ou détritivores, tels de nombreux Albatros ou de nombreux Pétrels, ont été pris en compte.

Faute d'observations directes effectuées sur le terrain, l'évaluation de la consommation alimentaire nous impose de passer par une étude du métabolisme. Malheureusement, le métabolisme d'existence — c'est-à-dire le métabolisme correspondant à une activité très limitée, légèrement supérieur donc au métabolisme basal — n'a été directement mesuré en laboratoire que chez un très petit nombre d'espèces antarctiques et subantarctiques, appartenant toutes à la famille des *Spheniscidae* (*Aptenodytes forsteri*, *A. patagonicus*, *Pygoscelis adeliae*). Ainsi, dans la plupart des cas, nous avons dû utiliser les formules de Kendeigh (1970) établies pour des oiseaux n'appartenant pas à l'ordre des Passériformes, mais n'étant pas non plus des oiseaux de mer proches de ceux que nous avons étudiées. Ces formules :

$$\begin{aligned} M_0 &= 4,337 \times P^{0,53} && \text{à } 0^\circ\text{C} \\ M_{30} &= 0,540 \times P^{0,75} && \text{à } 30^\circ\text{C} \end{aligned}$$

donnent le métabolisme d'existence M en kilocalories par oiseau et par jour en fonction du poids P en grammes de l'oiseau. Elles sont valables pour des températures ambiantes de 0°C et de 30°C, les valeurs intermédiaires étant obtenues par une extrapolation linéaire. On peut ainsi calculer pour n'importe quel mois, et donc pour n'importe quelle température ambiante, les besoins énergétiques d'un oiseau de poids P. Ces estimations doivent cependant être modifiées pour tenir compte d'autres demandes énergétiques. Ainsi, le coût de la production d'une ponte nous est donné par la formule :

$$EC = EW \times CS \times 1,23 \times 1,37 \quad \text{kcal}$$

où EW est le poids de l'œuf, CS l'importance de la ponte, 1,23 la valeur calorifique d'un gramme d'œuf, et 1,37 un ajustement permettant de tenir compte de l'efficacité de la production de l'œuf (73 %). Le coût additionnel par rapport au niveau d'existence entraîné par une activité normale (vol, plongée, etc.) est estimé à 40 % du métabolisme d'existence. La croissance et la mue des

poussins augmente de 20 % environ le métabolisme d'existence. Enfin, la mue des adultes l'augmente de 12 % environ. Ces chiffres ayant été calculés pour des oiseaux terrestres non-Passériformes, ils ne sont probablement au mieux que de très grossières approximations dans le cas de nos oiseaux de mer.

Ayant ainsi estimé les besoins énergétiques quotidiens des oiseaux, il faut encore tenir compte de l'efficacité digestive avant de pouvoir évaluer la quantité d'énergie réellement prélevée. En supposant qu'elle est égale à 70 % (Kendeigh, in Wiens et Scott, 1975), les prélèvements énergétiques (en kcal/oiseau/jour) sont 1,43 fois supérieurs aux besoins énergétiques. Il n'est plus alors besoin que de multiplier le chiffre obtenu par l'effectif total de l'espèce considérée pour obtenir ses prélèvements énergétiques quotidiens.

Un dernier problème est posé par des oiseaux qui, capables de jeûnes de très longue durée comme les manchots, peuvent utiliser, pendant leurs séjours à terre, une quantité d'énergie prélevée en mer plusieurs mois auparavant et stockée sous forme de réserves adipeuses. L'étude du cycle reproducteur de telles espèces permet de résoudre aisément ce problème.

Les besoins énergétiques des oiseaux antarctiques et subantarctiques montrent au cours de l'année des variations matérialisées au tableau VI et à la figure 2, avec deux maximums presque équivalents, en septembre (129×10^9 kcal/jour) et en février (135×10^9 kcal/jour) séparés par deux minimums, en novembre (92×10^9 kcal/jour) et en avril (99×10^9 kcal/jour). La courbe des prélèvements énergétiques est analogue, mais quelque peu décalée dans le temps, les maximums se produisant en septembre (181×10^9 kcal/jour) et en mars (190×10^9 kcal/jour) alors que la plupart des oiseaux sont en mer, avant de commencer et après avoir terminé leur période de reproduction, et le minimum en novembre (116×10^9 kcal/jour) alors que les oiseaux sont à terre, occupés par la parade et l'incubation de leur œuf. Des minimums peu accentués existent également en avril et en mai (149×10^9 kcal/jour) à la fin de la période de reproduction de la plupart des espèces. Ces discordances dans le temps observées entre prélèvement et utilisation de l'énergie ne sont rendues possibles que par les considérables capacités de jeûne de nombreux oiseaux antarctiques et subantarctiques, en particulier les *Spheniscidae*.

Bien que nettes, les variations observées au cours de l'année ne sont pas d'une amplitude considérable. La valeur mensuelle la plus forte obtenue pour l'énergie utilisée n'est que de 46 % supérieure à la valeur la plus faible. Pour l'énergie prélevée, en raison des possibilités de jeûne des oiseaux, la variation est plus sensible et atteint 63 % de la valeur la plus faible.

TABEAU VI

*L'évolution au cours de l'année des besoins
et des prélèvements énergétiques (en millions de kilocalories
par jour) des oiseaux antarctiques et subantarctiques.*

	Sphéniscidés		Diomédéidés		Procellariidés		Hydrobatidés		Pélécanoididés		Autres familles		Total	
	Besoins énergétiques	Energie prélevée	Besoins énergétiques	Energie prélevée	Besoins énergétiques	Energie prélevée	Besoins énergétiques	Energie prélevée	Besoins énergétiques	Energie prélevée	Besoins énergétiques	Energie prélevée	Besoins énergétiques	Energie prélevée
VII	96.265	136.839	5.968	8.533	5.322	7.610	2.673	3.823	2.813	4.022	116	167	113.157	160.994
VIII	102.150	145.826	5.906	8.446	5.234	7.484	2.605	3.725	2.760	3.946	109	157	118.764	169.584
IX	112.603	157.600	5.841	8.353	5.085	7.272	2.558	3.658	2.707	3.870	93	133	128.887	180.886
X	85.715	153.136	4.907	7.017	5.133	7.340	2.524	3.609	2.797	3.998	72	104	101.148	175.204
XI	76.660	93.862	5.003	7.155	5.276	7.545	2.676	3.826	2.734	3.909	67	95	92.416	116.392
XII	82.221	114.807	5.160	7.378	4.589	6.562	2.525	3.611	2.457	3.513	70	102	97.022	135.973
I	94.532	132.638	5.819	8.321	4.882	6.981	2.284	3.267	2.531	3.618	81	117	110.129	154.942
II	117.964	148.198	5.972	8.539	5.725	8.186	2.654	3.794	2.977	4.257	97	140	135.389	173.114
III	100.864	163.483	6.012	8.597	5.897	8.432	3.069	4.390	3.232	4.621	108	156	119.182	189.679
IV	81.057	122.961	5.969	8.535	5.805	8.301	3.017	4.315	3.144	4.496	115	165	99.107	148.773
V	93.892	124.241	6.058	8.662	5.627	8.047	2.863	4.095	3.007	4.300	124	176	111.571	149.521
VI	95.597	135.901	6.018	8.606	5.482	7.839	2.746	3.929	2.896	4.141	121	171	112.860	160.587
Moyenne	94.960	135.791	5.719	8.179	5.338	7.633	2.683	3.836	2.838	4.058	98	140	111.636	159.637

