

CAPACITES PREDATRICES ET BUDGETS D'ACTIVITE  
CHEZ L'AIGLE PECHEUR, *HALIAEETUS VOCIFER*

Jean-Marc THIOLLAY

*Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, Paris \**

L'évolution paraît avoir sélectionné chez les grands rapaces, surtout dans les milieux tropicaux, tout ce qui tend vers une économie d'énergie : couples sédentaires et stables, à grande longévité, produisant peu de jeunes, conservant un territoire suffisamment vaste pour couvrir toute l'année leurs besoins énergétiques relativement faibles. Les principales activités (chasse, défense du territoire, élevage des jeunes) s'inscrivent dans cette stratégie adaptative et il est intéressant de voir quelle dépense énergétique chacune d'elles représente. Quand les conditions écologiques sont optimales, la densité des nicheurs augmente jusqu'à un niveau de saturation dont la stabilité implique un taux réduit de recrutement et le maintien d'une taille minimale des territoires.

Nous avons trouvé au cours d'un précédent travail sur la population d'Aigles pêcheurs envisagée ici (Thiollay et Meyer, 1978) une corrélation inverse entre la densité des couples et la production de jeunes et une relation positive entre les caractères physiologiques des territoires et le succès de la reproduction. Sur un autre peuplement très dense de rapaces tropicaux (Thiollay, 1976), le mécanisme régulateur de la reproduction en fonction de la densité, paraît d'origine éthologique, les comportements territoriaux exacerbés étant générateurs de conflits ; les parades, et dérangement, accroissent de façon telle les dépenses énergétiques que le succès de la nidification, la survie des immatures et leurs possibilités d'installation à la maturité s'en trouvent très limités.

Pour vérifier l'existence d'un tel mécanisme régulateur de la reproduction nous allons tenter d'estimer le coût énergétique de l'élevage des jeunes et d'une forte densité de nicheurs.

Huit catégories d'activités ont été distinguées. Quatre concernent les comportements sociaux ou de défense territoriale (cris,

---

\* Adresse : 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France.

poursuites, vols planés, changements de perchoirs), deux la pêche active (vols et transports de proies), une les activités annexes (repas, bains, boisson) et enfin la plus fréquente, l'absence d'activité reconnaissable (affût immobile, surveillance, repos, toilette).

### ZONE ET METHODES D'ETUDE

La population d'aigles pêcheurs, *Haliaeetus vocifer*, suivie du 16 février au 21 mars 1976, en fin de nidification, groupait cent couples cantonnés sur 20 km à vol d'oiseau de part et d'autre du chenal de Kazinga et de la presqu'île de Mweya dans le Parc national du Rwenzori, au sud-ouest de l'Ouganda (Thiollay et Meyer, 1978). Les territoires très contigus étaient régulièrement distribués le long des berges pentues et boisées où les principaux perchoirs et sites de nids étaient des euphorbes arborescentes (*Euphorbia candelabrum* et *E. dawei*).

A l'époque choisie les jeunes étaient hors du nid, volant bien, mais encore totalement dépendants des parents pour leur nourriture. Dix couples furent sélectionnés, la moitié dans une zone à forte densité (territoires de 200 à 400 m de long) et l'autre moitié dans un secteur à « faible » densité de nicheurs (territoires mesurant 500 à 700 m). Cinq des couples n'avaient pas de jeunes, quatre en nourrissaient un et le dernier deux. L'histoire antérieure de ces couples (avaient-ils pondu ou non et combien d'œufs ?) était inconnue et il n'a pas été tenu compte des facteurs à l'origine de leur densité (Thiollay et Meyer, 1978). La biomasse et la productivité des poissons paraissaient considérables d'après le nombre de pêcheurs indigènes et d'oiseaux piscivores. La compétition intraspécifique devait donc être a priori un facteur de régulation de la population plus important que la nourriture.

D'un poste fixe à large champ de vision, où ma présence ne perturbait pas le comportement des oiseaux, un ou parfois deux couples simultanément étaient surveillés pendant une à plusieurs heures complètes ou du lever du jour à la nuit tombante sans interruption. Les habitudes des oiseaux et la faible surface des territoires permettaient de suivre constamment les deux adultes d'un même couple. Le comportement de chaque individu était noté par tranches horaires et la durée des différentes activités chronométrée à la minute près (ou à 5 secondes près pour les comportements brefs). Le sexe de l'oiseau ne pouvant pas toujours être reconnu avec certitude il n'en a pas été tenu compte dans l'analyse générale qui représente donc l'actogramme d'un adulte moyen.

Les observations ont également été divisées entre beau temps (conditions météorologiques ne gênant pas le vol) et mauvais temps (périodes de pluie ou de fort vent par ciel couvert). La notion de mauvais temps est donc entendue dans un sens très

restrictif, en fonction du comportement des aigles pêcheurs et sans limites rigoureuses.

Treize heures s'écoulaient du lever du jour (6 h 45 locales) à la nuit tombante (19 h 45), soit douze tranches horaires (07.15 à 19.15), l'activité des oiseaux étant presque nulle pendant la première et la dernière demi-heure. Les périodes d'observation ont été réparties de façon à couvrir 20 à 30 fois chaque heure de la journée (tableau I), soit un total de 872 heures-individu réparties sur 34 jours. Le temps passé par les oiseaux de chaque catégorie à une activité donnée est ramené à une moyenne pour chaque heure qui permet de calculer un total journalier. Les fluctuations aléatoires d'une heure à l'autre sont atténuées en découpant la journée en trois périodes de 4 heures qui correspondent aux changements comportementaux observés.

TABLEAU I

*Nombre d'heures complètes de surveillance par individu dans chaque tranche horaire de la journée d'aigles pêcheurs en février-mars 1976, dans le Parc national du Rwenzori.*

Heures	Adultes - Beau temps		Adultes Mauvais temps	Immatures
	avec jeunes	sans jeunes		
0645-0815	27	29	21	10
0815-0915	20	26	19	8
0915-1015	23	26	10	6
1015-1115	21	24	22	5
1115-1215	24	28	10	5
1215-1315	25	30	4	6
1315-1415	27	32	10	5
1415-1515	29	29	5	5
1515-1615	26	32	12	3
1615-1715	30	36	6	2
1715-1815	24	29	16	1
1815-1945	29	36	17	2

## I — DÉFENSE TERRITORIALE

### 1) MODALITÉS

Les couples cantonnés ont un comportement territorial strict. Normalement, tout individu se posant sur un territoire occupé ou le survolant à basse altitude provoque une réaction d'au moins

un des adultes propriétaires. Les limites territoriales sont remarquablement fixes et reconnues à en juger par l'attitude des protagonistes, au point que deux adultes de couples différents peuvent rester perchés à 25 m l'un de l'autre, de part et d'autre de la frontière, sans manifestations particulières. Toutefois des zones tampons de 100 à 300 m, peu favorables (manque de perchoirs) existent entre certains couples et sont occupées alternativement par l'un ou par l'autre, ou par des individus non appariés. Cette tolérance relative ne permet pas, malgré tout, l'installation d'un couple supplémentaire (tentatives infructueuses observées).

La défense du territoire se réalise par quatre types de manifestations qui recouvrent également des comportements entre conjoints.

*Les cris.* — Les adultes se perchent bien en évidence (d'où l'importance de bons perchoirs), la tête et le plastron blanc très visibles jouant le rôle de signal. Cette démonstration de présence dissuasive est renforcée par un cri sonore, clameur qui a non seulement une fonction territoriale (Greenspan et Torrebueno, 1971), mais aussi de contact et de cohésion entre conjoints (émission en duo) ou de lien social en général. D'après les réactions observées, chaque adulte (et souvent l'oreille humaine) reconnaît la voix de son conjoint, de ses voisins habituels et d'individus étrangers.

*Les vols territoriaux.* — Quand un intrus ne s'éloigne pas aux seuls cris des occupants, une poursuite s'engage, qui semble plutôt une parade d'intimidation, et que nous appellerons vol territorial. Généralement court, il peut être précédé de changements de perchoirs où le propriétaire se rapproche de l'intrus en criant. Il peut, à l'extrême, impliquer les deux conjoints et se terminer par une véritable attaque.

Le degré d'agressivité territoriale pourrait être lié à l'état de faim de l'oiseau, donc à la quantité de nourriture. En effet il existe une corrélation inverse, bien que non significative, entre la fréquence des vols territoriaux et le nombre de pêches réussies, surtout dans les cinq premières heures de la journée (coefficient de rang de Spearman =  $-0,70$ ,  $p > 0,05$ ). Il est vrai que la fréquence des vols territoriaux dépend de celle des intrusions et donc en partie du degré de faim des intrus potentiels.

