

L'ORQUE (*ORCINUS ORCA*) AUTOUR DE L'ARCHIPEL CROZET COMPARAISON AVEC D'AUTRES LOCALITÉS

Christophe GUINET

*Centre d'Etudes Biologiques des Animaux Sauvages,
Villiers en Bois, F-79360 Beauvoir sur Niort.*

L'Orque (*Orcinus orca*) est un prédateur cosmopolite présent dans l'ensemble des océans et mers du monde (Leatherwood et Reeves, 1983), mais l'essentiel des données relatives à la biologie de l'espèce provient des études conduites en Colombie Britannique (Bigg, 1982 ; Bigg *et al.*, 1987 ; Olesiuk et Bigg, sous presse ; Bigg *et al.*, sous presse). Ces études indiquent que l'organisation sociale est de type matriarcal. Par ailleurs, ces travaux ont permis d'identifier deux formes d'orques sympatriques se différenciant par leur morphologie, la taille de leur groupe social, leur régime alimentaire et leur écologie comportementale (Bigg, 1982 ; Bigg *et al.*, 1987 ; Guinet, 1990). L'une, appelée forme « passagère » se nourrit principalement de mammifères marins qu'elle chasse en groupes d'un à cinq individus, l'autre appelée « résidente » est ichtyophage et forme des groupes d'une douzaine d'individus (Bigg *et al.*, 1987). Deux populations se différenciant elles aussi par leur écologie comportementale ont été identifiées en Antarctique (Berzin et Vladimirov, 1983).

L'Orque est le Cétacé le plus fréquemment observé autour de l'archipel subantarctique de Crozet (46° 26' S, 51° 52' E) au Sud-Ouest de l'océan Indien (Fig. 1). Lesquin (1826) naufragé sur l'île de l'Est, fut le premier à rapporter leur présence et à les décrire chassant des éléphants de mer en bordure de plage.

Autour de Crozet les orques consomment une large variété de proies composée d'éléphants de mer (*Mirounga leonina*) (Voisin, 1972 ; Guinet et Jouventin, 1990), de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) et gorfous (*Eudyptes* sp.) (Ridoux, 1987 ; Guinet et Jouventin, 1990), de baleines franches (*Eubalaena australis*) et autres Cétacés (Belbeoch comm. pers. ; Guinet et Jouventin, 1990), et de poissons (Guinet et Jouventin, 1990).

Les objectifs de cette étude furent d'une part d'analyser le cycle annuel de la présence d'orques autour de l'île de la Possession en relation avec l'évolution des disponibilités alimentaires locales, d'apporter des informations relatives à la composition et à la dynamique sociale des groupes d'orques de l'archipel Crozet et, d'autre part, de comparer ces nouvelles données à celles disponibles pour d'autres régions du monde afin de mieux comprendre la sociobiologie de l'espèce.

MÉTHODES

Cette étude s'est déroulée entre le 25 octobre 1987 et le 10 décembre 1990. Mes observations ont été complétées par celles réalisées par le personnel de la base

Alfred Faure entre les mois de janvier à septembre 1989 et 1990. Par ailleurs, des observations ont pu être réalisées autour de l'île aux Cochons (Fig. 1) du 4 au 6 octobre 1989.

L'ensemble des orques photo-identifiés à partir des cicatrices et formes de leur aileron dorsal était répertorié dans un catalogue dont l'essentiel a été réalisé lors des 17 premiers mois de cette étude. La photo-identification fut effectuée suivant la méthodologie mise au point par Bigg et ses collaborateurs (Bigg *et al.*, 1987). Pour des raisons pratiques les photos de l'aileron dorsal furent prises aussi bien du côté droit que gauche, car il n'était pas toujours possible de se positionner du côté gauche de l'animal comme l'ont demandé Bigg *et al.* (1984) du fait de la non symétrie des marques portées par l'aileron et de la forme des taches dorsales. Cependant les encoches et cicatrices portées en bordure d'aileron permettent

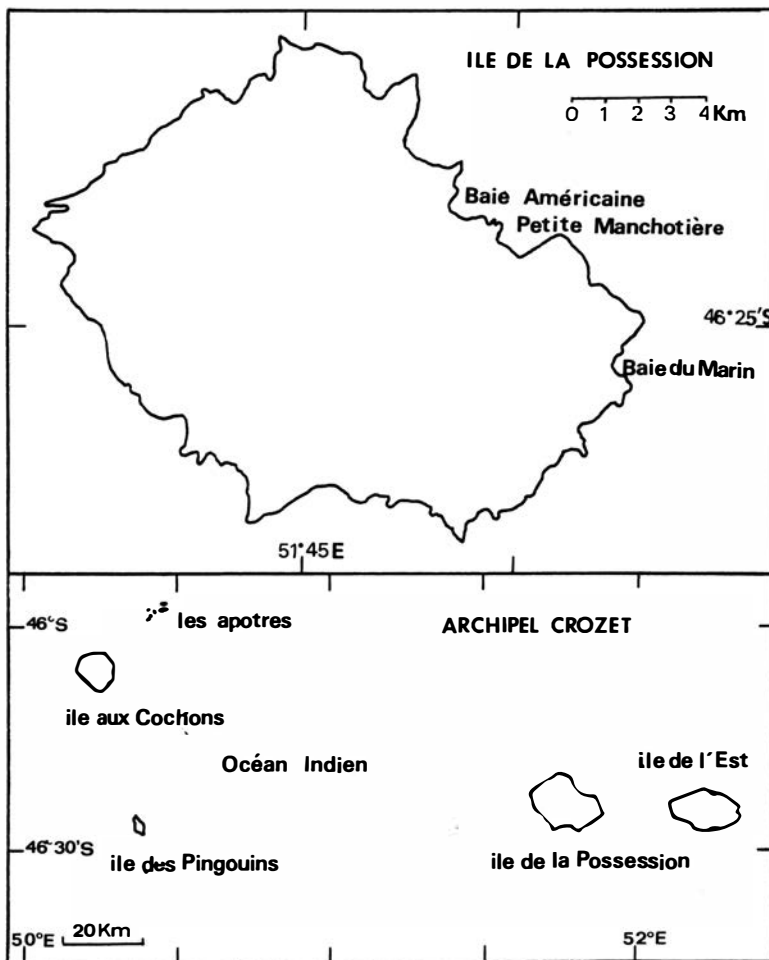


Figure 1. — L'Archipel Crozet et la zone d'étude sur l'île de la Possession.

l'identification de l'individu quel que soit le côté de prise de vue (Fig. 2). Les photos étaient prises au 1/1 000^e de seconde avec un appareil reflex de 35 mm équipé d'un téléobjectif de 200 ou 300 mm. Par ailleurs des indices tels que la forme des taches oculaires ont permis d'identifier des individus antérieurement photographiés par le personnel de la base Alfred Faure (Guinet, 1988).

