

Roger MATHIEU

**RELATIONS ENTRE L'ÂGE, LE PLUMAGE, LE COMPORTEMENT
ET LA MATURITÉ SEXUELLE CHEZ L'AIGLE ROYAL (*Aquila chrysaetos*) ;
MISE AU POINT ET RÉFLEXIONS A PROPOS DE DEUX OBSERVATIONS**

Référence : MATHIEU (R.) 1986 — Relations entre l'âge, le plumage, le comportement et la maturité sexuelle chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) ; mise au point et réflexions à propos de deux observations — *Bièvre*, 8 (1), 1-16. — C.O.R.A., Univ. LYON I, 69622 VILLEURBANNE CEDEX.

Résumé : L'observation d'accouplements d'Aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) en plumage juvénile —avec un individu en livrée adulte— et une observation de reproduction réussie d'un mâle en plumage immature avec une femelle adulte, servent de base pour effectuer une revue générale de la littérature et réfléchir sur le sujet.

Chez l'Aigle royal, il est certain d'une part, qu'un individu en livrée juvénile (mâle ou femelle) est capable de s'accoupler —acte sexuel— avec un partenaire en livrée adulte, et, d'autre part, qu'un individu en livrée sub-adulte ou immature est apte à se reproduire avec succès —partenaire en livrée adulte—. Des études complémentaires font encore défaut pour apprécier la fréquence probable des anomalies liant l'âge et le plumage, selon le schéma généralement admis depuis les travaux de JOLLIE (1947).

Il est possible que dans un environnement physique adapté, un Rapace puisse se reproduire avec succès quel que soit son âge, pourvu que trois facteurs soient réunis : un partenaire stimulant, un apport alimentaire suffisant et de l'expérience. Les livrées non-adultes agiraient comme des signaux optiques favorisant le déclenchement d'un comportement agressif interindividuel, intraspécifique. Ce phénomène à caractère sélectif, lié à l'aspect du plumage, permettrait de reculer l'âge de la reproduction en favorisant les individus plus âgés, donc plus expérimentés et mieux sélectionnés.

La livrée adulte ne serait pas un caractère sexuel secondaire ; elle optimiserait simplement chez un individu ses chances de participer à la reproduction de l'espèce.

Summary : Relationships between age, plumage, behaviour and sexual maturity in the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*). A restatement and reflexions on two observations.

The observation of matings of Golden Eagles in juvenile plumage —with an individual in adult plumage— and an observation of successful breeding of a male in immature plumage with an adult female are a pretext to make a general survey of the literature and reflect on the subject.

In the Golden Eagle, it is certain that, on the one hand, an individual in juvenile plumage (male or female) is able to mate —sexual act— with a partner in adult plumage, and that, on the other hand, an individual in sub-adult or immature plumage is able to breed successfully with a mate in adult plumage. Complementary studies are still lacking to appreciate the probable frequency of anomalies linking age and plumage, according to the pattern generally accepted since JOLLIE's work (1947).

It is possible that in an adapted physical environment a raptor may breed successfully whatever its age, provided three factors are present : a stimulating mate, sufficient food, and experience. The non-adult plumages would act as optical signals that favoured the triggering of an aggressive interindividual, intraspecific behaviour. This phenomenon of selective character, linked with the appearance of plumage, might defer the age of breeding by favouring older, therefore more experienced and better selected, individuals.

The adult plumage would not be a secondary sexual characteristic ; it would only maximize an individuals chances to participate in the reproduction of the species.

I – TERMINOLOGIE

A la suite de JOLLIE (1947), tous les auteurs utilisent la même terminologie pour désigner les différentes livrées revêtues par l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*), depuis l'envol jusqu'à l'acquisition du plumage parfait —successivement : juvénile, immature, sub-adulte et adulte—. Il est regrettable d'avoir proposé des adjectifs qui, dans l'esprit d'une majorité de gens, font référence à la capacité de reproduction, pour désigner un aspect du plumage qui n'a pas forcément un lien direct avec la maturité sexuelle. J'emploierai cependant ces termes que l'usage a consacrés ; mais, sauf précision de ma part, ils désigneront un individu présentant une livrée typique —juvénile, immature, sub-adulte ou adulte— sans préjuger de sa capacité à se reproduire. Par exemple un sub-adulte signifie qu'il s'agit simplement d'un Aigle dont la livrée ressemble à celle acquise à l'issue de la deuxième mue, sans faire référence à sa maturité sexuelle.

Certains auteurs utilisent maladroitement le terme « immature » pour désigner, sans précision, un Aigle qui n'a pas encore revêtu un plumage adulte. Le lecteur doit alors deviner s'il s'agit d'un individu n'ayant pas encore le plumage adulte et qui peut être soit un juvénile, soit un sub-adulte ou un immature type. Afin d'éviter cette confusion, je réserverai le terme d'immature uniquement pour désigner un individu en plumage immature type, et utiliserai le terme non-adulte pour faire, sans précision, référence à un oiseau n'ayant pas encore revêtu la livrée adulte. Les livrées de transition, ou livrées intermédiaires, désignent dans ce texte des livrées qui séparent le plumage juvénile du premier plumage adulte.

II – RELATION AGE ET PLUMAGE

II-1 – La mue

C'est JOLLIE (1947) qui le premier a décrit la mue de l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos canadensis*) essentiellement sur des sujets captifs. Le tableau 1 résume ses conclusions. D'une manière générale les mues débutent en mars-avril pour se terminer en septembre-octobre (fig. 1). Les oiseaux qui se reproduisent voient leur mue retardée de quelques mois. Selon JOLLIE (1947), la mue devient de plus en plus irrégulière avec l'âge et la description d'un schéma type devient alors impossible. GLUTZ *et al.* (1971) font remarquer que certains sujets âgés peuvent porter des rectrices à la base blanche. Cette remarque se fonde sur des observations de deux auteurs du XIXe s. citées par JOLLIE (1947). Ces observations n'ont jamais été renouvelées depuis, malgré la multiplication des observateurs et des travaux publiés sur cette espèce. En 1947, JOLLIE n'ayant jamais lui-même observé ce phénomène, avait écrit prudemment : « It may be that in the American subspecies, white is never retained after an age of about four years, but this is yet to be demonstrated ». Trente années plus tard le doute persiste et la remarque de JOLLIE peut être reprise au sujet d'*Aquila chrysaetos chrysaetos*.

Dans sa publication, JOLLIE (1947) réserve une place importante à la description de la mue des rectrices. Sa répartition en quatre classes d'âge —juvénile, immature, sub-adulte et adulte— repose essentiellement sur la composition de la queue en plumes de première, seconde et troisième génération (tabl. 2). Les rectrices présentées sur la figure 2 offrent un échantillon de plumes de première, deuxième et troisième génération d'après 28 spécimens naturalisés provenant des Alpes françaises. J'ai examiné 9 oiseaux chez des particuliers et 19 au Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble.