*Les vols planés.* — Aux heures chaudes les aigles pêcheurs s'élèvent en tournoyant, seuls ou par couples, et peuvent alors s'éloigner de leur territoire très haut pour se joindre en criant à d'autres adultes. Ils ne manifestent alors pas d'agressivité mais se livrent parfois à des parades. Ce comportement social joue sans doute un rôle dans la formation et le maintien des couples, dans la reconnaissance des adultes entre eux, des limites territoriales ou éventuellement de la vacance d'un territoire.

*Les changements de perchoirs.* — Le déplacement d'un arbre

à un autre, en vol bas, direct, peut avoir plusieurs motivations dont le choix d'un meilleur poste d'affût (quand l'oiseau pêche), le besoin de se rapprocher du jeune ou du conjoint et la nécessité de se manifester pour souligner l'occupation du territoire à un intrus.

Certains adultes sont manifestement plus agressifs que d'autres et tous n'ont pas les mêmes réactions face à des situations apparemment identiques. Ce polymorphisme comportemental contribuerait à la sélection des plus aptes (Wilson, 1975). On constate une certaine accoutumance des couples souvent dérangés qui finissent par devenir relativement tolérants après plusieurs intrusions successives. Ces exceptions sont assez fréquentes pour permettre le maintien d'une population flottante en excès, susceptible de combler rapidement les vides et donc indispensable à la stabilité de la population reproductrice.

Un intrus qui se pose sur un territoire peut être laissé en paix tant qu'il ne bouge pas et être poursuivi dès qu'il s'envole. J'ai vu deux fois un subadulte venir se poser sans provoquer de réaction près d'une femelle pendant que le mâle planait au loin, et se faire chasser brutalement au retour de celui-ci. Un immature, d'abord poursuivi, réussit à s'approprier un poisson apporté à un jeune par ses parents qui ne réagirent pourtant pas. Un oiseau en plumage adulte réussit même à demeurer une journée entière sur le territoire d'un couple en se faisant d'abord ravir sa pêche par leur jeune, puis il parvint à manger les restes du poisson apporté au petit par le mâle.

## 2) BUDGET TEMPS

*Cris.* — En moyenne le cri est émis au minimum 35 fois par jour et par individu chez les couples les plus isolés, sans jeunes. Sa fréquence augmente avec la présence de jeunes (agressivité territoriale) et avec la densité (contacts entre couples trop proches)

TABLEAU II

*Influence du nombre de jeunes élevés sur la durée (en minutes par jour et par adulte) des manifestations principalement liées à l'occupation et à la défense du territoire, chez dix couples d'aigles pêcheurs.*

Temps passé aux	Nombre de jeunes élevés		
	0	1	2
Cris	5	9	11
Vols territoriaux	4	10	12
Vols planés	26	49	61
Changements de perchoirs	2	3	4
Total	37	71	88

jusqu'à une moyenne quotidienne d'au moins 106 cris. Ces manifestations vocales occupent au total 4 à 11 minutes par jour, soit une moyenne d'environ 5 minutes pour les couples espacés sans jeunes et de 10 minutes pour les couples rapprochés avec jeunes. Or chaque cri s'accompagne d'un violent rejet de la tête en arrière et doit représenter une dépense énergétique non négligeable.

*Vols territoriaux.* — Selon qu'il a ou non un jeune à charge, un adulte passe en moyenne 11 ou 4 minutes par jour en vol de défense territoriale (tableau II), l'écart étant très significatif (test d'analyse de la variance de Friedman,  $P < 0,01$ , Siegel, 1956). La majorité de ces poursuites (66,5 %) ont lieu entre 10 et 15 h quand les aigles pêcheurs sont les plus mobiles et par conséquent les chances d'intrusion les plus élevées (fig. 1). Inversement les

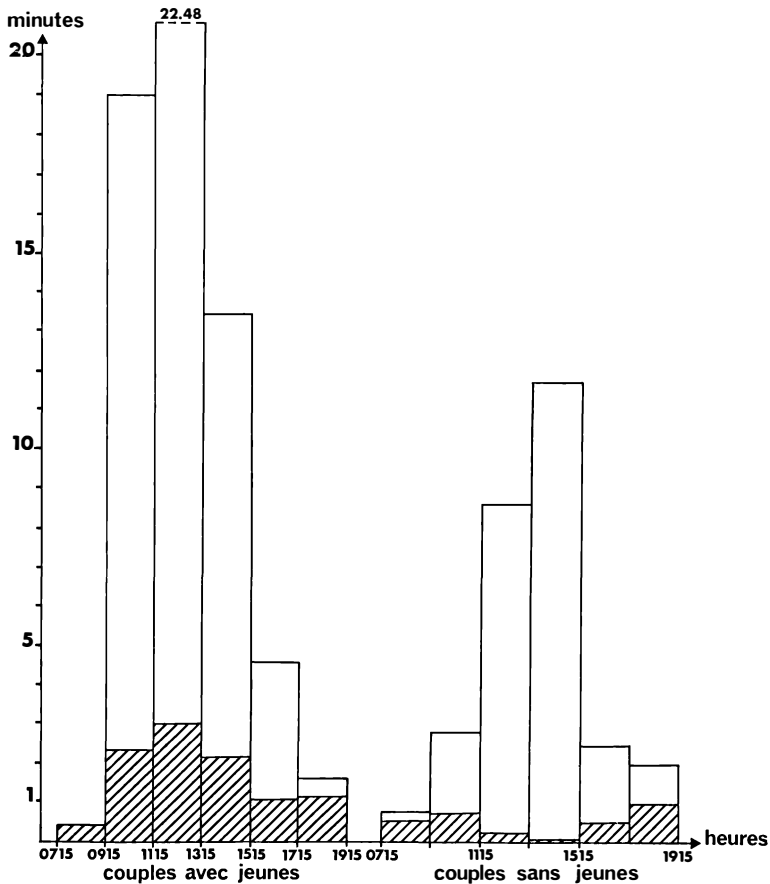


Figure 1. — Distribution journalière du temps passé par les Aigles pêcheurs adultes, par beau temps, en vol de défense territoriale (hachures) et en vol plané (blanc). Moyenne par individu en minutes par tranches de deux heures.

oiseaux volant peu par mauvais temps, ce type de vol y est trois fois moins fréquent que par beau temps.

*Vols planés.* — C'est encore aux heures chaudes, les plus favorables, qu'ont lieu la plupart des vols planés (87 % de 10 à 15 h). Ils durent en moyenne deux fois plus longtemps chez les couples avec des jeunes (52 minutes) que sans jeunes (26 minutes), différence très significative (test de Friedman,  $P < 0,01$ ). Alors que d'après les oiseaux identifiés les mâles chassent plus souvent les intrus que les femelles, les deux sexes se livrent au vol plané aussi souvent l'un que l'autre.

La fréquence et la durée de ces manifestations est fonction de la densité des aigles pêcheurs. Par beau temps l'ensemble des vols planés et territoriaux représente pour les adultes nourrissant un jeune, selon qu'ils habitent des zones à faible ou à forte densité, respectivement 47 et 79 minutes par jour (moyenne 63), contre 18 et 42 minutes pour ceux qui n'ont pas de jeune (moyenne 30). Ainsi, aux extrêmes, les couples isolés sans jeunes y passent quatre fois moins de temps que ceux qui élèvent des jeunes sur de petits territoires très contigus (22 contre 90 minutes, cris compris), les différences étant toutes significatives (test de Friedman,  $P < 0,05$ ).

*Changements de perchoirs.* — Les 628 changements de place notés sont répartis uniformément sans différence significative ni au cours de la journée, ni entre beau et mauvais temps. La moyenne horaire individuelle de un changement de perchoir (entre 5 et 12 secondes de vol battu-glissé), soit 2 mn par jour, augmente un peu chez les couples nourrissant un jeune (3 mn au total) et plus encore (jusqu'à 4 mn) chez ceux qui ont un petit territoire (voisins très proches).

La faible mobilité des aigles pêcheurs, comparée à beaucoup de petits rapaces, traduit sans doute la dépense d'énergie relativement importante que constitue chez eux le vol battu, d'où le développement des postures et des cris.

## II — PÊCHE

### 1) RÉGIME ALIMENTAIRE

60 captures par des adultes ont pu être identifiées. Il s'agissait uniquement de poissons : 48 tilapias (*Tilapia sp.*), 26 de taille faible (cf. ci-dessous) et 22 assez gros ; 6 silures (*Siluridae*) de taille moyenne ; 6 poissons d'autres espèces. En outre les restes de 93 poissons trouvés sous les perchoirs favoris de certains aigles pêcheurs se répartissaient en 48 silures (*Clarias*, *Bagrus*, etc.), souvent de forte taille : 40 *Tilapia*, 3 *Haplochromis* et 2 indéterminés.

La prédominance des silures dans ce second échantillon provient de leurs restes osseux plus résistants que ceux des autres espèces.