Les orques peuvent être observés tout autour de l'île de la Possession, mais trois baies : la Baie Américaine, la Petite Manchotière et la Baie du Marin, régulièrement fréquentées par des groupes d'orques et offrant une protection contre les vents dominants d'ouest ont été choisies comme zone d'étude (Fig. 1). L'essentiel des observations furent faites à partir de la côte à l'aide de jumelles (grossissement $\times 10$) et une longue vue (grossissement $\times 25$). Entre les mois d'octobre et décembre 1990 l'utilisation de deux bateaux pneumatiques équipés de moteurs de 25 cv a permis l'observation des groupes d'orques en mer et la collecte de restes alimentaires à l'aide d'une épuisette.

Les groupes ont été définis comme l'associations d'individus sur l'ensemble de leur période d'observation. Selon l'activité les membres d'un même groupe peuvent être plus ou moins éloignés les uns des autres. Plusieurs centaines de mètres peuvent séparer les membres d'un même groupe lorsqu'ils chassent, mais ils se regroupent côte à côte pour voyager et se reposer (Jacobsen, 1986 ; Guinet, données non publiées). Chaque Orque est identifié à partir d'un code alphanumérique, la lettre désignant le groupe et le chiffre l'individu.

Parallèlement plusieurs hydrophones ont été utilisés pendant cette étude. Cependant ce moyen de détection s'est avéré insuffisant car les groupes d'orques présents autour de l'archipel tendent à rester silencieux sur de longues périodes (Guinet et Jouventin, 1990).

Les disponibilités alimentaires ont été établies à partir de comptages effectués entre les mois de décembre 1987 et 1988 pour les éléphants de mer et à partir de références bibliographiques relatives au cycle annuel d'abondance pour les autres espèces.

RÉSULTATS

La population d'orques

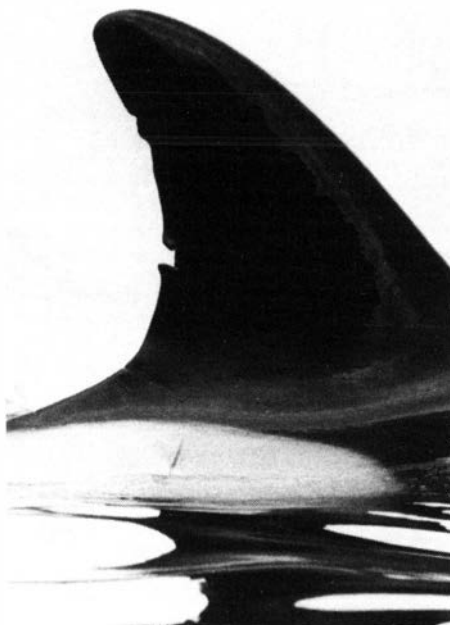
Un total de 76 orques répartis en 18 groupes a été identifié (Tab. I) à partir de 1 600 photographies prises sur l'ensemble de la période d'étude ; 27 d'entre eux ont pu être identifiés pour la première fois à partir de photographies prises antérieurement à cette étude (Guinet, 1988 et étude présente). Ces photographies ont permis d'établir que la composition du groupe A est restée la même depuis 1972, hormis la naissance de deux nouveaux membres et la disparition de la femelle A6 en 1990, ainsi que celle du groupe C depuis son identification complète en 1977.

La taille des groupes varie de 2 à 7 individus, la moyenne étant de $4,2 \pm 1,5$; elle est significativement supérieure à celle observée chez 29 groupes de la population « passagère » de Colombie Britannique ($X = 2,6 \pm 1,6$, $t = 3,17$, $ddl = 45$, $P = 0,003$) mais reste inférieure à celle des 19 groupes de la population « résidente » ($X = 13,3 \pm 9,6$, $t = 4,05$, $ddl = 35$, $P < 0,001$) (Bigg *et al.*, 1987).

1



2



3



4



Figure 2. — Photo-identification de la femelle B2 en 1984 (1, cliché C.A. Bost) et en 1987 (2, cliché C. Guinet) et du mâle I1 en 1979 (3, cliché H. Weimerskirch) et 1988 (4, cliché C. Guinet). Les ailerons mesurent environ 80 cm chez la femelle et 140 cm chez le mâle.

TABLEAU I

Composition des groupes d'orques photo-identifiés

Groupe	Nom	Mère	Sexe	Première observation	Dernière observation	Source Premier observateur
A	A1	?	M(A)	1972	1990	Peter
	A2	?	F(A)	1972	1990	Peter
	A3	?	F(A)	1972	1990	Peter
	A4	A2	F(J)	1986	1990	Lequette
	A5	A3	F(J)	1986	1990	Lequette
	A6	?	F(A)	1972	1989	Peter
B	B1	?	M(A)	1985	1989	Bost
	B2	?	F(A)	1984	1989	Cardot
	B3	?	F(A)	1985	1989	Bost
	B4	B3	?(J)	1985	1989	Bost
	B5	?	M(J)	1984	1989	Cardot
C	C1	?	M(A)	1972	1990	Peter
	C2	?	M(J)	1977	1988	Belbeoch
	C3	?	F(A)	1977	1990	Belbeoch
	C4	C3	F(A)	1977	1990	Belbeoch
D	D1	?	M(J)	1987	1990	Guinet
	D2	?	F(A)	1987	1990	Guinet
	D3	?	?(J)	1980	1990	Chevrier
	D4	?	F(A)	1987	1990	Guinet
	D5	D4	?(J)	1987	1990	Guinet
	D6	?	?(J)	1987	1990	Guinet
E	E1	?	M(A)	1980	1988	Weimerskirch
	E2	?	F(A)	1978	1990	Belbeoch
	E3	?	M(A)	1988	1990	Guinet
	E4	?	M(A)	1988	1990	Guinet
	E6	?	F(A)	1970	1989	Despin
	E7	E6	?(J)	1988	1990	Guinet
	F	F1	?	M(A)	1983	1990
F2		?	F(A)	1983	1990	Bonnet
F3		F2	?(J)	1988	1990	Guinet
G	G1	?	M(A)	1988	1990	Guinet
	G2	?	F(A)	1988	1990	Guinet
	G3	G2	?(J)	1988	1990	Guinet
H	H1	?	F(F)	1988	1989	Guinet
	H2	?	?(J)	1988	1989	Guinet
	H3	?	?(J)	1988	1989	Guinet
	H4	?	M(A)	1988	1989	Guinet
	H5	?	M(J)	1988	1989	Guinet
I	I1	?	M(A)	1979	1989	Weimerskirch
	I2	?	?(J)	1989	1989	Guinet
	I3	?	?(J)	1989	1989	Guinet
J	J1	?	M(A)	1989	1990	Guinet
	J2	?	F(A)	1989	1990	Guinet
	J3	J2	?(J)	1989	1990	Guinet
	J4	?	F(A)	1989	1990	Guinet
	J5	J4	?(J)	1989	1990	Guinet
	J6	?	?(J)	1989	1990	Guinet
	J7	?	?(J)	1989	1990	Guinet