Le tableau 3 résume les caractéristiques des différents types de rectrices examinées. Il existe des rectrices difficiles à ranger dans une des quatre catégories retenues. J'ai classé environ 350 rectrices et le problème s'est posé une douzaine de fois et sur quatre individus seulement.

Tableau 1 : La mue chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) d'après JOLLIE (1947).

R.P. = rémiges primaires
R.S. = rémiges secondaires

	Rémiges Primaires (R.P.)	Rémiges Secondaires (R.S.)	Grandes couvertures alaires	Moyennes et Petites couvertures alaires	Tête et Tronc	Rectrices	Remarques
1 ^{re} MUE	<ul style="list-style-type: none"> Mue incomplète symétrique à partir de R.P. 1. Généralement jusqu'à R.P. 4, R.P. 5. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue incomplète irrégulière, plus lente que les R.P. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue s'effectuant dans le même ordre que les R.S. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue incomplète irrégulière. 	<ul style="list-style-type: none"> Commence par la tête. Progression dans le sens antéro-post. Les parties basses, du dos et des ventrales, sont peu touchées. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue de 1 à 8 plumes en général en partant du centre. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue incomplète. A la fin de cette mue, le juvénile revêt la livrée immature.
2 ^e MUE	<ul style="list-style-type: none"> Mue des R.P. externes non touchés l'année précédente. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue d'une partie des R.S. non touchés l'année précédente. 		<ul style="list-style-type: none"> La deuxième mue complète la première. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue des parties basses du dos et des ventrales. 	<ul style="list-style-type: none"> Mue des rectrices non touchés l'année précédente. Certaines rectrices muent pour la 2^e fois. 	<ul style="list-style-type: none"> Cette mue complète la première. Il arrive parfois que R.P. 8 et R.P. 10 ne soient pas touchés jusqu'à la 3^e mue. L'immature revêt la livrée sub-adulte.
A la fin de la 2 ^e mue, la quasi totalité des plumes a mué une fois et certaines ont mué 2 fois.							
3 ^e MUE	<p>A la 3^e mue et chaque année, au cours des mues suivantes, les plumes de la tête, du cou, de la gorge, du dos, de la région scapulaire et de l'alula sont largement remplacées, ainsi que les R.P. et les rectrices. Les couvertures sous-alaires, les tibiales et les plumes du tarse sont remplacées plus lentement.</p>					<ul style="list-style-type: none"> Mue des rectrices de 2^e génération, non touchés l'année précédente. A la fin de cette mue la queue se compose essentiellement de plumes de 3^e génération. 	<ul style="list-style-type: none"> A la fin de cette mue le sub-adulte revêt la livrée de premier adulte.

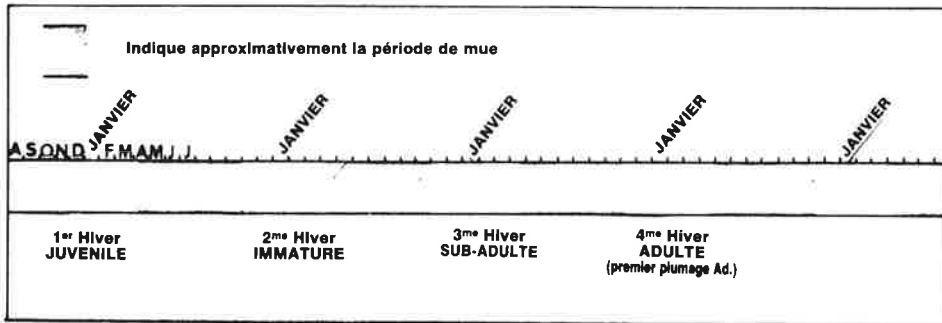


Figure 1 : Séquences de plumages et mue chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) : du juvénile à l'adulte.

Tableau 2 : Composition des rectrices dans les différentes classes d'âge chez *Aquila chrysaetos*. D'après JOLLIE (1947)

	COMPOSITION DES RECTRICES
JUVÉNILE	. Uniquement des plumes de première génération.
IMMATURE	. Plumes de première et deuxième génération.
Sub-adulte	. Apparition des plumes de troisième génération (souvent tachées de blanc à la base). . Le reste en plumes de deuxième génération. . Exceptionnellement la queue peut retenir 1 à 2 plumes de première génération.
Premier adulte	. Plumes de troisième génération. . Parfois la queue retient quelques plumes de deuxième génération.
Deuxième adulte et suivants	. Plumes de troisième génération dépourvues de blanc à la base.

Tableau 3 : Caractéristiques des trois générations de rectrices chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*).

RECTRICES	CARACTERISTIQUES
1 ^{re} génération	. Séparation nette entre l'extrémité sombre et le reste de la plume. . Bordure claire très nette à l'extrémité de la plume. . Présence de petites taches sombres, surtout dans la moitié distale. . Plume étroite et pointue par rapport aux générations suivantes.
2 ^e génération	. Plume plus large et bout arrondi (comme 3 ^e génération et suivantes). . Limite plus floue, plus découpée entre le bout sombre et le reste. . Apparition de marbrures sous forme de «flammèches» longitudinales.
3 ^e génération type a type b	. Fusion des «flammèches», formant ainsi des barres transversales. . Base encore largement tachée de blanc. . Alternance de barres transversales sombres et claires. . Absence de blanc à la base.

Dans les plumes de 3^e génération, on individualise 2 types : avec du blanc à la base (G 3a) et alternance de barres sombres et claires, sans base blanche (G 3b). Le type G 3a caractériserait les rectrices acquises après la deuxième ou la troisième mue. Les rectrices de type G 3b apparaîtraient généralement plus tard. Les rectrices de 3^e génération, 3 et 4 (fig. 2) sont difficiles à classer. Chez l'adulte, le type de rectrice le plus souvent rencontré est celui que présente la plume n° 6 (fig. 2).

