

LE COMPORTEMENT DE COLORATION DU PLUMAGE CHEZ LE GYPÀÈTE BARBU *Gypaetus barbatus*: ÉTUDE EN NATURE DANS LES PYRÉNÉES OCCIDENTALES

Stéphane DUCHATEAU⁽¹⁾ et Ramuntcho TELLECHEA⁽²⁾

Plumage colouring behaviour in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: A field study in the Western Pyrenees. The Bearded Vulture is one of the few species known to colour its plumage by using cosmetics, namely iron oxides that the bird deliberately spreads onto its feathers by taking baths of ferruginous mud. The ultimate signification of this behaviour is not yet elucidated. We studied plumage colouring in the species by setting up camera traps on a ferruginous spring located in the Western Pyrenees (Barétous valley, Pyrénées-Atlantiques, France). During the 1483 days of continuous monitoring (August 2014 - September 2018), bearded vultures visited the place for 112 days, totalizing 120 events or 155 individual visits. Pairs or trios accounted for 27.5% of the events. A single bird stayed on average 13.8 min. at the place, a value reaching 21.6 min. when the two members of a pair were simultaneously present and up to 61.53 min. in the case of the presence of 3 individuals (polyandrous trio). Bearded vultures' behaviour at the ferruginous spring can be summarized in an alternation of sequences of vigilant observation (on average 43.5% of the time on site), colouring (27%) and moving on foot (25%), marginally completed by "comfort" activities (the bird scratches himself, check for ticks or preens its feathers: less than 5%). During the proper colouring activity (dissociated on average in 8.3 sequences per visit at the place), the vultures actively rub their belly, chest and/or throat on the ferruginous mud, in order to impregnate their feathers. Secondary behaviours (the bird "tests" the mud with the beak, removes materials from the bathing place, calls, "yawns") also occur. When bearded vultures came in pairs, we noticed a strong promiscuity between the partners and frequent mutual preening. By contrast, the only encounter between two individuals of distinct pairs resulted in a violent fight. Bearded vultures mainly used the colouring site in the middle of the day (75% of the events between 11h00 and 14h00 U.T.) and in good weather. The

temperature at the time of their arrivals ranged from -15 to +31°C, the birds not being reluctant to bathe by negative temperatures. A total of 10 individuals (identified by their plumage and morphological characteristics), all adult birds (≥ 6 years), visited the place, including 3 breeding units (pairs or trios) nesting at distances of respectively 7, 11 and 15km from it. The "regular" ones coloured themselves on average 6.7 times per individual and year (range 2-12). The individual who usually exhibited the most pronounced coloration, did not frequent more often the place, nor stayed longer or devoted more time to colour its plumage, than the palest bird. We noted a peak of visits to the ferruginous spring from August to November, followed by a strong decline during the winter months. A secondary peak occurred in March, and then the visits were less common from April to July. There was no relationship between the monthly number of bearded vultures' visits and (i) the number of rainy days (rainfall amount > 5 mm), (ii) the amount of insolation duration, and (iii) the wintry snow cover, indicating that these seasonal variations were not influenced by the weather. The autumnal peak coincided both with the pre-laying period (during which the birds begin to re-build their nests) and, at least in some individuals, the moulting of body feathers. The secondary peak in March, as well as the visits from February to July, mainly involved non-breeding individuals and those whose breeding attempts had failed. For these latter birds, the maximum of visits occurred during the first 20 days following the failure date. Individuals not involved in reproduction tasks (either because of the absence of laying or the failure of the breeding attempt) coloured their plumage 2 times more often than those concerned by the incubation or the brooding of a chick ($p < 0.025$). These results suggest that sexual hormones may play a role in the colouring behaviour, favouring it during pre-laying period and (as a substitution behaviour) after a breeding failure.



Mots-clés : *Gypaetus barbatus*, Plumage, Coloration.

Keywords: *Gypaetus barbatus*, Plumage, Colouring.

⁽¹⁾10 Boulevard François Mitterrand, F-64400 Oloron-Sainte-Marie (st.duchateau@orange.fr).

⁽²⁾ Office National des Forêts, Bourg, F-64570 Lanne-en-Barétous (ramuntcho.tellechea@onf.fr).

INTRODUCTION

Le Gypaète barbu *Gypaetus barbatus* est un rapace nécrophage dont l'aire de répartition englobe certains massifs montagneux du Paléarctique (depuis le bassin méditerranéen jusqu'au nord-est de la Chine), de la péninsule arabique et de l'Afrique orientale et du Sud (DEL HOYO, ELLIOTT & SARTAGAL, 1994). À l'âge adulte, les gypaètes présentent généralement une coloration orangée plus ou moins vive sur la tête et le corps, à l'exception des ailes et du dos de couleur noire. Il est désormais établi que cette coloration provient de la présence de particules d'oxyde de fer adhérant aux plumes naturellement blanches de l'oiseau (BERTHOLD, 1967; BROWN & BRUTON, 1991), et que celui-ci en enduit son plumage de manière délibérée, notamment en se baignant dans certaines sources formant des dépôts de boue ferrugineuse (FREY & ROTH-CALLIES, 1994). L'usage de cosmétiques naturels est rare chez les oiseaux, à peine 30 espèces étant concernées dans l'état actuel des connaissances, dont seulement 4 utilisant l'oxyde de fer (DELHEY, PETERS & KEMPENAERS, 2007). Les hypothèses jusqu'ici proposées pour expliquer ce comportement chez le Gypaète barbu sont la dissimulation, la protection des plumes contre l'abrasion ou les ectoparasites (BROWN & BRUTON, *op. cit.*), la médication (ARLETTAZ *et al.*, 2002; TRIBUTSCH, 2016) et le signal visuel à destination des congénères (NEGRO *et al.*, 1999; NEGRO *et al.*, 2002).

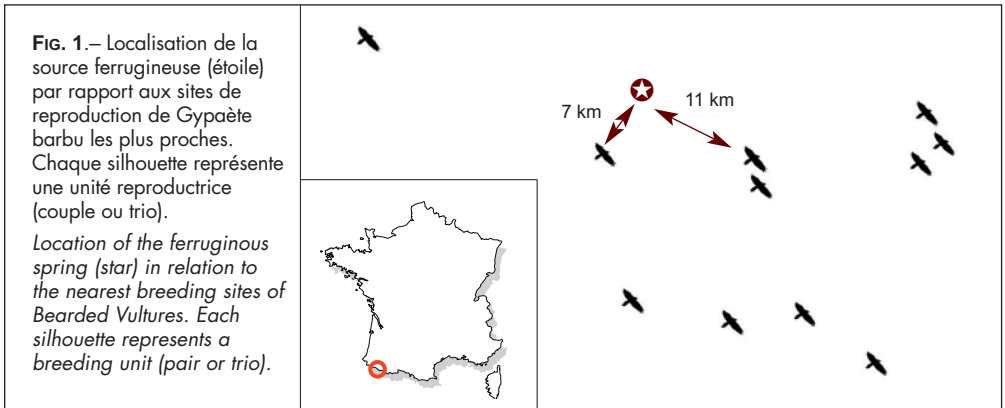
Dans les Pyrénées, les premières observations de gypaètes se colorant le plumage ont été effectuées en 1993 (C. HABAS, comm. pers.) et 1995 (CAUSSIMONT, HUNOT & MARIETTE, 1995), puis se sont multipliées grâce au développement d'un réseau d'observateurs avertis (MARGALIDA & PELAYO, 1999; BARGAIN, 2001; REBOURS, 2004; données inédites). Ces mentions ponctuelles n'ont toutefois apporté que peu

d'informations nouvelles, ce comportement restant globalement méconnu. Le 3 octobre 2011, l'un de nous (RT) découvrait une source ferrugineuse utilisée comme site de coloration par des gypaètes. Des visites ultérieures permirent (grâce à la présence de plumes ou de traces de piétinement) d'attester d'une fréquentation régulière par les oiseaux. Nous avons donc équipé ce site d'appareils photo/vidéographiques à déclenchement automatique, afin d'étudier pour la première fois en nature le comportement de coloration des gypaètes: description de leur activité sur le site, durée, fréquence et saisonnalité des visites, influence des conditions météorologiques, relation avec le stade de la reproduction, interactions entre individus. Cet article synthétise les données obtenues au cours du suivi continu de 4 cycles annuels (août 2014 - septembre 2018).

SITE D'ÉTUDE

Le site est situé sur le versant nord des Pyrénées occidentales, en vallée de Barétous (Pyrénées-Atlantiques, France). Le climat est de type atlantique montagnard, caractérisé par des précipitations abondantes atteignant un cumul annuel voisin de 1800 mm (KESSLER & CHAMBRAUD, 1990). Le massif concerné, formant barrière aux perturbations arrivant de l'Ouest et du Nord, est particulièrement arrosé et sujet à des brouillards très fréquents, avec toutefois de fortes variations interannuelles. La durée annuelle moyenne d'enneigement (≥ 1 cm) est de 89 jours sur la proche station d'Iraty à 1327 m d'altitude (données MÉTÉO FRANCE, période 2010-2018). Ce massif est situé en périphérie de l'aire de reproduction pyrénéenne du Gypaète barbu, dont les unités reproductrices (couples ou trios) les plus proches nidifient en moyenne à 23,8 km de distance du site (extrêmes 7-33 km, $n = 11$) (FIG. 1).





À une altitude de 1 100 m, en exposition Nord et en lisière de forêt (hêtraie-sapinière à *Fagus sylvatica* et *Abies alba*), une source de faible débit forme un dépôt de boue ferrugineuse de dimensions modestes (130 × 20 cm environ). La végétation de cette petite zone humide est constituée de joncs *Juncus* sp., graminées et herbacées diverses. En dehors de la pratique de la chasse à la Bécasse des bois *Scolopax rusticola* et de la cueillette des champignons, ce site de coloration des gypaètes est peu fréquenté par l'Homme. Un troupeau de vaches y fait quelques incursions en période estivale.