Je n'ai jamais vu d'adultes sur un cadavre de mammifère comme c'est le cas des immatures. En revanche, la façon dont beaucoup de captures sont effectuées (lentement, juste en surface, prise ne remuant pas) laisse penser qu'une partie au moins des poissons pêchés sont malades ou morts. J'ai même vu un adulte ramasser un poisson échoué sur la rive.

Les tailles des tilapias pêchés, estimées à vue lors des captures et mesurées sur les restes trouvés, furent réparties en deux classes. Cent prises au filet des pêcheurs locaux assimilables à la classe inférieure mesuraient 20 à 26 cm de long et pesaient 200 à 390 g ( $\bar{x} = 275$  g) contre 26,5 à 30 cm et 395 à 550 g ( $\bar{x} = 485$  g) pour 100 spécimens de la taille supérieure.

Le poids moyen des tilapias pêchés ici par les aigles pêcheurs semble donc inférieur à 400 g, mais les silures (d'après 5 individus pris au filet dont les têtes étaient de taille analogue aux restes trouvés sous les perchoirs) sont sensiblement plus lourds (0,5 à 1 kg).

Le poids moyen des tilapias pêchés par les aigles pêcheurs est de 0,39 à 2,95 kg (Jubb, 1968 ; Junor, 1968 ; Tomkinson, 1975). L'oiseau transporte difficilement les poissons de plus de 1 kg (Whitfield et Blaber, 1978) et doit ramener à la nage ceux de 3 kg qu'il ne sort de l'eau que si la capture est faite près du rivage.

L'Aigle pêcheur (Behr, 1968 ; Bell Cross, 1974 ; Brown, 1976 ; Steyn, 1973 ; Whitfield et Blaber, 1978), comme les pygargues holarctiques (Bent, 1961 ; Brown et Amadon, 1968 ; Erskine, 1968 ; Willgoos, 1961) parasite volontiers les grands oiseaux piscivores (*Ardeidae*, *Pelecanus*, *Ibis*, *Pandion*). Ce kleptoparasitisme représente une dépense énergétique importante (attaques et poursuites en vol battu) pour un faible taux de réussite (31 % sur 16 cas suivis). Le harcèlement systématique des aigles pêcheurs pourrait expliquer la rareté des balbuzards (*Pandion haliaetus*) hivernant ici (cf. Ogden, 1975). Enfin, il n'y avait pas dans le secteur étudié de colonies d'oiseaux d'eau, source occasionnelle de nourriture pour ce rapace (obs. pers. au Rwanda par exemple).

## 2) MODALITÉS

La technique préférée de l'Aigle pêcheur est l'*affût* depuis un perchoir élevé au bord de l'eau, d'où il s'élançe pour plonger sur un poisson repéré à une distance le plus souvent comprise entre 10 et 100 m. C'est dire à quel point les postes d'affût bien situés sont nécessaires. Une falaise de terre ou un gros buisson peuvent être utilisés en l'absence d'arbres ou de grandes euphorbes, perchoirs habituels.

Quand l'affût ne donne pas de résultat, les aigles pêcheurs pratiquent le *vol de pêche* ou vol d'exploration au-dessus de l'eau. Par conditions peu favorables (temps frais et calme), l'oiseau



utilise surtout le vol battu assez bas, qui dure rarement plus d'une à trois minutes, ce vol actif entraînant une grande dépense énergétique pour ces gros oiseaux à ailes larges. Par temps chaud ou venteux le rapace monte en tournoyant au-dessus de la berge (alors d'autant plus propice que sa pente est forte), puis part au-dessus de l'eau en vol glissé. Ce vol, qui doit n'entraîner qu'une faible dépense énergétique, dure parfois jusqu'à 10-12 minutes, l'oiseau décrivant un large demi-cercle avant de revenir se poser.

Les poissons sont capturés très près de la surface. En cas de prise, l'Aigle pêcheur regagne la rive la plus proche. Si la prise est trop grosse il la traîne sur l'eau, la ramène à la nage ou même l'abandonne.

Les aigles pêcheurs du chenal de Kazinga, limités par les couples de la rive opposée souvent située à moins d'un kilomètre, font des circuits de 200 à 300 m de rayon, s'éloignant rarement à plus de 500 à 600 m de la rive. D'après la longueur des territoires (Thiollay et Meyer, 1978), chaque couple effectue la plupart de ses captures sur une surface de 5 à 10 hectares et rayonne au total sur 50 à 80 ha au maximum. Aucun autre grand rapace ne semble avoir de terrain de chasse aussi restreint. Ces valeurs étonnantes sont confirmées par la densité de l'espèce sur deux lacs isolés en forêt, juste au sud de notre zone d'étude (Maramagambo forest) : 5 couples sur un lac de 45 ha et 39 couples sur un autre de 320 ha, soit 8 à 9 ha d'eau par couple.

Cependant les adultes installés au bord du lac (40 km de large) s'éloignent davantage de la berge. La durée de leurs vols de pêche est en effet de 1 à 11 minutes (en moyenne 3,8) contre 0,3 à 4 mn (moyenne 1,3) pour ceux du chenal. La pression des couples voisins joue donc un rôle limitant, bien que la richesse relative en poissons des zones côtières intervienne peut-être aussi.

### 3) FRÉQUENCE ET SUCCÈS DES DEUX MODES DE PÊCHE

On appellera ici pêche ou capture toute prise effective et attaque ou tentative de pêche, tout plongeon ou piqué jusqu'à la surface de l'eau, sans capture. Les descentes seulement amorcées ne sont pas prises en considération.

Au total, 45 % des pêches sont tentées depuis un poste d'affût sur la berge et 55 % au cours de vols au-dessus de l'eau. Cette proportion varie selon l'heure, le temps et les oiseaux. Toutes catégories d'individus réunis, 71 % des attaques sont faites depuis un perchoir le matin (avant 11 h 15), 62 % en milieu de journée et seulement 15 % en fin d'après-midi (après 15 h 15). Par beau temps, 43 % des attaques sont menées d'un affût, contre 60 % par mauvais temps. Sur l'ensemble de la journée les adultes nourrissant des jeunes effectuent 35 % seulement de leurs attaques depuis un perchoir, contre 55 % pour ceux qui n'ont pas de jeunes.

Toutes ces différences sont significatives (tests  $\chi^2$ ,  $P < 0,05$ ). La pêche à l'affût est donc préférée, surtout le matin et par mauvais temps, quand les conditions de vol sont les moins favorables. Le surcroît de poisson nécessité par l'alimentation des jeunes est obtenu essentiellement au vol et en fin de journée, après des heures d'affût insuffisamment fructueuses.

Toutes catégories confondues, le taux de succès des attaques menées depuis un perchoir (66 %) est supérieur ( $P < 0,05$ ) à celui des plongeurs effectués en vol de pêche (54,9 %). En fait, les premières sont faites près du bord où la profondeur est généralement faible et les captures peut-être plus faciles. Le taux de réussite des attaques depuis un arbre (tabl. III et IV) est significativement plus élevée qu'en vol, aussi bien en début qu'en fin de journée, pour des adultes nourrissant ou non des jeunes, par beau comme par mauvais temps (test d'analyse non paramétrique des variances, Siegel, 1956,  $P < 0,05$ ).

Les attaques menées depuis un poste d'affût sont très significativement moins fructueuses entre 11 et 15 h ( $P < 0,01$ ), que celles menées en début et fin de journée. Il n'y a pourtant pas de différence dans le taux de succès des tentatives faites en vol au cours de la journée par beau temps.

Si l'on groupe les deux types de chasse, les attaques matinales sont plus réussies (63,2 % des cas) que celles de milieu et fin de journée (49 à 50 %,  $P < 0,05$ ), en raison surtout de l'augmentation dans l'après-midi des pêches au vol, moins fructueuses. Les adultes qui n'ont pas de jeunes réussissent moins souvent leurs attaques,

TABLEAU III

*Nombre total de tentatives de pêche suivies, taux de succès global et nombre moyen de captures par adulte au cours des trois principales périodes de la journée (sur dix couples d'aigles pêcheurs régulièrement observés).*

	Beau temps						Mauvais temps		
	Couples avec jeunes			Couples sans jeunes					
	Attaques observées	Taux de réussite	Captures par 4 heures	Attaques observées	Taux de réussite	Captures par 4 heures	Attaques observées	Taux de réussite	Captures par 4 heures
aube à 11 h 15	19	58 %	0,50	17	64 %	0,40	6	67 %	0,20
11 h 15 à 15 h 15	11	55 %	0,21	10	30 %	0,11	1	100 %	0,25
15 h 15 à nuit	30	50 %	0,55	13	46 %	0,17	10	70 %	0,67
Total	60	53 %	1,26	40	50 %	0,68	17	70 %	1,12

TABLEAU IV

*Taux de réussite des pêches, en pourcentage du nombre de captures par rapport aux attaques, dans différentes circonstances.*