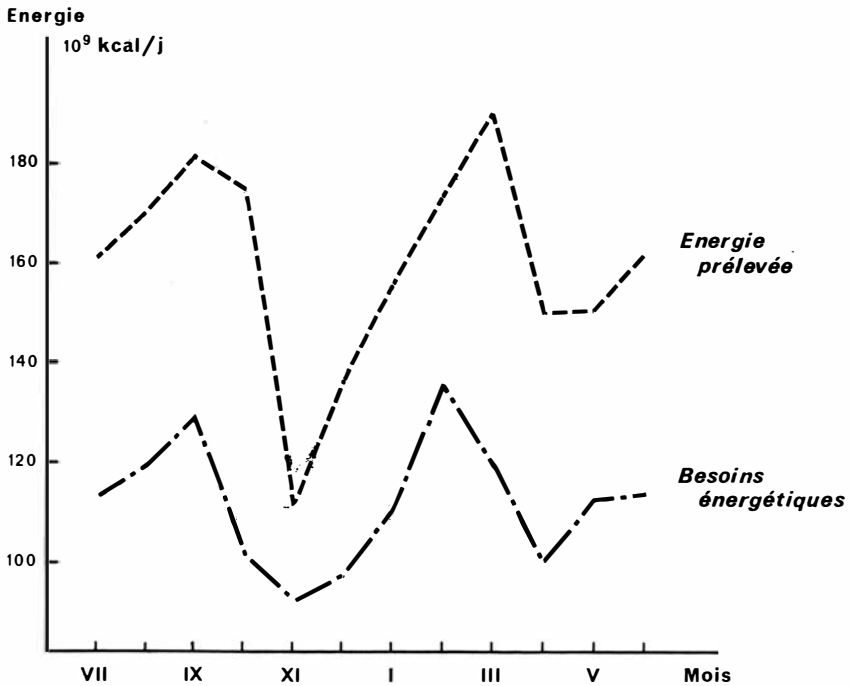


Figure 2. — L'évolution au cours de l'année des besoins énergétiques et de l'énergie prélevée chez les oiseaux de zone antarctique et subantarctique.

Le tableau III souligne bien l'importance des prélèvements énergétiques des différentes familles aviennes de zone antarctique et subantarctique. Les *Spheniscidae* y prennent une place prépondérante, avec plus de 85 % du total, suivis de loin par les *Diomedidae* et les *Procellariidae* (5 % environ du total pour chaque

TABLEAU VII

Le bilan énergétique pour les différentes familles d'oiseaux de zone antarctique et subantarctique.

	Energie prélevée (10 ⁶ kcal/j)	Energie utilisée (10 ⁶ kcal/j)	Energie rejetée (10 ⁶ kcal/j)
Sphéniscidés	135.791	94.960	40.831
Diomédéidés	8.179	5.719	2.460
Procellariidés	7.633	5.338	2.295
Hydrobatidés	3.836	2.683	1.153
Pélécanoïdés	4.058	2.838	1.220
Autres familles	140	98	42
Total	159.637	111.636	48.001

famille). Les *Hydrobatidae* n'interviennent que pour 2,5 % environ du total, de même que les *Pelecanoididae*. Enfin, les cinq autres familles ayant colonisé les régions australes ne prélèvent que 0,1 % environ du total.

Le bilan énergétique, indiqué au tableau VII, montre que les oiseaux des régions australes prélèvent chaque jour environ 160×10^9 kcal, et utilisent 112×10^9 , et en rejettent 48×10^9 .

III. --- BIOMASSES CONSOMMEES

Il nous reste maintenant à passer de l'énergie prélevée en mer à la quantité de nourriture absorbée. La valeur calorique des différents constituants du régime alimentaire des oiseaux antarctiques et subantarctiques est relativement bien connue (1). Leur régime alimentaire, en revanche, l'est beaucoup moins bien, tant du point de vue qualitatif que du point de vue quantitatif. Quoi qu'il en soit, en utilisant toutes les données disponibles et en simplifiant les régimes alimentaires, c'est-à-dire en ne prenant en compte que les éléments qui y prennent une part importante, les poissons, les céphalopodes et les crustacés (tableau I), nous avons pu évaluer les quantités de nourriture prélevées par toutes les espèces aviennes considérées.

En milieu antarctique et subantarctique, la biomasse consommée quotidiennement en mer par les oiseaux s'élève approximativement à 155 000 tonnes, soit environ 4,7 millions de tonnes par mois et 56 millions de tonnes pendant l'année, dont environ 61 % de crustacés, soit 34 millions de tonnes par an, 24 % de céphalopodes, soit 14 millions de tonnes par an, et 14 % de poissons, soit 8 millions de tonnes par an (tableau I).

La biomasse des *Spheniscidae* l'emportant de loin sur celle de toutes les autres familles aviennes, il n'est pas surprenant que la quantité d'aliments qu'elle consomme soit également très supérieure (tableau III). Elle représente en fait près de 85 % du total — 94 % en zone antarctique et 71 % en zone subantarctique (tableau II) — alors que ses effectifs s'élèvent à 52 % du total et sa biomasse consommante à 92 %. Les *Hydrobatidae* sont, par ordre d'importance, les seconds consommateurs en zone antarctique, avec 2,5 % du total, et les *Diomedeidae* en zone subantarctique, avec 11,6 % du total. Enfin, les *Procellariidae* occupent la seconde place, avec 5,0 % du total, pour l'ensemble de la zone antarctique et subantarctique.

(1) La valeur calorique (en kilocalories par gramme de poids sec) et le rapport du poids sec au poids frais atteignent respectivement 5,2 et 0,27 chez les poissons, 4,8 et 0,20 chez les céphalopodes et 4,7 et 0,20 chez les crustacés (Wiens et Scott, 1975).

En supposant que les oiseaux s'alimentent exclusivement dans les eaux de surface de la zone où ils nichent, environ 60 % des prélèvements sont effectués en zone antarctique et 40 % en zone subantarctique (tableau II), alors que, nous l'avons vu, 51 % des effectifs et 64 % de la biomasse consommante sont concentrés en zone antarctique. En fait, ces valeurs sont très probablement inexactes puisque l'on sait que certains oiseaux de zone subantarctique peuvent aller s'alimenter, au moins pendant la période d'immaturité sexuelle et pendant la période internuptiale, en zone antarctique et en zone subtropicale, et inversement. On ignore malheureusement les effectifs concernés, et par voie de conséquence les quantités de nourriture prélevées au nord et au sud de la convergence antarctique.

Le tableau VIII indique l'évolution au cours de l'année de la biomasse consommée par les différentes familles aviennes de zone

TABLEAU VIII

L'évolution au cours de l'année de la biomasse consommée par les différentes familles d'oiseaux de zone antarctique et subantarctique (en tonnes par jour).