MÉTHODES

Piégeage photographique

Nous avons installé le 24 août 2014 un appareil photo/vidéographique à déclenchement automatique (UWAY VH400 HD) sur la source ferrugineuse utilisée par les gypaètes. Un deuxième modèle (BUSHNELL Natureview CamHDmax) est venu compléter le dispositif à partir du 8 avril 2015; les deux pièges photo ont ensuite fonctionné en continu jusqu'au 14 septembre 2018. L'utilisation simultanée de deux appareils, avec des angles de prises de vues différents, avait pour objectif de remédier à d'éventuelles défaillances techniques de l'un d'eux et d'obtenir des images complémentaires, notamment pour l'identification individuelle des gypaètes. Le passage d'un animal, détecté par l'association mouvement/chaueur, déclenche les prises de vues. Les appareils ont été le plus

souvent programmés en mode « vidéo », permettant des séquences d'une durée maximale de 30 et 60 secondes respectivement. La date et l'heure de la prise de vue sont indiquées sur chaque image, ainsi que la température ambiante (cette dernière mesure, non standardisée, étant probablement entachée d'une imprécision pouvant atteindre plusieurs degrés).

Le relevé des pièges (pour changement des cartes-mémoire et vérification des piles) a été effectué toutes les 3 à 6 semaines environ, en dehors des heures de fréquentation du site par les gypaètes; aucune rencontre avec ceux-ci n'est intervenue lors de nos 39 relevés. L'ensemble des informations obtenues grâce à l'analyse des images ont été archivées dans un fichier MICROSOFT Excel. Par événement ou visite, nous entendons la venue d'un ou plusieurs gypaètes sur le site de coloration à un instant « t », par visite journalière la venue d'un individu donné un jour donné (quand un même individu effectuait plusieurs visites consécutives au cours d'une même journée, une seule visite journalière était donc comptabilisée).

Étude comportementale

Le visionnage de l'ensemble des vidéos exploitables a permis de classer les différents comportements des gypaètes lors de leur présence sur la source ferrugineuse, puis de quantifier la durée de certains à l'aide d'un chronomètre. Nous avons défini 4 catégories comportementales: l'observation (l'oiseau observe attentivement les environs), la coloration

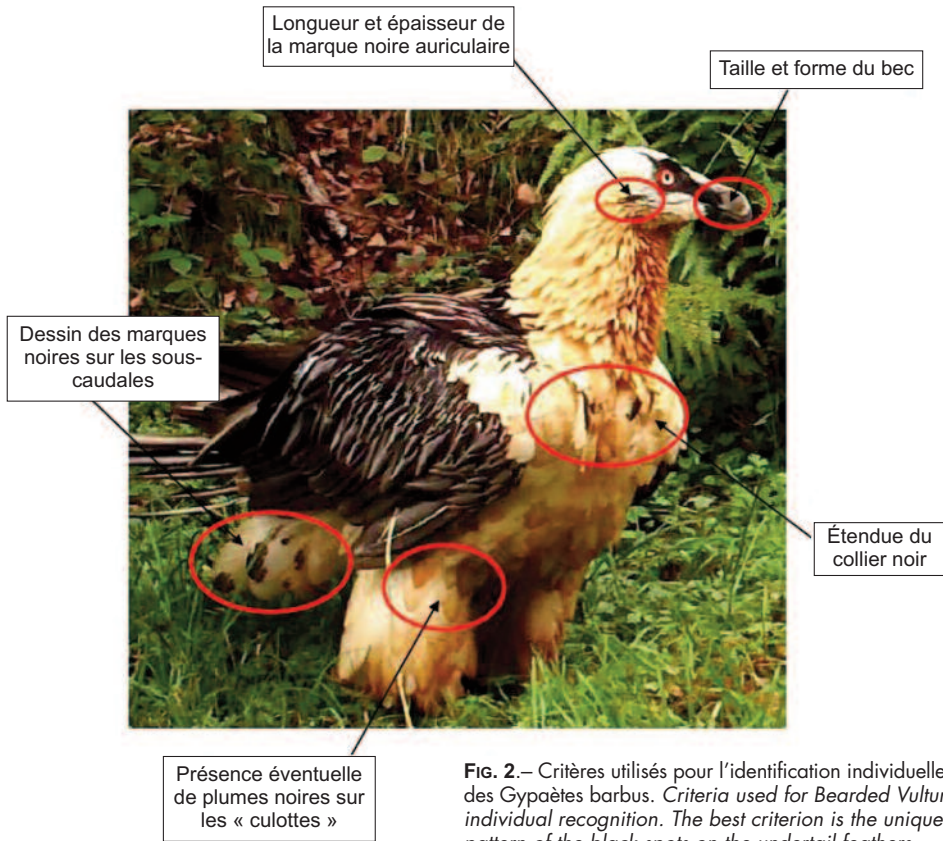


FIG. 2.— Critères utilisés pour l'identification individuelle des Gypaètes barbus. *Criteria used for Bearded Vultures' individual recognition. The best criterion is the unique pattern of the black spots on the undertail feathers.*

(couché dans la boue ferrugineuse, il se colore plus ou moins activement le plumage), le *déplacement* (il se déplace en piétant, ou piétine la boue avant de s'y coucher) et les activités de « confort » (l'oiseau se gratte de la patte ou du bec, s'épouille ou se lisse les plumes).

Identification individuelle

Les gypaètes ont été identifiés individuellement grâce à une combinaison de critères (FIG. 2), parmi lesquels le plus évident est le dessin des marques noires sur les sous-caudales, propre à chaque individu et ne variant pas après la mue (obs. pers.). Le sexe des individus a été établi par les différences de taille (souvent visibles lorsque deux oiseaux sont posés côte à côte, la femelle étant considérée comme étant la plus grande - LOPEZ-LOPEZ, GIL & ALCANTARA, 2011)

et par l'observation d'accouplements pour un des couples concernés. Le sexage génétique à partir de plumes récoltées sur le site (perdus « en direct » sur les images par certains individus), a malheureusement échoué.

Comparaison de la fréquence des visites avec le stade de la reproduction

Des séances d'observation associées à des identifications sur photographies, nous ont permis de déterminer le site de reproduction de certains des gypaètes identifiés sur la source ferrugineuse. Les informations relatives à la reproduction des trois unités reproductrices (couples ou trios) concernées (M. RAZIN, R. GREGOIRE, J. BAUWIN, J. DEMOULIN & I. REBOURS, comm. pers.; obs. pers.) ont donc également été utilisées afin d'effectuer d'utiles comparaisons. La fréquence

des visites sur le site de coloration a été calculée pour chacun des stades de la reproduction suivants : *pré-ponte* (signifiant ici la période comprise entre la première recharge d'un nid et la ponte), *incubation* (de la date de ponte jusqu'à l'éclosion ou l'abandon), *élevage* (de l'éclosion jusqu'à l'envol du jeune ou sa mort au nid), *post-échec* (de la date d'échec estimée à celle de l'envol théorique du jeune), *absence de ponte* (par convention, période du 25 janvier au 20 juillet). La période de la pré-ponte est évaluée à 111 jours, la durée d'incubation à 54 jours et celle du séjour du jeune au nid à 123 jours (MARGALIDA & BERTRAN, 2000a; MARGALIDA *et al.*, 2003).

Analyses statistiques

Des analyses statistiques ont été appliquées à certains résultats : tests non paramétriques de rang de WILCOXON et de KRUSKAL-WALLIS pour la comparaison de moyennes (utilisés ici en raison de petits échantillons) et de variables suivant une loi non normale), coefficient de corrélation de PEARSON mesurant la liaison entre deux variables (SCHERRER, 2007). Les calculs ont été effectués à l'aide du logiciel R (www.cran.r-project.org).

RÉSULTATS

Résultats généraux

Durant les 1483 jours de suivi (août 2014 - septembre 2018), des gypaètes ont fréquenté la source ferrugineuse au cours de 112 journées, pour 120 événements totalisant 28,7 heures de présence sur le site. L'identification des oiseaux a permis de retenir un total de 155 visites journalières concernant 10 individus. Un même individu a parfois effectué 2 visites consécutives ($n = 8$), voire 3 visites ($n = 1$) au cours d'une même journée. Tous les individus présentaient un plumage adulte (≥ 6 ans), à l'exception de l'un d'eux peut-être encore en plumage d'adulte imparfait (5 ans) en 2017. Dans 12 cas (7,7 % des visites journalières), l'oiseau a rapidement quitté les lieux sans se colorer le plumage.

Deux gypaètes ont été présents simultanément sur le site lors de 31 événements, correspondant à 30 visites en couples et une interaction agressive entre deux adultes non appariés (cf. plus loin). La présence simultanée de trois individus concerne

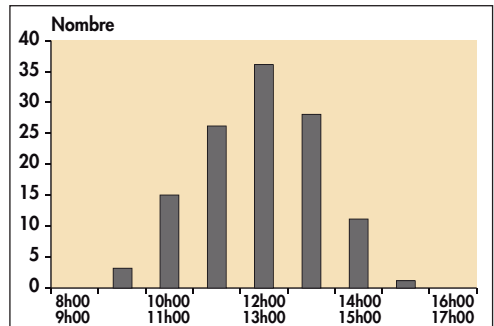


FIG. 3. – Horaires d'arrivée des Gypaètes barbuis sur la source ferrugineuse (nombre de données, en Temps Universel; $n = 120$).

Bearded vultures' arrival times to the ferruginous spring.

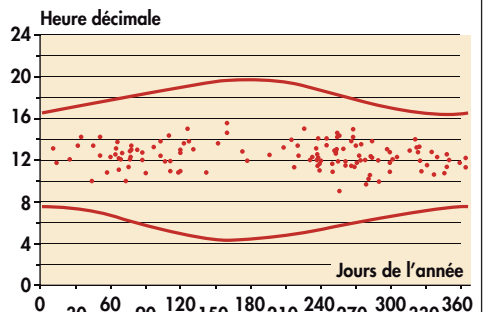


FIG. 4. – Fréquentation de la source ferrugineuse par les Gypaètes barbuis : données horaires en fonction du cycle saisonnier (en Temps Universel). Chaque point représente une visite ($n = 120$); les courbes indiquent les heures de lever et de coucher du soleil; 0 = 1^{er} janvier.