Groupe	Nom	Mère	Sexe	Première observation	Dernière observation	Source Premier observateur
K	K1		F(A)	1987	1990	Guinet
	K2	?	?(J)	1987	1990	Guinet
	K3	?	F(A)	1987	1990	Guinet
	K4	?	?(J)	1987	1990	Guinet
L	L1	?	F(A)	1988	1990	Sorin
	L2	?	M(A)	1989	1990	Gouedard
	L3	?	?(J)	1988	1990	Sorin
M	M1	?	M(A)	1989	1990	Guinet
	M2	?	F(A)	1989	1990	Guinet
	M3	?	M(J)	1989	1990	Guinet
	M4	M2	?(J)	1989	1990	Guinet
N	N1	?	M(A)	1980	1990	Mellé
	N2	?	F(A)	1980	1990	Mellé
	N3	?	?(J)	1989	1989	Guinet
O	O1	?	F(A)	1989	1990	Guinet
	O2	O1	?(J)	1989	1990	Guinet
X*	X1	?	F(A)	1978	1988	Belbeoch
	X2	X1	?(J)	1988	1988	Guinet
Y	Y1	?	M(A)	1988	1988	Sorin
	Y2	?	M(A)	1988	1988	Sorin
	Y3	?	F(A)	1988	1988	Sorin
	Y4	?	F(A)	1987	1988	Leroux
	Y5	?	?(J)	1988	1988	Sorin
	Y6	?	?(J)	1988	1988	Sorin
Z	Z1	?	M(A)	1989	1990	Guinet
	Z2	?	F(A)	1989	1990	Guinet
	Z3	Z2	?(J)	1989	1990	Guinet
	Z4	?	?(J)	1989	1990	Guinet

* Groupe partiellement identifié et probablement composé de deux membres supplémentaires. Le statut d'adultes (A) et de juvéniles (J) sont précisés entre parenthèses.

Les données disponibles sur les tailles de groupes observés indiquent que d'importantes différences existent suivant les localités et les régimes alimentaires (Tab. II).

A Crozet la composition des groupes est de 21 % de mâle adultes, 34 % de femelles adultes et 45 % d'immatures, mais quelques femelles adultes non accompagnées par des juvéniles ont pu être incluses par erreur parmi les immatures.

Quinze des 18 groupes identifiés autour de l'île de la Possession, totalisant initialement 65 orques, ont été observés à au moins une année d'intervalle (moyenne 1,9 année); parmi eux, 5 ont disparu de leur groupe pendant la période d'étude et n'ont jamais été revus. Si en accord avec les études conduites en Colombie Britannique nous les considérons comme morts (Bigg, 1982; Bigg *et al.*, 1990) le taux moyen de mortalité annuel a donc été ces dernières années de 4 % (C'est-à-dire de la disparition de 5 individus sur $65 \times 1,9 = 124$ « années orques »). Un des 13 mâles a disparu au cours de 23 « années mâles », et 2 des 23 femelles ont disparu pour un total de 47 « années femelles », soit un taux de mortalité adulte de 4,3 % pour les deux sexes. Pour les immatures, 2 des 29

TABLEAU II

Taille des groupes d'orques en fonction de leur régime alimentaire et des localités d'étude

Localité	Taille moyenne	Régime alimentaire (dominante)	Références
Ouest Canada			
— Population résidente	13,3	Saumons	Bigg <i>et al.</i> , 1987
— Population passagère	2,7	Pinnipèdes Petits cétacés Poissons	Bigg <i>et al.</i> , 1987
Sud Alaska			
— Population résidente	19,1	Saumons	Ellis (ed.), 1987
Islande			
	13,1	Harengs	Sigurjonson <i>et al.</i> , 1988
Norvège			
	8-15	Harengs Phoques	Christensen, 1988 Jonsgard et Lyshoel, 1970
Groenland			
	6,5	Phoques Cétacés Poissons Calmars	D'après Fig. 5, Heide Jorgensen, 1988
Est Canada			
	3,8	Phoques Cétacés Poissons	Mitchell et Reeves, 1988
Grande Bretagne			
	4,6	Harengs Saumons Phoques gris	Evans, 1988
Argentine			
	3,2	Eléphants de mer Otaries	Lopez et Lopez, 1985
Archipel Prince Edouard			
	2,9	Eléphants de mer Manchots	Condy <i>et al.</i> , 1978
Archipel Crozet			
	4,2	Eléphants de mer Cétacés Manchots Poissons	Guinet et Jouventin, 1990 Etude présente
Antarctique			
— Forme « mammalophage »	10-15	89,7 % Mammifères marins (Petit rorqual) 3,2 % Poissons 7,1 % Calmars	Berzin et Vladimirov, 1983
— Forme « Ichtyophage »	150-200	98,5 % Poissons 0,4 % Mammifères marins 1,1 % Calmars	

juvéniles ont disparu pour un total de 54 « années juvéniles » soit un taux de 3,7 %. Aucune des 23 femelles n'a donné naissance à un petit viable et, par conséquent, la population d'orques a perdu 7,7 % de ses effectifs pendant cette étude.

La saisonnalité

Le bilan de trois années de suivi est présenté dans la figure 3 et indique qu'autour de l'île de la Possession les orques peuvent être observés sur l'ensemble de l'année, mais la majorité des observations a eu lieu d'octobre à décembre. Par ailleurs, le nombre de groupes présents par jour d'observation augmente à cette époque. Ainsi le degré de fréquentation progresse d'une part du fait d'un plus grand nombre de jours de présence et d'autre part du fait de l'augmentation du nombre de groupes présents autour de l'île. Bien que moins nombreuses, des observations ont régulièrement eu lieu de mars à mai. Les visites ne furent que très occasionnelles autour de l'île pendant deux périodes : de janvier à février en plein été austral, et de juin à septembre au cœur de l'hiver.