	Sphéniscidés	Diomédéidés	Procellariidés	Hydrobatidés	Pélécanoidés	Autres familles	Total
VII	131.817	7.929	7.720	3.993	4.271	135	155.865
VIII	140.162	7.848	7.597	3.893	4.189	128	163.817
IX	151.949	7.762	7.384	3.821	4.109	106	175.131
X	147.858	6.521	7.464	3.771	4.244	83	169.941
XI	90.503	6.649	7.669	4.001	4.150	76	113.048
XII	109.994	6.856	6.666	3.767	3.729	80	131.092
I	126.906	7.732	7.097	3.416	3.841	91	149.083
II	142.745	7.936	8.316	3.973	4.519	111	167.600
III	159.260	7.989	8.571	4.591	4.907	123	185.441
IV	118.254	7.931	8.437	4.506	4.773	134	144.035
V	119.357	8.048	8.172	4.277	4.565	143	144.562
VI	131.017	7.996	7.958	4.103	4.396	139	155.609
Moyenne	130.818	7.600	7.754	4.009	4.308	113	154.602

antarctique et subantarctique. Le minimum est atteint en novembre (113 000 tonnes/jour) : la parade et l'incubation maintiennent alors à terre une forte proportion des oiseaux. L'augmentation de la consommation est rapide au cours de l'été, avec la croissance

des poussins. Les prélèvements atteignent un maximum en mars (185 000 tonnes/jour), décroissent en avril (144 000 tonnes/jour) avec le décès de nombreux immatures ayant juste quitté leur nid, puis augmentent assez régulièrement jusqu'en septembre où ils atteignent un second maximum presque équivalent au premier (175 000 tonnes/jour) — les oiseaux s'alimentent alors beaucoup, ce qui leur permettra de supporter les jeûnes de la parade et de l'incubation — puis décroissent à nouveau jusqu'en novembre. En fait la variation au cours de l'année reste assez faible puisque le maximum de mars n'est supérieur que de 64 % au minimum de novembre.

Au reste, l'évolution de la consommation alimentaire au cours de l'année est quelque peu différente en zone antarctique et en zone subantarctique (tableau IX et fig. 3). En zone antarctique, le minimum de novembre est suivi d'un accroissement rapide, jusqu'à un premier maximum en mars. La consommation décroît alors en avril et en mai, croît de juin à octobre où un second maximum presque équivalent au premier est atteint, puis décroît à nouveau en novembre. En zone subantarctique, le minimum de novembre est suivi d'une augmentation rapide jusqu'en mars, d'une décroissance jusqu'en avril, d'une nouvelle augmentation jusqu'en septembre, et d'une diminution jusqu'en novembre. Dans l'ensemble, les variations restent assez faibles, le maximum étant supérieur au minimum de 70 % seulement en zone antarctique, et de 56 % en zone subantarctique.

La figure 4 et le tableau IX comparent l'évolution de la consommation alimentaire au cours de l'année à celle de l'abondance du plancton dans les eaux de surface (de 0 à — 100 mètres) en zone antarctique et en zone subantarctique (d'après Foxton, 1956). On voit que la correspondance entre les deux courbes n'est pas excellente. Si les maximums de consommation observés à la fin de l'été, en mars, en zone antarctique comme en zone subantarctique, correspondent très exactement à des maximums d'abondance du plancton dans les deux régions, en revanche, les maximums de demande du début de l'été (septembre ou octobre) correspondent à des minimums de ressources dans les deux régions. Nous avons vu par ailleurs (Despin, Mougins et Segonzac, 1972) qu'en dehors de la période de reproduction, une diminution des ressources alimentaires pouvait être compensée par une extension de l'aire de prospection alimentaire, ce qui est impossible en période de reproduction, les oiseaux ne pouvant pas alors s'écarter beaucoup de leurs localités de nidification. Une augmentation de la demande doit alors s'accompagner d'une augmentation équivalente de l'offre.

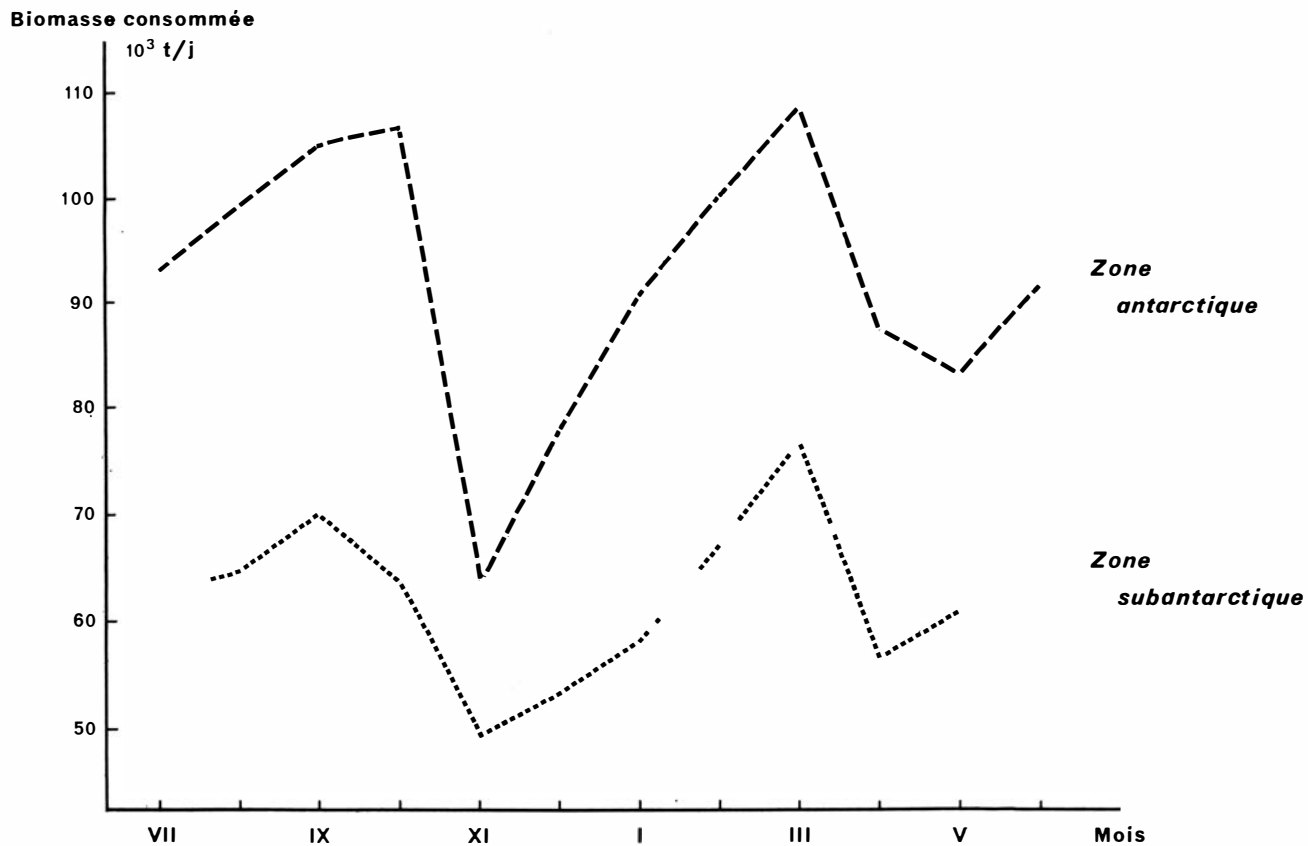


Figure 3. — L'évolution au cours de l'année de la biomasse consommée par les oiseaux en zone antarctique et en zone subantarctique.