Hourly data about bearded vulture's visits to the ferruginous spring, according to the seasonal cycle. Every point represents a visit; curves indicate the hours of rise and sunset; 0 = January 1st.

deux événements, suite à la formation d'un trio polyandre par intégration d'un mâle surnuméraire au sein d'un couple. Ces visites en couple ou trio ont représenté 27,5 % des événements.

Les gypaètes sont venus colorer leur plumage le plus souvent en milieu de journée, avec 75 % des contacts dans l'intervalle 11 h 00-14 h 00 T.U. (FIG. 3). L'amplitude horaire des visites (extrêmes: 9 h 03 et 15 h 32 T.U.) n'a guère été plus importante en période estivale (FIG. 4).

Aucune interaction entre un gypaète et une autre espèce sauvage n'a été relevée, bien que divers Mammifères (Renard roux *Vulpes vulpes*, Martre des pins *Martes martes*, Putois d'Europe *Mustela putorius*, Chat forestier *Felis silvestris*, Chevreuil *Capreolus capreolus*, Sanglier *Sus scrofa*) et Oiseaux (Grand Tétrás *Tetrao urogallus*, Pigeon ramier *Columba palumbus*, Geai des chênes *Garrulus glandarius*, passereaux divers) aient fréquenté la source ferrugineuse.

Description du comportement de coloration

Un gypaète seul est resté posé en moyenne $13,8 \pm 1$ minute sur le site (extrêmes 2,8 et 37,9 min.; $n = 68$ excluant quelques cas où l'oiseau ne s'est pas coloré). Lorsque deux individus d'un même couple étaient présents simultanément, cette durée (du posé du premier oiseau au départ du dernier) fut en moyenne de $21,6 \pm 1,8$ min. (extrêmes 6,40 et 38,3; $n = 29$). Le maximum fut de 61,5 min. lors de la présence simultanée de 3 individus.

Le comportement des gypaètes sur le site peut se résumer en une alternance de séquences d'observation vigilante, de coloration et de déplacement, ponctuellement complétées par des activités de « confort » (lissage des plumes, épouillage, grattage). On remarque la prépondérance du temps d'observation (43,5 %); les activités de coloration proprement dite (27 %) et de déplacement (25 %) arrivent ensuite à quasi-égalité, tandis que les séquences de « confort » représentent moins de 5 % du temps passé (FIG. 5).

Notons que si les individus les plus réguliers sur le site ne faisaient preuve tout au plus que d'une curiosité passagère à l'égard du matériel photographique, en de rares occasions certains gypaètes ont semblé manifester de l'inquiétude (l'oiseau immobile fixant longuement l'appareil du regard) et dans 5 cas (3,2 % des visites journalières enregistrées), la vue du matériel semble avoir provoqué le départ de l'oiseau.

Le déroulement des séquences de coloration proprement dites (en moyenne un nombre de $8,3 \pm 0,6$ par individu et par visite; extrêmes 1-22) est le suivant. Assis sur les tarses et penché en avant, le cou allongé au maximum, l'oiseau s'imprègne de boue la gorge et la poitrine

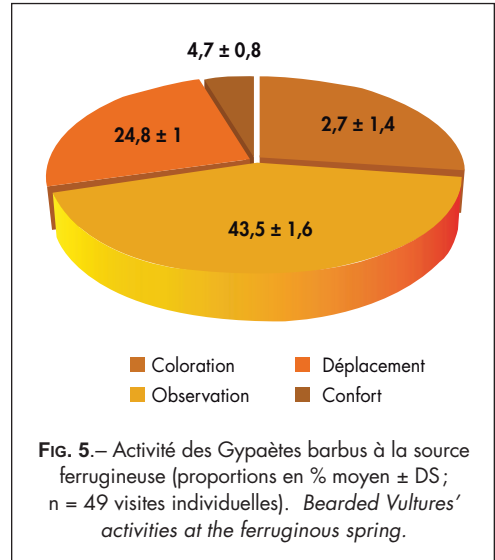


FIG. 5.— Activité des Gypaètes barbus à la source ferrugineuse (proportions en % moyen \pm DS; $n = 49$ visites individuelles). *Bearded Vultures' activities at the ferruginous spring.*

en effectuant de brusques mouvements de va-et-vient (FIG. 6), les éclaboussures étant parfaitement audibles au moment du contact avec le sol. Le ventre est habituellement coloré grâce à des mouvements frénétiques d'avant en arrière, avec la poitrine redressée et les ailes tenues légèrement relevées au-dessus du dos (FIG. 7). Chaque individu a toutefois sa propre « technique », certains effectuant plutôt dans ce dernier cas des contorsions latérales sans relever les ailes. On notera que les plumes sont écartées du corps pour favoriser la pénétration de la boue.

Parmi les comportements « annexes » (TAB. I), on observe fréquemment les gypaètes plonger brièvement l'extrémité du bec dans la boue, comme pour en évaluer la texture préalablement à la séance de coloration. Il est fréquent aussi que les oiseaux retirent à l'aide du bec divers matériaux (feuilles mortes, branches, brindilles) venant obstruer la cuvette du bain, ou qu'ils cherchent à élargir celle-ci en arrachant de l'herbe et de la terre. Il n'est donc pas exagéré de dire que les gypaètes entretiennent leur site de coloration! De petits cris discrets, brefs et aigus, sont parfois audibles durant l'acte de coloration, en l'absence de congénère (traduisent-ils un état d'excitation particulier de l'oiseau?). Le « bâillement » bec grand ouvert n'a été noté qu'en une seule occasion.

FIG. 6.— Le gypaète s'imprègne la poitrine et la gorge de boue ferrugineuse (GOPA / S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

The Bearded Vulture is soaking its breast and its throat with ferruginous mud.



FIG. 7.— Le gypaète se colore les parties ventrales. Noter les ailes relevées au-dessus du dos et le plumage ébouriffé (GOPA / S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

The Bearded Vulture is colouring its ventral parts. Note the wings raised above the back and the ruffled plumage.



FIG. 8.— Le plumage du gypaète peut être fortement imprégné de boue à l'issue de la séance de coloration (GOPA / S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

The Bearded Vulture's plumage can be strongly soaked with mud at the end of the colouring session.



Le degré d'imprégnation des plumes à l'issue de la séance de coloration est très variable ; le résultat peut être spectaculaire (FIG. 8). Le transfert de la boue sur les parties du corps non colorées lors du bain (épaules, aisselles, nuque),

suivi du lissage des plumes imprégnées, ne s'effectue pas sur place, les gypaètes quittant les lieux dès la fin de l'activité de coloration.

Notons que les séquences vidéo n'ont couvert en moyenne que 41 % du temps minimal de présence des oiseaux sur le site (défini par le premier et dernier horaire de détection), ce qui engendre probablement des biais (notamment, l'occurrence de certains comportements rares tels que le « bâillement » a pu être sous-estimé).

TABLEAU I. – Fréquence de certains comportements chez les Gypaètes barbus *Gypaetus barbatus* à la source ferrugineuse (n = 49 visites individuelles).
Frequency of some Bearded Vulture behaviours at the ferruginous spring.

	« Teste » la boue	Enlève des matériaux	Crie	Bâille
N	25	18	8	1
Fréquence	51,02	36,73	16,32	2,04
± DS (%)	± 7,1	± 6,9	± 5,3	± 2,0

TABLEAU II. – Nombre de visites journalières à la source ferrugineuse pour chacun des 10 Gypaètes barbus identifiés durant notre étude (24 août 2014 - 14 septembre 2018). *Number of visits to the ferruginous spring for the 10 Bearded Vultures identified during the study.*

Individu	Sexe	N. visites journalières
(A)	♀?	22
(B)	♀	33
(C)	?	3
(D)	♂	22
(E)	♂?	26
(F)	♀	13
(G)	♂	9
(H)	♀	11
(I)	♂	6
(J)	♀?	4
Indéterminé	–	6
Total		155

Identification et comportements individuels des gypaètes

Grâce à une analyse poussée des séquences d'images, l'identification individuelle des oiseaux fut certaine dans 96 % des cas (149 sur 155). 10 individus ont visité le site, ci-après identifiés par une lettre (TAB. II, III) :

■ Les individus (A) et (E) forment un couple récemment constitué. En l'absence d'une différence de taille, la coloration très orangée et le profil du bec de (A) nous font penser qu'il s'agit d'une femelle, (E) correspondant mieux à un mâle. Ces oiseaux ont effectué leurs premières tentatives de reproduction en 2017 et 2018 dans une aire « empruntée » à un autre couple et située à 11 km au sud-est de la source ferrugineuse, sans toutefois parvenir à élever de jeune jusqu'à l'envol ;

■ Le couple constitué de la femelle (B) et du mâle (D) utilise un territoire connu depuis 1969 et tente de se reproduire chaque année à 7 km au

TABLEAU III. – Calendrier de présence des 10 Gypaètes barbus identifiés durant notre étude. Les tirets indiquent la présence de l'individu sur son territoire de reproduction, les « S » ses visites à la source ferrugineuse.
Calendar of presence for the 10 individuals identified during the study. Lines indicate the presence of an individual on its breeding territory; « S » figure the visits at the ferruginous spring.