Pêches	Tranches horaires			Beau temps		Mauvais temps
	Avant 11 h 15	11 h 15 à 15 h 15	Après 15 h 15	Adultes avec jeunes	Adultes sans jeunes	
en affût	70,4	46,7	87,5	63,6	59,1	100
au vol	45,5	57,1	42,2	43,9	38,9	75

quels que soient l'heure ou le mode de pêche, que ceux qui ont un jeune à nourrir. Bien que la différence soit faible et non significative, ceci semblerait indiquer que les adultes reproducteurs sont de meilleurs pêcheurs ou que leurs conditions de pêche sont plus favorables. Le tableau V montre que :

- la fréquence des vols de pêche est plus élevée chez les adultes nourrissant un jeune que chez ceux dépourvus de jeunes (par beau temps, respectivement 10,3 et 3,7 vols par jour) ;
- la durée moyenne des vols de pêche est également supérieure chez les adultes qui nourrissent au moins un jeune (166 secondes) que chez les autres (118 secondes) ;
- la durée totale des vols de pêche est ainsi quatre fois plus élevée chez les adultes nourrissant un jeune que chez les autres (29 contre 7 minutes par jour) ;

TABLEAU V

*Durée, en minutes et secondes, des vols de pêche d'adultes au cours des trois périodes principales de la journée, chez dix couples d'aigles pêcheurs surveillés.*

		Durée totale des vols			Durée moyenne d'un vol		
		avant 11 h 15	11 h 15 à 15 h 15	après 15 h 15	avant 11 h 15	11 h 15 à 15 h 15	après 15 h 15
Beau temps	avec jeunes	6.07	5.43	16.51	1.59	2.35	3.21
	sans jeunes	1.57	1.30	3.43	1.43	2.00	2.07
Mauvais temps		1.16	3.33	3.22	0.50	5.48	3.00

- la fréquence des vols de pêche augmente du début à la fin de la journée de 63 % et 54 % chez les deux catégories d'adultes, de même que leurs durées moyenne et totale. Cet accroissement du nombre ou de la longueur des vols de pêche est plus importante chez les adultes nourrissant des jeunes ;
- par mauvais temps la fréquence et la durée totale des vols de pêche est plus faible que par beau temps, mais non leur durée moyenne.

#### 4) BUDGET TEMPS

Contrairement aux vols de pêche, le temps passé à l'affût n'est pas mesurable, aucun critère ne permettant de toujours reconnaître ce comportement. On peut toutefois penser qu'une bonne partie du temps passé par les oiseaux posés, apparemment à ne rien faire, est en fait consacré à une surveillance au moins intermittente du plan d'eau. Si tel est le cas, la disproportion entre le temps passé par jour à la pêche au vol (moins d'une demi-heure) et à l'affût (6 à 8 heures probablement) pour un nombre de captures inférieur à l'unité dans les deux cas (tabl. III et VI) montre que le succès de la pêche au vol par unité de temps est bien plus élevé que celui de l'affût.

La courbe journalière des captures (fig. 2) montre deux maximums, l'un en début de matinée, l'autre en fin d'après-midi, plus marqué chez les adultes nourrissant des jeunes. Elle correspond aux prises des pêcheurs locaux qui, dans les mêmes secteurs,

TABLEAU VI

*Influence du nombre de jeunes élevés sur l'importance de la pêche au vol chez les aigles pêcheurs : valeurs par adulte et par jour.*

	Nombre de jeunes élevés		
	0	1	2
Durée totale des vols de pêche (en minutes)	7	27	37
Durée des transports et transferts de proies (en minutes)	1	3	4
Durée des repas, boisson et bains (en minutes)	29	16	17
Nombre de captures en vols de pêche	0,24	0,62	0,92
Nombre de captures d'un poste d'affût	0,44	0,58	0,59
Nombre total de pêches	0,68	1,20	1,51

pêchent au filet mobile à la même distance des rives. Ces derniers parlent de migrations quotidiennes des poissons qui s'éloigneraient des rives et de la surface aux heures chaudes. Le rythme de pêche des aigles pêcheurs serait donc adapté aux périodes d'accessibilité des proies.

Le mauvais temps ne dure jamais une journée entière à la saison étudiée. Toute comparaison avec les conditions météorologiques normales doit donc se faire sur la base de moyennes horaires. Par beau temps, un adulte capture 0,08 poisson par

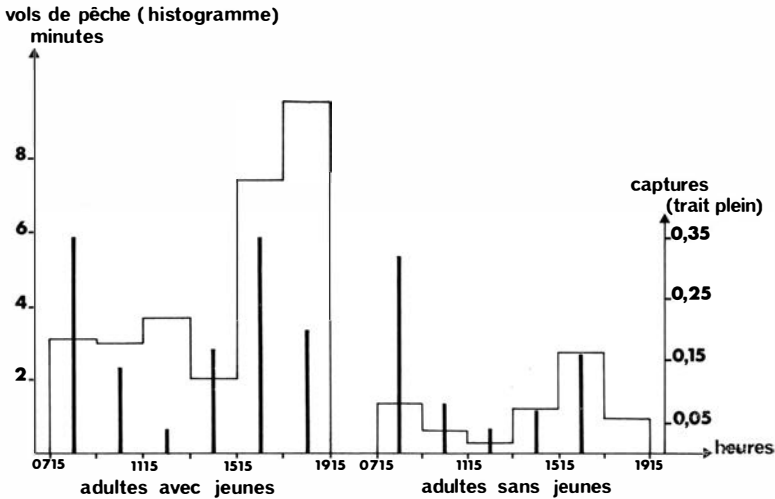


Figure 2. — Durée moyenne des vols de pêche et nombre moyen de prises d'un affût ou en vol, par individu et par période de deux heures au cours de la journée, dans une population d'aigles pêcheurs.

heure, contre 0,09 par mauvais temps, différence non significative (test t,  $p > 0,1$ ). Pas plus que chez le Balbuzard *Pandion haliaetus* (Green, 1976 ; Stinson, 1978), le mauvais temps n'affecte le nombre global de captures, même si le succès de la pêche, surtout au vol, diminue sensiblement (Grubb, 1977).

##### 5) AUTRES ACTIVITÉS

Sous la rubrique « défense territoriale » nous avons inclus, faute de toujours pouvoir les distinguer, des comportements qui relèvent en fait des liens entre conjoints (cris, déplacements). La rubrique « pêche » comprend certaines relations interspécifiques (parasitisme) ou familiales (apports de proies). Le « repos » enfin, qui groupe aussi, en fait, des activités inséparables les unes des autres (surveillance du territoire, affût et même toilette), occupe la majeure partie de la journée (fig. 3). Il ne reste plus alors que

les repas et activités annexes (choix d'un perchoir commode, déplacement, pour éviter le quémandage du conjoint ou du jeune, boisson, bain) qui occupent 16 minutes par jour chez les adultes nourrissant des jeunes contre 29 minutes chez les autres. Cette augmentation significative ( $p < 0,05$ ) indiquerait que les premiers

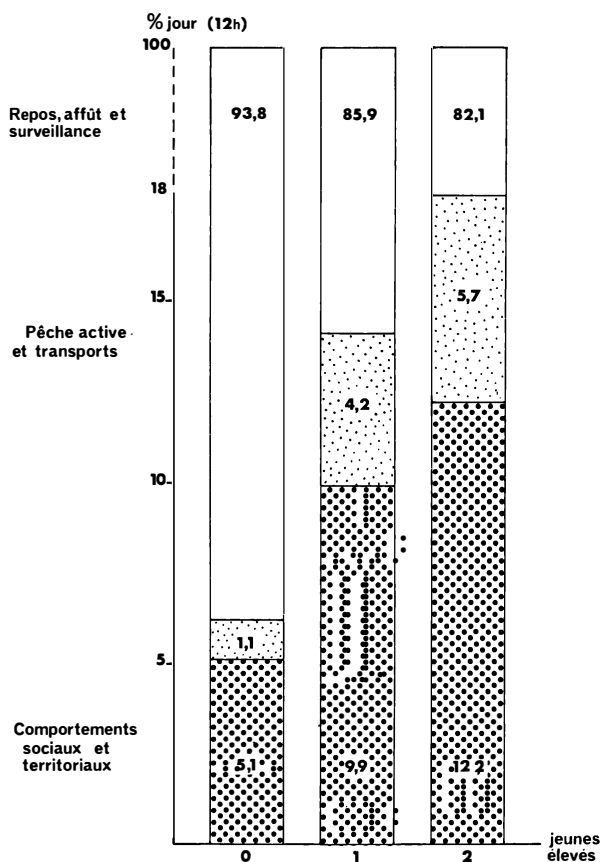


Figure 3. — Récapitulation du temps consacré par les aigles pêcheurs adultes aux principaux types d'activités en fonction du nombre de jeunes élevés (en pourcentage des douze heures du jour).

tendent à limiter les pertes de temps, bien que l'économie paraisse faible.