Biomasse consommée [A]
 Abondance du plancton [B]

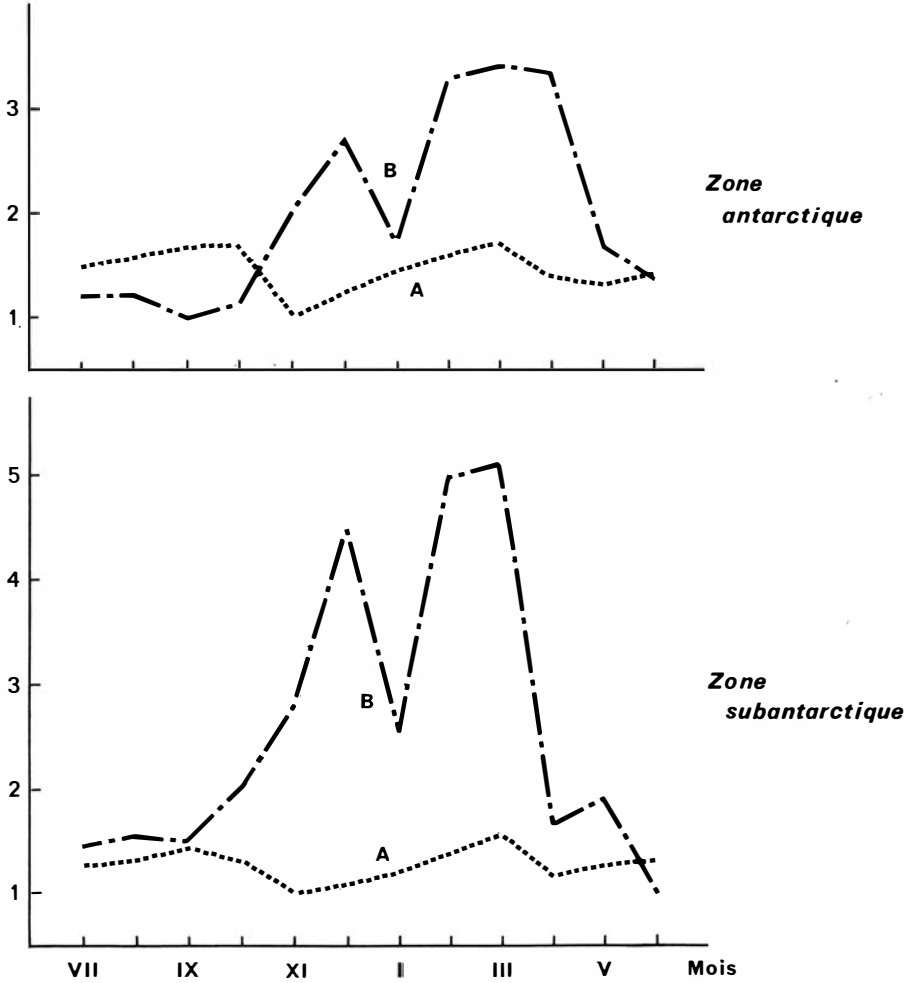


Figure 4. — L'évolution au cours de l'année de la biomasse consommée par les oiseaux en fonction de la variation de l'abondance du plancton dans les eaux de surface (de 0 à -100 mètres) en zone antarctique et en zone subantarctique.

Les valeurs en ordonnée sont données en pourcentage de la valeur la plus faible

TABLEAU IX

L'évolution au cours de l'année de la biomasse consommée par les oiseaux de la zone antarctique et de la zone subantarctique en fonction des variations de l'abondance du plancton.

	Zone antarctique				Zone subantarctique			
	Biomasse consommée		Abondance du plancton		Biomasse consommée		Abondance du plancton	
	en tonnes/jour	en pourcentage de la valeur minimale	en cc/100 mètres	en pourcentage de la valeur minimale	en tonnes/jour	en pourcentage de la valeur minimale	en cc/100 mètres	en pourcentage de la valeur minimale
VII	93.199	1,46	1,16	1,20	62.666	1,27	0,99	1,46
VIII	99.241	1,56	1,16	1,20	64.575	1,31	1,05	1,54
IX	105.010	1,65	0,97	1,00	70.121	1,42	1,01	1,49
X	106.273	1,67	1,09	1,12	63.668	1,29	1,42	2,09
XI	63.785	1,00	1,95	2,01	49.263	1,00	1,91	2,81
XII	77.906	1,22	2,61	2,69	53.186	1,08	3,02	4,44
I.	90.934	1,43	1,66	1,71	58.149	1,18	1,73	2,54
II	100.266	1,57	3,18	3,28	67.334	1,37	3,38	4,97
III	108.722	1,70	3,30	3,40	76.719	1,56	3,47	5,10
IV	87.294	1,37	3,24	3,34	56.741	1,15	1,12	1,65
V	83.432	1,31	1,62	1,67	61.130	1,24	1,30	1,91
VI	91.830	1,44	1,32	1,36	63.780	1,29	0,68	1,00
Moyenne	92.324	1,45	1,94	2,00	62.278	1,26	1,76	2,58

IV. — DISCUSSION

Au terme de cette étude, il convient de souligner fortement que nos connaissances sont encore beaucoup trop réduites pour que l'on puisse espérer tirer des résultats précis et définitifs d'un travail de ce genre. Les renseignements de base font le plus souvent défaut, tant pour les effectifs que pour le métabolisme ou les aliments consommés. Les résultats obtenus ne peuvent constituer que de grossières approximations, mais nous pensons qu'ils peuvent être le point de départ d'études indispensables à l'établissement du bilan énergétique des écosystèmes antarctiques.

Ceci étant bien précisé, il nous faut maintenant comparer entre eux, au triple point de vue des effectifs, des biomasses

consommantes et des biomasses consommées, les vertébrés supérieurs de zone antarctique et subantarctique, c'est-à-dire les oiseaux, les Pinnipèdes et les Cétacés.

Les six espèces de Pinnipèdes qui ont colonisé le milieu antarctique et subantarctique, le Phoque de Weddell *Leptonychotes weddelli*, le Phoque crabier *Lobodon carcinophagus*, le Phoque de Ross *Ommatophoca rossi*, le Léopard de mer *Hydrurga leptonyx*, l'Eléphant de mer *Mirounga leonina* et l'Otarie de Kerguelen *Arctocephalus tropicalis* représentent un effectif total de 17 millions d'individus, très inférieur donc à celui des oiseaux, et une biomasse d'environ 3 millions et demi de tonnes, plus de quatre fois supérieure à celle des oiseaux.

Les cinq espèces de Cétacés ayant eu une certaine importance au sud de la convergence subtropicale, la Baleine bleue *Balaenoptera musculus*, le Rorqual commun *B. physalus*, le Rorqual boréal *B. borealis*, le petit Rorqual *B. acutorostrata* et la Jubarte *Megaptera novae-angliae* représentaient au début de ce siècle, avant que les opérations de chasse aient considérablement réduit leurs effectifs, environ 975 000 individus, infiniment moins que les oiseaux, et une biomasse consommante de 43 millions de tonnes, 51 fois supérieure à celle constituée par les oiseaux.

Ces chiffres nous montrent que la biomasse constituée par les Vertébrés supérieurs indigènes au sud de la convergence subtropicale — oiseaux et pinnipèdes — était alors insignifiante comparée à celle des Cétacés migrants en provenance de zones plus septentrionales qui ne passaient guère que les quatre mois d'été dans les eaux antarctiques et subantarctiques.