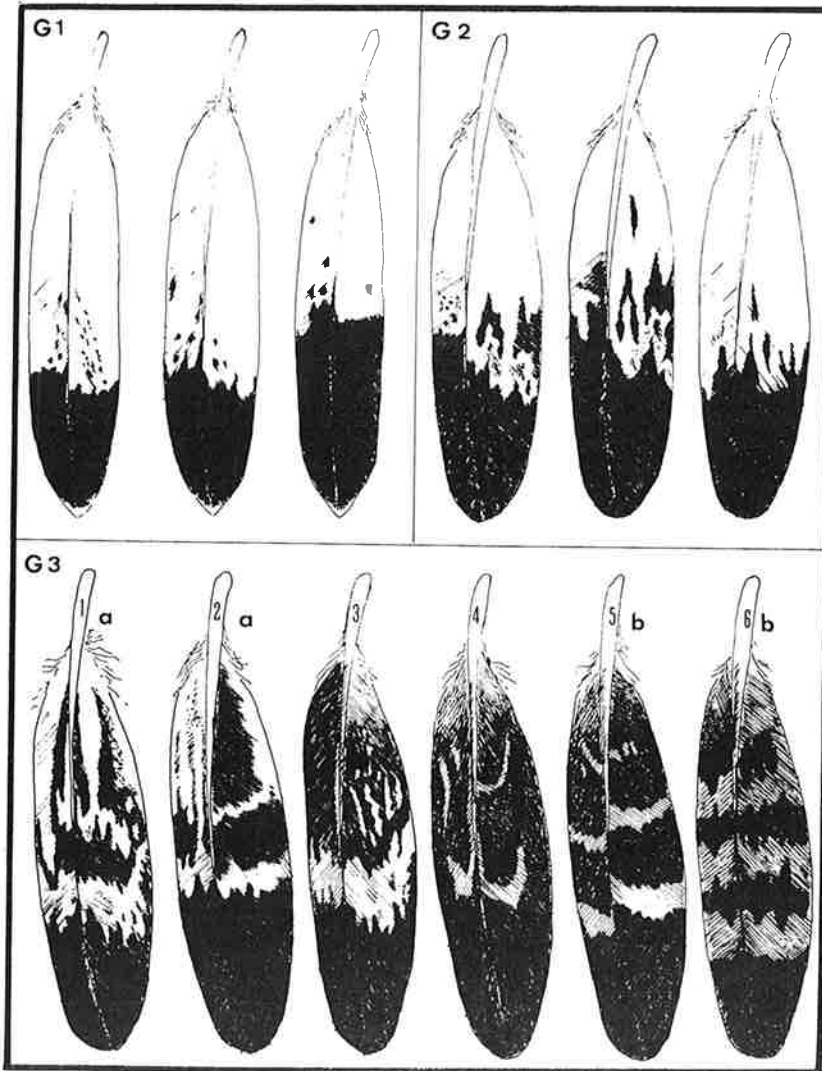


Figure 2 : Échantillon représentatif des rectrices de première génération (G1), deuxième (G2) et troisième génération (G3 a et b), chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*). D'après 28 individus naturalisés provenant des Alpes françaises.

II-2 — Les quatre livrées type

Les teintes du plumage perçues par l'observateur dépendent des conditions d'éclairage et de l'incidence des rayons solaires sur l'oiseau. En particulier la coloration des couvertures sus-alaires et de la tête chez un même individu, peut revêtir toutes les nuances du jaune d'or — jusqu'à apparaître presque blanche —.

Les figures 3 et 4 présentent, sous un éclairage optimal, les différentes livrées de l'Aigle royal dans les quatre classes d'âge.

- Plumage juvénile (fig. 3)

C'est la livrée revêtue depuis l'envol jusqu'à la première mue. La teinte générale du plumage apparaît nettement sombre, presque noire, faisant ainsi ressortir les taches blanches de la base des rectrices, des rémiges primaires et secondaires. La tête est claire, mais plus terne, moins dorée que celle des adultes. On note une grande variabilité dans le dessin des taches blanches alaires, les taches sus-alaires pouvant manquer. Les moyennes couvertures sus-alaires et les plumes du poignet sont légèrement plus claires que les autres rectrices, mais n'ont jamais l'aspect doré qu'elles acquièrent dans les livrées suivantes.

- Plumage immature (fig. 3)

L'oiseau est âgé d'au moins 16 mois. Apparition de reflets dorés sur les couvertures sus-alaires et les plumes du poignet. Réduction des taches blanches alaires. Le plumage s'éclaircit et la tête apparaît dorée.

Malgré la mue et l'apparition des rectrices de seconde génération, l'aspect de la queue reste inchangé. L'observation éloignée gomme le détail et, sur le terrain à travers une paire de jumelle ou un télescope, une rectrice de deuxième génération présente une extrémité sombre et une base blanche comme une rectrice de première génération. Lorsque l'immature est observé posé, sa livrée est celle de l'adulte avec une queue de juvénile.

- Plumage sub-adulte (fig. 4)

L'oiseau est âgé d'au moins 28 mois. La livrée est celle du sujet adulte à l'exception de la queue où se mêlent les plumes de troisième génération — sombres —, en général situées au centre, et les plumes de deuxième génération, blanches et noires.

- Premier plumage adulte (fig. 4)

L'oiseau est âgé d'au moins 40 mois. Il peut arriver que la queue conserve, malgré la troisième mue, quelques rectrices de deuxième génération.

Il existe à l'intérieur d'une même population, et chez des sujets adultes, des différences individuelles de plumage qui permettent à un observateur entraîné de reconnaître d'une année sur l'autre un individu : teinte générale du plumage plus ou moins sombre, reflets dorés plus ou moins marqués sur les couvertures alaires, base des rémiges ou des rectrices plus ou moins claire, vieilles rémiges aux teintes délavées faisant des taches claires sur l'aile. Ces critères restent cependant peu fiables : chaque mue pouvant modifier l'aspect du plumage.