Nous n'avons envisagé que l'activité moyenne des deux sexes. Or d'après les périodes d'observation où la détermination du sexe était certaine, le mâle couvrait encore 75 % des besoins de la progéniture, 40 % de ceux de la femelle et assurait la majeure partie de la défense territoriale active.

### III — BILANS ÉNERGÉTIQUES

#### 1) CONSOMMATION JOURNALIÈRE

L'addition du nombre de captures par tranches horaires (tabl. III) donne une pêche totale de 2,5 poissons par jour pour les couples élevant des jeunes, et 1,3 pour les couples inoccupés. En considérant que la consommation moyenne d'un jeune volant est identique à celle d'un adulte (Ricklefs, 1974) et en tenant compte de la proportion des familles de 1 et 2 jeunes surveillées, on obtient une consommation individuelle moyenne de 0,78 poisson par jour dans les familles avec jeunes, contre 0,68 chez les autres. Les couples qui ont pu être suivis une journée entière (14 cas ci-dessous) montrent une consommation moyenne de 0,65 poisson/jour/individu, jeunes compris :

- couples sans jeune : les deux adultes ne font aucune prise de la journée (un cas) ; le mâle pêche un *Tilapia* et la femelle rien (deux cas) ; les deux adultes prennent chacun un poisson dans la matinée (quatre cas) ;
- couples avec un jeune : aucune pêche de la journée (un cas) ; un seul petit poisson pêché par le mâle mais surtout mangé par le jeune (un cas) ; le mâle seul pêche deux poissons (un cas) ; chaque adulte pêche un poisson et en donne une part au jeune (un cas) ; quatre prises au total par les deux adultes (un cas) ;
- couple avec deux jeunes : aucune pêche malgré de nombreux essais (un cas) ; cinq poissons assez petits capturés par les deux adultes (un cas).

En estimant à 400 g le poids moyen des poissons capturés on obtient une consommation de 312 ou 272 g par adulte et par jour, selon qu'il nourrit ou non un jeune, soit 11,1 à 9,7 % du poids individuel moyen. Toutefois, d'après les restes habituellement non consommés (parties osseuses, parfois viscères) et le contenu des pelotes rejetées, près de 20 % du poids vif des poissons n'est pas assimilé. Ces estimations correspondent à celles de Plage (1974) et Stowell (1958). Brown (1976) au Kenya estime la consommation quotidienne d'un adulte à 130-140 g de poisson, valeur sans doute plus proche de la réalité, notre poids moyen des captures étant probablement trop élevé. Faute de pouvoir calculer les consommations respectives des mâles, femelles et jeunes (les proies étant souvent partagées), on attribuera la même consommation à chaque membre de la famille, bien que leurs poids (dimorphisme sexuel) et leurs degrés d'activité (élevé chez le mâle, réduit chez le jeune) soient fort différents.

#### 2) DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES

Nous partirons du taux de métabolisme basal (BMR), dépense minimale d'un oiseau dormant à jeun dans une ambiance de thermo-neutralité (King, 1974). Sa valeur dépend du poids de l'oiseau (Kendeigh, 1970) et s'établit pour les non-passereaux à  $0,0193 W^{0,734}$ , où W est le poids en grammes (Aschoff et Pohl, 1970 ; Ricklefs, 1974). Le poids moyen d'un Aigle pêcheur a été

calculé d'après la demi-somme des extrêmes de poids des deux sexes (Brown et Amadon, 1968), soit 2800 g. La dépense métabolique moyenne de base (BMR) serait donc de 6,543 kcal/heure.

Nous adopterons comme taux multiplicateurs du métabolisme basal les coefficients classiques (Gessaman, 1973 ; King, 1974 ; Wakeley, 1978). Le repos nocturne équivaut à 1,23 BMR, la température étant proche de la thermo-neutralité, les mouvements rares et les fonctions digestives peu importantes. Le repos diurne, auquel s'ajoutent l'affût, la surveillance du territoire, les toilettes, les repas, les bains et la boisson est estimé à 1,7 BMR, les courtes périodes de mouvement étant négligées. L'ensemble des vols a été estimé à 12 BMR (Hart et Berger, 1972 ; Tucker, 1974). En effet le vol plané exige moins d'effort que le vol battu (jusqu'à 23 fois moins, Pennycuik, 1972) chez les rapaces à ailes larges (de l'ordre de 17 BMR, Wakeley, 1978) qui emploient un mélange des deux.

Ricklefs (1974) donne pour valeur énergétique moyenne des poissons (5 espèce non précisées) 5,29 kcal/g de poids sec et une teneur en eau de 73,1 %. L'énergie ingérée serait ainsi de 355 et 309 kcal/adulte/jour, selon qu'ils élèvent ou non des jeunes. On voit donc (tabl. VII) que la pêche couvre juste les dépenses énergétiques des aigles pêcheurs, surtout dans le cas de ceux qui ont un jeune à charge. Or ces valeurs sont peut-être trop élevées car les tables de la F.A.O. (1970) indiquent, pour les tilapias, une valeur énergétique moyenne de 4,50 kcal/gramme de poids sec (déchets non compris) et une teneur de 78 % d'eau. Dans ces

TABLEAU VII

*Dépense énergétique journalière d'un Aigle pêcheur par beau temps en fonction de l'âge et du succès de la reproduction.*

	Adulte						Immature	
	0 jeune		1 jeune		2 jeunes			
	Durée (heures)	Energie (kcal.)	Durée (heures)	Energie (kcal.)	Durée (heures)	Energie (kcal.)	Durée (heures)	Energie (kcal.)
Repos nocturne (1,24 BMR)	12	97,36	12	97,36	12	97,36	12	97,36
Activité diurne perchée (1,7 BMR)	11,25	125,13	10,47	116,42	10,03	111,61	7,83	87,09
Vols divers (12 BMR)	0,75	58,88	1,53	120,36	1,97	154,36	4,17	327,41
Dépense journalière totale	24	281,37	24	334,15	24	363,33	24	511,86
Energie ingérée (kcal.)	309,65		364,29		341,52			
Proportion dépensée de l'énergie obtenue	90,87 %		91,73 %		106,38 %			



conditions l'énergie ingérée par les aigles pêcheurs ne serait plus que de 247 et 215 kcal/adulte/jour et ne couvrirait pas les dépenses telles qu'elles ont été calculées.

Bien qu'il subsiste une assez large marge d'incertitude à tous les niveaux de ces estimations, celles-ci montrent néanmoins que la pêche des adultes nicheurs couvre juste les besoins familiaux (alors que pour y réussir elle doit se prolonger parfois tard dans la journée).

### 3) INFLUENCE DE LA REPRODUCTION

L'élevage des jeunes représente souvent une dépense énergétique considérable malgré l'abondance accrue de la nourriture à la saison de nidification. Les passereaux passent alors 80 à 100 % de la journée à collecter la nourriture nécessaire (Verner, 1965).

Les tableaux II et VI donnent le temps passé en moyenne par chaque adulte, selon qu'il nourrit 0, 1 ou 2 jeunes volants, aux deux principales activités qui augmentent en cas de reproduction réussie : la défense territoriale et les vols de pêche. Ensemble, elles occupent chez les couples qui élèvent respectivement 1 et 2 jeunes, 56 et 84 minutes de plus par jour que chez les adultes sans jeunes. Ceci représente par rapport à ces derniers une perte de temps supplémentaire de 7,8 et 11,7 % des 12 heures d'activité quotidienne, la différence étant plus significative entre 0 et 1 jeune ( $P < 0,01$ ) qu'entre 1 et 2 jeunes ( $P < 0,05$ , test U de Mann Whitney). Il s'agit là des activités les plus coûteuses en énergie et, d'après les calculs précédents, l'élevage d'un et deux jeunes correspond à un surcroît de dépense de 53 et 82 kcal/jour/adulte respectivement. Or l'augmentation moyenne de la consommation d'un adulte nourrissant un ou deux jeunes, par rapport à un congénère non reproducteur, est respectivement de 54 et 32 kcal, accroissement inférieur à celui de la dépense énergétique. On voit à quel point la nidification est coûteuse et la taille des nichées vite limitée à 2 jeunes en raison du déficit énergétique qui apparaît alors.