La même disproportion était apparente au niveau de la consommation des aliments. Les Cétacés prélevaient en effet 200 millions de tonnes d'aliments, peut-être plus (1), pendant les quatre mois de leur séjour en milieu antarctique et subantarctique, alors que les oiseaux, pendant le même laps de temps, ne consommaient même pas 20 millions de tonnes (2).

On sait que le plancton montre une extraordinaire prolifération en milieu antarctique et subantarctique pendant les mois

(1) Jusqu'à 400 millions de tonnes pour certains auteurs.

(2) Au total, oiseaux, Pinnipèdes et Cétacés consommaient environ 300 ou 400 millions de tonnes par an, la production de Crustacés planctoniques étant estimée à plusieurs centaines de millions de tonnes, sans qu'il soit possible d'être plus précis. Actuellement, les Cétacés ne sont plus qu'environ 337 000 (35 % de l'effectif initial) dans les eaux antarctiques et subantarctiques, ce qui correspond à une biomasse consommante de 7 millions de tonnes (16 % de la biomasse initiale) et à une biomasse consommée de 44 millions de tonnes (22 % de la biomasse initiale). Ils prélèvent donc environ deux fois plus de nourriture que les oiseaux pendant les quatre mois de leur séjour dans les eaux antarctiques et subantarctiques.

d'été. En fait, entre octobre et mars, on trouve dans les eaux antarctiques de surface une quantité de plancton supérieure de 46 % à celle qui existe dans les mêmes eaux entre avril et septembre. En zone subantarctique, le maximum « estival » est supérieur de 142 % au minimum « hivernal ». La consommation de plancton par les oiseaux est, elle, à peu près la même d'octobre à mars et d'avril à septembre, un peu inférieure toutefois, de 2 % en zone antarctique et de 3 % en zone subantarctique (1).

Si d'autre part on compare la valeur mensuelle maximale à la valeur minimale d'abondance du plancton, on voit qu'elle lui est supérieure de 240 % en zone antarctique et de 410 % en zone subantarctique, alors que le maximum mensuel de consommation chez les oiseaux est supérieur de 70 % seulement au minimum mensuel en zone antarctique et de 56 % en zone subantarctique.

Un tel cycle d'abondance du plancton permet la venue pendant les mois d'été — mais pendant les mois d'été seulement — de gros consommateurs. A l'époque de l'abondance maximum des Cétacés, la consommation mensuelle des Vertébrés supérieurs était d'environ 15 millions de tonnes pendant les mois où les Cétacés étaient absents des eaux antarctiques et subantarctiques, et de 60 millions de tonnes — quatre fois plus — pendant les quatre mois d'été où ils étaient présents. Actuellement, la variation des demandes alimentaires est bien moindre : 15 millions de tonnes pendant l'hiver et 23 millions de tonnes pendant l'été — 1,5 fois plus seulement. La variation considérable au cours de l'année des ressources alimentaires dans les eaux de surface en milieu antarctique et subantarctique, et la variation bien moindre des demandes alimentaires des Vertébrés supérieurs indigènes permettent de penser, d'une part que les effectifs des oiseaux et des Pinnipèdes sont fonction du minimum planctonique hivernal, et d'autre part qu'il existe dans ces eaux un surplus alimentaire considérable pendant les mois d'été. Ce surplus n'est pas, dans sa majorité, à la portée des animaux qui vivent toute l'année au sud de la convergence subtropicale, puisque l'alimentation ne serait pas alors suffisante pour eux pendant l'hiver. Il ne peut être prélevé que par des animaux qui ne fréquentent le milieu antarctique et subantarctique que pendant les mois d'été, c'est-à-dire en l'occurrence par les Cétacés. Cela permet de comprendre pourquoi l'extrême raréfaction de ces derniers ne s'est peut-être pas accompagnée dans les régions australes d'une augmentation équivalente des effectifs d'autres espèces aviennes et mammaliennes. En l'absence d'autres espèces ne visitant le milieu antarctique et subantarctique que pendant l'été et en l'absence d'espèces dont l'aug-

(1) Les maximums et les minimums de consommation sont observés, dans les deux zones d'eaux de surface, pendant les six mois « d'été ».

mentation de la demande alimentaire estivale pourrait absorber l'augmentation des ressources alimentaires, on peut penser que les surplus d'aliments rendus disponibles par la réduction des effectifs estivaux de Cétacés dans les eaux antarctiques et subantarctiques ne sont plus utilisés.

RESUME

Cette étude tente d'estimer les effectifs des populations d'oiseaux antarctiques et subantarctiques, la biomasse consommante qu'elles représentent et la quantité de nourriture qu'elles prélèvent en mer, ainsi que les variations mensuelles de ces différents paramètres.

Les 46 espèces traitées représentent un effectif d'environ 350 millions d'oiseaux et une biomasse consommante d'environ 850.000 tonnes. 49 % des effectifs et 36 % des biomasses sont hébergés par la zone subantarctique contre 51 % et 64 % respectivement par la zone antarctique. Dans cet ensemble, les *Spheniscidae* tiennent une place prépondérante, avec 52 % des effectifs et 92 % des biomasses. Des variations sont perceptibles au cours de l'année, mais les valeurs maximales ne sont supérieures que de 20 % environ aux valeurs minimales. En moyenne, 80 % des effectifs et des biomasses sont partis au large, contre 20 % présents à terre.

Les besoins énergétiques des oiseaux sont d'environ 112×10^9 kcal/jour. Leurs prélèvements atteignent 160×10^9 kcal/jour.

La quantité de nourriture prélevée chaque mois en mer atteint environ 4,7 millions de tonnes, dont 61 % de crustacés, 24 % de céphalopodes et 14 % de poissons. Les *Spheniscidae* sont les plus gros consommateurs (85 % du total). L'importance des prélèvements varie relativement peu d'un mois à l'autre, le maximum mensuel n'étant supérieur que de 70 % environ au minimum correspondant en zone antarctique et de 56 % en zone subantarctique.

En conclusion, quelques hypothèses sont formulées concernant la concurrence alimentaire entre les oiseaux, les Pinnipèdes et les Cétacés. Vraisemblablement nulle quand les Cétacés étaient abondants et utilisaient les énormes surplus planctoniques estivaux non consommés par les oiseaux et les Pinnipèdes, il semble actuellement que ces surplus alimentaires estivaux demeurent inutilisés du fait de la raréfaction des Cétacés.

SUMMARY

An estimation is made of the population numbers of the Arctic and sub-Antarctic birds, their biomasses and their food consumption at sea, and of their seasonal variations.

The total populations of the 46 species represent a grand total of about 350 million birds and a biomass of ca 850,000 tons. Forty nine percent of this population and 36 % of this biomass are found in the sub-Antarctic zone, as against 51 % and 64 % respectively in the Antarctic zone. The penguins represent 52 % of the total bird population and 92 % of the total bird biomass. Some seasonal variations occur, the difference between maximum and minimum values not exceeding 20 % however. On the average, 80 % of the birds live offshore, as against 20 % on land.

The daily energy requirements are estimated to be of c 112×10^9 kcal, and the daily energy demands of c 160×10^9 kcal.