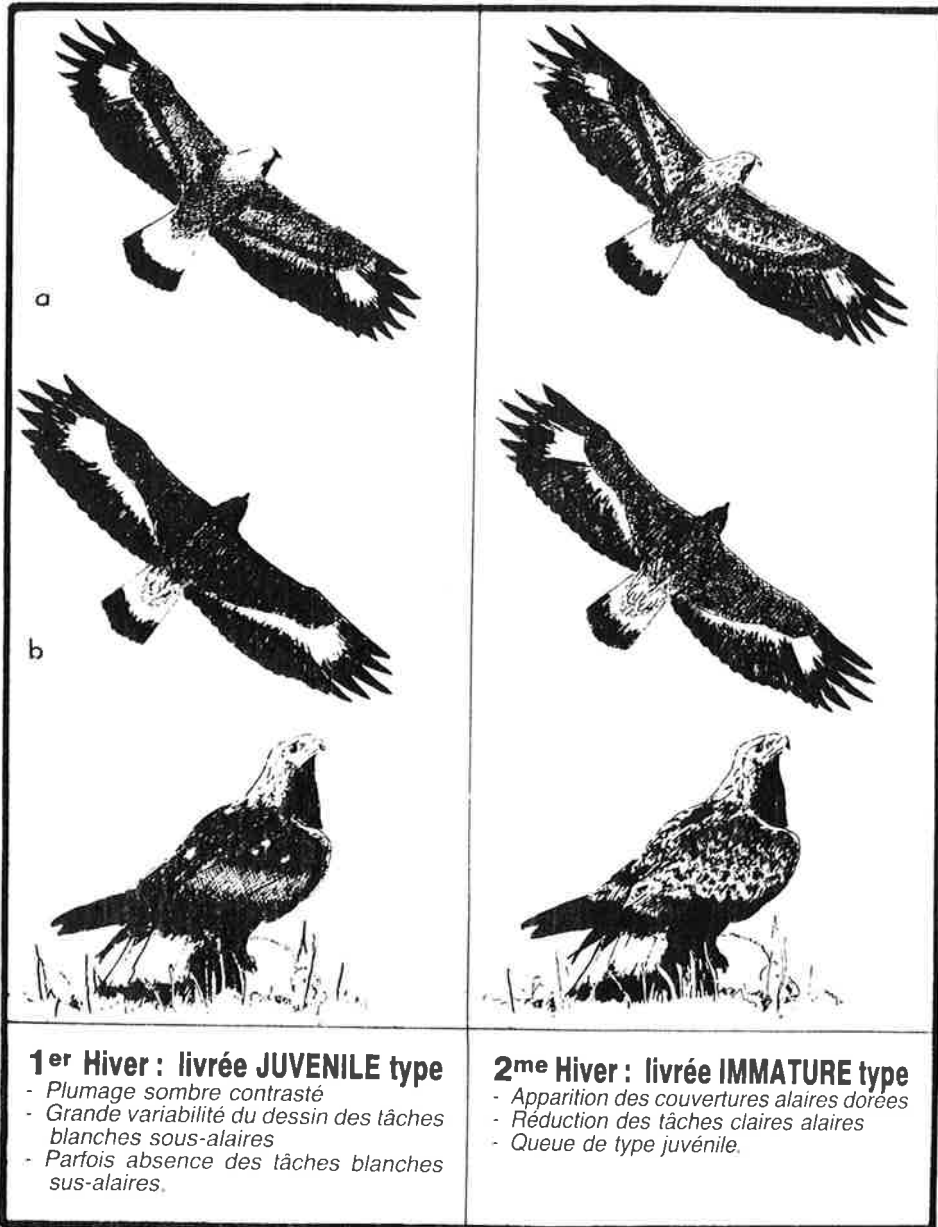


Figure 3 : Présentation du plumage de l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) en livrée juvénile et immature. — a : vu par dessus ; b : par dessous.

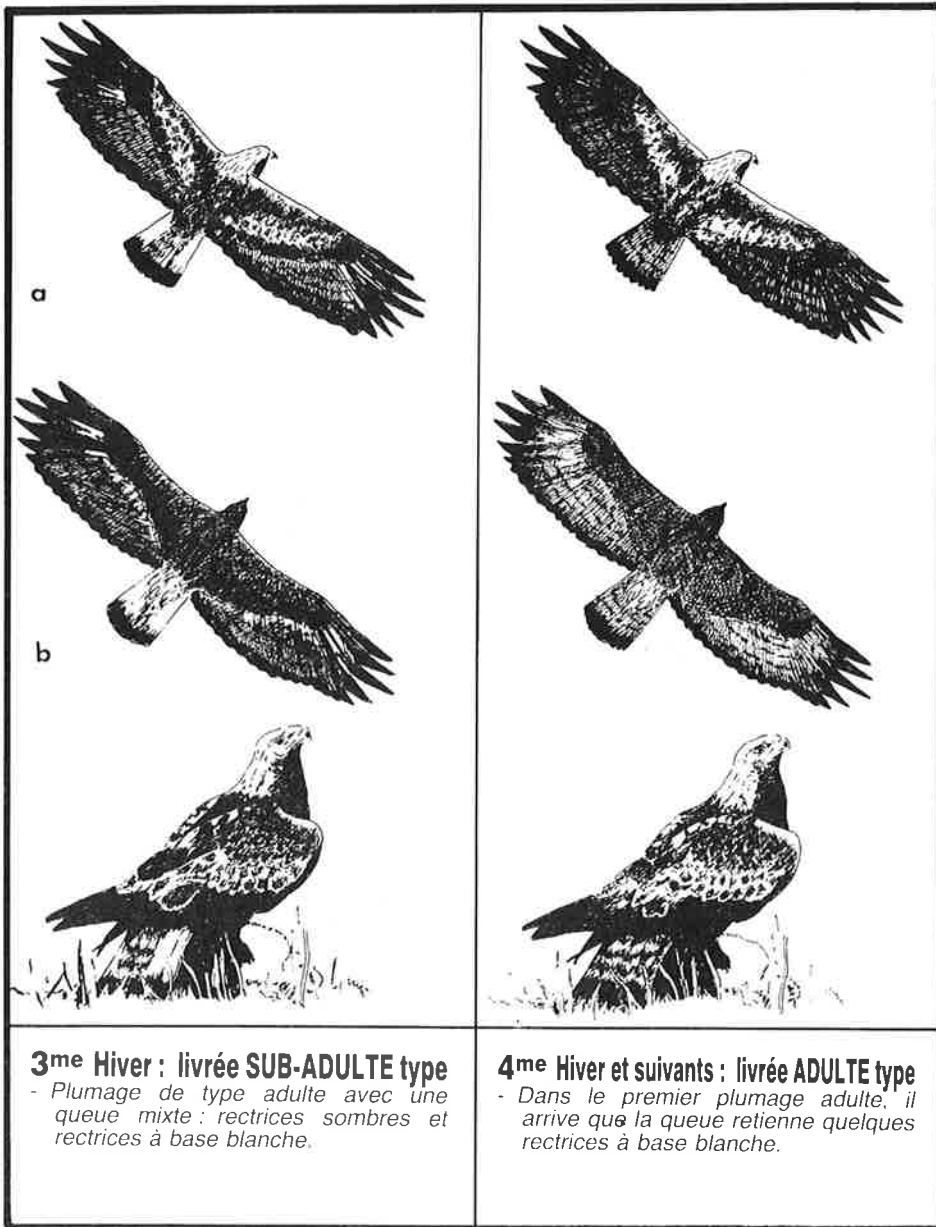


Figure 4 : Présentation du plumage de l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) en livrée sub-adulte et adulte. — a : vu par dessus ; b : par dessous.

II-3 – Discussion

Le Goéland argenté (*Larus argentatus*) présente, tout comme l'Aigle royal, 3 mues successives avant d'atteindre le plumage parfait (4e hiver). DUNCAN et MONAGHAN (1979) ont montré, à partir d'oiseaux bagués et retrouvés morts, qu'il n'existait pas forcément une étroite corrélation entre l'âge et l'aspect du plumage, et qu'une erreur d'une année en plus ou en moins était possible. La fréquence de ces anomalies reste toutefois inconnue.