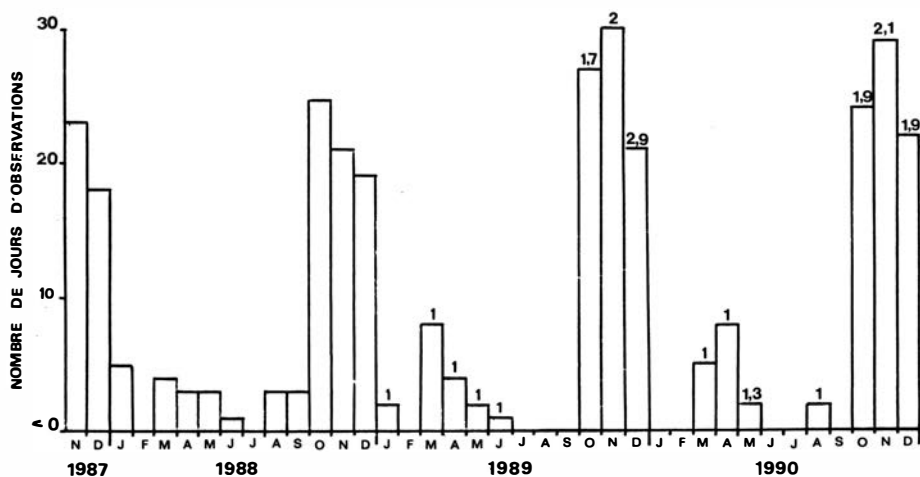


Figure 3. — Fluctuation du nombre de jours d'observation d'orques par mois pendant la période d'étude. Du mois de janvier 1989 au mois de décembre 1990 le nombre moyen de groupes observés quotidiennement est précisé sur les histogrammes.

Les nombres moyens de groupes observés quotidiennement présentés ici doivent être considérés comme des minima, car seuls ceux identifiés ont été pris en compte pour les calculs de ces valeurs. Ces calculs n'ont été effectués qu'à partir du mois de janvier 1989, car un trop grand nombre de groupes n'étaient pas identifiés auparavant.

Peu de données sont disponibles sur le mouvement des groupes d'orques. Des déplacements ont lieu entre les îles de l'archipel, comme l'indiquent les observations du groupe H à l'île aux Cochons et à l'île de la Possession distantes de 100 km.

Différences inter-groupes

Autour de l'île de la Possession, le degré de fréquentation de la Baie Américaine, de la Petite Manchotière et de la Baie du Marin est sensiblement différent selon les groupes d'orques (Fig. 4). Des groupes sont plus fréquemment observés que les autres et trois d'entre-eux (A, B et C) tendent à être des résidents saisonniers de ces baies.

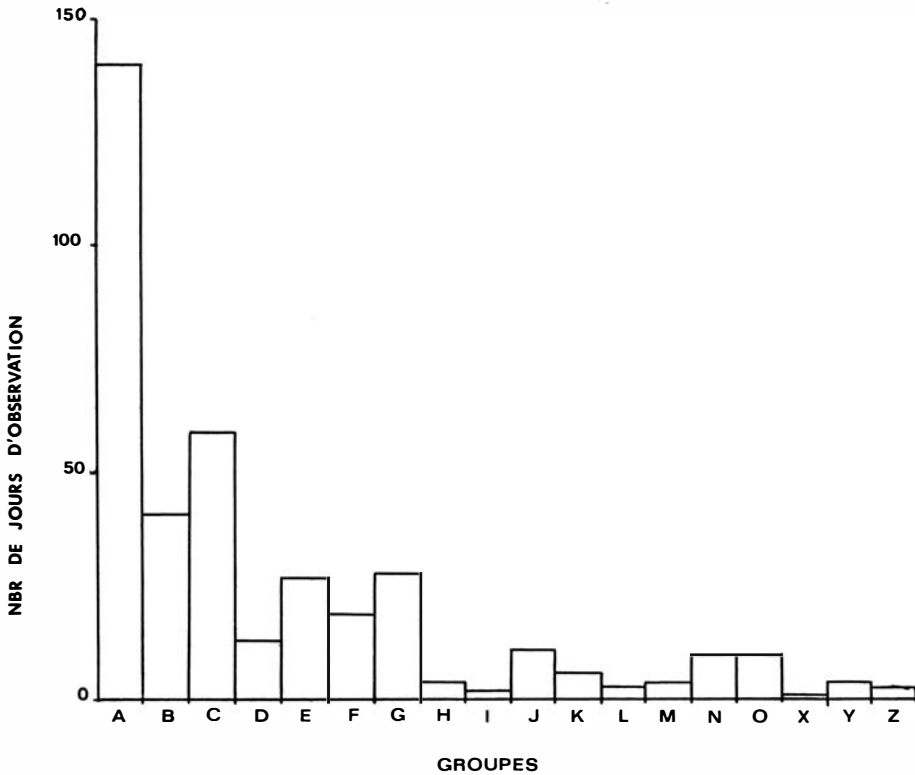


Figure 4. — Nombre de jours d'observation des groupes d'orques photo-identifiés le long des côtes de l'île de la Possession sur l'ensemble de la période d'étude.

Chacun de ces groupes occupe un domaine vital différent des deux autres, sans toutefois être exclusif (Fig. 5). De 1988 à 1990, alors que le nombre de jours de présence du groupe A était de 42 jours en 1988, 40 jours en 1989 et 43 en 1990, le degré de fréquentation du groupe B a diminué tout au long de la période d'étude ; il fut de 21 jours répartis entre le 5 octobre et le 18 décembre en 1988, de 13 jours répartis entre le premier et le 26 décembre en 1989, et ce groupe ne fut plus revu en 1990.

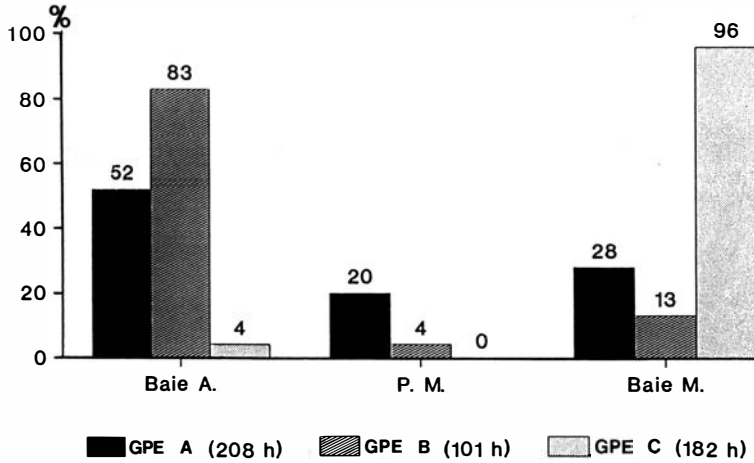


Figure 5. — Fréquences d'observation des groupes A, B et C dans la Baie Américaine (B.A.), la Petite Mançhotière (P.M.) et la Baie du Marin (B.M.) en 1988 et 1989. L'année 1990 n'a pas été prise en compte car les observations étaient exclusivement conduites depuis la Baie Américaine et la Petite Mançhotière.

Associations de groupes

Entre les mois d'octobre et décembre, sur un total de 373 observations où les orques ont été identifiés, un seul groupe était présent dans 77,7 % des cas et de 2 à 6 groupes étaient associés dans 22,3 % des cas. Entre les mois de mars et de septembre, un seul groupe était présent lors de 50 observations sur 51 réalisées à cette époque. Autour de l'archipel Crozet les groupes s'associent significativement plus lors du printemps austral qu'en automne et hiver ($\chi^2 = 10,39$, $ddl = 1$, $P < 0,001$). Les comportements les plus fréquemment observés lors de ces associations entre groupes furent les jeux et les activités sociales.