Mois	2014				2015				2016				2017				2018												
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	
(A)	–	–	S	S	S	–	S	S	S	–	–	–	S	–	S	–	S	–	–	–	S	–	–	–	S	–	–	–	S
(B)	S	S	S	–	–	S	–	S	S	S	–	S	S	–	–	S	S	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
(C)								S	S																		S		
(D)	S	S	S	–	S	–	–	–	–	S	S	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	S	
(E)	–	S	S	S	S	–	–	–	–	S	S	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
(F)	S	S	S	S	S	–	S	S	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
(G)	S	S	–	–	–	–	S	–	–	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
(H)										S	S	–	S	S	–	–	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
(I)																					S	S	S	–	–	–	–	–	
(J)										S		S	S														S		



sud du site de coloration; le mâle (I) les a re-joints pour former un trio polyandre à l'automne 2017. La ponte est déposée précocement à la mi-décembre. Un seul juvénile a été élevé sur ce territoire au cours des 4 années d'étude;

■ La femelle (F), de grande taille, était appariée au mâle (G) avec qui elle se reproduisait à 15 km au sud-est de la source ferrugineuse. Elle n'a plus visité la source ferrugineuse après le 22 juin 2015, bien qu'elle ait encore été photographiée le 21 décembre 2015 sur son site de reproduction (C. SAINT-JEAN, comm. pers.). Entre le 6 et le 18 mars 2015, ce gypaète avait effectué plusieurs visites sur le site de coloration, au cours desquelles son aile droite était tenue abaissée (suite à un choc?); le 7 avril suivant, son port d'aile était redevenu normal;

■ Le mâle (G) était moins assidu que sa partenaire (F) sur le site de coloration; leur dernière visite en commun date du 22 juin 2015. Lors de sa visite suivante (18 mars 2016), il est accompagné du nouvel individu (H), indiquant un changement de partenaire. (H) est ensuite régulièrement observé au cours des années 2016 et 2017, tandis que (G), bien que toujours présent sur son site de reproduction (obs. pers.), ne fréquente plus la source ferrugineuse. Ce couple a élevé un jeune en 2018;

■ (C), de sexe indéterminé, n'a visité le site que brièvement à trois reprises, en 2015 et 2018. Il présente des plumes noires sur les « culottes » des deux pattes (FIG. 9), caractère de plumage pour lequel une telle étendue est rare chez les gypaètes pyrénéens (J.A. SESE, comm. pers.);

■ Enfin (J), femelle probable, est venu se colorer le plumage à 4 reprises en solitaire, entre mai 2016 et août 2018.



Fig. 9.– Ce gypaète adulte présente un plumage inhabituel, de par ses « culottes » partiellement constituées de plumes noires (GOPA / S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

This Bearded Vulture has an uncommon plumage, with black feathers on its tights.

Les gypaètes les plus réguliers ont été les individus (A), (B), (D), (E) et (I), formant les couples ou trios dont les sites de reproduction sont les plus proches de la source ferrugineuse. Le nombre annuel moyen de visites a été de $6,7 \pm 0,6$ pour ces cinq individus (extrêmes 2-12; TAB. IV). Nous n'avons pas effectué le même calcul pour les autres individus, ceux-ci n'ayant été que de passage occasionnel (C, J), ayant fréquenté le site sur des périodes trop courtes et/ou disposant de sites de coloration alternatifs (F, G, H).

On observe assez peu de différences entre individus dans le temps passé sur le site, seule la femelle (F) ayant effectué des visites en moyenne plus courtes que celles de ses congé-

TABLEAU IV.– Nombre de visites journalières à la source ferrugineuse par individu et par cycle annuel (période du 1^{er} septembre au 31 août).
Number of visits to the ferruginous spring per individual and annual cycle.

		N. visites 1 ^{er} septembre au 31 août					
Individu	Sexe	2014 2015	2015 2016	2016 2017	2017 2018	Moyenne	
(A)	♀?	7	8	5	2	5,50	
(B)	♀	7	12	6	7	8,00	
(D)	♂	6	8	2	5	5,25	
(E)	♂?	9	7	10	/	8,66	
(I)	♂	/	/	/	6	/	
Moyenne		7,25	8,75	5,75	5	6,68 ± 0,6	

TABLEAU V.— Durée de présence sur la source ferrugineuse (en minutes décimales) et proportion de l'activité de coloration (en % de l'activité des oiseaux durant les séquences filmées) pour 5 Gypaètes barbus.

Duration of stay and percentage of the colouring activity for 5 Bearded Vultures at the ferruginous spring.

	Individus					Tous individus
	(A)	(B)	(D)	(E)	(F)	
Temps passé sur le site (en min.; $\bar{x} \pm DS$ et <i>n</i> données)	14,82 $\pm 2,6$ (<i>n</i> = 12)	12,58 $\pm 3,2$ (<i>n</i> = 12)	16,94 $\pm 5,5$ (<i>n</i> = 6)	14,73 $\pm 1,7$ (<i>n</i> = 16)	8,01 $\pm 0,9$ (<i>n</i> = 6)	13,77 $\pm 1,0$ (<i>n</i> = 68)
Proportion de l'activité de coloration (en %.; $\bar{x} \pm DS$ et <i>n</i> données)	27,57 $\pm 2,4$ (<i>n</i> = 9)	25,79 $\pm 2,7$ (<i>n</i> = 8)	25,90 $\pm 2,9$ (<i>n</i> = 5)	26,23 $\pm 2,0$ (<i>n</i> = 9)	27,71 $\pm 5,3$ (<i>n</i> = 5)	26,90 $\pm 1,4$ (<i>n</i> = 48)

nères (TAB. V). La proportion du temps réellement consacré à la coloration du plumage est également très similaire chez ces 5 individus, variant entre 25,8 et 27,7 % lors des séquences filmées. Notons que l'individu en moyenne le plus vivement coloré (A, ♀ probable) ne fréquentait pas plus souvent le site, n'y stationnait pas plus longtemps ni ne consacrait (en proportion) plus de temps à s'y colorer activement le plumage, que le gypaète le plus clair, son partenaire (E) (TAB. IV & V).

Interactions entre individus

Lors de la présence simultanée des deux membres d'un couple de gypaètes, soit les oiseaux se posaient en même temps sur le site (du moins apparaissaient-ils ensemble dès les premières images), soit le second individu rejoignait son



FIG. 10.— Épouillage mutuel d'un couple de Gypaètes barbus sur le site de coloration du plumage (GOPA/S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

Mutual preening between two paired Bearded Vultures at the ferruginous spring.



FIG. 11.— Trio de Gypaètes barbus *Gypaetus barbatus*, constitué de deux mâles et d'une femelle (au centre). L'oiseau de droite colore son plumage sur la source ferrugineuse (GOPA / S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

Bearded Vulture polyandrous trio. The bird on the right is colouring its plumage at the ferruginous spring.

congénère peu de temps après la pose de celui-ci (en général moins de 10 min. plus tard; maximum constaté: 24 min.). Leur comportement a toujours été caractérisé par l'absence de toute agressivité entre eux. Les forts liens unissant les membres du couple se traduisaient par une grande promiscuité (les oiseaux se tenant souvent l'un contre l'autre) et des activités d'épouillage mutuel (FIG. 10), notées dans 70,8 % des cas (n = 24).

Pour ce qui est du trio polyandre (B+D+I) (FIG. 11), il est manifeste que le mâle nouveau venu (I) restait en permanence un peu à l'écart de ses partenaires. Un geste menaçant à son encontre, émanant du mâle « légitime » (D), a été filmé.

Des individus non appariés ont visité le site au cours d'une même journée à 5 reprises au cours des quatre années d'étude, soit une très faible probabilité de rencontre potentielle entre individus non appariés: $p = 0,0032$ (pour $n = 155$



FIG. 12.— Violent combat entre deux Gypaètes barbus sur la source ferrugineuse. La femelle (F) a attaqué l'individu de sexe indéterminé (A). Images extraites de séquences vidéo (GOPA/S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).
A violent fight between two bearded vultures at the ferruginous spring. The female 'F' attacked the individual 'A' of unknown sex (extracts from video sequences).

visites journalières). La rencontre au sol sur le site même ne s'est concrétisée qu'une seule fois: le 20 février 2015, une succession de séquences vidéo révélait un violent combat opposant le gypaète de sexe indéterminé (A) à la femelle (F) sur le site alors très enneigé (FIG. 12; extraits sur www.gopa-pyrénées.fr). Les deux oiseaux agrippés par les serres se firent face durant près de 2 minutes, les phases de combat (durant lesquelles les oiseaux tentaient de se frapper du bec et des serres) accompagnées de séries de cris aigus, alternant avec des périodes de « *statu quo* » (durant lesquelles ils s'observaient, immobiles). La fuite de l'agresseur (F) mit fin à la confrontation; (A) resta ensuite sur place et colora son plumage dans la source ferrugineuse.

Variations temporelles dans l'utilisation du site

La fréquentation du site de coloration est à son maximum d'août à novembre, suivie d'une baisse durant les mois d'hiver (FIG. 13). Un pic secondaire est observé en mars, puis les visites sont de nouveau moins fréquentes d'avril à juillet. On notera la forte augmentation du nombre moyen de visites par jour de suivi entre juillet ($0,02 \pm 0,02$ visite/jour) et août ($0,17 \pm 0,08$ visite/jour) (test de WILCOXON: $W = 1,5$; $p = 0,0481$). Ce patron est resté assez similaire au cours des 4 cycles annuels suivis (FIG. 14), avec toutefois en 2017 un pic secondaire en février (au lieu de mars) et l'absence du maximum automnal.

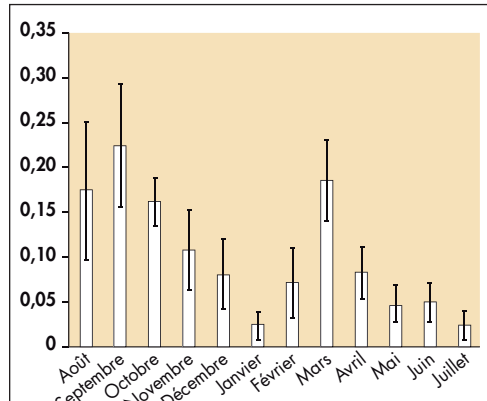


FIG. 13.– Variations mensuelles de la fréquentation de la source ferrugineuse par les Gypaètes barbus (n visites/n jours de suivi, août 2014 - septembre 2018; $\bar{x} \pm DS$).

Monthly variations of Bearded Vultures' attendance to the ferruginous spring.