Certains peuvent être encore tentés, pour l'Aigle royal, de rattacher étroitement la livrée et l'âge, dans le cadre des quatre classes d'âge. A l'exception du plumage juvénile qui ne peut probablement appartenir qu'à un individu de moins de 16 mois, il est raisonnable de penser que tout comme chez le Goéland argenté, la prudence doit être de règle pour classer des individus qui présentent une livrée intermédiaire ou une livrée adulte.

III – COMPORTEMENT ET MATURITÉ SEXUELLE

III-1 – Deux observations

- Observation n° 1 : *Un mâle adulte s'accouple – comportement sexuel – avec une femelle en plumage juvénile.*

Le 8 mars 1978 je visite un site rupestre situé dans les Préalpes occitanes et qui abrite deux vieilles aires d'Aigle royal. A 17 h 50 (heure légale), un adulte tourne devant la falaise, bientôt rejoint par un non-adulte de plus grande taille. Les oiseaux tournent ensemble et disparaissent derrière une crête à 17 h 52.

Le 11 mars 1978, je suis de retour sur le site et à 15 h 50 la silhouette de l'adulte se détache au sommet de la falaise. J'aperçois le non-adulte attaquant avec détermination deux Grands Corbeaux (*Corvus corax*) qui passent sous le perchoir de l'adulte. A 15 h 55, les deux Aigles sont posés en crête, côte à côte ; la différence de volume apparaît nettement en faveur du non-adulte. A 16 h 30, l'adulte se déplace, monte sur le dos du non-adulte et bat des ailes pour se maintenir en équilibre. Après un accouplement qui dure une dizaine de secondes, l'adulte redescend et reste près de la femelle qui secoue son plumage.

16 h 32, les deux individus sont parfaitement éclairés. Je note que le non-adulte a la tête plus claire que l'adulte et présente une livrée nettement plus sombre. Ces deux remarques, associées à l'observation de larges taches blanches bien tranchées à la base des rémiges et des rectrices, me permettent de dire avec quasi-certitude – malheureusement je n'ai pas pensé à vérifier l'absence de couvertures sus-alaires dorées – que la femelle est une juvénile. Ce couple n'a pas été suivi en 1978.

- Observation n° 2 : *Un mâle juvénile s'accouple avec une femelle adulte. L'année suivante, en plumage immature, il se reproduit avec succès en restant avec la même femelle.*

Je contrôle depuis 1975 un site occupé, situé dans les Préalpes occitanes. En 1981 le couple est formé de deux individus en livrée adulte. Ils produisent un jeune qui s'envole autour de la mi-juillet.

De retour sur le site le 20 mars 1982, je découvre une femelle en plumage adulte, avec un mâle qui présente toutes les caractéristiques d'un individu dans son premier printemps : plumage nettement plus sombre que celui de la femelle, tête dorée

mais très claire, larges taches blanches à la base des rectrices et des rémiges, et absence de reflets dorés sur les couvertures sus-alaires. A 16 h 45 j'assiste à un accouplement (fig. 5).

Le 30 mars 1982 j'observe les deux Aigles posés côte à côte au sommet d'une falaise qui domine le site de nidification. 13 h 15, la femelle fiente et tourne une fois sur elle-même, lentement elle se penche en avant et se présente au mâle le corps horizontal. 13 h 18, le mâle saute sur le dos de sa compagne et l'accouplement dure quelques secondes. Il ne semble pas y avoir eu de ponte. Le 29 novembre 1982, le mâle est toujours présent sur le site.

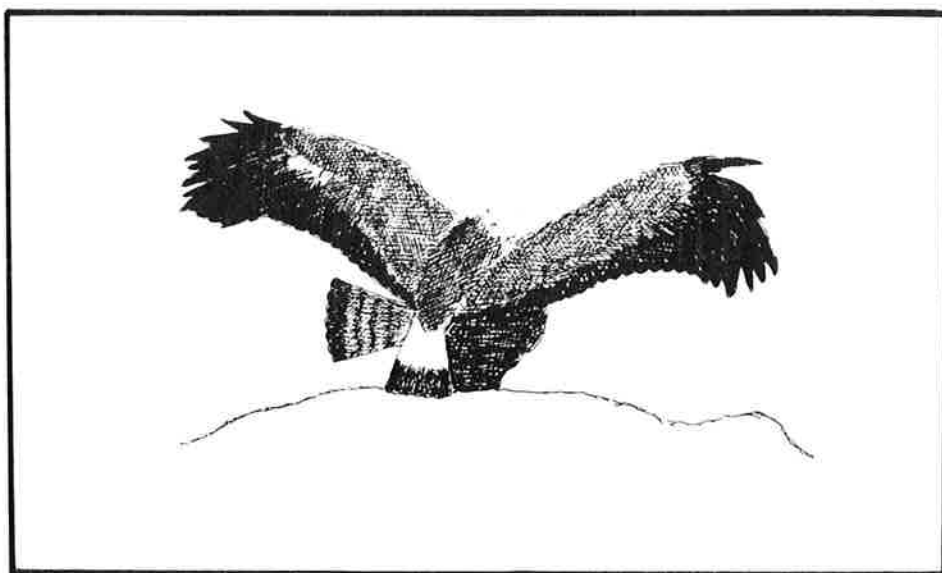


Figure 5 : Accouplement d'un mâle en livrée juvénile et d'une femelle en livrée adulte chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*). Le 20 mars 1982. D'après croquis de terrain ; observation : 800 m avec un télescope 20-45x60.

En Février et mars 1983, le couple (fig. 6) a un comportement reproducteur normal (recharge de l'aire, parades aériennes, accouplements), et la ponte a lieu le 20 ou 21 mars. L'éclosion survient autour du 1er mai et le jeune quitte l'aire après un séjour prolongé à l'aire de 89 (91) jours. Le mâle présentait une livrée immature type. J'ai pu le photographier le 21 juillet 1983 à une dizaine de mètres avec un téléobjectif de 100 mm. C'est ce cliché que j'ai reproduit sur la figure 3 — Aigle posé, en livrée immature type —.

La livrée de la femelle adulte de 1981 était relativement sombre avec des couvertures alaires ternes, caractères que j'ai retrouvés en 1983. Il n'est cependant pas possible, en l'absence de marquage alaire, d'affirmer que les individus observés en 1983 étaient déjà présents sur le site en 1981.