The monthly food consumption at sea is about 4.7 million tons, 61 % of which are crustaceans, 24 % squids and 14 % fish. Penguins are the major consumers. The amount of food consumed does not vary much from month to month, the monthly maximum being only 70 % higher than the monthly minimum in the Antarctic zone, and 56 % in the sub-Antarctic zone.

Some hypotheses are formulated concerning competition for food between birds, seals and whales. There was probably no competition when whales were numerous in Southern Oceans, feeding on the huge summer planctonic production, little being left for birds and seals. The present situation is quite different, most of the summer production of plancton no longer being used on a large scale by mammals and birds.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON, K.A. (1905). — Das höhere Tierleben im antarktischen Gebiete. *Wiss. Erg. der Schw. Südp. Exp. 1901-1903*, 5 (2), 58 pp.
- ANONYME (1977). — SCAR/SCOR group on the living resources of the southern ocean (SCOR Working Group 54). Report of a meeting held at Woods Hole, USA, 23-24 August 1976. *SCAR bulletin*, 55, in *Polar Record*, 18, 115 : 175-182.
- AUSTIN, O.L. Jr (1957). — Notes on banding birds in Antarctica, and on the Adelie Penguin colonies of the Ross Sea sector. *Bird-Banding*, 28 : 1-26.
- BARRAT, A. (1974). — Note sur le Pétrel gris *Procellaria cinerea*. *CNFRA*, 33 : 19-24.
- BARRAT, A. (1976). — Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) des îles Crozet. *CNFRA*, 40 : 9-52.
- BARRAT, A., BARRE, H. et MOUGIN, J.L. (1976). — Données écologiques sur les Grands Albatros *Diomedea exulans* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 46 : 143-155.
- BARRE, H. (1975). — Le jeûne du Manchot royal (*Aptenodytes patagonica* J.F. Miller) à l'île de la Possession (46°25' Sud, 51°45' Est). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 280, D : 2885-2888.
- BARRE, H. (1976). — Etude de la dépense énergétique du poussin de Manchot royal (*Aptenodytes patagonica* J.F. Miller) dans les conditions ambiantes naturelles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 282, D : 89-92.
- BARRE, H. (1976). — *Pterodroma lessonii* (Garnot) à l'île de la Possession (îles Crozet). *CNFRA*, 40 : 61-76.

- BECK, J.R., et BROWN, D.W. (1971). — The breeding biology of the Black-bellied Storm-Petrel *Fregatta tropica*. *Ibis*, 113 : 73-90.
- BRODIE, P.F. (1975). — Cetacean energetics, an overview of intraspecific size variation. *Ecology*, 56 : 152-161.
- BROOK, D., et BECK, J.R. (1972). — Antarctic Petrels, Snow Petrels and South Polar Skuas breeding in the Theron Mountains. *Brit. Ant. Surv. Bull.*, 27 : 131-137.
- BUDD, G.M. (1961). — The biotopes of Emperor Penguin rookeries. *Emu*, 61 : 171-189.
- BUDD, G.M. (1970). — Further population growth in the Heard Island King Penguins. *Auk*, 87 : 366-367.
- BURTON, R.W. (1968). — Breeding biology of the Brown Skua *Catharacta skua lönnerbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Ant. Surv. Bull.*, 15 : 9-28.
- CARRICK, R. et INGHAM, S.E. (1967). — Antarctic sea-birds as subjects for ecological research. *JARE Sc. Rep.*, Special Issue, 1 : 151-184.
- CARRICK, R. et INGHAM, S.E. (1970). — Ecology and population dynamics of antarctic sea birds. *Antarctic Ecology*, 1 : 505-525.
- CAUGHLEY, G. (1960). — The Cape Crozier Emperor Penguin Rookery. *Rec. Dom. Mus.*, 3 : 251-262.
- CAWKELL, E.M., et HAMILTON, J.E. (1961). — The birds of the Falkland Islands. *Ibis*, 103 a : 1-27.
- CLARKE, W.E. (1906). — On the birds of the South Orkney Islands. *Ibis*, (6)8 : 145-187.
- CONROY, J.W.H. (1972). — Ecological aspects of the biology of the Giant Petrel, *Macronectes giganteus* (Gmelin), in the maritime antarctic. *B.A.S. Sc. Rep.*, 75, 74 pp.
- CONROY, J.W.H. (1975). — Recent increases in penguin populations in Antarctica and the subantarctic. In *The biology of Penguins*, B. Stonehouse editor : 321-336.
- CONROY, J.W.H., DARLING, O.H.S., et SMITH, H.G. (1975). — The annual cycle of the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica* on Signy Island, South Orkney Islands. In *The biology of Penguins*, B. Stonehouse editor : 353-362.
- CONROY, J.W.H., et WHITE, M.G. (1973). — The breeding status of the King Penguin (*Aptenodytes patagonica*). *Brit. Ant. Surv. Bull.*, 32 : 31-40.
- CRANFIELD, H.J. (1966). — Emperor Penguin rookeries of Victoria Land. *Antarctic*, 4 : 365-366.
- DERENNE, Ph., LUFBERY, J.X., et TOLLU, B. (1974). — L'avifaune de l'archipel Kerguelen. *CNFRA*, 33 : 57-87.
- DERENNE, Ph., MARY, G., et MOUGIN, J.L. (1976). — Le Cormoran à ventre blanc *Phalacrocorax albiventer melanogenis* (Blyth) de l'archipel Crozet. *CNFRA*, 40 : 191-220.
- DERENNE, Ph., et MOUGIN, J.L. (1976). — Les Procellariiformes à nidification hypogée de l'île aux Cochons (Archipel Crozet, 46°06' S, 50°14' E). *CNFRA*, 40 : 149-175.
- DERENNE, Ph., MOUGIN, J.L., STEINBERG, Cl. et VOISIN, J.F. (1976). — Les oiseaux de l'île aux Cochons, Archipel Crozet (46°06' S, 50°14' E). *CNFRA*, 40 : 107-148.
- DESPIN, B. (1972). — Note préliminaire sur le Manchot papou *Pygoscelis papua* de l'île de la Possession (Archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 42, n° spécial : 69-83.