Disponibilité alimentaire

Eléphants de mer — La fluctuation annuelle d'effectifs d'éléphants de mer (*Mirounga leonina*) présents à terre à la Baie Américaine est indiquée dans la figure 6. Il apparaît très clairement que le pic d'observation d'orques des mois d'octobre à décembre (Fig. 5) correspond à celui observé chez les éléphants de mer qui viennent se reproduire et muer sur les plages de l'île. Pour chasser les jeunes sevrés au moment où ils s'aventurent dans l'eau, les orques patrouillent les bordures de plages (Guinet et Jouventin, 1990) ; à la Baie Américaine le temps de patrouille de la plage par les membres du groupe A apparaît fortement lié au nombre d'éléphants de mer sevrés (Fig. 7). Cette époque correspond aussi au retour à terre des éléphants de mer immatures pour la mue (Voir Hindel et Burton, 1988).

Manchots — 455 000 couples de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) se reproduisent sur les îles de l'archipel (Jouventin *et al.*, 1984). Cette espèce peut

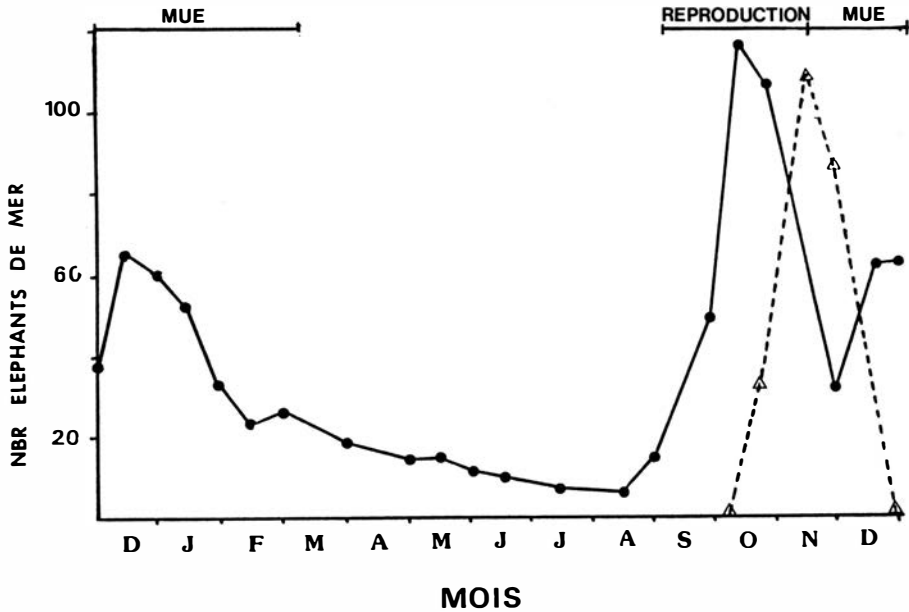


Figure 6. — Décompte du nombre d'éléphant de mer présents à terre à la Baie Américaine du mois de décembre 1987 au mois de décembre 1988. Eléphants de mer adultes et juvéniles (—) et éléphants de mer sevrés de l'année (---).

être observée toute l'année dans l'archipel ; cependant le contrôle d'oiseaux bagués montre que la fréquentation est maximale entre les mois d'octobre et mars (Barrat, 1976). Les gorfous macaroni (*Eudyptes chrysolophus*), dont plusieurs millions de couples se reproduiraient sur l'archipel (Jouventin *et al.*, 1984) sont uniquement présents à terre d'octobre à avril (Tollu, 1978).

Poissons — Peu de données sont disponibles sur les mouvements saisonniers des Notothenidae. Les restes collectés à proximité d'orques se nourrissant indiquent qu'ils consomment notamment du *Notothenia* gris (*Notothenia squamifrons*). Cette espèce effectue une remontée vers les eaux moins profondes à la fin du printemps et au début de l'été, pour redescendre à l'automne dans des eaux beaucoup plus profondes (Duhamel, 1987). Ceci suggère là encore une augmentation de la disponibilité alimentaire de l'archipel à l'époque à laquelle les orques sont présents.

Cétacés — Aucune information n'est disponible sur les cycles d'abondance de Cétacés dans l'archipel. De rares baleines franches (*Balaena mysticetus*) et des petits rorquals (*Balaenoptera acutorostrata*) peuvent être observés dans les eaux de Crozet pendant le printemps et l'été austral. Deux observations de prédation sur des baleines ont été faites à Crozet : l'une en 1978, par B. Belbeoch, qui a photographié un groupe de 5 orques attaquant une baleine franche partiellement échouée et qui est finalement parvenue à s'échapper ; l'autre au mois d'octobre 1989 à la Baie Américaine, pendant laquelle un minimum de 10 orques, dont trois mâles adultes, poursuivaient activement une baleine dont l'espèce n'a pas pu être identifiée.

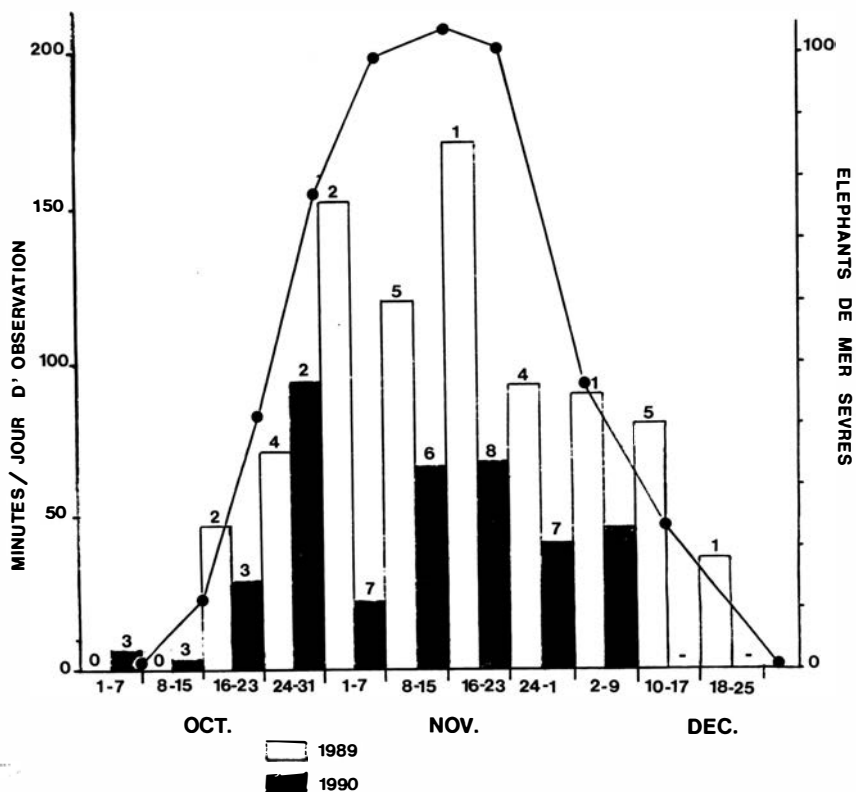


Figure 7. — Moyenne hebdomadaire du temps consacré par le groupe A par jour d'observation (précisé entre parenthèse) à la patrouille la plage de la Baie Américaine en 1989 et 1990, et du nombre d'éléphants de mer sevres comptés à terre en 1989 (-●-).