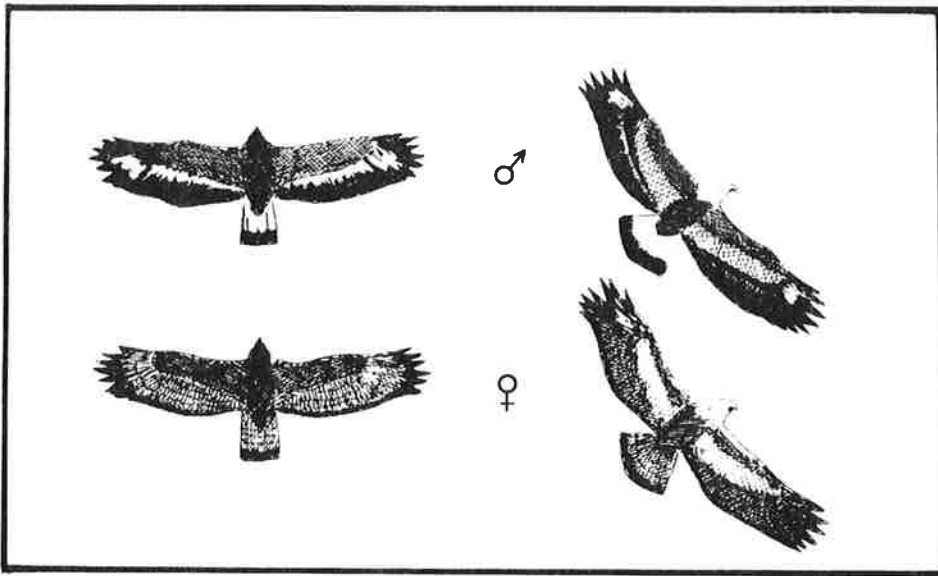


Figure 6 : Couple d'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) observé le 19 février 1983. D'après croquis de terrain. Le couple s'est reproduit avec succès la même année.

III-2 — Age et maturité sexuelle

La littérature ne fournit aucun renseignement *précis* sur l'âge moyen de la maturité sexuelle chez l'Aigle royal. CRAMP et SIMMONS (1979) écrivent que l'âge de la première nidification est *probablement* de 3 ou 4 ans. GLUTZ *et al* (1971) dans leur synthèse, précisent que la formation du couple a lieu parfois *probablement* au cours de la deuxième année, que la première activité de nidification se produit au cours de la 3e année, mais que la maturité sexuelle est rarement atteinte avant la 5e année. BROWN (1976) écrit : «A young Golden Eagle is thus mature, and can probably breed when four years old, a figure substantiated by Gordon's observations».

En l'absence d'études spécifiques par marquage des juvéniles avant l'envol – brassard alaire – il est probable qu'aucune réponse précise ne pourra être apportée au problème de l'âge moyen de la maturité sexuelle chez l'Aigle royal.

Les travaux de HARRIS (1970) sur le Goéland argenté, montrent que certains individus, en majorité des mâles, peuvent se reproduire parfois après la deuxième mue complète (3e année), tandis que d'autres ne le feront pas avant la cinquième mue (6e année). Il est raisonnable de suggérer qu'il peut en être de même chez l'Aigle royal.

III-3 — Age et premiers comportements sexuels

Chez les oiseaux, en particulier chez deux espèces domestiques nidifuges, les comportements sexuels précoces (parades, valse, accouplements) ont été bien décrits. A propos du coquelet, VIDAL in GUYOMARCH (1980) écrit : «Il suffit de présenter à des jeunes mâles âgés de quelques jours et préalablement isolés, des leurres empaillés en posture accroupie : les poussins montent, s'orientent et tentent de s'accoupler».

Chez le dindonneau, GUYOMARCH (1980) remarque que «curieusement, tous les jeunes mâles peuvent parader brusquement dans le courant de la semaine qui suit l'éclosion... La 'valse' est un peu moins précocce et aussi moins fréquente jusqu'à la troisième semaine».

Pour l'Aigle royal, ni CRAMP et SIMMONS (1979), ni GLUTZ et al (1971), ni NEWTON (1979), dans leurs synthèses basées sur une large recherche bibliographique ne mentionnent d'accouplement (acte sexuel) de juvénile. Aucune mention du phénomène n'est retrouvée dans des synthèses régionales plus récentes consacrées à l'Aigle royal : HALLER (1982), AUSTRUY et CUGNASSE (1981), CLOUET (1981), FASCE et FASCE (1984).

III-4 – Plumage et maturité sexuelle

Chez les oiseaux, il est admis généralement que la maturité sexuelle est acquise en même temps que la livrée adulte. Cette règle comporte de nombreuses exceptions. La preuve en est largement faite chez les Laridés. HARRIS (1970) indique que : «Many gulls breed while still in immature plumage», et HAVERSCHMIDT (1931) signale la reproduction réussie de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus ridibundus*) en plumage de premier été.

Chez les Rapaces de taille moyenne, acquérant leur livrée adulte après la première ou la deuxième mue, des cas de reproduction réussie d'individus en livrée non-adulte sont cités : CUGNASSE (1980) chez le Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*), WATSON (1977) chez le Busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*) chez qui le phénomène ne semble pas rare : «It has been known for a long time that some hen harriers breed in their first year». D'autres observations sont rapportées dans l'ouvrage de NEWTON (1979) à propos du Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), du Faucon émerillon (*Falco columbarius*), du Faucon hobereau (*Falco subbuteo*), de l'Autour (*Accipiter gentilis*), de l'Epervier (*Accipiter nisus*) et du Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*), pour ne citer que des espèces rencontrées en Europe.

Pour les Rapaces de grande taille, dont la livrée adulte n'est revêtue qu'après plusieurs mues, la littérature fournit là aussi des exemples de reproduction réussie en plumage intermédiaire. VALVERDE (1960) cite le cas d'Aigles impériaux (*Aquila heliaca*) tentant de se reproduire (ponte et couvain) en livrée de transition de 3^e année – plumage adulte à 5 ou 6 ans (VALVERDE 1960) —. L'auteur ne précise pas si les œufs étaient féconds ou non. BROWN (1976) en parlant de la même espèce, signale qu'une femelle de 3 ans s'est reproduite avec succès. BROWN ne précisant pas la source de son information, il n'est pas possible de savoir s'il s'agit de la même observation que celle rapportée par VALVERDE en 1960. HIRALDO *et al* (1979) écrivent à propos du Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) : «En ocasiones se ha visto reproducirse a Quebrantahuesos con librea de transición a adulto, como es conocido de otras aves».

En ce qui concerne l'Aigle royal, si de nombreux auteurs dont GORDON (1980), BROWN (1969), SANDEMAN (1957) et WATSON (1957) ont signalé des couples formés par des individus en livrées intermédiaires, avec construction de nid et ponte, tous remarquent que la reproduction échoue avant l'éclosion.