- DESPIN, B., MOUGIN, J.L. et SEGONZAC, M. (1972). — Oiseaux et mammifères de l'île de l'Est, Archipel Crozet (46°25' S, 52°12' E). *CNFRA*, 31, 106 p.
- DOWNES, M.C., EALEY, E.H.M., GWYNN, A.M., et YOUNG, P.S. (1959). — The birds of Heard Island. *A.N.A.R.E. Rep.*, B, 1, 135 pp.
- EKLUND, C.R. (1959). — Antarctic ornithological studies during the IGY. *Bird-Banding*, 30 : 114-118.
- EKLUND, C.R. (1961). — Distribution and life history studies of the South-Polar Skua. *Bird-Banding*, 32 : 187-223.
- ELLIOTT, H.F.I. (1957). — A contribution to the ornithology of the Tristan da Cunha group. *Ibis*, 99 : 545-586.
- EMISON, W.B. (1968). — Feeding preferences of the Adelie penguin at Cape Crozier, Ross Island. *Ant. Res. Ser.*, 12 : 191-212.
- FALLA, R.A. (1937). — Birds. *B.A.N.Z.A.R.E. Rep.*, B, 2 : 1-304.
- FOXTON, P. (1956) — The distribution of the standing crop of zooplankton in the southern oceans. *Disc. Rep.*, 28 : 191-236.
- FRESSANGES DU BOST, D., et SEGONZAC, M. (1976). — Note complémentaire sur le cycle reproducteur du Grand Albatros (*Diomedea exulans*) de l'île de la Possession, Archipel Crozet. *CNFRA*, 40 : 53-60.
- FURSE, J.R. et BRUCE, G. (1975). — Birds of the Elephant Island group. *Ibis*, 117 : 529-531.
- GAIN, L. (1914). — Oiseaux antarctiques. *Doc. Sc. Deux. Exp. Ant. Fr.*, 200 pp.
- GILLHAM, M. (1967). — *Sub-antarctic sanctuary : summertime on Macquarie Island*. London, Gollancz.
- HAGEN, Y. (1952). — Birds of Tristan da Cunha. *Res. Norw. Sc. Exp. to Tristan da Cunha 1937-1938*, 20 : 1-248.
- HOLGERSEN, H. (1951). — On the birds of Peter I Island. *Proc. Xth. Int. Orn. Cong.* : 614-616.
- HOLGERSEN, H. (1957). — Ornithology of the « Brategg » Expedition. *Sc. Res. « Brategg » Exp.*, 4, 80 pp.
- IMBER, M.J. (1973). — The food of Grey-faced Petrels (*Pterodroma macroptera gouldi* [Hutton]), with special reference to diurnal vertical migration of their prey. *J. Anim. Ecol.*, 42 : 645-662.
- IMBER, M.J. (1976). — Breeding biology of the Grey-faced Petrel *Pterodroma macroptera gouldi*. *Ibis*, 118 : 51-64.
- JOHNSON, S.R., et WEST, G.C. (1973). — Fat content, fatty acid composition and estimates of energy metabolism of Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*) during the early breeding season fast. *Comp. Biochem. Physiol.*, 45 B : 709-719.
- JOHNSTONE, G.W., LUGG, D.J. et BROWN, D.A. (1973). — The biology of the Vestfold Hills, Antarctica. *A.N.A.R.E. Sc. Rep.*, B (1), 123, 62 pp.
- JONES, N.V. (1963). — The Sheathbill, *Chionis alba* (Gmelin), at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Ant. Surv. Bull.*, 2 : 53-71.
- JOUVENTIN, E.P. (1975). — Mortality parameters in Emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. In *The biology of Penguins*, B. Stonehouse editor : 435-446.
- KENDEIGH, S.C. (1970). — Energy requirements for existence in relation to size of bird. *Condor*, 72 : 60-65.
- KOROTKEVICH, Y.S. (1962). — The distribution of Emperor penguins. *Sov. Ant. Exp. Inf. Bull.*, 6, 4, 42 : 371-375.
- LE MAHO, Y., et DELCLITTE, Ph. (1974). — Evaluation de la dépense énergétique chez le Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* G.) d'après la décroissance pondérale au cours du jeûne. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 278, D : 2189-2192.

- LE MAHO, Y., et DELCLITTE, Ph. (1974). — Etude de la régulation thermique du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* G.) dans les conditions ambiantes naturelles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 278, D : 2553-2556.
- MACKINTOSH, N.A. (1970). — Whales and krill in the twentieth century. *Antarctic Ecology*, 1 : 195-212.
- MOISEEV, P.A. (1970). — Some aspects of the commercial use of the krill resources of the antarctic seas. *Antarctic Ecology*, 1 : 213-216.
- MOUGIN, J.L. (1966). — Observations écologiques à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. *L'Oiseau et R.F.O.*, 36, 3-4 : 167-226.
- MOUGIN, J.L. (1967). — Etude écologique de deux espèces de Fulmars, le Fulmar atlantique (*Fulmarus glacialis*) et le Fulmar antarctique (*Fulmarus glacialisoides*). *L'Oiseau et R.F.O.*, 37 : 57-103.
- MOUGIN, J.L. (1968). — Etude écologique de quatre espèces de Pétrels antarctiques. *L'Oiseau et R.F.O.*, 38, N° spécial : 1-52.
- MOUGIN, J.L. (1969). — Notes écologiques sur le Pétrel de Kerguelen *Pterodroma brevirostris* de l'île de la Possession (Archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 39, N° spécial : 58-81.
- MOUGIN, J.L. (1970). — Observations écologiques sur les Grands Albatros (*Diomedea exulans*) de l'île de la Possession (Archipel Crozet) en 1968. *L'Oiseau et R.F.O.*, 40, N° spécial : 16-36.
- MOUGIN, J.L. (1970). — Les Albatros fuligineux *Phoebetria palpebrata* et *P. fusca* de l'île de la Possession (Archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 40, N° spécial : 37-61.
- MOUGIN, J.L. (1970). — Le Pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* de l'île de la Possession (Archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 40, N° spécial : 62-96.
- MOUGIN, J.L. (1975). — Ecologie comparée des *Procellariidae* antarctiques et subantarctiques. *CNFR*, 36, 195 pp.
- MULLER-SCHWARZE, C., et MULLER-SCHWARZE, D. (1975). — A survey of twenty-four rookeries of pygoscelid penguins in the antarctic peninsula region. In *The biology of Penguins*, B. Stonehouse editor : 309-320.
- MURPHY, R.C. (1936). — *Oceanic birds of South America*. New York, The American Museum of Natural History, 2 volumes.
- NISHIWAKI, S. (1972). — An application of aerophotography to the population study of Adélie penguin. *Ant. Rec.*, 45 : 105-111.
- ORTON, M.N. (1963). — A brief survey of the fauna of the Windmill Islands, Wilkes Land, Antarctica. *Emu*, 63, 1 : 14-22.
- ORTON, M.N. (1968). — Notes on Antarctic petrels *Thalassoica antarctica*. *Emu*, 67, 4 : 225-229.
- PAULIAN, P. (1953). — Pinnipèdes, cétacés, oiseaux des îles Kerguelen et Amsterdam. *Mém. Inst. Sc. Madagascar*, A, 8 : 111-234.
- PENNEY, R.L. (1968). — Territorial and social behaviour in the Adélie penguin. *Ant. Res. Ser.*, 12 : 83-131.
- PETTINGILL, O.S. Jr (1964). — Penguins ashore at the Falkland Islands. *Living Bird*, 3 : 45-64.
- PINDER, R. (1966). — The Cape Pigeon, *Daption capensis* Linnaeus, at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Ant. Surv. Bull.*, 8 : 19-47.
- PREVOST, J. (1961). — Ecologie du Manchot empereur. *Hermann*, Paris, 201 pp.
- PREVOST, J. (1963). — Densité de peuplement et biomasses des vertébrés terrestres de l'Archipel de Pointe Géologie. *Terre et Vie*, 17 : 35-49.
- PRYOR, M.E. (1968). — The avifauna of Haswell Island, Antarctica. *Ant. Res. Ser.*, 12 : 57-82.