DISCUSSION

Les observations faites à Crozet indiquent que les groupes d'orques peuvent être observés toute l'année, mais que la fréquentation des îles de l'archipel est plus importante d'octobre à décembre. Ceci peut s'expliquer par la plus forte disponibilité alimentaire liée en particulier au retour des éléphants de mer, mais aussi à celui des manchots royaux, gorfous et poissons. Par contre, leur absence pendant les mois de janvier et février, comme cela fut aussi observé pour l'archipel voisin Prince-Edward (Condy *et al.*, 1978), ne semble pas pouvoir s'expliquer par une diminution des potentialités alimentaires. A cette époque, en effet, les femelles et mâles éléphants de mer adultes reviennent pour la mue (voir Hindell et Burton, 1988), et les manchots royaux et gorfous sont en pleine période de reproduction (Barrat, 1976 ; Tollu, 1978). Ce départ aujourd'hui inexplicable, pourrait être lié à un changement saisonnier de stratégie alimentaire et/ou de catégories de proies chassées. En hiver, le plus faible taux d'observation et le moindre degré

d'association suggèrent que les groupes d'orques étendent leurs déplacements à la pleine mer, mais tous ne quittent pas totalement l'archipel, ni ne tendent à se disperser.

Au printemps, le degré de fréquentation de l'archipel et l'activité sociale entre groupes augmentent. Les mêmes groupes reviennent généralement d'une année à l'autre, et certains d'entre eux deviennent des résidents saisonniers sur les côtes de l'île, alors que d'autres ne semblent être que des visiteurs occasionnels. Cette situation est donc tout à fait identique à celle observée dans la population « résidente » des côtes du Nord-Est Pacifique qui se concentre dans les détroits de Juan de Fuca et de Johnstone lors du retour de migration des saumons (Balcomb, 1982 ; Guinet, 1990). Récemment, l'étude réalisée par Nichol (1990) a montré que la présence de certains groupes d'orques « résidents » dans le détroit de Johnstone, en Colombie Britannique, était positivement corrélée avec l'abondance de saumons, tandis que la présence d'autres groupes ne l'était pas. Cet auteur suggère que ce détroit constitue une zone de chasse privilégiée, mais aussi un lieu de « rendez-vous » entre groupes d'orques d'une même population. De tels lieux de « rendez-vous » tributaires d'une forte disponibilité alimentaire jouent vraisemblablement un rôle primordial dans la stratégie de reproduction de l'espèce en permettant aux groupes d'orques de se retrouver, après avoir passé une grande partie de l'année en milieu océanique.

A Crozet, les données démographiques préliminaires indiquent qu'autour de l'île de la Possession le taux de mortalité annuel est de 4 % et que la population a perdu 7,7 % de ses effectifs depuis le début de notre étude. Les taux annuels de mortalité sont le double chez les femelles et les juvéniles de ceux des orques « résidents » de Colombie britannique (Olesiuk et Bigg, sous presse), alors qu'ils sont identiques pour les mâles. Comparé au taux annuel de 4,5 % petits viables nés par femelle en Colombie Britannique (Olesiuk et Bigg, sous presse) le taux de recrutement à Crozet apparaît anormalement bas. Il est cependant trop tôt pour déterminer si cette diminution est un artefact lié à l'effet stochastique des morts et des naissances sur une période d'étude trop courte, ou si elle est au contraire consécutive à la chute des effectifs d'éléphants de mer de l'archipel. En effet cette population a perdu 70 % de ses effectifs au cours de ces 25 dernières années (Barrat et Mougin, 1978 ; Guinet *et al.*, sous presse), et ce déclin s'explique en partie par la forte prédation exercée par les orques (Guinet, sous presse ; Guinet *et al.*, sous presse). Par ailleurs, la diminution sensible du nombre de jours d'observation du groupe B, d'octobre à décembre entre les années 1988 et 1990, pourrait être également la conséquence d'un moindre taux de capture d'éléphants de mer du fait de la chute de leurs effectifs.

La composition des groupes identifiés est restée stable tout au long de cette étude, suggérant que les groupes sont constitués d'unités familiales dont la cohésion est maintenue sur plusieurs décennies comme cela a été décrit pour la population « résidente » de Colombie Britannique (Bigg *et al.*, 1990). Cependant, autour des Crozets, les groupes apparaissent typiquement composés d'une seule unité matriarcale, et leurs tailles sont sensiblement inférieures à celles observées chez la population « résidente » en Colombie Britannique. Cette différence peut résulter d'un plus faible taux de recrutement et/ou d'une dispersion plus précoce des femelles accompagnées de leur descendance au sein du groupe. D'importantes différences dans les tailles moyennes des groupes sont observées selon les populations d'orques et semblent pouvoir être mises en relation avec le régime alimentaire (Tab. II). Pour celles dont le régime alimentaire se compose de

Pinnipèdes, Cétacés et de poissons, la taille des groupes est généralement de 3 à 6 individus (Tab. II). Chez les populations d'orques spécialisées dans l'exploitation des stocks de poissons pélagiques la taille des groupes excède généralement une dizaine d'individus (Tab. II). Les similitudes dans la taille des groupes entre populations présentant les mêmes types de régime alimentaire s'expliquent vraisemblablement par une convergence des stratégies de chasse liées aux catégories de proies exploitées. Les études d'écologie comportementale entreprises en Colombie Britannique sur les populations « résidente » et « passagère » indiquent que les orques ne chassent pas de la même façon un Pinnipède et un poisson pélagique (Bigg *et al.*, 1987; Morton, 1987; Felleman *et al.*, 1988; Baird et Stacey, 1988; Guinet, 1990). L'hypothèse d'une subdivision mondiale des populations d'orques en races « mammalophages » et en races « ichtyophages » fut proposée à la suite des travaux de Bigg (1982) et de Berzin et Vladimirov (1983). Cependant, les études génétiques récentes (Hoelzel et Dover (1991) tendent à infirmer cette hypothèse et indiquent qu'il n'est pas possible de catégoriser génétiquement les populations d'orques en fonction de leurs stratégies alimentaires.