La première note concernant la reproduction réussie d'un Aigle royal en plumage sub-adulte, date de 1976 (BATES). Il s'agissait d'un mâle sub-adulte accouplé avec une femelle adulte. GORDON, consulté par BATES à propos de cette observation, confirmait sa méconnaissance du phénomène. TERESA (1980) et HALLER (1982) rap-

portent des cas semblables de couples mixtes féconds — avec un mâle sub-adulte pour TERESA et une femelle sub-adulte (immature ?) pour HALLER ; les partenaires étant des adultes dans les deux cas —. Une note récente (1983) du North-East Scotland Raptor Study-Groupe, parue dans *Scottish birds* est intéressante : « In two breeding pairs, the female, with white wing patches and a conspicuous white base to the tail, would have been classified as « immature » if seen away from the nest. In both cases fertile eggs were laid, and one of the pairs raised two young. In at least, three other breeding pairs, one of the birds had a prominent white base to the tail, although no white patches on the wings ». Ici encore, on regrette l'emploi du terme « immature », sans autre précision ; s'agit-il d'un individu en plumage immature type ou d'une livrée non-adulte (cf. § 1) ?

IV — CONCLUSIONS

De nombreuses incertitudes continueront encore à planer sur les relations entre l'âge, le plumage, le comportement et la maturité sexuelle chez l'Aigle royal. Pour résumer cette mise au point, il est commode de proposer deux rubriques :

— *Ce qui est certain :*

- Un individu en livrée juvénile (mâle ou femelle) est capable de s'accoupler — acte sexuel — avec un partenaire en livrée adulte (observation n° 1 et 2, § III-1).
- Un individu en livrée sub-adulte ou immature est apte à se reproduire avec succès (un mâle ou une femelle sub-adulte avec un adulte, et un mâle immature avec une femelle adulte).
- Il n'existe aucune observation publiée de reproduction de la part d'un couple formé par *deux* individus en plumage non adulte.
- La majorité des individus reproducteurs présentent une livrée adulte.

— *Ce qui est possible, voire probable :*

Des études spécifiques complémentaires, avec marquage des poussins — à l'aide d'un brassard alaire, par exemple —, font encore défaut pour affirmer de façon définitive les propositions suivantes :

- Un individu de 10 mois (1er hiver) peut s'accoupler — acte sexuel — avec un partenaire en livrée adulte.
- Un individu de 3e hiver, voire 2e hiver, peut se reproduire avec succès — le partenaire ayant plus de 44 mois (4e hiver) —.
- Un individu en plumage juvénile ne peut être qu'un oiseau de moins de 16 mois. En ce qui concerne les autres livrées, l'estimation de l'âge pourrait se faire en tenant compte d'un risque d'erreur d'une année : la livrée immature appartient à l'individu âgé de 16 à 28 mois — éventuellement 28-40 — ; la livrée sub-adulte est portée par un oiseau âgé de 28-40 mois avec un risque d'erreur de plus ou moins un an ; enfin, la livrée adulte classiquement revêtue après la 3e mue (40 mois), pourrait appartenir à un individu de 28-40 mois. Si l'existence d'anomalies dans l'évolution des différentes livrées semble très probable, il n'est pas possible, actuellement, d'en préciser la fréquence.

Au terme de ce travail, je formulerai une série d'hypothèses que je soumets à la réflexion du lecteur. Ces hypothèses permettraient d'expliquer les nombreuses observations qui font exception aux deux règles : maturité sexuelle égale livrée adulte et, chez l'Aigle royal, maturité sexuelle égale individu âgé de plus de 44 mois (4e hiver).

Les sites anatomiques centraux et périphériques, support de l'activité hormonale permettant le déclenchement des mécanismes de la reproduction, leur entretien et finalement la réussite de l'acte reproducteur, seraient aptes à fonctionner à la fin de la croissance staturo-pondérale, soit peu de temps après l'envol. A la fin de cette croissance, le fonctionnement de tous ces éléments anatomiques — axe hypothalamo-hypophysaire et gonades en particulier — seraient uniquement sous la dépendance de facteurs externes physiques et psycho-sociologiques, stimulant ou freinant les sécrétions hormonales. Les trois facteurs (milieu interne, environnement et comportement) sont interdépendants (fig. 7).

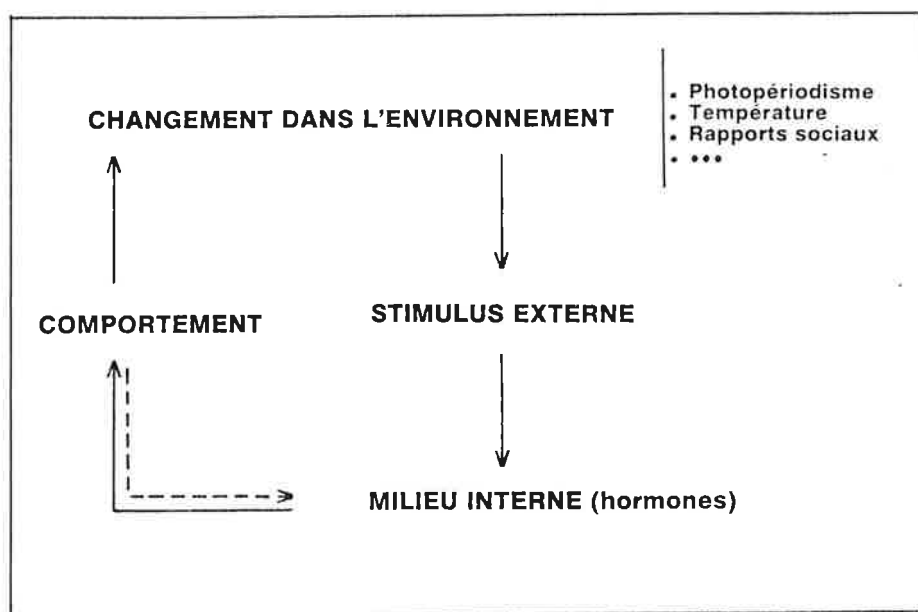


Figure 7 : Interdépendance des 3 facteurs : milieu interne, environnement et comportement.

Les livrées non adultes, s'écartant plus ou moins des livrées adultes en fonction des mues successives, agiraient comme des signaux optiques dans le cadre des relations intraspécifiques — comportements agonistiques et reproducteurs —. L'adulte A présentera une réaction agressive à la vue d'un individu B de la même espèce en livrée non adulte. Cette réaction sera d'autant plus agressive que A est déjà apparié, que A et B sont du même sexe et que la livrée de B diffère de la livrée adulte. On peut interpréter ce dernier phénomène comme un comportement à caractère sélectif, permettant de reculer l'âge de la reproduction et favorisant ainsi les individus plus âgés, donc plus expérimentés et surtout mieux sélectionnés.

La livrée adulte ne serait pas, comme on est tenté de le croire, un caractère sexuel secondaire signalant que l'individu est apte à se reproduire au même titre que la pilosité du pubis ou du creux de l'aisselle chez l'homme. Le plumage adulte optimiserait simplement chez un individu ses chances de participer à la reproduction de l'espèce.