Influence des conditions météorologiques

Lors des visites des gypaètes sur le site de coloration ($n = 120$), le temps était ensoleillé dans 57,5 % des cas, voilé ou nuageux dans 42,5 % des cas, mais jamais pluvieux. Un vent modéré à fort est perceptible sur les vidéos dans au moins 11 cas. De la neige est présente au sol à 13 reprises, parfois en quantité. La température de l'air ambiant (telle qu'indiquée par les appareils, donc à interpréter avec précaution) a varié de -15 à $+31$ °C en présence des gypaètes (FIG. 15).

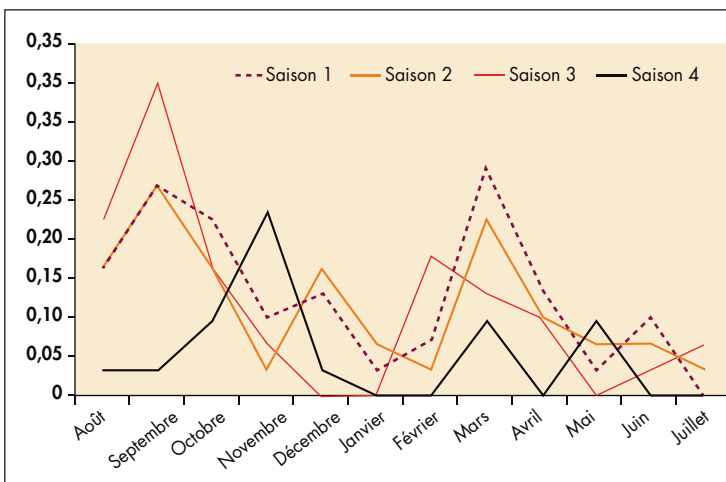
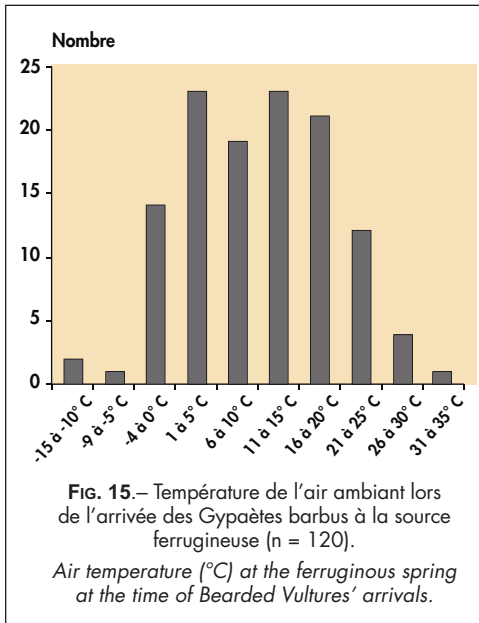


FIG. 14.– Variations mensuelles de la fréquentation de la source ferrugineuse par les Gypaètes barbus: détail par cycle annuel (n visites/n jours de suivi, septembre 2018; $n = 145$).

Monthly variations of bearded vultures' attendance to the ferruginous spring: detail per annual cycle.



La météo constitue-t-elle un facteur limitant pouvant expliquer les variations temporelles de fréquentation du site par les gypaètes? Nous avons étudié la relation entre le nombre mensuel de visites par les oiseaux et deux variables disponibles durant notre période d'étude pour des localités proches: le nombre de jours avec 5 mm de précipitations et le cumul des durées d'insolation (données MÉTÉO FRANCE). Il n'existe aucune relation avec le nombre mensuel de jours de pluie (coefficient de corrélation de PEARSON: $R = -0,191$; $p > 0,05$), ni avec la durée mensuelle d'insolation (PEARSON: $R = 0,208$; $p > 0,05$). Certains mois généralement secs et ensoleillés (juillet) ont ainsi vu une très faible fréquentation du site, contrairement à d'autres notoirement humides et peu ensoleillés (mars).

Il nous est plus difficile de connaître l'influence de l'enneigement du site sur sa fréquentation par les gypaètes. Les données concernant la durée d'enneigement n'ont pas été relevées *in situ*; de plus, un enneigement partiel, laissant apparaître la boue ferrugineuse, n'empêche pas l'utilisation du site par les oiseaux. L'enneigement a été très contrasté au cours des quatre hivers concernés par notre étude: si lors des trois premières années, il fut réduit sur le site à de

courtes périodes, en revanche il fut particulièrement important au cours de l'hiver 2017-2018. Nous avons tenté de déterminer l'influence éventuelle de ce facteur en mettant en relation le nombre mensuel de visites des gypaètes et le nombre de jours avec ≥ 10 cm de neige au sol sur la proche station d'Iraty, 1327 m (données Météo France, $n = 21$). Il n'en ressort aucune corrélation (PEARSON: $R = 0,083$; $p > 0,05$).

Nous considérons que, sauf possibles rares exceptions, les jours de beau temps ont été suffisamment nombreux au cours de chaque mois de la période d'étude pour permettre aux gypaètes qui en avaient l'intention, d'accéder au site de coloration. De même, la couverture neigeuse n'a guère influencé la fréquentation de la source ferrugineuse (les périodes déneigées étant suffisantes pour permettre aux oiseaux de se colorer le plumage), à l'exception de l'hiver 2017-2018 où ce facteur a pu être limitant. Les conditions météorologiques ont donc eu peu d'influence sur le patron saisonnier de l'activité de coloration du plumage chez les gypaètes.

Comparaison avec le stade de la reproduction

Le Tableau VI résume le déroulement de la reproduction des trois couples ou trios de gypaètes utilisant le site de coloration. Si l'on examine la fréquence des visites de ces 8 individus en fonction du stade de la reproduction (FIG. 16), on constate d'importantes différences (test de KRUSKAL-WALLIS: $H = 17,1$; $ddl = 4$; $p = 0,0018$). Durant la *pré-ponte*, la fréquence de l'activité de coloration du plumage est à son maximum ($0,027 \pm 0,04$ visite/ind./jour). Elle chute ensuite à son minimum durant l'*incubation* ($0,007 \pm 0,003$ visite/ind./jour) et l'*élevage du jeune* ($0,004 \pm 0,002$ visite/ind./jour). L'échec de la reproduction entraîne un net regain de l'activité de coloration ($0,015 \pm 0,004$ visite/ind./jour durant la période *post-échec*), de même que l'*absence de ponte* ($0,015 \pm 0,003$ visite/ind./jour).

Au final, le nombre moyen de visites par jour est deux fois plus élevé chez les individus non impliqués dans la nidification (suite à une absence de ponte ou à l'échec de la reproduction) que chez ceux concernés par la couvaison ou l'élevage d'un jeune ($0,015 \pm 0,003$ vs $0,007 \pm 0,003$ visite/ind./jour; test de WILCOXON: $W = 73$;

TABLEAU VI.– Résultats annuels de la reproduction pour trois unités reproductrices (couples ou trios) de Gypaètes barbus fréquentant la source ferrugineuse étudiée.

Annual breeding results for two Bearded Vulture breeding units (pairs or trios) using the ferruginous spring.

Cycle reproducteur	Couple (F+G) puis (H+G) (suivi: PNP, GOPA)	Couple (A+E) (suivi: GOPA, PNP, ONF)	Couple/trio (B+D+I) (suivi: ONCFS, Saiak)
2015	Incubation constatée le 10 février (ponte probable mi-janvier), échec probable le 27/02 et certain le 2 mars.	Probablement pas de reproduction, ou échec précoce.	Ponte au plus tard le 17 décembre 2014, échec entre le 31 décembre et le 6 janvier.
2016	Pas d'indice de ponte, aucun jeune élevé. (H) remplace (F).	Probablement pas de reproduction, ou échec précoce antérieur au 14 février.	Ponte entre le 12 et le 17 décembre 2015, échec entre le 27 janvier et le 2 février.
2017	Ponte fin janvier, incubation encore en cours mi-février mais échec constaté le 22 février.	Incubation constatée le 26 janvier, toujours en cours le 22 mars, échec vers le 28 mars.	Ponte le 24 ou le 25 janvier, couvaison toujours en cours le 22 mars, échec constaté le 28 mars.
2018	Ponte fin janvier, envol du juvénile entre le 19 et le 23 juillet.	Incubation constatée le 22 janvier, naissance du poussin entre le 16 et le 22 mars, toujours au nid le 31 mai mais mort le 20 juin.	Trio (B+D+I). Ponte entre le 15 et le 17 décembre 2017, échec entre le 6 et le 10 janvier.

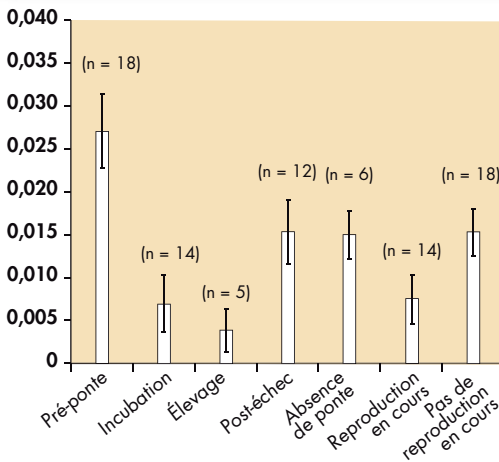


FIG. 16.– Fréquence des visites à la source ferrugineuse en fonction du stade de la reproduction chez 8 Gypaètes barbus (n visites par individu et par jour; $\bar{x} \pm DS$). **1**) pré-ponte (durée moyenne entre la première recharge d'un nid et la date de ponte estimée), **2**) incubation (de la date de ponte estimée jusqu'à l'éclosion ou l'abandon), **3**) élevage (de la date d'éclosion estimée jusqu'à l'envol du jeune ou sa mort au nid), **4**) post-échec (de la date d'échec estimée à celle de l'envol théorique du jeune), **5**) absence de ponte (du 25 janvier au 20 juillet); reproduction en cours (fusion de 2 & 3), pas de reproduction en cours (addition de 3 & 4).