Le temps de vol supplémentaire est aussi proportionnel à la densité des couples qui, nous l'avons vu, augmente la fréquence des conflits territoriaux, réduisant ainsi le succès de la reproduction (Thiollay et Meyer, 1978). La durée journalière totale des manifestations territoriales actives et des vols de pêche est ainsi de 30 mn pour les adultes sans jeune dans une zone à faible densité, mais de 146 mn pour ceux nourrissant des jeunes dans des secteurs à forte densité. La différence, qui représente plus de 16 % de la durée d'activité journalière est très significative ( $P < 0,001$ , test U de Mann Whitney). Elle se traduit par une dépense énergétique de 152 kcal, équivalente à celle d'un oiseau perché pendant plus de 13 heures, et un accroissement de 54,8 % de la dépense quotidienne (tabl. VII). Chez les passereaux, par exemple, le nourrissage de 3 jeunes demande une augmentation

du temps de vol de 22 % par rapport à l'élevage de 2 jeunes (Walsberg, 1978) et la défense territoriale augmente de 17 % la dépense énergétique (Carpenter et Mac Millen, 1976).

Si on admet que chaque adulte nourrit également les jeunes et si ceux-ci mangent autant que les adultes, la consommation quotidienne individuelle est respectivement de 0,68, 0,80 et 0,75 poisson, selon que la famille comprend 0, 1 ou 2 jeunes. L'augmentation de la consommation moyenne en présence d'un jeune peut provenir d'une dépense énergétique accrue des adultes et, mais c'est peu probable, d'une consommation supérieure du jeune qui utilise moins complètement les poissons que ses parents. La diminution de cette consommation dès le deuxième jeune laisserait encore penser que les adultes atteignent alors la limite de leurs possibilités de ravitaillement.

La majorité des pêches supplémentaires nécessitées par l'alimentation des jeunes sont effectuées au vol. En passant de 0 à 2 jeunes nourris, le nombre de captures réalisées en vol augmente de 283 %, mais celles faites d'un affût seulement de 34 %. Autrement dit, la proportion des captures effectuées au cours des vols de pêche passe de 35 à 61 %.

On peut estimer que les adultes dépourvus de jeunes sont en affût effectif environ 6 heures par jour et ceux qui ont des jeunes 8 heures. Ainsi la réussite de la chasse à l'affût serait de 0,073 capture par heure. Celle de la pêche au vol est en revanche vingt à vingt-huit fois supérieure : 2,06 captures par heure chez les adultes sans jeunes, 1,38 et 1,49 chez ceux qui ont 1 et 2 jeunes. Le taux de réussite décroît quand le temps de vol augmente, peut-être parce que les adultes poussés par les besoins des jeunes n'ont plus le loisir de concentrer leurs efforts aux meilleurs moments.

Une minute d'affût représente une dépense énergétique de 0,185 kcal et une minute de vol de pêche 1,309 kcal, soit sept fois plus. L'énergie moyenne dépensée par capture (cf. tabl. VII) serait donc de 151 à 153 kcal par la méthode de l'affût, contre 43,6 à 63,3 kcal en pêche au vol selon que les adultes ont aucun ou un jeune à nourrir. En définitive, tous modes de chasse confondus, les adultes dépensent 111,6, 103,6 ou 91,0 kcal par capture selon qu'ils ont 0, 1 ou 2 jeunes. Il est donc remarquable que plus les besoins augmentent plus les adultes font appel à une technique de pêche plus rentable qui a pour effet de réduire globalement l'énergie dépensée par capture. Ainsi l'augmentation de 122 % du nombre de prises nécessaires à l'élevage de 2 jeunes correspond à un accroissement de la dépense énergétique pour la chasse de 81 % (75,9 à 137,4 kcal/jour/adulte). Ce meilleur rendement de l'utilisation du rapport temps/énergie confirme les résultats de Wakeley (1978) et les prévisions théoriques de Norberg (1977).

#### IV — COMPORTEMENT DES IMMATURES

##### 1) DISTRIBUTION ET RAPPORTS INTRASPECIFIQUES

La totalité des berges est occupée par des couples très territoriaux. En principe les immatures, oiseaux de 1 à 4 ans, n'ont pas accès à l'eau, milieu pourtant indispensable à leur survie. De fait, ils sont constamment chassés d'un endroit à l'autre par les adultes cantonnés et on voit rarement deux jours de suite le même jeune dans le même secteur. L'un d'eux, reconnaissable aux bigarrures particulières de son plumage fut repéré, à 6 heures d'intervalle en deux points distants de 17 km, puis les jours suivants en trois localités espacées de plusieurs kilomètres. Cette mobilité contraste avec le rayon d'action des adultes qui dépasse rarement un kilomètre.

Sur 102 cas où un immature se posa en vue d'un adulte à l'intérieur d'un territoire, il provoqua 76 fois une réaction agressive (cris répétés, vol dans sa direction ou poursuite) l'obligeant à s'éloigner. Dans le dernier quart des observations l'intrus fut momentanément toléré. S'il tente de pêcher ou s'il est en vol de pêche manifeste, il est beaucoup plus souvent chassé que s'il se pose sans comportement particulier (92 % des cas, contre 53 %, test  $\chi^2$ ,  $P < 0,01$ ). S'il ne fait que survoler un territoire il provoque au plus les cris des propriétaires.

Il est cependant curieux que les adultes semblent tolérer plus facilement un immature de première année (plumage brun) quand ils ont eux-mêmes un jeune et qu'ils tolèrent mieux un oiseau en plumage presque adulte quand ils n'ont pas de jeune. Est-ce dû à une confusion avec leur progéniture dans le premier cas, et à un relâchement des liens matrimoniaux après l'échec de la nidification dans le second ? Peut-il s'agir d'un jeune de l'année précédente comme parfois chez le Pygargue américain (Sherrod *et al.*, 1977) ?

Les immatures se distinguent par leur discrétion : ils crient exceptionnellement et planent rarement haut, du moins avec des adultes ou au-dessus des rives. Ils se tiennent souvent à quelques centaines de mètres de l'eau, hors de vue des adultes cantonnés. Quand ils ont une proie, ils tendent à manger au sol, cachés sous les arbres. Cette circonspection réduit sans doute les attaques dont ils sont l'objet.

L'agressivité des adultes empêche les immatures de se familiariser avec une zone de pêche particulière (facteur important de réussite), ce qui aggrave leur inexpérience. Ils ont surtout accès aux secteurs où les adultes sont très espacés, zones a priori moins favorables. La sélection des futurs reproducteurs, dans cet habitat saturé, est donc très rigoureuse.

## 2) NOURRITURE ET MODES DE CHASSE

Des immatures ont été vu capturant ou mangeant une proie 8 fois (dont 5 au cours des 58 heures de surveillance, soit une prise par jour en moyenne) : 3 poissons pêchés, 1 poisson ramassé mort, 2 poissons volés à un jeune non indépendant et 2 cadavres en savane (Buffle et Hippopotame). Ils pêchent comme les adultes à l'affût ou en vol, mais, souvent dérangés, ils changent de place beaucoup plus fréquemment et sur de bien plus longues distances.

Leur difficulté à pêcher, faute d'expérience, mais surtout d'emplacements tranquilles et favorables, explique leurs tendances à parasiter les jeunes encore nourris ou même des adultes de leur espèce. De tels cas ont été signalés chez l'espèce africaine (Brown, 1960 ; Whitfield et Blaber, 1978), américaine (Sherrod *et al.*, 1977) et européenne (Willgohs, 1961). De même on voit souvent les immatures, mais presque jamais les adultes, autour des cadavres de mammifères, en compagnie des vautours, très dominants. Cette dépendance des immatures à l'égard des charognes a aussi été soulignée chez les autres espèces du même genre.

## 3) BUDGET ÉNERGÉTIQUE

Un immature consacre en moyenne 55 minutes par jour à des vols de pêche ou autour de sources de nourriture (charognes, parasitisme) et 195 minutes à des vols divers (déplacements, exploration), soit six fois plus qu'un adulte sans jeune (tabl. VII). La dépense énergétique journalière, calculée comme précédemment, serait donc de 511 kcal, soit 82 % de plus qu'un adulte sans jeune. Or il est improbable, en raison des difficultés qu'ils éprouvent à pêcher, que leur consommation soit très supérieure à celle des adultes. Malgré la marge d'incertitude des estimations, ils ont donc de fortes chances de dépenser souvent plus d'énergie qu'ils ne peuvent en obtenir. Un tel déficit, dû à l'intolérance territoriale des adultes, doit être un facteur de mortalité expliquant le taux de survie des immatures d'autant plus faible que la population est saturée (dans cette population 83 % des jeunes émancipés disparaissent avant leur maturité sexuelle, Thiollay et Meyer, 1978).