Il existe des situations qui favorisent, ou au contraire limitent l'application de la fonction sélective probablement exercée par les livrées non adultes :

- lorsque, dans une population, la densité d'individus adultes libres diminue, les individus libres en livrée non adulte voient augmenter leurs chances d'entrer en possession d'un territoire vacant ou de s'apparier avec un autre adulte territorial. Dans ce cas, le facteur limitant étant le nombre de reproducteurs, un individu, même inexpérimenté participant à la reproduction, est stratégiquement plus intéressant pour la survie de l'espèce, que le maintien d'adultes territoriaux non appariés, ou la vacance d'un territoire.

- lorsque, à l'intérieur d'un trio familial (mâle + femelle + juvénile), un adulte disparaît, il peut arriver, si le sexe correspond, que l'autre adulte conserve le juvénile pour reformer un couple. Cette situation exceptionnelle favorisait l'intégration d'un juvénile dans un couple territorial ; c'est l'hypothèse que je formule pour expliquer l'observation n° 2. Dans ce cas, le temps nécessaire à l'efficacité des stimuli externes sur les sites centraux et la sécrétion hormonale, et surtout le temps requis pour une adaptation pertinente des comportements sexuels (parades, recharge de l'aire, copulation...) rend très improbable la réussite de l'acte reproducteur « la première fois » — lors de la première saison de reproduction —. Sans compter que le juvénile (mâle ou femelle), par définition peu expérimenté en matière de techniques de chasse, et découvrant son domaine vital, ne sera pas la première année dans des conditions physiologiques optimales pour se reproduire : « In the wild, food also influences gonad development and laying date. Breeding females need extra food not only to form eggs, but also to lay down reserves of body fat and protein ; females which do not accumulate such reserves do not lay » (NEWTON, 1979).

En conclusion, dans un environnement physique adapté, un Rapace pourrait se reproduire avec succès quel que soit son âge, pourvu que trois facteurs soient réunis : *un partenaire stimulant, un apport alimentaire suffisant et de l'expérience*. Chez l'Aigle royal, seules des circonstances exceptionnelles permettent à un individu de rassembler ces trois conditions avant l'âge de deux ans ; l'observation n° 2 pourrait bien être une de ces exceptions.

V — RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUSTRUY (J.C.), CUGNASSE (J.M.) 1981 — L'Aigle royal dans le Massif Central — *Nos Oiseaux*, 36 (4), 133-142.
- BATES (G.G.) 1976 — Breeding of sub-adult Golden Eagle — *Bird study*, 23, 284.
- BROWN (L.H.) 1969 — Status and breeding success of Golden Eagles in north-west Sutherland in 1967 — *Brit. Birds*, 62 (9), 345-363.
- BROWN (L.) 1976 — *Eagles of the world*. David et Charles, London, 224 p.
- CLOUET (M.) 1981 — L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) dans les Pyrénées françaises. Résultats de 5 ans d'observations — *L'Oiseau et R.F.O.*, 51 (2), 89-100.
- CRAMP (S.), SIMMONS (K.E.L.) 1979 — *The birds of the western Palearctic* — 2, Oxford Univ. Press, Oxford, 695 p.
- CUGNASSE (J.M.) 1980 — Adoption d'une aire artificielle par un couple de Faucons pèlerins (*Falco peregrinus*) et note sur la maturité sexuelle de la femelle — *Nos Oiseaux*, 35, 238-242.
- DUNCAN (N.), MONAGHAN (P.) 1979 — Plumage variation of know-age Herring gulls — *Brit. Birds*, 72, 100-103.
- FASCE (P.) 1979 — Censimento e dati sulla riproduzione d'ell Aquila reale (*Aquila chrysaetos*) nelle Alpi occidentali italiane e nell'Appennino settentrionale — *Riv. ital. Ornitologia*, 2, 34-39.

- FASCE (P.), FASCE (L.) 1984 — *L'Aquila reale in Italia : ecologia e conservazione* — Lega Italiana Protezione uccelli, Parma, 66 p.
- GLUTZ von BLOTZHEIM (U.N.), BAUER (K.M.), BEZZEL (E.) 1971 — *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* — 4, Frankfurt am Main, Akademische Verlags Gesellschaft, 943 p.
- GORDON (S.) 1980 — *The Golden Eagle, king of birds* — Melven Press, Perth, 246 p.
- GUYOMARCH (J.C.) 1980 — *Ethologie* — Masson, Paris, 180 p.
- HALLER (H.) 1982 — Raumorganisation und Dynamik einer Population des Steinadlers (*Aquila chrysaetos*) in den Zentralalpen — *Der Ornithologische Beobachter*, 79, 163-211.
- HARRIS (M.P.) 1970 — Rates and causes of increases of some British Gull populations — *Bird Study*, 17, 325-335.
- HAVERSCHMIDT (F.) 1931 — On the breeding of the Black headed Gull (*Larus r. ridibundus L.*) in first summer plumage — *Ardea*, 20 (3), 147-150.
- HIRALDO (F.), DELIBES (M.), CALDERON (J.) 1979 — *El Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus L.)* — Ministerio de agricultura, Madrid, 183 p.
- JOLLIE (M.) 1947 — Plumage changes in Golden Eagle. *Auk*, 64, 549-576.
- NEWTON (I.) 1979 — *Population Ecology of Raptors* — T. et A.D. Poyser, Berkhamsted, 399 p.
- North-East Scotland Raptor Study Group, 1983 — Work on Golden Eagle and Peregrine in northeast Scotland in 1982 — *Scottish birds*, 12 (5), 159-162.
- SANDEMAN (P.W.) 1957 — The breeding success of Golden Eagle in the southern Grampians — *Scot. Nat.*, 69, 148-152.
- TERESA (S.) 1980 — Golden Eagle successfully breeding in sub-adult plumage — *Raptor Research*, 14 (3), 86-87.
- VALVERDE (J.A.) 1960 — La population d'Aigles impériaux (*Aquila heliaca adalberti*) des marismas du Guadalquivir ; son évolution depuis un siècle — *Alauda*, 28, 20-26.
- WATSON (A.) 1957 — The breeding success of Golden Eagle in the northeast Highlands — *Scot. Nat.*, 69, 153-169.

REMERCIEMENTS

Armand FAYARD, Conservateur, a mis à ma disposition la collection d'Aigles royaux naturalisés du Museum d'Histoire Naturelle de Grenoble, et Jean-Dominique LEBRETON (Labo-Biométrie, Univ. Lyon 1) m'a fourni les références bibliographiques concernant les Laridés, accompagnées de ses propres réflexions. Je tiens ici à les remercier, ainsi que les nombreux amis ornithologues avec lesquels j'ai pu utilement échanger des idées sur le sujet.