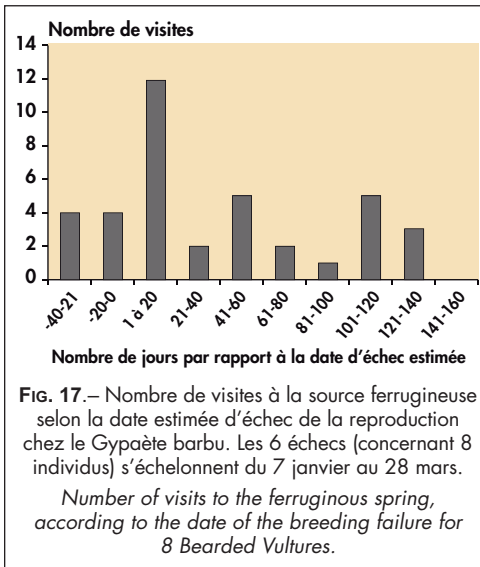
Frequency of the visits to the ferruginous spring, according to the breeding stage for 8 Bearded Vultures: pre-laying, incubation, nestling stage, post-failure, absence of laying; breeding in progress, no breeding in progress.

$p = 0,0417$) (FIG. 16). Nous relevons par ailleurs que les oiseaux en situation d'échec ou de non reproduction regroupent 79 à 86 % des visites entre février et juillet ($n = 56$) et 82 à 91 % des visites en mars ($n = 23$). Le classement des visites au site de coloration en fonction du nombre de jours écoulés depuis la date estimée d'échec de la reproduction pour l'individu concerné, montre un net pic de fréquentation au cours des 20 premiers jours suivant l'échec, suivi d'une forte diminution (FIG. 17).

DISCUSSION

Nous aborderons ici les biais et les enseignements de cette étude, que nous envisageons comme une contribution à la connaissance du comportement de coloration du plumage chez les gypaètes; d'autres travaux restent nécessaires pour tenter d'expliquer la causalité de celui-ci.





Limites de l'étude

Un biais majeur limite la portée des données obtenues : nous ne savons pas si les individus suivis fréquentaient ou non d'autres sites de coloration. Cela est très probable pour les gypaètes les moins réguliers ou n'ayant pas été présents durant toute la période d'étude ; nous avons d'ailleurs connaissance de deux autres sites de coloration régulièrement utilisés sur le domaine vital des individus (F), (G) et (H). La question reste posée pour les autres individus (A, B, D, E) : s'agissant de couples cantonnés à proximité, dont le domaine vital englobe des massifs où les sources ferrugineuses semblent très localisées (obs. pers.), et au vu de la régularité de leurs visites, nous estimons que le site d'étude constituait leur lieu de coloration principal, voire unique au moins durant certaines périodes.

Des biais plus secondaires sont constitués par les éventuels défauts de détection du matériel (toutefois probablement très limités du fait de l'utilisation simultanée de deux appareils), par le fait que les séquences vidéo ne couvrent qu'une partie du temps de présence des gypaètes (pouvant amener à une sous-estimation de la fréquence de certains comportements) et par les quelques cas où l'identification individuelle n'a pas été possible (induisant une légère sous-estimation du nombre de visites pour certains individus).

Certains aspects du comportement de coloration du plumage (fréquence des bains ferrugineux en fonction du sexe, variation temporelle durant la pré-poncte) n'ont pu être suffisamment documentés, faute d'un volume de données suffisant.

Comportements sur le site

Les Gypaètes barbuis sont tributaires des conditions météorologiques (absence de précipitations et présence de courants ascendants ou d'un vent significatif) pour se déplacer en vol sur de longues distances (BOUDOINT, 1976) ; il est donc logique de ne pas les rencontrer sur le site de coloration par mauvaises conditions de vol. La répartition horaire des visites s'explique également par la technique de vol des gypaètes, les courants ascendants ne se formant qu'à partir de la fin de la matinée ; par vent moyen à fort, il est néanmoins possible de les voir voler dès le lever du soleil (obs. pers.). Il est enfin surprenant de constater que ces oiseaux n'hésitent pas à se mouiller le plumage par des températures négatives.

Le comportement de coloration est conforme à la description fournie par FREY & ROTH-CALLIES (*op. cit.*) pour des individus captifs. Contrairement à ces auteurs, nous considérons toutefois que le « bâillement », constaté une seule fois, ne fait pas partie du répertoire comportemental associé à la coloration du plumage. Nos données confirment la grande vigilance des gypaètes lors de la coloration du plumage, avec une large part du temps consacrée à l'observation et parfois de la crainte envers le matériel photographique installé sur le site. Nous l'avons pareillement constaté sur deux autres sources ferrugineuses équipées de pièges photographiques, alors que le même type de matériel est complètement ignoré dans d'autres circonstances (obs. pers.). Ceci donne à penser que les gypaètes se sentent vulnérables lors des bains ferrugineux, engendrant chez eux une vigilance accrue qui est peut-être accentuée sur notre site en raison de l'environnement visuellement peu dégagé. FREY & ROTH-CALLIES (*op. cit.*) et LLOPIS & FREY (2005) notent chez les gypaètes captifs que les bains de boue ne sont réalisés qu'en l'absence d'observateur, lorsque les oiseaux ne se sentent pas menacés, et qu'ils sont interrompus en cas de perturbation.

Le fait que les gypaètes retirent fréquemment les matériaux (branches, feuilles, terre) encombrant la source ferrugineuse, tend à démontrer une réelle conscientisation de l'activité de coloration, qui ne peut donc être regardée comme un comportement purement instinctif.

Le départ des oiseaux dès la fin du bain n'a pas permis d'étudier la manière dont ils répartissent la boue ferrugineuse sur leur plumage. Les rares observations visuelles en nature de ce comportement (MARGALIDA & PELAYO, *op. cit.*; I. REBOURS, I. ELOSEGUI & P. BEAUPERE, comm. pers.) indiquent qu'il intervient immédiatement après le bain, sur un perchoir situé à proximité du site de coloration.

Relations intraspécifiques

Nous avons été surpris de constater qu'autant d'individus (10) fréquentent cette source ferrugineuse, située dans un massif en périphérie du cœur de la population reproductrice de gypaètes. Ceci s'explique en partie par la probable rareté, à l'échelle du domaine vital des couples les plus proches, des sites de coloration alternatifs. Une tradition d'usage a également dû s'établir au fil des ans, sachant que l'espèce est caractérisée par une grande longévité (± 30 ans) et que les partenaires sont réputés fidèles à leur territoire, qu'ils connaissent dans les moindres détails (TERRASSE, 2001). Lors du cantonnement d'un nouvel individu - remplacement d'un partenaire au sein d'un couple (individu H) ou arrivée d'un mâle surnuméraire (I) -, celui-ci a toutes les chances de découvrir rapidement le site de coloration en y accompagnant son partenaire. Les oiseaux de passage occasionnel (C, J), ou dont le territoire est le plus éloigné du site (F, G), ont pu localiser celui-ci fortuitement en observant à distance les individus locaux, de la même manière que les vautours du genre *Gyps* détectent de très loin la présence d'une charogne en surveillant le comportement de vol de leurs congénères (CORTES-AVIZANDA *et al.*, 2014).

Lors des visites des couples de gypaètes sur la source ferrugineuse, l'absence générale de toute agressivité, la grande promiscuité et les fréquentes séances de toilettage mutuel démontrent qu'il n'existait entre individus appariés ni concurrence quant à l'utilisation du site, ni domination exacerbée et soumission réciproque. L'hypothèse du signal vi-

suel marqueur de domination, proposée par NEGRO *et al.* (*op. cit.*) pour expliquer le fait que les gypaètes colorent leur plumage, ne paraît donc pas devoir s'appliquer aux relations au sein du couple. En revanche, comme nous l'avons constaté sur la source ferrugineuse, de l'agressivité entre mâles est souvent notée au sein des trios polyandres (BERTRAN, MARGALIDA & ARROYO, 2009), un système d'appariement fréquent chez cette espèce (DONAZAR, 1991; CARRETE *et al.*, 2006).

Le Gypaète barbu reste une espèce pouvant faire preuve d'une grande agressivité envers ses congénères. Celle-ci peut aussi bien intervenir auprès d'une source de nourriture (J.-A. SESE, comm. pers.) que dans un contexte de conflit territorial, y compris à distance du site de nidification (obs. pers.). Il peut en résulter des blessures entraînant occasionnellement la mort de l'un des protagonistes (ATTINAULT *in* ANONYME, 2017). La violente altercation entre deux gypaètes non appariés, filmée sur la source ferrugineuse, vient le confirmer. Nous interprétons cet événement comme la manifestation d'une compétition quant à l'utilisation d'une ressource rare, en l'occurrence cette source ferrugineuse. Ce jour-là, chacun des deux individus venait de parcourir une longue distance pour arriver sur les lieux, à une période où les conditions météorologiques (nombre élevé de jours avec précipitations, enneigement conséquent, durée d'ensoleillement réduite) limitaient les possibilités d'accès à la source ferrugineuse: ce contexte a pu favoriser le fait qu'aucun des deux gypaètes n'ait voulu céder la place à son congénère, aboutissant à ce violent combat. Lors de leur expérience de mise à disposition de boue ferrugineuse à de jeunes gypaètes sur un site de réintroduction dans le massif alpin, FREY & ROTH-CALLIES (*op. cit.*) avaient déjà observé un comportement territorial entre deux individus (l'un des gypaètes expulsant un congénère venu se baigner, avant de se baigner lui-même).

Notons pour finir que les deux jeunes produits au cours de la période d'étude par les couples/trios suivis, n'ont pas accompagné leurs parents sur le site de coloration.

Variations saisonnières de fréquentation

Nous avons démontré plus haut que les conditions météorologiques (pluviosité, ensoleillement, enneigement) ne sont pas corrélées avec



les variations saisonnières de l'utilisation de la source ferrugineuse par les gypaètes. Comment alors expliquer ces dernières ?