Il semble, parmi les populations d'orques, que la taille des groupes puisse saisonnièrement augmenter du fait de l'association de plusieurs d'entre eux. A Crozet, les groupes d'orques n'étaient généralement pas associés; cependant les observations faites pendant cette étude, tout comme dans d'autres régions du monde, indiquent que les groupes d'orques s'associent temporairement et coopèrent lors de la chasse de proies de grande taille qui leur échapperaient si elles étaient chassées par un seul groupe plus petit. Cette hypothèse d'une association temporaire de plusieurs groupes d'orques lors de la chasse de proies de grande taille semble confirmée par l'observation faite autour de l'île de la Possession où un minimum de dix orques chassaient une baleine, alors que la taille maximale des groupes identifiés est de 7 individus. Deux autres observations réalisées en Mer de Cortez suggèrent aussi que les groupes d'orques peuvent s'associer pour la chasse; dans le premier cas, le nombre d'orques qui participaient à la chasse d'un Rorqual de Bryde (*Balaenoptera edeni*) n'a cessé d'augmenter tout au long de la poursuite (Silberg *et al.*, 1990); dans le second, un minimum de trente orques participèrent à la poursuite d'un Rorqual bleu (*Balaenoptera musculus*) (Tarpy, 1979), alors que la taille moyenne des groupes observés dans cette région était de 5,3 individus (Dahlheim *et al.*, 1982). Par ailleurs, le long de la côte Atlantique Canadienne, deux rassemblements, l'un de 10-12 orques et l'autre de 17 orques, ont été observés lors de deux attaques sur des baleines à bosse (Whitehead et Glass, 1985), alors que dans cette même région la taille moyenne des groupes observées est de 3,8 individus (Tab. II, Mitchell et Reeves, 1988). Cette flexibilité dans l'organisation sociale des orques semble unique parmi les prédateurs sociaux. Car s'il est bien connu que chez de nombreux prédateurs tels que les loups et lions, la taille des groupes est positivement corrélée avec la taille moyenne des proies chassées (Mech, 1970; MacDonald, 1983), aucune donnée n'indique que ces groupes ajustent temporairement leur taille pour chasser de grosses proies.

Chez l'Orque la valeur adaptative de la coopération entre groupes au sein d'une même population réside vraisemblablement dans l'augmentation des chances de succès lors des attaques de grosses proies, tout en s'affranchissant des contraintes alimentaires qu'impliquerait le maintien permanent de groupes de grande taille. Un Orque consomme en effet chaque jour entre 60 et 90 kg de nourriture!

A Crozet les recherches futures devront s'attacher à préciser les stratégies de chasse adoptées par les orques ; elles devront également préciser les mécanismes comportementaux qui permettent l'ajustement de la taille des groupes en fonction du nombre et/ou de la taille de la proie chassée. Ces résultats devraient permettre une meilleure compréhension de la sociobiologie de l'espèce.

SUMMARY

Killer whales (*Orcinus orca*) were studied for three consecutive years in the Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean, and 76 individual whales belonging to 18 pods were photo-identified.

At Crozet a pod is typically composed of a single matriarchal unit. The population was made up of 21 % adult males, 34 % adult females, and 45 % juveniles, and was declining at a 4 % annual rate. This unusually high rate of decrease may be explained by the strong reduction of the Elephant seal (*Mirounga leonina*) population that took place over the last 25 years in the Crozet Archipelago.

A comparison with the data available for other localities suggests that the average pod size of killer whales is dependent on the kind of prey they more generally hunt. Our observations also indicate that, within a population, pods may temporarily associate in a way to adjust their pod size to the body size of the prey. Such a behaviour appears to be unique among mammalian predators.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à l'ensemble des personnes m'ayant aidé dans la réalisation de cette étude, notamment l'Administration et la Mission de Recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises pour leur soutien matériel et logistique. Je tiens aussi à remercier tout particulièrement mes nombreux camarades de terrain des 24^e, 25^e, 26^e et 27^e missions sur l'île de la Possession. Ma gratitude va également à Pierre Jouventin pour m'avoir permis de conduire cette étude passionnante dans le cadre des Programmes de Recherche sur l'écologie des oiseaux et mammifères marins des Terres Australes et Antarctiques Françaises.

REFERENCES

- BAIRD, R.W. et STACEY, P.J. (1988). — Foraging and feeding behavior of transient killer whales. *Whalewatcher*, 22 : 11-15.
- BALCOMB, K.C. (1982). — *The Occurrence and Status of Three Resident Pods of Killer Whales in Greater Puget Sound*. Mimeographed Report.
- BARRAT, A. (1976). — Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) des Iles Crozet. *C.N.F.R.A.* 40 : 9-52.
- BARRAT, A. et MOUGIN, J.L. (1978). — L'éléphant de mer *Mirounga leonina* de l'île de la Possession, archipel Crozet (46° 25' S, 51° 45' E). *Mammalia*, 42 : 143-174.
- BERZIN, A.A. et VLADIMIROV, V.L. (1983). — A new species of Killer whale from Antarctic waters. *Zool. Zh.*, 62 : 287-295.
- BIGG, M.A. (1982). — An assessment of killer whales (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Rep. Int. Whal. Comm.*, 32 : 655-666.
- BIGG, M.A., ELLIS, G.M., FORD, J.K.B. et BALCOMB, K.C. (1987). — *Killer whales. A Study of their photoidentification, Genealogy and Natural History in British Columbia and Washington State*. Phantom Press, Nanaimo, B.C.