## DISCUSSION

En dépit de conditions écologiques apparemment optimales le coût énergétique de la reproduction dans la population de grands rapaces étudiés ici est élevé. La comparaison de couples avec et sans jeunes à charge montre que, contrairement aux apparences, les adultes ne capturent pas à volonté et ne peuvent donc augmenter le nombre de leurs pêches au-delà d'une limite susceptible de fixer la taille maximale de la nichée. L'élevage des jeunes s'accompagne en effet d'un accroissement des activités

les plus coûteuses en énergie : doublement des dépenses liées au maintien des liens familiaux ou à la défense du territoire et quadruplement du temps alloué à la pêche active (fig. 3). Pour un, puis deux jeunes élevés, le temps de vol quotidien augmente ainsi au total de 124 et 187 % respectivement, chaque adulte passant 14,1 et 17,9 % des douze heures du jour à voler, contre 6,2 % quand il n'a pas de jeune. Ceci représente une augmentation de la dépense énergétique individuelle globale de 19 % et 29 % sur vingt-quatre heures. Les adultes chargés d'une nichée la compensent par une consommation plus élevée, mais moins rapide que l'augmentation des dépenses et un déficit énergétique apparaît quand la famille atteint deux jeunes.

On retrouve ainsi la théorie de Lack (1954, 1966) : les adultes élèveraient autant de jeunes qu'ils peuvent en nourrir ; le succès de leur reproduction serait donc limité par la quantité de nourriture disponible (ou accessible) et par leurs capacités de chasse ; la sélection naturelle aurait favorisé une taille de ponte n'excédant pas ce seuil. La formation des œufs elle-même serait liée aux ressources alimentaires, puisque la femelle de l'Aigle pêcheur dépend avant la ponte des apports du mâle, comme chez la plupart des rapaces (Brown et Amadon, 1968).

La pêche à l'affût a un taux de succès insuffisant pour couvrir à elle seule les besoins d'une famille dans les douze heures du jour. Plus fructueuse, la pêche au vol procure le complément nécessaire, mais, très coûteuse, elle atteint vite sa limite de rentabilité quand la densité du poisson accessible diminue. Les adultes optimisent leur dépense énergétique par l'emploi d'une stratégie de chasse plus efficace. A l'abondance brute des proies se substitue la notion au moins aussi importante d'accessibilité, de temps disponible pour la chasse et de capacités de chasse des adultes. Ceux-ci passent toujours plus de 80 % du jour posés, immobiles. Même s'ils se livrent alors à une nécessaire surveillance, cette « activité » équivaut à un quasi-repos. Est-ce un réel besoin ? L'oiseau ne peut-il la raccourcir au profit d'un effort de pêche supplémentaire ? Le vol est-il plus « fatiguant » que les estimations le laissent penser ? Le fait est que ce comportement est commun à beaucoup de grands rapaces, surtout tropicaux.

La période de nidification dure près de huit mois : un mois de parades et construction du nid, 45 jours d'incubation, 75 jours d'élevage au nid et 3 mois de nourrissage des jeunes volants (Brown et Amadon, 1978). Pendant 4 à 5 mois le mâle chasse presque seul et pendant au moins deux autres mois supporte les trois quarts de l'effort de pêche du couple. Or les valeurs calculées portent sur la moyenne des deux sexes. Ceci accroît singulièrement les limitations énergétiques entrevues ici, qui s'appliqueraient d'abord aux mâles dont les capacités seraient le premier facteur limitant. Après avoir examiné toutes les hypothèses sur les mécanismes

possibles de limitation de la taille des nichées chez un autre rapace piscivore, le Balbuzard, Stinson (1978 b), arrive également à la conclusion que les facultés de pêche du mâle doivent être limitées, bien qu'il passe les deux tiers de la journée au repos ou en observation immobile.

Ce travail était destiné initialement à estimer le budget-temps de la moyenne des adultes. Aussi l'échantillonnage est-il mal adapté à une comparaison entre les diverses catégories d'adultes (représentés ici selon leur proportion dans la population) et même insuffisant pour l'application d'un test statistique comparatif. Les résultats sont donc présentés sous toute réserve, comme une tendance qu'il conviendra de vérifier sur un plus grand nombre de couples. En effet, cette hypothèse est encore très peu documentée. Chez les passereaux, par exemple, le nourrissage de 3 jeunes demande une augmentation du temps de vol de 22 % par rapport à l'élevage de 2 jeunes (Walsberg, 1978) et la défense territoriale augmente de 17 % la dépense énergétique (Carpenter et Mac Millen, 1976).

Ces bilans énergétiques amènent quelques remarques sur le rôle du territoire. Sa défense occasionne plus de vols que toute autre activité et augmente en présence de jeunes (fig. 3). Une telle dépense énergétique, même si elle est exagérée ici par une densité de nicheurs exceptionnellement forte, doit avoir sa raison d'être. La réduction de la taille des territoires dans les zones favorables (Thiollay et Meyer, 1978) et les limitations énergétiques calculées laissent penser que seule la surface minimale nécessaire est défendue, c'est-à-dire celle couvrant juste les besoins alimentaires familiaux (voir Davies, 1978).

La densité des proies est importante. Un petit territoire avec une forte densité de proies sera en effet beaucoup plus favorable qu'un grand territoire avec la même quantité de proies plus dispersées, les dépenses de chasse des adultes étant alors plus élevées. La présence de perchoirs élevés en bordure de l'eau, si possible d'anses calmes et peu profondes où les poissons sont plus fréquemment visibles en surface, est un facteur essentiel de la qualité d'un territoire, puisqu'il permet d'utiliser davantage et avec plus de succès la pêche à l'affût, plus économique que le vol.

Le temps pris par la pêche et le faible succès de celle-ci soulignent donc l'utilité d'un terrain de pêche exclusif qui peut être choisi pour sa richesse en poissons, leur accessibilité et/ou les facilités de pêche à l'affût. Le gain de temps et d'énergie qui peut résulter de la possession d'un territoire favorable compense sans doute largement le temps et l'énergie perdus à le défendre (Gill et Wolf, 1975). Il peut faciliter la pêche et la reproduction au point d'être indispensable pour mener à bien une nichée.

Nous avons trouvé (Thiollay et Meyer, loc. cit.) une corrélation positive entre le succès de la reproduction et la qualité du

territoire. Il est difficile de vérifier si les meilleurs territoires sont occupés par les individus les plus agressifs (Verner, 1977 ; Watson et Moss, 1976) quand on ne peut différencier ceux-ci des oiseaux qui réagissent seulement à des incursions plus fréquentes. L'abondance de la nourriture favoriserait la diminution de la taille des territoires moins par une tolérance accrue que par une réduction du rayon de chasse des adultes et donc de la fréquence des contacts générateurs de conflits.

La dernière fonction postulée du territoire, la régulation de la population, est particulièrement illustrée par le déficit énergétique probable de la moyenne des immatures. L'intolérance des adultes limite sans doute leur taux de survie et retarde l'installation de nouveaux couples, donc l'âge moyen de la première reproduction. La possibilité de modifier ces paramètres en cas de diminution de la densité constitue un volant régulateur contribuant à la stabilité de la population.

## RESUME

Dix couples d'aigles pêcheurs, pris parmi une population dense en Ouganda, ont été suivis en fin de nidification et leurs activités chronométrées sur l'ensemble de la journée pour comparer le budget énergétique des adultes avec et sans jeunes.

La pêche s'effectue normalement depuis un poste d'affût riverain. En cas d'insuccès, l'oiseau fait appel au vol d'exploration, méthode sept à huit fois plus rentable en nombre de captures par unité de temps, et surtout employée par le mâle pour obtenir le surcroît de poisson nécessaire par l'élevage des jeunes.

La consommation des adultes nourrissant des jeunes est plus élevée que celle des adultes inoccupés, mais cette augmentation est inférieure à l'accroissement des dépenses énergétiques dues à la pêche et à la défense territoriale plus actives (42 à 64 % sur les douze heures d'activité quotidienne pour 1 à 2 jeunes élevés respectivement). L'énergie assimilée, légèrement excédentaire chez les adultes inoccupés, tend à devenir inférieure aux dépenses chez ceux qui ont 1, et surtout 2 jeunes, ce qui confirmerait que la taille de la nichée est limitée par les possibilités d'approvisionnement des adultes, même dans ce cas où les conditions alimentaires paraissent très favorables.

Le comportement territorial des nicheurs amplifie les dépenses énergétiques des immatures et ne leur laisse que des ressources marginales, d'où leur faible taux de survie.

## SUMMARY

Ten pairs of Fish Eagles *Haliaeetus vocifer* taken among a dense population in Uganda, were followed at the end of the breeding season to compare the time and energy budgets of breeding and non breeding adults.

Fish are usually obtained by diving from a waterside tree. If unsuccessful, the bird searches in flight, an energy-expensive but very rewarding method. The additional food necessary to feed the young is provided mainly by the male through fishing flights. Another source of increase in energy expenditure related to breeding activities is the more active territorial defense by adults with young than without young. The food consumption of the former is higher than that of the latter ; but the difference is smaller than the increase of the energetic cost of breeding (42 % and 64 % for 1 and 2 fledged young). Thus brood size seems to be limited by the ability of the parents to feed their young and maintain a territory of adequate size or quality, even in the optimal conditions studied.