Mise en perspective avec l'activité reproductrice.— La période de plus intense fréquentation de la source ferrugineuse (août à novembre) coïncide chez les gypaètes avec les prémices de la future saison de reproduction. De fait, nous avons constaté chez les 8 individus suivis que la fréquence de l'activité de coloration est à son maximum durant la pré-ponte (période comprise entre la première recharge d'un nid et la ponte, soit ± 111 jours; MARGALIDA & BERTRAN, 2000a), puis diminue fortement pendant l'incubation et l'élevage du jeune. Elle augmente de nouveau en fin d'hiver et au printemps chez les individus ayant échoué dans leur reproduction ou ne s'étant pas reproduits.

Durant l'incubation, les œufs sont couvés en permanence avec une contribution similaire des deux sexes (MARGALIDA *et al.*, *op. cit.*; MARGALIDA & BERTRAN, 2000b). Chaque gypaète reste donc au nid environ 50 % de la durée du jour, proportion restant constante après l'éclosion jusqu'à ce que le jeune atteigne l'âge de ± 60 jours, puis diminuant par la suite (MARGALIDA & BERTRAN, 2000b). Le temps consacré à la recherche de nourriture est par ailleurs forcément plus important durant la période de reproduction car, dans les Pyrénées, les ressources alimentaires sont alors moins abondantes et accessibles que pendant le reste du cycle annuel (MARGALIDA, GARCIA & HEREDIA, 1997; MARGALIDA 2000). Les besoins alimentaires quotidiens du poussin de gypaète seraient enfin largement supérieurs à ceux d'un adulte (A. LLOPIS, comm. pers.). L'activité reproductrice et la recherche alimentaire monopolisent donc une grande partie du temps des gypaètes pendant la nidification, limitant leur possibilité de se rendre sur les sites de coloration du plumage. Pour autant, une plus grande disponibilité des oiseaux (n'ayant pas/plus d'œuf à couvrir ou de jeune à alimenter) est-elle seule à l'origine du regain de l'activité de coloration chez les individus en situation d'échec reproducteur ?

Les résultats présentés à la FIG. 17 (pic de fréquentation du site de coloration durant les 20 premiers jours suivant la date de l'échec) nous amèn-

ent à proposer une autre hypothèse. La similitude temporelle entre l'activité de coloration du plumage et celle du comportement de construction du nid est frappante. En effet, chez le Gypaète barbu, le début des apports de matériaux à l'aire peut intervenir régulièrement à partir de fin août ou début septembre (MARGALIDA *et al.*, 2003; M. LAPENE, comm. pers.), alors que la ponte n'intervient pas avant décembre ou janvier. MARGALIDA & BERTRAN (2000a) indiquent à ce sujet : « le début prématuré des visites aux nids, plus qu'une nécessité de les entretenir, pourrait avoir une relation avec d'autres facteurs comme la signalisation d'un territoire occupé ou le maintien du lien au sein du couple ». De plus, chez plusieurs espèces de rapaces (NEWTON, 1979) dont le Gypaète barbu (MARGALIDA *et al.*, *op. cit.*), l'apport de matériaux au nid (ou la construction de nouvelles aires) est fréquent après l'échec de la reproduction; ce comportement correspondrait à une activité de substitution stimulée par les hormones sexuelles et favorisant également le maintien des liens au sein du couple. Nous suggérons qu'il pourrait en être de même pour le comportement de coloration du plumage chez les gypaètes : celui-ci pourrait être favorisé par un état psychique et hormonal en lien avec la reproduction, ce qui expliquerait le pic d'activité durant la pré-ponte puis celui consécutif à l'échec de la nidification.

Enfin, le patron saisonnier d'utilisation du site de coloration ne semble pas, à première vue, étayer l'hypothèse d'ARLETTAZ *et al.* (*op. cit.*), selon laquelle l'oxyde de fer (qui pourrait avoir des effets bénéfiques sur l'organisme) serait volontairement stocké par les gypaètes dans leur plumage, notamment afin de le restituer à l'œuf et au poussin. En effet, cette proposition soutiendrait le fait (selon ces auteurs) que l'activité de coloration du plumage serait plus régulière pendant l'incubation et l'élevage du jeune; or nous constatons le contraire, avec (i) très peu de visites à la source ferrugineuse durant cette période, et (ii) des bains ferrugineux 2 fois plus fréquents chez les gypaètes non reproducteurs ou ayant échoué dans leur tentative, que chez les individus pour lesquels la reproduction est en cours. Néanmoins, il est aussi envisageable qu'une seule séance de coloration soit suffisante pour stocker une quantité importante d'oxyde de fer dans le



plumage, qui serait ensuite libéré petit à petit pendant plusieurs semaines, lors de la couvaison, par simple contact avec l'œuf ou le poussin.

Quelle est l'influence de la mue du plumage?— Chez les gypaètes, les plumes (tectrices) imprégnées de boue ferrugineuse sont régulièrement remplacées, au moment de la mue, par de nouvelles plumes blanches. Maintenir tout au long du cycle annuel la teinte orangée du plumage pourrait donc nécessiter que les oiseaux se colorent plus fréquemment en période de mue des tectrices. Si les processus de mue chez le Gypaète barbu ont fait l'objet de publications abordant la succession des plumages jusqu'à l'âge adulte (ADAM & LLOPIS, 2003; SESE, 2011) et le remplacement des plumes de vol (ZUBEROGOTIA *et al.*, 2016), il n'existe guère d'informations disponibles sur la fréquence et la période de remplacement des tectrices. Selon A. LLOPIS et J.A. SESE (comm. pers.), celle-ci intervient principalement du printemps à l'automne. Bien que la qualité de nos images soit souvent insuffisante pour étudier ce sujet, nous avons constaté pour 3 individus une mue et repousse rapide d'une partie des tectrices entre septembre et novembre environ (FIG. 18). Cette période concorde assez bien avec celle de plus intense fréquentation du site de coloration du plumage, mais des données plus nombreuses sur la mue des tectrices chez cette espèce seraient toutefois nécessaires pour confirmer ces premiers éléments. En particulier, nous ignorons s'il existe un autre pic de mue en mars, qui serait concomitant avec le maximum printanier de la fréquence des visites sur le site de coloration.

CONCLUSIONS

Ce travail aura permis de mieux connaître le comportement de coloration du plumage chez le Gypaète barbu, étudié pour la première fois en nature. Nous avons notamment pu déterminer que :

- 75 % des visites sur le site de coloration ont lieu en milieu de journée (11 h 00-14 h 00 T.U.), lorsque les conditions de vol sont optimales. Les jours de beau temps sont privilégiés, mais il n'existe pas de relation significative entre la fréquence des visites et le nombre mensuel de jours de pluie, la durée d'insolation cumulée ou

celle de l'enneigement du site. Les oiseaux peuvent colorer leur plumage par des températures négatives;

- Un même site de coloration peut être utilisé par plusieurs individus (10 dans notre cas). Il n'y a pas de concurrence entre partenaires sexuels quant à l'utilisation du site de coloration, les oiseaux s'y rendant régulièrement en couples ou trios. De violents conflits entre individus non appariés peuvent par contre s'y produire;

- Un individu donné se colore en moyenne à 6,7 reprises sur le site au cours du cycle annuel. Il s'agit d'une valeur minimale, car il est possible que les individus étudiés aient fréquenté aussi d'autres sites de coloration;

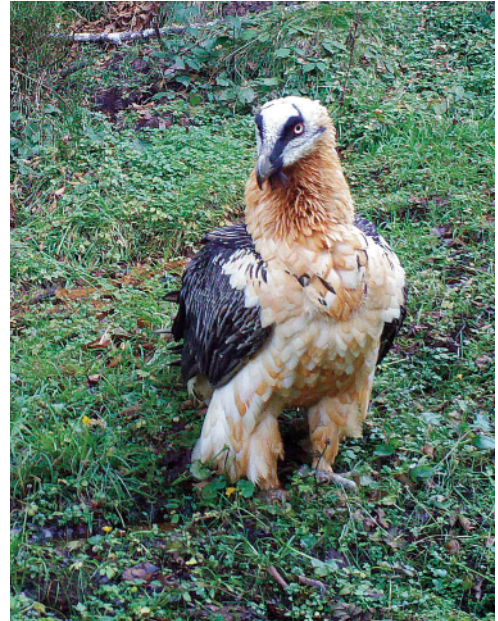


FIG. 18.— Chez cet individu (la femelle (B), photographiée le 6 décembre 2015 à son arrivée sur la source ferrugineuse) les plumes orangées de la poitrine, du ventre et des « culottes » sont en cours de remplacement par des tectrices blanches plus récentes, lui donnant un aspect moucheté. La dernière coloration de cet oiseau sur la source ferrugineuse datait du 26 octobre 2015 (GOPA/S. DUCHATEAU & R. TELLECHEA).

The "spotted" appearance of this Bearded Vulture is due to the moulting in process, new white feathers replacing older orange ones. The picture is from December 6th, the last colouring of this individual at the ferruginous spring dating from October 26th.

■ La période s'étendant d'août à novembre est habituellement privilégiée par les gypaètes pour colorer leur plumage, avec un pic secondaire de visites en mars concernant essentiellement des individus non nicheurs ou en situation d'échec reproducteur. Pour ces derniers, une nette augmentation du nombre des visites est observée durant les 20 premiers jours suivant la date de l'échec. Cette chronologie présente des similitudes avec l'activité d'apport de matériaux au nid (qui débute en fin d'été et peut reprendre après l'échec de la reproduction, jouant alors le rôle de comportement de substitution), ce qui nous amène à suggérer que l'activité de coloration du plumage pourrait être favorisée par un état psychique et hormonal en lien avec la reproduction :

■ La mue des plumes du corps (tectrices) concernées par la coloration à l'oxyde de fer, semble être active en automne chez certains individus. Les données font cependant défaut pour déterminer si cela pourrait également constituer une explication au fait que l'activité de coloration du plumage soit plus intense à cette saison.