- BIGG, M.A., ELLIS, G.M., FORD, J.K.B. et BALCOMB, K.C. (1990). — Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Rep. Int. Whal. Commn., Special Issue*, 12 : 209-243.
- CHRISTENSEN, I. (1988). — Distribution, movement and abundance of killer whales (*Orcinus orca*) in Norwegian coastal waters, 1982-1987, based on questionnaire surveys, pp. 79-88. In : *North Atlantic Killer Whales*. Sigurjonsson, J. et Leatherwood, S. (Eds.). *Rit Fiskideildar, Journal of the Marine Research Institute, Reykjavik*.
- CONDY, P.R., VAN AARDE, R.J. et BESTER, M.N. (1978). — The seasonal occurrence and behaviour of killer whales *Orcinus orca*, at Marion Island. *J. Zool. Lond.*, 184 : 449-464.
- DAHLHEIM, M.E., LEATHERWOOD, S. et PERRIN, W.F. (1982). — Distribution of killer whales in the warm temperate and tropical eastern Pacific. *Rep. Int. Whal. Commn.*, 32 : 647-653.
- DUHAMEL, G. (1987). — *Ichtyofaune des secteurs Indien occidental et Atlantique oriental de l'Océan Austral : biogéographie, cycles biologiques et dynamique des populations*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- ELLIS, G.M. (Editor) (1987). — *Killer whales of Prince William Sound and Southeast Alaska. A Catalogue of Individuals Photoidentified, 1976-1986*. Sea World Research Institute, Hubbs Marine Research Center. Technical Report n° 87-200.
- EVANS, P.G.H. (1988). — Killer whales (*Orcinus orca*) in British and Irish waters, pp. 42-54. In : *North Atlantic Killer Whales*. Sigurjonsson, J. et Leatherwood, S. (Eds.). *Rit Fiskideildar, Journal of the Marine Research Institute, Reykjavik*.
- FELLEMAN, F.L., HEIMLICH-BORAN, J.R. et OSBORNE, R.W. (1988). — Feeding ecology of the killer whales (*Orcinus orca*). In *Dolphin Societies*. Pryor K. et Norris K.S. (Eds.). University of California Press, Berkeley.
- GUINET, C. (1988). — Historique de la présence d'orques autour de l'archipel Crozet : Photo-identification 1964-1986. *Mammalia*, 52, 285-289.
- GUINET, C. (1990). — Sympatrie des deux catégories d'orques dans le détroit de Johnstone, Colombie Britannique. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 45 : 25-34.
- GUINET, C. et JOUVENTIN, P. (1990). — La vie sociale des « baleine tueuses ». *La Recherche*, 21 : 508-510.
- GUINET, C. (sous presse). — Growth from birth to weaning in the Southern Elephant seal (*Mirounga leonina*). *J. Mammal.*
- GUINET, C., JOUVENTIN, P. et WEIMERSKIRCH, H. (sous presse). — Population changes, haul out pattern and movements of Southern elephant seal on Crozet and Kerguelen Archipelago over the last decades. *Polar Biology*.
- HEIDE-JORGENSEN, M.P. (1988). — Occurrence and hunting of killer whales in Greenland, pp. 115-135. In : *North Atlantic Killer Whales*. Sigurjonsson, J. & Leatherwood, S. (Eds.). *Rit Fiskideildar, Journal of the Marine Research Institute, Reykjavik*.
- HINDELL, M.A. et BURTON, H. (1988). — Seasonal haul out patterns of the southern Elephant seal (*Mirounga leonina*) at Macquarie Island. *J. Mamm.*, 69 : 81-88.
- HOELZEL, A.R. et DOVER, G.A. (1991). — Genetic differentiation between sympatric killer whale populations. *Heredity*, 66 : 191-195.
- JACOBSEN, J.K. (1986). — The behavior of *Orcinus orca* in the Johnstone strait, British Columbia, pp. 135-185. In *Behavioral Biology of Killer Whales*. Kirkevold, B.C. et Lockard, J.S. (Eds.). Alan R. Liss, Inc. New York.
- JONSGARD, A. et LYSHOEL, P.B. (1970). — A contribution to the knowledge of the biology of the Killer whale, *Orcinus orca*. *Norw. J. Zool.*, 18 : 41-48.
- JOUVENTIN, P., STAHL, J.C., WEIMERSKIRCH, H. et MOUGIN, J.L. (1984). — The seabirds of the French subantarctic Islands and Adélie Land, their status and conservation, pp. 609-625. In : *Status and Conservation of the World's Seabirds*. Croxall, J.P., Evans, P.G.H. et Schreiber, R.W. (Eds.). I.C.B.P. Technical Publication n° 2.
- LEATHERWOOD, S.R. et REEVES, R. (1983). — *The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins*. Sierra Club Books, San Francisco.
- LESQUIN, W. (1827). — *Relation du naufrage de la goélette l'Aventure de l'Ile de France, commandée par M. Lesquin de Roscoff*. Lycée Armoricain, Nantes. Republié dans *T.A.A.F.*, 1962, 19-20 : 41-73.
- LOPEZ, J.C. et LOPEZ, D. (1985). — Killer whales (*Orcinus orca*) and their behavior of intentional stranding while hunting near shore. *J. Mamm.*, 66 : 181-183.

- MACDONALD, D.W. (1983). — The ecology of Carnivore social behavior. *Nature*, 301 : 379-384.
- MECH, L.D. (1970). — *The Wolf: The Ecology of an Endangered Species*. Natural History Press, New York.
- MITCHELL, E. et REEVES, R. (1988). — Records of killer whales in the western North Atlantic, with emphasis on eastern Canadian waters, pp. 161-193. In : *North Atlantic Killer Whales*. Sigurjonsson, J. & Leatherwood, S. (Eds.). *Rit Fiskideildar, Journal of the marine Reseach Institute, Reykjavik*.
- MORTON, A. (1987). — A behavioral comparison of the resident and transient forms of killer whales off the northeastern Vancouver Island. p. 48. In *Abstracts of the Seventh Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*, Miami, Fl., December 5-9, 1987.
- NICHOL, L.M. (1990). — The seasonal occurrence of killer whales (*Orcinus orca*) in Johnstone Strait, British Columbia, p. 13. In *Abstract of the Third Orca Symposium*. Victoria, British Columbia, March 9-12 1990.
- OLESIUK, P.F. et BIGG, M.A. (sous presse). — Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Rep. Int. Whal. Commn.*
- RIDOUX, V. (1987). — Feeding association between seabirds and killer whales, *Orcinus orca*, around subantarctic Crozet Islands. *Can. J. Zool.*, 65 : 2113-2115.
- SILBERG, G.K., SINIFF, D.B., REICHLER, R. et STONE, S. (1990). — Killer whales (*Orcinus orca*) attack and kill a Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*). *Can. J. Zool.*, 59 : 1185-1189.
- SIGURJONSSON, J., LYRHOLM, T., LEATHERWOOD, S., JONSSON, E. et VIKINGSSON, G. (1988). — Photoidentification of killer whales, *Orcinus orca*, off Iceland, 1981 through 1986, pp. 99-114. In : *North Atlantic Killer Whales*. Sigurjonsson, J. et Leatherwood, S. (Eds.). *Rit Fiskideildar, Journal of the Marine Reseach Institute, Reykjavik*.
- TARPY, C. (1979). Killer whales attack. *Nat. Geogr.*, 155 : 542-545.
- TOLLU, B. (1978). — *Contribution à l'étude des Sphéniscidés du genre Eudyptes dans les îles Australes Françaises (Amsterdam, Saint-Paul, Crozet, Kerguelen)*. Thèse de Doctorat es-Sciences Biologiques, Université Paris VII.
- VOISIN, J.-F. (1972). — Notes on the behaviour of the killer whales, *Orcinus orca*. *Norw. J. Zool.*, 20 : 93-96.
- WHITEHEAD, H. et GLASS, C. (1985). — Orcas (Killer whales) attack humpbacks whales. *J. Mamm.*, 66 : 183-185.