Immature birds suffer heavily from the adults' territorial behaviour, which forces them to make extensive flights and confines them to marginal food sources. This may explain their high mortality rate (83 % during the first four years).

## REMERCIEMENTS

Cette étude, réalisée avec l'appui du C.N.R.S. dans le cadre de l'A.T.P. Dynamique des populations (contrat n° 1894), a été effectuée au sein de l'*Uganda Institute of Ecology* et grâce à ses moyens matériels. Je remercie vivement le directeur de cet institut, le Dr E.L. EDROMA, pour son accueil et son aide efficace, ainsi que la direction des Parcs Nationaux de l'Ouganda pour l'autorisation de travailler dans le Parc du Rwenzori. Ma gratitude s'adresse enfin à J. SUMBA qui m'a fait bénéficier de son expérience de la population locale d'aigles pêcheurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- ASCHOFF, J. et POHL, H. (1970). — Rhythmic variation in energy metabolism. *Fed. Proc.*, 29 : 1541-1552.
- BEHR, M.G. (1968). — Food competition. *Lammergeyer*, 9 : 48.
- BELL CROSS, G. (1974). — Observation on fish eating birds in central Africa. *Honeyguide*, 77 : 23-31.
- BENT, A.C. (1961). — *Life histories of North American birds of prey*. Part I. New York, Dover Pub.
- BROWN, L.H. (1960). — The African Fish Eagle, *Haliaeetus vocifer*, especially in the Kavirondo gulf. *Ibis*, 102 : 285-297.
- BROWN, L.H. (1970). — *African birds of prey*. London, Collins.
- BROWN, L.H. (1976). — *Birds of prey. Their biology and ecology*. London, Hamlyn.



- BROWN, L.H. et AMADON, D. (1968). — *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. Country Life Books.
- CARPENTER, F.L. et MAC MILLAN, R.E. (1976). — Energetic cost of feeding territories in an Hawaiian Honeycreeper. *Oecologia*, 26 : 213-223.
- CHITTY, D.C. (1971). — Natural selection of self regulatory behavior in animal population, in « *Natural regulation of animal populations* », I.A. Mc. Laren ed., Lieber Atherton Inc., pp. 136-170.
- DAVIES, N.B. (1978). — Ecological questions about territorial behaviour, in « *Behavioural ecology* », J.R. Krebs et N.B. Davies eds, Blackwell Scient. Pub., Oxford, pp. 317-350.
- DUNSTAN, T. (1974). — Feeding activities of Osprey in Minnesota. *Wilson Bull.*, 86 : 74-76.
- ERSKINE, A.J. (1968). — Encounters between bald eagles and other birds in winter. *Auk*, 85 : 681-683.
- F.A.O. (ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE) (1970). — *Table de composition des aliments à l'usage de l'Afrique*. Rome, F.A.O.
- GESSAMAN, J.A. (1973). — Methods of estimating the energy cost of free existence, in « *Ecological energetics of homeotherms* ». J.A. Gessaman ed., Utah State University, Monogr. 20, pp. 3-31.
- GILL, F.B. et WOLF, L.L. (1975). — Economics of feeding territoriality in the Golden winged sunbird. *Ecology*, 56 : 333-345.
- GREEN, R. (1976). — Breeding behavior of ospreys, *Pandion haliaetus*, in Scotland. *Ibis*, 118 : 475-490.
- GREENSPAN, D. et TORREBUENO, J. (1971). — *Aspects of the biology of the African Fish Eagle, Haliaeetus vocifer, with special reference to vocalization and territoriality*. Ph. D. Thesis, Rockefeller University, New York.
- GRUBB, T.C. (1977). — Weather dependent foraging in ospreys. *Auk*, 94 : 146-149.
- HARRIS, M.P. (1970). — Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) - A removal experiment. *J. Animal Ecol.*, 39 : 707-713.
- HART, J.S. et BERGER, M. (1972). — Energetics, water economy and temperature regulation during flight. *Proc. 15th int. Orn. Cong.* Voous ed., Leiden, Brill, pp. 189-199.
- JUBB, R.A. (1968). — More about fish eagles. *Piscator*, 72 : 25-26.
- JUNOR, F.J.R. (1968). — Brief observations on the weight of fish that can be carried by the Fish eagle. *Haliaeetus vocifer*. *Piscator*, 72 : 22-24.
- KENDEIGH, S.C. (1970). — Energy requirements for existence in relation to size of bird. *Condor*, 72 : 60-65.
- KING, J.R. (1974). — Seasonal allocation of time and energy resources in birds, pp. 4-85, in « *Avian energetics* », R.A. Paynter ed., Nuttall Orn. Club Pub., Cambridge, Mass.
- KREBS, J.R. (1971). — Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. *Ecology*, 52 : 1-22.
- LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Oxford, Clarendon Press.
- LACK, D. (1966). — *Population studies of birds*. Oxford, Clarendon Press.
- NELSON, J.B. (1964). — Factors influencing clutch size and chick growth in the North Atlantic Gannet, *Sula bassana*. *Ibis*, 106 : 63-67.
- NORBERG, R.K. (1977). — An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food searching method. *J. Animal Ecol.*, 46 : 511-529.
- OGDEN, J.C. (1975). — Effects of Bald Eagle territoriality on nesting Ospreys. *Wilson Bull.*, 87 : 496-505.
- PENNYCUICK, C.J. (1972). — Soaring behaviour and performance of some East African birds, observed from a motorglider. *Ibis*, 114 : 178-218.

- PLAGE, G.D. (1974). — A three day watch at a Fish Eagle's nest in Botswana. *Ostrich*, 45 : 143-144.
- RICKLEFS, R.E. (1974). — Energetics of reproduction in birds, pp. 152-297 in « *Avian energetics* », R. Paynter ed., Nuttall Orn. Club Pub., Cambridge, Mass.
- SHERROD, S.K., WHITE, C.M. et WILLIAMSON, F.S. (1977). — Biology of the Bald Eagle on Amchitka island, Alaska. *Living bird*, 15 : 143-182.
- SIEGEL, S. (1956). — *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. Tokyo, Mc. Graw Hill-Kogakusha Ltd.
- SNEDECOR, G.W. et COCHRAN, W.G. (1957). — *Statistical methods*. Ames, Iowa State University Press.
- STEYN, P. (1973). — *Eagle days*. Cape Town, Purnell.
- STINSON, C.H. (1978 a). — The influence of environmental conditions on aspects of the time budgets of breeding ospreys. *Oecologia*, 36 : 127-139.
- STINSON, C.H. (1978 b). — The limitation of brood size of Ospreys (*Pandion haliaetus*). Abstract, 125 - 96th AOU Meeting, University of Wisconsin, Madison.
- STOWELL, R.F. (1958). — Notes on the behaviour in captivity of the African Fish Eagle, *Cuncuma vocifer*. *Ibis*, 100 : 457-459.
- THIOLLAY, J.M. (1976). — Les rapaces d'une zone de contact savane forêt en Côte-d'Ivoire : modalités et succès de la reproduction. *Alauda*, 44 : 275-300.
- THIOLLAY, J.M. et MEYER, J.A. (1978). — Densité, territoires et reproduction dans une population d'aigles pêcheurs, *Haliaeetus vocifer*. Daudin. *Terre et Vie*, 32 : 203-219.
- TINBERGEN, N. (1957). — The functions of territory. *Bird study*, 4 : 14-27.
- TOMKINSON, A.J. (1975). — Notes on the mass carrying ability of the African Fish Eagle. *Lammergeyer*, 22 : 19-22.
- TUCKER, V.A. (1974). — Energetics of natural avian flight. pp. 298-333 in « *Avian energetics* » R.A. Paynter ed. Cambridge Mass. Nuttall Orn. Club Pub.
- VERNER, J. (1977). — On the adaptive significance of territoriality. *Am. Nat.*, 111 : 769-775.
- WAKELEY, J.S. (1978). — Activity budgets, energy expenditure and energy intakes of nesting Ferruginous hawks. *Auk*, 95 : 667-676.
- WALSBERG, G.E. (1978). — Brood size and the use of time and energy by the *Phainopepla*. *Ecology*, 59 : 147-153.
- WATSON, A. et MOSS, R. (1970). — Dominance, spacing behavior and aggression in relation to population limitation in vertebrates, in « *Animal populations in relation to their food resources* », A. Watson ed., Oxford, Blackwell.
- WHIFIELD, A.K. et BLABER, J.M. (1978). — Feeding ecology of piscivorous birds at lake St Lucia. *Ostrich*, 49 : 185-198.
- WILLGOHS, J.F. (1961). — The White tailed eagle, *Haliaeetus albicilla* (L) in Norway. *Arb. Univ. Bergen, Mat. Naturv.* Ser. n° 12, p. 212.
- WILSON, E.O. (1975). — *Sociobiology. The new synthesis*. Cambridge, Mass., Harvard University Press.