Certains de ces résultats demanderaient à être consolidés en prenant en compte un plus grand nombre d'individus, sur plusieurs sites de référence. L'étude dans le milieu naturel est cependant délicate : (i) les sources ferrugineuses utilisées par les gypaètes sont peu nombreuses et parfois difficiles d'accès, (ii) peu d'entre elles se prêtent à l'installation de pièges photographiques, (iii) les conditions météorologiques (notamment hivernales) constitueront toujours un biais potentiel, et surtout (iv) il est difficile d'individualiser les gypaètes, de connaître leur territoire de provenance et leur statut reproducteur, et plus encore d'affirmer qu'ils n'utilisent pas un autre site de coloration non suivi par ailleurs.

Au contraire, dans les conditions contrôlées de la captivité (où l'on connaît à l'avance toutes les caractéristiques individuelles des gypaètes : sexe, âge, traits de vie, stade de la reproduction, état sanitaire...), un travail expérimental sur un plus large panel d'individus pourrait être envisagé. On s'affranchirait ainsi des biais identifiés lors de notre étude en nature, sans toutefois perdre de vue que le patron comportemental d'oiseaux captifs diffère, par essence, de celui de leurs congénères

sauvages. Le grand nombre de gypaètes présents en captivité, notamment dans les centres de reproduction destinés à alimenter les divers programmes de réintroduction de l'espèce en Europe (LLOPIS, 2017), constitue donc une opportunité pour approfondir l'étude du comportement de coloration du plumage.

Enfin, l'étude du patron saisonnier de mue des plumes du corps (tectrices) devrait être entreprise, afin que celui-ci puisse être comparé avec la fréquence saisonnière de l'activité de coloration du plumage. ●

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux personnes suivantes, ayant favorisé d'une manière ou d'une autre la réalisation de ce travail : Iosu ANTON (GOBIERNO DE NAVARRA), Jérémy BAUWIN (PNP), Dominique BOYER, Luc CANTEGREL, Jérôme DEMOULIN (PNP), Juan-Antonio GIL (FCQ), René GREGOIRE (ONF), Alex LLOPIS (VCF), Martine RAZIN (LPO), Isabelle REBOURS, Christophe SAINT-JEAN et José-Antonio SESE (GOBIERNO DE ARAGON). Frédéric SALGUES de la société Piège photographique (<http://www.piegephotographique.fr>) a fait don au Groupe Ornithologique des Pyrénées et de l'Adour (GOPA) de l'essentiel du matériel utilisé pour cette étude ; nous l'en remercions chaleureusement. Les commentaires très avisés d'Antoni MARGALIDA (Université de Lleida) et de Jean-Marc FOURCADE nous ont permis d'améliorer substantiellement le contenu de ce manuscrit. SD a réalisé ce travail bénévolement dans le cadre des activités du GOPA.

BIBLIOGRAPHIE - WEBOGRAPHIE

- ADAM (A.) & LLOPIS (A.) 2003.– *El Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) : características de la edad y proceso de muda*. Linares Taller Ecología, 115 p.
- ANONYME 2017.– Spectacular aerial duel between bearded vultures in the French Alps results in the death of one of them. <http://www.4vultures.org>.
- ARLETTAZ (R.), CHRISTE (P.), SURAI (P.-F.) & MØLLER (A.-P.) 2002.– Deliberate rusty staining of plumage in the bearded vulture: does function precede art? *Animal Behaviour*, 64: F1-F3.
- BARGAIN (B.) 2001.– Coloration. *L'Oiseau Magazine*, suppl. *Rapaces de France*, 3: 42.
- BERTHOLD (P.) 1967.– Über Hafffarben bei Vögeln :



- Rostfärbung durch Eisenoxid beim Bartgeier (*Gypaetus barbatus*) und bei anderen Arten. *Zoologische Jahrbücher Systematik*, 93: 507-595.
- BERTRAN (J.), MARGALIDA (A.) & ARROYO (B.) 2009.– Agonistic behaviour and sexual conflict in atypical reproductive groups: the case of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* polyandrous trios. *Ethology*, 115: 429-438.
 - BOUDOINT (Y.) 1976.– Techniques de vol et de casage d'os chez le Gypaète barbu *Gypaetus barbatus*. *Alauda*, 44: 1-21.
 - BROWN (C.-J.) & BRUTON (A.-G.) 1991.– Plumage colour and feather structure of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Zoology*, 223: 627-640.
 - CARRETE (M.), DONÁZAR (J.-A.), MARGALIDA (A.) & BERTRAN (J.) 2006.– Linking ecology, behavior and conservation: does habitat saturation change the mating system of bearded vultures? *Biology Letters*, 2: 624-627.
 - CAUSSIMONT (G.), HUNOT (M.) & MARIETTE (P.) 1995.– A bathing Lammmergeier. In FREY (H.), KURZWEIL (J.) & BIJVELD (M.) (Eds.). *Bearded Vulture. Annual report*. FCBV, Wassenaar, Netherlands, p. 53.
 - CORTÉS-AVIZANDA (A.), JOVANI (R.), DONÁZAR (J.-A.) & GRIMM (V.) 2014.– Bird sky networks: How do avian scavengers use social information to find carrion? *Ecology*, 95: 1799-1808.
 - DEL HOYO (J.), ELLIOTT (A.) & SARTAGAL (J.) 1994.– *Handbook of the Birds of the World. Volume 2. New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions, Barcelona, 638 p.
 - DELHEY (K.), PETERS (A.) & KEMPENAEERS (B.) 2007.– Cosmetic coloration in birds: occurrence, function, and evolution. *The American Naturalist*, 169 (suppl.): S145-S158.
 - DONÁZAR (J.-A.) 1991.– Unidades reproductoras inusuales: tríos poliándricos. In HEREDIA (R.) & HEREDIA (B.) (Eds.). *El Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica, ICONA, pp. 39-46.
 - FREY (H.) & ROTH-CALLIES (N.) 1994.– Zur Genese der Hafffarbe (Rostfärbung durch Eisenoxid) beim Bartgeier, *Gypaetus barbatus*. *Egretta*, 37: 1-22.
 - KESSLER (J.) & CHAMBRAUD (A.) 1990.– *Météo de la France. Tous les climats localité par localité*. J.-C. Lattès, 391 p.
 - LLOPIS (A.) & FREY (H.) 2005.– La cría en cautividad del quebrantahuesos y su problemática. In MARGALIDA (A.) & HEREDIA (R.) (Eds.). *Biología de la Conservación del Quebrantahuesos Gypaetus barbatus en España*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, pp. 205-235.
 - LLOPIS (A.) 2017.– *Bearded Vulture European Endangered Species Programme (EEP): Annual report 2017*. Vulture Conservation Foundation: 25 p.
 - LÓPEZ-LÓPEZ (P.), GIL (J.-A.) & ALCÁNTARA (M.) 2011.– Morphometrics and sex determination in the endangered Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Raptor Research*, 45: 361-366.
 - MARGALIDA (A.) 2000.– *Estimació de la disponibilitat tròfica per al Trencalòs (Gypaetus barbatus) a Andorra: implicacions per a la gestió i conservació de l'espècie*. Grup d'Estudi i Protecció del Trencalòs, rapport, 23 p.
 - MARGALIDA (A.), GARCÍA (D.) & HEREDIA (R.) 1997.– Estimación de la disponibilidad tròfica para el Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en Cataluña (NE España) e implicaciones sobre su conservación. *Doñana Acta Vertebrata*, 24: 235-243.
 - MARGALIDA (A.) & PELAYO (R.) 1999.– Observation of a Pyrenean bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) bathing in a ferruginous spring. In FREY (H.), SCHADEN (G.) & BIJVELD (M.) (Eds.). *Bearded Vulture. Annual report 1998*. FCBV, Wassenaar, Netherlands, pp. 89-90.
 - MARGALIDA (A.) & BERTRAN (J.) 2000a.– Nest-building behaviour of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Ardea*, 88: 259-264.
 - MARGALIDA (A.) & BERTRAN (J.) 2000b.– Breeding behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: minimal sexual differences in parental activities. *Ibis*, 142: 225-234.
 - MARGALIDA (A.), GARCÍA (D.), BERTRAN (J.) & HEREDIA (R.) 2003.– Breeding biology and success of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 145: 244-252.
 - NEGRO (J.-J.), MARGALIDA (A.), HIRALDO (F.) & HEREDIA (R.) 1999.– The function of cosmetic coloration of bearded vultures: when art imitates life. *Animal Behaviour*, 58: F14-F17.
 - NEGRO (J.-J.), MARGALIDA (A.), TORRES (M.-J.), GRANDE (J.-M.), HIRALDO (F.) & HEREDIA (R.) 2002.– Iron oxides in the plumage of bearded vultures. Medicine or cosmetics? *Animal Behaviour*, 64: F5-F7.
 - REBOURS (I.) 2004.– Gypaètes au bain. *Le Casseur d'os*, 4: 78-79.
 - SCHERRER (B.) 2007.– *Biostatistique. Volume 1, 2^e édition*. Gaëtan Morin Éditeur, Montréal, 816 p.
 - SESÉ (J.-A.) 2011.– Los plumajes del quebrantahuesos. In LACASA (M.) (Coord.). *El libro de las rapaces*. Photodigiscoping, S.C.P. Barcelona, pp. 10-25.
 - TERRASSE (J.-F.) 2001.– *Le Gypaète barbu. Description, mœurs, observation, réintroduction, mythologie...* Delachaux & Niestlé, Lausanne - Paris, 208 p.
 - TRIBUTSCH (H.) 2016.– Ochre bathing of the Bearded Vulture: a bio-mimetic model for early humans towards smell prevention and health. *Animals*, 6: 17 p.
 - ZUBEROGOITIA (I.), GIL (J.-A.), MARTÍNEZ (J.-E.), ERNI (B.), ANIZ (B.) & LÓPEZ-LÓPEZ (P.) 2016.– The flight feather moult pattern of the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Ornithology*, 157: 209-217.