- RANKIN, N. (1951). — *Antarctic Isle*. London, *Collins*.
- REID, B. (1962). — The Cape Adare Adélie penguin rookery and skuary. *Notornis*, 10 : 93-111.
- REID, B. (1964). — The Cape Hallett Adélie penguin rookery - its size, composition and structure. *Rec. Dom. Mus.*, 5, 4 : 11-37.
- REID, B. (1968). — An interpretation of the age structure and breeding status of and Adélie penguin population. *Notornis*, 15 : 193-197.
- RICHDALE, L.E. (1943). — The Kuaka or Diving-petrel, *Pelecanoides urinatrix* (Gmelin). *Emu*, 43 : 24-48 et 97-107.
- RICHDALE, L.E. (1944). — The Titi wainui or Fairy Prion *Pachyptila turtur* (Kuhl) *Trans. Roy. Soc. N. Z.*, 74 : 32-48 et 165-181.
- RICHDALE, L.E. (1944). — The Parara or Broad-billed Prion *Pachyptila vittata* (Gmelin). *Emu*, 43 : 191-217.
- RICHDALE, L.E. (1963). — Biology of the Sooty Shearwater. *Proc. Zoo. Soc. London*, 141 : 1-117.
- ROBERTS, B. (1940). — The life cycle of Wilson's Petrel *Oceanites oceanicus* (Kuhl). *Brit. Graham Land Exp. 1934-37 Sc. Rep.*, 1, 2 : 141-194.
- SAPIN-JALOUSTRE, J. (1960). — *Ecologie du Manchot Adélie*. Paris, *Hermann*.
- SCLATER, P.L. (1894). — Remarks on the birds of Antarctica. *Ibis*, (6) 6 : 494-501.
- SEGONZAC, M. (1972). — Données récentes sur la faune des îles Saint-Paul et Nouvelle Amsterdam. *L'Oiseau et R.F.O.*, 42, N° spécial : 3-68.
- SLADEN, W.J.L. (1958). — The Pygoscelid penguins. I - Methods of study. II - The Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* (Hombron & Jacquinet). *F.I.D.S. Sc. Rep.*, 17, 97 pp.
- SLADEN, W.J.L. (1964). — The distribution of the Adélie and Chinstrap penguin. *C.R. 1° Symp. Biol. Ant.* : 359-365.
- SORENSEN, J.H. (1956). — The Light-mantled Sooty Albatross *Phoebastria palpebrata* Forster at Campbell Island. *Dept. Sc. Ind. Res. Wellington, Cape Exp. Ser., Bull.* n° 8 : 5-30.
- SPELLERBERG, I.F. (1967). — Distribution of the McCormick Skua. *Notornis*, 14 : 201-207.
- SPELLERBERG, I.F. (1971). — Aspects of McCormick Skua breeding biology. *Ibis*, 113 : 357-363.
- STIRLING, I., et GREENWOOD, D.J. (1970). — The Emperor penguin colony at Cape Washington in the western Ross sea, Antarctica. *Notornis*, 17 : 277-279.
- STONEHOUSE, B. (1956). — The Brown Skua *Catharacta skua lönnerbergi* (Mathews) of South Georgia. *F.I.D.S. Sc. Rep.*, 14, 25 pp.
- STONEHOUSE, B. (1960). — The King penguin *Aptenodytes patagonica* of South Georgia. I - Breeding behaviour and development. *F.I.D.S. Sc. Rep.*, 23, 81 pp.
- STONEHOUSE, B. (1964). — Emperor penguins at Cape Crozier. *Nature*, 203 : 849-851.
- STONEHOUSE, B. (1966). — Emperor penguin colony at Beaufort Island, Ross sea, Antarctica. *Nature*, 210 : 925-926.
- STONEHOUSE, B. (1969). — Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* at Franklin Island, Ross sea, Antarctica. *Ibis*, 111 : 627-628.
- STRANGE, I. (1965). — Beauchêne Island. *Polar Rec.*, 12, 81 : 725-730.
- SWALES, M.K. (1965). — The sea-birds of Gough Island. *Ibis*, 107 : 17-42 et 215-229.
- TAYLOR, R.H. (1964). — Adélie penguin rookeries in the Ross dependency. *Antarctic*, 3 : 566-570.
- THORESEN, A.C. (1969). — Observations on the breeding behaviour of the Diving Petrel *Pelecanoides u. urinatrix* (Gmelin). *Notornis*, 16 : 241-260.

- TICKELL, W.L.N. (1962). — The Dove Prion, *Pachyptila desolata* Gmelin. *F.I.D.S. Sc. Rep.*, 33, 55 pp.
- TICKELL, W.L.N. (1964). — Feeding preferences of the Albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at South Georgia. *C. R. 1° Symp. Biol. Ant.* : 383-387.
- TICKELL, W.L.N. (1968). — The biology of the Great Albatrosses *Diomedea exulans* and *Diomedea epomophora*. *Ant. Res. Ser.*, 12 : 1-55.
- TICKELL, W.L.N. (1970). — Biennial breeding in Albatrosses. *Antarctic ecology*, 1 : 551-557.
- TICKELL, W.L.N., et PINDER, R. (1967). — Breeding frequency in the Albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma*. *Nature*, 213 : 315-316.
- TICKELL, W.L.N., et PINDER, R. (1975). — Breeding biology of the Black-browed Albatross *Diomedea melanophris* and Grey-headed Albatross *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, 117 : 433-451.
- VAN ZINDEREN BAKKER, E.M. Jr. (1971). — Comparative avian ecology. In *Marion and Prince Edward Islands* : 161-172.
- VOISIN, J.F. (1969). — L'Albatros hurleur *Diomedea exulans* à l'île de la Possession. *L'Oiseau et R.F.O.*, 39, N° spécial : 82-106.
- WARHAM, J. (1956). — The breeding of the Great-winged Petrel *Pterodroma macroptera*. *Ibis*, 98 : 171-185.
- WARHAM, J. (1962). — The biology of the Giant Petrel *Macronectes giganteus*. *Auk*, 79 : 139-160.
- WARHAM, J. (1963). — The Rockhopper Penguin, *Eudyptes chrysocome*, at Macquarie Island. *Auk*, 80 : 229-256.
- WARHAM, J. (1967). — Snares Island birds. *Notornis*, 14 : 122-139.
- WARHAM, J. (1967). — The White-headed Petrel *Pterodroma lessoni* at Macquarie Island. *Emu*, 76 : 1-22.
- WARHAM, J. (1975). — The crested penguins. In *The biology of Penguins*, B. Stonehouse editor : 189-269.
- WESTERSKOV, K. (1960). — Birds of Campbell Island. *Wildl. Pub.*, 61, 83 pp.
- WESTERSKOV, K. (1963). — Ecological factors affecting the distribution of a nesting Royal Albatross population. *Proc. XIIIth. Int. Orn. Cong.* : 795-811.
- WIENS, J.A., et SCOTT, J.M. (1975). — Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations. *Condor*, 77 : 439-452.
- WOOD, R.C. (1971). — Population dynamics of breeding South polar Skuas of unknown age. *Auk*, 88 : 805-814.
- WOODS, R.W. (1970). — The avian ecology of a tussock island in the Falkland Islands. *Ibis*, 112 : 15-24.
- WOODS, R.W. (1975). — *The birds of the Falkland Islands*. London, Nelson.
- YOUNG, E.C. (1963). — The breeding behaviour of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, 105 : 203-233.
- ZENKOVICH, B.A. (1970). — Whales and plancton in antarctic waters. *Antarctic Ecology*, 1 : 183-185.

Equipe de Recherche de Biologie Animale Antarctique
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux)
 55 rue de Buffon, 75005 - Paris

U.E.R. des Sciences exactes et naturelles
Laboratoire d'Ecologie et de Biologie générale
 123 rue Albert Thomas, 87100 Limoges